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 II

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 A SALINITÉ VARIABLE

VOLUME II

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 II

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 II

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

NOTES ON THE BIOLOGY OF FORAMINIFERA

by O. CHRISTIANSEN
Zoological Laboratory - University of Oslo - Norway

KURZFASSUNG

Es gibt eine Menge Angaben über Taxonomie, morphologische Unterschiede und Verbreitung der Foraminiferen. Über ihre Biologie ist sehr wenig bekannt. Diese Arbeit soll einige Beispiele für Nahrung und Ernährungsweisen geben.

Viele Foraminiferen sind omnivor, andere sind mehr spezialisiert in ihrem Nahrungsanspruch. Einige können für ihre Ernährung kohlenstoffhaltige Verbindungen ausnützen, die von Zooanthellen hergestellt werden, welche sich in ihrem Zytoplasma befinden. Extrazelluläre und intrazelluläre Verdauung kommt vor. Kleine Pflanzen und Tiere, wie Diatomeen und andere einzellige Algen, Ciliaten, Radiolarien, Nauplien und Nematoden werden als Nahrung für viele Foraminiferen angegeben. Lebende einzellige Algen sind wahrscheinlich die Hauptnahrung für die meisten Flachseeformen. Die Verdauung von einzelligen Algen ist unter anderem bei einer Art beobachtet worden, die in leeren Schalen des Polychaeten Spirorbis lebt, doch scheint diese nie Tiere zu sich zu nehmen, die etwa gleich gross sind wie die Algen, welche sie verspeist. Tote organische Partikel aller Art werden von einer grossen Zahl Tiefenformen als Nahrung genommen. Die Saccammina sphaerica bauen ein Pseudopodiennetz in den Schlamm und nehmen organische Reste von Diatomeen und andere mikroskopische Organismen auf, die auf dem Grund abgelagert werden. Organische Partikel, die gleich über dem Grund im Wasser schweben, werden von Formen genutzt, die auf dem Grund stehen. Grössere tote Organismen werden von Quinqueloculina seminulum aufgenommen, und es scheint, dass diese Art tote Copepoden vorzieht. Viele Foraminiferen sind carnivor. Einige verspeisen nur andere Foraminiferen, sowie eine Art, die in leeren Schalen der Saccammina lebt. Grössere Tiere, Copepoden, Nauplien und andere Larven werden als Nahrung für Astrorhiza limicola angegeben, und das gleiche gilt für Pilulina argentea, die sie auf eine sehr besondere Weise

fängt. Einige andere fleischfressende Arten vermögen nur kleine Tiere wie Ciliaten und kleine Larven zu sich zu nehmen. Dass grosse Tiere bei der Berührung mit Pseudopodien betäubt oder getötet werden können, ist für einige Arten gemeldet worden. Dies lässt auf Bildung von Gift schliessen. Es ist auch erwähnt worden, dass der Dinoflagellat Duniella von den Pseudopodien von Streblus angezogen wird, und das könnte darauf hindeuten, dass ein Anziehungsmechanismus besteht.

The present paper aims to give a few examples of the orientation of these animals in the sediment, and their food and feeding behavior.

A large number of small plants and animals, such as diatoms and other unicellular algae, algal swarm spores, filamentous algae, radiolaria, minute eggs, cysts, nauplei and other larvae, nematoda, small echinoderms and arthropods, and other small metazoan animals, is said to have served as food for different foraminifera which have been kept in cultures, or observed as ingested food organisms in stained preparations of foraminifera. Most of the foraminifera studied are shallow-water forms and they seem to be rather omnivorous, but it has been reported that at least some forms are more specialized in their food requirements and ingest only certain material such as particular species of diatoms. Laboratory studies, in which the experimental animals were restricted to a number of different food organisms, have shown that one foraminifer (*Bolivina* sp.) grew very well when fed with the diatom *Nitzshia acicularis*, but was inhibited in growth when fed with another species of the same genus (Lee *et all.*, 1961). In another experiment one littoral form from the Mediterranean (*Rotaliella heterocaryotica*) lived healthy both with dead *Chlamydomonas* and living *Nitzshia*. Another species of the same genus from California, required living *Nitzshia* (Bradshaw, 1955).

The Polychaet *Spirorbis* is very commonly living on littoral algae in small calcareous shells. Empty shells are often occupied by one foraminifer (undescribed) with tectinous test, which is hyaline, and this makes it possible to observe the ingestion of small diatoms. Small animals crowding round the foraminifer, dead organisms, and larger living algal material were never ingested. Another sessil foraminifer, and one vagil form living on the same algal leaf (*Haliphysema tumanowiczi* and *Gromia oviformis*, the last one belonging to an order closely related to the Foraminiferida) seems to be scavengers taking in organic materials like dead diatoms, small pieces of sea-weed and parts of decaying metazoan animals

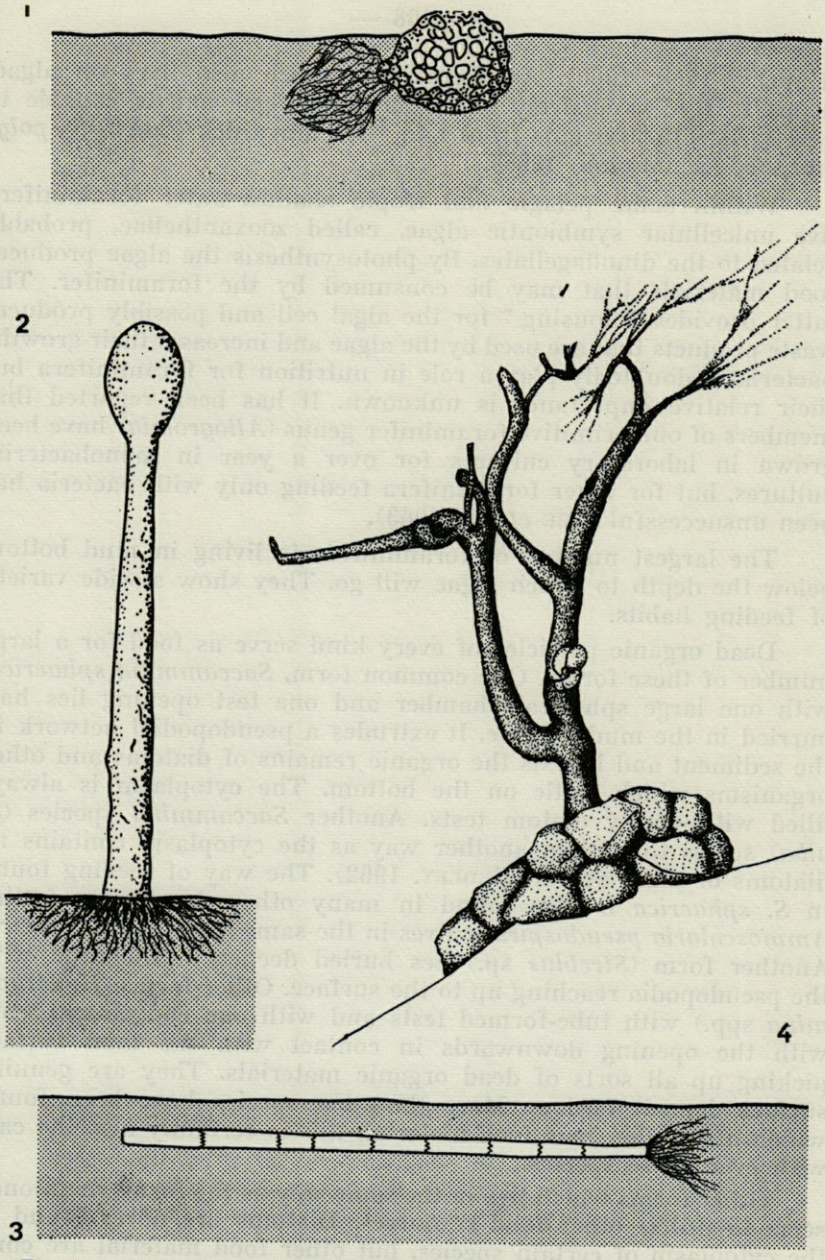


FIG. 1. — *Saccammina sphaerica* in the mud. Test diameter ab. 4 mm.
FIG. 2. — *Hyperammina* sp. walking on the mud surface. Height of test.
FIG. 3. — *Bathysiphon filiformis* in the mud.
FIG. 4. — *Dendrophrya erecta* with a test of small mineral particles and a number of extending branches. Height of test ab. 5 mm (From CHRISTIANSEN,

(HEDLEY, 1958, 1960). Another form, which also lives on algae, seems to feed exclusively on filamentous algae and is capable to deal even with filaments from 1 to 1 1/2 mm thick (*Calcituba polymorpha*) (SCHAUDINN, 1895).

Within some pelagic and tropic shallow-water foraminifera live unicellular symbiontic algae, called zooxanthellae, probably related to the dinoflagellates. By photosynthesis the algae produces food materials that may be consumed by the foraminifer. The latter provides " housing " for the algal cell and possibly produces waste products that are used by the algae and increases their growth; bacteria undoubtedly play a role in nutrition for foraminifera but their relative importance is unknown. It has been reported that members of one primitive foraminifer genus (*Allogromia*) have been grown in laboratory cultures for over a year in monobacterial cultures, but for other foraminifera feeding only with bacteria has been unsuccessful (LEE *et all.*, 1963).

The largest number of foraminifera is living in mud bottom below the depth to which algae will go. They show a wide variety of feeding habits.

Dead organic particles of every kind serve as food for a large number of these forms. One common form, *Saccammina sphaerica*, with one large spherical chamber and one test opening lies half burried in the mud surface. It extrudes a pseudopodial network in the sediment and ingests the organic remains of diatoms and other organisms which settle on the bottom. The cytoplasm is always filled with empty diatom tests. Another *Saccammina* species (*S. alba*) seems to feed in another way as the cytoplasm contains no diatoms or algal debris (HEDLEY, 1962). The way of feeding found in *S. sphaerica* is also found in many other deep-water forms. *Ammoscalaria pseudospiralis* lives in the same way as *S. sphaerica*. Another form (*Streblus* sp.) lies buried deeper in the mud with the pseudopodia reaching up to the surface. Other forms (*Hyperammina* spp.) with tube-formed tests and with one end closed, walk with the opening downwards in contact with the mud surface picking up all sorts of dead organic materials. They are genuine surface deposit feeders. More than ten species have been found which utilize the same food material, this is certainly also the case with even more species.

Other forms which live in the same way as the forms mentioned seem to utilize other food resources. Diatoms are never found in the cytoplasm of certain species, but other food material are common. One form (*Nemogulmia longivariabilis*) has been reported to contain only a few diatoms but a large number of nematocysts of the small mud-living hydroid *Boreohydra* (NYHOLM, 1956). One foraminifer (*Bathysiphon filiformis*) has a test like a more than

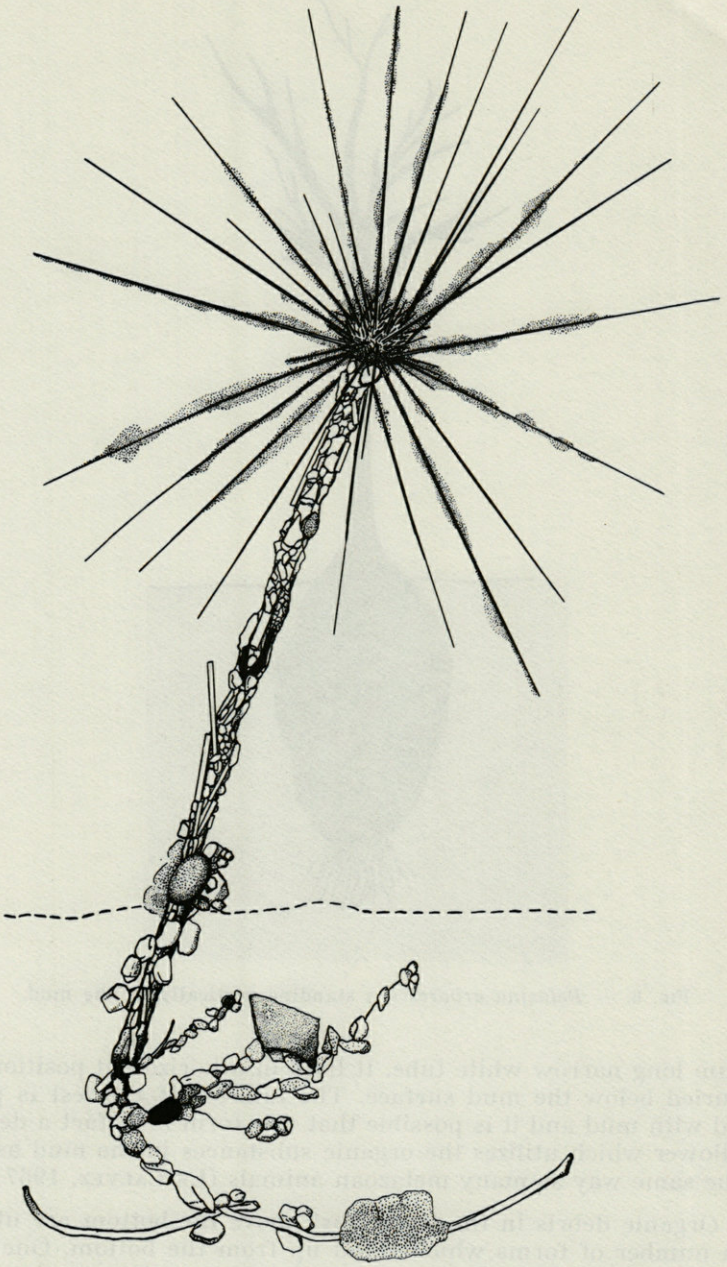


FIG. 5. — *Marsipella arenaria* standing upright from the mud. Height of test ab. 18 mm (From CHRISTIANSEN, 1958).

FIG. 6. — *Pelosina arborescens* standing vertically in the mud.

50 mm long narrow white tube. It lives in a horizontal position and is buried below the mud surface. The interior of the test is partly filled with mud and it is possible that this form is in fact a deposit-swallower which utilizes the organic substances in the mud as food in the same way as many metazoan animals (LE CALVEZ, 1967).

Organic debris in the water just above the bottom are utilized by a number of forms which stand up from the bottom. One form (*Marsipella arenaria*) has a tube-formed test and from the upper

end a large number of thin threads partly covered with protoplasm radiate; another (*Dendrophrya erecta*) has test with a large number of branches. This latter belongs to the epifauna on the mud bottom. One form (*Pelosina arborescens*) which is up to 40 mm high stands vertically half buried in the mud. Another form which feeds in the same way (*Jaculella obtusata*) has a tubeformed test which is closed in the lower end. The test is very similar to the test found in the genus *Hyperammina*. The descriptions of these genera given by BRADY in 1878 for *Hyperammina* and BRADY in 1879 for *Jaculella* and emended by CUSHMAN in 1948, are in fact identical. On a morphological basis there is no reason to separate these genera. But the life habitats are different, and indicate that their status as separate genera must be maintained. Another form (*Psammatodendrona arborescens*) living on tubes of the amphipod *Haplops* outside Elsinore in Denmark has a large number of branches and produces a very extensive pseudopodial net. This type must possibly be classified as a real filter feeder.

Larger dead organisms are taken by one foraminifer with a complicated quinqueloculine calcareous test (*Quinqueloculina* sp.). It moves about on the mud surface. During experiments it was not able to catch living organisms, and could not be fed with living or dead algae, but when small dead metazoan animal, like a dead copepod, were placed in the glass vessel all the foraminifera stopped their random movement and headed for the food within a time limit of one to three hours. This took place even when the dead animal was buried at a depth of 4 to 6 mm in the sediment. In one experiment 10 foraminifera were placed at random in a glass vessel. Next morning all of them were found crowded around one dead copepod buried 6 mm in the mud. This form accepted different dead metazoan animals as food, but when it had the opportunity to choose they preferred crustacea and especially copepods.

Many foraminifera are carnivorous. Some feed exclusively on other foraminifera. One form (undescribed) lives inside empty tests of the foraminifera *Saccammina*. It has very long and narrow pseudopodia which in most cases terminate in other small calcareous foraminifera. These are never transferred to the *Saccammina* test, but the pseudopodia of the carnivorous foraminifer can be followed into the test of the prey and its protoplasma are digested. Another form (*Spiculosiphon radiata*) from Arctic Norway also feeds exclusively on other foraminifera. The test consists of a hollow sphere built of sponge-spicules. A large number of thin threads extend from the test and most of the full grown specimens also have a solid rod or tube of sponge-spicules. The test has no distinct opening. Attached to the test are always a number of other fora-

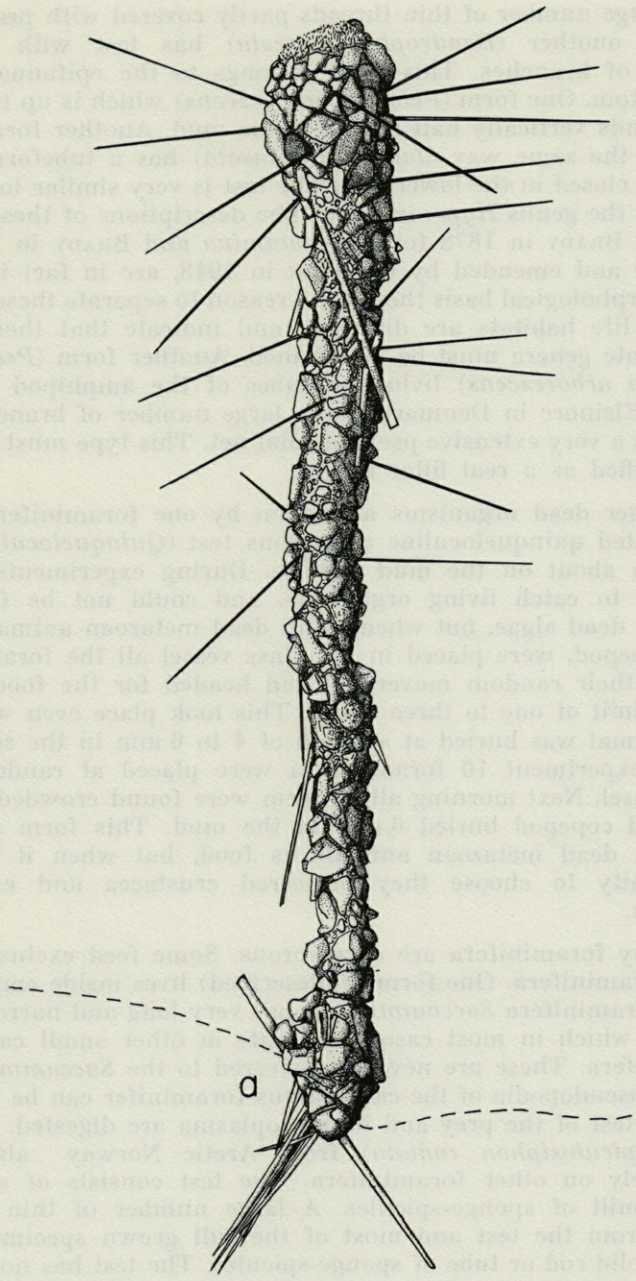
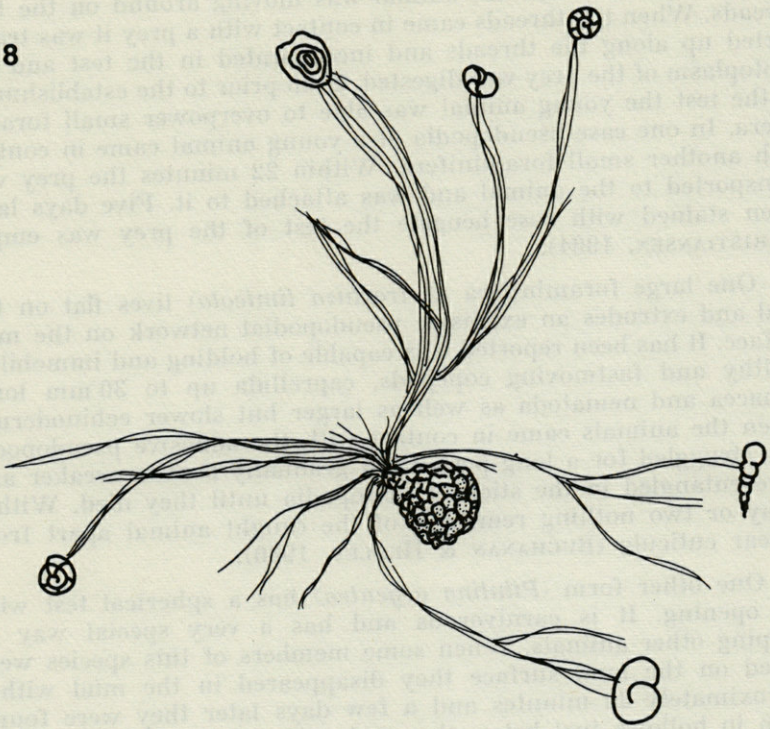


FIG. 7. — *Jaculella obtusata* standing upright from the mud surface. Height of test ab. 9 mm (From CHRISTIANSEN, 1958).

minifera. This foraminifer attacks calcareous foraminifera. This always occurred when the animal was moving around on the thin threads. When the threads came in contact with a prey it was transported up along the threads and incorporated in the test and the protoplasm of the prey was digested. Even prior to the establishment of the test the young animal was able to overpower small foraminifera. In one case pseudopodia of a young animal came in contact with another small foraminifera. Within 22 minutes the prey was transported to the animal and was attached to it. Five days later when stained with rose bengale the test of the prey was empty (CHRISTIANSEN, 1964).

One large foraminifera (*Astrorhiza limicola*) lives flat on the mud and extrudes an extensive pseudopodial network on the mud surface. It has been reported it is capable of holding and immobilize healthy and fastmoving copepods, caprellida up to 30 mm long, cumacea and nematoda as well as larger but slower echinoderms. When the animals came in contact with the adhesive pseudopodia they struggled for a long period but gradually became weaker and more entangled in the sticky pseudopodia until they died. Within a day or two nothing remained of the caught animal apart from a clear cuticula (BUCHANAN & HEDLEY, 1960).

One other form (*Pilulina argentea*) has a spherical test with one opening. It is carnivorous and has a very special way of trapping other animals. When some members of this species were placed on the mud surface they disappeared in the mud within approximately 20 minutes and a few days later they were found again in hollows just below the mud surface. These hollows were lined with small mineral particles cemented together to form small houses in the sediment. These houses were open in the upper end, but the openings were always covered with roofs of fine mud. The pseudopodia of *Pilulina* extended from the opening in the test and were spreading in the mud layer over the houses. In the culture dishes there was a number of small copepods. When one of them happened to land on the mud over a *Pilulina* house it was firmly held and was not able to free itself from the sticky pseudopodia. Only a few of the largest copepods escaped but could not later swim freely and just lay on the bottom moving their legs as if trying to free the apendages from the substance. The animals which dit not escape struggled for some time and when immobile, were slowly drawn down in the mud and disappeared. When the houses were opened some time after the disappearance of the prey they were found together with the foraminifera at the bottom of the house with the pseudopodia extending into the copepod holding it firmly. In animals left undisturbed in their houses after the feeding the remains of the prey were in most cases transported



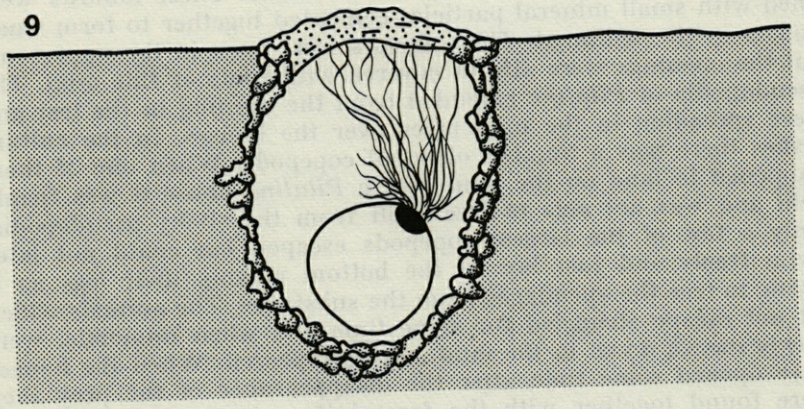


FIG. 8. — An undescribed carnivorous foraminifer living inside empty tests of *Saccammina sphaerica*. Diameter of *Saccammina* test ab. 5 mm.

FIG. 9. — *Pilulina argentea* inside a house of mineral particles burried in the mud. Diameter of *Pilulina* test ab. 1 mm.

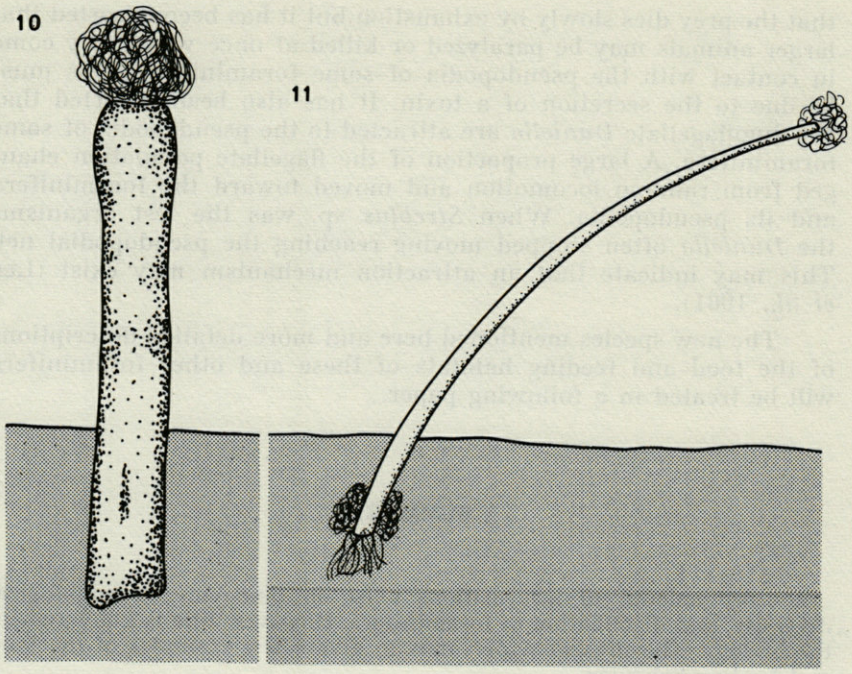


FIG. 10. — An undescribed carnivorous foraminifera standing upright from the mud surface. Diameter of *Pilulina* test ab. 1 mm.

FIG. 11. — *Bathysiphon* sp. standing up from the mud surface. Height of test ab. 15 mm.

out of the house again. Also other small metazoan animals were captured by this foraminifera. Another foraminifera (undescribed) has a test which is a simple tube of mud open in both ends. It stands up from the mud surface with a knob of stricky protoplasm protruding from the upper end of the tube. Small crustacea, different larvae, and some other small animals which happened to land on the top of the tube was not able to escape and after approximately 24 hours the softer interior parts of the prey were digested.

Another foraminifera with a similar tubular test lives in the same way (*Bathysiphon* sp.). This test however is much longer and with a much more complicated construction of the test wall. It feeds in the same way but exclusively on ciliate protozoa, the smallest metazoan larvae, and other minute organisms. It is not able to catch larger animals. Also other types of carnivorous foraminifera have been observed.

In the carnivorous foraminifera which has been observed during the present study the pseudopodia are adhesive and with the result

that the prey dies slowly by exhaustion but it has been reported that larger animals may be paralyzed or killed at once when they come in contact with the pseudopodia of some foraminifera. This must be due to the secretion of a toxin. It has also been reported that the dinoflagellate *Duniella* are attracted to the pseudopodia of some foraminifera. A large proportion of the flagellate population changed from random locomotion and moved toward the foraminifera and its pseudopodia. When *Streblus* sp. was the test organisms the *Duniella* often stopped moving reaching the pseudopodial net. This may indicate that an attraction mechanism may exist (LEE *et al.*, 1961).

The new species mentioned here and more detailed descriptions of the food and feeding habitats of these and other foraminifera will be treated in a following paper.

SUMMARY

A large amount of informations exist on taxonomy, morphological diversity, and distribution of foraminifera. However little is known about the biology. The present paper aims to give a few examples of the food and feeding behavior.

Many foraminifera are omnivorous, others are more specialized in their food requirements. Some may benefit nutritionaly from the production of carbon compounds by zooxanthellae present in their cytoplasm. Extracellular digestions are known in some forms, others ingest their food. Small plants and animals like diatoms, other unicellular algae, ciliates, radiolaria, nauplii and nematods are reported as food for different foraminifera. Living unicellular algae may be the main food for most shallow-water forms. The ingestion of unicellular algae have been seen in, among others, one form which inhabits empty shells of the polychaet *Spirorbis*, but it seems never to take animals of about the same size as the algae eaten. Dead organic particles of every kind are taken as food by a large number of deep-water forms. *Saccammina sphaerica* extrudes a pseudopodial nettwork in the sediment and ingests the organic remains of diatoms and other microscopic organisms which settle on the bottom. Organic detritus in the water just above the bottom are utilized by a number of forms wich stands up from the bottom. Larger dead organisms are taken by *Quinqueloculina sp.*, and it seems to prefer dead copepods. Many foraminifera are carnivorous. Some feed exclusively on other foraminifera like one form living inside empty *Saccammina* tests. Larger animals, copepods, nauplii, and other larvae are reported as food for *Astrorhiza limicola*, and the same imply to one form, *Pilulina argentea*, which has a special way of trapping them, and by some tubular forms. Some other carnivorous forms are only able to take smaller animals like ciliates and small larvae. That larger animals may be paralyzed or

killed by contact with the pseupopodia have been reported for some forms. This must imply the secretion of a toxin. It has also been reported that the dinoflagellate *Duniella* are attracted to the pseudopodia of at last one form, *Streblus*, indicating that an attraction mechanism may exist.

LITERATURE

BRADSHAW, J.S., 1955. Preliminary laboratory experiments on ecology of foraminiferal populations. *Micropaleontology*, **1** : 351-358.

BUCHANAN, J.B. & R.H. HEDLEY, 1960. A contribution to the biology of *Astrorhiza limicola* (Foraminifera). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **39** : 549-560.

LE CALVEZ, J., 1937. Un foraminifère géant *Bathysiphon filiformis* G.O. Sars. *Archs Zool. expér. gén.*, **79** : 82-88.

CHRISTIANSEN, B., 1958. The foraminifer fauna in the Dröbak Sound in the Oslo Fjord (Norway). *Nytt Mag. Zool.*, **6** : 1-91.

CHRISTIANSEN, B., 1964. *Spiculosiphon radiata*, a new Foraminifera from Northern Norway. *Astarte*, **25** : 1-8.

HEDLEY, R.H., 1958. A contribution to the biology and cytology of *Haliphysema* (Foraminifera). *Proc. zool. Soc. Lond.*, **130** : 569-576.

HEDLEY, R.H., 1960. The iron-containing shell of *Gromia oviformis* (Rhizopoda). *Q. Jl microsc. Sci.*, **101** : 279-294.

HEDLEY, R.H., 1962. The significance of an " inner chitinous lining " in Saccamminid organisation, with special reference to a new species of *Saccammina* (Foraminifera) from New Zealand. *N. Z. Jl Sci.*, **5** : 375-389.

LEE, J.J., S. PIERCE, M. TENTCHOFF & J.J.A. MCLAUGHLIN, 1961. Growth and physiology of foraminifera in the laboratory. Part. I. Collection and maintenance. *Micropaleontology*, **7** : 461-466.

LEE, J.J. & S. PIERCE, 1963. Growth and physiology of foraminifera in the laboratory. Part. IV. Monoxenic culture of an Allogromid with notes on its morphology. *J. Protozool.*, **11** : 404-411.

NYHOLM, K.-G., 1956. On the life cycle of the foraminiferan *Nemogullmia longivariabilis*. *Zool. Bidr. Upps.*, **31** : 483-496.

SCHAUDINN, F., 1895. Untersuchungen an Foraminiferen. I. *Calcituba polymorpha* Roboz. *Z. wiss. Zool.*, **59** : 191-232.

DISCUSSION

following the paper of O. CHRISTIANSEN

FYHN. — Is there any structures in the membrane of the pseudopodia which can explain the stickiness of them ?

CHRISTIANSEN. — Not known.

WEILL. — Are the life-cycles of those forms already known ? Is it possible to cultivate them ?

CHRISTIANSEN. — 1°) Only for about ten, out of several hundreds of species.

2°) Yes.

TURBANELLA HYALINA VERSUS *PROTODRILOIDES SYMBIOTICUS* : A STUDY IN INTERSTITIAL ECOLOGY

by P.J.S. BOADEN and D.G. ERWIN
The Queen's University, Belfast, Northern Ireland

KURZFASSUNG

Turbanella hyalina (Gastrostricha), ein an den Küsten Nord-Irlands häufiger Sandlückenbewohner, ähnelt hinsichtlich Verteilung und Verhalten *Protodriloides symbioticus* (Archiannelida). Die Resultate von Experimenten mit *T. hyalina* werden hier mit denjenigen, die GRAY mit *p. symbioticus* erhalten hat, verglichen. Ferner werden einige weitere biologische Eigenschaften von *Protodritodies* beschrieben.

Die beiden Arten leben im gleichen Biotop, aber räumlich getrennt. Versuche zeigten, dass *T. hyalina* von *P. symbioticus* bewohnten Sand meiden, was wahrscheinlich auf negativer Chemotaxis berüht; dies konnte jedoch bis jetzt nicht nachgewiesen werden. Schliesslich wird die Bedeutung der Ausweichreaktion diskutiert.

INTRODUCTION

GRAY (1965, 1966 a, b, c, d) has studied the behaviour and distribution of the archiannelid *Protodriloides symbioticus* (Giard) in relation to various environmental factors. Observations on the distribution, morphology and larval development of this species have been made by SWEDMARK (1954, 1955). JOUIN (1966) transferred *P. symbioticus* and the closely related *P. chaetifer* to the new genus *Protodriloides* as the result of detailed anatomical studies. Thus, in

comparison with most other interstitial animals, the biology of *P. symbioticus* is well known. The only other species on which there is a comparable amount of data is the mystacocarid *Derocheilocaris remanei* Delamare and Chappuis (see JANSSON, 1966 a). Further information about behaviour in the interstitial environment is available from various synecological studies (e.g. RENAUD-DEBYSER, 1963) as well as from autecological studies (e.g. BOADEN, 1963; JANSSON, 1967).

For many purposes of study the disadvantage of the small size of interstitial animals is outweighed by their abundance and ease of collection. In Belfast this has led to the use of interstitial fauna as teaching material in second and third year undergraduate courses in addition to use in postgraduate research. Two of the commonest species found in beaches near Belfast and the Marine Biology Station at Portaferry are *Protodriloides symbioticus* and the macrodasyoid gastrotrich *Turbanella hyalina* Schultze. Our purpose here is to comment on some aspects of the behaviour and ecology of the two species. Further détails of the work will be published elsewhere.

THIGMOTAXIS

Little is known about this response in either species. GRAY (1966 b) reports that a locomotory response to appropriate contact is shown by *P. symbioticus*. BOADEN (1968) reports a strong adhesive response by *T. hyalina* whenever the ventral surface is not in contact with the substratum.

RHEOTAXIS

Turbanella shows a weak response to currents of less than 1 cm/sec (BOADEN, 1968). *P. symbioticus* shows a similar response (GRAY, 1966 d).

LIGHT

The nature and importance of the photonegative response by *P. symbioticus,* which is less active in light than in shade, has been described by GRAY (1966 a). Preliminary observation of *Turbanella* indicates increased locomotory activity with increased light intensity.

TEMPERATURE

P. symbioticus is eurythermal tolerating temperatures of + 34.3 °C to - 3.7 °C but migrates to its preferendum of + 15 °C (GRAY, 1965). Experiments with *T. hyalina* show a similar migration to regions of 14.5 to 15.7 °C but indicate higher mortality at temperatures above 25 °C. This is one possible reason for the restriction of *T. hyalina* to lower intertidal levels than *P. symbioticus*.

SALINITY & WATER CONTENT

On the beaches so far studied in Northern Ireland both species have been found in salinities ranging from 26 °/₀₀ to 35 °/₀₀. The salinity tolerance of *T. hyalina* at 19 °C was studied by direct transfer of animals from 34 °/₀₀ sea water in which they had been for 1 hour after removal from sand (following narcotization with 7 % magnesium chloride for 5 min). Twenty animals were transferred to each salinity. The percentage effect at each time interval was calculated as follows : healthy animal scores 0; sluggish animal 1; moribund (no movement except when stimulated) 2; dead 3. The 50 % mortality for each dish of twenty animals was therefore reached when its score exceeded 30. This follows the procedure used for the archiannelids *Trilobodrilus heideri* (BOADEN, 1963) and *P. symbioticus* (GRAY, 1966 d).

Fig. 1 compares the salinity tolerance of *T. hyalina* from South Bay, County Down, with that of *P. symbioticus* from Black Rocks, Anglesey (see GRAY l.c.). On this basis the 50 % tolerance of 16 °/₀₀ and 50 °/₀₀ is approximately 12 hours in *P. symbioticus* but only 6 hours in *T. hyalina*. Here then is another possible reason for the general restriction of *T. hyalina* to lower beach levels than *P. symbioticus*.

There is little difference in the water content of sand from the habitat of the two species at either of the beaches where this has been measured (Groomsport and South Bay). Furthermore the saturation deficit (see WIESER *in* JANSSON (1966b) of the samples was virtually zero at all states of tide.

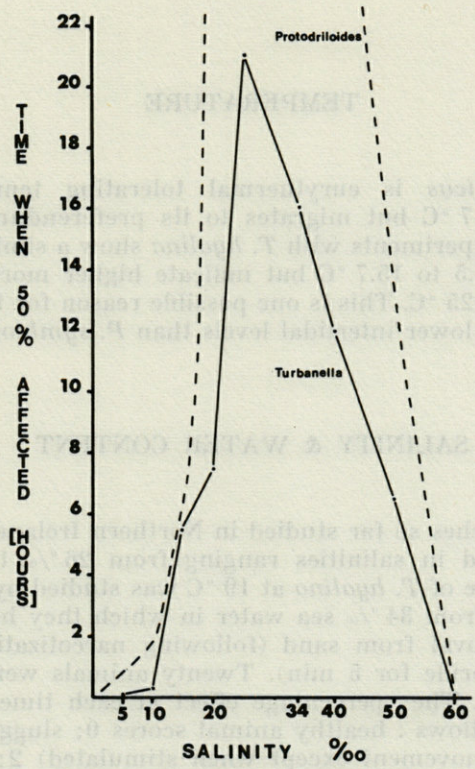


FIG. 1. — Salinity tolerance of *Turbanella hyalina* and *Protodriloides symbioticus*.

VERTICAL DISTRIBUTION

Vertical distribution has been investigated at Groomsport (*Protodriloides*) and South Bay (*Protodriloides* and *Turbanella*) using micro-corers (BOADEN, 1968). Samples, taken in the region of greatest abundance of each species, revealed different vertical migration patterns (Fig. 2).

Turbanella hyalina was most abundant in a zone 60 cm above mean low water (about 100 cm above ordnance datum) where the sand is exposed for nearly 2 hours in each tide cycle. At the time of ebb accross the zone and at low water the population was centred in the upper 1 cm of sand. The cause of the subsequent downward migrations is not known.

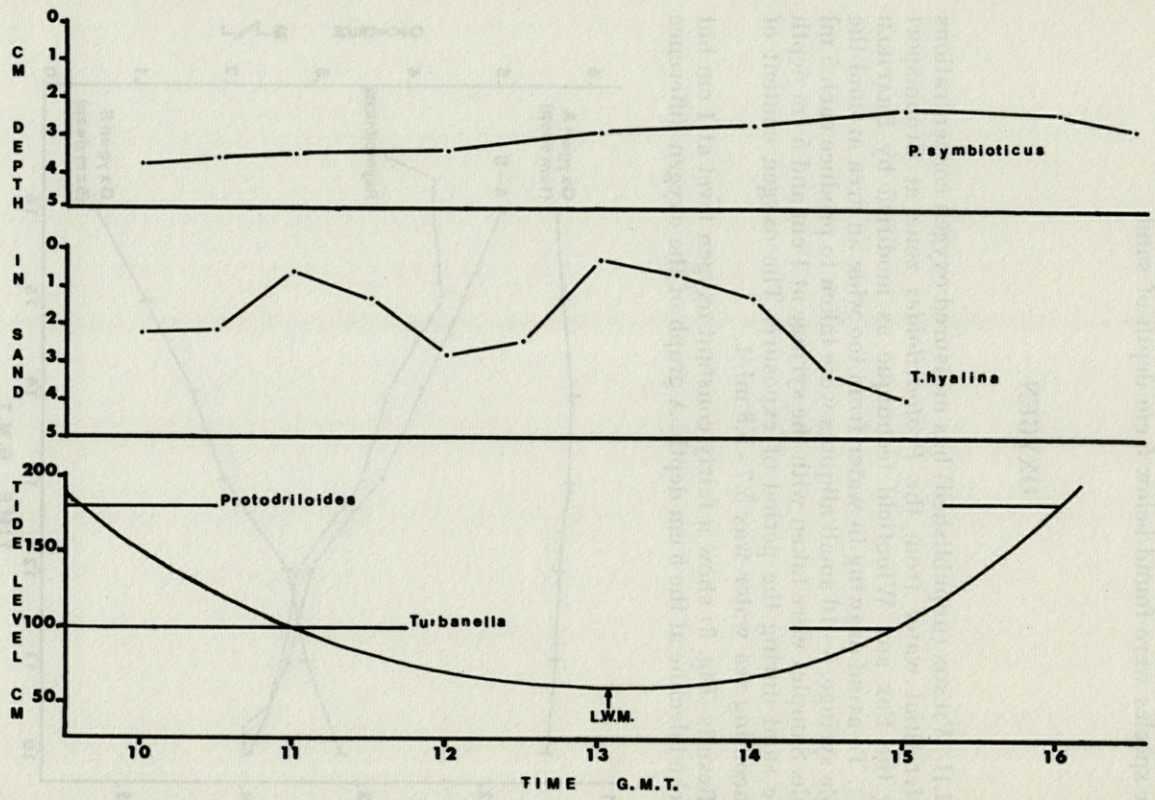


FIG. 2. — Vertical migration of *T. hyalina* and *P. symbioticus* during emersion. The upper graphs show the vertical level of the population centre within the sand. The lower graph shows the tidal curve and the horizontal level of the zones of abundance of the two species.

P. symbioticus was commonest immediately above mid tide level with an exposure of 6 - 6 1/2 hours. During exposure there was a gradual upward migration of the population. Few individuals of either species were found below 5 cm depth of sand.

OXYGEN

J.H. WILSON (unpublished) has measured oxygen concentrations in interstitial water from the *Protodriloides* zone at Groomsport using the Fox and Wingfield technique as modified by BRAFIELD (1964). To avoid drawing in water from too wide an area around the sample syringe, 8 - 10 small aliquots were taken to produce each 5 ml sample. Samples were taken with the syringe at 1 cm and 5 cm depth in the sand during the period of exposure. The oxygen content of the incoming sea water was 5.7 - 5.8 ml/1.

Results (Fig. 3) show a fairly constant oxygen level at 1 cm but a marked decline at the 5 cm depth. A graph of the oxygen difference

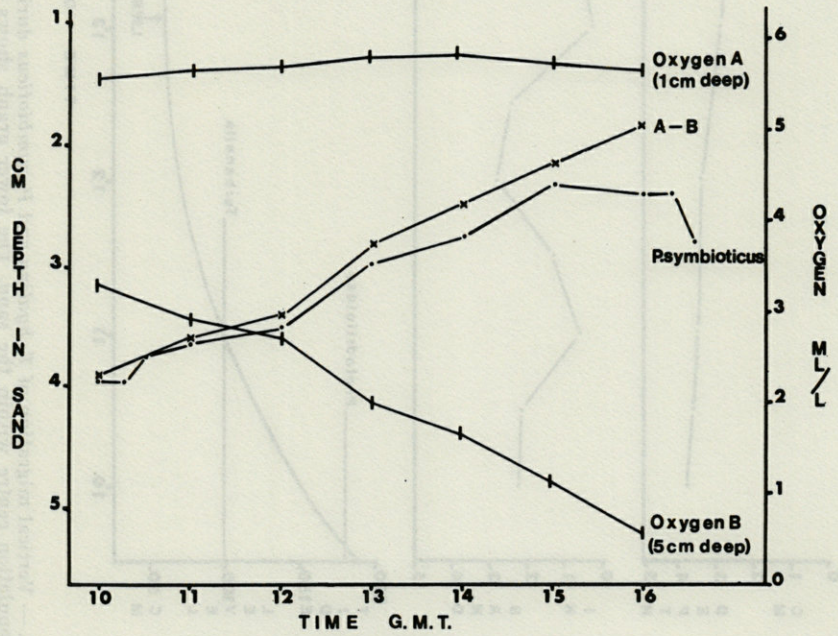


FIG. 3. — Vertical migration of *Protodriloides symbioticus* in relation to the oxygen gradient during exposure. For further explanation see text.

between the two depths shows a striking correlation with the upward migration of the *P. symbioticus* population (Fig. 3). Thus the laboratory response to an oxygen gradient demonstrated by GRAY (1966 d) is confirmed by field observation.

Nothing is known of the oxygen tolerance of *T. hyalina* though, like most interstitial species, it migrates to the surface layer of sand samples allowed to stagnate in the laboratory.

VIBRATION & PRESSURE

BOADEN (1968) was able to demonstrate that several interstitial species respond to vibration by downward migration. These include *Protodrilus adhaerens* Jägersten, a species closely related to *Protodriloides symbioticus* (Swedmark 1954), but results for *T. hyalina* were inconclusive. Using the same methods J.H. WILSON has found a downward migration in response to vibration in *P. symbioticus;* a similar response to pressure fluctuation has also been discovered.

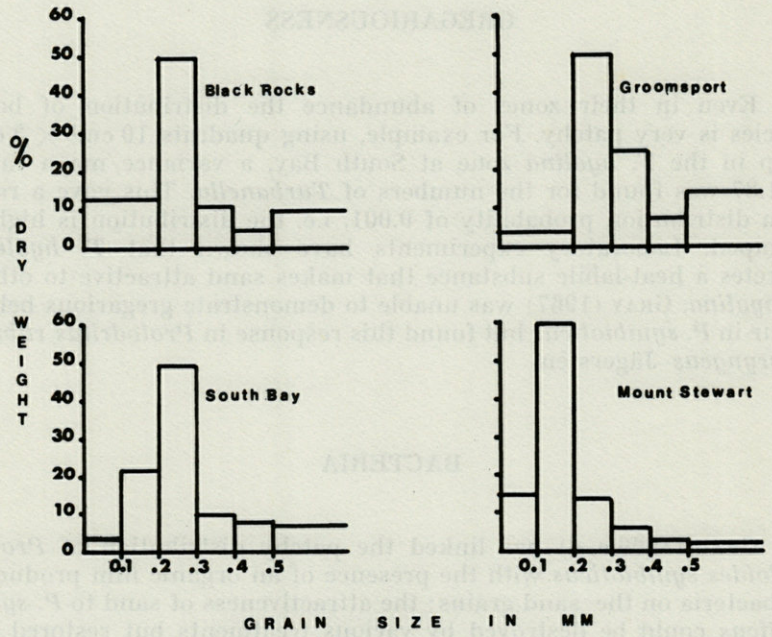


FIG. 4. — Granulometry of sand from the four localities. See text.

Thus vibration followed by pressure fluctuation due to waves is probably responsible for the downward population movement observed as the *Protodriloides* zone is submerged (see figs. 2 & 3 at 16 hours).

GRANULOMETRY

P. symbioticus prefers a sand grain range of 200 - 300 μ diameter, a fact supported by laboratory experiments and field data (GRAY, 1966 b). By similar means we have found a grain size preference of 100 - 250 μ with a probable peak between 120 - 220 μ in *T. hyalina*. Fig. 4 shows the granulometry of the maximum *P. symbioticus* zone at Black Rocks (from GRAY l.c.) and Groomsport and of the maximum *T. hyalina* zone at South Bay and Mount Stewart, County Down. *Protodriloides* has not been found at Mount Stewart, where the sand is rather fine, but both *P. symbioticus* and *T. hyalina* occur in the other three localities.

GREGARIOUSNESS

Even in their zones of abundance the distribution of both species is very patchy. For example, using quadrats 10 $cm^2 \times 3$ cm deep in the *T. hyalina* zone at South Bay, a variance/mean ratio of 1.87 was found for the numbers of *Turbanella*. This gave a random distribution probability of 0.001, i.e. the distribution is highly clumped. Laboratory experiments have shown that *T. hyalina* secretes a heat-labile substance that makes sand attractive to other *T. hyalina*. GRAY (1967) was unable to demonstrate gregarious behaviour in *P. symbioticus* but found this response in *Protodrilus rubropharyngeus* Jägersten.

BACTERIA

GRAY (1966 c, d) has linked the patchy distribution of *Protodriloides symbioticus* with the presence of an organic film produced by bacteria on the sand grains; the attractiveness of sand to *P. symbioticus* could be destroyed by various treatments but restored by inoculation with sand bacteria. Similarly ERWIN has found the

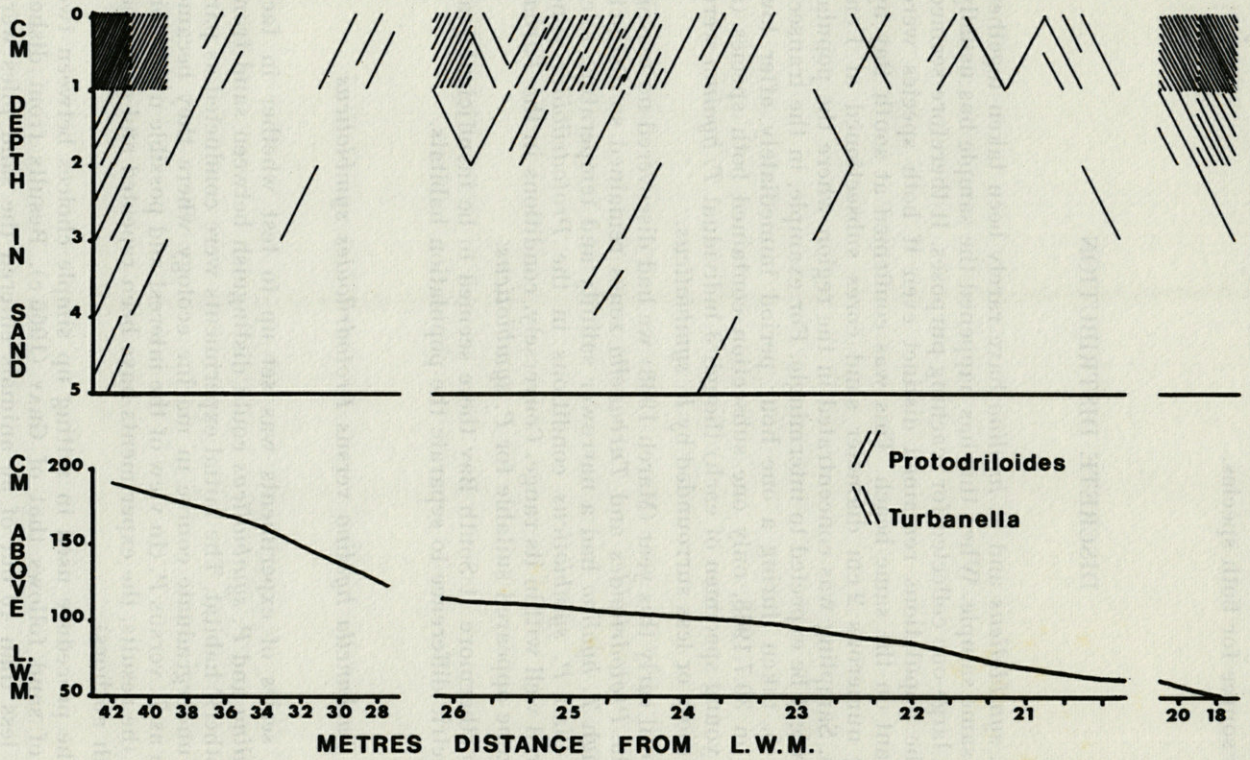


FIG. 5. — The horizontal and vertical distribution of *T. hyalina* and *P. symbioticus* at South Bay. The number of lines represent the number of animal in each sub section of the micro-cores. See text.

attractiveness of sand to *T. hyalina* could be destroyed by burning but restored by bacterial inoculation. Like diatoms, bacteria may be a food source for both species.

DISCRETE DISTRIBUTION

P. symbioticus and *T. hyalina* have rarely been taken together in the same sample. When this has happened the sample has usually been a large one collected for teaching purposes. It therefore seemed that the populations remained distinct even if both species were abundant on the same beach. This was confirmed at south Bay by taking numerous 2 cm diameter sand cores subsectioned at 1 cm depths. Sampling was concentrated in the region where the populations might be expected to intermingle. For example, in the transect in fig. 5, taken during a one hour period immediately after low water on 30.7.1968, only one subsection contained both species (a single young specimen of each) though 3 individual *T. hyalina* were found more or less surrounded by *P. symbioticus*.

Until early this year (March 1968) we had discovered no reason why the *Protodriloides* and *Turbanella* zones remained so distinct. Although *T. hyalina* had a narrower salinity and temperature tolerance than *P. symbioticus* conditions in the *Protodriloides* zone appeared well within its range. Conversely, conditions in the *Turbanella* zone appeared suitable for *P. symbioticus*.

Furthermore at South Bay there seemed to be insufficient granulometric difference to separate the population habitats.

Turbanella hyalina versus *Protodriloides symbioticus*

A series of experiments was set up to test whether in fact *T. hyalina* and *P. symbioticus* could distinguish between sand from each others' habitat. The initial experiments were conducted as part of an undergraduate course in marine ecology where they became known as *T.* versus *P.* (In view of the interest and possible unreliability of the results, the experiments have been repeated and extended by both authors).

The procedure used in setting up simple choices between two types of sand follows that of GRAY (1966 c). Results from dishes where less than 40 out of 50 animals entered the sand piles were

discarded. Results can be expressed in terms of an attractiveness

$$\text{index} = \frac{\text{No. of animals in treated sand}}{\text{No. of animals in natural sand}}$$ (see GRAY l.c.) or in terms of the statistical probability of a null hypothesis. The latter being that if there is no difference in attractiveness between the two sands offered, the numbers should be distributed between them equally.

Results from such experiments run for two hours show that there is no significant difference in numbers of either

a) *T. hyalina* choosing between dried *Turbanella* sand and dried *Protodriloides* sand. (Drying at 50 °C for 2 hours. Attractiveness index 0.82).

or

b) *P. symbioticus* choosing between dried *Protodriloides* and dried *Turbanella* sands or between natural *Protodriloides* and *Turbanella* sands (A.I. 0.85 - .9).

However when *T. hyalina* was offered the choice between sands taken from the *Turbanella* and *Protodriloides* zones without further treatment the attractiveness index fell to 0.4 or below (null hypothesis probability < 0.01). Hence there was a highly significant selection against natural *Protodriloides* sand.

To test whether this response was due to some property of *Protodriloides symbioticus* itself or to some other property in the *Protodriloides* sand, the experiments shown in Table 1 were conducted. The sand used was all taken from the *Turbanella* zone and washed thoroughly with 7 % magnesium chloride and then freshwater until all animals were removed. *T. hyalina* was then offered

TABLE 1

The effect of *Protodriloides* on colonization of sand by *Turbanella hyalina*

Treatment 5 *P. symbioticus* added	No. in treated sand	No. in untreated sand	χ^2 for null hypotesis	Probability	Attractiveness index
	13	34			
Live	16	24	10.8	< 0.01	0.56
	19	28			
For 1 hour only,	12	29			
removed before	14	31	16.5	< 0.01	0.47
experiment	15	27			
	18	31			
Macerated	10	34	20.2	< 0.01	0.45
	15	30			
Live, but killed	21	25			
by gentle heat	14	27	0.03	> 0.9	0.95
before experiment	30	16			

a choice between this « untreated » sand and the same treated by the addition of five *P. symbioticus*.

The conclusion to be drawn from our results is that *Protodriloides symbioticus* produces a heat-labile substance which renders sand unattractive to *Turbanella hyalina*.

Preliminary attemps to identify this substance have not been successful. The epidermis of *Protodriloides* is complex with 4 or 5 different types of gland (JOUIN, 1966) and will require lengthy histochemical investigation.

DISCUSSION

Obviously much work remains to be done before the ecology of any interstitial species is thoroughly understood. In the attempt to come to some understanding of the ecology of even a single species, our lines of thought have been rapidly frayed by the complexity of factors constituting the animal's oikos. We are left with loose ends leading in all directions. Thus *Protodriloides* has been followed from behaviour into bacteriology (GRAY, 1966 d) and *Turbanella* from ecology into ultra-structure (BOADEN, 1968). Now both have led from zonation into chemistry.

All the environmental and behavioural factors mentioned in this paper require further exploration. For example, we can now say that the upper limit of the *Turbanella hyalina* zone at South Bay is probably set by the lower limit of *Protodriloides symbioticus* but it is not known why *P. symbioticus* does not extend further down the beach. Therefore it is not really possible to assess the relative importance of *Turbanella - Protodriloides* antagonism and other environmental factors. However, with intra-specific gregariouness and bacterial attractiveness, antagonism must stand as a third example of chemical coordination in the interstitial environment.

ACKNOWLEDGEMENT

We wish to thank J.H. WILSON for unpublished data on the oxygen and vibration response of *P. symbioticus*.

SUMMARY

The gastrotrich *Turbanella hyalina* is a common interstitial animal on the beaches of Northern Ireland. *T. hyalina* is similar to the archiannelid *Protodriloides symbioticus* in some aspects of distribution and behaviour. The results of experiments with *T. hyalina* are compared with the results obtained by GRAY with *P. symbioticus*. Some additional features of *Protodriloides* biology are reported.

It is possible for the two species to occur on the same beach but the populations do not overlap. Experiments show that *T. hyalina* avoids sand inhabited by *P. symbioticus*. This is probably due to negative chemotaxis but the identity of the chemical from *P. symbioticus* has not been determined. The importance of the « avoidance reaction » is discussed.

REFERENCES

BOADEN, P.J.S., 1963. Behaviour and distribution of the archiannelid *Trilobodrilus heideri* Remane. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **43** : 239-250.

BOADEN, P.J.S., 1968. Water movement — a dominant factor in interstitial ecology. *Sarsia*, **34** : 125-136.

BRAFIELD, A.E., 1964. The oxygen content of interstitial water in sandy shores. *J. Anim. Ecol.*, **33** : 97-116.

GRAY, J.S., 1965. The behaviour of *Protodrilus symbioticus* Giard in temperature gradients. *J. Anim. Ecol.*, **34** : 455-461.

GRAY, J.S., 1966 a. The response of *Protodrilus symbioticus* Giard to light. *J. Anim. Ecol.*, **35** : 55-64.

GRAY, J.S., 1966 b. Selection of sands by *Protodrilus symbioticus* Giard. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, **2** : 105-116.

GRAY, J.S., 1966 c. The attractive factor of intertidal sands to *Protodrilus symbioticus* Giard. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **46** : 105-116.

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

GRAY, J.S., 1967. Substrate selection by the archiannelid *Protodrilus rubropharyngeus*. *Helgölander wiss. Meeresunters.*, **15** : 253-269.

JANSSON, B.O., 1966 a. On the ecology of *Derocheilocaris remanei* Delamare & Chappuis (Crustacea, Mystacocarida). *Vie Milieu*, **17** (1A) : 143-186.

JANSSON, B.O., 1966 b. Microdistribution of factors and fauna in marine sandy beaches. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, **2** : 77-86.

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

JOUIN, C., 1966. Morphologie et anatomie comparée de *Protodrilus chaetifer* Remane et *Protodrilus symbioticus* Giard; création du nouveau genre *Protodriloides*. *Cah. Biol. mar.*, **7** : 139-155.

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.

SWEDMARK, B., 1954. Etude du développement larvaire et remarques sur la morphologie de *Protodrilus symbioticus* Giard (Archiannélides). *Ark. zool.*, (2) : **6** : 511-522.

SWEDMARK, B., 1955. Recherches sur la morphologie, le développement et la biologie de *Psammodriloides balanoglossoides*, Polychète sédentaire de la microfaune des sables. *Arch. Zool. exp. gén.*, **92** : 141-220.

DISCUSSION
following the paper by P.J.S. BOADEN

BANSE. — How many samples per " station " did you have in the study on vertical migration during a tidal cycle ?

BOADEN. — It was necessary to take numerous (5-10 per station) small samples at each time interval because of the extremely patchy distribution of the species.

MCLUSKY. — Did you try any experiments to see if *Protodriloides* would enter sand that had *Turbanella* in it ?

BOADEN. — We tried a similar series of experiments with *Protodriloides*. In no case was there a significant difference of choice between the sands, so there seems to be no reason why *Protodriloides* should not extend further down the beach.

ON THE BIOLOGY OF GNATHOSTOMULIDA

by Wolfgang STERRER
*Department of Zoology, University of North Carolina**
Chapel Hill U.S.A.

SOMMAIRE

Depuis la description des premiers Gnathostomulides en 1956 par Ax, le nombre d'espèces est monté à plus de 80, celui des genres à 18; biologie peu connue :

1°) Biotope typique : sable riche en détritus.

2°) Locomotion par cils longs et clairsemés, donc lente.

3°) Nutrition par machoires et plaque basale : broutage du film de surface organique des grains de sable.

4°) Reproduction : imprégnation intra-dermale ou copulation à travers un vagin (selon les genres), ponte par rupture du tégument.

5°) Développement direct, mode de division spiral, plaque basale formée en premier.

6°) Fragmentation du corps chez quelques genres, fonction inconnue.

7°) Organes sensoriels : soies simples et composées sur la tête, trous ciliés sur la tête.

8°) Enkystement chez *Austrognatharia boadeni* nov. spec.

Since the description of the first two gnathostomulids was published by Ax in 1956, our knowledge of this peculiar group has rapidly increased, especially in what concerns morphological types. At the moment more than 80 species belonging to 18 genera are known to me, whereof 40 species and 9 genera are described or in the press. Morphological studies, thus, predominated (STERRER,

* Present address : Bermuda Biological Station, St Georges' West, Bermuda.

FIG. 1. — An *Austrognathia riedli* biotope (coarse shell gravel at the opening of an underwater cave in 15 m depth in Rovinj, Yugoslavia). Photograph taken by A. SVOBODA (Vienna).

1968), and observations on biology were rather scarce. This paper will review information from earlier papers, papers in the press and give an abstract of some unpublished observations.

The delayed discovery of the gnathostomulids can be attributed to the fact that sand rich in organic detritus (which is the typical *biotope*) dit not receive much attention in interstitial research. Some species, though, are eurytopic; in Portaferry (Northern Ireland), *Gnathostomula paradoxa* AX was found in 14 samples out of 35 from different localities. Others seem more restricted to special grain sizes, for example *Austrognathia* to coarse shell gravel (like the one at the opening of an underwater cave in Rovinj, Yugoslavia (fig. 1). *Pterognathia, Mesognatharia* and RIEDL's new genera from the east coast of the United States (RIEDL, 1969) rather occur in fine sand. Detritus, in such substrata, can be found in such quantities that it almost constitutes the biotope (as was KIRSTEUER's (1964) observation in Venezuela). The aspect of the typical biotope suggests that at least part of the metabolism is anaerobic. The deepest specimen found was of *Gnathostomula mediterranea* Sterrer from mud in 30 m depth in the Limski Channel near Rovinj. Most species, including RIEDL's from North Carolina, occur just at or below the water level. *Gnathostomaria lutheri* AX, however, was found in the

brackish subsoil water of an « étang » near Banyuls (southern France). Usually several species occur together in one biotope; up to 9 species of *Pterognathia* (fig. 2) could be extracted from one sample in Kristineberg, Sweden (STERRER, 1968).

Locomotion is effected by the cilia which cover the whole body. As the distance between the cilia is 1 to 3 micron and the cilia are up to 20 micron long, the beat is rather slow, as is locomotion, in comparison with most Turbellaria. Gliding over the surface is typical for *Haplognathia* species (fig. 3). *Austrognathia* (fig. 7) is usually found climbing in agglomerations of detritus, whereas

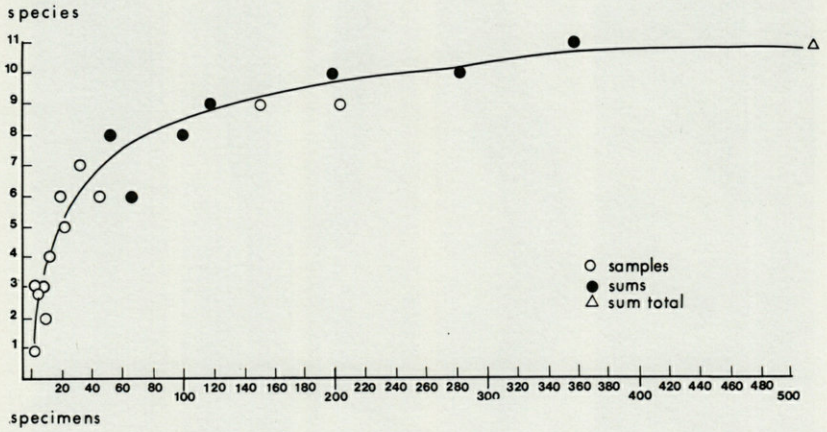


FIG. 2. — Relation between specimens and species of *Pterognathia* and *Haplognathia* per sample (Kristineberg, Swedish west coast).

Gnathostomula often swims (fig. 6). *Mesognatharia* (fig. 5) and especially *Gnathostomaria* (fig. 4) are quite able swimmers; the latter occurring in littoral subsoil water where there is less need for close contact with the substratum. The ciliary beat at the tail region is directed towards the front in *Pterognathia* and *Austrognathia* (and maybe in other genera, too), thus allowing the animal to reverse from interstitial « cul-de-sac ». The ability to swim backwards, however, was observed only in *Labidognathia longicollis* Riedl and in a hitherto undescribed genus. Kept without substratum, *Pterognathia* (and to a lesser extent *Mesognatharia*) curled up the hind end and never stretched the body to full length.

Food and *feeding behaviour* are not as yet wholly clear. Direct observations showed little (as gnathostomulids do not appear to feed under laboratory conditions), but from morphological studies

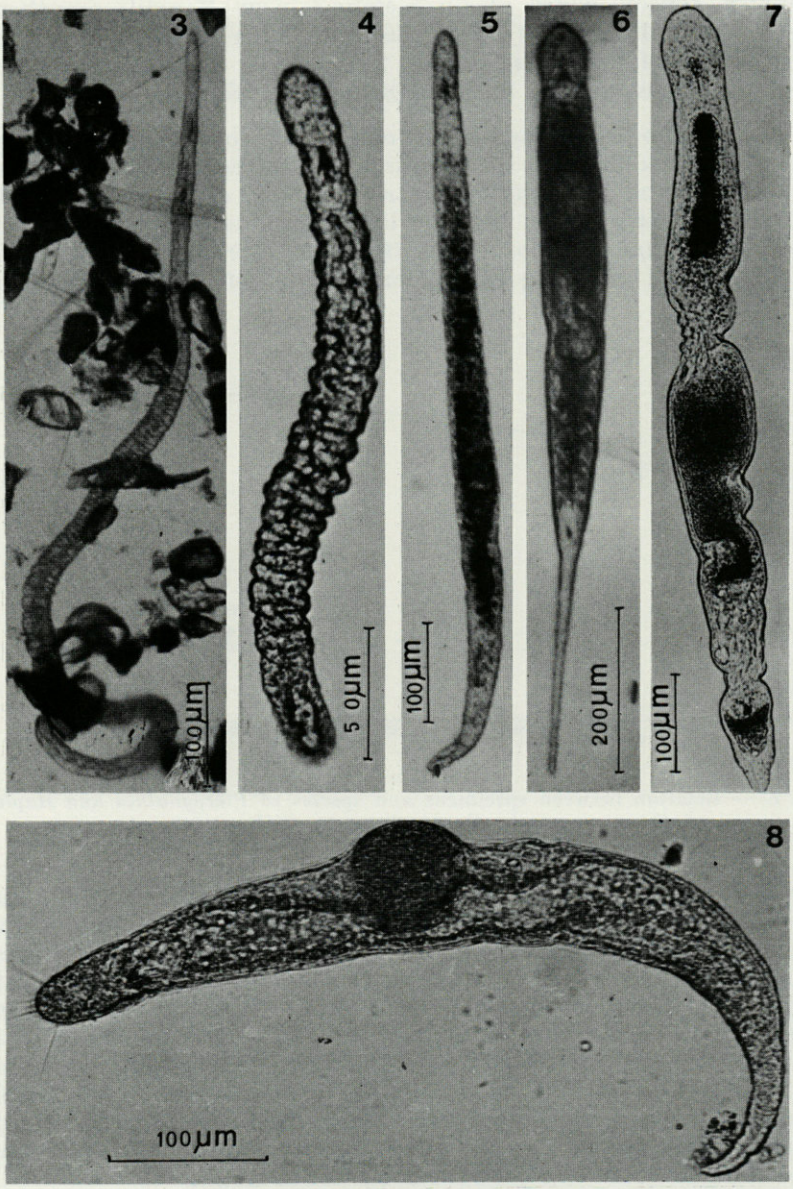


FIG. 3-8. — Body shape of free moving gnathostomulids. 3. *Haplognathia simplex* (Sterrer) (from STERRER, 1968; 4. *Gnathostomaria lutheri* Ax, anterior fragment; 5. *Mesognatharia remanei* Sterrer; 6. *Gnathostomula paradoxa* Ax; 7. *Austrognathia riedli* Sterrer, performing peristaltic movements; 8. *Gnathostomula* paradoxa Ax. Specimen with a mature egg, seen from the left side.

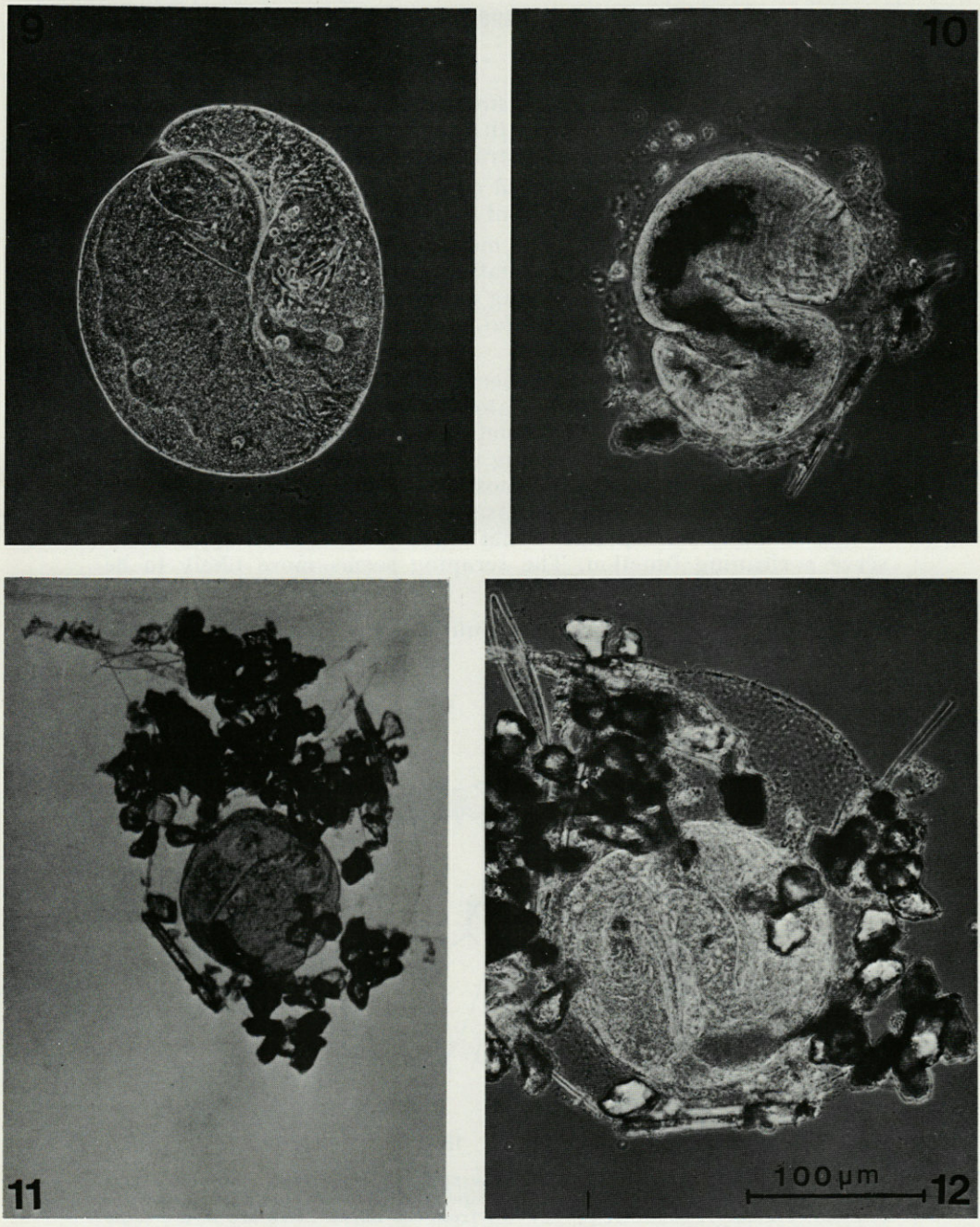


FIG. 9-12. — *Austrognatharia boadeni* nov. spec., encystment. 9. Specimen during encystment (4 hours in dish); 10-12. Encysted specimens (1 day in dish); 12 is a close-up of 11. Scale is for 9, 10 and 12.

the following data can be given :

1. Except in *Haplognathia simplex* (Sterrer), the jaws of all gnathostomulids are provided with teeth (arranged in 1 to 3 rows), mostly directed to the ventro-rostral side of the mouth.

2. Teeth can also be observed on the basal plate, their number being in direct proportion to that of the jaws.

3. The observed pattern of movements for the basal plate is back-and-forth, with a slight rotation around the transverse axis. For the jaws opening and closing is characteristic (slow in *Pterognathia,* rapid in *Gnathostomula*), with a rotation to a vertical position (teeth upwards).

4. In only about 1 % of all specimens studied, the gut contained distinct structures such as diatoms, cyanophyceae and fungal hyphae. From the pharynx structure and gut contents observed it must be concluded that grazing of the organic film covering the surfaces of sand grains is the most probable way of feeding. The upward pointing teeth of the basal plate and the fact that their number usually corresponds to that of the jaws rather suggests they serve a cleaning function. The scraping seems more likely to be effected by the jaws.

No *predators* of the gnathostomulids have been observed.

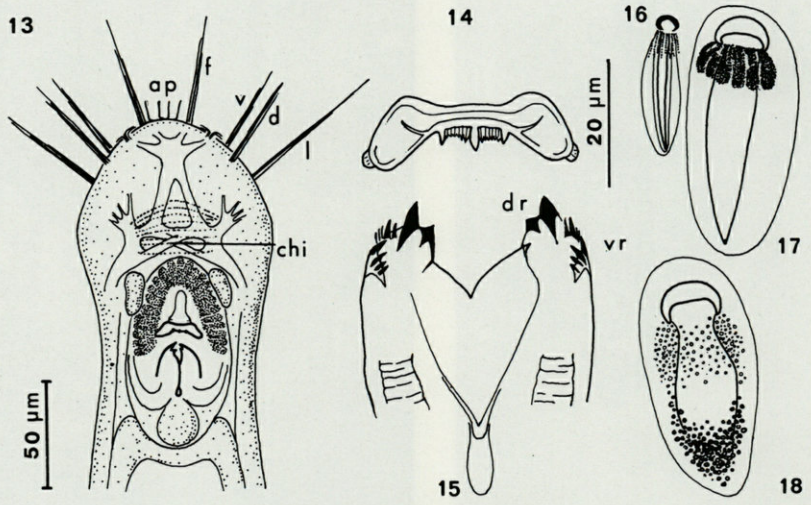


FIG. 13-18. — *Austrognataria boadeni* nov. spec. 13. Head with pharynx dorsal view; 14. Basal plate; 15. Jaws, rather squeezed, ventral view; 16. Immature conulus; 17. Mature conulus; 18. Conulus from the bursa. 14-18 are in the same scale. ap. : apicalia; chi : chiasma; d : dorsalia; dr : dorsal row of teeth: f : frontalia; l : lateralia; v : ventralia; vr : ventral row of teeth.

Biology of *fertilization*, though not directly observed, can be deduced from the sperm type and the structure of the sexual organs. At least 3 different sperm types can be distinguished :

1. The long filiform, mostly cork-screw-headed and very active *Haplognathia* and *Pterognathia* type (28 to 80 micron).

2. A pear-shaped (some species of *Gnathostomula*) or rounded (*Gnathostomaria, Mesognatharia, Labidognathia*) type (about 5 micron).

3. The cone- or mushroom-shaped « conuli » (fig. 16, 17, 20) of *Austrognathia* and *Austrognatharia* (up to 50 micron). The two latter types lack locomotory activity.

A bursa is absent in *Pterognathia* and *Haplognathia* (where sperms from copulation can be found in the gut wall of the anterior body region. A dorsally situated cuticular bursa with a mouthpiece strongly reminiscent of that of the acoel turbellarian *Convoluta* is present in *Gnathostomaria, Mesognatharia, Gnathostomula, Labidognathia, Onychognathia* and *Semaeognathia*, whereas it is soft in *Austrognathia* and *Austrognatharia*. Only in the latter two genera and in *Onychognathia* a permanent vagina is developed. The male genital pore is a simple glandular rosette in *Pterognathia*, a more or less muscular penis in *Gnathostomaria* and *Austrognathia*, and is provided with a cuticular stylet in all other known genera.

In all genera sperms from copulation could be found even in juvenile specimens, which means that first copulation usually takes place before sexual maturity. In *Pterognathia*, during copulation the glands surrounding the male opening are partially everted and stick to the partner's skin. Although hypodermal injection takes place, the final position of the sperms might be mostly due to active movements of the sperms themselves. The sperms are then stored in the gut epithelium until mature eggs are available. In *Gnathostomula* and *Mesognatharia* (and probably in other genera, too) it seems likely that sperms are injected through a temporary vagina into the bursa tissue which then produces the characteristic cuticular bursa. The sperms one by one reach the mature eggs through the narrow mouthpiece at the front end of the bursa. In *Austrognathia* one or two conuli are introduced through the vagina (which possibly functions as a sucking pump) into the bursa. Here the « conus » becomes covered with droplets, whereas the " hat " becomes hollow (fig. 18). A recent observation on *A. riedli* Sterrer, shows that, under compression, the droplets burst and the conulus takes its former shape. If these conuli are spermatophores rather than giant sperms, then the droplets must be regarded as sperms. This dilemma will probably be decided shortly by electron microscope studies currently being undertaken.

Oviposition, so far, has been observed only in *Gnathostomula jenneri* Riedl (RIEDL, 1969). With its dorsal epithelium the animal attaches itself to the substratum and starts performing peristaltic movements. The egg is then forced backwards between bursa and gut and finally breaks through the dorsal epithelium behind the bursa. This peculiar route the egg takes (one would rather expect it to break through at the place where it ripens) can be regarded as an indicator of a temporary vagina. For *G. jenneri*, RIEDL noticed that in a few cases the egg was pressed into the gut; this must be regarded as an accident. The same is true for sperms and a conulus found in the gut lumen of *Pterognathia* and *Austrognathia*, respectively. This may be attributed to too deep injection during copulation. These misled sexual products are then digested.

Development is direct. After oviposition the egg sticks to the substratum, its surface becoming somewhat hirsute. Spiral cleavage of the dexiotropic type and gastrulation as is typical for mesolecithal eggs (combination of invagination and epiboly) have been observed by RIEDL (1969). The hatching juvenile of *Gnathostomula jenneri* is about 100 micron long. From the pharinx apparatus only the middle piece of the basal plate and some muscles are present, whereas the jaws appear later, together with the sensory bristles. The jaws and basal plate do not change from that time, either in size or in aspect, except for a « körnige Degeneration » (grainy appearance) in *Haplognathia* which might be regarded as a deposition of excretory products. The male apparatus, especially the penis, always appears before the female organs, the stylet being produced from its distal end. In *Austrognathia riedli*, the unpaired testis develops from paired anlagen which then join dorsally to the gut.

Finally I would like to add some morphological and biological *adaptations* to the environment. In all genera except *Pterognathia* and *Haplognathia* sensory organs are present in the form of 1 to 2 pairs of simple and 3 to 5 pairs of compound sensory bristles (fig. 13). These are arranged frontally and laterally on the head. In addition a row of stiff cilia is present on the dorsal side of the head. The regularity of number and disposition of the sensory bristles will be an important character in the systematics of the gnathostomulids. In some genera (*Austrognathia, Mesognatharia*) ciliary pits containing rather stiff cilia are present laterofrontally on the head. The posterior end of the body can bear sensory cilia, which in a new *Austrognathia* species reach a length of over 100 micron. Microvilli are present on the body epithelium as well as in the mouth cavity, the latter villi being very long and closely compacted. The increased surface area might serve for nutrition (as in Pogonophora) as well as for respiration. Adhesive organs are present in *Austrognathia*, in some species being arranged in

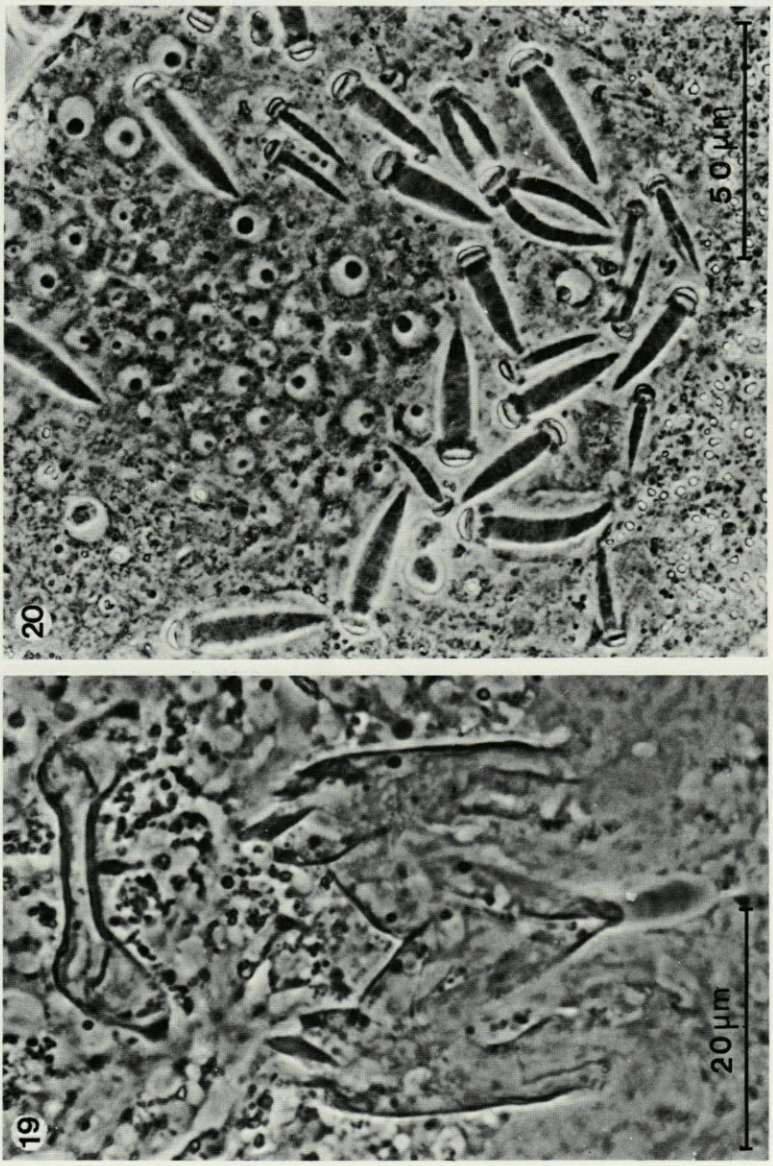


FIG. 19-20. — *Austrognatharia boadeni* nov. spec. 19. Jaws and basal plate, rather squeezed; 20. Testis with conuli and conuli producing cells.

a horseshoe-shape behind the male opening. A characteristic morphological feature of *Gnathostomula* is the tail, which is especially long and highly retractile in *G. axi* Kirsteuer.

Fragmentation of the body is a very strange phenomenon, occurring in *Haplognathia, Pterognathia* and *Gnathostomaria*. About 80 % of all *Haplognathia* and *Pterognathia* specimens found on the Swedish west coast were anterior ends (Sterrer, 1968); most included the ovary region, but also some posterior ends (containing the male organs) were noticed. In october 1966, all 259 specimens of *Gnathostomaria lutheri* Ax collected at the type locality in Banyuls were anterior fragments. This agrees with Ax's observation (Ax, 1964) that " in September-October, of more than 100 specimens less than half a dozen were adults ". It has to be concluded that fragmentation in some genera is a biological norm, possibly reducing the food requirements during hibernation.

Gregariousness has been reported for *Gnathostomula jenneri* (Riedl, 1969).

Encystment was observed in *Austrognatharia boadeni* nov. spec. (fig. 9-20). This species was extracted from wet sand or small pools at low water neap tide level. Kept in small dishes, it started to produce a mucous layer around the body (fig. 9) which first connected the head with the tail (after 4 hours). Later stages (1 day) show a thick mucous ball with tiny, crystal-like inclusions and encrusted with sand and detritus (fig. 10-12). The animal in the centre performs peristaltic movements. At this time, non-encysted specimens of the same species and *Gnathostomula paradoxa* kept in the same dish were already sluggish or dead. Freed from the cyst by means of needles, the animal swam quite slowly; maybe during encystement the cilia are partly reduced. The mucous is very probably produced by rhabdoid-like glands which are present all over the body. The ability to form a mucous cyst might be regarded as an adaptation to changing chemical properties of the environment during the tidal cycle. It has never been observed in any other species.

This brief survey the biological data available demonstrates how many interesting features we can expect to find. Now that the extraction of large numbers of specimens is no longer a problem, we should be able to do rearing and experimental work in order to get a more complete understanding of this peculiar worm class.

Description of *Austrognatharia boadeni* nov. gen., nov. spec.

In view of the recent finds (Kirsteuer, 1979, 1970; Sterrer, 1970) of *Austrognathia*-related species, it has become necessary to

create the new genus *Austrognatharia*. The following gives a description of the new species *Austrognatharia boadeni* mentioned in this paper, followed by the diagnosis of class, order, sub-order, family and the two genera concerned. A more detailed systematic discussion can be found in STERRER 1971.

Austrognatharia boadeni nov. gen.,. nov. spec.

(Fig. 9-20)

Type locality : Portaferry (Northern Ireland), near Green Island (cf. « locality 4 » in BOADEN, 1966, and STERRER, 1968); coarse sand with detritus at LWN tide level.

Material : 28 specimens, whereof 26 in squeezed preparation.

This species is dedicated to my friend Dr. P.J.S. BOADEN (Belfast) for his kind invitation and help.

External features and nervous system.

Length of adults 800 - 1 000 micron, posterior end flunt without a tail.

Sensorium composed of 2 pairs of sensory cilia (apicalia), 4 pairs of compound bristles (frontalia, ventralia, dorsalia, lateralia), a row of stiff cilia on the dorsal side of the head and a pair of ciliary pits laterofrontally on the head. *Brain* with a marked chiasma.

Digestive tract.

Gut lumen usually filled with crystal-like grains which give the gut a dark appearance in phase contrast.

Basal plate : length 8-9 micron, breadth 28-30 micron. Medio-rostral lobe lacking. 15-18 long teeth at the caudal side pointing upwards, whereof the middle and the lateral pair prominent, the others rather delicate. *Jaws* : length 30-31 micron. Dorsal row of teeth consisting of only two strong teeth (terminal and subterminal tooth) ventral row of 4-9 smaller teeth.

Sexual organs.

Dorsal *vagina,* thick-lipped; *bursa* without cuticular structures. *Testis* unpaired, *penis* without cuticular structures. Length of mature *conuli* : 30-38 micron, breadth 8 micron. Hat small and short, collar of granules present.

DIAGNOSES

Class *Gnathostomulida*

Small Plathelminthes with a muscular pharynx usually provided with paired cuticular jaws and an unpaired cuticular basal plate. Epidermis monociliated. Parenchyma poorly developed. Hermaphrodites.

Distribution only marine so far.

Order *Bursovaginoidea* Sterrer

Gnathostomulida with a bursa and often a vagina, sperm not filiform. Male opening with an injectory penis. With paired sensory organs on the rostrum, and with occipitalia. Body elongated to fairly plump (index smaller than 25); rostrum rather blunt, often plump (index usually less than 3), and mostly delimited by a sulcus. Pharynx musculature concentrated; jaws open-lamellar to fused-lamellar, without wing-shaped apophyses; solid symphysis, if present, longer than wide. Exceptionally, basal plate and jaws are lacking.

Suborder *Conophoralia* Sterrer

Bursovaginoidea with a soft bursa and mostly a vagina. Penis muscular, without a cuticular stylet. Testis usually unpaired, situated dorsally. Sperm large (usually about 15 µm, max. 45 µm), conical (" conuli "), and without filaments. Sensorium consisting of max. 4 pairs of compound bristles and 2 pairs of apicalia.

Family *Austrognathiidae*

Conophoralia with two pairs of apicalia and 4 pairs of long (40-55 µm) compound bristles, of which the ventralia originate closer to the dorsalia than to the rostralia. Ciliary pits present. With a pair of prepharyngeal glands. Epidermal cells in stripes of 2-3, epidermal inclusions usually in groups. Testis unpaired, situated dorsally. Usually with a vagina. Basal plate winged, with a toothed central part and pronounced lateral, but small rostral

wings. Jaws lamellar and closed, with up to 3 horizontal rows of teeth. Without a jugum. Without ability to swim backwards.

Two described (*Austrognathia* Sterrer, 1965, *Austrognatharia* nov. gen.), one undescribed genus.

Genus *Austrognathia* Sterrer

Slender to fairly plump Austrognathiidae with jaws with two well developed rows of teeth. Basal plate with a median wing; teeth of basal plate rather equal in diameter.

Type species : *A. riedli* Sterrer, 1965.

Two described species : *A. riedli* Sterrer, 1965; *A. hymanae* Kirsteuer, 1970. 3 undescribed species.

Genus *Austrognatharia* nov. gen.

Fairly slender to plump Austrognathiidae. Jaws with only the ventral row of teeth well developed, dorsal row reduced to one tooth (subterminal tooth). Basal plate without a median wing; teeth of basal plate rather unequal in diameter.

Type species : *A. boadeni* nov. spec.

3 described species : *A. boadeni* nov. spec., *A. sterreri* (Kirsteuer, 1969a), *A. kirsteueri* Sterrer, 1970.

About 9 undescribed species.

SUMMARY

Since the description of the first Gnathostomulida in 1956 by Ax, the number of species described has risen to more than 80 and the number of genera to 18. Our knowledge of the biology is fragmentary and a brief review will be given.

1°) The typical biotope is sand rich in detritus.

2°) Locomotion is by cilia (which are long and widely spaced), and is thus slow.

3°) Nutrition : with teeth and a basal plate the surface film of sand grains is scraped off.

4°) Reproduction : Subepidermal impregnation or copulation through a vagina. The eggs are released through a rupture in the body wall.

5°) Development : Direct with spiral cleavage. The basal plate is formed first.

6°) Fragmentation of the body occurs in some genera and the function of this phenomenon is unknown.

7°) Sense organs : simple and compound bristles and ciliated pits occur on the head.

8°) Encystment occurs in *Austrognatharia boadeni* nov. spec.

REFERENCES

Ax, P., 1956. Die Gnathostomulida, eine rätselhafte Wurmgruppe aus dem Meeressand. *Abh. math.-naturw. Kl. Akad. Wiss.*, Mainz, **8** : 1-32.

Ax, P., 1964. Die Kieferapparatur von *Gnathostomaria lutheri* Ax (Gnathostomulida). *Zool. Anz.*, **173** (3) : 174-181.

Boaden, P.J.S., 1966. Interstitial Fauna from Northern Ireland. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, **2** : 125-130.

Kirsteuer, E., 1964. Eine neue Gnathostomulide aus der Mangroveregion des Archipels Los Roques, Venezuela. *Zool. Anz.*, **172** (6) : 436-440.

Kirsteuer, E., 1968. Gnathostomulida, a New Component of the Benthic Invertebrate Fauna of Lagoons. Proc. Intern. Symp. on Coastal Lagoons, Mexico City (in the press).

Kirsteuer, E., 1969. On some species of Gnathostomulida from Bimini, Bahamas. *Am. Mus. Novit.*, 2356 : 1-21.

Kirsteuer, E., 1970. On some species of meiobenthic norms of the Clay Gnathostomulida from Barbados, West Indies. *Am. Mus. Novit.*, 2432 : 1-10.

Riedl, R., 1969. Gnathostomulida from America. First Record of the new Phylum from North America Shores. *Science*, **163** (3866) : 445-452.

Rieger, R. und W. Sterrer, 1968. *Megamorion brevicauda* gen. nov., spec. nov., ein Vertreter der Turbellarienordnung Macrostomida aus dem Tiefenschlamm eines norwegischen Fjords. *Sarsia*, **31** : 75-100.

Sleigh, M.A., 1962. The biology of Cilia and Flagella. Intern. Series of Monographs on Pure and Applied Biology, **12** : 242 p.

Sterrer, W., 1965. *Gnathostomula axi* Kirsteuer und *Austrognathia* (ein weiteres Gnathostomuliden-Genus) aus der Nordadria. *Z. Morph. Okol. Tiere*, **55** : 783-795.

Sterrer, W., 1966. Neue Gnathostomulida. *Veröff. Inst. Meeresforsch.*, Bremerh., **2** : 201-208.

Sterrer, W., 1968. Beiträge zur Kenntnis der Gnathostomulida. I. Anatomie und Morphologie des Genus *Pterognathia* Sterrer. *Ark. Zool.*, **22** (1) : 1-125.

Sterrer, W., 1971. Systematics and evolution within the Gnathostomulida. *Syst. Zool.* (in press).

DISCUSSION

Following the paper by W. STERRER

MICHEL. — Have you studied the anatomy and histology of the digestive tract ? Are there glands connected with the jaws ? Are they serous glands ?

STERRER. — Anatomical studies have been made, especially on the Genus *Pterognathia* (STERRER, 1968). At least two types of glands are connected with the mouth cavity; their function, however, is not as yet known.

CLAUSEN. — Have you solved the problem of cilia/flagella in this case ?

STERRER. — Electron microscopy studies showed that the cilia of gnathostomulids follow the 9 + 2 pattern. As the difference between cilia and flagella turned out to be a purely functional one (SLEIGH, 1962), and gnathostomulids have true cilia, I introduced the term « monociliary » which means : one cilium per cell.

WOLFF. — You mentioned 30 m as the greatest depth known for Gnathostomulida. Was there ever looked for them at greater depths ?

STERRER. — I have no doubt that we will find them in still greater depths, as far as the vertical distribution of the special gnathostomulid substratum goes (Recent investigations, in fact, produced a new *Austrognatharia* species from 130 m). Deep mud bottoms (rich in tiny turbellarians (see RIEGER & STERRER, 1968), however, never produced a gnathostomulid.

THE REDUCTION-OXIDATION PROPERTIES OF MARINE SEDIMENTS AND THE VERTICAL DISTRIBUTION OF THE MICROFAUNA

by Tom FENCHEL

Laboratory of Ecology, Zoological Institute, University of Aarhus, DK-8000 Århus C, Denmark

SOMMAIRE

Les propriétés oxydo-réductrices des sédiments sableux marins en eau peu profonde sont étudiées. Une couche discontinue d'oxydo-réduction est présente dans la plupart des cas. Les facteurs influençant les propriétés d'oxydo-réduction des sédiments (volume de matière organique, disponibilité en oxygène, lumière) sont exposés.

La distribution verticale de la microfaune a été associée au profil d'oxydo-réduction dans les sédiments. La distribution verticale de chaque espèce peut être expliquée en fonction de trois facteurs. 1. Aptitude à se nourrir de microorganismes, qui sont dépendant de certaines conditions d'oxydo-réduction. 2. Tolérance aux conditions anaérobies et 3. Tolérance aux composés toxiques réducteurs et en particulier à H_2S. Quelques cas sont exposés.

La signification trophique des produits finaux de la décomposition anaérobie qui sont utilisés par les Bactéries chemo et photoautotrophes est démontrée.

Ansi, dans des sédiments d'eau peu profonde, les Sulphobactéries seules peuvent constituer plus de 20 % de la nourriture des Protozoaires ciliés.

INTRODUCTION

In spite of the significance of the decomposer chain in the marine ecosystem many of its details are still poorly known. The remains of plants, which mainly consist of nitrogen poor compounds (cellulose, lignin, etc.) have in many cases prooved to be of little nutritive value for the « detritus feeders » which are actually dependent on the transformation of the detritus into bacterial biomass (NEWELL, 1965). Detailed analysis of the food of ciliates (FENCHEL, 1968 a) and rotifers (THANE-FENCHEL, 1968) have shown that practically no representatives of these groups eat « detritus »; the food being composed of bacteria or representatives of the microflora- or fauna. It is probably also the case for other representatives of the microfauna that a conversion into bacterial biomass is essential for the utilization of organic detritus.

In the aerobic strata of the sediments bacteria and other heterotrophic components of the system can decompose organic material completely into oxidized inorganic compounds which are devoid of potential energy.

However, as shown by several authors (e.g. KANWISHER, 1962, FENCHEL & JANSSON, 1966, the present investigation) the greater part of sediments often constitute an anaerobic environment. Here anaerobic bacteria may, instead of oxygen utilize organic compounds and for further decomposition also inorganic compounds (SO_4^{--}, NO_3^-, CO_2, etc.) as hydrogen acceptors when oxidizing their substrate. If organics are used low molecular, reduced organics (fatty acids, alcohols, etc.) are produced; if inorganic hydrogen acceptors are used, reduced inorganic compounds (H_2S, NH_3, CH_4, etc.) are produced. All these compounds still contain parts of the energy originally present in the organic substrates of the anaerobic decomposers. When the reduced compounds diffuse upwards to regions where oxygen is present this energy is utilized by chemoautotrophic bacteria. The energy obtained by the oxidation of H_2S, NH_3, etc. is utilized for reducing external CO_2 to organics. These processes thus resemble primary production since energy in a form, which cannot be exploited by higher life is converted into particulate, organic matter, but of course the energy is originally derived from the photosynthesis of green plants.

If light penetrates to the reduced zone photosynthetic bacteria are active. They utilize the reduced compounds (notably H_2S, but also H_2 and organics) directly for reduction of external CO_2 in a photosynthetic process.

The trophic significance of the above mentioned processes was demonstrated by SOROKIN (1964, 1965) in stagnant, stratified lakes and in the Black Sea. It was thus shown how the production of organic matter

and consequently new food chains are linked to the end products of anaerobic decomposition.

In sediments, as well as in stagnant water bodies the processes lead to a vertical zonation of chemical factors and of the bacteria, the flora and the fauna due to the one way supply of oxygen and of light (see Fig. 1).

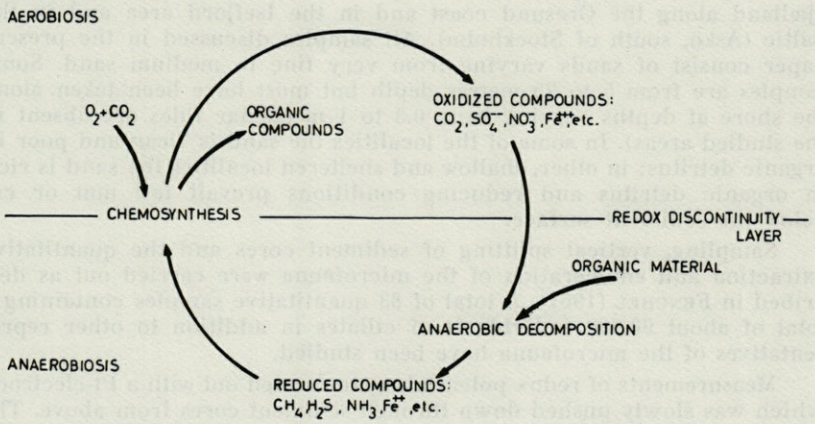


FIG. 1. — Bacterial processes taking place at and below the redox discontinuity layer in sediments.

As an indicator for the processes the vertical distribution of compounds as O_2, H_2S, Fe++, Fe+++, etc. may be studied. Measurements of reduction-oxidation potentials as an « integrative » measure prooved to be of value. As shown by BERNER (1963) the Eh values of strongly reducing (i.e. negative potentials) sediments are controlled by the sulphide ion activity. At higher electrode potentials the chemical systems controlling Eh are not known in detail but a correlation between Eh and the state of a number of compounds, occurring in as well a reduced as an oxidized form, for example iron and nitrogen compounds, have been demonstrated (MORTIMER, 1941-1942).

The purpose of the present investigation is to study these processes in marine sediments and their importance for the microfauna (vertical zonation, trophic significance). The work is a part of a general study of the ecology of the microfauna in marine benthos with special reference to protozoa (FENCHEL, 1967, 1968a, b). The results described in the present paper are given in full detail in FENCHEL (1969).

MATERIAL AND METHODS

Samplings took place in several localities off the Danish island Sjælland along the Øresund coast and in the Isefjord area and in the Baltic (Askö, south of Stockholm). All samples discussed in the present paper consist of sands varying from very fine to medium sand. Some samples are from 5 to 25 metres depth but most have been taken along the shore at depths varying from 0.3 to 1 m (Lunar tides are absent in the studied areas). In some of the localities the sand is clean and poor in organic detritus; in other, shallow and sheltered localities the sand is rich in organic detritus and reducing conditions prevail few mm or cm below the sediment surface.

Sampling, vertical splitting of sediment cores and the quantitative extraction and enumeration of the microfauna were carried out as described in FENCHEL (1967). A total of 83 quantitative samples containing a total of about 90,000 individuals of ciliates in addition to other representatives of the microfauna have been studied.

Measurements of redox potentials were carried out with a Pt-electrode which was slowly pushed down through sediment cores from above. The reference electrode (calomel) made contact to the supernatant water of the sample through a KCl-bridge. Potentials were measured with a pH-meter and the readings corrected to Eh by adding the potential of the reference electrode (+ 244 mV).

Total H_2S was quantified by potentiometric titration using silver wire as indicator electrode and titrating with 0.01 N $AgNO_3$. Oxygen was measured with polarographic electrodes.

Details on the food of different species of ciliates derive from FENCHEL (1968 a).

RESULTS AND DISCUSSION

Very coarse sands and sands exposed to surf are oxidized throughout (i.e. at least 20 cm below the sediment surface). In most other localities a characteristic « redox profile » is developed : at the surface the Eh of the sediment is close to that of the sea-water i.e. around + 400 mV. Going down in the sediment the Eh decreases slowly to values around + 200 mV whereafter it decreases quickly to values between — 100 to + 100 mV. Even deeper in the sediment Eh may slowly decrease further to values around — 200 mV. Thus a more or less well defined " redox discontinuity layer " exists (figs 2-3). Negative potentials are always associated with the presence of free H_2S (fig. 2) which may occur in concentrations of

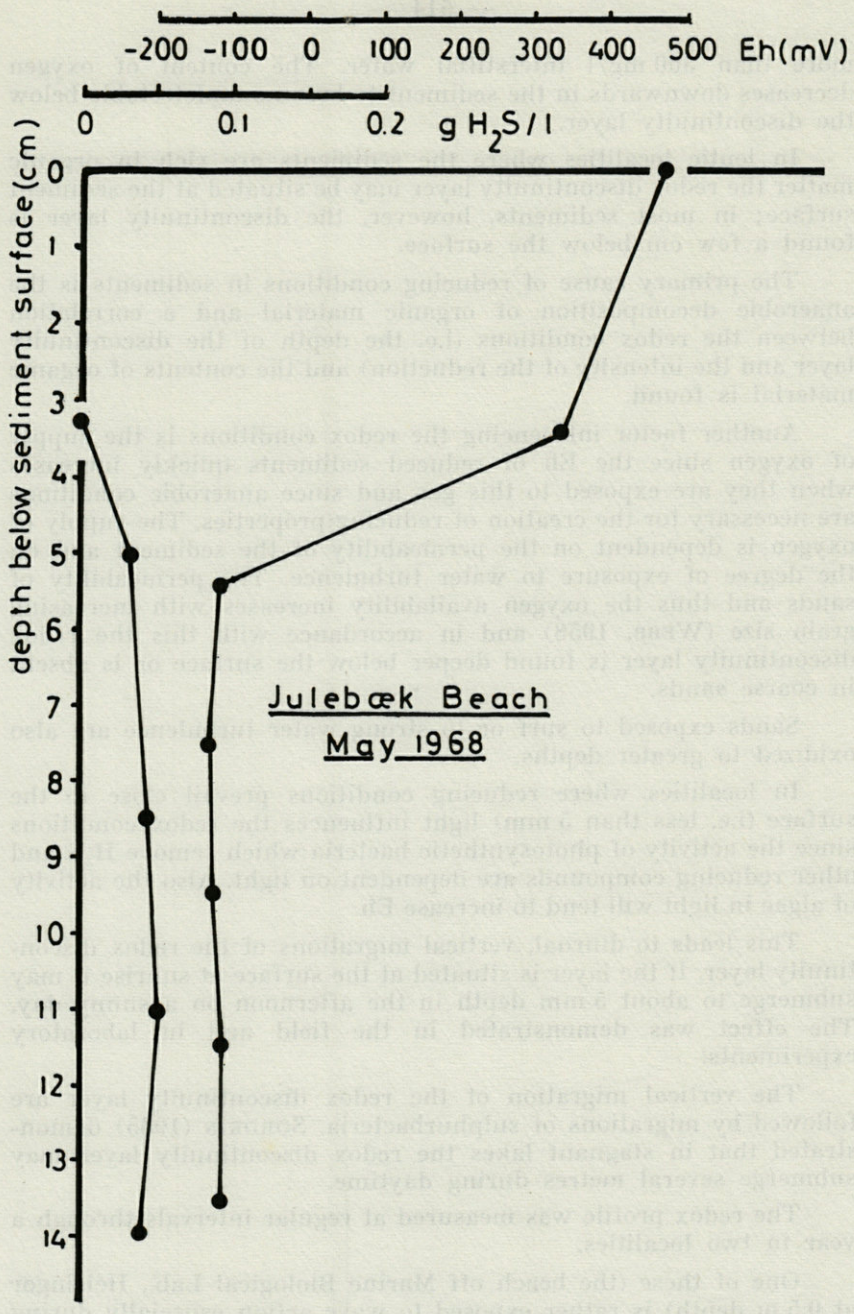


FIG. 2. — The redox profile and the vertical distribution of H_2S in a sandy beach sediment (0,3 m depth).

more than 300 mg/l interstitial water. The content of oxygen decreases downwards in the sediment to become undetectable below the discontinuity layer.

In lentic localities where the sediments are rich in organic matter the redox discontinuity layer may be situated at the sediment surface; in most sediments, however, the discontinuity layer is found a few cm below the surface.

The primary cause of reducing conditions in sediments is the anaerobic decomposition of organic material and a correlation between the redox conditions (i.e. the depth of the discontinuity layer and the intensity of the reduction) and the contents of organic material is found.

Another factor influencing the redox conditions is the supply of oxygen since the Eh of reduced sediments quickly increases when they are exposed to this gas and since anaerobic conditions are necessary for the creation of reducing properties. The supply of oxygen is dependent on the permeability of the sediment and on the degree of exposure to water turbulence. The permeability of sands and thus the oxygen availability increases with increasing grain size (WEBB, 1958) and in accordance with this the redox discontinuity layer is found deeper below the surface or is absent in coarse sands.

Sands exposed to surf or to strong water turbulence are also oxidized to greater depths.

In localities where reducing conditions prevail close to the surface (i.e. less than 5 mm) light influences the redox conditions since the activity of photosynthetic bacteria which remove H_2S and other reducing compounds are dependent on light. Also the activity of algae in light will tend to increase Eh.

This leads to diurnal, vertical migrations of the redox discontinuity layer. If the layer is situated at the surface at sunrise it may submerge to about 5 mm depth in the afternoon on a sunny day. The effect was demonstrated in the field and in laboratory experiments.

The vertical migration of the redox discontinuity layer are followed by migrations of sulphurbacteria. SOROKIN (1965) demonstrated that in stagnant lakes the redox discontinuity layer may submerge several metres during daytime.

The redox profile was measured at regular intervals through a year in two localities.

One of these (the beach off Marine Biological Lab., Helsingør at 0.5 m depth) is rather exposed to wave action especially during the stormy winter. Driftweed is washed into the sediments

especially during the autumn and the winter. As a consequence the sediments are strongly reducing in autumn as long as this period is still relatively calm, oxidized during the winter due to regular exposure to strong surf and again reducing during the summer and especially during the spring. Thus the O « isovolt » was found at about 5 cm depth in the autumn and about 9 cm depth in the spring while the sediment was oxidizing (Eh > + 200 mV) down to at least 18 cm depth during the winter.

The other locality is situated in a sheltered bay south of Helsingør (Nivå Bay). Here the sediments are reducing rather close to the surface throughout the year. The depth of the redox discontinuity layer is here mainly controlled by light and consequently it submerges during summer. In the surface the Eh lies between + 100 and + 200 mV during late autumn and in the winter and above + 400 mV in the summer (all measurements were carried out at about 9 a.m.). As could be expected the effect is only detectable to about 1 cm depth; at greater depths this sediment is always reducing.

A clear correlation between the redox profile and the vertical distribution of the fauna was found.

In sediments which are oxidized throughout the typical pattern of the vertical distribution of the different species is absent. In sediments with a redox discontinuity layer three groups of species may be distinguished; those living in the oxidized surface layers, those living in the vicinity of the discontinuity layer in lightly reducing environments and those living in the strongly reducing sulphide zone.

Among the first group the great majority of the micro metazoa (all gastrotrichs, archiannelids, tardigrades, harpacticoids and ostracodes, most rotifers and turbellarians and some nematodes) belongs. Among the ciliates all amphileptids (*Loxophyllum, Litonotus* and *Hemiophrys* spp.), the majority of the *Aspidisca* spp., *Pleuronema coronatum, Frontonia arenaria* and *F. marina, Diophrys scutum, Chlamydodon* spp., *Helicoprorodon gigas* and the *Blepharisma spp.* may be mentioned as examples of forms confined to the oxidized zone.

In the underlying lightly reducing sediments only nematodes and some few turbellarians and rotifers represent the metazoa. The ciliates are represented by a large number of forms for example the representatives of the Loxodidae (*Remanella, Ciliofaurea* and *Kentrophorus* spp.) which are often dominating the fauna in this zone, especially in fine sands. Also the *Geleia* spp., *Homalozoon caudatum* and *Mesodinium pupula* are characteristic. If the underlying sulphide zone is well developed also species belonging to genera as *Plagiopyla, Metopus* and *Sonderia* will live here.

The sulphide zone has a rather poor fauna; this is especially so when the metazoa are considered as only nematodes and sporadically a few rotifers occur here. The ciliate fauna consists of rather few very characteristic species : *Caenomorpha levandri, Metopus* spp., *Sonderia* spp., *Myelostoma bipartitum, Saprodinium halophila, Frontonia microstoma* and a few others.

The above mentioned pattern of zonation has with few modifications been found in all sandy sediments with a redox discontinuity layer. It should be mentioned, however, that a number of ciliate species may occur in all levels of the sediment. As examples the *Euplotes* spp., *Uronychia transfuga*, some small hymenostome ciliates and several species of *Trachelonaphis* and *Lacrymaria* may be mentioned.

In order to explain this pattern of zonation three things should be considered separately for each species in question : 1. Preference to or dependence of certain microorganisms for food which require certain redox conditions; 2. The tolerance to anaerobicity and 3. The tolerance to toxic, reduced compounds, notably H_2S.

Thus for example the numerous species of ciliates (*Metopus* spp., *Sonderia* spp., etc.) which have specialized on feeding on various bacteria of the sulphur cycle could be expected and do occur in or just above the sulphide zone and also a number of other bacterivorous ciliates could be expected to and do concentrate in the redox discontinuity layer. The species feeding on protophytes could be expected to live in the photic surface layers and this is also the case for many forms. However, studies on the vertical distribution of diatoms and green flagellates have shown that these forms often occur in large numbers in deeper strata of the sediments and in accordance with this several species of herbivorous ciliates live far below the photic zone. As examples the *Remanella* spp. and *Frontonia microstoma* could be mentioned; the vertical distribution of these species are without doubt controlled by chemical factors.

In some cases a combination of the food factor and chemical factors determines the vertical distribution in sediments. Laboratory and field observations have shown that the ciliate *Parablepharisma pellitum* is confined to anaerobic and sulphide containing environments. Its food consists mainly of purple sulphurbacteria and the ciliate is therefore confined to live in localities where reducing properties prevail in the photic zone and its vertical distribution confined to a rather narrow layer below the surface. *Blepharisma salinarum* also feeds on purple sulphurbacteria but this form requires more oxidizing conditions and is therefore always found in similar localities as *Parablepharisma* but lives closer to the sediment surface. (Purple sulphurbacteria have a wide redox range; in more

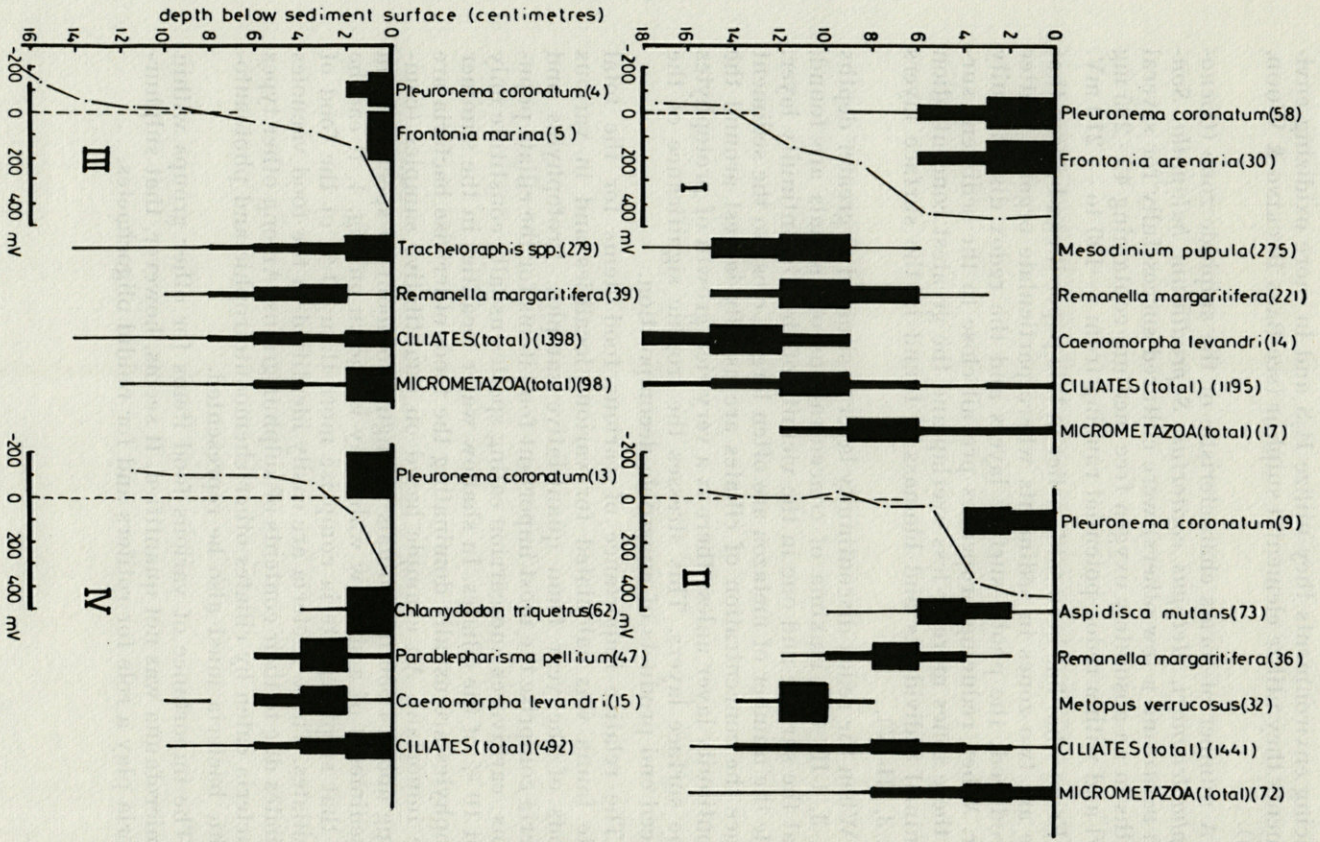


FIG. 3. — The redox profile and the vertical distribution of some ciliate species and the total numbers of ciliates and of micro metazoa. Numbers in brackets are the absolute numbers found in the sample, i.e. per cm² surface area. I. Helsingør Beach, 0.5 m depth. II. Sandy bottom in Øresund, 10 m depth. III. Nivå Bay, 0.3 m depth. IV. Nivå Bay, 0.1 m depth.

reducing environments they utilize H_2S and in more oxidizing environments they utilize elemental sulphur (see BAAS BECKING & WOOD, 1955).

A number of forms characteristic of the sulphide zone (*Caenomorpha levandri, Metopus contortus, Saprodinium halophila, Sonderia vorax* and a few others) were cultured successfully for several months in an absolutely oxygen free medium containing 42 - 295 mg H_2S/l and with a redox potential ranging from — 190 to — 210 mV.

From what has been said earlier in this paper it can be seen that there are two zones in sediments where particulate organic matter is produced; the photic surface layers and the redox discontinuity layer. When reducing properties prevail close to the sediment surface these zones more or less overlap and the greatest concentration of animal individuals and biomass is found in the surface layers (Fig. 3, III-IV).

When the redox discontinuity layer is situated at greater depths (Fig. 3, I-II) two maxima of concentrations of animals are found, one at the surface and one in the vicinity of the discontinuity layer. While the number of metazoa are often largest close to the sediment surface the concentration of ciliates are usually largest around the discontinuity layer unless there is a very rich growth of protophytes in the surface layers. This stresses the trophic significance of the reduced end products of anaerobic decomposition.

The relative importance of various food items for the total ciliate fauna was calculated for various localities and in various periods of the year from quantitative samples. Protophytes and bacteria comprise the most important food items for the ciliate populations; carnivores and carrion eating species usually constitute only about 10 % of the ciliates. In shallow water localities in the summer protophytes are usually dominating the food, otherwise bacteria are more important. An example based on quantitative samples (comprising about 4 600 individuals belonging to about 40 species) from the sediments of a shallow water bay is shown on Fig. 4. It can be seen that sulphurbacteria comprise more than 20 % of the food of the ciliates. These bacteria are easily identified in the food vacuoles of ciliates due to their contents of sulphur grains. Among other types of bacteria eaten by ciliates other chemoautotrophic and photoautotrophic bacteria must also be represented.

The importance of various food items for other groups within the microfauna was not quantified. It seems, however, that sulphurbacteria play a role for rotifers and for naidid oligochaetes.

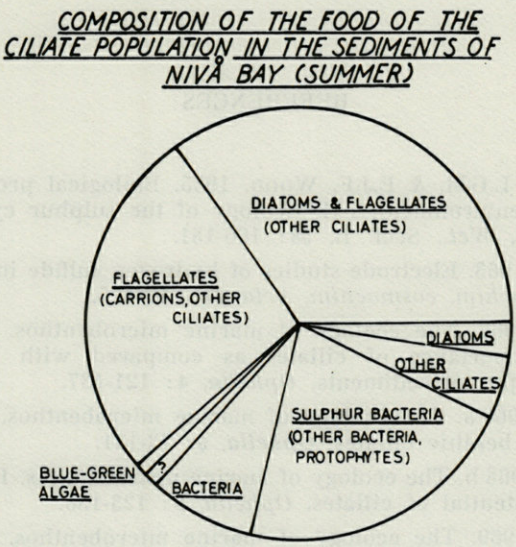


FIG. 4. — The relative importance of different food items for the total ciliate fauna in the sediments of Nivå Bay in summer; based on about 4 600 individuals representing about 40 species.

SUMMARY

The reduction-oxidation properties of sandy marine shallow water sediments were studied. A redox discontinuity layer is present in most cases. Factors influencing the redox properties of sediments (contents of organic material, oxygen availability, light) are discussed.

The vertical distribution of the microfauna was correlated with the redox profile in the sediments. The vertical distribution of each species must be explained by considering three factors : 1. Specialization to feed on microorganisms which are dependent on certain redox conditions; 2. The tolerance to anaerobic conditions and 3. The tolerance to toxic, reducing compounds, notably H_2S. A few cases are exemplified.

The trophic significance of the end products of anaerobic decomposition which are utilized by chemo- and photoautotrophic bacteria is demonstrated. Thus, in a shallow water sediments sulphurbacteria alone may constitute more than 20 % of the food the ciliated protozoa.

REFERENCES

BAAS BECKING, L.G.M. & E.J.F. WOOD, 1955. Biological processes in the estuarine environment. I-II. Ecology of the sulphur cycle. *Proc. K. ned. Akad. Wet.*, Sect. B, **58**: 160-181.

BERNER, R.A., 1963. Electrode studies of hydrogen sulfide in marine sediments. *Geochim. cosmochim. Acta*, **27**: 563-575.

FENCHEL, T., 1967. The ecology of marine microbenthos. I. The quantitative importance of ciliates as compared with metazoans in various types of sediments. *Ophelia*, **4**: 121-137.

FENCHEL, T., 1968 a. The ecology of marine microbenthos. II. The food of marine benthic ciliates. *Ophelia*, **5**: 73-121.

FENCHEL, T., 1968 b. The ecology of marine microbenthos. III. The reproductive potential of ciliates. *Ophelia*, **5**: 123-136.

FENCHEL, T., 1969. The ecology of marine microbenthos. IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated protozoa. *Ophelia*, **6** : 1-182.

FENCHEL, T. & B.-O. JANSSON, 1966. On the vertical distribution of the microfauna in the sediments of a brackish-water beach. *Ophelia*, **3**: 161-177.

KANWISHER, J., 1962. Gas exchange of shallow marine sediments. *In :* Marshall, N. (ed.) : Symposium on the environmental chemistry of marine sediments. Narragansett Marine Laboratory. University of Rhode Island. Occasional Publication No 1.

MORTIMER, C.H., 1941-42. The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes, I-II. *J. Ecol.*, **29**: 280-329; **30**: 147-201.

NEWELL, R., 1965. The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae* and the bivalve *Macoma balthica*. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **144**: 25-45.

SOROKIN, J.I., 1964. On the primary production and bacterial activities in the Black Sea. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, **24**: 41-60.

SOROKIN, J.I., 1965. On the trophic role of chemosynthesis and bacterial biosynthesis in water bodies; pp. 187-205 *in :* C.R. Goldman (ed.) : Primary Productivity in Aquatic Environments. Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 18 Suppl. University of California Press, Berkeley.

THANE-FENCHEL, A., 1968. Distribution and ecology of non-planktonic brackish-water rotifers from Scandinavian waters. *Ophelia*, **5**: 273-297.

WEBB, J.E., 1958. The ecology of Lagos Lagoon. V. Some physical properties of lagoon deposits. *Phil. Trans. Soc.*, Ser. B, Biol. Sci., no. 683, 241 : 393-419.

DISCUSSION

Following the paper by T. FENCHEL

HOLME. — Is the visible appearance, the blackness of the sediment, a good guide to the redox potential ?

FENCHEL. — No, not always. The black colour of sediments may be due to organic materials instead of ferrous sulphides. Thus not indicating reducing conditions.

DONNÉES ÉCOPHYSIOLOGIQUES SUR LA RÉPARTITION DES OLIGOCHÈTES MARINS MEIOBENTHIQUES.

INCIDENCE DES PARAMÈTRES SALINITÉ, TEMPÉRATURE, SUR LE MÉTABOLISME RESPIRATOIRE DE DEUX ESPÈCES EURYHALINES DU GENRE *MARIONINA* MICHAELSEN 1889 (ENCHYTRAEIDAE, OLIGOCHAETA)

par Pierre LASSERRE
Institut de Biologie Marine, 33-Arcachon, France

SUMMARY

The differences in the distribution of two species *Marionina achaeta* and *Marionina spicula* (Oligochaeta, Enchytraeidae) cannot properly be explained by a difference between the commonly advocated granulometric and climatic factors. Therefore the physiological preferences of each species were investigated experimentally. *Marionina achaeta* lives predominantly in the upper shore but sometimes in the lower part when the salinity is low. *Marionina spicula* is found more or less throughout, though the upper limit is slightly below that of *Marionina achaeta*. Oxygen consumption was utilized as an indication of the homeostatic capabilities of these organisms. It was found that *Marionina achaeta* could tolerate salinities somewhat above 25 °/₀₀, but only with the expenditure of considerably more metabolic energy, and it would therefore be at a disadvantage on the lower shore where the salinity is normally above this level. *Marionina spicula*, on the other hand, could tolerate salinities above 25 °/₀₀, without the expenditure of metabolic energy, but was unable to survive at the high temperatures (above 30 °C) which have been recorded, during summer, in the upper part of the range of *Marionina achaeta*. These last two observations taken together explain the relative abundance of *Marionina spicula* at all except the highest levels. The overall consumption of oxygen in both species is statistically constant over a range of sali-

nities spanning those normally encountered, this phenomena is termed an adaptive plateau. At both very low and high concentrations of sea water, oxygen consumption is considerably elevated.

INTRODUCTION

Dans le cadre d'un travail plus général sur les Oligochètes marins des côtes de France (1964 à 1967) une étude bionomique de trois années consécutives (1964 à 1966), portant spécialement sur la baie d'Arcachon m'a permis de dresser un bilan de la répartition et de l'évolution quantitative des populations d'Oligochètes marins vivant dans le milieu interstitiel sableux en zone intertidale. Ces populations sont essentiellement composées d'Enchytraeidae du genre *Marionina* Michaelsen 1889 et forment des groupements homogènes, typiques de plages sableuses non colmatées et peu remaniées par les flots. De part leur taille et leur mode de vie, ces Annélides peuvent être qualifiées de meiobenthiques et, au sens large, d'animaux interstitiels.

Deux populations stables colonisent la plage d'Eyrac, dans la baie d'Arcachon :

— une population de *Marionina spicula* (Leuckart, 1847) présente dans tout l'estran (fig. 1, niveaux intertidaux de H.M.V.E. à B.M.M.E.).

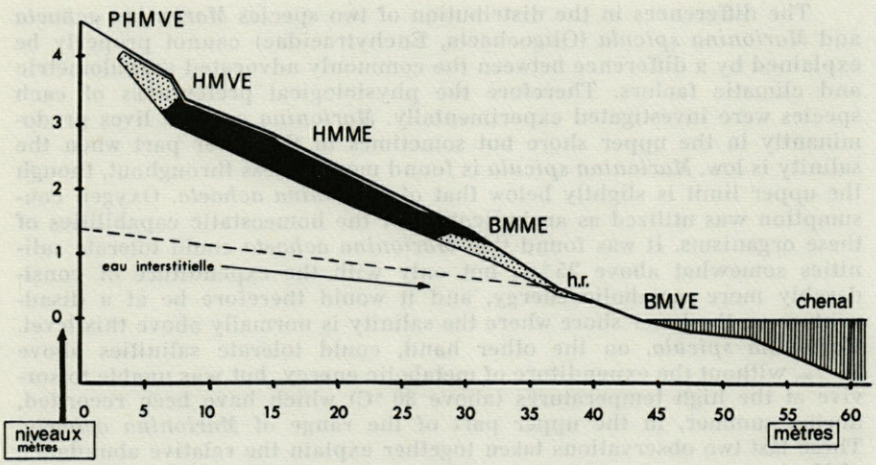
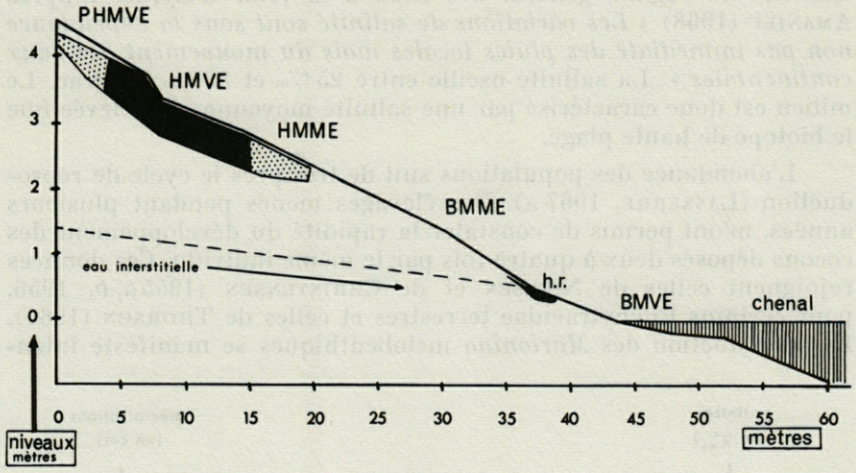


Fig. 1. — Répartition de *Marionina spicula* dans la plage d'Eyrac (Bassin d'Arcachon).



FIT. 2. — Répartition de *Marionina achaeta* dans la plage d'Eyrac (Bassin d'Arcachon).

— une population principale de *Marionina achaeta* LASSERRE 1964, limitée à la partie haute de la plage (fig. 2, niveaux intertidaux de P.H.M.V.E. à H.M.M.E.) et une petite population de la même espèce, restreinte à l'horizon de résurgence d'une nappe d'eau interstitielle de salinité moyenne de 15 °/₀₀ (fig. 2).

Les deux peuplements sont maximum à une profondeur moyenne de 30 cm en période de reproduction (printemps, automne).

Le biotope colonisé par la population de *M. achaeta* est caractérisé par l'importance des variations d'amplitudes climatiques. Cette zone n'est exondée qu'aux fortes marées (coefficients supérieurs à 100), les amplitudes diurnes et annuelles y sont très importantes. Le régime hydrique à l'intérieur du sédiment est surtout conditionné, à ce niveau, par les précipitations atmosphériques. Les eaux interstitielles de cette zone, immergée seulement par les flots de fortes marées, sont très diluées lors de pluies abondantes, particulièrement au printemps, en fin d'automne et en hiver. Le graphique des précipitations atmosphériques (fig. 3), paraît donner une idée satisfaisante du degré de « dessalure » du milieu interstitiel de la zone supralittorale.

Le niveau intertidal colonisé seulement par *M. spicula* peut se définir comme une « zone de rétention » dont le sédiment est atteint par toutes les marées (SALVAT, 1964, 1967). Les perturbations thermiques y sont moins importantes mais non négligeables (RENAUD-DEBYSER, 1963). Les variations annuelles de salinité suivent les fluc-

tuations du régime général des eaux à la jetée d'Eyrac. D'après Amanieu (1968) « *Les variations de salinité sont sous la dépendance non pas immédiate des pluies locales mais du mouvement des eaux continentales* ». La salinité oscille entre 25 ‰ et 33 ‰ à Eyrac. Le milieu est donc caractérisé par une salinité moyenne plus élevée que le biotope de haute plage.

L'abondance des populations suit de très près le cycle de reproduction (Lasserre, 1967 a). Des élevages menés pendant plusieurs années, m'ont permis de constater la rapidité du développement des cocons déposés deux à quatre fois par le même individu. Ces données rejoignent celles de Nielsen et de Christensen (1955 *a, b*, 1956, pour certains Enchytraeidae terrestres et celles de Thorson (1966). La reproduction des *Marionina* meiobenthiques se manifeste inten-

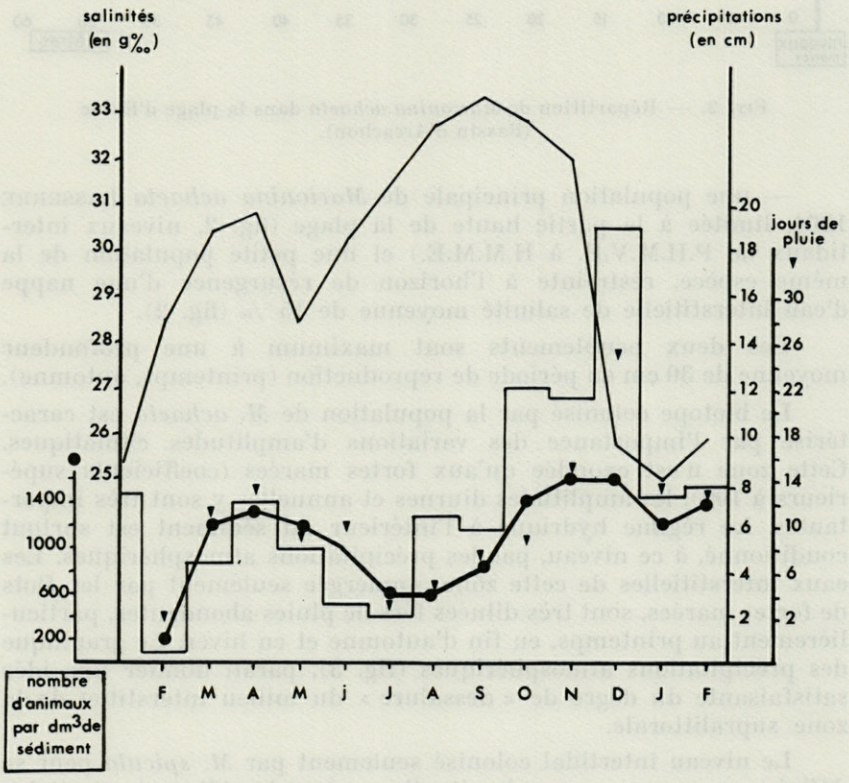


Fig. 3. — Graphique de la fluctuation annuelle des populations de *M. spicula* et *M. achaeta* pour un niveau de haute mer de vive eau (d'après Lasserre, 1967), superposé aux diagrammes des précipitations atmosphériques, des jours de pluie et de la courbe de salinité au niveau de basse mer de vive eau (d'après Salvat, 1967).

sément à deux époques de l'année. La première se situe au printemps (mois de mars - avril), la seconde débute fin septembre pour se terminer aux premières gelées hivernales. On constate effectivement une pullulation soudaine des populations au printemps et pendant les mois d'automne et d'hiver.

Le diagramme des fluctuations numériques des deux populations de *M. achaeta* et *M. spicula* est en bonne concordance avec le graphique des précipitations atmosphériques (fig. 3).

Au terme de cette étude écologique deux paramètres m'ont paru jouer un rôle important dans la répartition des espèces; d'une part la température dans ses variations journalières et surtout saisonnières, d'autre part la salinité caractérisée par un régime assez particulier en zone supralittorale. Il n'a pas été possible de dégager l'influence d'un ou plusieurs facteurs écologiques contrevenant la répartition de *M. achaeta* vers le bas de l'estran, ces paramètres n'étant pas limitatifs pour la répartition de *M. spicula*.

Le présent travail s'efforce d'analyser par une expérimentation physiologique les préférenda éventuels de ces deux espèces. La consommation d'oxygène en fonction du poids a été choisie comme mesure de référence du métabolisme d'ensemble de chaque animal.

Je suis très reconnaissant à Monsieur le Professeur H. Holter et Madame d'avoir bien voulu m'accueillir au laboratoire Carlsberg à Copenhague, et de m'avoir initié à la pratique du Cartesian Diver. Je remercie vivement Monsieur le Professeur E. Zeuthen pour ses très utiles suggestions. Mes remerciements vont également à Monsieur le Professeur O. Nielsen et au docteur B. Christensen pour leurs conseils relatifs à la physiologie et à la biologie des Oligochètes Enchytréides.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les méthodes de récoltes des échantillons de sable et d'extraction des Oligochètes sont décrites dans de précédentes publications (Lasserre, 1966, 1967 a).

Le métabolisme respiratoire est mesuré à l'aide de la technique du ludion. Le principe et les applications de cette méthode furent développés au laboratoire Carlsberg à Copenhague (Cartesian Diver technique de Holter et Linderstrøm Lang, 1943). Les mesures d'intensité respiratoire, menées sur des animaux isolés sont comprises entre 10^{-3} et 10^{-2} µl d'oxygène par heure.

C'est Thorson qui, en 1934, eut l'idée d'utiliser la technique du ludion pour mesurer la respiration de la microfaune. Il proposa ce type de recherche à Zeuthen, qui participa activement à l'élaboration du Cartesian Diver. Zeuthen dans un travail classique (1947) dégagea une relation

liant la consommation d'oxygène à la taille (ou poids) de l'animal. La méthode du Cartesian Diver fut également utilisée par NIELSEN (1961) pour étudier le métabolisme respiratoire de Nématodes terrestres.

La chambre de respiration où se trouve placé l'animal, recrée une ambiance microclimatique, qui n'est pas sans analogie avec celle du milieu interstitiel sableux. Le volume d'air est compris entre 7 et 16 µl. L'excellent état général de 97 % des animaux en fin d'expérience, atteste de la valeur méthodologique du Cartesian Diver pour des travaux écologiques sur la microfaune.

Etant donnée la taille très réduite des animaux et surtout une dessication très rapide des tissus, les mesures pondérales ne sont pas reproductibles. La densité (specific gravity) d'une série de spécimens est déterminée par flottaison dans un gradient bromobenzène-xylène. Nous avons trouvé une densité moyenne de 1,31. Les Oligochètes assimilés à des cylindres sont mesurés en longueur et en diamètre dans des conditions aussi constantes que possible. Il est ainsi possible de déduire le poids humide des animaux. Ces poids varient entre 2 et 100 µg suivant les espèces et l'état de maturité.

Les Annélides aussitôt extraites du sédiment sont placées pendant 24 heures dans des récipients de verre contenant de l'eau de mer normale diluée par l'eau distillée : la salinité est comprise entre 10 et 15 ‰. La durée des expériences n'excède jamais 7 heures, afin d'éviter une baisse de tension d'oxygène (consécutive à la respiration de l'animal) supérieure à 10 % de la saturation du milieu en air. Toutes les séries d'expériences sont basées sur des échantillonnages de 17 à 23 spécimens.

RÉSULTATS

Nous envisagerons en premier lieu certaines caractéristiques physiologiques communes aux deux espèces *M. achaeta* et *M. spicula*. Les effets de la température et de la salinité sur le métabolisme respiratoire seront ensuite étudiés, en considérant les incidences éventuelles de ces paramètres sur la répartition des deux populations.

Evolution horaire de la consommation d'oxygène.

NEWELL et NORTHCROFT (1967) ont constaté chez divers Invertébrés intertidaux (*Actinia equina, Nephtys hombergii, Littorina littorea, Cardium edule*) une gradation entre un niveau respiratoire élevé et un niveau « standard » (maintenance metabolism) correspondant à des activités plus ou moins intenses des espèces.

Les Oligochètes meiobenthiques présentent pour des conditions expérimentales invariables (salinité et température non modifiées en cours d'expérience), une consommation horaire d'oxygène constante (fig. 4). De part l'activité très réduite de ces animaux, le méta-

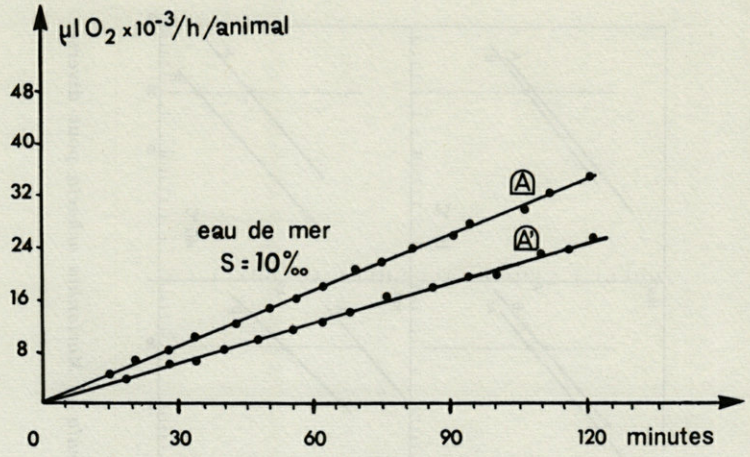


FIG. 4. — Evolution horaire de la consommation d'oxygène.

bolisme se maintient à un niveau « standard » analogue à celui décrit par NEWELL et NORTHCROFT. Un phénomène tout à fait comparable est signalé par ZEUTHEN (1947) chez certaines formes larvaires d'Echinodermes et de Polychètes.

Effet de la taille (ou du poids) sur la consommation d'oxygène.

La consommation d'oxygène pour toutes les espèces étudiées, varie logarithmiquement avec le poids. Il existe une régression statistique portant sur la variation d'une quantité y d'oxygène consommée en fonction du poids x de l'animal. La régression est rendue linéaire par un changement de variable (coordonnées logarithmiques). La consommation d'oxygène y est liée au poids x par la relation de ZEUTHEN (1947, 1953) : $y = a\,x^b$.

Le coefficient b représente la pente d'une droite de régression caractéristique pour chaque espèce et chaque type d'expérience, l'équation de cette droite peut s'écrire : $\log y = \log a + b \log x$; si on pose $Y = \log y$, $X = \log x$ et $a' = \log a$, nous avons la relation $Y = a' + b\,X$.

Le traitement des données par analyse de covariance permet d'une part, de calculer le coefficient de régression $b = \Sigma\, xy / \Sigma\, x^2$, d'autre part de tester le parallélisme des droites de régression et dans le cas de parallélisme, de comparer la distance qui sépare ces droites.

On peut ainsi déterminer s'il existe des différences significatives entre les réponses métaboliques des différentes espèces aux variations des facteurs de milieu : température, salinité.

La comparaison des pentes des droites de régression est primordiale. Il n'est pas possible de comparer statistiquement la distance qui

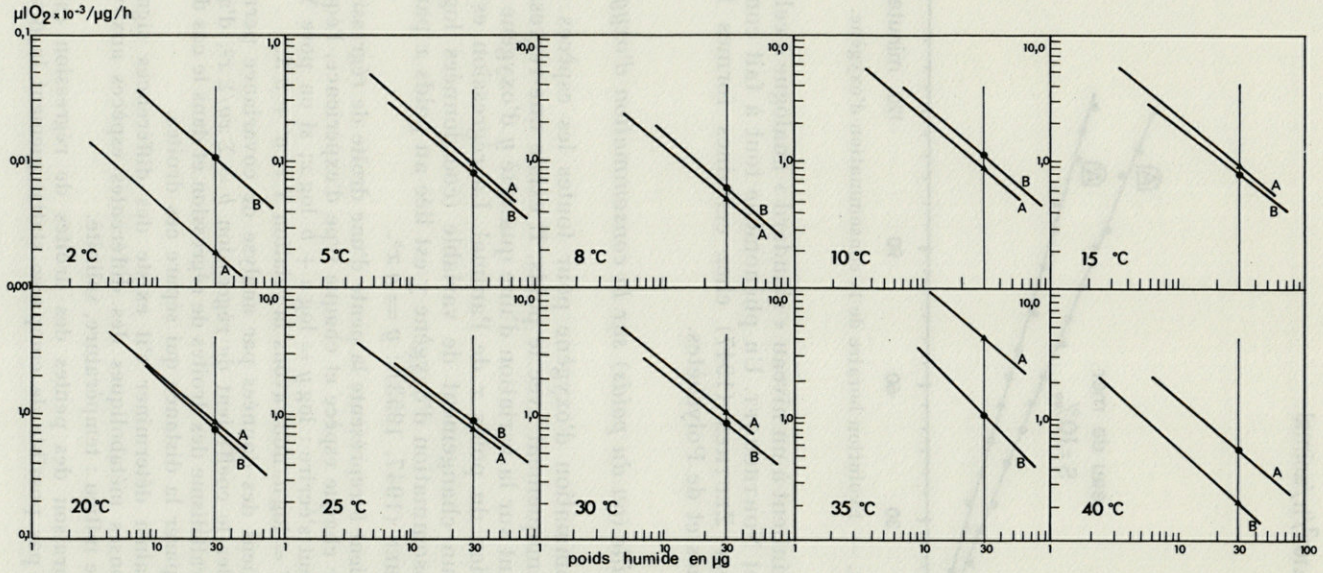


FIG. 5. — Consommation d'oxygène en fonction du poids chez *Marionina spicula* et *Marionina achaeta* pour diverses températures.

sépare des droites de régression possédant des coefficients b significativement différents. Dans cette dernière éventualité, les physiologies sont vraisemblablement très dissemblables et difficilement comparables.

Action des variations de température sur le métabolisme respiratoire.

Dans les expériences les plus élémentaires de survie aux variations de température, on constate que *M. achaeta* et *M. spicula* s'ac-

TABLEAU 1

Résultats de l'analyse statistique des régressions linéaires liant la consommation d'oxygène X au poids Y chez *M. spicula* (espèce A) et *M. achaeta* (espèce B), pour des températures comprises entre 2 °C et 40 °C (salinité de 10 °/₀₀)

n, nombre d'animaux; S_b, écart type pour le coefficient de régression *b*; *r*, coefficient de corrélation; F1, test de comparaison des pentes; F2, test d'appréciation des distances verticales qui séparent les droites de régression; les nombres entre parenthèses indiquent les degrés de liberté.

\+ significatif pour les niveaux 1 % ou 2,5 %.

\+\+ significatif pour les niveaux 1 % ou 1 °/₀₀.

Aucune valeur F1 n'est significative pour le niveau 5 %.

Espèce A : *M. spicula* B : *M. achaeta*	*t* °C	*n*	Y = a' + bX	S_b	*r*	F1	F2
A	2	*15*	Y = − 1,396–0,913X	0,034	− 0,978^{++}	0,136 *(1:29)*	7,156^{++} *(1:30)*
B	2	*18*	Y = − 0,291–0,880X	0,056	− 0,987^{++}		
A	5	*14*	Y = 1,337–0,900X	0,060	− 0,973^{++}	0,315 *(1:26)*	2.438 *(1:27)*
B	5	*16*	Y = 1,240–0,889X	0,111	− 0,989^{++}		
A	8	*12*	Y = 1,019–0,882X	0,080	− 0,982^{++}	0,126 *(1:21)*	1,849 *(1:22)*
B	8	*13*	Y = 1,127–0,913X	0,126	− 0,996^{++}		
A	10	*13*	Y = 1,219–0,857X	0,166	− 0,979^{++}	0,239 *(1:24)*	2,011 *(1:25)*
B	10	*15*	Y = 1,372–0,885X	0,032	− 0,990^{++}		
A	15	*16*	Y = 1,426–0,935X	0,043	− 0,976^{++}	2,001 *(1:27)*	3,038 *(1:28)*
B	15	*15*	Y = 1,127–0,811X	0,062	− 0,983^{++}		
A	20	*17*	Y = 1,209–0,881X	0,034	− 0,998^{++}	0,131 *(1:31)*	2,527 *(1:32)*
B	20	*18*	Y = 1,220–0,929X	0,029	− 0,987^{++}		
A	25	*15*	Y = 0,977–0,750X	0,011	− 0,989^{++}	1,025 *(1:28)*	2,633 *(1:29)*
B	25	*17*	Y = 1,048–0,752X	0,066	− 0,993^{++}		
A	30	*15*	Y = 1,210–0,826X	0,079	− 0,981^{++}	1,494 *(1:26)*	6,360^{+} *(1:27)*
B	30	*15*	Y = 1,047–0,778X	0,038	− 0,979^{++}		
A	35	*15*	Y = 0,966–0,895X	0,085	− 0,975^{++}	0,372 *(1:27)*	136,5^{++} *(1:28)*
B	35	*16*	Y = 1,574–1,056X	0,057	− 0,985^{++}		
A	40	*14*	Y = 1,107–0,926X	0,107	− 0,971^{++}	0,812 *(1:24)*	198,2^{++} *(1:25)*
B	40	*14*	Y = 0,534–0,857X	0,079	− 0,968^{++}		

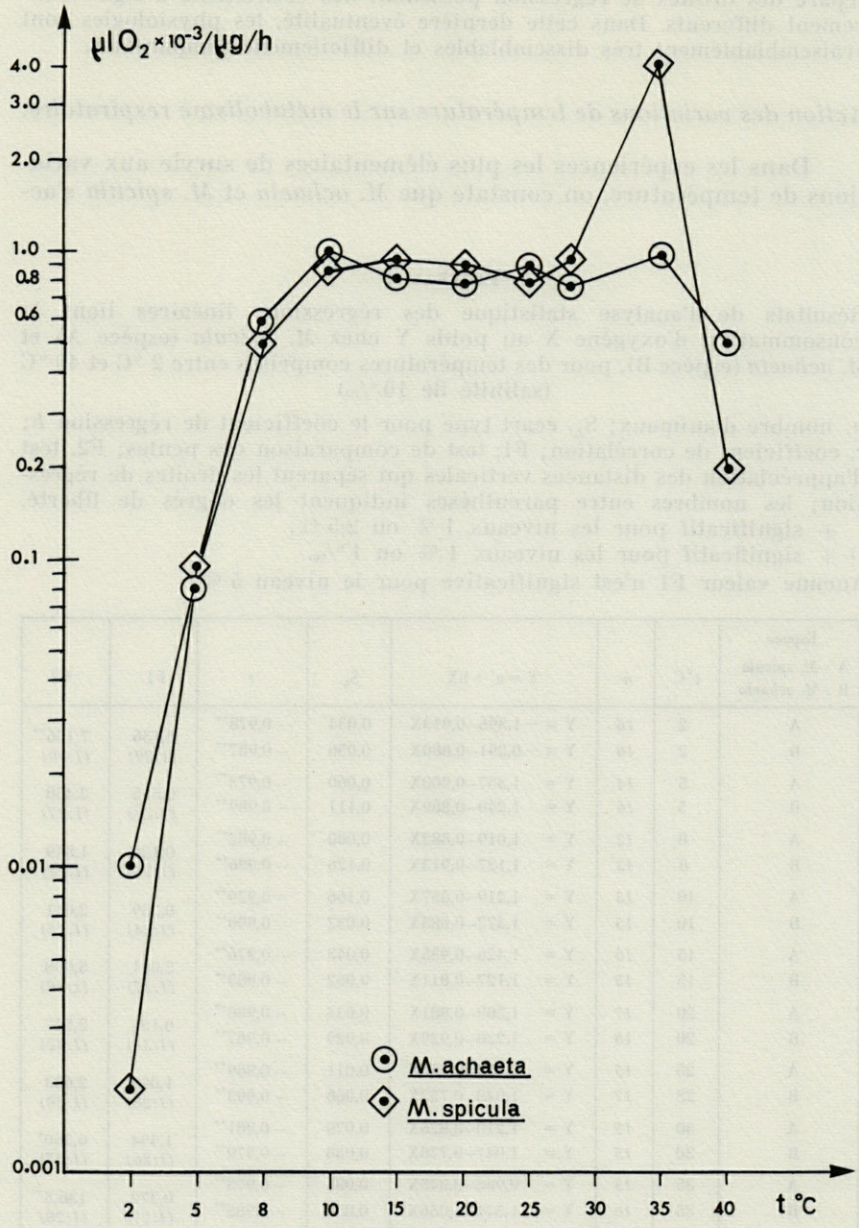


FIG. 6. — Action de la température sur la consommation d'oxygène chez *Marionina spicula* et *Marionina achaeta* pour un poids arbitrairement choisi de 30 µg.

commodent parfaitement d'amplitudes thermiques de 15 à 20 °C. Il est possible de caractériser cette eurythermie par le métabolisme respiratoire, compte tenu du poids des animaux et pour une eau de mer de salinité 15 °/₀₀ (fig. 5).

L'analyse statistique des régressions nous montre (tableaux 1 et 2) :

1°) que la relation de ZEUTHEN est vérifiée (valeurs élevées du coefficient de corrélation r).

2°) que les coefficients b ne diffèrent pas significativement entre eux; les droites de régression sont donc parallèles.

3°) que les niveaux métaboliques de chaque espèce pour divers domaines de température diffèrent significativement entre 2 et 10 °C (Test F_2 significatif pour les niveaux 1 °/₀₀ et 2,5 %, chez les deux espèces). On constate une différence significative (niveau 1 %) entre 30 et 35 °C, 35 et 40 °C pour *M. spicula*. Les niveaux métaboliques ne diffèrent pas significativement entre 10 °C et 30 °C. Il n'existe pas de différence significative pour *M. achaeta* dans les limites 10 °C à 35 °C. Une différence significative pour le niveau 5 % s'observe entre 35 et 40 °C (tableau 2).

4°) que les différences entre *M. spicula* et *M. achaeta* sont significatives à 2 °C (Test F_2 significatif pour le niveau 2,5 %), à 30 °C (niveau 2,5 %), à 35 °C et 40°C (niveau 1 °/₀₀. Les métabolismes ne diffèrent pas significativement entre les deux espèces dans l'intervalle 5 °C - 25 °C (tableau 1).

Discussion : En dessous de 5 °C, l'intensité respiratoire varie avec la température, il en est de même pour des températures supérieures à 25 °C. Entre 8 °C et 30 °C le Q_{10} est voisin de 1; le métabolisme respiratoire est de ce fait indépendant pour les deux espèces, de la température environnante (fig. 6).

TABLEAU 2

Tests de comparaison des pentes (F1) et des distances (F2) pour les régressions linéaires liant la consommation d'oxygène au poids, entre divers domaines de température et pour chaque espèce, *M. spicula* et *M. achaeta*.

Aucune des valeurs de F1 n'est significative pour le niveau 5 %; +, significatif pour les niveaux 5 % ou 2,5 %; ++,significatif pour les niveaux 1 % ou 1 °/₀₀.

	Test F	2 - 5°C	d.l.	5 - 8°C	d.l.	8 - 10°C	d.l.	10 - 30°C	d.l.	30 - 35	d.l.	35 - 40°C	
M. spicula	F1	2,036	*1:25*	0,030	*1:22*	1,369	*1:21*	0,334	*4:66*	1,638	*1:26*	0,404	*1:25*
"	F2	112,9^{++}	*1:26*	105,6^{++}	*1:23*	4,579^{+}	*1:22*	2,320	*4:67*	136,5^{++}	*1:27*	273,6^{++}	*1:26*
M. achaeta	F1	0,443	*1:30*	2,344	*1:25*	2,073	*1.24*	1,216	*4:70*	1,254	*1:27*	1,117	*1:26*
"	F2	78,35^{++}	*1:31*	65,82^{++}	*1:26*	6,360^{+}	*1:25*	1,138	*4:71*	0,982	*1:28*	5,554^{+}	*1:27*

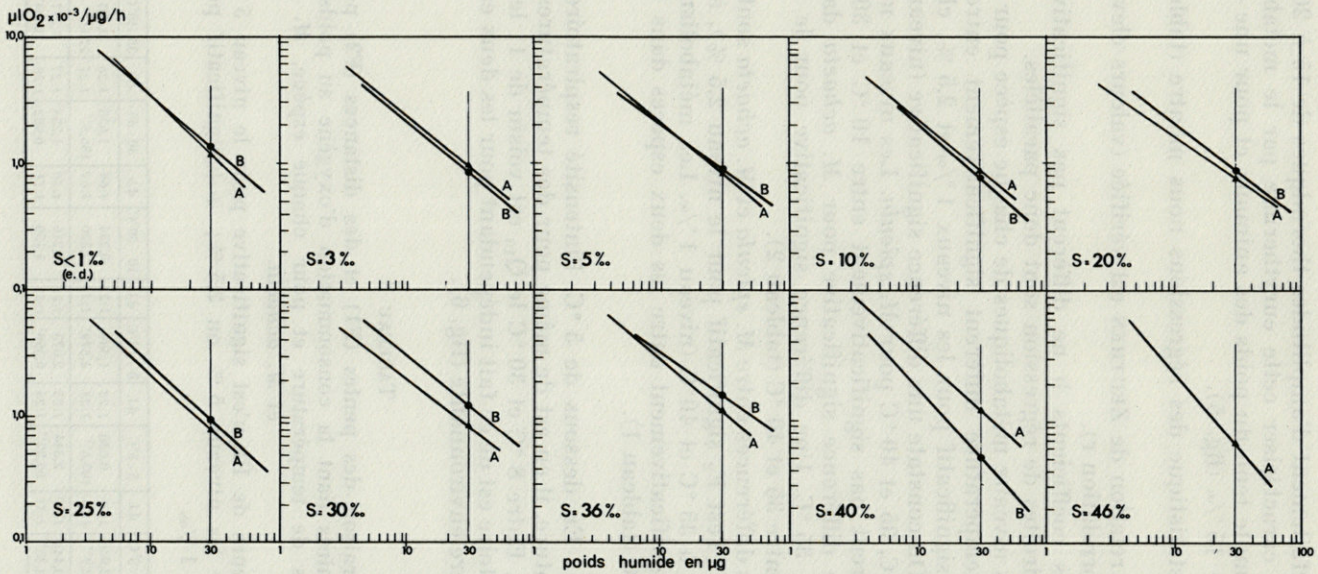


FIG. 7. — Consommation d'oxygène en fonction du poids chez *Marionina spicula* et *Marionina achaeta* pour diverses salinités; e.cl., eau « chlorurée »; e.d., eau « douce ».

TABLEAU 3

Résultats de l'analyse statistique des régressions linéaires liant la consommation d'oxygène X au poids Y chez *M. spicula* (espèce A) et *M. achaeta* (espèce B), pour des salinités comprises en 0 °/₀₀ et 46 °/₀₀ (température 19 °C)

n, nombre d'animaux; S_b, écart type pour le coefficient de régression *b*; *r*, coefficient de corrélation; F1, test de comparaison des pentes; F2, test d'appréciation des distances verticales qui séparent les droites de régression. Les nombres entre parenthèses indiquent les degrés de liberté. +, significatif pour les niveaux 5 % ou 2,5 %; ++, significatif pour les niveaux 1 % ou 1 °/₀₀. Aucune valeur de F1 n'est significative pour le niveau 5 %.

Espèce A : *M. spicula* B : *M. achaeta*	S °/₀₀	*n*	$Y = a' + bX$	S_b	*r*	F1	F2
A	< 1	22	$Y = 1{,}483 - 0{,}976X$	0,022	$-0{,}859^{++}$		
B	< 1	22	$Y = 1{,}538 - 0{,}885X$	0,043	$-0{,}878^{++}$	1,217 (1:40)	$6{,}120^{+}$ (1:41)
A	3	20	$Y = 1{,}196 - 0{,}820X$	0,064	$-0{,}936^{++}$		
B	3	21	$Y = 1{,}171 - 0{,}833X$	0,078	$-0{,}902^{++}$	0,011 (1:37)	$5{,}225^{+}$ (1:38)
A	5	18	$Y = 1{,}099 - 0{,}811X$	0,089	$-0{,}987^{++}$		
B	5	19	$Y = 1{,}064 - 0{,}742X$	0,200	$-0{,}926^{++}$	3,608 (1:33)	4,112 (1:34)
A	10	17	$Y = 1{,}193 - 0{,}842X$	0,018	$-0{,}986^{++}$		
B	10	20	$Y = 1{,}297 - 0{,}941X$	0,046	$-0{,}991^{++}$	1,423 (1:33)	3,136 (1:34)
A	15	18	$Y = 1{,}323 - 0{,}938X$	0,090	$-0{,}983^{++}$		
B	15	20	$Y = 1{,}007 - 0{,}828X$	0,110	$-0{,}915^{++}$	3,979 (1:34)	2,545 (1:35)
A	20	22	$Y = 0{,}923 - 0{,}690X$	0,094	$-0{,}886^{++}$		
B	20	23	$Y = 1{,}102 - 0{,}767X$	0,063	$-0{,}780^{++}$	1,470 (1:41)	3,911 (1:42)
A	25	19	$Y = 1{,}216 - 0{,}908X$	0,036	$-0{,}918^{++}$		
B	25	21	$Y = 1{,}341 - 0{,}932X$	0,055	$-0{,}906^{++}$	2,593 (1:36)	2,799 (1:37)
A	30	22	$Y = 1{,}089 - 0{,}785X$	0,082	$-0{,}897^{++}$		
B	30	23	$Y = 1{,}085 - 0{,}711X$	0,054	$-0{,}979^{++}$	1,141 (1:41)	$110{,}1^{++}$ (1:42)
A	36	23	$Y = 1{,}258 - 0{,}839X$	0,080	$-0{,}954^{++}$		
B	36	23	$Y = 1{,}218 - 0{,}720X$	0,101	$-0{,}891^{++}$	2,028 (1:42)	$241{,}8^{++}$ (1:43)
A	40	21	$Y = 1{,}430 - 0{,}925X$	0,009	$-0{,}982^{++}$		
B	40	19	$Y = 1{,}287 - 1{,}104X$	0,012	$-0{,}963^{++}$	3,768 (1:36)	$19{,}87^{++}$ (1:37)
A	46	18	$Y = 1{,}400 - 1{,}117X$	0,062	$-0{,}866^{++}$	–	–

Les populations de *M. spicula* et *M. achaeta* sont particulièrement adaptées pour vivre dans le milieu intertidal décrit précédemment et caractérisé thermiquement par des amplitudes diurnes et saisonnières très importantes. L'augmentation de respiration constatée chez *M. spicula* pour des températures supérieures à 25 °C pourrait limiter la répartition de cette espèce dans les parties les plus hautes de l'estran (les amplitudes thermiques y sont les plus fortes).

Action des variations de salinité sur le métabolisme respiratoire.

M. spicula et *M. achaeta* accusent une résistance parfaite aux variations les plus amples de salinité. Cependant, des eaux de mer très concentrées deviennent rapidement léthales (salinités supérieures à 40 °/₀₀) et les animaux ne survivent pas plus de 10 heures dans l'eau déionisée.

Nous avons cherché à caractériser l'effet de la tonicité du milieu sur la consommation d'oxygène compte tenu du poids des animaux et pour une température de 19 °C (fig. 7).

Nous pouvons conclure de l'analyse statistique des régressions (tableaux 3 et 4) :

1°) que la relation de ZEUTHEN est vérifiée (valeurs élevées du coefficient de corrélation r).

2°) que les coefficients b ne diffèrent pas significativement entre eux, les droites de régression sont par conséquent parallèles; il est possible d'apprécier la distance qui les sépare.

3°) que les niveaux métaboliques de chaque espèce pour divers domaines de salinité diffèrent significativement entre l'eau douce et 3 °/₀₀, 30 °/₀₀ et 36 °/₀₀ pour les deux espèces (Test F_2 significatif pour le niveau 1 °/₀₀, que les niveaux de probabilité sont également significatifs pour *M. spicula* entre 40 et 46 °/₀₀ de salinité (niveau 1 °/₀₀) et pour *M. achaeta* entre 25 et 30 °/₀₀, 30 et 36 °/₀₀, 36 et 40 °/₀₀ (niveau 1 °/₀₀ (tableau 4).

TABLEAU 4

Test de comparaison des pentes (F1) et des distances (F2) pour les régressions linéaires liant la consommation d'oxygène au poids, entre divers domaines de salinité et pour chaque espèce *M. spicula* et *M. achaeta*. Aucune des valeurs de F1 n'est significative pour le niveau 5 %; +, significatif pour les niveaux 5 % ou 2,5 %; ++, significatif pour les niveaux 1 % ou 1 °/₀₀.

Espèce	Test F	< 1 - 3 °/₀₀	d.l.	3 - 25 °/₀₀	d.l.	25 - 30 °/₀₀	d.l.	30 - 36 °/₀₀	d.l.	36 - 40 °/₀₀	d.l.	40 - 46 °/₀₀	d.l.
M. spicula	F1	1,418	1:38	0,410	5:100	1,003	1:37	1,427	1:41	1,130	1:40	0,901	1:35
"	F2	66,70^{++}	1:39	1,327	5:101	0,686	1:38	99,18^{++}	1:42	0,001	1:41	193,5^{++}	1:36
M. achaeta	F1	1,002	1:39	1,261	5:112	1,588	1:40	0,003	1:42	1,688	1:38	–	–
"	F2	97,50^{++}	1:40	2,031	5:113	75,36^{++}	1:41	108,2^{++}	1:43	234,4^{++}	1:39	–	–

4°) que les différences entre *M. achaeta* et *M. spicula* sont significatives pour des salinités < 1 °/₀₀ et 3 °/₀₀ (Test F_2 significatif pour les niveaux 2,5 % et 5 %), 30 °/₀₀, 36 °/₀₀ et 40 °/₀₀ (niveau 1 °/₀₀). Les métabolismes sont les mêmes pour les deux espèces entre 5 °/₀₀ et 25 °/₀₀ de salinité (tableau 3).

Discussion : La consommation d'oxygène ne varie pas significativement dans l'intervalle de salinité 3 à 25 °/₀₀ chez *M. achaeta* et 3 à 30 °/₀₀ chez *M. spicula*. Le plateau de salinité ainsi défini, correspond à une adaptation favorable à l'établissement des espèces dans un niveau intertidal à régime salin très fluctuant (fig. 8).

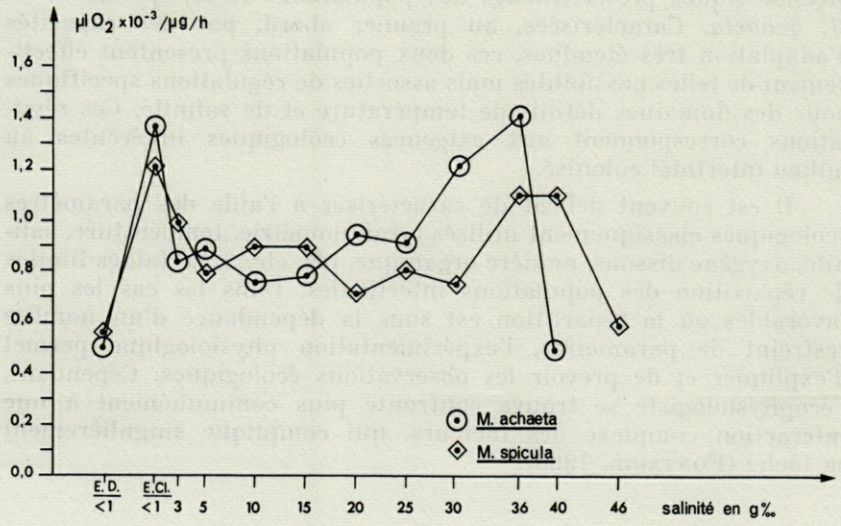


FIG. 8. — Action de la salinité sur la consommation d'oxygène chez *Marionina spicula* et *Marionina achaeta* pour un poids arbitrairement choisi de 30 µg. e.cl., eau « chlorurée » ; e.d., eau douce.

On constate une hausse importante de l'intensité respiratoire pour les deux espèces lorsque le milieu est de salinité normale (30 °/₀₀) ou légèrement hypertonique (36 °/₀₀). L'augmentation rapide au-delà de 25 °/₀₀ dans le cas de *M. achaeta* est moins accusée que pour *M. spicula*, qui paraît donc mieux adaptée pour s'accommoder de milieux à salinité normale (30 °/₀₀) ou élevée. A Eyrac, *M. spicula* (fig. 1) peut coloniser des niveaux intertidaux plus bas que *M. achaeta*. Cette dernière espèce (fig. 2) se trouve restreinte, dans sa répartition, aux parties les plus hautes de l'estran à régime salin très dilué par les précipitations atmosphériques.

CONCLUSION

Nous avons pu déterminer au cours de cette étude les limites physiologiques préférentielles des populations de *M. spicula* et de *M. achaeta*. Caractérisées, au premier abord, par des capacités d'adaptation très étendues, ces deux populations présentent effectivement de telles possibilités mais assorties de régulations spécifiques pour des domaines définis de température et de salinité. Ces régulations correspondent aux exigences écologiques inhérentes au milieu intertidal colonisé.

Il est souvent délicat de caractériser à l'aide des paramètres écologiques classiquement utilisés (granulométrie, température, salinité, oxygène dissous, matière organique, pH, etc...), certaines limites de répartition des populations intertidales. Dans les cas les plus favorables où la répartition est sous la dépendance d'un nombre restreint de paramètres, l'expérimentation physiologique permet d'expliquer et de prévoir les observations écologiques. Cependant, l'écophysiologiste se trouve confronté plus communément à une interaction complexe des facteurs, qui complique singulièrement sa tâche (FONTAINE, 1960).

RÉSUMÉ

Deux populations d'Oligochètes Enchytraeidae meiobenthiques sont étudiées du point de vue de leur répartition dans un milieu intertidal sableux.

Une population composée de *Marionina spicula* colonise tout l'estran, une population de *Marionina achaeta* est limitée à la partie haute de la plage.

Ces différents types de répartition ne peuvent trouver d'explication suffisante dans l'analyse des paramètres granulométriques et climatiques utilisés classiquement par l'écologiste.

En conséquence les préférenda physiologiques de chaque espèce sont appréciés par l'expérimentation au laboratoire.

Le métabolisme respiratoire mesuré avec la technique du ludion (Cartesian Diver) est choisi comme référence du métabolisme d'ensemble de chaque animal.

Après avoir passé en revue diverses caractéristiques physiologiques communes pour les deux espèces, les effets de la température et de la salinité sur la respiration sont étudiés plus précisément. Une interprétation écologique est proposée.

BIBLIOGRAPHIE

AMANIEU, M., 1966. Introduction à l'étude écologique des plages abritées et des étangs saumâtres du Bassin d'Arcachon. *Act. Soc. linn. Bordeaux,* **103** (9) : 1-60.

FONTAINE, M., 1960. Remarques sur les difficultés des recherches écophysiologiques appliquées à la solution de certains problèmes posés par l'étude écologique des milieux lagunaires (l'interaction des facteurs). *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.,* **15** : 163-170.

HOLTER, H. & LINDERSTRØM LANG, 1943. Cartesian Diver Technique. *C.R. Trav. Lab. Carlsberg, ser. Chim.,* **24** : 333-478.

LASSERRE, P., 1964. Note sur quelques oligochètes Enchytraeidae présents dans les plages du Bassin d'Arcachon. *P.-v. Soc. linn. Bordeaux,* **101** : 87-91.

LASSERRE, P., 1966. Oligochètes marins des côtes de France. I. Bassin d'Arcachon : Systématique. *Cah. Biol. mar.,* **7** : 295-317.

LASSERRE P., 1967 a. Contribution à l'étude des oligochètes marins du Bassin d'Arcachon. Thèse, Biologie animale, Fac. Sci. Bordeaux.

LASSERRE, P., 1967 b. Oligochètes marins des côtes de France. II. Roscoff, Penpoull, étangs saumâtres de Concarneau : Systématique, écologie. *Cah. Biol. mar.,* **8** : 273-293.

LASSERRE, P., 1967 c. Présence du genre *Achaeta* Vejdovsky, 1877 (Oligochaeta, Enchytraeidae) dans les plages sableuses marines. Description de *Achaeta littoralis n. sp. Bull. Mus. nat. Hist. nat.,* 1968, **39** : 979-983.

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

NIELSEN, C.O., 1955 a. Studies on Enchytraeidae - 2 - Field studies. *Natura jutl.,* **4** : 5-58.

NIELSEN, C.O., 1955 b. Studies on Enchytraeidae - 5 - Factors causing seasonal fluctuations in numbers. *Oikos,* **6** : 153-159.

NIELSEN, C.O., 1961. Respiratory metabolism of some populations of Enchytraeid worms and free living Nematodes. *Oikos,* **12** : 17-35.

NIELSEN, C.O. & D. CHRISTENSEN, 1956. Studies on Enchytraeidae - 6. Technique for culturing Enchytraeidae with notes on cocoon types. *Oikos,* **7** : 302-307.

RENAUD-DEBYSER, J., 1963. Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables. Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas. *Vie Milieu,* suppl. **15**, 157 p.

SALVAT, B., 1964. Les conditions hydrodynamiques interstitielles des sédiments meubles intertidaux et la répartition verticale de la faune endogée. *C.R. hebd. séanc. Acad. Sci. Paris,* **259** : 1576-1579.

SALVAT, B., 1967. La macrofaune carcinologique endogée des sédiments meubles intertidaux. *Mem. Mus. natn. Hist. nat., Paris,* **45**: 1-275.

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

ZEUTHEN, E., 1947. Body size and metabolic rate in the animal kingdom. *C.R. Trav. Lab. Carlsberg,* sér. chim., **26** : 17-165.

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

BIOTURBATION AND SEDIMENT FAILURE IN SOME SUBMARINE CANYONS

by Daniel J. STANLEY

Division of Sedimentology, Smithsonian Institution, Washington, D.C. 20560, U.S.A.

SOMMAIRE

Les géologues, de façon générale, ont tendance à négliger l'influence des organismes sur le mouvement des sédiments dans les canyons sous-marins. Cette note tente de mettre en évidence la possibilité d'un rapport entre la bioturbation et le déplacement, en masse, des dépôts (slumping et autres). Quelques exemples d'activité organique, préservés dans les sédiments des canyons modernes et anciens (canyons tertiaires des grès d'Annot) appuyant la thèse d'un rapport entre bioturbation et affaissement sont donnés ici.

INTRODUCTION

It is generally conceded, on the basis of field and laboratory observations and on theoretical grounds, that sedimentary deposits in submarine canyons are unstable and temporal. Triggering mechanisms such as earthquakes, tectonic and depositional oversteepening, spontaneous liquefaction, and bottom current activity related to wave, swell, tidal and flood activity (not necessarily in that order) may result in the periodic downslope shift of sedimentary wedges (KUENEN, 1964). The physical conditions and transformations that lead to failure of sediment masses, and the details of mechanics involved in the initiation of movement are still very much open to question. Most theories pertaining to the causes of failure such as slumping take into account physical factors of strength of sediments and conditions of underconsolidation (MOORE, 1961; MORGENSTERN, 1967).

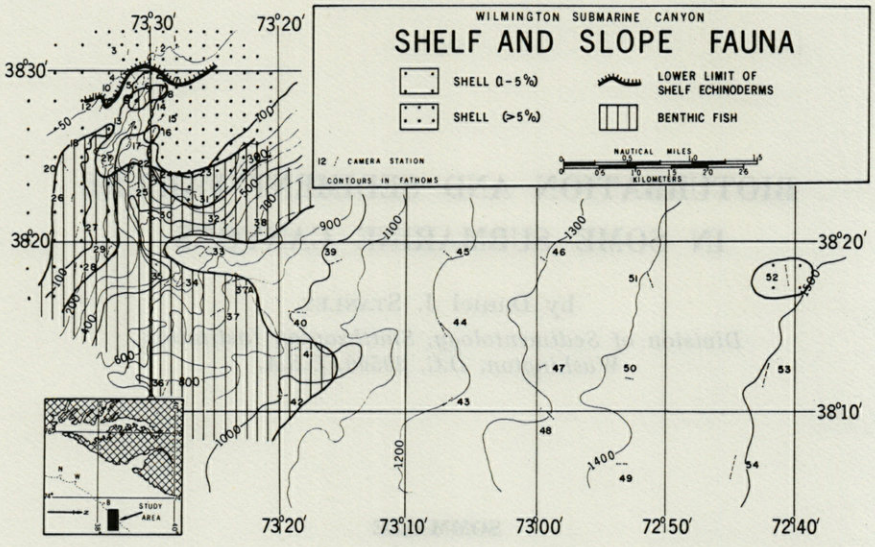


FIG. 1. — Distribution of shelf and slope fauna in the vicinity of Wilmington Canyon (Modified after STANLEY and KELLING, 1968).

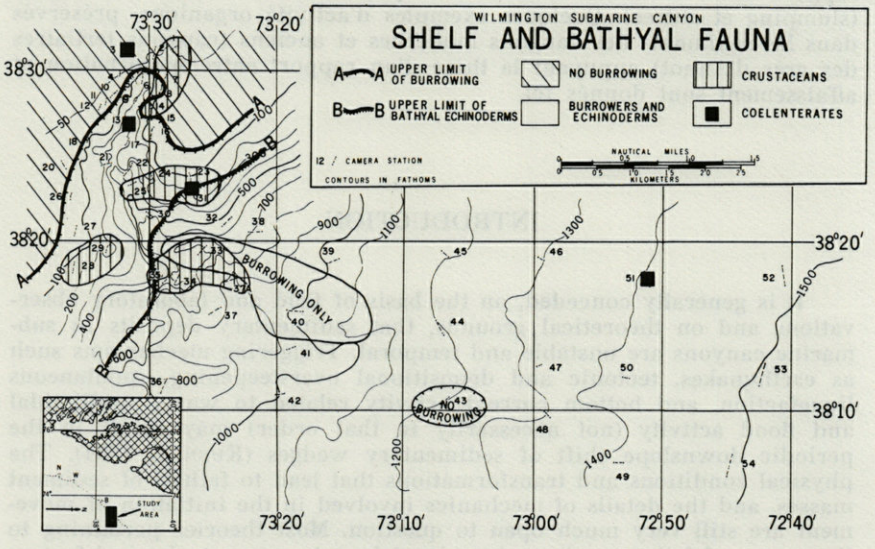


FIG. 2. — Distribution of shelf and bathyal fauna in the vicinity of Wilmington Canyon (Modified after STANLEY and KELLING, 1968).

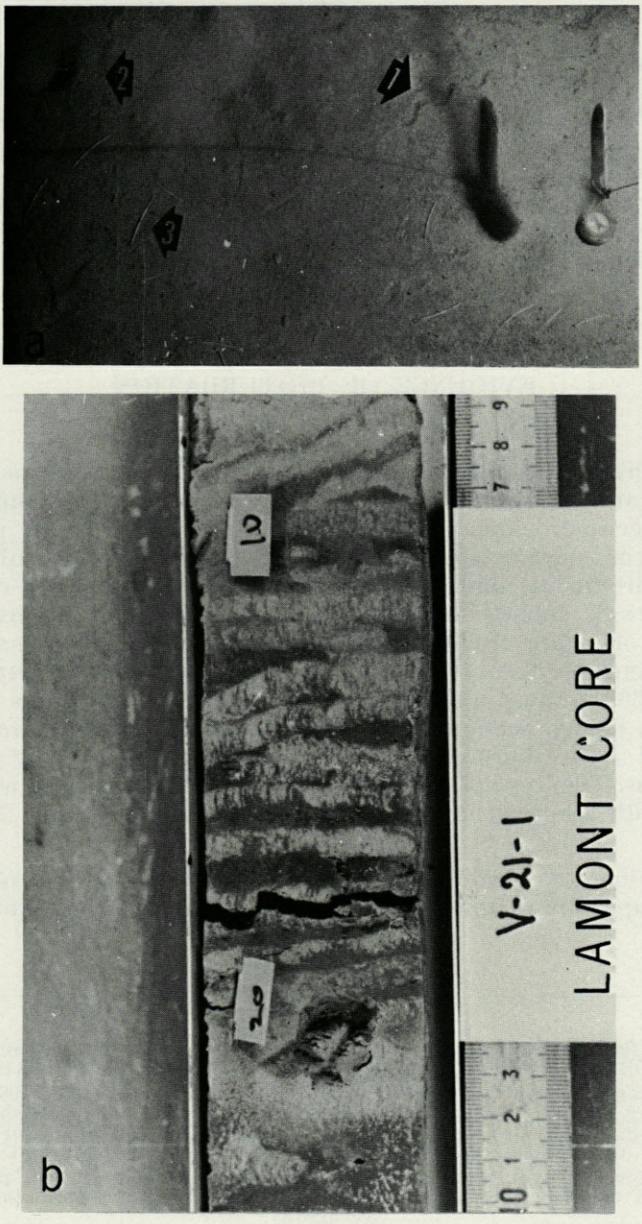


FIG. 3 a. — Station 28 on the upper slope just west of Wilmington Canyon displaying mounds, large subcircular depression (arrow 2), wavy track (arrow 1, possibly produced by benthic fish activity), and aligned tubes of the polychaete worm *Hyalinoecia tubicola* (Müller). Depth is 290 m.

3 b. — Upper section of Lamont Geological Observatory core V-21-1 collected at a depth of 2,186 m (38° 43' N lat. and 72° 39' W long.) showing sediment section almost entirely reworked by *Zoophycus*.

Organisms and their effect on the substrate of canyon fills have generally been overlooked by engineers and geologists. This note calls attention to *bioturbation,* a phenomenon that, by modifying internal properties of sediments, could produce conditions leading to failure. Examples of biogenic activity observed in one selected canyon on the outer continental margin off the east coast of the U.S. are outlined. Bioturbate structures noted in comparable ancient canyon deposits are also cited.

EVIDENCE OF BIOTURBATION

Where before our knowledge of canyon sediments was limited to cores and dredge samples, direct observation with submersibles and underwater camera and television systems are now possible. Ocean-floor surveys indicate that biogenic activity is intense in this environment, and that organisms mold the micro-relief of almost every submarine canyon examined to date, regardless of location or depth (PÉRÈS, 1958; HARTMAN, 1963; SANDERS *et al.,* 1965; BARHAM *et al.,* 1967; WIGLEY and EMERY, 1967; EMERY and ROSS, 1968; STANLEY, FENNER *et al.,* 1969, and others). Cores indicate that few, if any, sections of sediments on canyon floors and walls have not been thoroughly modified to some degree by benthic organisms. This type of sea floor has aptly been likened to a moving carpet with a host of organisms crawling over its surface (LAFOND, 1967).

Erosion and undermining of rock walls by organisms is a locally important factor in certain canyons (DILL, 1964). A qualitative

---

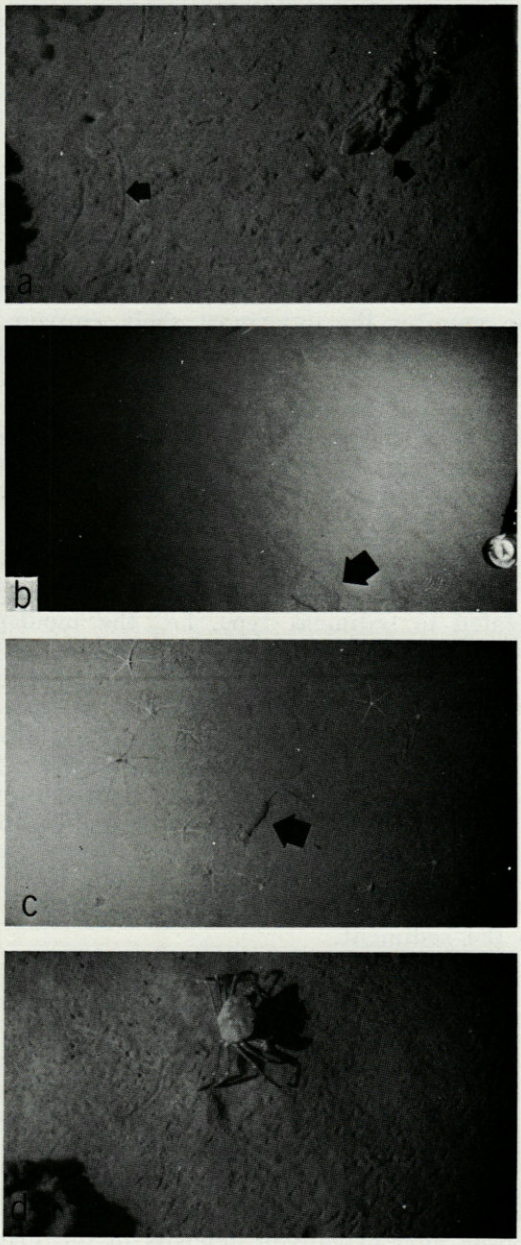
FIG. 4. — Bottom photographs illustrating the effect of some organisms on the sediment fill in the Wilmington Canyon area (after STANLEY and KELLING, 1968).

a. — Station 30, near canyon axis, on the slope at a depth of 1,100 m. Mud, largely clay, bottom as shown by sediment clouds caused by flatfish (arrow). These benthic fish also produce paired curved tracks (arrow). Burrows are common. Granular texture of the bottom is probably due to faecal pellets.

b. — Station 8, canyon head, east wall at a depth of 220 m. Cell-like pattern as the bottom are depressions (« fish-nests » or resting places) produced by fish (see arrow).

c. — Station 37-A, lower slope, near canyon axis at a depth of 1,500 m. Bottom disturbed by ophiuroid brittle stars and sea-spider (*Eclossendeis* sp.). Possible faecal cast of holothurian or wormlike organism is also present (arrow).

d. — Station 24, canyon head, east wall at depth of 495 m. Silty mud bottom (cloud made by compass striking bottom indicates mud content) entirely covered with small sharp depressions produced by crabs.


a
b
c
d

evaluation of the activity on and within unconsolidated sedimentary fills of these morphological depressions is equally pertinent to a discussion of periodic failure. Interesting in this respect are the preliminary observations of the Wilmington Canyon area off the east-central coast of the United States (area within 38° 00′ N to 38° 35′ N. Lat. and 72° 35′ W to 73° 40′ W long.).

A long-term program conduced in this area serves to detail the sediment and water mass properties and movement in the vicinity of the canyon. The region covers about 10,000 km² and extends from depths of 100 to greater than 4,000 m. Four cruises on the USCGC ROCKAWAY thus far taken in this area afford a unique opportunity to monitor the outermost shelf, canyon head incised therein, canyon proper, adjacent slope and rise-environments still poorly detailed in the area of study. A concentrated research program involving bottom sampling and underwater camera and television observations has recently been completed. The preliminary distribution of sediment texture and macrobenthos (figs. 1, 2) in the Wilmington Canyon has been mapped (STANLEY and KELLING, 1968).

The bottom at every station, largely silty clay, appears to be entirely disturbed by animals. The abundance of burrowing animals is directly related to sediment type, i.e., the incidence of worm mounds, burrows, tracks, and traces (fig. 3) increases below 100 m concurrently with a downslope increase in the proportion of mud. Pencil-like tubes of the polychaete worm *Hyalinoecia tubicola* (Müller) are common in the canyon axis (fig. 3 a), and other forms, particularly echinoderms and crustaceans (fig. 4 c, d), leave distinctive markings and modify the soft mud bottom as a result of their movement and feeding habits. Locally the bottom is entirely molded by benthic fish (fig. 4 a, b) that form depressions and leave fin marks (STANLEY, in press). Holothurians (fig. 4 c) and other deposit feeders leave distinctive trails, and their faecal pellets are added to the sediment.

Camera and TV surveys are limited in that they provide little indication of biogenic activity below the bottom surface (OWEN *et al.*, 1967). X-radiographs of unsplit cores (method after STANLEY and BLANCHARD, 1967) collected along the Wilmington Canyon axis and walls (fig. 5) show that periods of active and rapid physical sediment accretion (as indicated by lamination) alternate with quieter periods when an entire layer of sediment is reworked (as indicated by mottled and disturbed structures). Similar features have been photographed by BOUMA (1965) in cores collected in other canyons.

Well-exposed ancient canyon deposits in the French Maritime Alps (the Upper Eocene-lowermost Oligocene grès d'Annot form-

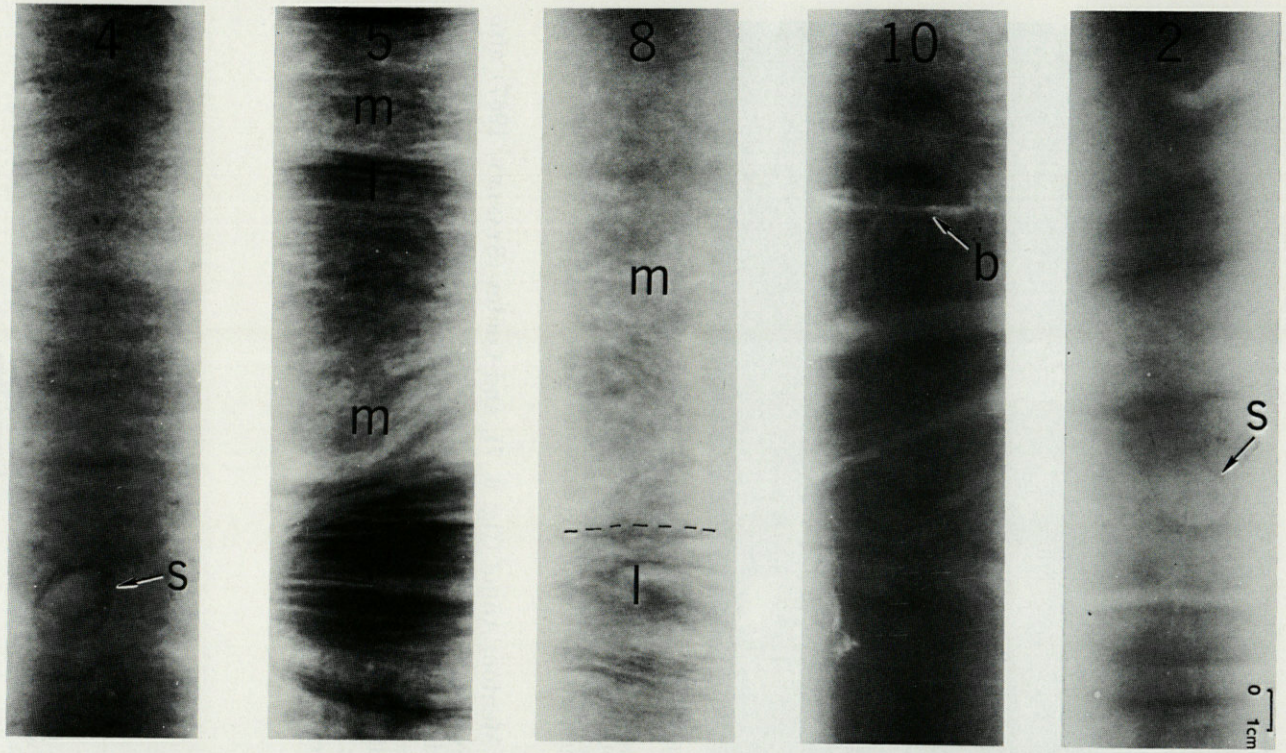


FIG. 5. — Positives of selected X-radiographs of unsplit cores from the Wilmington Canyon. Numbers correspond to core locations cited in STANLEY and KELLING (1968). These radiographs show periods of relatively rapid sedimentation (as indicated by the laminae, l) alternating with periods of less active deposition when the entire sediment horizon is reworked by benthic organisms (mottling, m; burrows, b). Shells (S) probably originating on the shelf are commonly reworked downslope via the canyon.

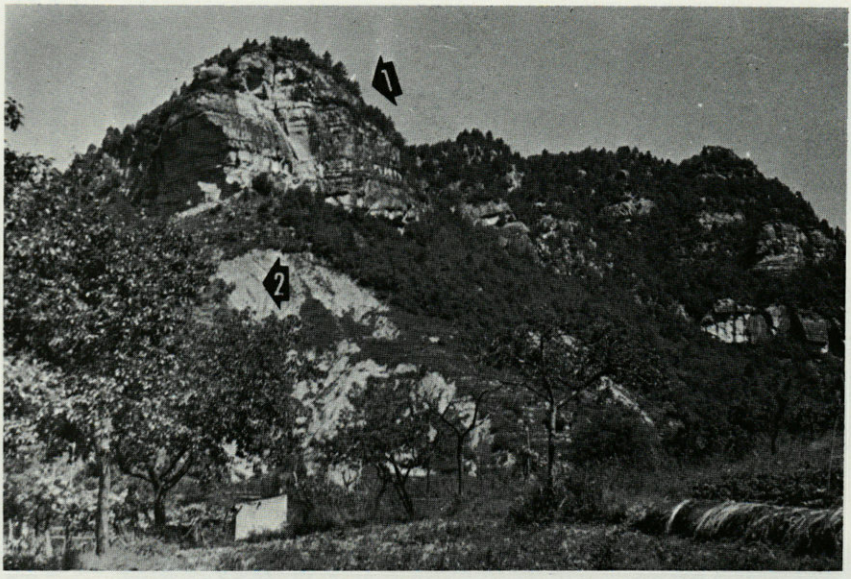
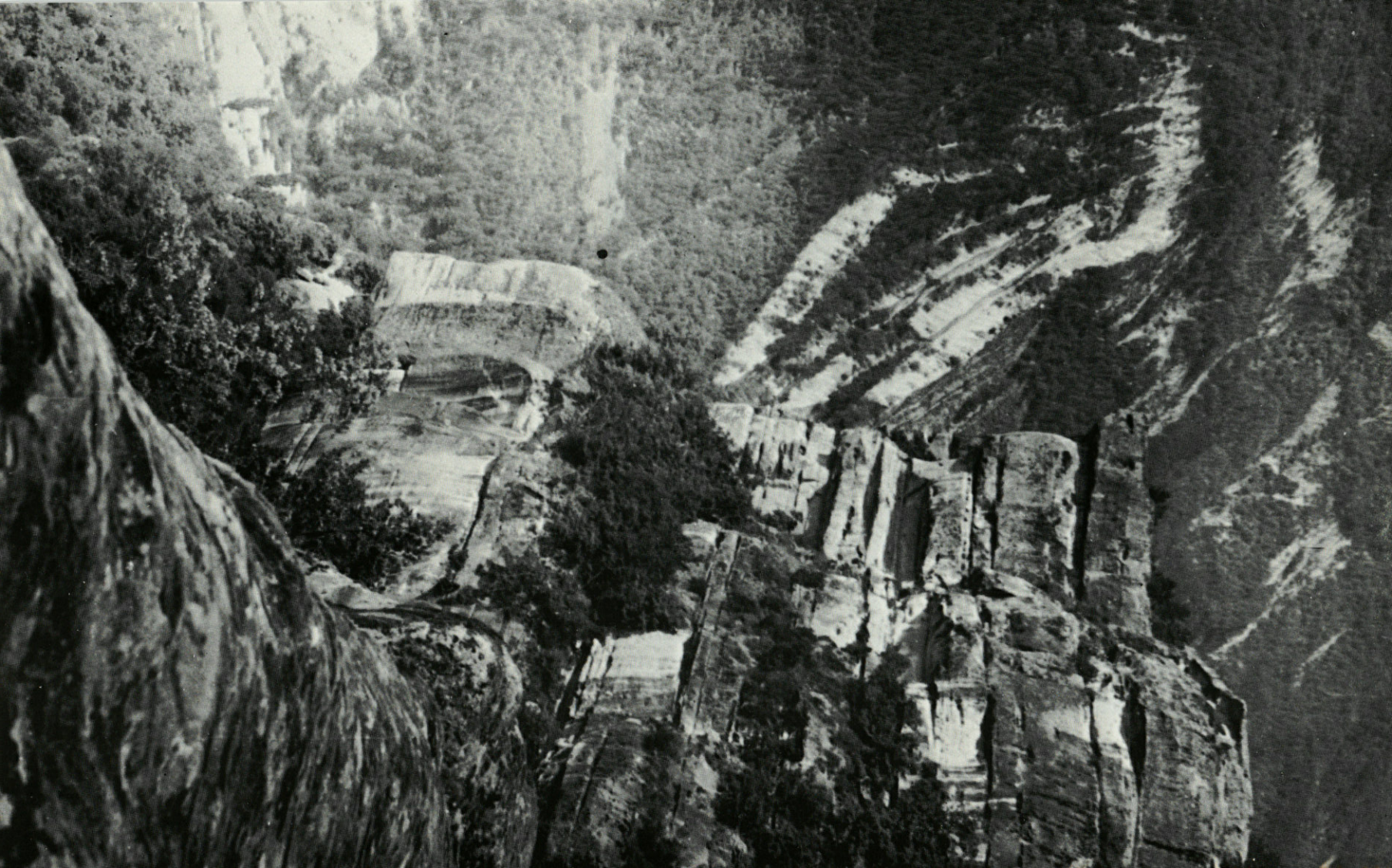


FIG. 6. — Evidence of bioturbation in ancient submarine canyon fills in the French Maritime Alps.

Probable canyon fill (grès d'Annot formation) exposed along the Coulomp River, near Annot (Basses-Alpes). These Tertiary sandstones (arrow 1) have a total thickness exceeding 200 m in this area. They filled a large submarine valley formed in the Upper Eocene Marnes bleues formation (arrow 2).

ation) at Menton, Annot (fig. 6, 7), and Contes (STANLEY, 1967) also display evidence of considerable organic markings most commonly preserved in the thick-sandstone units (fig. 8 a, b). Trails and other markings are also found within thin, silty partings beetween sandstone units and on the base and at the top of sandstone bed surfaces (fig. 8 c). Analogous burrowing activity in Permian canyon deposits of the Delaware Basin have recently been reported by JACKA *et al.* (1968).

FIG. 7. — Closer view of coarse sand and granule beds that form the thick sediment wedge near Annot shown in A. Note strata of sandstone that are 1 to 15 m thick. These deposits were channelized in a submarine canyon at the end of Eocene lime.



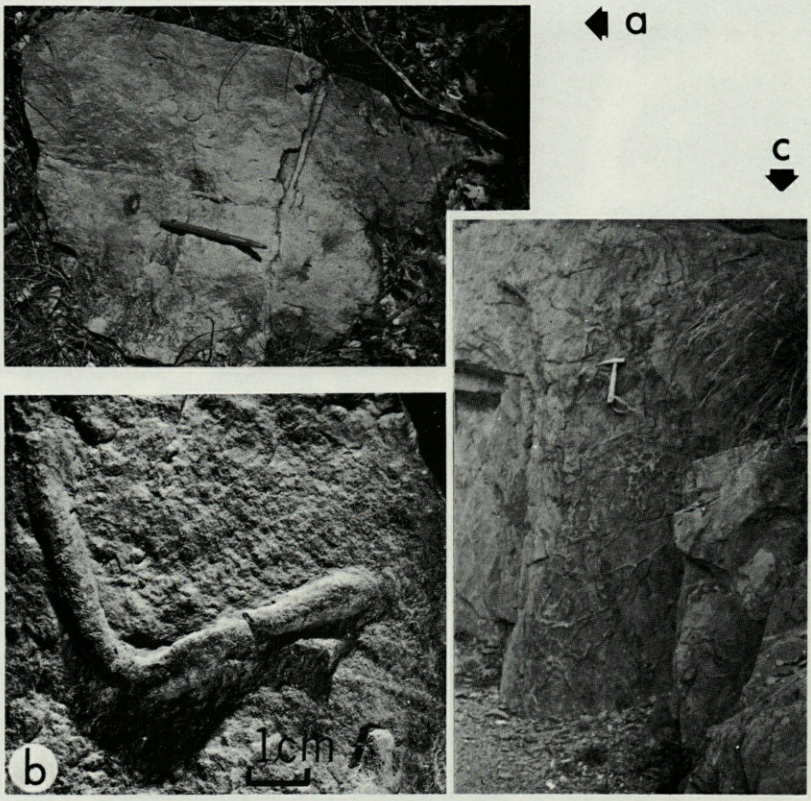


FIG. 8 (a. b.). — Traces of large feeding burrows (« pre-depositional » burrows) commonly preserved in the sandstone strata near Annot.
c. Organic traces (origin unknown), preserved on upper surface of a sandstone bed, show importance of bioturbation in canyon sedimentation.

ORGANISMS AND SEDIMENT FAILURE

The sedimentary fill in canyons of the type described above and other submarine valleys is generally believed to be unstable and prone to displacement downslope (SHEPARD and DILL, 1966, p. 295-311). Because of this, canyons serve as morphological « funnels » that channelize sediments during their transfer from neritic environments to deep-sea (SHEPARD, 1965). Turbidity currents (KUENEN, 1964), rock falls (NESTEROFF, 1965), bottom currents (SHEPARD and DILL, 1966; STANLEY and KELLING, 1968), and creep (DILL, 1964) have been suggested as mechanisms that periodically

shift sediments downslope. Failure by slumping and gravitational gliding, however, appear to be dominant mechanisms for large downslope shifts of sediments in canyon environments (MOORE, 1961). Large-scale slumping is also prevalent in other marine environments, i.e., on parts of the continental slope (RONA and CLAY, 1967; UCHUPI, 1968), in rapidly prograding deltas (SHEPARD, 1967) and on other such marine slopes receiving a rapid accumulation of sediments. Evidence of down-flank slumping is noted in ancient canyon deposits as well (STANLEY, 1967).

Two conditions leading to failure are generally fulfilled in canyon environments : (a) tendency for depositional oversteepening and an increase in the overburden stress downslope due to relatively high rates of sedimentation (in contrast to the non-gullied inter-canyon slopes adjacent to canyon), and (b) the presence of a downslope initial (depositional) dip that frequently approaches the angle of repose of a sediment body. A lag time usually exists between sediment accumulation and consolidation that given rise to excess pore-water pressure and underconsolidation (MOORE, 1961 ; MORGENSTERN, 1967; UCHUPI, 1967). Underconsolidation to a depth of at least one meter and excess pressure in marine lutites have been measured (RICHARDS, 1965, 1966; LAI *et al.*, 1968). Such material is prone to slumping.

The rapid vibratory movement of earthquake shocks, a plausible trigger for sediment failure, tends to destroy the original grain-to-grain relationship in a sedimentary body. Shocks may destroy slope stability by increasing the shearing stresses along the potential surface sliding, whereas the shearing resistance remains unchanged (CHAMBERLAIN, 1964). However recent studies of the effects of explosive blasting on sand-sized sediments in canyons show that blast shocks and artificial loading can also consolidate the fill and prevent slumping (DILL, 1967). Spontaneous liquefaction (TERZAGHI, 1956; MORGENSTERN, 1967) is another mechanism frequently invoked to explain failures and sudden sediment movement. Its importance, however, in slumping of fine-grained sediments (silts and clays are probably common to most canyons), and even of sandy canyon fills, has been questioned (DILL, 1967). Regardless of triggering mechanism, the almost continuous reworking by bottom deposit feeders that plow throughout the upper sediment layers and produce faecal pellets could not but alter the internal strength properties. Burrowers can, under certain conditions, prevent underconsolidation and offer resistance to slumping when such activity increases permeability or results in the cementation of grains (EINSELE, 1967).

On the other hand, extensive bioturbation of the type illustrated in the previous section could so discrupt packing and produce

physical modifications that a decrease in internal strength would result. In the Oslofjord of Norway, for instance, RICHARDS (1965, 1966) found that the greater number of polychaete worm burrows, the greater the range of shear strength values. Sediment sensitivities in worm-rich zones are medium to very sensitive and, in a few cases, quick. It is not surprising, therefore, that deposit feeders could well accelerate failure of an already unstable sediment mass. If this line of reasoning is correct, it is evident that the origin of any submarine canyon cannot be properly discussed without considering the life habits of the associated faunal assemblage.

Additional observations are needed to prove these concepts. There is insufficient data on *in situ* physical properties of canyon deposits, and a lack of quantitative information on the associated bioturbation (biomass, biology of deposit feeders, rate of reworking, biogenic structures produced, and physical and chemical changes induced by benthic organisms that would alter sediment strength properties). The suggestion that biogenic activity and sediment failure are often closely related, and that bioturbation can lead to either underconsolidation or overconsolidation and slumping requires additional experimentation. This is a promising area for coordinated research in geotechnical ocean engineering and marine biology.

ACKNOWLEDGMENTS

Dr. J. W. PIERCE, Smithsonian Institution and Dr. A. F. RICHARDS, University of Illinois are thanked for critically appraising the paper and providing suggestions improving the text. Dr. G. KELLING, University of Wales at Swansea, helped map the distribution of macrobenthos in the Wilmington Canyon area.

Several aspects of this study have been supported by Smithsonian Institution (S.I. Research Foundation Award 3377) and the U.S. Coast Guard Oceanographic Unit, Washington, D. C. (shiptime generously provided on the C.G.C. ROCKAWAY).

The Lamont Geological Observatory of Columbia University kindly made available a number of their piston cores collected in the general area of the Wilmington Canyon.

SUMMARY

Geologists in general tend to neglect the possible influence of organisms on sedimentation processes in submarine canyons. This study focuses on the close relation between bioturbation and large-scale down-

slope movement of otherwise unstable sediment. Examples of typical biogenic activity in the Wilmington Canyon off the eastern margin of the United States and in ancient submarine canyon deposits (Tertiary shoestring sand facies in the grès d'Annot facies of southern France) are presented in support of the bioturbation-sediment failure hypothesis.

REFERENCES

BARHAM, E.G., N.J. AYER, Jr, and R.E. BOYCE, 1967. Macrobenthos of the San Diego Trough : photographic census and observations from bathyscape, Trieste. *Deep-Sea Res.*, **14** : 773-784.

BOUMA, A.H., 1965. Sedimentary characteristics of samples collected from some submarine canyons. *Mar. Geol.*, **3** : 291-320.

CHAMBERLAIN, T.K., 1964. Mass transport of sediment in the heads of Scripps submarine canyon, California, *in* Papers in Marine Geology, Shepard Commem. Vol. (R.L. Miller, Ed.) Macmillan, New York, p. 42-64.

DILL, R.F., 1964. Sedimentation and erosion in Scripps submarine canyon head, *in* Papers in Marine Geology, Shepard Commem. Vol. (R.L. Miller, Ed.). MacMillan, New York, p. 23-41.

DILL, R.F., 1967. Effects of explosive loading on the strength of sea-floor sands, *in* Marine Geotechnique (A.F. Richards, Ed.). Univ. Illinois Press, Urbana, p. 291-303.

EINSELE, G., 1967. Sedimentary processes and physical properties of cores from the Red Sea, Gulf of Aden, and off the Nile Delta, *in* Marine Geotechnique (A.F. Richards, Ed.). Univ. Illinois Press, Urbana, p. 154-169.

EMERY, K.O. and D.A. ROSS, 1968. Topography and sediments of a small area of the continental slope south of Martha's Vineyard. *Deep-Sea Res.*, **15** : 415-422.

HARTMAN, O., 1963. Submarine canyons of southern California, Part II, Biology (Allan Hancock Pacific Expeditions, Vol. 27, Part 2). Univ. So. Calif. Press, Los Angeles, 424 p.

JACKA, A.D., R.H. BECK, O.C. St GERMAIN, and S.C. HARRISON, 1968. Permian deep-sea fans of the Delaware Mountain Group (Guadalupian), Delaware Basin, *in* Guadalupian Facies, Apache Mountain Area, West Texas, Permian Basin Section, Soc. Econ. Paleon. Mineralogists Publ. 68-11, p. 49-90.

KUENEN, Ph. H., 1964. Deep-sea sands and ancient turbidites, in Turbidites (A.H. Bouma and A. Brouwer, Eds.). Dev. *in* Sedimentology 3, Elsevier, Amsterdam, p. 3-33.

LAFOND, E.C., 1967. Movements of benthonic organisms and bottom current as measured from the bathyscaph Trieste, *in* Deep-Sea Photography (J.B. Hersey, Ed.). The Johns Hopkins Press, Baltimore, p. 295-302.

LAI, J.Y., A.F. RICHARDS and G.H. KELLER, 1968. In-place measurement of excess pore pressure in Gulf of Maine clays (Abs.). *Trans. Am. geophys. Un.*, **49** : 221.

MOORE, D.G., 1961. Submarine Slumps. *J. Sedim. Petrol.*, **31** : 343-357.

MORGENSTERN, N.R., 1967. Submarine slumping and the initiation of turbidity currents, *in* Marine Geotechnique (A.F. Richards, Ed.). Univ. Illinois Press, Urbana, p. 189-220.

NESTEROFF, W.D., 1965. Recherches sur les sédiments marins actuels de la région d'Antibes. *Ann. Inst. océanogr.*, Masson & Cie, Paris, 135 p.

OWENS, D.M., H.L. SANDERS, and R.R. HESSLER, 1967. Bottom photography as a tool for estimating benthic populations, *in* Deep-Sea Photography (J.B. Hersey, Ed.). The Johns Hopkins Press, Baltimore, p. 229-234.

PÉRÈS, J.M., 1958. Trois plongées dans le canyon du Cap Sicié, effectuées avec le bathyscaphe F.N.R.S. III de la Marine Nationale. *Bull. Inst. oceanogr. Monaco,* **55** (1115) : 1-21.

RICHARDS, A.F., 1965. Geotechnical aspects of recent marine sediments, Oslofjord, Norway (Abs.). *Bull. Am. Ass. Petrol. Geol.*, **49** : 356.

RICHARDS, A.F., 1966. Geotechnical ocean engineering, *in* Second International Oceanographic Congress, Abstract of Papers (A.P. Vinogradov, Ed.). Publishing House " Nauka ", p. 299-300.

RONA, P.A. and CLAY, C.S., 1967. Stratigraphy and structure along a continuous seismic reflection profile from Cape Hatteras, North Carolina, to the Bermuda Rise. *J. geophys. Res.*, **72** : 2107-2130.

SANDERS, H.L., R.R. HESSLER and G.R. HAMPSON, 1965. An introduction to the study of deep-sea benthic faunal assemblages along the Gay Head - Bermuda transect. *Deep-Sea Res.*, **12** : 845-867.

SEILACHER, A., 1962. Paleontological studies on turbidite sedimentation and erosion. *J. Geol.*, **70** : 227-234.

SHEPARD, F.P., 1965. Importance of a submarine valley in funneling sediments to the deep-sea, *in* Progress in Oceanography, v. 3 (M. Sears, Ed.). Pergamon Press, Oxford, p. 321-332.

SHEPARD, F.P., 1967. Contemporary structures in rapidly prograding deltas. VII Inter. Sedim. Congress, Reading, U.K., 4 p.

SHEPARD, F.P. and R.F. DILL, 1966. Submarine canyons and other sea valleys. Rand McNally, Chicago, 381 p.

STANLEY, D.J., 1967. Comparing patterns of sedimentation in some modern and ancient submarine canyons. Earth Planetary Sci. Letters, v. 3, p. 371-380.

STANLEY, D.J. Fish-produced markings on the Atlantic outer continental margin off North-Central United States. *J. Sedim. Petrology,* **41** (in press).

STANLEY, D.J. and L.R. BLANCHARD, 1967. Scanning of long unsplit cores by X-radiography. *Deep-Sea Res.*, **14** : 379-380.

STANLEY, D.J., FENNER, G. KELLING, and D.J.P. SWIFT, 1969. Underwater television as a tool for mapping the outer continental margin (Abs.) Program, NE Section, *Geol. Soc. Amer.*, Part I : 56-57.

STANLEY, D.J. and G. KELLING, 1968. Sedimentation patterns in the Wilmington Submarine Canyon area, *in* Ocean Sciences and Engineering of the Atlantic Shelf Symposium. *Trans. Marine Tech. Soc., Philadelphia,* p. 127-142.

TERZAGHI, K., 1956. Varieties of submarine slope failures, *in* Proc. 8th Texas Conference on Soil Mechanics and Foundation Engineering. *Spec. Publs, Bur. Engng Res., Univ. Texas,* Austin, 41 p.

UCHUPI, E., 1967. Slumping on the continental margin southeast of Long Island, New York, *Deep-Sea Res.*, **14** : 635-639.

WIGLEY, R.L. and K.O. EMERY, 1967. Benthic animals, particularly *Hyalinoecia* (Annelida) and *Ophiomusium* (Echinodermata) in sea-bottom photographs from the continental slope, *in* Deep-Sea Photography (J.B. Hersey, Ed.). The Johns Hopkins Press, Baltimore, p. 235-249.

DISCUSSION
following the paper by D.J. STANLEY

HERTWECK. — 1) Are there also preserved sea floor traces on sediment surfaces overlayed by sediment ?

2) We also know of escape traces of the snail *Hydrobia* on allochthonic accumulations.

3) Are there specific burrow types characteristic for turbidity zones ?

STANLEY. — 1) Yes, we find well-preserved traces on laminae and beds even in our deep cores (> 2000 m). These former animal tracks and trails, nicely shown on our X-radiographs of split and unsplit cores, are being studied in our Sedimentology Laboratory at present.

2) We also recognize vertical or near-vertical burrows but do not know whether or not these are " escape traces " or simply normal feeding traces of polychaete or other organisms. It is interesting to note that these so-called " escape " traces occur in both ancient and modern deep-sea gravitative sediments : the Tertiary grès d'Annot flysch in the Maritime Alps, for example, and in modern " flyschoid " slope and rise facies off the East coast of the United States.

3) We are now attempting to relate specific organic markings and "Ibensspuren " with turbidity and non-turbidity type deposits in submarine canyons. This happens to be, in fact, a research topic of one of my students at the Smithsonian.

MILLS. — Is there any indication that living organisms follow canyons into the abyss to greater depth than on the adjacent continental slope ?

STANLEY. — Absolutely. We find in cores, bottom photos and underwater TV tapes evidence of shallow water (outer shelf) pelecypods to depths exceeding 2000 meters. Canyons act as " funnels " in trapping and transferring organisms as well as sediment downslope and downrise considerably beyond the base of the continental slope.

EFFECTS OF INFAUNA ON THE SEDIMENT AND SESTON OF A SUBTIDAL ENVIRONMENT*

by David K. YOUNG **

Systematics-Ecology Program
Marine Biological Laboratory
Woods Hole, Massachusetts 02543, USA

and

Biology Department, Boston University
Boston, Massachusetts 02115, USA

KURZFASSUNG

Gravimetrische Analysen von organischen und anorganischen Komponenten von nassgesiebten Aggregaten vom Boden und der Wassersäule einer 20 m tiefen Station (Buzzards Bay, Massachusetts) lassen vermuten, dass bedeutsame Mengen von aufgeschlammten Sedimenten im überstehenden Wasser vorhanden sind. Mikroskopische und photographische Untersuchungen zeigen, dass grosse Mengen von Seston Kotklümpchen sind, die durch schlammfressende Invertebraten ausgeschieden werden. Die Seston flux data zeigt einen jährlichen Verlust von 2 % des Sestonkreislaufs, welcher einen Anstieg von 920 gr/m²/Jahr an beständiger Ablagerung darstellt. Der organische Bestand des Seston verringert sich mit zünehmender Wassertiete und ansteigender Überlagerungstiefe. Der häufigste schlammfressende Invertebrat *(Nucula proxima)* verwandelt 100 % von der dauernden jährlichen Ablagerung in Kotklümpchen. Anzeichen der Nahrungsaufnahme anderer Tiere lässt eine intensive Vermischung von Sedimenten und eine schnelle Erneuerung von organischer Substanz vermuten.

* Contribution No. 169. Systematics-Ecology Program, Marine Biological Laboratory, Woods Hole.

** Present address : Zoology Department, University of South Florida, Tampa, Florida 33620, U.S.A.

INTRODUCTION

The upper 2 to 3 cm of fine coastal subtidal sediments typically consist of an oxidized flocculent layer overlying a reduced consolidated layer. Marine geologists often refer to this upper layer as the " mobile zone " and do not consider it as part of the permanent sedimentary column. This upper organically rich layer forms initially from deposition of loose mineral grains, colloidal mud, organic detritus and plankton from the overlying water column. This combination of dead and living suspended matter is often collectively termed " seston ".

The mobile zone is well known to contain higher concentrations of infauna than the deeper consolidated sediment. The net result of intense biogenic reworking activities in this upper layer is that the sediment bears little resemblance to that material originally deposited. Many of the clay- and silt-sized particles and fine sands are bound into fecal pellets. Therefore, in an ecological sense, the upper sedimentary layer is more realistically termed the " zone of (fecal) pellet production " (RHOADS, 1967).

This study sought to interpret the interrelationships between the infauna, seston, and sediment in the subtidal environment of Buzzards Bay, Massachusetts, USA, by means of an integrated field and laboratory approach. Previous studies in this area included those on the animal-sediment relationships (SANDERS, 1958), the structure of the soft-bottom community (SANDERS, 1960), the meiofauna (WIESER, 1960), the sediment (HOUGH, 1940; MOORE, 1963), and biogenic reworking (RHOADS, 1963, 1967). Station " R " of SANDERS (1960) was selected as a study site because deposit-feeders predominate and the zone of fecal pellet production is well-developed

THE ENVIRONMENT

Buzzards Bay. Buzzards Bay is an elongate bay opening to the ocean at the south and forming the western border of Cape Cod, Massachusetts on the east (figure 1). It is 46 km long and averages 12 km in width. The relief of the surrounding land is low and the area draining into the bay is only 1.6 times as great as the area of the bay itself. With the exception of several localized depressions and a trough at the mouth, the bay is less than 20 m deep.

There is considerable tidal exchange of water between the bay and the ocean and there are no large streams tributary to the bay, so concentration of salts in the bay water is nearly the same as in the adjacent

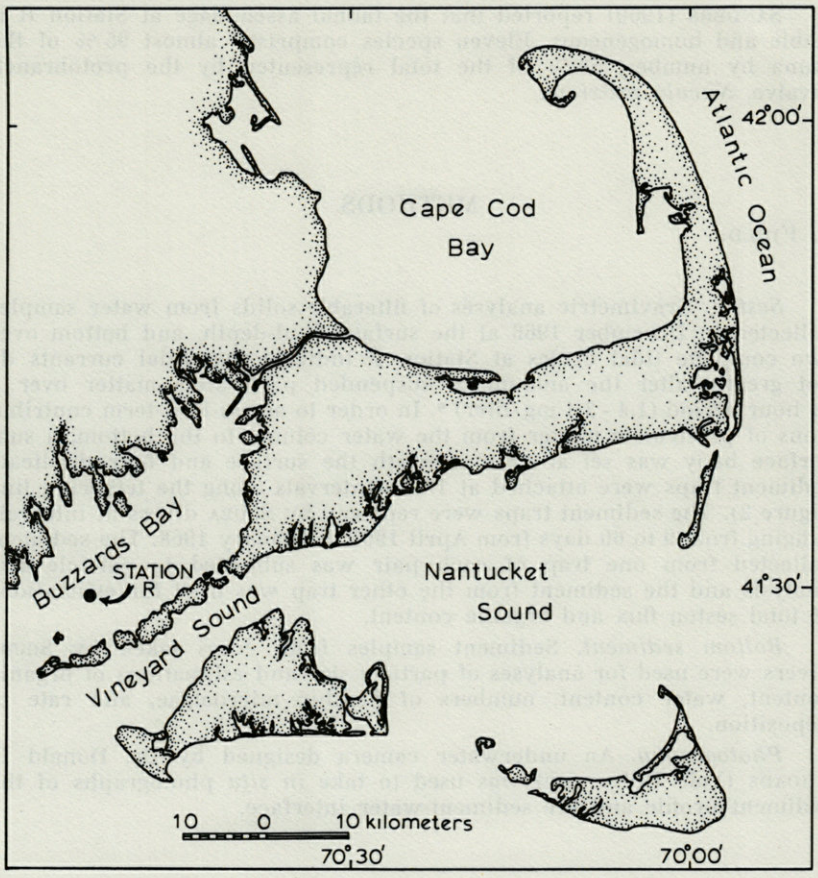


FIG. 1. — Map of Cape Cod Region showing location of study site, Station R, Buzzards Bay, Massachusetts.

oceanic water. Bottom temperatures in the lower bay at Station " R " range from a maximum of 22 °C in summer, about 2 to 3 degrees colder than the surface temperature, to a minimum of — 1.0 °C in winter.

Clayey silt to silt-sized sediments comprise the major sediment types of the lower bay in 12 to 20 m of water. These grade to sands and gravel along the shallow margins and topographic highs of the bay. On the basis of the thickness of sediment that has accumulated in the bay since the Pleistocene epoch, HOUGH (1940) suggests that sediment accumulates in the bay at a rate of 2.3 mm/year.

Station R. Station R is located at 20 m depth in lower Buzzards Bay (41°29.2′ N; 70°53.8′ W) (figure 1). The silt and clay size fractions make up 78 to 91 % of the sediment. Bottom currents in this locality have maximal velocities of 0.5 knot (HOUGH, 1940).

SANDERS (1960) reported that the faunal assemblage at Station R is stable and homogeneous. Eleven species comprised almost 95 % of the fauna by number, 58 % of the total represented by the protobranch bivalve, *Nucula proxima*.

METHODS

1. FIELD.

Seston. Gravimetric analyses of filterable solids from water samples collected in December 1966 at the surface, mid-depth, and bottom over two complete tidal cycles at Station R indicate that tidal currents do not greatly alter the amount of suspended particulate matter over a 24 hour period (1.4 - 3.4 mg/liter) *. In order to assess long-term contributions of particulate matter from the water column to the bottom, a subsurface buoy was set at 13 m beneath the surface and four duplicate sediment traps were attached at 1.6 m intervals along the tethering line (figure 2). The sediment traps were replaced by SCUBA divers at intervals ranging from 9 to 60 days from April 1967 to January 1968. The sediment collected from one trap of each pair was subjected to particle size analysis and the sediment from the other trap was used for estimations of total seston flux and organic content.

Bottom sediment. Sediment samples from cores taken by SCUBA divers were used for analyses of particle size and estimations of organic content, water content, numbers of benthic microalgae, and rate of deposition.

Photography. An underwater camera designed by Dr. Donald C. RHOADS (Yale University) was used to take *in situ* photographs of the sediment profile and the sediment-water interface.

2. LABORATORY.

Particle size analysis. In order to minimize destruction of the natural water-stable aggregates, both trap and bottom sediments were subjected to wet-sieve analyses in seawater within 24 hours after collection. The sediments retained on each of four Wentworth sieves (500 µ, 250 µ, 149 µ and 62 µ mesh sizes) were washed with distilled water, dried and weighed. The sediment passing through the smallest mesh size (62 µ) was either dispersed in seawater and an aliquot sample was filtered through a millipore filter or the entire fraction was washed through a Whatman No. 2 filter paper.

* Subsequent to this study, tidal currents have been shown to be the primary effect in resuspending bottom sediments (see : RHOADS, D.C. and D.K. YOUNG, 1970. The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *J. Mar. Res.*, 28 : 150-178).

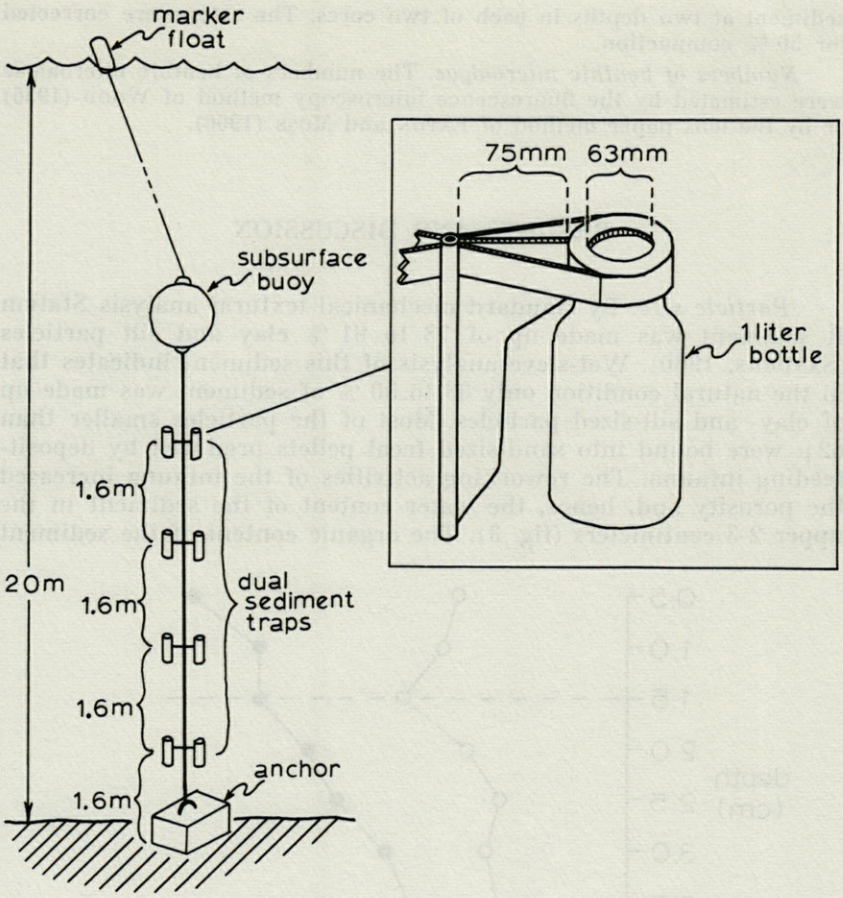


FIG. 2. — Diagram of sediment traps used to measure flux of seston at Station R. Offset shows PVC (polyvinylchloride) screwcap holder for two 1-liter bottles at each of 4 levels along the tethering line.

Organic content. Analyses of organic content were run on bottom and trap sediments that were washed in distilled water and ground in a mortar and pestle. Percent organic content was estimated by weight loss on ashing (600 °C) and by Kjeldahl nitrogen content.

Water content. Analyses of water content were run on cored sediment samples that were sectioned at 0.5 cm intervals to a depth of 5 cm. The percentage loss of weight between wet and dried (100 °C) sediment was taken as the % water content.

Rate of deposition. Estimations of the rate of deposition were made by radiocarbon dating (Geology Department, Yale University) the

sediment at two depths in each of two cores. The rates were corrected for 50 % compaction.

Numbers of benthic microalgae. The numbers of benthic microalgae were estimated by the fluorescence microscopy method of Wood (1956) or by the lens paper method of Eaton and Moss (1966).

RESULTS AND DISCUSSION

Particle size. By standard mechanical textural analysis Station R sediment was made up of 78 to 91 % clay and silt particles (Sanders, 1960). Wet-sieve analysis of this sediment indicates that in the natural condition only 33 to 50 % of sediment was made up of clay- and silt-sized particles. Most of the particles smaller than 62 μ were bound into sand-sized fecal pellets produced by deposit-feeding infauna. The reworking activities of the infauna increased the porosity and, hence, the water content of the sediment in the upper 2-3 centimeters (fig. 3). The organic content of the sediment

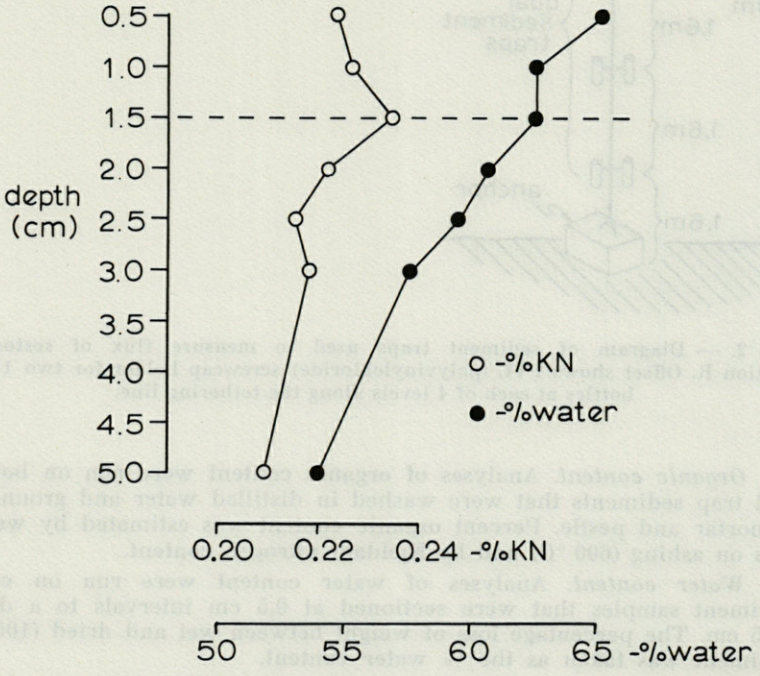


Fig. 3. — Vertical distribution of percent Kjeldahl nitrogen (% KN) and percent water (% water) in bottom sediment at Station R.

as measured by percent Kjeldahl nitrogen decreased below the zone of fecal pellet production (fig. 3). The largest wet-screened size fraction was that which passed through a 149 μ sieve and remained on a 62 μ sieve. The 62-149 μ size fraction from bottom samples taken from October 1967 through April 1968, which comprised 32 to 39 % by weight of the Station R sediment, was made up of 20 to 30 % *Nucula* pellets.

The wet sizes of the trap sediment showed a general decrease in the size fractions larger than 62 μ from 1.6 to 6.6 m above the bottom, but there was little difference in the vertical distribution of clay- and silt-sized particles (fig. 4). The dry sizes of the trap

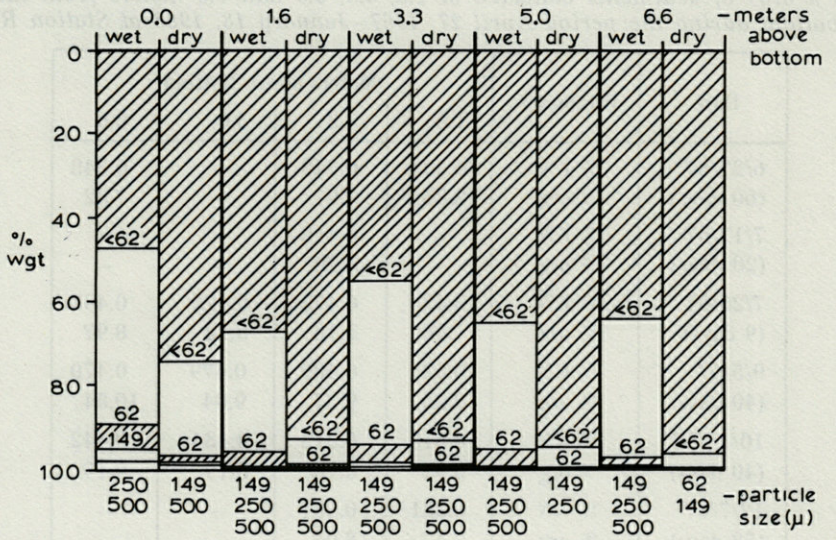


FIG. 4. — Size frequency distribution by weight of wet- and dry-sieved sediment collected from the upper 1 cm of the bottom (0.0 m) and the sediment traps at 4 levels above the bottom (1.6 m, 3.3 m, 5.0 m, and 6.6 m) during the period September 5-October 16, 1967 at Station R.

sediments showed a large increase in the size fraction smaller than 62 μ, or the clay- and silt-sized particles. The dry sieve analysis, therefore, appears to break down the fecal pellets into their constituent fine-grained particles. These particles, quite naturally, have very different settling characteristics than when bound as fecal pellets.

The dry sieve analyses also demonstrated a greater weight percentage of sand-sized particles in the lower than upper traps.

This probably indicates that sand grains and shell fragments were not resuspended high in the water column.

Organic content. The percent Kjeldahl nitrogen (KN) of the trap sediments was double that of the bottom sediments and there was a general increase in % KN of the trap sediments from the lower to the upper sediment traps (table 1). This relationship probably is a reflection of lesser amounts of resuspended inorganic material (sand and shell fragments) which were in suspension at greater distances from the bottom.

TABLE 1

Percent Kjeldahl nitrogen (% KN) and percent weight loss on ashing (% org) of sediments collected at 1.6, 3.3, 5.0 and 6.6 meters from the bottom during the period April 27, 1967 - January 18, 1968 at Station R.

Date	Parameter	Meters above bottom			
		1.6	3.3	5.0	6.6
6/27/67	% KN	0.304	0.348	–	0.348
(60 days)	% org	8.85	7.97	–	7.82
7/17/67	% KN	–	0.410	–	–
(20 days)	% org	–	8.70	–	–
7/26/67	% KN	0.434	0.472	0.472	0.493
(9 days)	% org	7.26	8.16	8.12	8.97
9/5/67	% KN	0.321	0.409	0.479	0.470
(40 days)	% org	8.22	9.37	9.04	10.84
10/16/67	% KN	0.315	0.313	0.434	0.442
(40 days)	% org	5.94	6.16	8.79	9.19
12/7/67	% KN	0.331	0.391	–	–
(52 days)	% org	7.47	8.04	–	–
1/18/68	% KN	0.362	0.403	0.412	0.424
(42 days)	% org	6.53	7.26	5.33	5.55

Seasonal trends of suspended organic matter cannot be interpreted from these limited data but the highest KN contents of the trap sediments occurred in the summer and early fall.

The benthic microflora were mainly pennate diatoms which were few in number. There were 300 to 1,550 cells/cm^2, or 2-3 orders of magnitude less than in shoal and intertidal benthic environments.

The organic content of the sediment is probably regulated by bacteria whose numbers may be increased by phytoplankton production.

Seston flux. There was no indication of seasonal trends in seston flux. The seston flux increased toward the bottom, probably a reflection of resuspension (fig. 5). If the same logarithmic increase ($b = -0.0216$; $r = -0.7883$) of seston flux between the sediment traps remained between the lowest trap and the bottom, the seston flux

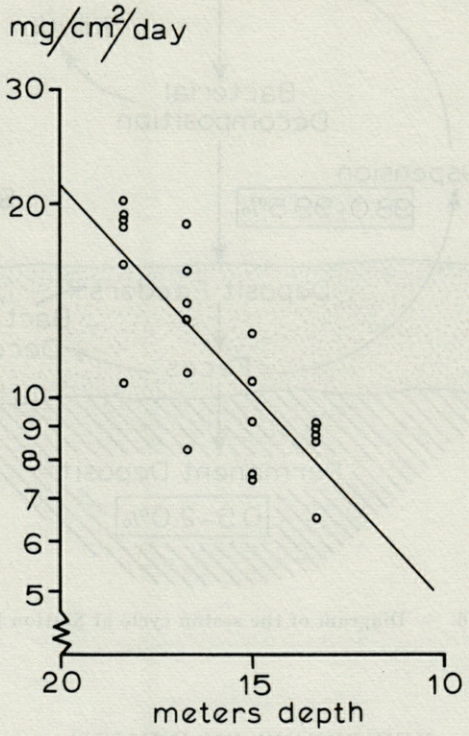


FIG. 5. — Flux of seston (mg/cm²/day) at 1.6, 3.3, 5.0 and 6.6 meters from the bottom during the period April 27, 1967-January 18, 1968 at Station R (b = — 0.0216; r = 0.7883).

at the sediment-water interface would be 213.4 ± 84.3 g/m²/day (95 % Conf.). During a one week period in August 1968, seston flux was 138.4 g/m²/day as measured by a sediment trap at the sediment-water interface. This value is well within the 95 % confidence limits imposed by the extrapolation technique.

If this estimation of seston flux is correct and if HOUGH'S (1940) estimated sedimentation rate of 2.3 mm/year is accurate, then a maximum of 2 % of the sediment remained as permanent deposits and 98 % was resuspended (fig. 6). On the other hand, if

the sedimentation rates of 0.52 mm to 0.84 mm/year as determined by radiocarbon dating are correct, a minimum of 0.5 % of sediment remained permanently deposited and 99.5 % was resuspended (fig. 6).

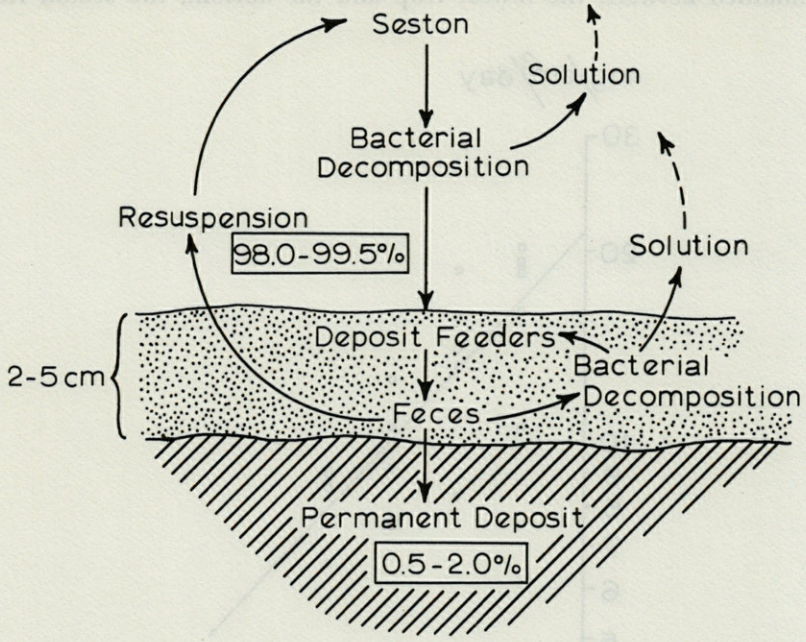
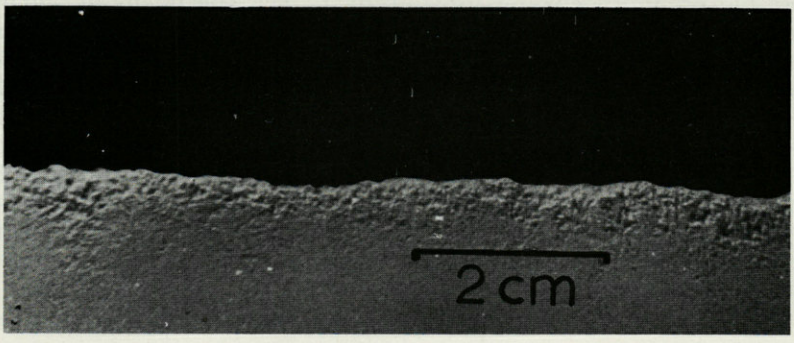


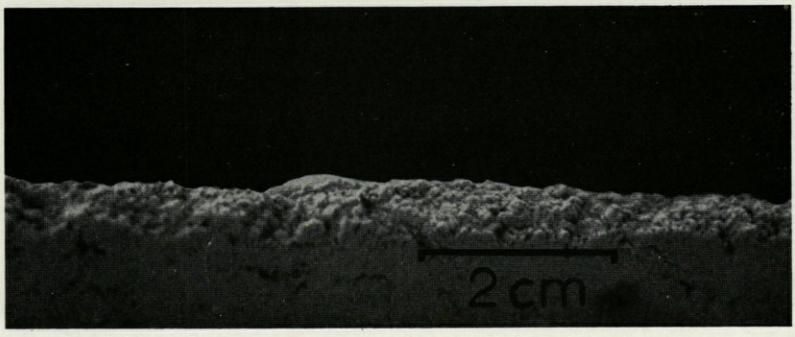
FIG. 6. — Diagram of the seston cycle at Station R.

REWORKING BY INFAUNA

Photography. The *in situ* photographs taken by Scuba divers were compared with photographs of biogenic reworking of sediment by infauna in thin laboratory aquaria in order to subjectively determine what species were primarily responsible for the character of the reworked sediment in the natural environment (fig. 7 A,B). These photographs showed that the most numerous species of the infauna, *Nucula proxima,* was largely responsible for the reworked nature of the sediment at Station R. This protobranch bivalve lies beneath the sediment-water interface and feeds on silt- and clay-sized particles by labial palps. The feces are extruded as elongate longitudinally grooved rods that break up into readily recognizable



A



B

FIG. 7. — A. *In situ* photograph of reworked sediment at Station R. B. Photograph of sub-62$_\mu$ Station R sediment reworked by specimens of *Nucula proxima* in laboratory aquarium.

cylinders measuring 62 to 82 µ in diameter and up to 160 µ in length.

Experiment. As mentioned before, fecal pellets of *Nucula* made up to 30 % of the wet-sieved aggregates in the 62 to 149 µ size fractions of bottom sediments. *Nucula* pellets were also found in the wet-sieved trap sediments. In view of their apparent importance in reworking Station R sediments, specimens of *Nucula proxima* were used in laboratory experiments to test the rate at which this animal produces fecal pellets.

Sub-62 µ, wet-sieved Station R sediment was placed into 10 petri dishes, five of which were put on a water at 2.5 °C and five

were put on another water table at 20 °C. Ten specimens of *Nucula proxima*, averaging 9×10^{-3} g a piece, were placed in the sediment in each petri dish. On every second day, the sediment was wet-sieved from one petri dish of each temperature regime. The dry weight of two sediment fractions, larger and smaller than 62 μ, were taken. Because all of the sediment fraction larger than 62 μ consisted solely of *Nucula* pellets, rates of fecal pellet production could be expressed as grams of fecal material produced per individual per day. Controls consisting of *Nucula* pellets in petri dishes at both temperatures showed that there was no breakdown of fecal pellets during the experiment.

The results show the production rate of fecal pellets at 20 °C was only three times that at 2.5 °C (fig. 8). This is probably because

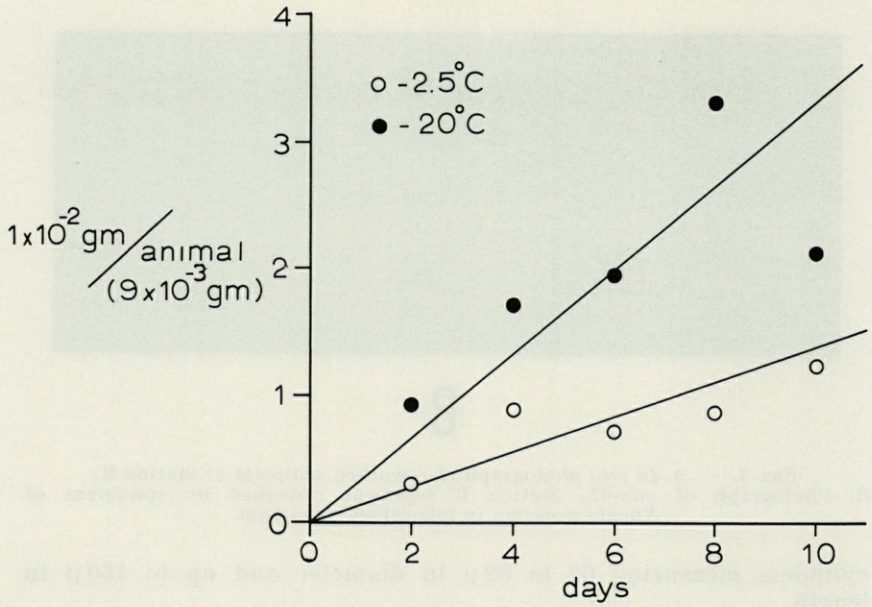


FIG. 8. — Production of fecal pellets (g/individual/day) by *Nucula proxima* (ave. wgt. = 9×10^{-3} g at 2.5 °C and 20 °C.

the specimens of *Nucula* were winter-acclimatized at the time of the experiment.

Extrapolations to the natural environment were made from these data and the biomass data of SANDERS (1960). The results suggest that the mean daily production of fecal pellets by *Nucula* is 2.5 g/m²/day, or one to five times the amount of sediment repres-

ented by permanent annual deposits at Station R. This estimation is probably realistic as RHOADS (1963) has shown that in pseudofeces production alone, *Yoldia limatula*, a protobranch bivalve comprising only 0.25 % by number of the fauna at Station R, is capable of reworking the permanent annual deposition at this station 2.5 times in one year. The rate of fecal pellet production by *Nucula* also does not take into account that portion of pellets resuspended, decomposed, or transported horizontally by currents from the area. As previously discussed, the seston flux data suggest that 98 to 99.5 % of sediment is resuspended.

The extent of occurrence of reassimilation of the organic matter in fecal pellets reconstituted by intermediary microbial action is unknown. Previous studies suggested high-assimilation efficiencies through coprophagy (reviewed by FRANKENBURG and SMITH, 1967). Because most of the particulate organic matter of the sediment at Station R appears to be consolidated in fecal pellets, coprophagy must play a prime role in the ecology of nutrition of the deposit-feeding fauna.

CONCLUSIONS

The subtidal benthic environment of fine clay-silt deposits is often thought to be an area free from strong currents and turbulence where such fine suspended particulate matter may settle and accumulate. This study shows that in one such environment of fine sediment accumulation, many of the clay- and silt-sized particles are bound into sand-sized aggregates as fecal pellets produced by deposit-feeding infauna. These fecal pellets are capable of being resuspended and may comprise a large part of the seston. Resuspension of bottom sediments is a recognized phenomenon in coastal marine environments, however, it is not as commonly realized that the resuspended sediments are often in the form of fecal pellets produced by deposit-feeding invertebrates as well as suspension and filter feeders (see HAVEN and MORALES-ALAMO, 1966, 1968). The mechanism of resuspension and redeposition may facilitate the mechanical destruction of fecal pellets prior to bacterial decomposition and reingestion by other infauna.

ACKNOWLEDGEMENTS

Many thanks are due Mr. James SEARS and Mr. Paul SHAVE for assistance in the SCUBA diving, and Captain James OSTERGARD and Mate Peter GRAHAM of the R/V A.E. VERRILL for helping in the field operations. The author profited from many helpful discussions with Dr. Donald C. RHOADS and Dr. Melbourne R. CARRIKER. This study was supported by Grants GB-4509 and GB-7387 from the National Science Foundation to the Marine Biological Laboratory Systematics-Ecology Program.

SUMMARY

Gravimetric analyses of organic and inorganic components of wetscreened aggregates from the bottom and the water column at a station in 20 meters of water in Buzzards Bay, Massachusetts, suggest that there is a significant contribution of resuspended sediment to the overlying water. Microscopic and photographic evidence show that large proportions of the seston are fecal pellets produced by deposit-feeding invertebrates. Data on seston flux suggest a maximal annual loss of 2 % from the seston cycle. This represents an increase of 920 gm/m^2/year of permanent deposition. Organic content of the seston decreases with increasing water depth and depth of burial. The most numerous deposit-feeding invertebrate, *Nucula proxima*, converts one to five times the amount of sediment represented by permanent annual deposits into fecal pellets. Evidence of feeding by other infauna suggests an intensive rate of overturn of sediment and a rapid recycling of organic matter.

REFERENCES

EATON, J.W. and B. MOSS, 1966. The estimation of numbers and pigment content in epipelic algal populations. *Limnol. Oceanogr.*, **11** : 584-595.

FRANKENBERG, D. and K.L. SMITH, 1967. Coprophagy in marine animals. *Limnol. Oceanogr.*, **12** : 443-450.

HAVEN, D.S. and R. MORALES-ALAMO, 1966. Aspects of biodeposition by oysters and other invertebrate filter feeders. *Limnol. Oceanogr.*, **11** : 487-498.

HAVEN, D.S. and R. MORALES-ALAMO, 1968. Occurrence and transport of faecal pellets in suspension in a tidal estuary. *Sediment. Geol.*, **2** : 141-151.

HOUGH, J.L., 1940. Sediments of Buzzards Bay, Massachusetts. *J. Sedim. Petrol.*, **10** : 19-32.

MOORE, J.R., 1963. Bottom sediment studies, Buzzards Bay, Massachusetts. *J. Sedim. Petrol.*, **33** : 511-558.

RHOADS, D.C., 1963. Rates of sediment reworking by *Yoldia limatula* in Buzzards Bay, Massachusetts, and Long Island Sound. *J. Sedim. Petrol.*, **33** : 723-727.

RHOADS, D.C., 1967. Biogenic reworking of intertidal and subtidal sediments in Barnstable Harbor and Buzzards Bay, Massachusetts. *J. Geol.*, **75** : 461-476.

SANDERS, H.L., 1958. Benthic studies in Buzzards Bay. I. Animal-sediment relationships. *Limnol. Oceanogr.*, **3** : 245-258.

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

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

WOOD, E.J.F., 1956. Fluorescent microscopy in marine microbiology. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **21** : 6-7.

DISCUSSION
following the paper by F.D.K. YOUNG

BANSE : Have you studied the role of the shape of seston collectors (width of mouth, depth of flask) with amount of sediment collected ?

YOUNG : No, I assumed that there would be no " dead space " at the bottle openings because the bottles were wide, deep, and straight-sided. Venturi forces would be minimal because the current velocities were low.

PRINCIPE
DE L'ASPIRATEUR SOUS-MARIN AUTOMATIQUE POUR SÉDIMENTS MEUBLES

par Christian-Charles EMIG et Roland LIENHART
Station Marine d'Endoume, 13-Marseille, France

SUMMARY

The authors present a new type of submarine grab with a suction activated by a screw.

This device, very steady, works on 1/10 m² in three points; this allows a better estimate of the distribution of the organisms on the bottom.

L'hélice comme moyen de succion a fait preuve d'une grande efficacité pour le premier aspirateur sous-marin, que nous avons construit (EMIG & LIENHART, 1967) et qui, de par sa maniabilité et sa légèreté, peut être utilisé par un seul plongeur. A la fin d'un précédent travail, nous songions déjà à un aspirateur sous-marin automatique, *pouvant travailler à des profondeurs actuellement inaccessibles en plongée.*

Les difficultés techniques pour la réalisation du « benthic succion sampler » (TRUE, REYS & DELAUZE, 1968) nous ont été d'un grand profit. Nous avions, dès le début, émis l'hypothèse suivante : à puissance égale, le rendement est meilleur avec une hélice qu'avec un jet d'eau (effet Venturi). Techniquement, nous devions créer une dépression par une bonne étanchéité de la chambre des filtres, qui seront placés en avant de l'hélice. La stabilité de l'appareil est

obtenue par, non pas une seule tête de succion, mais par trois; de cette façon nous gagnons en simplicité par élimination du support stabilisateur coulissant.

I. — DESCRIPTION DE L'APPAREIL

L'aspirateur sous-marin automatique présenté ici n'est qu'un prototype construit pour vérifier le principe de la succion par hélice. Tel qu'il a été réalisé (tôle galvanisée), il est intéressant de noter que son

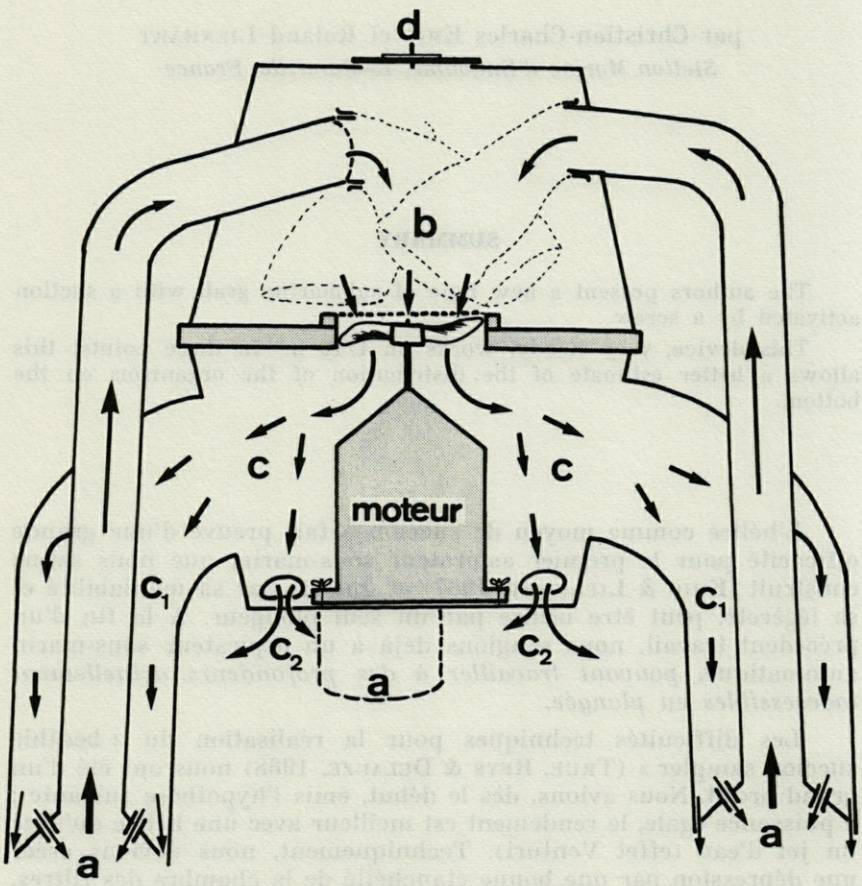


Schéma de l'aspirateur sous-marin automatique (d'après photo).

prix de revient est très modique. L'encombrement sera réduit dans le modèle définitif; actuellement : hauteur 1 m, diamètre 1,10 m, poids 40 kg.

Les trois têtes de succion (a) assurant la stabilité couvrent ensemble une surface de 1/10 m^2; elles aspirent le sédiment (300 dm^3) qui est amené par trois tuyaux dans la chambre des filtres (b). Ces filtres sont en nylon souple (0,7 mm de maille pour les essais); ils sont interchangeables instantanément et peuvent évidement avoir la maille correspondant au travail envisagé. Un filtre par tête de succion permet d'obtenir de meilleurs résultats (répartition de la faune par exemple, voir tableau ci-dessous). Une fois le sédiment filtré, le résidu passe dans la chambre moteur (c), une partie est rejetée par les bouches de compensation (c_2) qui permettent l'enfoncement, l'autre partie est réinjectée (c_1) à la base des têtes de succion pour renforcer l'affouillement du sédiment (circuit semi-fermé).

De par sa position, le moteur électrique donne à l'aspirateur un centre de gravité très bas, ce qui évite tout lestage et permet d'avoir un appareil léger (environ quarante kilos). La puissance de 1/2 CV du moteur est largement suffisante, mais, selon les besoins, il est possible de la faire varier par un remplacement du moteur ou (et) de l'hélice.

Lors de l'immersion, une soupape (d) au sommet de l'aspirateur purge l'air et la descente vers le fond s'effectue en douceur; l'appareil tombe *toujours* sur ses trois têtes de succion, même si la mise à l'eau se fait sans précautions.

Pour un rendement maximum, nous avons rendu toutes les pièces importantes interchangeables : moteur, hélice, filtres. La stabilité de l'aspirateur est excellente, maniabilité et rendement sont bons.

II. — RÉSULTATS DE L'ASPIRATEUR

Afin de tester le travail de l'aspirateur sous-marin automatique, nous avons effectué trois prélèvements de 1/10 m^2, numérotés de 1 à 3, chacun espacé d'une semaine au cours du mois d'août 1968, à une même station dans la biocoenose des Sables Fins Bien Calibrés à Marseille (Plage du Prado).

Nous avons voulu comparer nos résultats avec un moyen de prélèvements comparable, la suceuse hydraulique de BRETT, que nous avons fait travailler à la même station et au même moment que l'aspirateur sous-marin automatique (prélèvement n° 3).

Les résultats sont reportés dans le tableau ci-dessous, les lettres

A, B, C, correspondent aux 3 filtres des 3 têtes de succion de l'aspirateur :

Aspirateur sous-marin automatique :

		1/10 m²				m²	
		Phoronis		Owenia		Phoronis	Owenia
1.	A.	542		19			
	B.	415	1 302	16	47	13 020	470
	C.	345		12			
2.	A.	499		5			
	B.	559	1 683	21	42	16 830	420
	C.	625		16			
3.	A.	370		1			
	B.	458	1 210	44	93	12 100	930
	C.	382		48			
		Suceuse hydraulique de BRETT					
3.			1 555		92	15 550	920

Au sujet de *Phoronis psammophila,* ces chiffres sont les plus grands qu'on ait pu dénombrer dans la Plage du Prado. En nous référant au prélèvement 3, les résultats des deux appareils sont semblables, mais pour une même unité de surface la répartition des animaux est plus précise avec l'aspirateur : pour les *Owenia,* nous en avons récolté 92 avec la suceuse de BRETT, 93 avec l'aspirateur sous-marin automatique qui nous permet en plus de connaître leur répartition dans 1/10 m² : 1, 44, 48 *Owenia.* Car la suceuse de BRETT prélève ce 1/10 m² au même endroit, tandis que l'aspirateur répartit la même surface en trois prélèvements espacés sur le fond.

III. — CONCLUSIONS

Le prototype est actuellement dépourvu de quelques accessoires utiles, n'étant équipé que du strict nécessaire pour les essais. Un système d'arrêt automatique y sera adapté par la suite; pour les grandes profondeurs, le moteur sera à bain d'huile avec une membrane compensatrice. D'autre part, nous avons prévu la possibilité de conserver du sédiment filtré dans la chambre moteur pour diverses études (granulométrie, microfaune...).

RÉSUMÉ

L'hélice comme moyen de succion a fait preuve d'une grande efficacité pour le premier aspirateur sous-marin (Emig & Lienhardt, 1967). Aussi avons-nous construit un prototype pour l'aspirateur sous-marin automatique afin de vérifier le principe de succion par hélice.

L'appareil est très stable, maniable; il mesure 1 m de haut, 1,10 m de diamètre, pèse 40 kg; son moteur électrique développe une puissance de 1/2 CV. Trois têtes de succion, assurant la stabilité et couvrant ensemble 1/10 m², aspirent le sédiment, qui par trois tuyaux est amené dans la chambre des filtres. Ces filtres en nylon souple (0,7 mm de maille), un par tête de succion, sont interchangeables. Le résidu, après son passage dans la chambre moteur, est rejeté pour une part par les bouches de compensation et réinjecté d'autre part dans les têtes de succion. A l'immersion, l'air est chassé par une soupape au sommet de l'appareil. Au cours du travail, il est possible de retenir dans la chambre moteur une partie du sédiment filtré pour des études diverses. Toutes les pièces importantes sont interchangeables.

BIBLIOGRAPHIE

Emig, C.C. & R. Lienhart, 1967. Un nouveau moyen de récolte pour les substrats meubles infralittoraux : l'Aspirateur sous-marin. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **42** (58) : 115-120.

Masse, H., 1967. Emploi d'une suceuse hydraulique transformée pour les prélèvements quantitatifs dans les substrats meubles infralittoraux. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **15** (1-4) : 500-505.

True, M.A., P.-P. Reys & H. Delauze, 1968. Progress in sampling the benthos the Benthic Suction Sampler. *Deep sea Res.*, **15** : 239-242.

DISCUSSION
de la communication de C.C. Emig et R. R. Lienhart

Bernard. — Pourquoi réinjecter partiellement l'eau et les résidus dans les bouches de succion ?

Emig. — Cette réinjection sert à l'affouillement du sédiment dans les têtes de succion et facilite l'aspiration.

LUBET. — Quelles sont les limites de l'utilisation de cet appareil en fonction de la granulométrie du sédiment ?

EMIG. — Les essais ont porté sur du sable fin et du sable grossier dans lesquels l'appareil fonctionne très bien. Dans des sédiments plus fins ou plus grossiers, il faudra remplacer le moteur actuel par un autre plus puissant pour augmenter la puissance de succion. De toute façon, l'adaptation de l'aspirateur aux différentes conditions de travail ne pose aucun problème.

PLANTE. — Quel est le mode d'apport de l'énergie dans votre appareil ?

EMIG. — Dans le modèle actuel l'électricité parvient par un cable depuis le bateau.

Dans le modèle futur nous espérons rendre l'appareil autonome par l'utilisation d'accumulateurs et peut-être de piles à combustible.

ANCELLIN. — Le fonctionnement de l'appareil semble comporter un prélèvement sur une certaine profondeur (enfoncement des têtes suceuses); dans ces conditions quelle est la base d'expression des résultats de capture : par unité de surface (m^2) ou par unité de volume ?

EMIG. — Si nous exprimons les résultats par m^2, c'est pour permettre la comparaison de ces résultats avec les autres moyens de prélèvements. Mais rien n'empêche de les exprimer en même temps en unité de surface et unité de volume. Dans le cas de *Phoronis psammophila*, vivant dans des tubes verticaux, nous nous exprimons en unité de surface.

ORGANISCH GELÖSTER UND PARTIKULÄRER KOHLENSTOFF IN EINEM NEBENMEER MIT STARKEN SALZGEHALTSSCHWANKUNGEN (OSTSEE)

von Karl-Heinz SZEKIELDA *
Station marine d'Endoume et Centre d'Océanographie, 13-Marseille 7e, France

SUMMARY

To obtain a general idea about the total organic and particulate carbon in the Baltic Sea, all carbon analysis (particulate and total organic carbon) have been reviewed.

1. High concentrations of carbon are produced by the high nutrient transport into the Baltic by freshwater. The concentration of total organic carbon may reach 7 $mg.1^{-1}$.

2. The highest values will be found during the spring bloom. An important factor for the building of organic carbon is the layering and the stabilization of the upper photosynthetic zone.

3. In the deeper layers the bottom water may transport organic material into the bassins.

VORWORT

Die vorliegenden Messungen wurden mit Hilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Planktologischen Laboratorium des Instituts für Meereskunde Kiel ausgeführt. Die meisten Untersuchungen wurden während der Erprobung neuentwickelter Methoden zur Bestimmung des partikulären und gelösten organi-

* Vorübergehende Adresse : Goddard Space Flight Center, Greenbelt, Md., U.S.A.

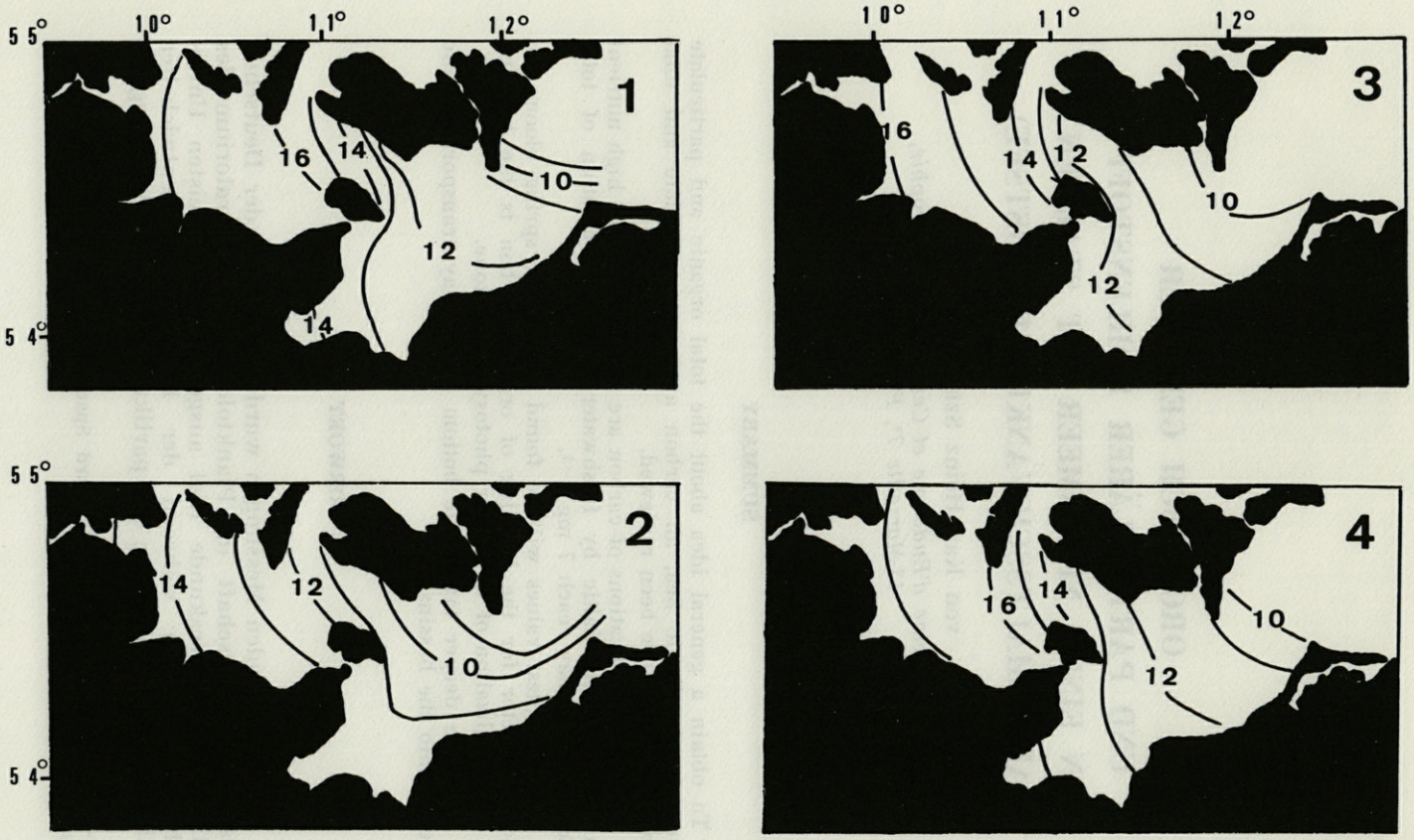


Abb. 1. — Mittel des Oberflächensalzgehaltes in der westlichen Ostsee zwischen 1876 und 1892 : 1. Februar, 2. Mai, 3. August und 4. November. Nach H. Witt (1953).

schen Kohlenstoffs durchgeführt, mit dem Ziel bordeinsatzfähige Methoden für eine Expedition in den Indischen Ozean 1964/65 vorzubereiten. Daher stellt die vorliegende Zusammenfassung aller gesammelten Daten eine Arbeit dar, der vorher nur eine analytische Konzeption zugrunde lag. Eine Zusammenfassung der benutzten Analysenmethoden ist durch K.-H. SZEKIELDA (1967) gegeben worden, siehe auch K.-H. SZEKIELDA (1968).

1. — EINLEITUNG

Bei der Betrachtung des Stoffhaushaltes der Ozeane nimmt die Ostsee mit ihrem humiden Klima eine Sonderstellung ein, denn ihre Hydrographie ist durch hohe Niederschläge und Zuflüsse vom Festland, deren Mengen die Verdunstung überwiegen, festgelegt. Dadurch ergibt sich die für Nebenmeere mit humiden Klima typische Verteilung des Salzgehaltes. In einem Meer mit humidem Klima wird die Oberfläche auf Grund der Zuführung von Süßwasser ausgesüßt und an der Oberfläche ein Ausstrom in den benachbarten Ozean bewirkt. Zur Kompensation der austretenden Wassermengen findet ein Einstrom in den tieferen Schichten statt. Die Lage des einströmenden Wassers ist dabei von der Höhe des Rückens, der die beiden Meere voneinander trennt, abhängig. Aus diesen Betrachtungen ergibt sich, daß der Salzgehalt von dem Sattel in Richtung der Zuflüsse abnimmt.

Ergebnisse aus gemittelten Beobachtungen des Salzgehaltes von 1876 bis 1892 in der Ostsee, sind in der Abb, 1 dargestellt. Es muß hierzu bemerkt werden, daß jeweils die Werte von drei Monaten zusammengefaßt wurden, um ein representatives Bild zu erreichen. Die Ergebnisse zeigen, daß der Salzgehalt während aller Untersuchungsperioden einen Anstieg von West nach Ost aufweist. Lediglich die absoluten Salzgehalte ändern sich während der verschiedenen Perioden.

Nach den Beobachtungen von G. WÜST (1957) ergeben sich die in der Abbildung 2 dargestellten vertikalen Profile für den Salzgehalt, die Temperatur und die Dichte. Der Salzgehalt verdeutlicht den Einstrom des salzhaltigen Wassers, das von der Nordsee in die Ostsee eindringt und sich in den einzelnen Becken verteilt. Infolge von Vermischung nimmt der Salzgehalt von dem westlichen Teil der Ostsee in den nordöstlichen kontinuierlich ab. Die Schnitte sind im Juli/August ausgeführt worden; sie können aber als representativ für die Austauschvorgänge zwischen Nord- und Ostsee angesehen werden.

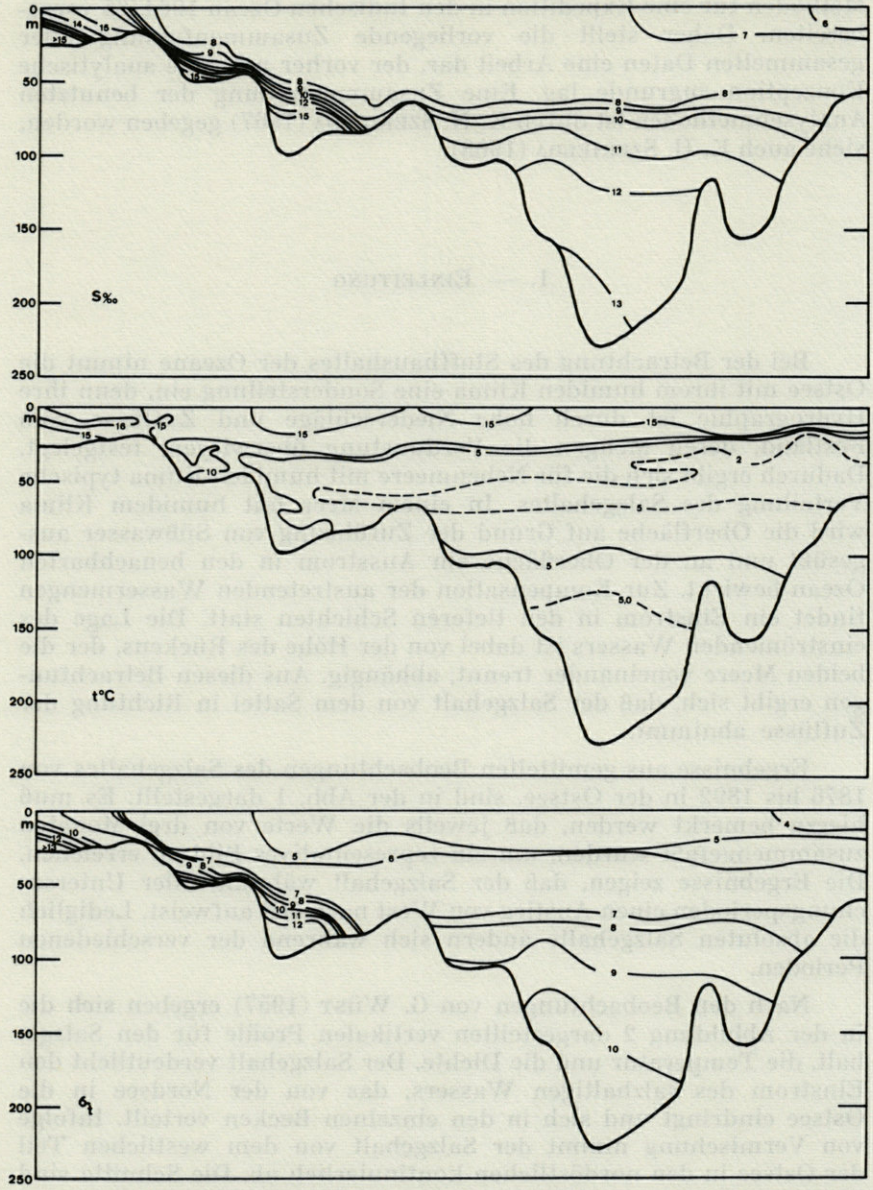


Abb. 2. — Verteilung von S ‰ t °C und σ_t in der Ostsee im Juli/August. Nach G. Wüst (1957).

2. — Gesamter organischer Kohlenstoff

In der Ostsee sind die ersten Messungen zur Ermittlung des gesamten organischen Kohlenstoffs durch H. Kay (1954) ausgeführt worden.

Gleichzeitig wurden hydrographische Parameter bestimmt (t °C, S $^0/_{00}$ und O_2). Daher konnte ein Vergleich zwischen der hydrographischen Situation und der Verteilung des organischen C versucht werden. In der Ostsee, und wahrscheinlich auch in anderen Nebenmeeren mit ähnlichem Charakter wie dem der Ostsee, ist die Erklärung der organischen Kohlenstoffverbindungen allein durch hydrographische Parameter begrenzt : 1. ist die Einführung großer Mengen Nährstoffe in die Ostsee durch Festlandzuflüsse ein wichtiger Faktor für die Bildung hoher Konzentrationen organischen Kohlenstoffs, 2. sind die vertikalen Austauschvorgänge, die in der Ostsee wesentlich komplizierter und aperiodischer als im offenen Meer erfolgen, von Bedeutung für die Bildung organischen Kohlenstoffs. J. Krey (1957) zeigte in einem hydrographischen Längsschnitt durch die Ostsee im Sommer 1956, daß sich an der Oberfläche Konzentrationen bis zu 3 µg P·1^{-1} befinden. In den tieferen Horizonten können sogar Konzentrationen > 100 µg P . 1^{-1} angetroffen werden.

Obwohl die Sedimentation organischen Materials im offenen Ozean eine untergeordnete Rolle spielt, K.-H. *Szekielda* (1968), müssen die Sedimentationsprozesse in der Ostsee berücksichtigt werden. Besonders während der aperiodisch erfolgenden Austauschvorgänge zwischen Nord- und Ostsee bilden sich Bodenströme mit hoher Geschwindigkeit, die in der Lage sind Bodensedimente aufzuwirbeln und zu transportieren. Somit ergibt sich in Bodennähe und in dem Wasser, das über die Schwellen in die Ostsee eindringt, eine komplizierte Struktur in der Verteilung organischen Materials.

Die Messungen von H. Kay (1954) zeigen, daß innerhalb von 4 Wochen die Kohlenstoffkonzentrationen an denselben Stationen um den Faktor 2 variieren können. Diese Änderungen sind durch den bakteriellen Abbau vorhandenen organischen Materials oder durch die Bildung neuer Kohlenstoffverbindungen zu erklären.

Betrachtet man die O_2-Sättigung in den Tabellen 1-4, so ist auffällig, daß bei niedrigen Sauerstoffsättigungen auch niedrige Konzentrationen organischen Kohlenstoffs gefunden werden. Das wird besonders an der Station 4 (Lage der bearbeiteten Stationen siehe Abb. 3) am 16.5.1952 deutlich. Die höchsten Werte von 3,8 mg C·1^{-1} befinden sich dagegen bei einer Sauerstoffsättigung von 103,2 %. H. Kay hat diese bemerkenswerten Funde nicht beschrie-

TABELLE 1

Organischer Gesamtkohlenstoff und hydrographische Messungen nach H. KAY *an der Station 4* (s. Abb. 3)

Datum	m	t°C	S ‰	σ_t	$O_2^{ml}.l^{-1}$	O_2 –Sättigung	mg C.l^{-1}
2.4.1952	0.5	2.31	15.13	12.14	8.66	98.7	3.8
	5	2.23	15.11	12.12	8.79	100.0	3.8
	10	2.15	16.11	12.92	8.75	100.0	
	15	2.14	16.52	13.25	8.73	100.0	
	20	2.11	17.14	13.76	8.33	95.8	
	25	2.38	19.29	15.45	7.80	91.8	
	30	2.44	20.77	16.61	7.55	89.6	3.3
	35	2.42	21.32	17.05	7.43	88.5	
16.5.1952	0.5	10.83	14.48	10.94	7.00	97.01	3.1
	5	10.73	14.50	10.96	7.23	100.0	3.2
	10	8.47	15.30	11.85	7.80	103.2	3.8
	15	6.03	16.38	12.92	8.01	100.8	3.4
	20	4.06	18.91	15.06	7.17	87.6	3.0
	25	3.79	23.28	18.53	5.98	74.7	2.8
	30	4.12	26.44	21.02	4.82	62.1	2.5
	35	4.20	27.67	21.99	4.58	59.7	2.4
21.8.1952	0.5	17.28	14.09	9.54	6.20	97.1	3.8
	5	17.28	14.05	9.52	6.17	96.7	4.3
	10	17.42	14.71	9.98	6.20	97.7	4.1
	15	14.92	20.21	14.67	6.10	95.0	3.7
	20	11.84	24.13	18.24	4.30	65.6	3.6
	25	9.95	25.28	19.42	3.82	55.6	
	30	8.00	25.84	20.14	3.75	52.5	2.8
	35	7.73	25.98	20.28	2.11	29.4	3.0
24.7.1952	0.5	16.18	15.86	11.10	6.58	102.1	3.7
	5	15.73	18.09	12.90	6.41	100.0	3.6
	10	15.37	18.73	13.45	6.45	100.3	4.3
	15	13.93	19.67	14.44	6.35	96.6	
	20	11.77	22.93	17.32	5.70	84.9	4.1
	25	10.42	25.43	19.47	5.42	79.9	3.2
	30	8.07	26.02	20.26	3.90	54.8	3.1
	35	7.22	26.35	20.63	2.89	40.0	2.5

ben, so daß hier auf die Beziehung zwischen dem verbrauchten Sauerstoff und dem noch vorhandenen Kohlenstoff hingewiesen werden soll.

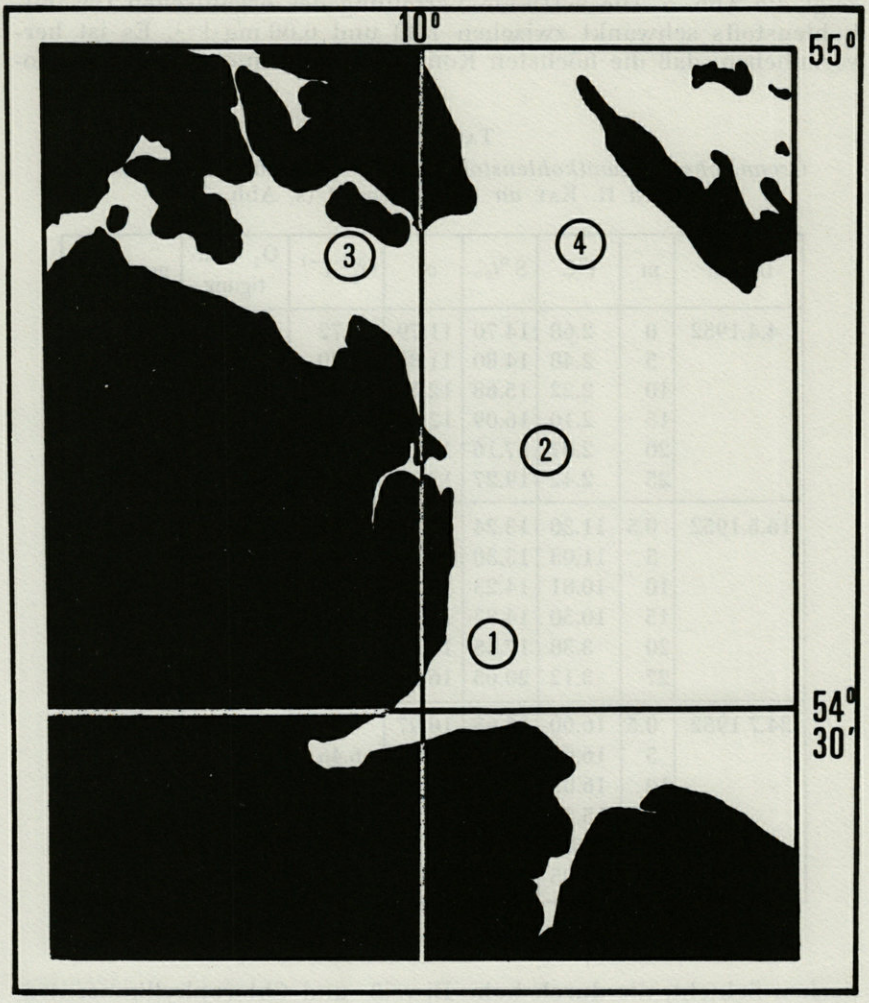


Abb. 3. — Lage der Stationen zu den Tabellen 1-4.

Eine Bestätigung der Kay'schen Werte finden sich in Daten, die durch B.A. Skopintsev und S.N. Timofeeva (1960) gewonnen wurden. Sechs Einzelproben aus der Ostsee zeigten einen mittleren Gehalt von 4,35 mg $C \cdot l^{-1}$. Die Extremwerte lagen zwischen 6,63 und 3,52 mg organischem $C \cdot l^{-1}$.

In der Ostsee konnten 1962 die hohen Werte organischen Kohlenstoffs bestätigt werden, J. KREY und K.-H. SZEKIELDA (1966). Eine ausgewählte Station an der Position 58°27' N und 18°15' E zeigt die Abb. 5. Die vertikale Verteilung des organischen Gesamtkohlenstoffs schwankt zwischen 1,30 und 6,00 mg·l^{-1}. Es ist hervorzuheben, daß die höchsten Konzentrationen nicht in der eupho-

TABELLE 2

Organischer Gesamtkohlenstoff und hydrographische Messungen nach H. KAY *an der Station 1* (s. Abb. 3)

Datum	m	t°C	S ‰	σ_t	$O_2^{ml}.l^{-1}$	O_2 –Sättigung	mg C.l^{-1}
4.4.1952	0	2.68	14.70	11.79	8.72	100.0	
	5	2.48	14.80	11.88	8.70	99.4	3.5
	10	2.22	15.68	12.58	8.80	100.5	
	15	2.10	16.09	12.90	8.60	98.1	3.5
	20	2.07	17.16	13.76	8.24	94.7	
	25	2.42	19.27	15.34	6.81	80.4	2.3
16.5.1952	0.5	11.30	13.24	0.90	7.22	100.2	4.2
	5	11.03	13.30	9.99	7.17	99.1	
	10	10.81	14.23	10.74	7.32	101.3	
	15	10.50	14.83	11.25	7.41	102.2	3.8
	20	3.38	17.65	14.10	7.19	85.6	
	27	3.12	20.05	16.10	5.32	64.0	
24.7.1952	0.5	16.00	15.65	10.97	6.28	97.0	4.1
	5	16.00	15.65	10.97	6.46	99.8	
	10	16.03	15.84	11.12	6.62	102.4	
	15	15.32	17.18	12.28	6.48	99.6	4.3
	20	9.84	21.96	16.86	5.79	82.4	
	26	8.35	23.92	18.58	3.32	46.3	3.3

tischen Schicht, die durch hohe Eiweiß- und Chlorophyllkonzentrationen erkennbar ist, zu finden sind, sondern in den tieferen Schichten.

Ein Schnitt, dessen Lage aus der Abb. 4 ersichtlich ist, zeigt die Verteilung des Salzgehaltes und des gesamten organischen Kohlenstoffs im obersten Horizont zwischen 0 und 100 m (Abb. 6). Aus dem Salzgehalt läßt sich das Eindringen salzreichen Wassers in die tiefer gelegenen Becken erkennen. Die Interpretation der Kohlenstoffdaten

mit Hilfe der Verteilung des Salzgehaltes ist auf Grund der Sedimentation organischen Materials von den oberen Schichten in die tiefer gelegenen Horizonte schwierig. Durch den aperiodischen Wasseraustausch zwischen der Nord- und Ostsee können starke Bodenströme entstehen, die in der Lage sind Sedimente aufzuwirbeln. Dadurch muß ein Wasserkörper in diesem Gebiet nicht unbedingt durch seinen Gehalt partikulären Materials charakterisiert sein.

TABELLE 3

Organischer Gesamtkohlenstoff und hydrographische Messungen nach H. KAY *an der Station 2* (s. Abb. 3)

Datum	m	t°C	S ‰	σ_t	$O_2^{ml}.l^{-1}$	O_2 –Sättigung	mg C.l^{-1}
2.4.1952	0	2.57	14.49	11.13	8.68	99.2	4.3
	5	2.15	15.97	12.81	8.62	98.4	
	10	2.07	16.40	13.16	8.64	98.7	4.0
	15	2.02	16.46	13.21	8.70	69.3	
	20	1.98	16.58	13.30	8.57	97.8	4.0
	25	2.29	17.11	13.71	8.14	93.3	
	27	1.98	18.70	14.98	7.80	90.4	3.8
16.5.1952	0.5	11.07	13.88	10.41	7.40	102.6	3.3
	5	11.05	13.84	10.40	7.41	102.6	2.5
	10	9.97	15.10	11.53	7.50	102.4	3.1
	15	6.93	15.96	12.51	7.78	99.8	3.2
	20	3.12	18.44	14.74	6.53	77.9	2.9
	25	3.68	23.96	19.08	4.46	55.8	
	30	4.85	27.01	21.40	4.94	65.0	3.2
24.7.1952	0.5	16.33	15.53	10.82	6.40	99.6	3.8
	5	16.29	15.61	10.90	6.47	100.4	3.3
	10	16.17	15.94	11.16	6.52	101.2	4.0
	15	13.33	19.32	14.28	6.74	101.2	3.7
	20	7.96	24.91	19.40	4.06	56.5	3.0
	25	7.80	25.30	19.73	3.78	52.6	2.9
	30	8.33	25.51	19.83	4.18	58.9	3.8

Zumindest gilt das für die Ostsee oder Gebiete mit ähnlichen hydrographischen Eigenschaften.

In der Deckschicht wird sich nach der Frühjahrsblüte ein Gleichgewichtszustand zwischen der Bildung und dem Abbau des gesamten organischen Materials einstellen. In der Tiefenschicht

wird dagegen der Abbau der organischen Verbindungen überwiegen. Vergleicht man unter diesen Gesichtspunkten die gesamten gemittelten Werte des organischen Kohlenstoffs aus der Deckschicht mit denen der Tiefenschicht, so erkennt man die niederen Konzentrationen von 3,05 mg $C \cdot l^{-1}$ im Vergleich zu denen der Deckschicht mit 3,68 mg $C \cdot l^{-1}$.

TABELLE 4

Organischer Gesamtkohlenstoff und hydrographische Messungen nach H. KAY *an der Station 3* (s. Abb. 3)

Datum	m	t°C	S ‰	σ_t	$O_2^{ml} \cdot l^{-1}$	O_2 –Sättigung	mg $C \cdot l^{-1}$
3.4.1952	0	2.27	15.89	12.75	8.69	102.6	
	5	2.12	15.97	12.81	8.68	99.0	4.4
	10	2.14	15.85	12.72	8.56	97.6	
	15	2.10	16.07	12.89	8.88	101.3	4.2
	20	2.20	15.83	12.70	8.73	99.7	
	25	2.11	15.87	12.74	8.72	99.4	3.3
16.5.1952	0.5	11.50	14.64	10.96	7.21	101.4	2.9
	5	11.45	14.85	11.13	7.17	100.8	3.4
	10	10.87	15.30	11.56	7.37	102.7	4.1
	15	7.63	16.21	12.65	7.37	96.3	3.2
	20	3.40	18.97	15.14	6.22	74.9	2.7
	27	3.13	22.15	17.68	4.96	60.6	1.9
24.7.1952	0.5	17.09	17.74	12.30	6.38	101.9	3.8
	5	16.33	17.72	12.51	6.55	103.1	4.8
	10	15.67	18.50	13.22	6.44	100.6	3.9
	15	9.84	22.23	15.52	5.86	83.4	3.2
	20	7.61	24.13	18.84	3.51	48.2	2.8
	25	7.51	24.37	19.04	2.98	40.9	
	28	7.46	24.72	19.32	3.31	43.1	2.7
20.8.1952	0.5	17.45	16.09	11.02	6.08	96.6	3.4
	5	17.50	16.13	11.03	6.22	99.0	3.5
	10	17.50	16.17	11.07	6.17	98.4	3.8
	15	17.42	17.18	11.85	5.97	95.6	3.3
	20	14.28	20.37	14.90	3.86	59.4	2.9
	25	9.15	24.44	18.88	2.90	41.2	2.8
	28	9.17	24.72	19.10	2.43	34.7	2.8

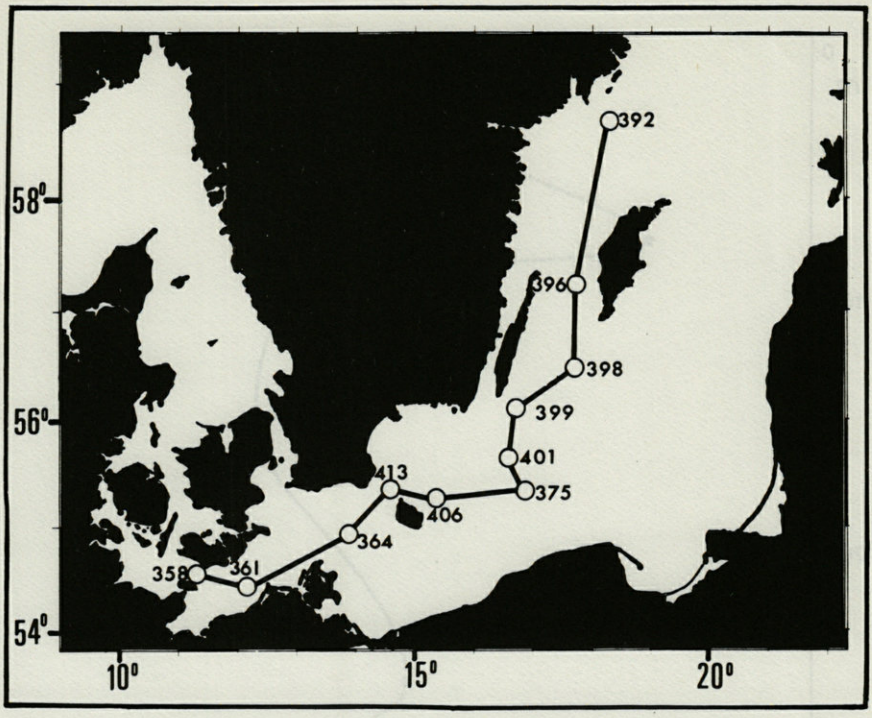


Abb. 4. — Lage der Stationen zu den Abbildungen 5 und 6 und der Tabelle 5.

3. — Partikulärer und gelöster organischer Kohlenstoff

Die vorliegenden Untersuchungen wurden an der Station Boknis Eck und in der Eckernförder Bucht durchgeführt, wobei in erster Linie Anhalte über die saisonbedingten Schwankungen des organisch gelösten und partikulären Kohlenstoffs gewonnen werden sollten. Weiterhin war die Bestimmung des Verhältnisses zwischen gelöstem organischen Kohlenstoff und partikulärem Kohlenstoff von Interesse. Ueber die Relation dieser beiden Faktoren herrschten bis zum Zeitpunkt unserer Untersuchungen recht unterschiedliche Angaben, die überprüft werden sollten.

Für die geplanten Untersuchungen in der Eckernförder Bucht wurde ein aus sieben Stationen bestehender Schnitt etwa monatlich abgefahren. Die Lage des Schnittes, sowie die Fahrtroute für die an der Oberfläche kontinuierlich durchgeführten Registrierungen des Salzgehaltes und der Temperatur, sind in der Abb. 7 ersichtlich.

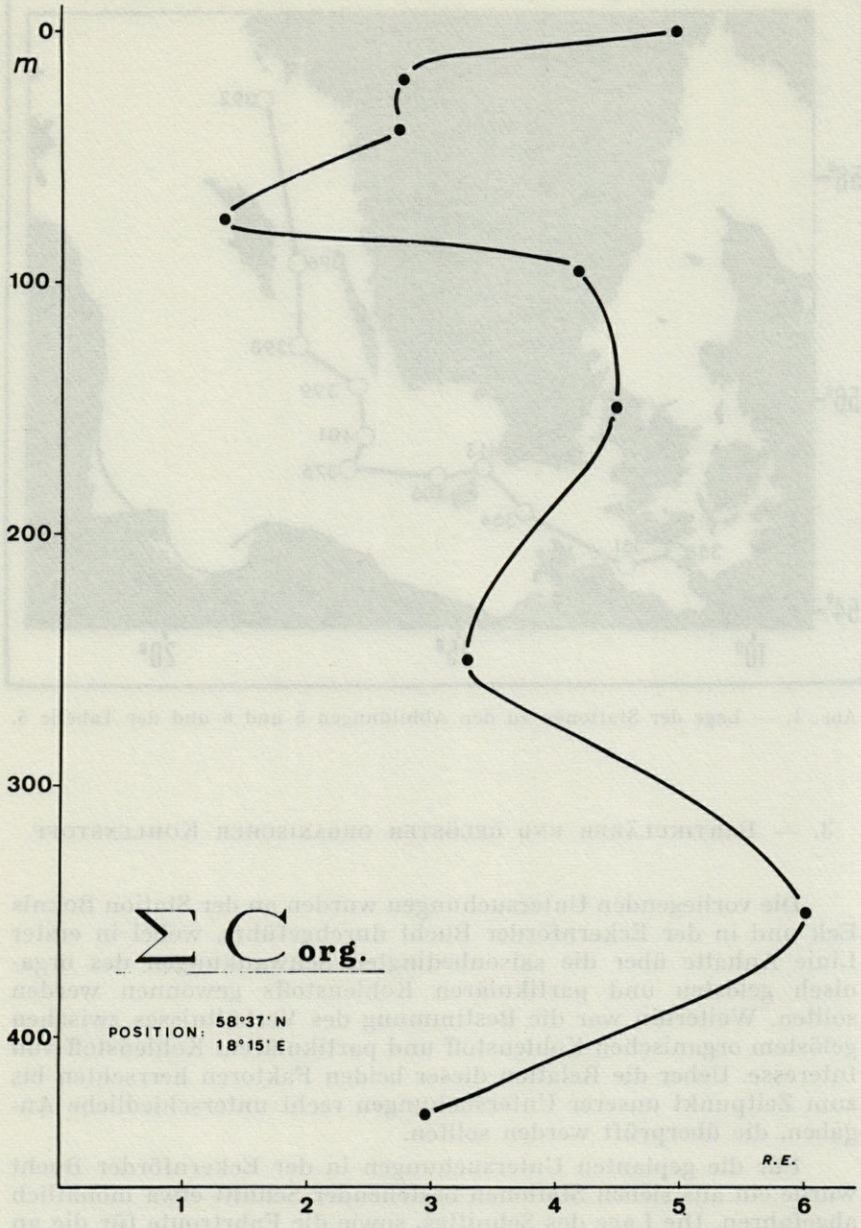


Abb. 5. — Verteilung des gesamten organischen Kohlenstoffs an der Position 58° 37' N 18° 15' E. Werte in $mg \cdot l^{-1}$.

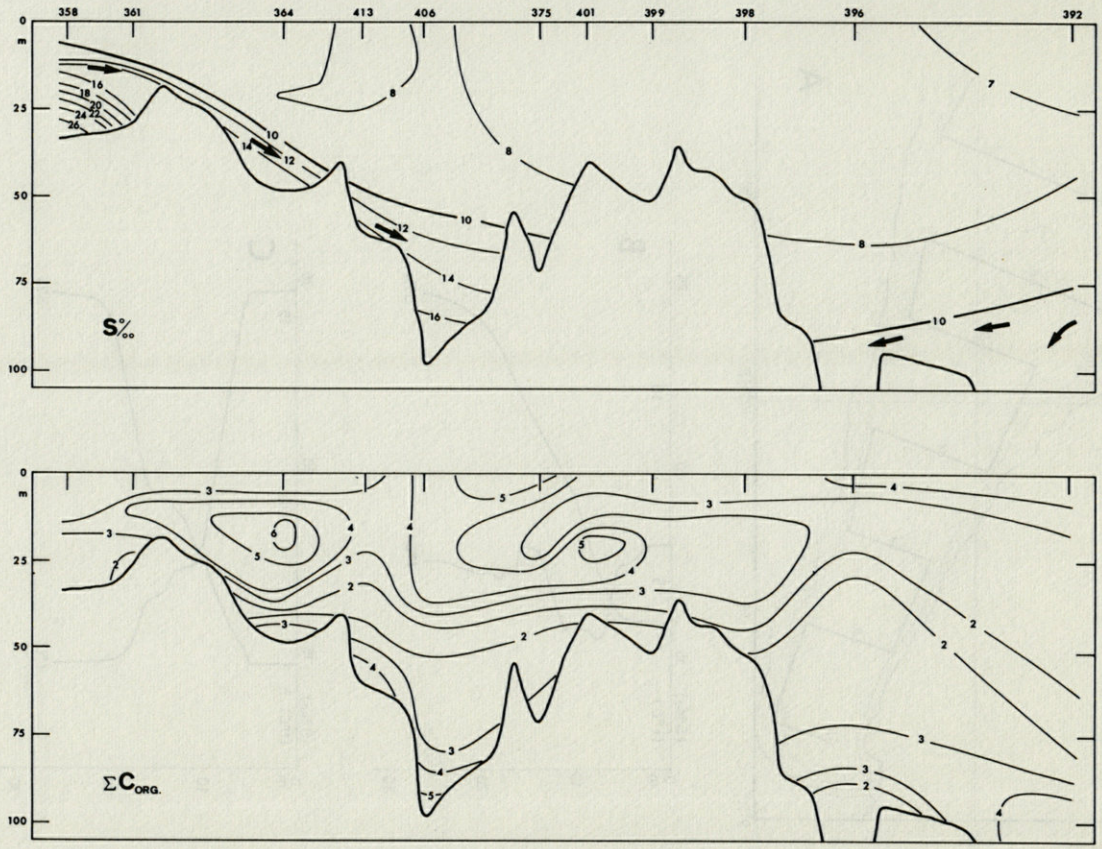


ABB. 6. — Verteilung von Salzgehalt und organischem gesamten Kohlenstoff in der Ostsee im Mai 1962. Lage des Schnittes ist aus der Abb. 4 ersichtlich. Aus K.H. Szekielda (1968). Kohlenstoffwerte in $mg \cdot l^{-1}$.

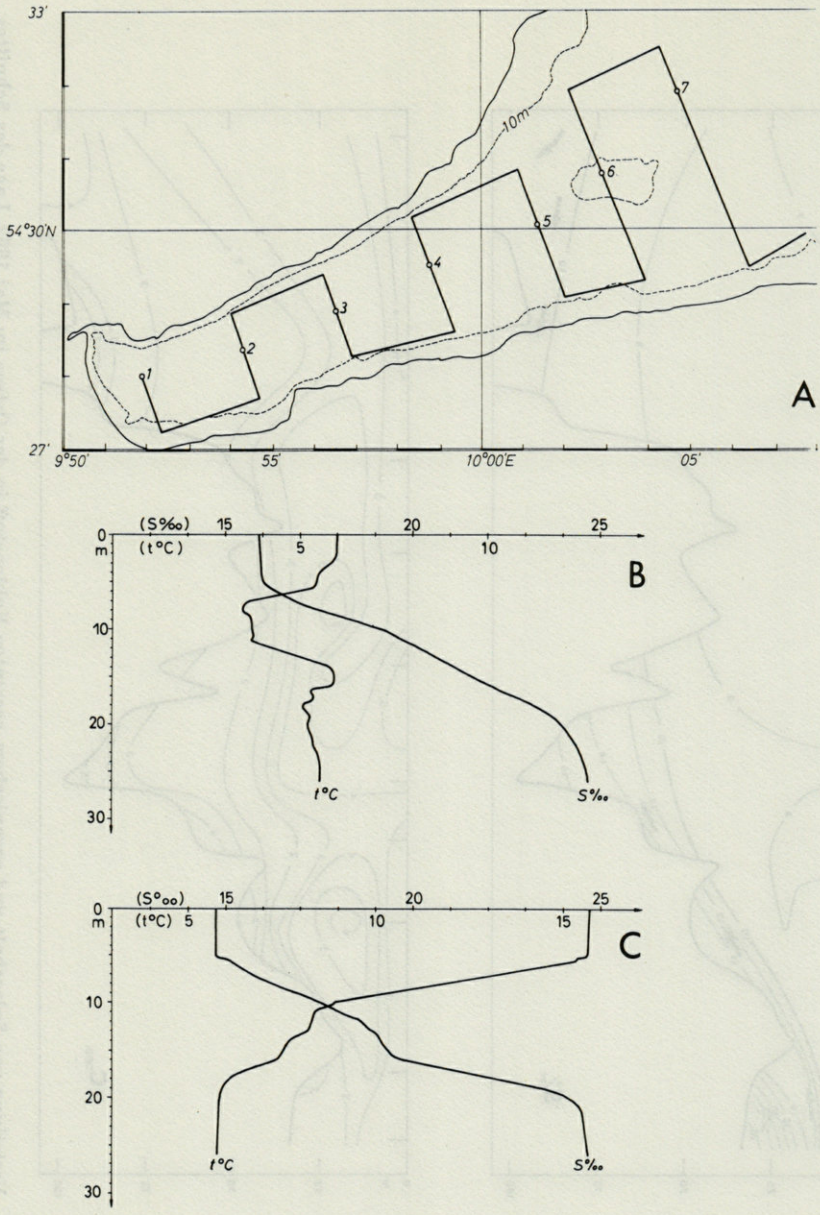


Abb. 7. — A Fahrtroute und Lage der Stationen in der Eckernförder Bucht. B und C vertikale kontinuierliche Registrierungen des Salzgehaltes und der Temperatur am 12.5. (B) und 15.6.1964 (C) an der Station 4. Nach J. Krey, P. H. Koske und K.-H. Szekielda (1965).

Tabelle 5

Organischer Kohlenstoff, Eiweiß, Seston und hydrographische Faktoren in der Ostsee im Mai 1962

Station 413 Position 55°24'N 14°32'E

m	Chlorophyll ug.l^{-1}	Eiweiss ug.l^{-1}	Seston mg.l^{-1}	C mg.l^{-1}	t°C	S ‰
0.5	0.24	76.0	0.19	2.74	6.36	7.90
10	0.14	64.5	0.48	3,39	6.30	7.85
20	0.21	52.0	0.42	3.26	6.28	7.88
35	0	75.5	0.20	1.44	3.35	8.31
48	0.06	53.5	0.31	2.61	2.85	8.89
55	0.28	115.0	0.55	4.30	3.20	12.59

Station 406 Position 55°18'N 15°18'E

m	Chlorophyll ug.l^{-1}	Eiweiss ug.l^{-1}	Seston mg.l^{-1}	C mg.l^{-1}	t°C	S ‰
0.5	0.24	86.5	0.42	4.83	6.65	8.04
15	0.06	96.5	0.22	4.30	6.58	8.04
35	0.06	53.5	0.28	4.43	2.87	8.10
45	0	54.5	0.13	1.83	2.80	8.22
60	0.24	79.5	0.25	2.22	2.77	11.83
71	0.14	99.5	0.57	–	–	–
75	0.14	74.5	0.59	2.74	6.63	15.59
93	0	146.0	1.14	5.09	7.03	16.44

Station 401 Position 55°40'N 16°31'E

m	Chlorophyll ug.l^{-1}	Eiweiss ug.l^{-1}	Seston mg.l^{-1}	C mg.l^{-1}	t°C	S ‰
0.5	0.44	74.0	0.37	3.65	5.81	7.61
10	0.30	56.0	0.43	2.22	5.61	7.61
20	–	58.0	0.11	6.00	5.29	7.61
30	0.06	48.5	0.33	4.17	5.11	7.61
50	0.14	52.0	0.14	3.26	–	–
63	0	44.5	0.18	2.35	–	–

Station 399 Position 56°06'N 16°39'E

m	Chlorophyll ug.l^{-1}	Eiweiss ug.l^{-1}	Seston ug.l^{-1}	C mg.l^{-1}	t°C	S ‰
0.5	0.14	64.5	0.20	3.65	6.36	7.52
10	0.14	73.5	0.28	2.61	6.16	7.54
20	0.14	62.0	0.32	3.78	5.48	7.61
30	0.14	73.5	0.34	3.65	5.09	7.74
40	0.30	57.5	0.13	1.69	3.83	7.86
47	0.38	43.5	0.23	2.35	3.06	7.95

Station 398 Position 56°30'N 17°34'N

m	Chlorophyll ug.l^{-1}	Eiweiss ug.l^{-1}	Seston ug.l^{-1}	C mg.l^{-1}	t°C	S ‰
0.5	0.30	50.0	0.39	2.74	–	–
5	–	69.5	0.38	3.39	–	–
10	0.14	64.5	0.09	2.61	–	–
20	0.14	66.0	0.21	4.30	–	–
35	–	57.0	0.30	3.65	–	–
50	1.62	114.0	1.02	1.17	–	–

Station 396 Position 57°15'N 17°40'E

m	Chlorophyll ug.l^{-1}	Eiweiss ug.l^{-1}	Seston ug.l^{-1}	C mg.l^{-1}	t°C	S ‰
0.5	0.92	96.0	0.76	4.43	4.86	7.86
10	0.64	105.0	0.17	2.08	4.72	7.50
50	0.21	65.0	0.34	1.96	2.59	7.59
80	0.38	104.0	0.48	3.52	3.27	8.68
90	0.34	80.0	0.27	1.30	4.20	10.44
100	0.12	68.0	0.41	1.83	4.38	10.63

Station 377 Position 55°08'N 19°18'E

m	Chlorophyll ug.l^{-1}	Eiweiss ug.l^{-1}	Seston ug.l^{-1}	C mg.l^{-1}	t°C	S ‰
0.5	1.70	76.5	1.04	3.26	5.56	7.63
20	0.68	49.0	0.47	1.96	4.98	7.63
40	0.62	43.0	0.30	3.39	2.57	7.72
70	0.28	167.0	0.05	2.87	1.85	7.90
80	0.28	55.5	0.39	3.39	4.23	9.70
88	0.46	90.5	1.24	4.04	5.31	11.52
98	0.21	118.0	1.00	–	5.47	11.94

Station 387 Position 57°23'N 20°00'E

m	Chlorophyll ug.l^{-1}	Eiweiss ug.l^{-1}	Seston ug.l^{-1}	C mg.l^{-1}	t°C	S ‰
0.5	3.50	231.5	2.63	4.56	4.86	7.56
10	2.48	127.0	0.46	3.78	4.63	7.47
30	0.68	72.0	0.45	3.26	3.59	7.54
70	0.38	163.5	0.30	4.04	2.21	7.72
85	0.22	41.5	0.39	1.17	4.19	9.34
150	0.10	35.0	0.03	1.96	5.45	12.21
200	0.44	53.0	0.69	2.49	5.42	12.72

Station 392 Position 58°37'N 18°15'E

m	Chlorophyll ug.l^{-1}	Eiweiss ug.l^{-1}	Seston ug.l^{-1}	C mg.l^{-1}	t°C	S ‰
0.5	–	62.0	1.74	4.96	4.37	6.53
20	1.78	129.5	0.83	2.74	4.19	6.71
40	0.70	156.5	0.35	2.74	2.92	7.65
75	0.35	61.0	0.37	1.30	4.20	9.92
95	0.01	82.0	0.26	4.17	4.87	10.91
150	0.06	50.0	0.54	4.44	5.04	11.28
250	0.14	58.0	0.23	3.26	5.11	11.13
350	0.28	45.5	0.37	6.00	5.11	11.44
430	0.01	56.0	–	2.87	5.13	11.18

Station 358 Position 54°32'N 11°18'E

m	Chlorophyll ug.l^{-1}	Eiweiss ug.l^{-1}	Seston ug.l^{-1}	C mg.l^{-1}	t°C	S ‰
5	0.14	35.5	0.27	2.61	8.37	9.00
10	0.28	57.5	0.65	1.44	9.18	11.65
15	0.52	189.5	0.71	3.39	4.14	16.00
20	0.48	97.5	0.95	2.48	3.81	19.22
28	0.38	81.5	0.73	2.74	4.53	26.06

Station 361 Position 54°26'N 12°10'E

m	Chlorophyll ug.l^{-1}	Eiweiss ug.l^{-1}	Seston ug.l^{-1}	C mg.l^{-1}	t°C	S ‰
5	0.14	66.5	0.13	2.74	7.05	8.55
10	0.28	32.5	0.39	4.43	6.43	8.98
15	0.76	109.5	0.49	3.39	5.57	14.04
20	0.14	58.0	0.38	2.87	4.47	15.34
25	0.28	90.5	0.69	1.57	4.32	15.66

Station 364 Position 54°57'N 13°55'E

m	Chlorophyll ug.l^{-1}	Eiweiss ug.l^{-1}	Seston ug.l^{-1}	C mg.l^{-1}	t°C	S ‰
5	0.38	42.0	0.18	3.00	6.11	8.17
15	0.46	45.0	0.18	6.26	6.10	8.10
21	0.14	39.0	0.35	6.13	4.72	7.99
33	0.26	70.5	0.38	4.31	3.30	9.06
40	0.28	69.0	0.25	1.96	4.30	12.72
45	0.62	47.5	0.66	3.78	3.87	14.58

Station 375 Position 55°20'N 16°52'E

m	Chlorophyll ug.l^{-1}	Eiweiss ug.l^{-1}	Seston ug.l^{-1}	C mg.l^{-1}	t°C	S ‰
0.5	0.48	74.0	0.43	5.74	4.82	7.81
10	0.76	–	0.46	3.13	4.76	7.81
20	0.28	49.0	0.23	2.35	4.49	7.81
30	0.68	39.5	0.47	4.57	2.44	7.85
40	0.38	45.5	0.18	1.83	2.56	7.95
50	0.62	–	0.38	2.22	2.55	8.13
65	1.36	96.0	5.30	5.30	3.65	10.73

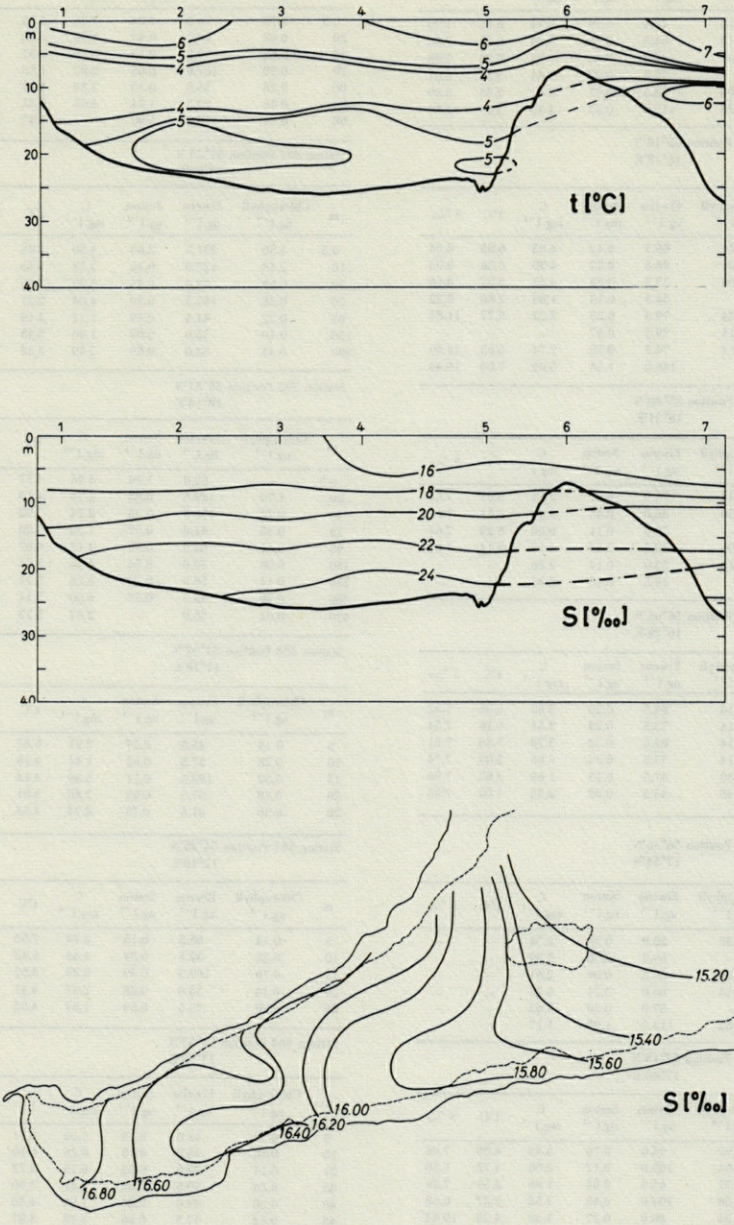


Abb. 8. — Verteilung der Temperatur und des Salzgehaltes in der Eckernförder Bucht am 12.5.1964. Nach J. Krey, P.H. Koske und K.-H. Szekielda (1965).

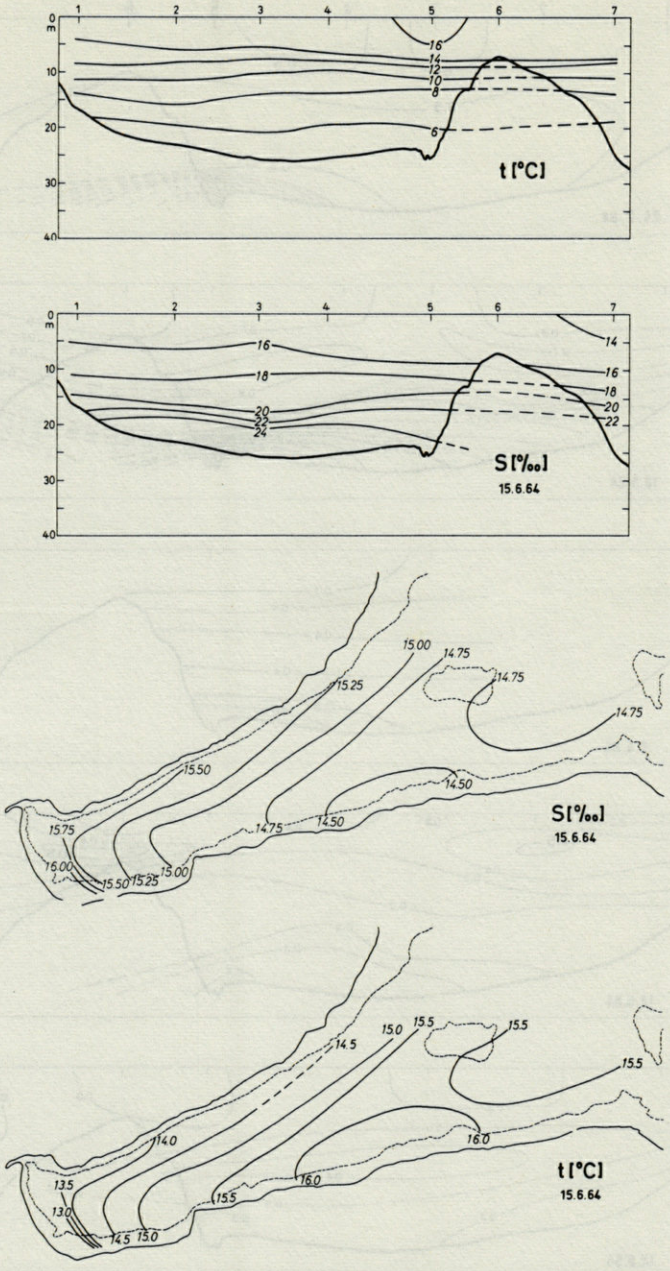


Abb. 9. — Verteilung von Temperatur und Salzgehalt in der Eckernförder Bucht am 15.6.1964. Nach J. Krey, P.H. Koske und K.-H. Szekielda (1965).

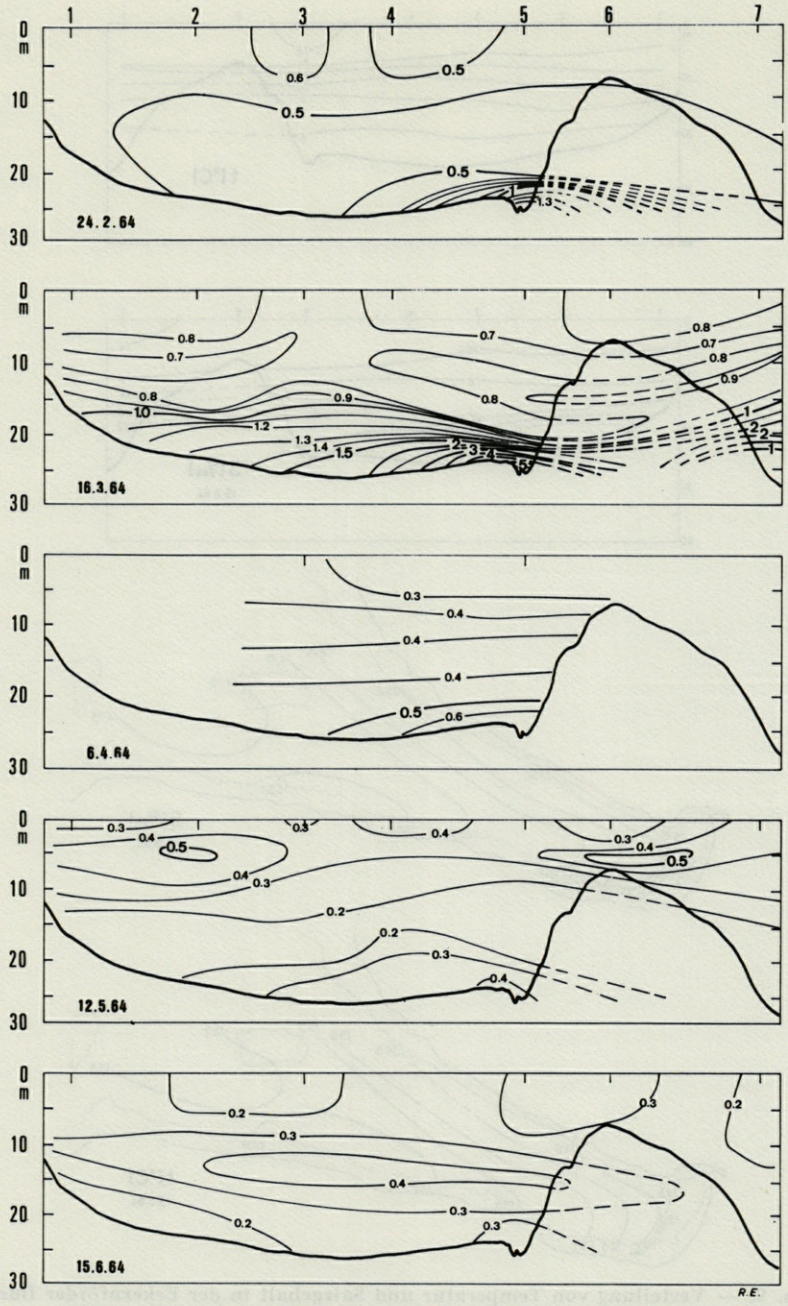


Abb. 10. — Verteilung des partikulären Kohlenstoffs in der Eckernförder Bucht nach den Tabellen 6-10. Werte in $mg.l^{-1}$.

Die hydrographische Situation der Eckernförder Bucht ist durch die Verteilung des Salzgehaltes und der Temperatur an zwei Beispielen in den Abb. 8 und 9 genügend charakterisiert.

Die erhaltenen Ergebnisse für den partikulären Kohlenstoff sind in der Abb. 10 dargestellt. Am 24.2. (Tab. 6) sind keine wesentlichen Unterschiede im Gehalt an partikulär gebundenem Kohlenstoff zu verzeichnen. Lediglich bei der Station 5 sind in Bodennähe hohe Kohlenstoffkonzentrationen beobachtet worden, die durch Sedimentaufwirbelungen bei einströmenden Bodenwasser zu erklären sind und ebenfalls bei einigen anderen Terminfahrten an derselben Stelle beobachtet werden konnten. Die Werte des partikulären Kohlenstoffs liegen zwischen 0,375 mg $C \cdot l^{-1}$ und 1,4 mg $C \cdot l^{-1}$. Der Mittelwert beträgt 0,525 mg $C \cdot l^{-1}$. In dieser Zeit sind 86 % des gesamten organischen Kohlenstoffs in gelöster Form, d.h. 14 % sind partikulär fixiert. Dieser Befund steht im Gegensatz zu den Ergebnissen von H. Kay (1954), der etwa 3-5 % des gesamten organischen Kohlenstoffs als partikulär angab.

Während der erfaßten Planktonblüte am 16.3. (Tab. 7) liegt ein weit größerer Anteil des Gesamtkohlenstoffs in partikulärer Form vor (etwa 20 %). Die Mittelwerte von 5,5 mg Gesamtkohlenstoff pro Liter und 1,10 mg partikulären Kohlenstoffs pro Liter zeigen die hohen Konzentrationen organischen Materials. Die darauffolgenden Untersuchungen zeigten den Abbau der organischen Verbindungen. Die Ausfahrt am 15.6. (Tab. 10) wies auf den Zusammenhang zwischen dem bestimmten partikulären Kohlenstoff und den Crustacae hin. Vor der Bestimmung des Kohlenstoffs wurden auf den Glasfaserfiltern die vorhandenen Crustacae gezählt. Es zeigte sich, daß in den Proben, in denen die höchsten Kohlenstoffkonzentranionen gefunden wurden auch die höchste Anzahl an Crustacae vorlag (Abb. 11).

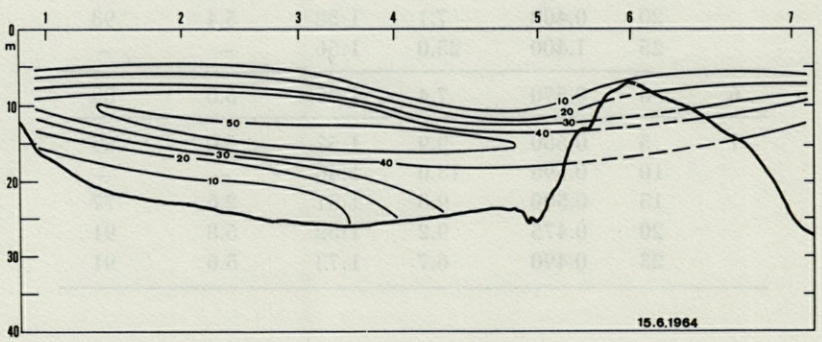


Abb. 11. — Die Verteilung der Crustacae in der Eckernförder Bucht am 15.6.1964.

TABELLE 6

Verteilung von partikulärem Kohlenstoff, partikulärem Phosphor und gesamtem organischen Kohlenstoff in der Eckernförder Bucht am 24.2.1964

Station	m	part.C ($mg.l^{-1}$)	part.P ($\mu g.l^{-1}$)	P:C.	org. C ($mg.l^{-1}$)	% org.C gelöst
1	5	0.570	10.2	1:46	4.6	87
	10	0.545	10.2	1:53	5.6	91
	15	0.515	13.0	1:40	–	–
2	5	0.565	10.3	1:55	4.8	87
	10	0.470	8.7	1:54	4.0	88
	15	0.375	9.5	1:40	4.1	90
	20	0.490	10.3	1:48	5.2	90
3	5	0.635	10.7	1:59	5.4	89
	10	0.530	9.7	1:55	3.0	83
	15	0.420	11.2	1:38	4.4	91
	20	0.425	6.1	1:70	5.0	92
	25	0.440	11.7	1:38	4.2	90
4	5	0.475	10.7	1:44	5.0	90
	10	0.560	9.8	1:57	4.3	86
	15	0.375	7.3	1:51	4.8	91
	20	0.480	9.5	1:51	6.0	92
	25	0.545	9.8	1:56	5.0	90
5	5	0.515	10.1	1:51	4.8	0
	10	0.470	3.7	1:127	1.8	72
	15	0.400	10.2	1:39	4.4	91
	20	0.408	7.1	1:58	5.4	93
	25	1.400	25.0	1:56	–	–
6	6	0.570	7.4	1:77	5.0	89
7	5	0.560	9.9	1:57	5.0	89
	10	0.596	13.0	1:46	–	–
	15	0.500	9.8	1:51	2.6	77
	20	0.475	9.2	1:52	5.8	91
	23	0.490	6.7	1:73	5.6	91

TABELLE 7

Verteilung von partikulärem Kohlenstoff, partikulärem Phosphor und gesamtem organischen Kohlenstoff in der Eckernförder Bucht am 16.3.1964

Station	m	part.C ($mg.l^{-1}$)	part.P ($\mu g.l^{-1}$)	P:C	org.C ($mg.l^{-1}$)	% org.C gelöst
1	5	0.840	15.8	1:53	3.2	75
	10	0.626	10.2	1:62	5.6	90
	15	0.950	8.8	1:109	3.8	74
2	5	0.860	8.8	1:98	5.6	84
	10	0.650	8.2	1:79	5.0	86
	15	0.750	17.2	1:44	5.4	85
	20	1.280	21.4	1:60	5.8	78
3	5	0.706	11.0	1:64	6.6	89
	10	0.740	10.0	1:74	5.4	87
	15	0.960	15.2	1:63	–	–
	20	1.240	13.2	1:94	3.4	65
	24	1.500	10.6	1:142	4.2	64
4	5	0.690	17.6	1:39	–	–
	10	0.876	9.6	1:91	–	–
	15	0.776	15.6	1:50	5.0	84
	20	1.360	10.5	1:130	5.8	76
	25	2.190	11.2	1:195	8.4	74
5	5	0.650	8.6	1:76	4.6	83
	10	0.754	19.8	1:40	6.4	87
	15	0.900	19.6	1:46	6.4	86
	20	0.720	11.8	1:61	6.6	89
	26	5.000	48	1:104	8.6	42
6	6	0.530	11.4	1:47	4.2	89
7	5	0.650	13.4	1:49	5.4	87
	10	0.900	12.0	1:75	8.0	90
	15	0.890	14.2	1:63	5.8	84
	20	2.130	18.4	1:116	5.6	63
	23	0.750	10.0	1:75	3.6	79

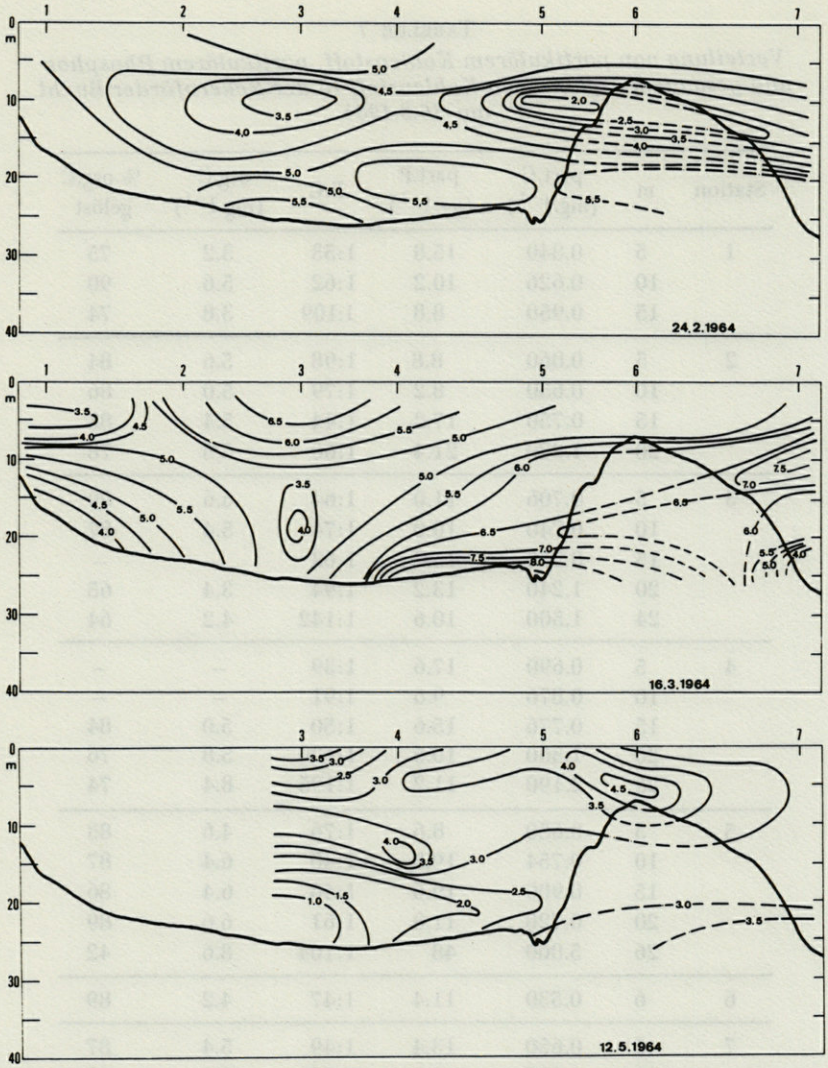


Abb. 12. — Die Verteilung des gesamten organischen Kohlenstoffs in der Eckernförder Bucht. Werte in mg C · l^{-1}.

Die vorangegangenen Untersuchungen hatten gezeigt, daß mitunter in Bodennähe hohe Kohlenstoffwerte auftreten, die durch das aperiodische Einströmen von Bodenwasser in die Eckernförder Bucht erklärt wurden. Deshalb wurde die Bucht am 17.7.1964 in einem Zickzackkurs abgefahren und Proben 1 m über dem Grund

entnommen. Es wurden keinerlei Ansammlungen partikulären Kohlenstoffs während dieser Fahrt über dem Grund gefunden. Die Analysen in der Tab. 11 sind deshalb nur zur Vervollständigung der Meßreihen angeführt.

Die Verteilung des organisch gelösten Kohlenstoffs in der Eckernförder Bucht ist an drei Beispielen durch die Abb. 12 gezeigt. Das Verhältnis zwischen partikulärem und gelöstem Kohlenstoff variiert mit der Zeit. Dadurch ergeben sich unterschiedliche Verteilungsbilder dieser beiden Faktoren obwohl die höchsten Werte des partikulären Kohlenstoffs mit dem Maximum des gesamten organischen Kohlenstoffs zeitlich zusammentreffen.

4. — C-P-Relation im partikulären Material

Bisherige Bestimmungen des Verhältnisses zwischen Phosphor und Kohlenstoff in Planktonfängen, ließen den Schluß zu, daß analog zu den Relationen in Landpflanzen dieses Verhältnis konstant ist.

In marinen Organismen lassen sich Variationen des C-P--Verhältnisses erstens durch das selektive Anreicherungsvermögen von Elementen in den Organismen und zweitens durch das Phosphatangebot, das tiefenabhängig ist und regional und jahreszeitlich schwankt, erwarten. Regionale Unterschiede in der P-C-Relation werden durch die unterschiedliche Zusammensetzung des Planktons und durch die spezifische Stoffanreicherung der einzelnen Planktonarten bedingt sein.

So haben wir ein Verhältnis C : P = 100 : 27 in Diatomeen, 100 : 1,7 in Peridineen und 100 : 2,1 in Copepoden. Diese Angaben zeigen, daß durch eine variierende Verteilung der Organismen die C-P-Relation im Gesamtplankton schwanken muß. Untersuchungen über die Elementrelationen im Plankton müssen folglich unter Berücksichtigung der Konzentrationen des angebotenen Elements in Lösung und der anderen aufgeführten Faktoren durchgeführt werden.

Die tiefenabhängige Relationsänderung ist durch Sedimentations- und Mineralisierungsprozesse zu erwarten, da mit großer Wahrscheinlichkeit die Phosphorverbindungen zeitlich unterschiedlich abgebaut werden als die Kohlenstoffverbindungen. Dadurch entspricht die Zusammensetzung des sedimentierenden Materials nicht mehr der Zusammensetzung, die während der Produktion vorlag. Jahreszeitliche Anderungen in der P-C-Relation können auftreten, wenn das Nährstoffangebot begrenzt ist (in den vorliegenden Betrachtungen wird dafür der Phosphor als repräsentativ angeschen)

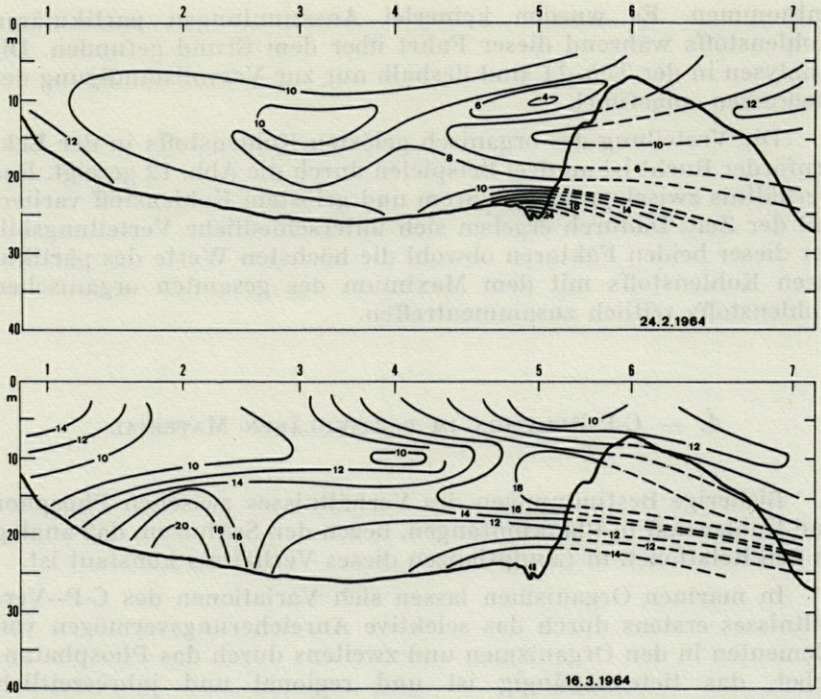


Abb. 13. — Die Verteilung des partikulären Phosphors in der Eckernförder Bucht. Werte in $\mu g \cdot l^{-1}$.

und bei der Bildung des organischen Materials während der Photosynthese, Phosphor nur bis zu einer bestimmten Minimalkonzentration aus dem umgebenden Milieu aufgenommen werden kann.

Die Relation von P-C zeigt am 24.2.1964 ein mittleres Verhältnis von 1 : 52 und steht in guter Uebereinstimmung mit den Analysen anderer Autoren. Die weiteren Untersuchungen zeigten die zu erwartenden Änderungen zwischen C und P. Deutlich verschiebt sich das Verhältnis zwischen Phosphor und Kohlenstoff zur Tiefe. Die zeitliche Verschiebung geben die Mittelwerte wieder : im Februar haben wir ein Verhältnis von P : C = 1 : 52, im März ist es schon 1 : 77. Die Ergebnisse über die Verteilung des partikulären Phosphors vom Februar und März 1964 sind in Abb. 13 dargestellt.

Nach einem chemischen Modell wird verlangt, daß der Phosphor im Verhältnis zum Kohlenstoff wie 2 : 224 stehen muß.

$$224\,CO_2 + 253\,H_2O + 29\,HNO_3 + 2\,H_3PO_4 =$$

$$(CH_2O)_{224}(NH_3)_{29}(H_3PO_4)_2 + 282\,O_2$$

Es soll beachtet werden, daß es sich hierbei um das atomare Verhältnis der Elemente handelt. Die in der Eckernförder Bucht gesammelten Daten über das Verhältnis zwischen dem partikulären Phosphor und dem partikulären Kohlenstoff sind in der Abb. 14 gegeben. Die eingezeichnete Gerade zeigt das im Modell geforderte

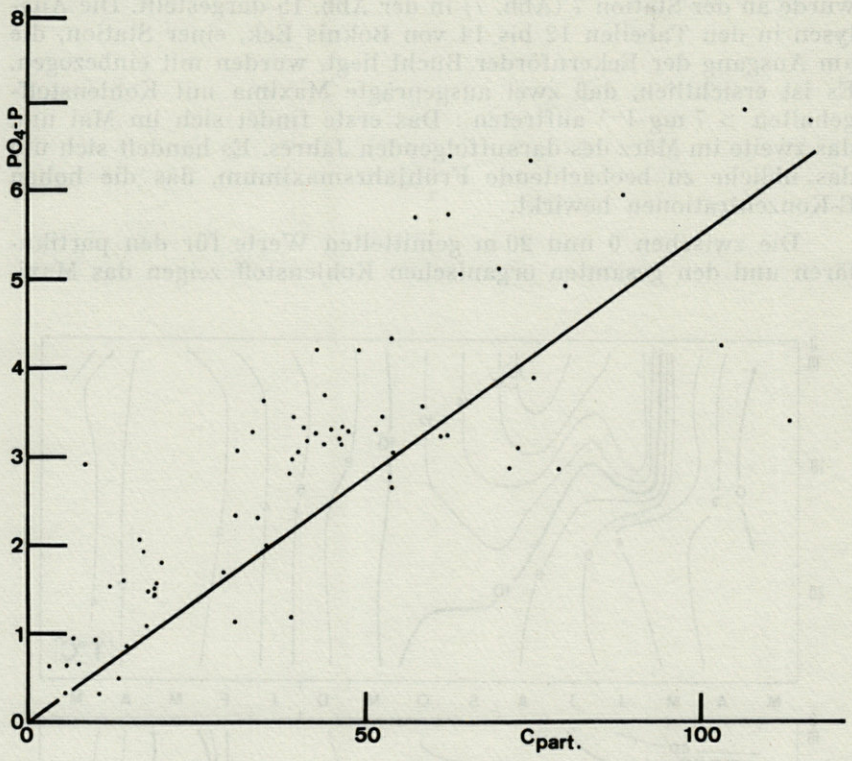


Abb. 14. — Relation partikulärer Kohlenstoff - partikulärer Phosphor. Werte in µg-atom.

Verhältnis. Es ist ersichtlich, daß im unteren Verlauf der Kurve die Abweichungen vom Modell geringer sind als im oberen Teil. Diese Abweichungen übersteigen die Fehlerbreite der angewendeten Analysenmethoden und können nur durch die vorher diskutierten Punkte erklärt werden. Sie erklären auch das unterschiedliche Verteilungsbild des partikulären Phosphors im Vergleich zu dem des partikulären Kohlenstoffs. Dennoch können aus der Abb. 13 ähnliche Aussagen wie aus der Verteilung des partikulären Kohlenstoffs getroffen werden.

5. — Der Jahresgang organischen Kohlenstoffs

Der Jahresgang für den gesamten organischen Kohlenstoff wurde an der Station 7 (Abb. 7) in der Abb. 15 dargestellt. Die Analysen in den Tabellen 12 bis 14 von Boknis Eck, einer Station, die am Ausgang der Eckernförder Bucht liegt, wurden mit einbezogen. Es ist ersichtlich, daß zwei ausgeprägte Maxima mit Kohlenstoffgehalten $> 7\ mg \cdot l^{-1}$ auftreten : Das erste findet sich im Mai und das zweite im März des darauffolgenden Jahres. Es handelt sich um das übliche zu beobachtende Frühjahrsmaximum, das die hohen C-Konzentrationen bewirkt.

Die zwischen 0 und 20 m gemittelten Werte für den partikulären und den gesamten organischen Kohlenstoff zeigen das Maxi-

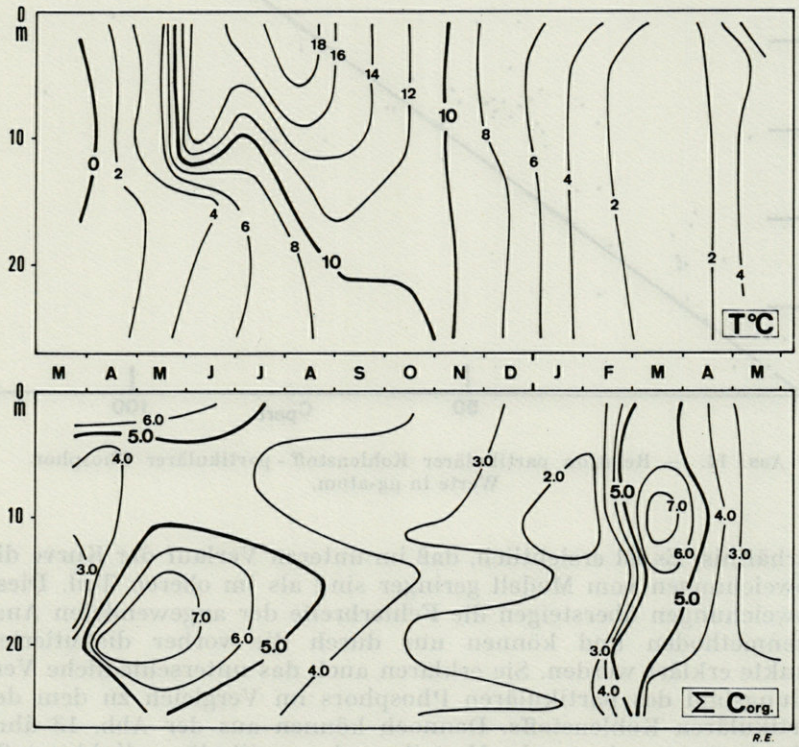


Abb. 15. — Temperatur und gesamter organischer Kohlenstoff im Jahresgang am Ausgang der Eckernförder Bucht. C-Werte in $mg.l^{-1}$.

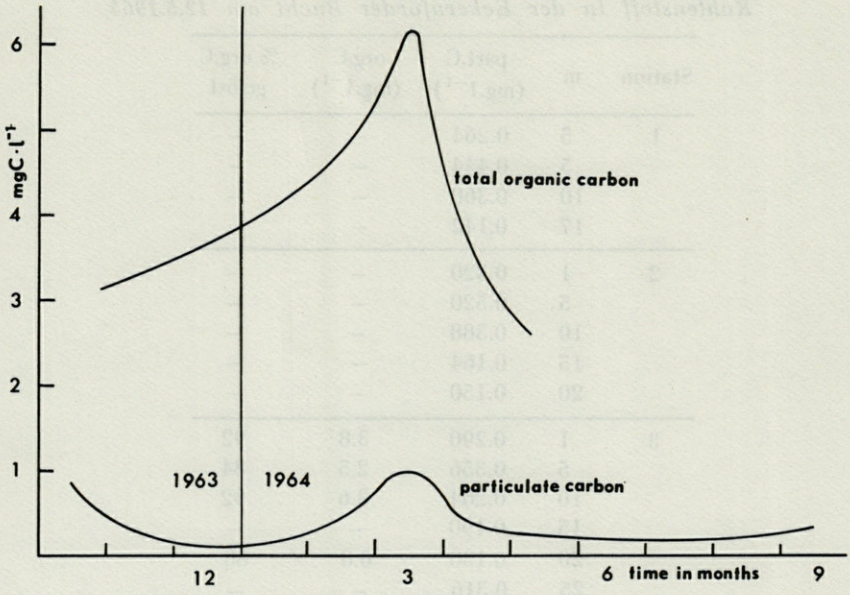


Abb. 16. — Partikulärer und gesamter organischer Kohlenstoff im Jahresgang aus Mittelwerten zwischen 0 und 20 Meter am Ausgang der Eckernförder Bucht. Werte in $mg.l^{-1}$.

Tabelle 8

Verteilung des partikulären Kohlenstoffs in der Eckernförder Bucht am 6.4.1964

Station		part.C ($mg.l^{-1}$)
3	5	0.333
	10	0.460
	15	0.356
	20	0.430
	23	0.474
5	5	0.256
	10	0.435
	15	0.364
	20	0.490
	24	0.700

TABELLE 9

Verteilung von partikulärem Kohlenstoff und gelöstem organischen Kohlenstoff in der Eckernförder Bucht am 12.5.1964

Station	m	part.C ($mg.l^{-1}$)	org.C ($mg.l^{-1}$)	% org.C gelöst
1	5	0.264	–	–
	5	0.444	–	–
	10	0.360	–	–
	17	0.142	–	–
2	1	0.320	–	–
	5	0.520	–	–
	10	0.388	–	–
	15	0.164	–	–
	20	0.150	–	–
3	1	0.290	3.8	92
	5	0.356	2.5	84
	10	0.264	3.6	92
	15	0.190	–	–
	20	0.130	0.8	88
	25	0.316	–	–
4	1	0.404	2.4	83
	5	0.316	3.5	91
	10	0.216	3.4	94
	15	0.170	4.2	95
	20	0.340	1.6	92
	25	0.360	2.0	80
5	1	0.342	3.9	92
	5	0.360	3.0	87
	10	0.120	3.3	97
	15	0.170	2.6	92
	20	0.198	2.5	92
	25	0.430	3.2	88
6	1	0.234	2.7	93
	7	0.534	4.6	89
7	1	0.460	2.3	79
	5	–	2.9	–
	10	0.316	2.5	89
	15	0.180	2.5	92
	20	0.170	2.8	93
	22	0.124	3.8	97

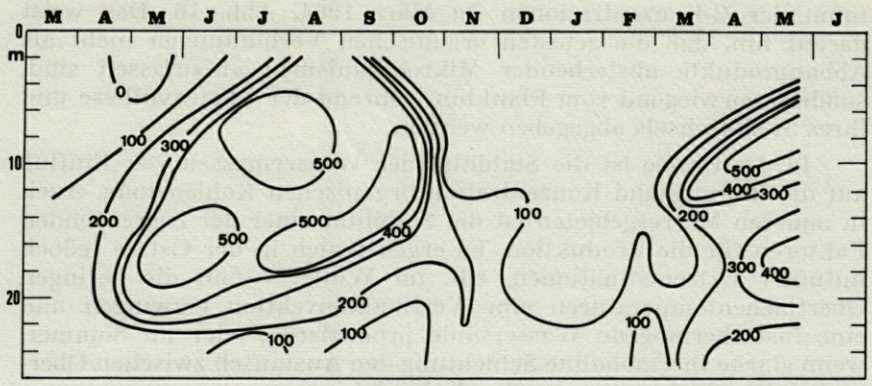


Abb. 17. — Änderungen der Stabilität am Ausgang der Eckerförder Bucht.

Tabelle 10

Verteilung von partikulärem Kohlenstoff und Crustacae in der Eckernförder Bucht am 15.6.1964

Station	m	part.C ($mg \cdot l^{-1}$)	Crustacae $\cdot l^{-1}$
1	5	0.222	9
	10	0.314	48
	17	0.154	8
3	5	0.182	4
	10	0.354	42
	15	0.480	60
	20	0.245	13
	25	0.222	5
5	5	0.322	4
	10	0.290	7
	15	0.430	47
	20	0.180	34
	25	0.250	50
6	5	0.314	8
7	5	0.162	5
	10	0.132	49
	15	0.270	33
	23	0.240	16

mum der C-Konzentrationen im März 1964, Abb. 16. Das weist darauf hin, daß die gelösten organischen Verbindungen nicht als Abbauprodukte absterbender Mikroorganismen aufzufassen sind, sondern vorwiegend vom Plankton während der Photosynthese und ihres Stoffwechsels abgegeben werden.

In der Ostsee ist die Stabilität der Wassermassen von Einfluß auf die Bildung und Konzentration organischen Kohlenstoffs. Auch in anderen Meeresgebieten ist die Stabilität einer der begrenzenden Faktoren für die Produktion. Es ergeben sich in der Ostsee jedoch mitunter Extremsituationen, z.B. im Winter, wenn die geringen Oberflächentemperaturen eine Vertikalkonvektion erzwingen und eine fast thermogene Wassersäule produzieren, oder im Sommer, wenn starke thermohaline Schichtung den Austausch zwischen Ober- und Unterschicht weitgehend unterbindet.

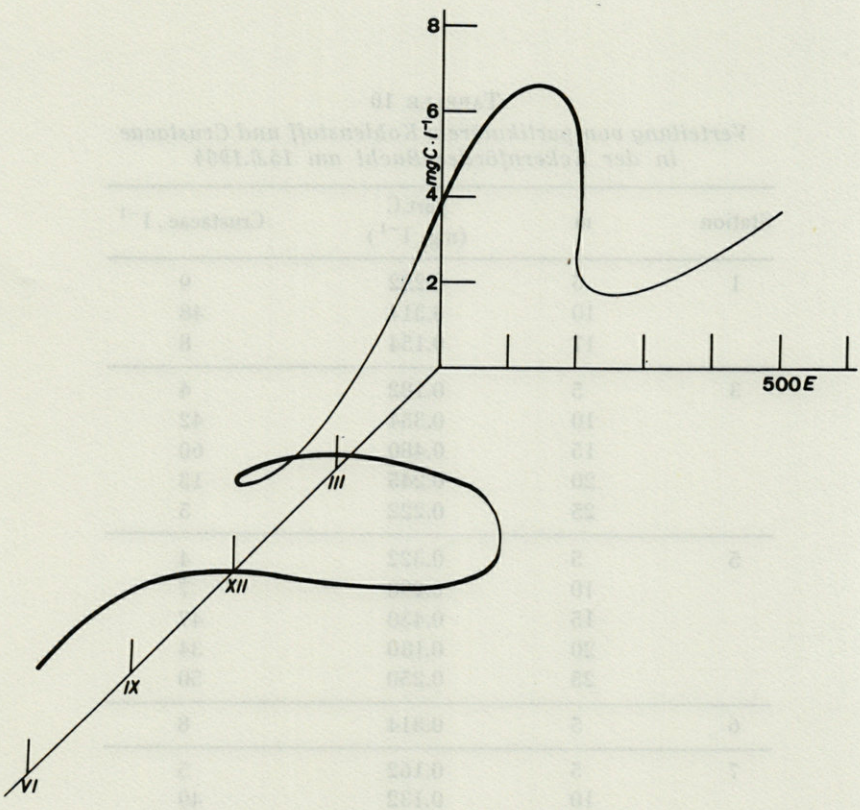


Abb. 18. — Die Änderung des gesamten organischen Kohlenstoffs in Abhängigkeit von Zeit und Stabilität in 10 m Tiefe.

TABELLE 11

Die Verteilung des partikulären Kohlenstoffs in der Eckernförde am 17.71964 ein Meter über Grund

Station	rot	grün	m	part.C ($mg \cdot l^{-1}$)
I	H 14.45	A 37.02	26.0	0.13
II	H 15.88	A 37.02	24.5	0.18
III	H 16.95	A 37.09	22.5	0.16
IV	H 17.60	A 36.01	22.0	0.13
V	H 16.12	A 36.00	11.5	0.37
VI	H 15.00	A 36.00	27.0	0.16
VII	H 15.24	A 35.00	26.5	0.15
VIII	H 16.85	A 35.00	6.5	0.23
IX	H 18.22	A 35.08	21.5	0.15
X	H 19.01	A 34.03	20.5	0.16
XI	H 17.51	A 33.99	9.0	0.46
XII	H 15.95	A 34.03	25.5	0.12

TABELLE 12

Gesamter organischer Kohlenstoff und Chlorophyllgehalt bei Boknis Eck

Datum	m	org.C ($mg \cdot l^{-1}$)	Chlorophyll ($\mu g \cdot l^{-1}$)
28.3.1963	2.5	6.2	10.25
	7.5	3.4	7.75
	12.5	3.0	4.06
	17.5	2.0	2.09
	22.5	3.0	1.11
8.4.1963	0.5	3.8	5.44
	5	3.8	4.85
	10	3.6	5.67
	15	4.0	9.15
	20	7.1	8.48
	26	3.4	18.49 (?)
14.5.1963	0.5	6.4	1.57
	5	4.4	1.45
	10	4.6	2.38
	15	7.2	1.10
	20	8.0	1.68
	26	5.0	1.68

TABELLE 13

Partikulärer Kohlenstoff, organischer gesamter Kohlenstoff und partikulärer Kohlenstoff bei Boknis Eck

Datum	m	part.C ($mg \cdot l^{-1}$)	org.C ($mg \cdot l^{-1}$)	part.P ($\mu g \cdot l^{-1}$)	% org.C gelöst
4.11.1963	4	0.348	3.4	5.3	85
	8	0.144	3.2	4.8	97
	12	0.228	2.8	4.9	93
	14	0.220	3.8	4.6	95
	18	0.172	2.8	2.6	93
	20	0.160	–	1.6	–
	22	0.120	–	2.9	–
	24	0.112	4.4	10.4	98
	26	0.032	2.8	11.5	99
4.2.1964	0.5	0.368	–	3.5	–
	5	0.225	2.0/1.8	4.7	90
	10	0.210	1.2/1.0	3.4	83
	15	0.197	2.6/2.4	6.4	92
	20	0.223	2.4/2.2	4.4	92
	26	0.223	2.6/2.4	5.6	85

TABELLE 14

Partikulärer Kohlenstoff, Chlorophyll, Seston, Eiweiß und Sauerstoff bei Boknis Eck und Breitgrund am 11.9.1964

	m	part.C ($mg \cdot l^{-1}$)	Chlorophyll ($\mu g \cdot l^{-1}$)	Seston ($mg \cdot l^{-1}$)	Eiweiss ($\mu g \cdot l^{-1}$)	ml O_2
Boknis Eck	0	0.45	6.0	0.9	246	9.02
11.9.1964	5	0.37	5.9	1.1	87	9.25
	10	0.33	5.9	1.2	110	8.86
	15	0.18	3.8	0.9	147	8.01
	20	0.65	6.9	1.6	158	3.68
	26	0.24	0.8	2.5	272	1.67
Breitgrund	0	0.25	6.0	0.9	279	8.83
11.9.1964	5	0.28	7.8	1.1	170	8.95
	10	0.40	6.3	0.8	164	8.79
	15	0.47	5.3	0.9	103	6.81
	20	0.48	4.7	1.1	144	5.06
	26	0.50	3.4	0.9	178	2.72

Eine Erklärung für das Zustandekommen der Planktonblüte kann duch die Änderung der Stabilität der Wassermassen gegeben werden. Die berechneten Stabilitäten an der Station Boknis Eck sind in der Abb. 17 gezeigt. Beim Vergleich zwischen der Stabilität und dem organischen Material müssen wir berücksichtigen, daß die Ostsee ein sehr eutrophiertes Gebiet darstellt. Auf Grund der hohen Konzentration organischen Materials wird schon in den obersten Metern der größte Teil des einstrahlenden Lichtes absorbiert. Die Produktion beschränkt sich daher auch auf die obersten Meter.

Für eine effektive Ausnutzung der Spurenstoffe zur Bildung organischen Materials müssen die vertikalen Austauschprozesse eine Größenordnung annehmen, die so gering ist, daß die Phytoplankter in den oberen Schichten bleiben können aber doch genügend große Zufuhr von Spurenstoffen von den unteren Schichten in die oberen erfolgen kann. In den Wintermonaten herrschen durch die starke Abkühlung des Oberflächenwassers bedingt, vertikale Austauschvorgänge, die ein längeres Verweilen der Planktonorganismen an der Oberfläche verhindern. Voraussetzung für eine erhöhte Produktion ist daher eine vorangegangene geringe Stabilisierung der oberen Schicht.

Zur Verdeutlichung dieser Beobachtungen ist in der Abb. 18 ein dreidimensionales Diagramm gezeigt, in dem die Kohlenstoffkonzentrationen gegen die Stabilität in Abhängigkeit von der Zeit aufgetragen wurden. Wir sehen, daß dem Zuwachs organischen Kohlenstoffs eine Stabilisierung der Wassermassen vorangeht. Erst danach bildet sich das Kohlenstoffmaximum aus. Im Verlauf erhöhter Stabilisierung nimmt die Konzentration des Kohlenstoffs wieder ab. Das erklärt sich aus dem geringen Nährstofftransport von den tiefer gelegenen Schichten in die oberen Horizonte und dem erfolgenden Abbau organischen Materials.

ZUSAMMENFASSUNG

Aus allen bisher durchgeführten Analysen des organischen und partikulären Kohlenstoffs wurde versucht einige allgemeingültige Resultate für dieses Gebiet herauszuarbeiten : 1. Durch hohe Nährstoffzufuhr in die Ostsee sind die hohen C-Konzentrationen bedingt, die in der westlichen Ostsee 7 $mg.l^{-1}$ erreichen können. 2. Im Jahresgang werden besonders während der Frühjahsblüte hohe C-Konzentrationen angetroffen. 3. Ein wesentlicher Faktor für die Ausbildung hoher Kohlenstoffkonzentrationen ist eine vorangegangene Stabilisierung der Wassermassen. 4. In den tieferen Schichten können durch das Bodenwasser Stoffverfrachtungen in die tieferen Becken erfolgen.

LITERATUR

KAY, H., 1954. Untersuchungen zur Menge und Verteilung der organischen Substanz im Meerwasser. *Kieler Meeresforsch.*, **10** : 202-214.

KREY, J., 1957. Ergebnisse eines hydrographisch-produktionsbiologischen Längsschnitts durch die Ostsee im Sommer 1956. *Kieler Meeresforsch.*, **13** : 202-211.

KREY, J., P.H. KOSKE und K.H. SZEKIELDA, 1965. Produktionsbiologische und hydrographische Untersuchungen in der Eckernförder Bucht. *Kieler Meeresforsch.*, **21** : 135-143.

KREY, J. und K.-H. SZEKIELDA, 1966. Gesamtkohlenstoff und Mikrobiomasse in der Ostsee im Mai 1962. *Kieler Meeresforsch.*, **22** : 64-69.

SZEKIELDA, K.-H., 1967. Methods for the determination of particulate and dissolved carbon in aqueous solutions. *In :* Chemical environment in the aquatic habitat. N.V. Noord-Hollandsche Uitgevers Maatschappij, Amsterdam, 150-157, p. 322.

SZEKIELDA, K.-H., 1968. Vergleichende Untersuchungen über den Gehalt an organischem Kohlenstoff im Meerwasser und dem Kaliumpermanganatverbrauch. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **32** : 17-24.

SZEKIELDA, K.-H. The transport of organic matter in the bottom water of the oceans. *Sarsia* (im Druck).

WITT, H., 1953. Der mittlere jährliche Gang des Salzgehaltes in der Kieler und Mecklenburger Bucht. *Kieler Meeresforsch.*, **9** : 171-175.

WÜST, G., 1957. Ergebnisse eines hydrographisch-produktionsbiologischen Längsschnitts durch die Ostsee im Sommer 1956. I : Die Verteilung von Sauerstoff, Salzgehalt und Dichte. *Kieler Meeresforsch.*, **13** : 163-185.

ECOLOGY OF FOULING ON SUBMERGED SURFACES IN A POLLUTED HARBOUR

by Guido PERSOONE
Laboratorium voor Oecologie, Rijksuniversiteit Gent, België

SOMMAIRE

De 1963 à 1965, nous avons suivi l'évolution qualitative et quantitative des salissures se développant sur des substrats de nature différente immergés pour des périodes plus ou moins longues (de 1 jour à 8 mois) dans le port d'Ostende (Belgique), estuaire fortement pollué.

Le *film primaire* est uniquement constitué de Bactéries et de détritus. Le nombre de germes atteint 1 million/cm² après quelques jours d'immersion.

Le *recouvrement primaire* (15 jours d'immersion) est fonction de la période de l'année où les substrats sont immergés.

En hiver il n'est constitué que d'un film bactérien et détritique où l'on trouve quelques Protozoaires et Diatomées.

Au printemps et en été, il y a fixation et développement rapide de Ciliés péritriches, bientôt suivis par des Balanes et des Polychètes tubicoles. Le recouvrement est alors riche en Copépodes et Nématodes car il se dépose toujours une pellicule de boue et de détritus sur les lames.

Le bois accuse toujours un recouvrement plus important que le verre, le métal nu, et le métal recouvert de peinture anti-salissures.

La nature et l'importance du *recouvrement secondaire* (1 à plusieurs mois d'immersion) dépendent également de la saison au début de l'immersion.

Vu la grande quantité de particules en suspension dans l'eau du port, le volume de vase et de détritus sur les substrats constitue un pourcentage important de la quantité totale des salissures.

La flore et la faune, la nature physico-chimique des salissures et l'importance des biomasses respectives de la microfaune, méiofaune et macrofaune, sont traités.

La conclusion principale est que la plupart des organismes dans les salissures vivent aux dépens de la grande quantité de Bactéries et de détritus fournis par le déversement d'eaux polluées dans le port.

Au lieu d'une chaîne alimentaire classique (producteurs primaires, consommateurs primaires et secondaires) comme dans le plancton ou le benthos, nous avons trouvé une communauté qui dépendait entièrement de l'apport régulier d'une nourriture extérieure, donc une communauté organisée « en parallèle », c'est-à-dire que les interdépendances sont bien moins nombreuses et moins importantes que dans les biocénoses pélagiques ou benthiques.

INTRODUCTION

Growth on submerged substrates (Fouling or « Aufwuchs ») has already been the object of numerous studies especially with regard to its economic implications.

The scarcity of investigations on the influence of pollution on development and evolution of the fouling-biocoenosis is surprising. As far as we know the smaller fauna and flora in this particular situation have never been studied quantitatively.

Therefore, in 1963, 1964 and 1965, a number of experiments were carried out in the harbour of Ostend (Belgium) on submerged substrates of different nature, in order to study the following less-known aspects of fouling :

a) the successive stages in the development of fouling, from bacteria to macro-organisms.

b) the influence of several factors on its composition and evolution :

1) *abiotic-factors :* temperature, salinity, nature of the substrate, and certainly not less important : pollution.

2) *biotic-factors :* inter- and intra specific competition for place and food; predation etc...

c) the physico-chemical composition of the fouling.

d) the qualitative and quantitative composition of the micro-, meio- and macrofauna and flora in the fouling.

e) last but not least : the trophic chain.

All these questions having been studied in detail, we can only discuss in this paper the most important results.

The biotope

The harbour of Ostend consists of three parts : the channel, the outer-harbour, and the inner-harbour (fig. 1).

The substrates, suspended in frames were submerged from a raft in the outer-harbour at a depth of about 1,5 m.

According to the recent Venice-system (1958) the water in the harbour is mixohaline, in the range from bêta-oligohaline during winter to polyhaline in summer.

A very important fact is the inflow, twice a day, of all sewage from Ostend and its suburbs, without previous treatment.

This means a daily pollution by circa 3 to 6 liters sewage in one cubic meter water. It follows that the water of the estuary always contains a big quantity of detritus (75-150 mg dry weight/l), 40 to 80 % of which is organic matter; the concentration of dissolved organic matter is mostly higher than 60 mg/l $KMnO_4$ (Persoone and De Pauw,

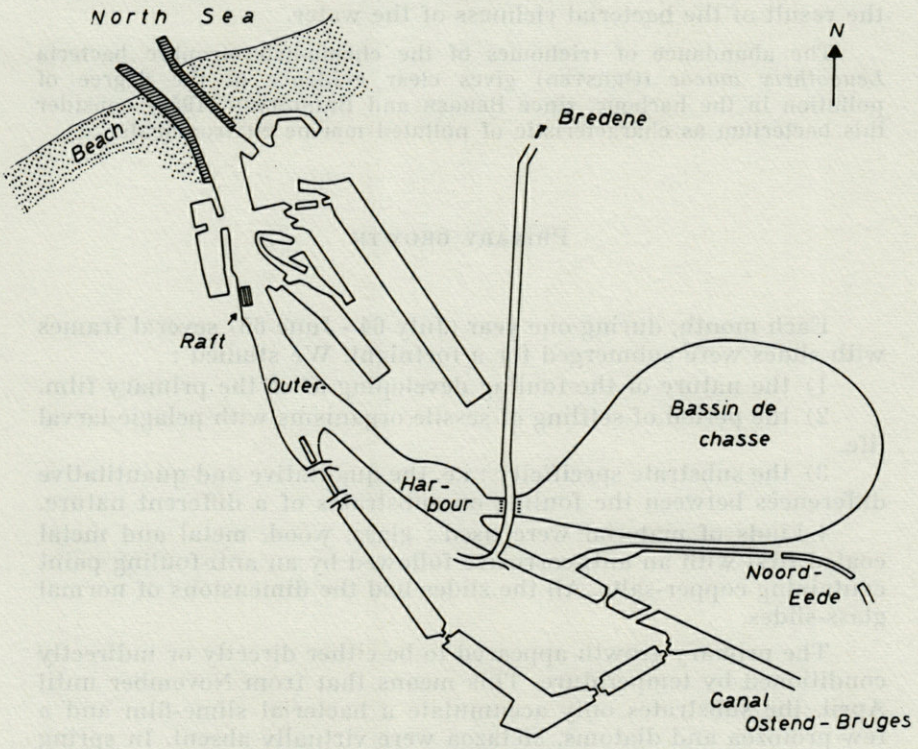


Fig. 1. — The harbour of Ostend.

1968). This results in an enormous increase of estuarine bacteria. By the direct method of staining and counting bacteria on membrane filters we discovered that the microbial flora ranged from 6.10^5 to 9.10^6/ml (PERSOONE and DE PAUW, 1968). This enormous amount of bacteria is probably one of the reasons of the important oxygen-deficit. The harbour-water indeed contains only from 30 to 80 % dissolved oxygen.

PRIMARY FILM

In order to study which organisms settle first on a clean substrate, we tried the well-known CHOLODNY-method of submerged slides (1930) adapted for sea water by ZOBELL and ALLEN in 1933. Frames with ordinary glass slides submerged for 1, 2, 3 or 4 days, were stained, and the surface film subsequently was observed under the microscope.

It was found that the slides first accumulate bacteria, as is the case for most biotopes. After several days of immersion we sometimes counted more than 10^6 microbes/cm^2, which undoubtedly is the result of the bacterial richness of the water.

The abundance of trichomes of the chemo-heterotrophic bacteria *Leucothrix mucor* (OERSTED) gives clear evidence of the degree of pollution in the harbour, since BERGER and BRINGMANN (1953) consider this bacterium as characteristic of polluted marine environments.

PRIMARY GROWTH

Each month, during one year (July 64 - June 65) several frames with slides were submerged for a fortnight. We studied :

1) the nature of the fouling developing after the primary film.

2) the period of settling of sessile organisms with pelagic larval life.

3) the substrate specificity : i.e. the qualitative and quantitative differences between the fouling on substrates of a different nature.

4 kinds of material were used : glass, wood, metal and metal coated first with an anti-corrosive followed by an anti-fouling paint containing copper-salts. All the slides had the dimensions of normal glass-slides.

The primary growth appeared to be either directly or indirectly conditioned by temperature. This means that from November until April, the substrates only accumulate a bacterial slime-film and a few protozoa and diatoms. Metazoa were virtually absent. In spring and summer immediate settling as well as proliferation of peritri-

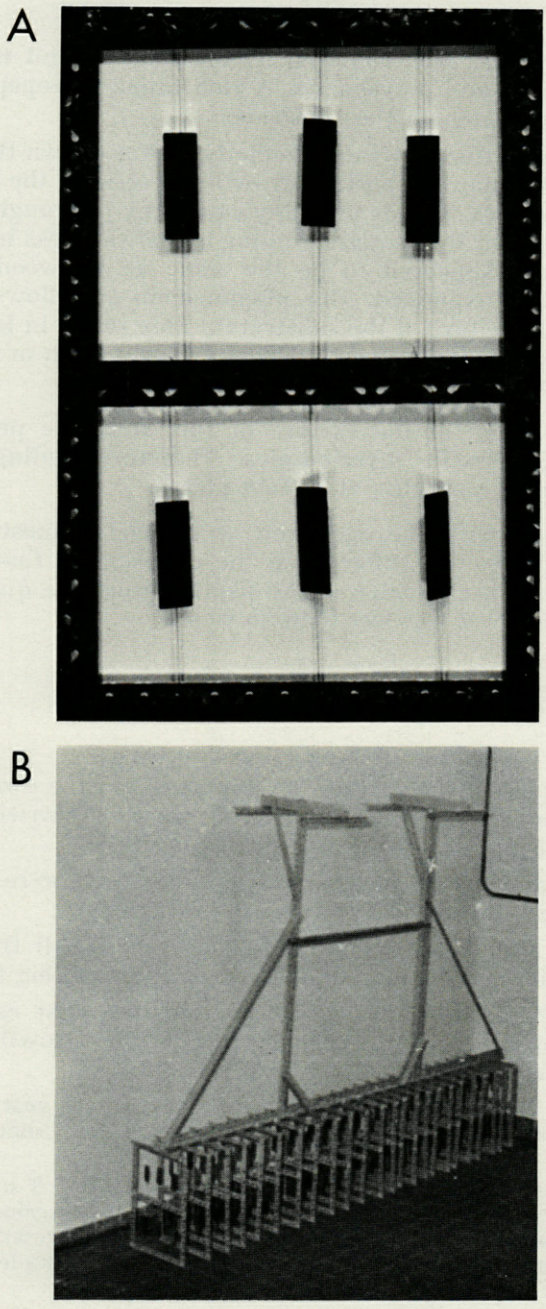


FIG. 2. — A. Small frame with 6 slides. B. Larger frame with small frames.

chous ciliates occurs, soon followed by the fixation and metamorphosis of barnacles and polychaetes. A rich fauna of copepods and nematodes accumulates on the substrates.

With regard to the substrate specificity, it was shown that *wood* always carries the most important growth, as regards the quantity and variety of species. This is probably caused by the rough surface of this natural substrate. On *glass*, fouling was always less important though its nature appeared to be the same as on wood. ALEEM (1958) has already explained this phenomenon as follows : « The role played by the nature of the substratum may result in lagging in time of settling of the organisms retarding their growth or affecting their quantity ».

Metal : corrosion at the surface of this substrate prevents a good support for sessile invertebrates. Therefore fouling always was very irregular, loosening at certain places.

Anti-fouling : with the exception of barnacles, most invertebrates did not appear to suffer from the diffusion of Cu-ions. Because of the smooth character of the paint-coating the quantity of « Aufwuchs » however was less than on wood.

SECUNDARY GROWTH

In order to study the further development and the evolution of fouling after longer periods of immersion, we have carried out the following year-cycle on wooden substrates in 1965.

Early in January, 12 frames with 6 slides each were attached to a bigger frame and immersed from the raft (Fig. 2).

February, after a month of immersion, one small frame was detached and eleven new ones submerged on a second big frame.

March 1, 2 small frames were removed, the first carrying a January-February growth, the second the February growth. 10 new ones were immersed (Fig. 3).

It was our intention to continue this for a whole year to get a complete picture of onset development, evolution and succession of fouling events.

Unfortunately the cycle had to be interrupted after 8 months, by damage to the raft. After all, this drawback was not so serious as previously feared, because after 7 months of immersion the growth on most slides was so important that it fell down in part or completely from most slides with a subsequent colonisation starting.

We continued the cycle on the restored raft until the end of the year with new slides and frames.

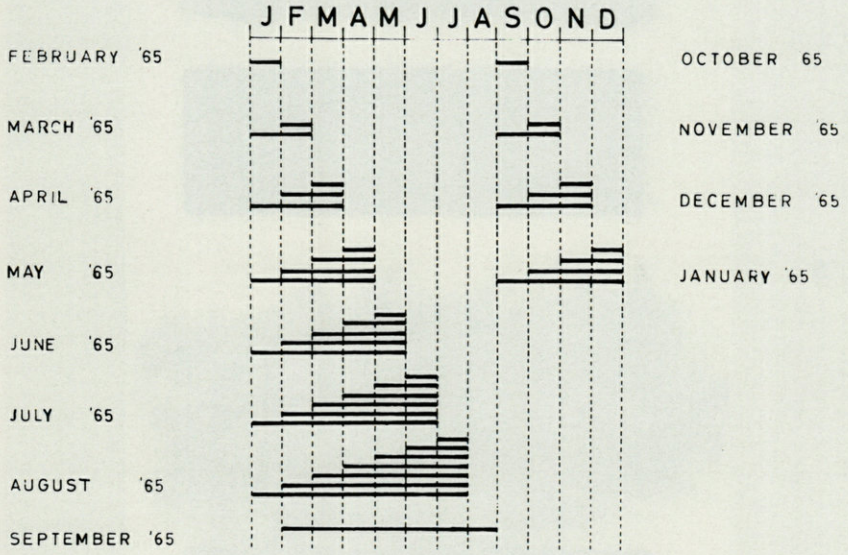


FIG. 3. — Immersion periods of substrates in the harbour water.

Since during the second half of 1964 we had already carried out several preliminary experiments on frames immersed for 1 to 4 months, we could use these results to complete our interpretations.

The first general statement is that both nature and quantity of the fouling are completely conditioned by the time of the year at which the substrates were submerged.

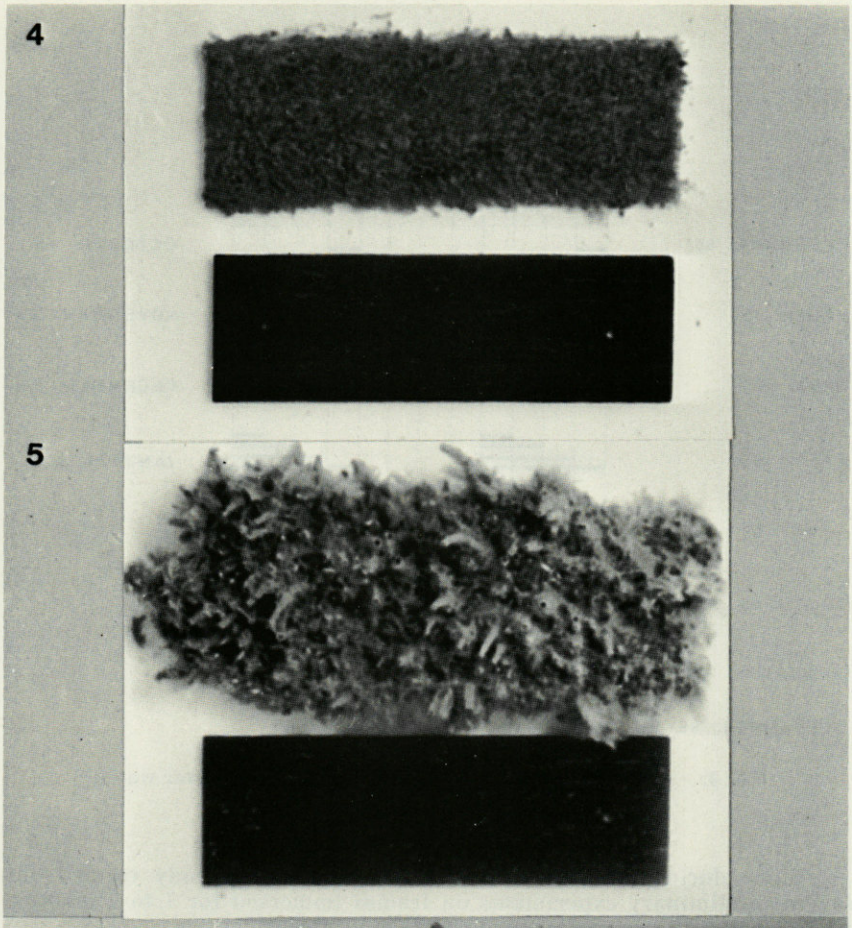
1°) If the slides are immersed early in the year, the following sequence of events happens :

a) in *winter* only a mud-film accumulates with a few copepods and numerous nematodes (Fig. 4).

b) in *spring* larvae of the cold-stenotherm barnacle *Balanus crenatus* settles, soon followed by the first larval polychaetes.

c) settling and development of polychaetes becomes more important (Fig. 5), and the first small *Mytilus edulis* attaches to the ramifications of the numerous colonies of peritrichous ciliates.

d) the growth of these pelecypods is so important and so rapid that they cover the whole surface, expelling or suffocating the other organisms (Fig. 6). This results in death of the basal layer (the barnacles) followed by the fouling falling off.


4
5

6

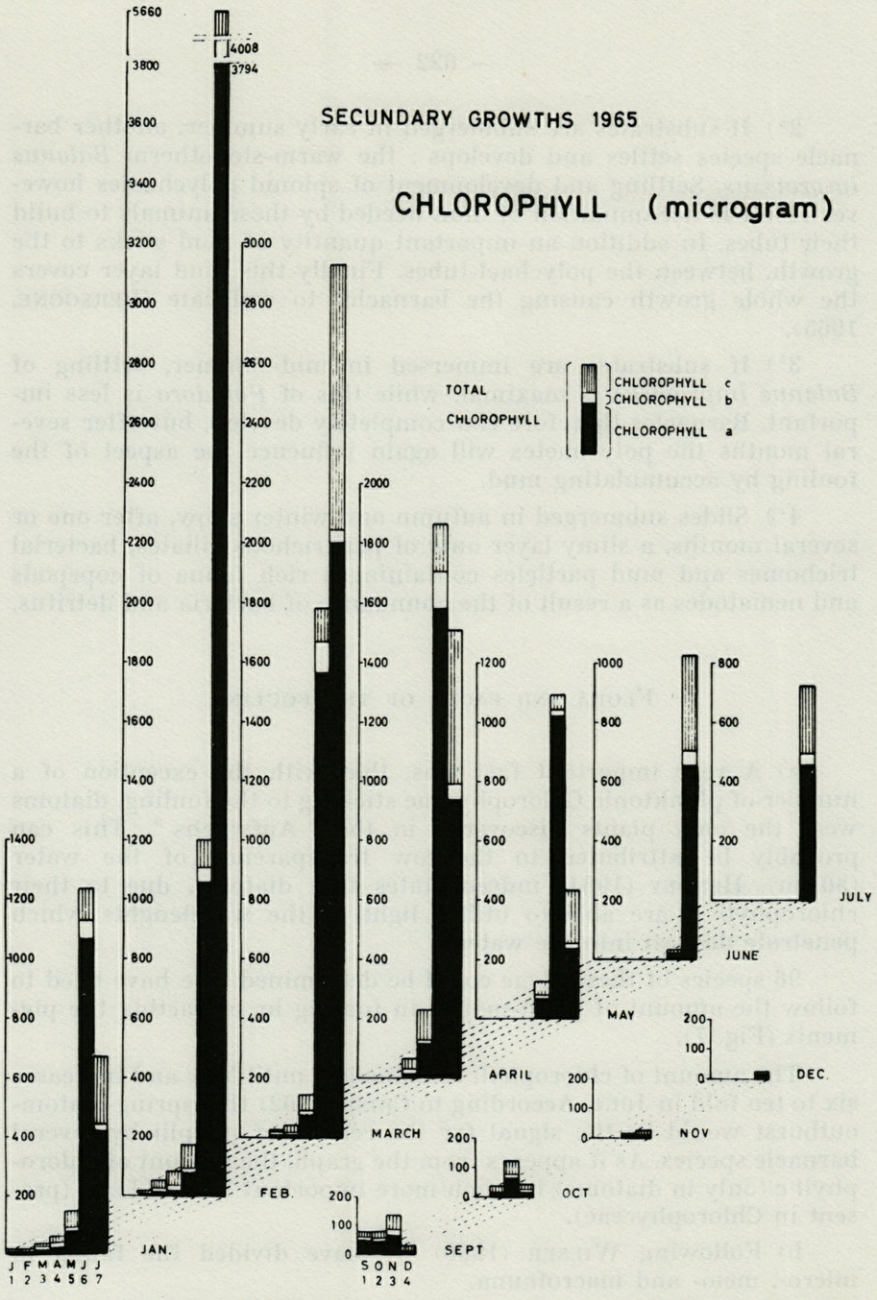


FIG. 7. — Quantity of chlorophyll a, b and c in the fouling of substrates immersed each month for different periods.

FIG. 4. — Fouling in winter after an immersion of several months, as compared with control slide.

FIG. 5. — Spring settling and development of tubicolous polychaetes, as compared with control slide.

FIG. 6. — Enormous development of *Mytilus edulis* as compared to control slide.

2°) If substrates are submerged in early summer, another barnacle species settles and develops : the warm-stenotherm *Balanus improvisus*. Settling and development of spionid polychaetes however result in accumulation of mud needed by these animals to build their tubes. In addition an important quantity of mud sticks to the growth, between the polychaet-tubes. Finally this mud layer covers the whole growth causing the barnacles to suffocate (PERSOONE, 1965).

3°) If substrates are immersed in mid-summer, settling of *Balanus improvisus* is maximal, while this of *Polydora* is less important. Barnacles therefore can completely develop, but after several months the polychaetes will again influence the aspect of the fouling by accumulating mud.

4°) Slides submerged in autumn and winter show, after one or several months, a slimy layer only of peritrichous ciliates, bacterial trichomes and mud particles containing a rich fauna of copepods and nematodes as a result of the abundance of bacteria and detritus.

FLORA AND FAUNA OF THE FOULING

a) A very important fact was, that with the exception of a number of planktonic Chlorophyceae sticking to the fouling, diatoms were the only plants discovered in the " Aufwuchs ". This can probably be attributed to the low transparency of the water (30 cm). HENDEY (1964) indeed states that diatoms, due to their chlorophyll c, are able to utilise light of the wavelenghts which penetrate deepest into the water.

96 species of these algae could be determined. We have tried to follow the amount of plant-matter in fouling by extracting the pigments (Fig. 7).

The amount of chlorophyll remains low until May and increases six to ten fold in June. According to CRISP (1962) this spring-diatom-outburst would be the signal for the release of nauplii by several barnacle species. As it appears from the graph, the amount of chlorophyll c (only in diatoms) is much more important than chlor b (present in Chlorophyceae).

b) Following WIESER (1960) we have divided the fauna in micro-, meio- and macrofauna.

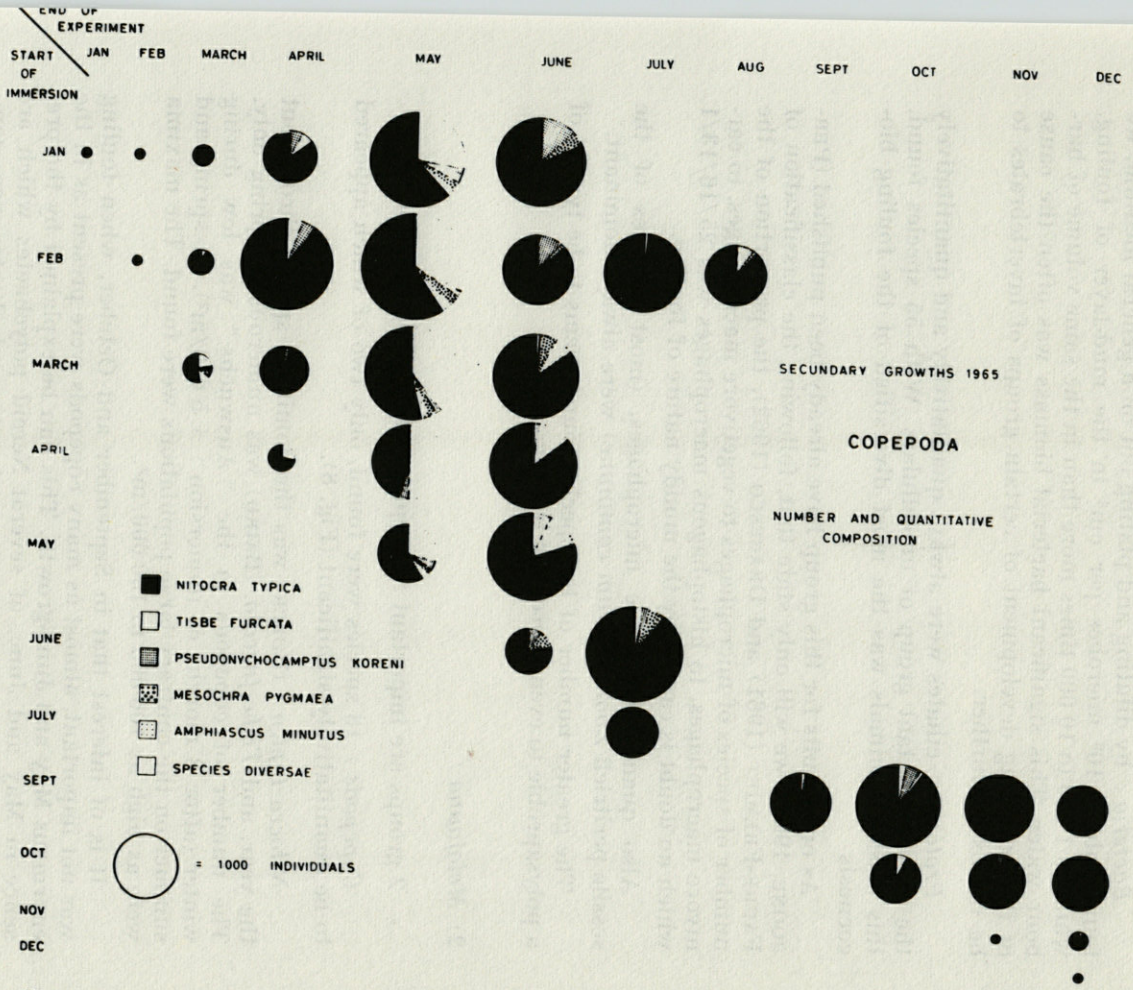


FIG. 8. — Number of Copepods in the fouling of substrates immersed each month for different periods. The quantity is proportional to the surface of the circle and the segments indicate the relative abundance of each species.

1) *Microfauna :*

Bacteria : by diluting and plating out on a general medium, we found, about 10^9 microbes per cm^3 in the mud-layer of fouling, which is 1 000 to 10 000 times more than in the same volume of harbour water. This significant bacterial biomass was often the cause of the exploding development of certain groups of invertebrates to be discussed further.

Protozoa : ciliates were always qualitatively and quantitatively the most important group of unicellulars. With 55 species found, this class of animals was the most diversified of the fouling biocoenosis

As our results for this group have already been published (Persoone, 1968), we will only state that, following the classification of Faure-Fremiet (1961) and Dragesco (1962), the proportion of the number of species of microphages to vegetivore macrophages, to carnivore macrophages, to histophagous macrophages was 25/16/13/1 which no doubt is caused by the muddy nature of fouling.

Also quantitatively the microphages, (most colonies of the sessile peritrich *Zoothamnium commune*) were always dominant.

The greater number of the species found seems to be typical of a polysaprobic to even sapropelic biotope.

2) *Meiofauna :*

2 groups are important : copepods and nematodes.

Copepods : 18 species were found, only two of which appeared to be quantitatively significant (Fig. 8).

Nitocra typica : (Boeck) was the dominant species throughout the year, and *Tisbe furcata,* (Baird) was numerous in spring only. The number of copepods in the " Auswuchs " was low during winter (after 3 months of immersion : ± 5 000/m^2). In spring and summer on the contrary large populations were found. The maxima were as high as 100 000 to 150 000/m^2.

It is of interest that in September and October, when fouling was not important, almost as many copepods were present as in the enormous May and June-growth. This can be explained by the presence in May and June, of several Nereid polychaetes which are well-known predators. As these carnivorous polychaetes were completely absent in fouling of September and October, the population of copepods could then develop explosively.

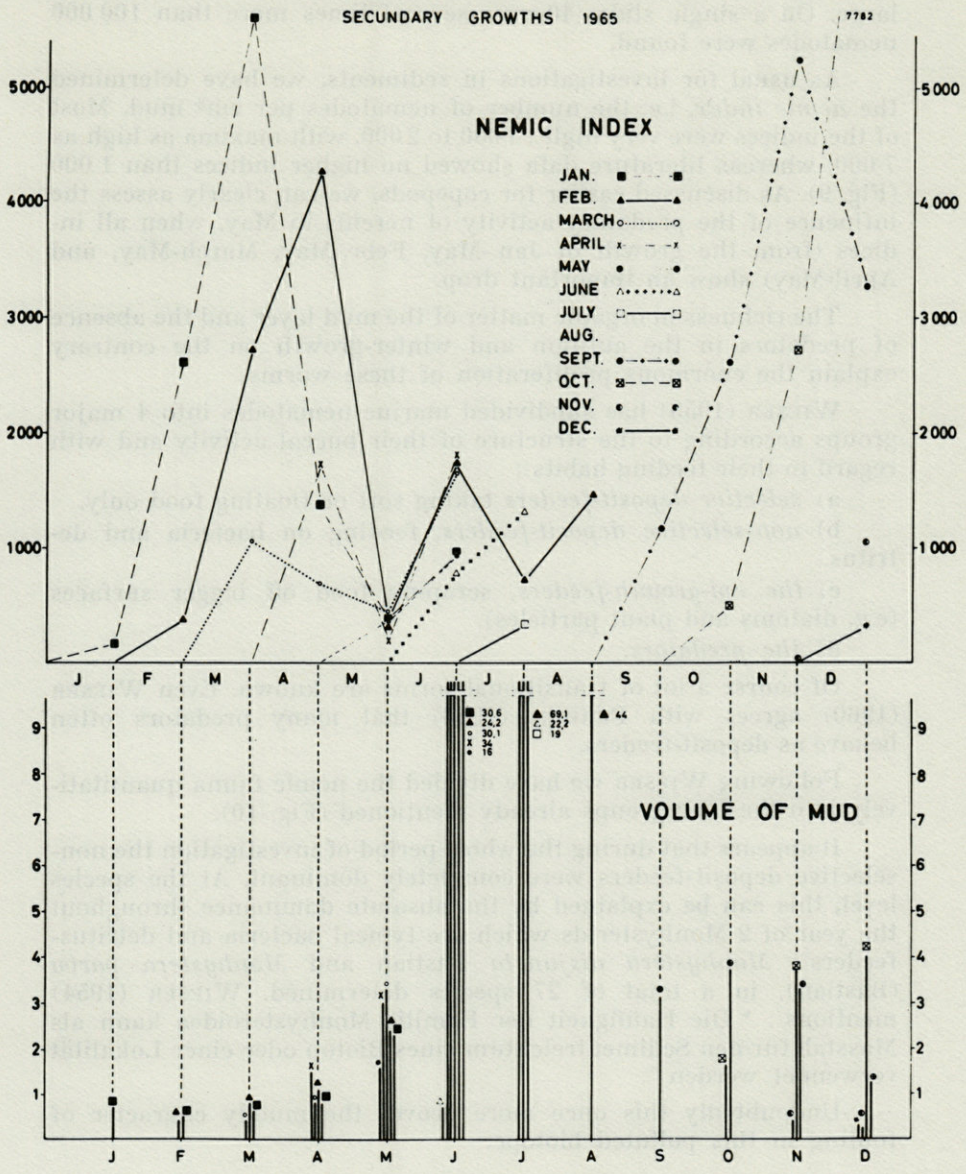


FIG. 9. — Nemic index as compared with the quantity of mud in the fouling of substrates immersed each month for different periods.

Nematodes : the number of nematodes was often extremely large. On a single slide (40 cm^2) several times more than 100 000 nematodes were found.

As usual for investigations in sediments, we have determined the *nemic index,* i.e. the number of nematodes per cm^3 mud. Most of the indices were very high : 1 000 to 2 000, with maxima as high as 7 000, whereas literature data showed no higher indices than 1 000 (Fig. 9). As discussed earlier for copepods, we can clearly assess the influence of the predatory activity of nereids in May, when all indices (from the growth of Jan.-May, Febr.-May, March-May, and April-May) show an important drop.

The richness in organic matter of the mud layer and the absence of predators in the autumn and winter-growth on the contrary explain the enormous proliferation of these worms.

WIESER (1953) has subdivided marine nematodes into 4 major groups according to the structure of their buccal activity and with regard to their feeding habits :

a) *selective deposit-feeders* taking soft or floating food only.

b) *non-selective deposit-feeders,* feeding on bacteria and detritus.

c) *the epi-growth-feeders,* scraping food off bigger surfaces (e.g. diatoms and plant particles).

d) *the predators.*

Of course a lot of transitional forms are known. Even WIESER (1960) agrees with PERKINS (1958) that many predators often behave as deposit-feeders.

Following WIESER we have divided the nemic fauna quantitatively into the four groups already mentioned (Fig. 10).

It appears that during the whole period of investigation the non-selective deposit-feeders were completely dominant. At the species level, this can be explained by the absolute dominance throughout the year of 2 Monhysterids which are typical bacteria and detritus-feeders : *Monhystera disjuncta* Bastian and *Monhystera parva* (Bastian), in a total of 27 species determined. WIESER (1954) mentions : " Die Haüfigkeit der Familie Monhysteroidea kann als Masstab für den Sedimentreichtum eines Biotop oder einer Lokalität verwendet werden ".

Undoubtedly this once more proves the muddy character of fouling in this polluted biotope.

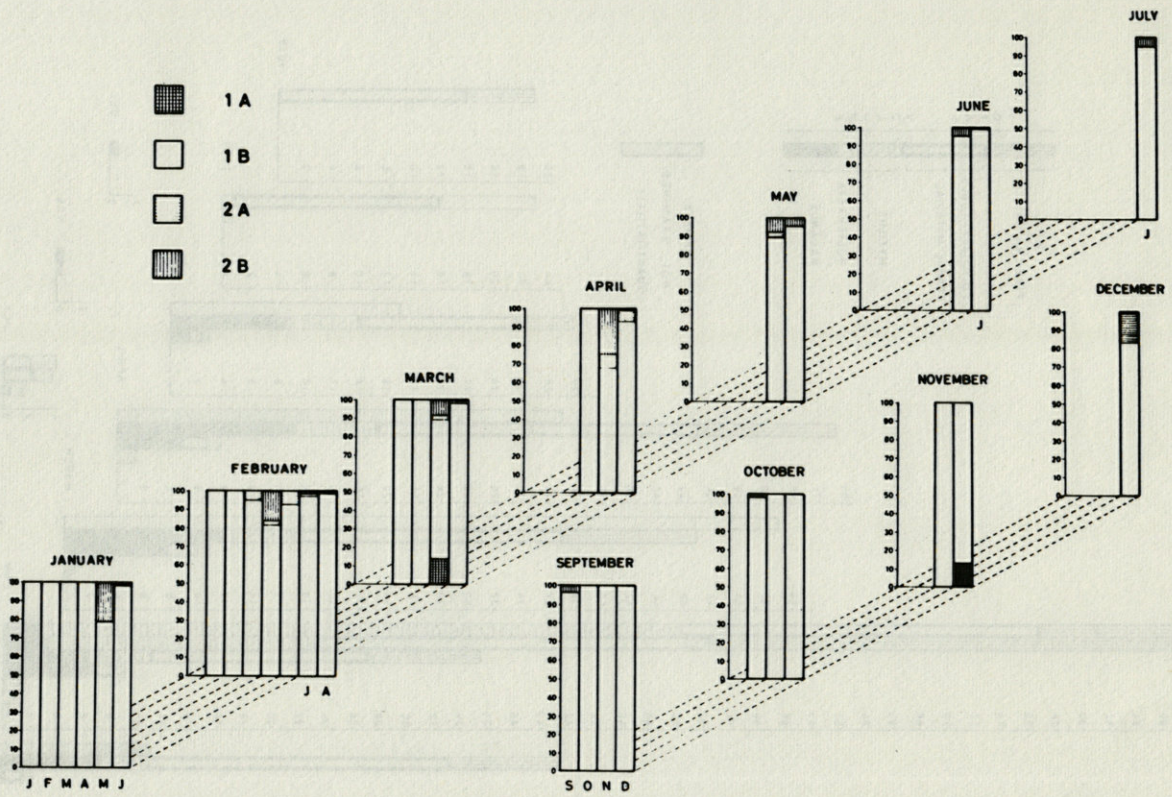


FIG. 10. — Relative abundance (in %) of each of the 4 groups of nematodes proposed by WIESER (1953) in the fouling of substrates immersed each month for different periods.

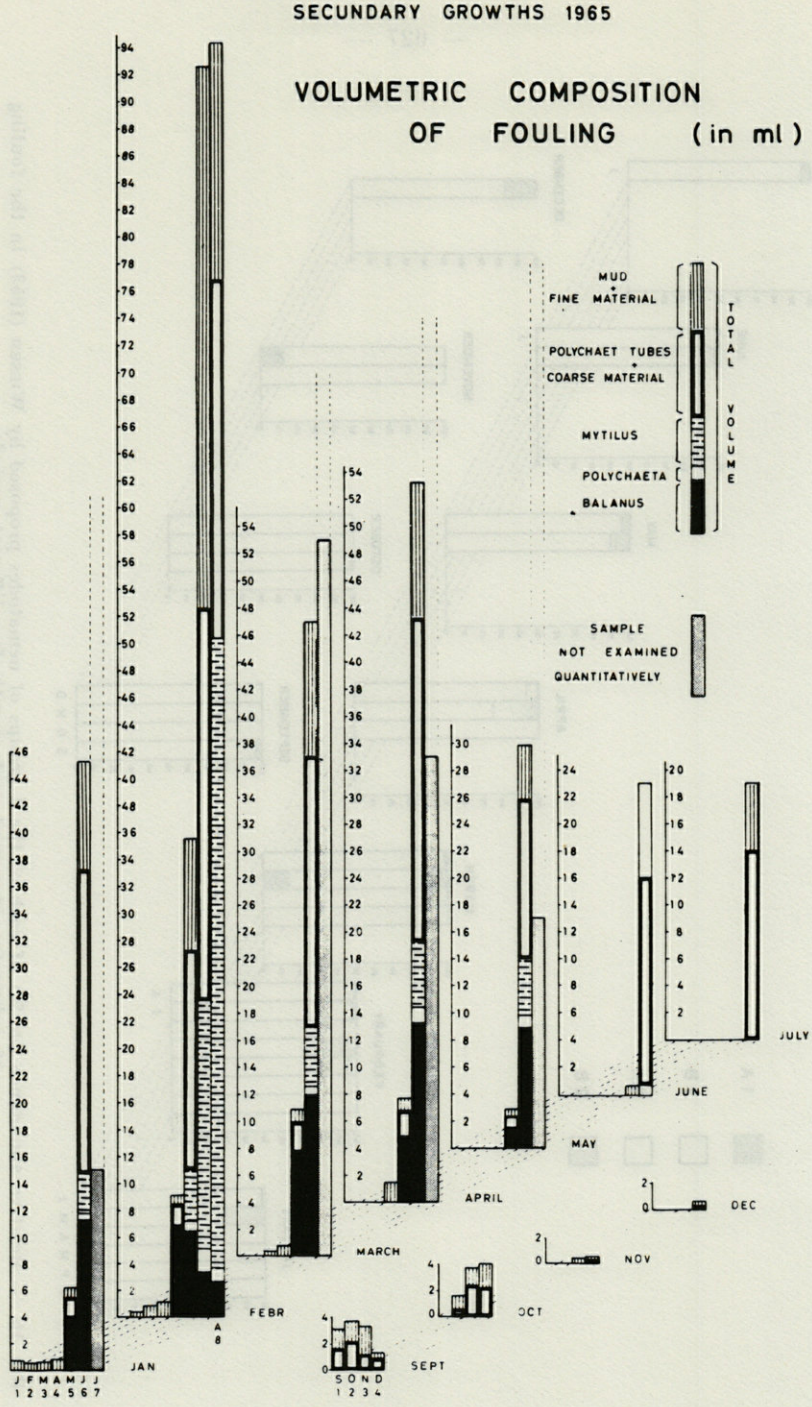


FIG. 11. — Fouling of substrates immersed each month for different periods as subdivided in its major components.

3) *Macrofauna.*

As regards the volumetric composition of the « Aufwuchs » the following organisms were certainly most important :

a) the cirripedes *Balanus improvisus* Darwin; *Balanus crenatus* Bruguiere;

b) the *polychaetes Polydora ciliata* Johnston; *Fabricia sabella* Ehrenberg; *Nereis virens* (Sars); *Nereis succinea* Leukart;

c) the pelecypode *Mytilus edulis* Linne.

In fig. 11 the volume of fouling is split up into its most important macro-components : barnacles, polychaetes, *Mytilus*, polychaetes tubes and coarse material, mud and detritus. On this diagram of volumes we can easily follow the events in fouling during the year :

a) *in winter :* only a small mud layer accumulates, containing copepods and very many nematodes.

b) *in spring : Balanus* development constitues the largest part of the growth.

c) the *Polydora*'s which settle and develop, accumulate an important quantity of mud to build their tubes, while an additional mud fraction is sticking between these tubes.

d) in the meantime, however, a lot of small *Mytilus* have settled in the ramifications of peritrichous ciliate colonies. Their growth is so intense and rapid that soon not only they constitute 50 % of the total amount of fouling, but even cover the rest of the growth.

This result in death of the basal layer of cirripedes. The " Aufwuchs " drops off partially or entirely and a new colonisation starts.

As this diagram of volumes only concerns the macrofauna we have tried to extend our volumetric scheme even to the microfauna and meiofauna, for 2 typical cases of fouling, namely the August-November growth in 1964 and the February-July growth in 1965 (fig. 12). We used the mathematic formul of ZOBEL and FELTHAM (1942) for bacteria, of RENAUD-DEBYSER and SALVAT (1963) for copepods and of WIESER (1960) for nematodes. This time the volumes are expressed as cubes. The main conclusions are as follows :

a) *the abiotic-fraction* : (sand, mud and detritus) is the most important part in fouling and confers a certain « benthic character » to the growth.

b) as in the case of mesopsammon and benthos, the number of individuals of the macro-, meio- and microfauna is reversely proportional to its respective biomass.

BIOVOLUMETRIC COMPOSITION OF FOULING IN 2 TYPICAL SECUNDARY GROWTHS

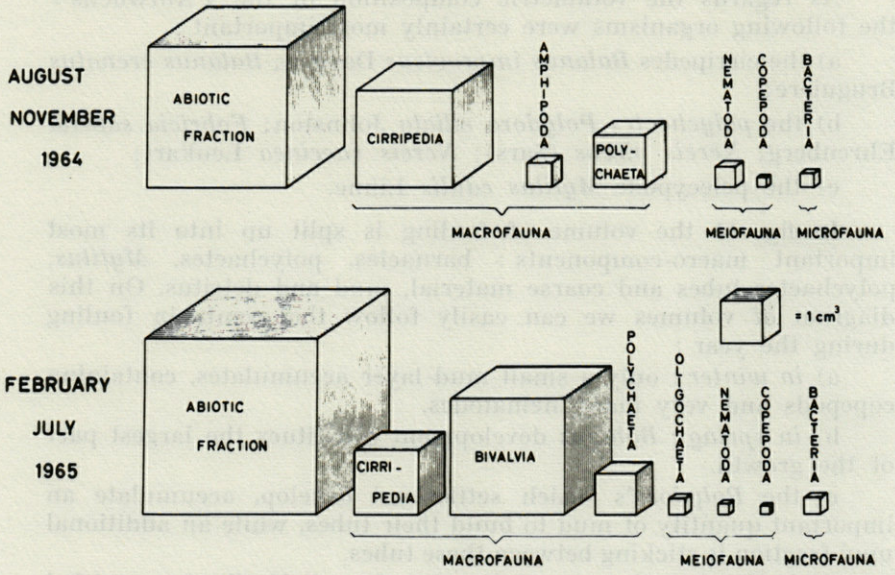


FIG. 12. — The volumes of the different components of macro-meio- and microfauna are represented by cubes. This for a typical fouling after an immersion of 4 months (August-November 1964) and another one of 6 months (February-July 1965).

c) the ratios of the biomasses macrofauna/meiofauna and macrofauna/microfauna are notably greater in the " fouling " than in benthos.

As emphasized by MARE (1942), it is important considering these biovolumes, to take into account the rate of reproduction of the different groups, in order to obtain insight into the dynamic character of the biocoenosis.

For example bacteria, by their enormous rate of multiplication, can produce in a very short time, a relatively important amount of protoplasm, contributing considerably to the food of bottom-feeders.

The meiofauna with its turn-over of a few weeks to 1 or 2 months, also is able to build up an important quantity of organic material in a short time. The macrofauna certainly constitutes the largest biomass in the growth, but on the contrary shows the lowest rate of reproduction.

INFLUENCE OF THE BIOTOPE

As described very well by KUHL (1963), as a transition-area between sea-water and fresh-water, each estuary is an extreme medium, characterized by an increase in the intensity of fouling, caused by a relatively small number of species, each of which can be present in large numbers.

This phenomenon is enhanced considerably by pollution of the biotope (FILICE, 1958; CRISP, 1965). The total number of species we have found during this study is very small indeed as compared to faunistic lists of euhaline phytal or mesopsammon biotopes. (NOODT, 1957; WIESER, 1959; DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1960). The number of individuals on the contrary often reached enormous proportions, especially in the meiofauna.

FOOD CHAIN

At the end of our investigation, the species found were classified on the basis of their feeding-habits following SMIDT (1951) and ARNDT (1964). Most of the organisms are particle-feeders, the free-living ones being " deposit-feeders " living on whatever they can find in the growth itself, the hemi-sessile and sessile ones being principally " suspension-feeders " catching their food in the surrounding water.

We have tried to summarise this in a diagram (fig. 13). The continuous lines indicate food which is normally taken, the dotted lines food which is ingested occasionally only.

The macrofauna : several groups are completely dependent upon the surrounding medium, others find their food in the growth as well as in the water. The number of omnivores is small and as we have mentioned for some of them, these predators were found only at certain periods.

The meiofauna : the three main groups : harpacticoid copepods, nematodes and oligochaetes find their food in the sand and mud fraction of the fouling, which is very rich in bacteria, detritus and diatoms.

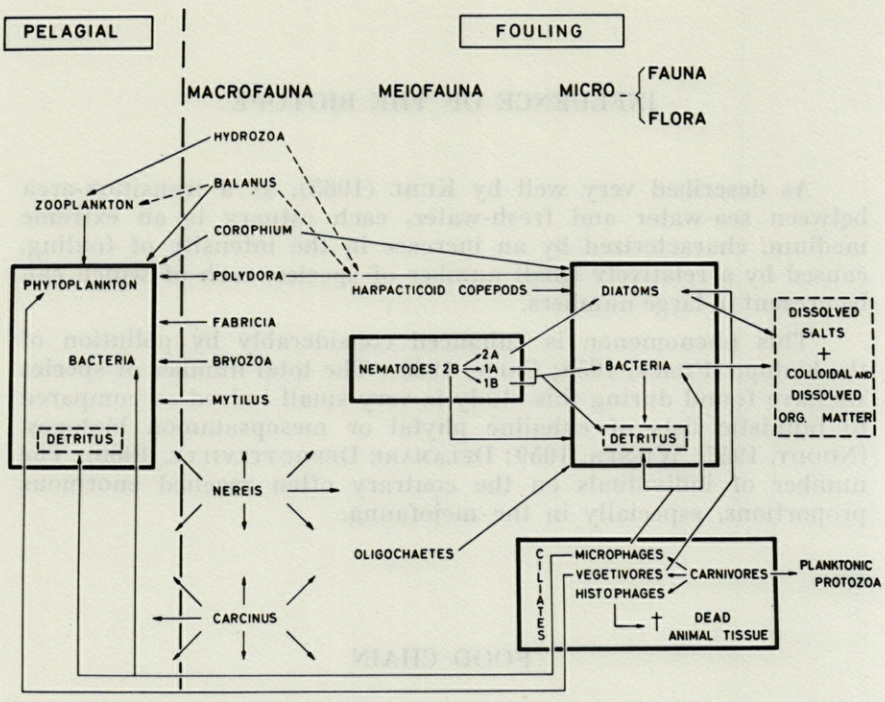


FIG. 13. — Tentative food chain in the fouling community. The continuous lines indicate food which is normally taken, the dotted ones food which is taken occasionally only.

The microfauna : in the group of ciliates we can mention different feeding habits :

a) the sessile microphages (as *Zoothamnium*) take their food from the water by whirling; the free-living on the contrary (as *Euplotes*) find it in the mud of the growth.

b) sessile *vegetivores* live from planktonic diatoms and Chlorophyceae; the free-living catch diatoms from the " Aufwuchs ".

c) free-living *carnivores* chase protozoans in the growth itself; sessile ones catch mostly planktonic unicellulars.

d) the *histophagous* ciliates feed on protoplasm from wounded or dead protozoa and invertebrates.

The principal conclusion of this summarizing diagram is that, as a result of pollution which increases considerably the quantity of organic detritus, the greater part of fouling-organisms (as well from the macrofauna and the meiofauna as from the microfauna) live from one and the same food-stock, namely, bacteria and detritus present either in the growth or in the surrounding water.

So we do not find the classic succession of trophic levels — such as primary producers, primary consumers and secundary consumers, as this is the case with plankton or benthos, but rather a community greatly dependent on a continuous external food supply, thus organized " in parallel ", i.e. with a much smaller number of links than in pelagic or benthic biocoenoses.

SUMMARY

The object of the present study was the qualitative and quantitative evolution of fouling on substrates of different nature immersed for different periods (from one day to several months) in a very polluted estuary, the harbour of Ostend (Belgium).

The *primary film* consists of a slimy layer of detritus and bacteria (up to 1 million per cm^2 after four days of immersion).

The *primary growth,* after 15 days, is entirely related to the season in which the substrates are submerged.

In winter, it consists of a slimy bacterial and detrital layer with but few protozoa and diatoms.

In spring and summer, rapid fixation and development of peritrichous ciliates occurs, followed by settling of cirripedes and tubicolous polychaetes.

A rich meiofauna (copepods and nematodes) thrives in the small mud layer which is always present on the substrates.

The growth on wood was always much more important than on glass, bare metal and metal coated with an anti-fouling paint.

The nature and importance of *secundary growth* (one to several months of immersion), entirely depend on the season of the year in which the experiments started.

Due to the amount of particles in suspension in the water of the harbour, the volume of mud and detritus is an important component of fouling on the substrates.

Flora and fauna, physico-chemical nature of fouling and importance of biomasses respectively of microfauna, meiofauna and macrofauna are discussed.

An important conclusion is that most of the organisms present in fouling thrive on the large amount of bacteria and detritus provided by the inflow of polluted water.

Instead of the usual trophic chain (primary producers, primary and secundary consumers) encountered in plankton and benthos, we rather found a community entirely dependent on regular external food supply and organized " in parallel " i.e., with a much smaller number of links than in pelagic or benthic biocoenoses.

BIBLIOGRAPHIE

ALEEM, A.A., 1958. Succession of marine fouling organisms on test panels immersed in deep-water at La Jolla California. *Hydrobiologia,* **11** : 40-58.

ARNDT, E.A., 1964. Tiere der Ostsee. Die neue Brehm-Bucherei, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt.

BERGER, H. & G. BRINGMANN, 1953. Die Scheidenstruktur des Abwasserbakteriums *Sphaerotilus natans* und des Eisenbakteriums *Leptothrix* im elektronenmikroskopischen Bilden und ihre Bedeutung für die Systematik dieser Gattungen. *Zentbl. Bakt. ParasitKde,* Abt. II, **107** : 318-334.

CHOLODNY, N., 1930. Ueber eine neue Methode zur Untersuchung der Bodenmikroflora. *Arch. Mikrobiol.,* **1**: 620-652.

CRISP, D.J., 1962. Release of larvae by barnacles in response to the available food supply. *Anim. Behav.,* **10** (3-4) : 1.

CRISP, D.J., 1965. The Ecology of Marine Fouling. *In* " Ecology and the industrial Society ". Ed. Gordon T. Goodman, R.W. Edward & J.M. Lambert. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

DELAMARE-DEBOUTTEVILLE, Cl., 1960. Biologie des eaux souterraines littorales et continentales. Hermann-Paris.

DRAGESCO, J., 1962. Capture et ingestion des proies chez les infusoires ciliés. *Bull. biol. Fr. Belg.,* **96** (1) : 123-167.

FAURE-FREMIET, E., 1961. Documents et observations écologiques et pratiques sur la culture des Infusoires ciliés. *Hydrobiologia,* **18** (4) : 300-320.

FILICE, F.P., 1959. The effect of wastes on the distribution of bottom invertebrates in the San Francisco Bay estuary. *Wasmann J. Biol.,* **17** (1) : 1-17.

HENDEY, N.I., 1964. An Introductory Account of the Smaller Algae of British Coastal Waters. Part V. Bacillariophyceae (Diatoms). London, Her Majesty's Stationary Office.

KUHL, H., 1963. Schiffsbewuchs und Hafenbewuchs. *Schiff Hafen,* **15** (1) : 1-4.

MARE, M.F., 1942. A study of a marine benthic community with special reference to the micro-organisms. *J. mar. biol. Ass. U.K.,* **25** (3) : 517-554.

NOODT, W., 1957. Zur Okologie der Harpacticoidea (Crustacea Copepoda) des Eulitorals der deutschen Meeresküste und der angrenzenden Brackgewasser. *Z. Morph. Okol. Tiere,* **46**: 149-242.

PERKINS, E.J., 1958. The food relationships of the microbenthos with particular reference to that found at Whitstable, Kent. *Ann. Mag. nat. Hist.,* ser. 13, **1**: 64-77.

PERSOONE, G., 1965. The importance of fouling in the harbour of Ostend in 1964. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **12** : 444-448.

PERSOONE, G., 1968. Ecologie des infusoires dans les salissures de substrats immergés dans un port de mer. I. Le film primaire et le recouvrement primaire. *Protistologica*, **4** (2) : 187-194.

PERSOONE, G. & N. DE PAUW, 1968. Pollution in the harbour of Ostend (Belgium). Biological and hydrographical consequences. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **17**: 302-320.

PERSOONE, G. & N. DE PAUW, 1968. Contributions à l'étude des bactéries marines du littoral belge. IV. Recherche quantitative de la richesse microbienne de l'eau du Bassin de Chasse d'Ostende, par lecture directe sur membranes filtrantes. *Bull. Inst. r. Sc. nat. Belg.*, **44** (26) : 1-9.

SMIDT, E.L.B., 1951. Animal production in the Danish Waddensea. *Meddr Kommn Danm. Fisk.-og Havunders.*, **11** : 1-151.

RENAUD-DEBYSER, J. & B. SALVAT, 1963. Eléments de prospérité des biotopes des sédiments meubles intertidaux et écologie de leurs populations en microfaune et macrofaune. *Vie Milieu*, **14** (3) : 463-550.

WIESER, W., 1953. Die Beziehung zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. Eine ökologisch-morphologische Studie. *Ark. Zool.*, **4** (26) : 439-484.

WIESER, W., 1954. Untersuchungen über die algenbewohnende Mikrofauna mariner Hartboden. III. Zur Systematik der freilebenden Nematoden des Mittelmeeres. *Hydrobiologia*, **6**: 144-217.

WIESER, W., 1959. Zur Okologie der Fauna mariner Algen mit besonderer Berücksichtigung des Mittelmeeres. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, **44** (2) : 137-180.

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

ZOBELL, Cl. E. & E.C. ALLEN, 1933. Attachment of marine bacteria to submerged slides. *Proc. Soc. exp. Biol. Med.*, **30**: 1409-1411.

ZOBELL, Cl. E. & C.B. FELTHAM, 1942. The bacterial flora of a marine mud flat as an ecological factor. *Ecology*, **23** (1) : 69-78.

DISCUSSION

following the paper by G. PERSOONE

JONES. — 1) Do you know if the bacteria degrade wood and if so how deep is this penetration ?

2) Did you find any fungi present ?

3) Did you find *Teredo* or *Limnoria* attacking your wood ?

PERSOONE. — 1) I didn't pay attention particularly to this question, but after 8 months of immersion, wood didn't seem degraded at all.

2) Microscopical analysis of the growths never showed presence of recognisable forms of fungi.

3) No, I didn't find them.

CALLAME. — Quels sont les extrêmes de salinité observés dans le port.

PERSOONE. — La chlorinité monte jusqu'à 17 g Cl/l en été pour retomber parfois à moins de 5 g Cl/l en hiver.

PEARCE. — 1) We have noted similar developmental sequences off the coasts of New Jersey (U.S.A.) and Massachusetts - areas polluted and unpolluted respectively. Our sampling " plates " are 1/20 m^2 in surfaces area and can therefore accomodate larger organisms.

2) Do you loose organisms from your slides as they are retired from the bottom ?

PERSOONE. — 1) This looks interesting for making comparisons.

2) No, we have not noted any significant losses.

BELLAN-SANTINI. — 1) Avez-vous récolté des Ascidies et plus particulièrement des *Ciona intestinalis* ?

2) Avez-vous, pour tous les cycles, observé la même succession de macroorganismes.

PERSOONE. — 1) Quoique quelques espèces d'Ascidies soient signalées dans le port, je n'en ai jamais trouvé sur les substrats que j'ai immergés.

2) Du point de vue qualitatif la succession est toujours la même. Les différences d'une année à l'autre sont toujours d'ordre quantitatif.

BELLAN. — Avez-vous observé des successions de *Serpulidae* ?

PERSOONE. — Je n'ai jamais rencontré des Serpulidae dans les salissures du port d'Ostende.

CONTRIBUTION A LA BIOLOGIE DE LA FAUNE ENDOGÉE DES FONDS VASEUX DE L'ADRIATIQUE AVEC ÉGARD SPÉCIAL A L'ESPÈCE *NETHROPS NORVEGICUS* (L.)

par Helena GAMULIN-BRIDA, Slobodan ALFIREVIĆ et Drago CRNKOVIĆ

Institut de Biologie de l'Université - Zagreb
Institut d'Océanographie et de Pêche - Split
Musée d'Histoire naturelle - Rijeka, Yougoslavie

SUMMARY

In connection with the investigations programm of the institute of Oceanography and Fishing in Split have been carried the researches of the infauna of various soft bottoms in the Adriatic Sea. In intention to limit the biotope of the *Nephrops norvegicus* — species belonging together to the endopelos and epipelos — toward the coast we have researched during the year 1966 the infauna and the mechanic sediments composition in 67 stations on 51 profiles; during the year 1967 in 127 stations on 83 profiles, in the insular zone of the Northern Adriatic. In the transition zone deep cca 50 m, distance off coast 200 - 500 m or the biotope of the loamy-clay bottoms toward the biotope containing the sand and detritic fractions sometimes we found the *Nephrops norvegicus* in juvenil stadium. This decapod lives in this stadium in the tunnels which he builds for himself in the mud also of the transition zone. Infauna of these localities of the transition zone contain the polychaete *Ditrupa arietina,* Foraminiferan *Cornuspira foliacea* in a great quantity so that the various debris of shells, also the irregular sea urchin *Brissopsis lyrifera* is found there very frequently.

For a comparison purpose have been analysed the infauna of the *Brissopsis lyrifera* muds of the Bay of Boka Kotorska, as well as the infauna of some other types of muddy bottoms.

On the basis of our investigations and of an analysis of the ecological conditions it can be inferred that the existence and distribution of the *Nephrops norvegicus* depends not only on the nature of the sea bottom but on the climatic conditions also, especially on the temperature; the fluctuations of density of populations are influenced by biologic relations/predators/and by human action.

INTRODUCTION

En liaison avec le problème de l'exploitation rationnelle et du « farming » possible de *Nephrops norvegicus* — espèce appartenant à la fois à l'endo- et à l'épifaune — dans les canaux de l'Adriatique septentrionale, l'Institut d'Océanographie et de Pêche de Split nous a confié la tâche de déterminer les limites du biotope de *Nephrops norvegicus*, c'est-à-dire délimiter le biotope de cette espèce des autres biotopes.

Nous savons d'après les recherches effectuées jusqu'à présent (Lorenz, 1963; Gaus-Garady, 1913; Pesta, 1918; Karlovac, 1953; Županović, 1953; Crnković, 1959; Alfirević, Crnković et Gamulin-Brida, sous presse) que l'espèce *Nephrops norvegicus* est distribuée dans toute la région centrale des canaux de l'Adriatique nord ainsi que sur les vastes fonds vaseux de l'Adriatique ouverte; la zone des canaux de l'Adriatique nord est l'aire de pêche à la Langoustine à plus grand rendement fournissant 81 % de la capture totale de cette espèce dans la pêche yougoslave.

La zone des canaux de l'Adriatique septentrionale appartient principalement à l'aire des fonds vaseux. La profondeur moyenne dans la partie centrale est de 60 m, la profondeur maximale (114 m) est située dans le Kvarnerić. Cette zone est relativement séparée du large par sa géomorphologie (collier d'îles, seuils sous-marins, substrat), mais par les courants marins elle est en communication avec la mer ouverte. Lorenz (1863) avait effectué des recherches fondamentales sur les caractéristiques physico-chimiques, sur la flore et faune de cette région. Il a souligné tout particulièrement le fait que l'espèce *Nephrops norvegicus* dépend des températures relativement basses.

Les naturalistes croates J. Car. J. Hadži, A. Gavazzi, F. Šandor, M. Šenoa et V. Vouk ont étudié les régimes des courants marins, les autres

caractéristiques hydrographiques et certaines caractéristiques biologiques de cette région, au cours de l'exploration scientifique de la mer Adriatique, organisée par l'Académie des Arts et des Sciences yougoslave avec le navire « Vila Velebita » (1913 et 1914) utilisant les mêmes méthodes que les explorations de « Najade » et de « Cyclope » effectuées en même temps et parallèlement dans l'Adriatique ouverte. Les investigations ont démontré que la région des canaux, et en particulier la partie proche à la côte du continent, est sous l'action des eaux froides, douces, continentales et des sources sous-marines. Les isothermes et les isohalines montrent l'augmentation de la température et de la salinité dans la direction nord-sud. L'eau plus chaude et plus salée (plus de 38 °/₀₀), venant de l'Adriatique méridionale, pénètre surtout par le canal de Kvarnerić, avec les couches supérieures de la mer; le seuil de Kvarnerić empêche celle des couches plus profondes (au delà de 35 m). Les températures moyennes annuelles des eaux près du fond dans l'ensemble de la région sont de 8,5 - 13 °C (dépassant rarement 12 °C).

Les valeurs basses de salinité ont été trouvées surtout dans la partie nord, et croissent principalement en allant vers le sud, dans le golfe de Bakar par exemple jusqu'à 24,27 °/₀₀, près de Senj 35,7 °/₀₀, près de Pag 36 °/₀₀, dans le Kvarnerić septentrional 37,5 °/₀₀, dans le Kvarnerić méridional et dans Kvarner plus de 38 °/₀₀.

Les renseignement obtenus par « Vila Velebita » que nous citons, s'accordent aux recherches actuelles faites par l'Institut d'Océanographie et de Pêche de Split (Buljan and Zoré, 1966).

Dans Kvarner et dans la baie de Rijeka, A. Vatova (1949) a constaté la zoocénose des fonds vaseux à *Turitella*; il n'a pas étudié les autres canaux. O. Karlovac (1953) avait étudié l'écologie de *Nephrops norvegicus* dans l'Adriatique ouverte et dans la région des canaux de l'Adriatique nord, et avait souligné le fait que la distribution de cette espèce dépend du faciès du fond meuble de composition mécanique argilo-limoneuse. Nos recherches ont porté sur l'étude de la faune benthique, sur la bathymétrie et la morphologie du fond sous-marin et sur les propriétés sédimentologiques des substrats.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le levé morphologique de la région des canaux de l'Adriatique nord a été effectué au moyen du bathymètre ultrasonique « Simrad ». Des échantillons de la couverture sédimentologique ont été prélevés dans les fonds marins à la benne Petersen et analysés en laboratoire par la méthode de sédimentation pour en étudier la composition granulomé-

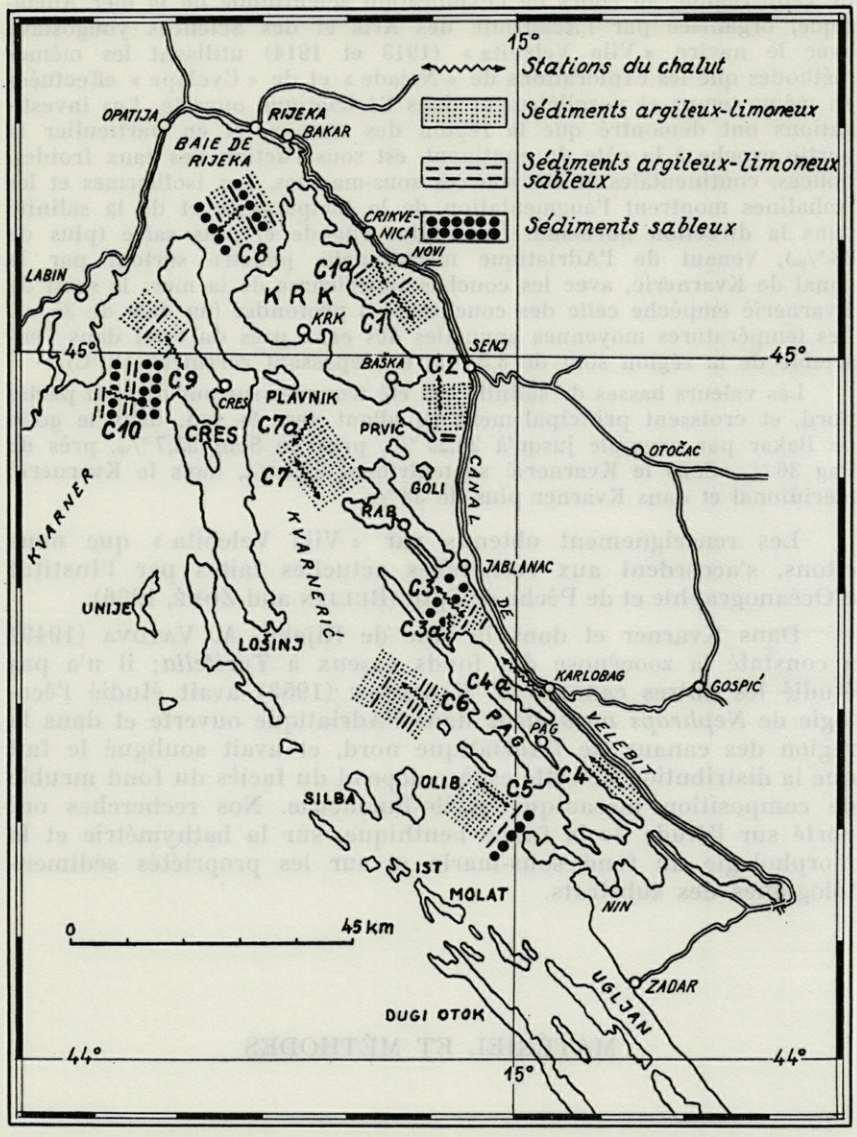


FIG. 1. — Région des canaux de l'Adriatique septentrionale.

trique. La faune a été capturée à l'aide de la benne Petersen, la drague « Charcot » et au chalut (l'endofaune surtout au moyen du ramasseur Petersen et l'épifaune au chalut). Le matériel provenant de la benne et de la drague était tamisé en utilisant une garniture de tamis; les mailles les plus petites étaient de 1 mm.

Nous avons procédé à la cartographie géologique du fond de la région des canaux sur 10 coupes et 110 stations disposées de façon à embrasser les parties centrales de tous les canaux. Les 10 stations principales pour le chalut (fig. 1) sont disposées aussi dans l'aire de ces 10 coupes; nous avons également marqué des stations de contrôle.

Pour effectuer la délimitation du biotope de l'espèce *Nephrops norvegicus* des autres biotopes nous avons tracé les profils en distance d'un mile marin, allant du large vers la côte, généralement perpendiculairement à la ligne de la côte. L'étude de la couverture sédimentologique et des peuplements benthiques a été effectuée en 1966 sur 67 stations, mises sur 51 profils (fig. 2); en 1967 sur 127 stations mises sur 83 profils (fig. 3); en 1968 nous continuons ce travail.

RÉSULTATS

L'analyse de la faune benthique nous a amené aux conclusions suivantes :

Dans l'aire des sédiments limoneux-argileux dans tous les canaux de l'Adriatique nord l'endofaune typique des fonds vaseux est présente : nombreux sont les Polychètes, en particulier *Sternaspis scutata* (Ranzani), *Maldane glebifex* Grube, *Glycera rouxii* Aud. et Milne Edw., etc.; parmi les Crustacés surtout *Nephrops norvegicus* L. (des exemplaires juvéniles parfois dans le ramasseur Petersen, et régulièrement capturés au chalut) et *Goneplax angulata* (Pennant); parmi les Echinodermes *Trachythyone elongata* (Düb. et Kor.), *Trachythyone tergestina* (Sars), *Amphiura chiajei* (Forbes), *Brissopsis lyrifera* (Forbes); parmi des Bivalves surtout *Nucula sulcata* (Bronn), *Nucula nucleus* (L.), *Cardium paucicostatum* (L.); sur les stations aux profondeurs de moins de 50 m on trouve des exemplaires vivants du Gastéropode *Turritella tricarinata* Br.f. *communis* Risso, tandis que sur les localités plus profondes on ne trouve que des coquilles vides de ce Gastéropode.

Sur certaines localités des sédiments limoneux-argileux (fig. 1, station C 7 - Kvarnerić nord, par ex.) on trouve la Polychète *Ditrupa*

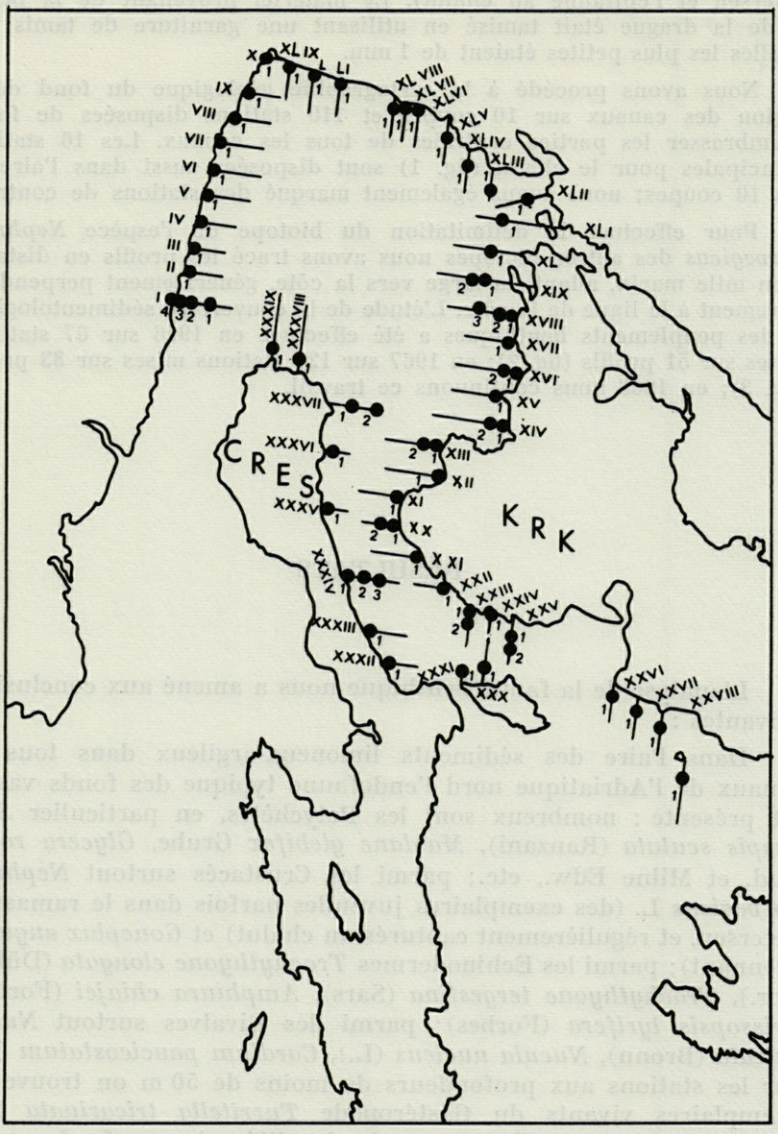


Fig. 2. — Région explorée en 1966.

arietina O.F. Müller, et le Foraminifère *Cornuspira foliacea* Philippi. Nous avons remarqué que la quantité de ces deux espèces augmente avec l'augmentation de la composante sableuse et détritique dans le sédiment vaseux, et cela arrive souvent en allant dans la direction de la région centrale vers les côtes. Sur certaines stations qui sont sous l'influence des eaux continentales, on observe un faciès particulier des vases molles dans lequel l'Holothurie *Oerstergrenia digitata* Montagu est fréquente (par ex. la station 41/8 dans la baie de Rijeka, fig. 2).

Au moyen du chalut nous avons trouvé dans les parties plus profondes de tous les canaux *Nephrops norvegicus* et les éléments de l'épifaune caractérisant la biocoenose des fonds vaseux de l'Adriatique ouverte (GAMULIN-BRIDA, 1965), comme par ex. *Thenea muricata* (Bowerbank) et *Funiculina quadrangularis* (Pallas).

Dans les régions où les sédiments limoneux-argileux et les sédiments limoneux-argileux mêlés d'une quantité minime d'éléments sableux s'étendent d'une façon continue, la biocoenose à *Nephrops norvegicus* est aussi distribuée sans interruption, ainsi que l'endofaune des fonds vaseux plus haut mentionnée (par ex. la stat. 7 C Kvarnerić nord, profondeur 86-94 m). Dans la zone des sédiments discontinus la biocoenose à *Nephrops norvegicus-Thenea muricata* peuple la zone des sédiments limoneux-argileux ainsi que les zones dans lesquelles, à ces sédiments, s'ajoute une quantité minime d'éléments sableux; dans le substrat on trouve l'endofaune (déjà citée) des fonds vaseux. Par contre, les zones des sédiments sableux et sablo-détriques sont peuplées des biocoenoses conformes des fonds sableux et sablo-détriques caractérisées par une endo- et une épifaune particulières.

Dans les endroits où les sédiments limoneux-argileux (plus ou moins mêlés d'une quantité minime d'éléments sableux) dominent, la biocoenose à *Nephrops norvegicus-Thenea muricata* domine aussi. Les autres biocoenoses y sont représentées en forme d'enclaves dans les oasis des substrats divers où les biocoenoses et les substrats y sont répartis comme dans une mosaïque. Par ex. sur la station C 1 près de Novi, dans la partie nord du Canal de Velebit, profondeur 64 m (fig. 1) : sur la localité appartenant au groupe des sédiments discontinus, dans lequel les sédiments limoneux-argileux prédominent, notre capture au chalut et à la benne Petersen, du 31 août 1965 prouve que la biocoenose à *Nephrops norvegicus-Thenea muricata* y est bien développée et qu'elle y montre l'endofaune typique plus haut citée, parmi laquelle la Polychète *Ditrupa arietina* est très fréquente. On y trouve un grand nombre de coquilles vides des Bivalves *Nucula nucleus* et *N. sulcata* et du Gastéporode *Turritella tricarinata* f. *communis* en stade juvénile. A la stat. C 1 a (près

de Crikvenica, profondeur 80 m, fig. 1) qui est dans la même zone si l'on considère la texture des sédiments, le 10 août 1967, nous sommes passés à travers le fond non homogène dont la partie la plus grande appartient à la biocoenose à *Nephrops norvegicus-Thenea muricata,* et, la plus petite à la biocoenose des fonds sablo-détritiques envasés, faciès de l'espèce *Ophiothrix quinquemaculata* Delle Chiaje. A la stat. C 4 a (profondeur 70-74 m) près de Karlobag, dans la partie centrale du Canal de Velebit (fig. 1), nous avons rencontré une oasis de fonds vaseux avec la biocoenose à *Nephrops norvegicus-Thenea muricata* bordée par un fond sablo-détritique où *Ophiothrix quinquemaculata* est aussi l'espèce dominante; sur les deux stations le reste de la faune est constituée surtout par des Bivalves *Chlamys varia* L., *Chlamys opercularis* L., *Arca lactea* L., *Venus ovata* Pennant, *Tellina balaustina* L., *Tellina distorta* Poli, *Aloidis gibba* Olivi, etc.; parmi les Gastéropodes, sur cette partie sablo-détritique du fond l'espèce *Turritella triplicata* Bronn remplace *Turritella tricarinata* f. *communis,* espèce des fonds vaseux. Le petit Anthozoaire *Caryophyllia clavus* Sacchi, y est fréquent; et l'espèce de Polychète la plus fréquente est *Ditrupa arietina.*

Sur quelques autres stations, où la biocoenose à *Nephrops norvegicus-Thenea muricata* et les éléments des fonds sablo-détritiques d'un autre type sont disposés en forme de mosaïque (par ex. la station C 4 b, fig. 1, profondeur 74 m, sédiments argilo-sableux plus ou moins envasés, par endroits les débris de coquilles très nombreux) la quantité de Polychètes *Ditrupa arietina* devient en général beaucoup plus faible et dans l'épifaune dominent *Echinus acutus* Lamarck, *Holothuria forskali* Delle Chiaje, les diverses espèces d'Eponges, surtout *Mycale massa* (Schmidt), *Suberites domuncula* (Olivi), *Suberites carnosus* (Johnston) et *Axinella canabina* (Esper), et les diverses Ascidies comme *Botryllus schlosseri* (Pallas), *Didemnum maculosum* (Milne-Edwards) et *Ascidia mentula* (Müller).

Les fonds sableux et sablo-détritiques cités ne sont qu'une petite partie du grand complexe des fonds vaseux et parfois des vases sableuses, sur lesquels et dans lesquels l'espèce *Nephrops norvegicus* vit, ce qui prouve non seulement les données obtenues par nos recherches, mais aussi les renseignements trouvés dans la littérature citée, confirmés par la pratique de pêche.

En prospectant le substrat et les organismes benthiques sur les profils dans la zone côtière, nous avons constaté les faits suivants :

1) La limite entre l'aire des sédiments limoneux-argileux et l'aire des sédiments sableux et sablo-détritiques s'étend plus ou moins à proximité de la côte ce qui est en relation avec la géomorphologie, les courants marins, les eaux continentales, etc., par

exemple dans la baie de Rijeka (fig. 2) : a) sur la côte ouest le faciès argilo-limoneux des sédiments s'étend jusqu'au bord seul du rivage, à 200 m de distance de la côte; b) sur la côte nord cette limite s'éloigne à 1 800 m de la ligne du rivage près de l'embouchure de Rječina et à proximité du golfe de Bakar; c) sur la côte orientale la limite l'éloigne encore davantage, et elle est plus éloignée à l'ouest de la baie de Omišalj : 2 700 m; d) sur la côte sud la limite entre ces deux faciès des sédiments, est à 900 m du rivage. Cette limite s'éloigne le plus de la côte dans le Canal Srednja Vrata, où elle s'étend à 1 800 m; par endroits, elle est même à 3 600 m de la côte.

2) Le vaste biotope central de l'espèce *Nephrops norvegicus*, c'est-à-dire la vaste région des sédiments limoneux-argileux, est bordé par une zone de transition des sédiments limoneux-sableux, respectivement de sables vaseux, à laquelle succèdent les fonds détritiques côtiers, principalement en forme d'une bande étroite qui mène jusqu'à la côte rocheuse. Par endroits, derrière cette ceinture transitoire on trouve les fonds sablo-vaseux, couverts de Phanérogames marines, par endroit, les fonds vaseux arrivent jusqu'au rivage même ou bien se transforment en plages sableuses bien connues (près de Crikvenica, etc.).

3) Dans cette région limitrophe de la vaste aire centrale des sédiments vaseux en transition vers les fonds détritiques les « suspension-feeders » (PÉRÈS et PICARD, 1964) apparaissent en masse; parmi eux la Polychète déjà citée *Ditrupa arietina* est la plus abondante (300-500 spécimens environ pour 10 litres de sédiment), viennent ensuite en quantités beaucoup plus faibles les autres « suspension-feeders » *Aloidis gibba* (Olivi), *Lucina borealis* L. et *Dosinia lupina* L., ensuite *Leda pella* L., capteuse active. Sont nombreuses aussi les « détritus-feeders » qui se nourrissent de film superficiel — comme *Aporrhais pes-pelecani* L. et *Turritella. Turritella tricarinata* Br. f. *communis* Risso qui caractérise les vases terrigènes côtières est de plus en plus rare, en revanche l'augmentation de la composante détritico-sableuse résulte en augmentations des spécimens de l'espèce *Turritella tricarinata* Brocchi, espèce caractéristique des fonds détritiques côtiers. Les espèces *Tellina donacina* L., *Tellina distorta* (Poli) et *Ebalia tuberosa* (Pennant) marquent aussi le commencement des fonds détritiques côtiers (PÉRÈS et PICARD, 1964). Les espèces *Brissopsis lyrifera*, *Calianassa stebbingi* et *Cornuspira foliacea* sont aussi fréquents sur ce fond transitoire.

4) Plusieurs fois le spécimen juvénile de l'espèce *Nephrops norvegicus* a été trouvé justement dans cette aire de transition entre les fonds vaseux et les fonds sablo-détritiques côtiers, où la composition des peuplements indique le taux élevé des matières nourrissantes. Le stade juvénile de *Nephrops norvegicus* a été trouvé

sur les stations suivantes :

Date	Station	Profondeur m	Distance de la côte	Nature du fond
25.8.1966	48/1	49	200 m	Vase à *Oestergrenia digitata. Ditrupa arietina* présente.
10.8.1967	58/1	50	500 m	Détritique côtier. *Ditrupa arietina* très nombreuses.
10.8.1967	75/1	71	500 m	Sablo-détritique envasé. *Ditrupa arietina* nombreuses.
13.8.1967	95/3	68	500 m	Vase à *Nucula sulcata. Ditrupa arietina* présente.
17.8.1967	86/2	94	1 Nm	Vase à *Nucula sulcata* et *Funiculina quadrangularis. Ditrupa arietina* présente.
17.8.1967	118/3	69	1 1/2 Nm	Vase sableuse. *Ditrupa arietina* très nombreuses.
17.8.1967	120/1	59	1/2 Nm	Vase à *Nucula sulcata* avec peu d'éléments sablo-détritiques. *Ditrupa arietina* présente.

Dans cette ceinture limitrophe située entre la région des sédiments limoneux-argileux et la région des sédiments sableux, certaines localités forment une échelle de graduation commençant par les fonds des sédiments limoneux-argileux mêlés de très peu d'éléments détritiques (par ex. la station n° 3, profil 95, profondeur 68 m, fig. 2), où *Nephrops norvegicus* juvénile a été trouvé), jusqu'aux localités qui appartiennent déjà aux fonds détritiques envasés, comme la station n° 1, profil 58, profondeur 50 m (fig. 3), où *Nephrops norvegicus* juvénile a été trouvé aussi : Station n° 3, profil 95, profondeur 68 m, distance de la côte 500 m - 15.VIII (fig. 3).

Substrat : sédiments argileux-limoneux, très fins, très peu de débris de coquilles et d'autres éléments détritiques : les coquilles de *Nucula sulcata* sont les plus nombreuses. En général peu de spécimens vivants. 10 l de matériel non tamisé pèsent 1 200 g. Après tamisage (maille de 1,5 m) il est resté 0,43 l de matériel principalement très menu (60 g).

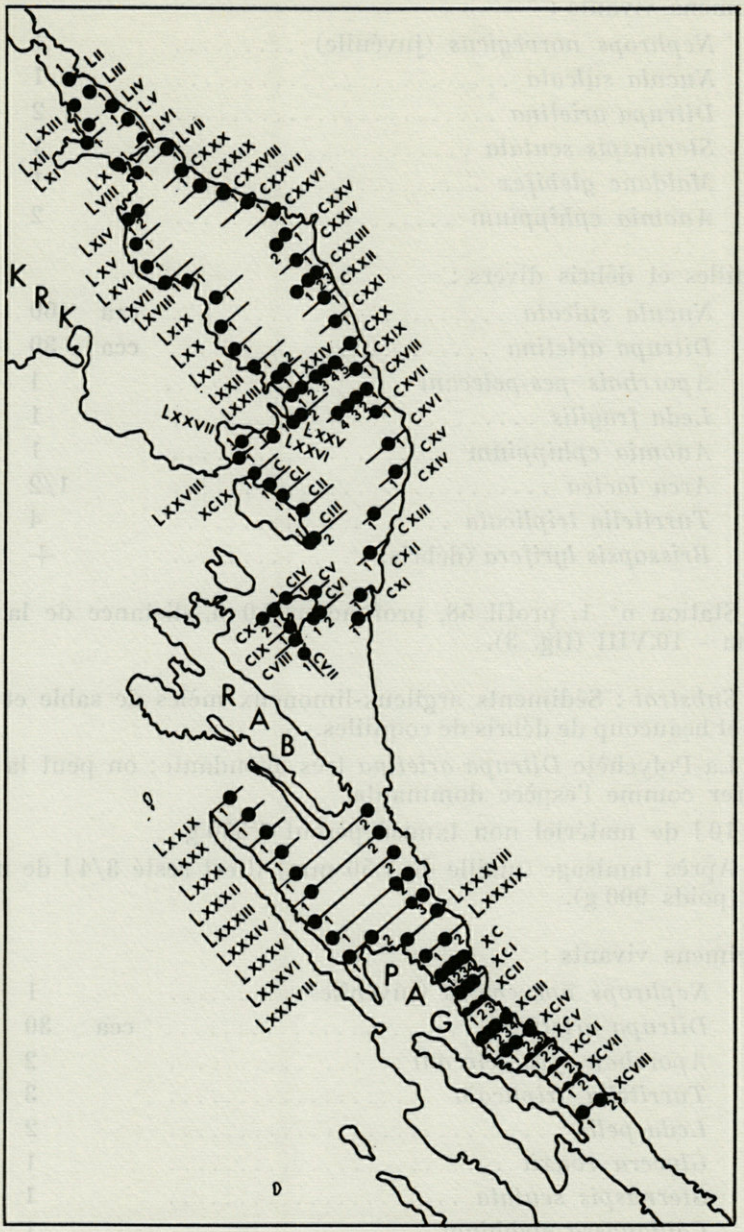


FIG. 3. — Région explorée en 1967.

Spécimens vivants :

Nephrops norvegicus (juvénile)		1
Nucula sulcata		1
Ditrupa arietina		2
Sternaspis scutata		1
Maldane glebifex		1
Anomia ephippium		2

Coquilles et débris divers :

Nucula sulcata	cca	60
Ditrupa arietina	cca	30
Aporrhais pes-pelecani		1
Leda fragilis		1
Anomia ephippium		1
Arca lactea		1/2
Turritella triplicata		4
Brissopsis lyrifera (débris)		+

Station n° 1, profil 58, profondeur 50 m, distance de la côte 500 m - 10.VIII (fig. 3).

Substrat : Sédiments argileux-limoneux mêlés de sable et gravier et beaucoup de débris de coquilles.

La Polychète *Ditrupa arietina* très abondante; on peut la considérer comme l'espèce dominante.

10 l de matériel non tamisé pèsent 1 550 g.

Après tamisage (maille de 1,50 mm) il est resté 3/4 l de matériel (poids 900 g).

Spécimens vivants :

Nephrops norvegicus (juvénile)		1
Ditrupa arietina	cca	30
Aporrhais pes-pelecani		2
Turritella triplicata		3
Leda pella		2
Glycera rouxii		1
Sternaspis scutata		1
Callianassa stebbingi		1
Brissopsis lyrifera		1
Oerstergrenia digitata		1

Coquilles et débris divers :

Ditrupa arietina	cca	200
Aporrhais pes-pelecani		2
Turritella triplicata		60
Turritella tricarinata f *communis*		1
Leda pella		6
Leda fragilis		4
Cardium echinatum		1/2
Venus ovata		20
Solenocurtus antiquatus		3
Divers débris	cca	1/2 1
Brissopsis lyrifera (débris)		+

DISCUSSION

Dans son étude sur l'écologie de *Nephrops norvegicus* O. KARLOVAC (1953) avait constaté que l'existence de cette espèce est liée au faciès des sédiments argilo-limoneux. Nos recherches nous ont amené à conclure que l'on trouve le stade juvénile de *Nephrops norvegicus* aussi sur le fond vaseux qui contient une quantité considérable de sable et de débris coquilliers, des tubes de *Ditrupa arietina* et de divers éléments détritiques. Nous n'avons jamais trouvé sur ce fond le stade adulte, et il reste à établir si sur ce fond transitionnel (où les larves — par hasard seraient transportées par les courants) le stade juvenile de *Nephrops* habite jusqu'à la maturité sexuelle.

A la question qui se pose, si les fonds à *Ditrupa arietina* offrent des avantages à ses peuplements, déjà la composition des espèces — elle même — comprenant « des suspension-feeders » et « détritus-feeders » très nombreux démontre que la quantité des particules organiques est élevée. Cependant, indépendamment de ces indications, il est nécessaire d'entreprendre des recherches biochimiques et étudier les quantités de matières organiques et de microorganismes; on a commencé ces études dans les eaux près du fond et dans les sédiments.

En ce qui concerne la comparaison des fonds prospectés et les fonds des autres régions de la mer Adriatique nous basant sur nos recherches dans les diverses parties de l'Adriatique (GAMULIN-BRIDA, 1963 et 1965) et sur la littérature plus haut mentionnée

nous pouvons dire que le biotope des fonds argileux-limoneux à *Nephrops norvegicus* est très répandu dans l'Adriatique centrale ouverte, d'où il s'étend vers l'Adriatique méridionale, mais il n'y a pas des populations de ce Décapode si riches que dans les canaux de l'Adriatique nord; allant vers le sud ces populations deviennent toujours plus pauvres.

Par contre, nous n'avons pas eu l'occasion de trouver dans d'autres régions de l'Adriatique le fond tout à fait homologue du fond vaseux-détritique, sur lequel nous avons trouvé la forme juvénile de *Nephrops norvegicus*. Le fond vaseux à éléments détritiques dans le Golfe de Boka Kotorska (Bouches de Kotor) (Gamulin-Brida et Karaman, 1968) montre certaines similitudes, comme la présence de l'Oursin irrégulier *Brissopsis lyrifera* et taux élevé de matières organiques, comme aussi des similitudes dans la composition de la faune accompagnatrice; cependant on n'y trouve pas de *Nephrops norvegicus;* en revanche sur le fond détrito-vaseux dans le golfe de Boka Kotorska, on trouve de grandes quantités d'Amphipodes, d'Isopodes et d'Anisopodes. La comparaison de la composition biocoenologique du fond vaseux à éléments détritiques dans les canaux de l'Adriatique nord et dans le golfe de Boka Kotorska montre certains traits communs avec la *Brissopsis chiajei* Community de C.G.J. Petersen (1914 et 1915).

Il est intéressant de signaler que la quantité des captures de *Nephrops norvegicus* dans la région centrale ne s'accorde pas avec la répartition des sédiments. Nous donnons les renseignements d'après les stations pour le chalut; le numéro de la station est le même que celui de la coupe sédimentologique correspondante (fig. 1).

— la plus grande quantité de *Nephrops norvegicus* — en moyenne 22,46 % — est capturée à la station C 1, partie nord du canal de Velebit où dans les sédiments la composante limoneuse-argileuse avec un mélange minime de sédiments sableux domine; vient ensuite la station C 7 Kvarnerić nord, zone des sédiments limoneux-argileux — 19,81 % de capture; ensuite la station C 2 — partie centrale du Canal de Velebit de la même composition mécanique de sédiments que stat. C 1 — 15,35 % de capture; ensuite la station C 8, baie de Rijeka, faciès des sédiments divers avec prédominance des sables — 14,35 % de capture. On a constaté, que la partie nord du canal du Velebit (Stat. C 1), considérée comme la plus riche région de pêche de la Langoustine (22 %), et le Kvarner sud (stat. C 10) comme la plus pauvre avec un faible pourcentage de 1,45 %, ont une couverture sédimentologique absolument identique. Il ressortirait de ces données que ce Décapode n'est pas si sténotope et si étroitement lié au faciès de sédiments argileux-limoneux que l'avait constaté Karlovac (1953). Mais d'autre part, on doit accentuer que nous avons pêché la Langoustine au chalut (la manière dont on la pêche généralement); un trait de chalut comprend la route de 2 Nm sur le fond marin et correspond à notre coupe sédimentologique sur

laquelle nous avons 11 stations du ramasseur Petersen. Si nous considérons la composition mécanique des sédiments, non exprimée par la valeur moyenne de la coupe, mais analysant à part chaque station de ramasseur, nous trouvons (sur un total de 110 stations de ramasseur, étudiés sur 10 coupes) — dans la région de pêche la plus riche, comme dans la plus pauvre — 80,18 % stations de ramasseur à sédiments d'argile et de limon et 10,81 % stations à sédiments de limon argileux-sableux. Une question qu'on doit encore résoudre, prend sa source de ces dates; la Langoustine ne vit-elle que dans les petites enclaves de faciès argileux-limoneux des fonds mixtes ou aussi dans les localités contenant la fraction sableuse ? Dans tous les cas, aussi les localités contenant la fraction sableuse appartiennent à la vaste région vaseuse, bordée par la zone transitionnelle où nous avons trouvé quelques spécimens juvéniles, qui sont d'ailleurs plus nombreux dans leur biotope normal des sédiments argilo-limoneux.

Des recherches hydrographiques plus haut mentionnées, on sait que la salinité est très variable, tandis que les températures des eaux près du fond dans les canaux de l'Adriatique septentrionale, sont, en général, relativement basses et de faibles amplitudes annuelles (cca 4 °C). Selon les recherches de D. Crnković (sous presse) la température des eaux près du fond dans la région des canaux de l'Adriatique nord montrait ces valeurs minimales et maximales : pendant l'année 1957 : minimum 9,5 °C, sur la stat. C 4, 29. III., profondeur 60 m; maximum 12,1 °C, sur la stat. C 8, 30. VIII., profondeur 60 m. La région plus ouverte de Kvarner sud (stat. C 10) était considérée à part : minimum 9,4 °C, 3.II.1957 et maximum 14,2 °C, 8.VII 1957. En 1963, le minimum était de 8,5 °C, sur la stat. C 4, en profondeur de 67 m, et le maximum de 13,8 °C, sur la même station, tandis que sur les autres stations la valeur maximale ne dépassait pas 10,5 °C. En général, la température des eaux près du fond dépasse rarement 12 °C dans la région typique des canaux de l'Adriatique nord, qui se distingue par les populations de *Nephrops norvegicus* considérablement plus riches, ainsi que par son climat plus froid en comparaison avec les autres parties de l'Adriatique où ce Décapode vit aussi. Karlovac (1953) a constaté sur les stations positives les températures annuelles de 10,2 à 15 °C dans la région de l'Adriatique moyenne ouverte (profondeurs de 66, mais surtout de cca 100 à 260 m); dans la région de l'Adriatique sud l'espèce descend au-delà de 250 m de profondeur; les larves sortent des œufs au cours des mois les plus froids en Adriatique, de janvier à avril, et au mois de mars surtout, (Karlovac, 1953). Ces données démontrent qu'il s'agit ici d'une espèce sténotherme, liée aux conditions climatiques. D'ailleurs, *Nephrops norvegicus* est connu comme élément boréal surtout d'après les études de S. Ekman (1935). Quant au pour-

centage des captures de *Nephrops norvegicus,* relativement élevé dans la baie de Rijeka, il faut rappeler que dans la baie de Rijeka on n'avait pas pêché depuis la guerre à cause des champs de mines; en plus de celà, cette baie, ainsi que le canal de Velebit, se trouvent sous l'influence forte de vent froid « bora », des eaux continentales et des sources sous-marines froides. D. Crnković (1959 et sous presse) a étudié spécialement les fluctuations de l'abondance de *Nephrops norvegicus* pendant plusieurs années et il a constaté l'influence de la pêche et des prédateurs, surtout des Sélaciens, sur la densité des populations de *Nephrops norvegicus.*

Les résultats de nos recherches, ainsi qu'une analyse des autres données citées nous amènent à conclure que non seulement la nature du fond, mais aussi les conditions climatiques, surtout la température, agissent sur l'existence et sur la distribution de l'espèce *Nephrops norvegicus;* les relations biologiques (prédateurs) et l'action de l'Homme agissent surtout sur les fluctuations de la densité des populations.

CONCLUSIONS

Par les recherches sur les facteurs écologiques et sur les peuplements benthiques dans la région des canaux de l'Adriatique nord on a constaté que le stade juvénile de l'espèce *Nephrops norvegicus* que l'on trouve surtout dans la zone des sédiments argileux-limoneux, fréquente pourtant aussi les localités qui font la transition entre la région des fonds limoneux-argileux et la région des fonds sablo-détritiques. Par conséquent, l'espèce *Nephrops norvegicus,* au moins pendant son stade juvénile, présente des stades écologiques plus vastes en ce qui concerne le substrat que ce qu'on pensait jusqu'à ce jour d'après les recherches sur l'écologie de cette espèce en Adriatique.

Les localités du fond vaseux mêlé d'une quantité considérable d'éléments détritiques, sur lesquelles le stade juvénile de *Nephrops norvegicus* a été trouvé, se distinguent par leur haute teneur en particules nourrissantes d'où l'abondance extrême de la Polychète *Ditrupa arietina* et de quelques autres « suspension-feeders » et « detritus-feeders ». Malgré toutes les différences, les peuplements des fonds vaseux mêlés d'éléments détritiques dans les canaux de l'Adriatique nord montrent des similitudes avec les peuplements des fonds vaseux mêlés d'éléments détritiques dans le golfe de Boka Kotorska; ce groupe des fonds vaso-détritiques peut être apparenté à la « *Brissopsis Chiajei* » Community de J. Petersen. Dans l'aire de répartition de l'espèce *Nephrops norvegicus* dans la mer Adriatique la

région des canaux de l'Adriatique nord se distingue par la richesse des populations de ce Décapode, ainsi que par son climat plus froid.

A la base de nos recherches et d'une analyse des facteurs écologiques régnant dans l'aire de répartition de cette espèce on conclut que non seulement la nature du fond, mais aussi les conditions climatiques, la température en particulier, agissent sur l'existence et sur la distribution de l'espèce *Nephrops norvegicus,* les relations biologiques (prédateurs) et l'action de l'Homme agissent surtout sur la fluctuation de densité des populations de cette espèce hautement commerciale laquelle appartient autant à l'endofaune qu'à l'épifaune du substrat.

Cet exemple traduit la cohérence dynamique de ces unités de structure du fond marin.

RÉSUMÉ

Nous avons effectué les recherches sur la faune endogée des divers substrats meubles de la mer Adriatique. Afin de délimiter vers la côte le biotope de la Langoustine — espèce commerciale appartenant à la fois à l'endo- et à l'épipelos — on a exploré l'endofaune, et la composition mécanique des sédiments au cours de l'année 1966 sur 67 stations, situées sur 51 profils et au cours de 1967 sur 127 stations situées sur 83 profils dans les canaux de l'Adriatique nord. Dans la zone de transition (profondeur moyenne 50 m, distance de la côte 200 - 500 m) du biotope des fonds argileux limoneux au biotope des sédiments comprenant des fractions sableuses et détritiques, nous avons trouvé plusieurs fois le *Nephrops norvegicus* en stade juvénile qui mène la vie dans les terriers qu'il fore aussi dans cette vase transitoire. L'endofaune sur ces localités de la zone transitoire contient une énorme quantité de la Polychète *Ditrupa arietina,* du Foraminifère *Cornuspira foliacea,* ainsi que divers débris de coquilles; l'Oursin irrégulier *Brissopsis lyrifera* y est très fréquent.

Pour la comparaison on analyse la composition de l'endofaune des vases à *Brissopsis lyrifera* dans le golfe de Boka Kotorska ainsi que l'endofaune des autres types des fonds vaseux.

Se basant sur nos recherches et sur une analyse de facteurs écologiques on peut conclure que l'existence et la distribution du *Nephrops norvegicus* ne dépend pas seulement de la nature du fond, mais aussi des conditions climatiques, de la température surtout; les relations biologiques (prédateurs) et l'action de l'Homme agissent sur la fluctuation de la densité des populations.

BIBLIOGRAPHIE

ALFIREVIĆ, S., 1967. Results obtained by geological charting of the trawling grounds in the North Adriatic channels. IX Meeting GFCM-FAO, Split.

ALFIREVIĆ, S., D. CRNKOVIĆ et H. GAMULIN-BRIDA, 1969. Problèmes de l'exploitation rationnelle de la langoustine dans les canaux de l'Adriatique nord. *Thalassia jugosl.*, **5**: 5-12.

BULJAN, M. and M. MARINKOVIĆ, 1956. Some data on hydrography of the Adriatic (1946-1951). *Acta Adriat.*, **7** (12) : 1-56.

BULJAN, M. and M. ZORÉ, 1966. Hydrographic data on the Adriatic Sea collected in the period from 1952 through 1964. *Acta Adriat.*, **12**: 1-438.

CRNKOVIĆ, D., 1959. Contribution to the study of economically valuable benthonic species of the channels of the North-Eastern Adriatic. *Proc. tech. Pap. gen. Fish. Coun. Mediterr.*, **5**: 355-363.

CRNKOVIĆ, D., 1970. Contribution aux études des problèmes biologiques et économiques des chalutages dans la région des canaux de l'Adriatique nord. *Thalassia jugosl.*, **6**: 5-90.

EKMAN, S., 1935. Tiergeographie des Meeres. Akademische Verlag. M.B.H. Leipzig, 542 pp.

GAMULIN-BRIDA, H., 1962. Biocoenoses du littoral plus profond (circalittoral) dans les canaux de l'Adriatique moyenne. *Acta Adriat.*, **9** (7) : 1-196.

GAMULIN-BRIDA, H., 1963. Note préliminaire sur les recherches bionomiques dans l'Adriatique méridionale. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.*, **17** (2) : 85-92.

GAMULIN-BRIDA, H., 1965. Biocoenose des fonds vaseux au large de l'Adriatique moyenne. *Acta Adriat.*, **10** (10) : 1-27.

GAMULIN-BRIDA, H. Contribution aux études des biocoenoses benthiques dans l'Adriatique méridionale (sous presse). *Bull. int. Akad. yougosl. Sci.*

GAMULIN-BRIDA, H. et G. KARAMAN. Contribution aux recherches des biocoenoses benthiques de l'Adriatique méridionale. Quelques particularités des biocoenoses du Golfe de Boka Kotorska. *Rapp. P.-v. Réun. Commn int. Explor. scient. Mer Méditerr.*

GAUSS-GARADY, V., 1913. Lo scampo del Quarnero e la pesca del medesimo. *Atti V. Congresso int. Pesca, Roma :* 177-192.

KARAMAN, G. et H. GAMULIN-BRIDA. Contribution aux recherches des biocoenoses benthiques du Golfe de Boka Kotorska. *Stud. Marina (Yug.)* (sous presse).

KARLOVAC, O., 1953. An ecological study of *Nephrops norvegicus* L. of the high Adriatic. " *Hvar* " *Rep.*, **5** (20) : 1-50.

KARLOVAC, O., 1959. Exploration of Fich Stocks and Edible Invertebrata carried out by trawling in the open Adriatic. " *Hvar* " *Rep.*, **5** (11) : 1-203.

KOTTHAUS, A. et M. ZEI, 1938. Rapport sur la pêche expérimentale au chalut dans le littoral croate. *Annuaire de l'Inst. Océan. Split*, **1** : 125-140.

LORENZ, J.R., 1863. Physikalische Verhältnisse und Vertheilung der Organismen im Quarnerischen Golfe. *Kais. Kön. Hof. und Staatsdruck, Wien*, **12**, 382 p.

MOROVIĆ, D., 1951. Composition mécanique des sédiments au large de l'Adriatique. " *Hvar* " *Rep.*, **3** (1) : 1-18.

PÉRÈS, J.M. et J. PICARD, 1964. Nouveau Manuel de Bionomie benthique de la Mer Méditerranée. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **31** (47) : 1-137.

PESTA, O., 1918. Die Decapodenfauna der Adria. Deuticke, F., Leipzig und Wien, 500 p.

VATOVA, A., 1949. La Fauna dell' Alto e Medio Adriatico. *Nova Thalassia*, **1** (3) : 1-110.

" VILA VEIEBITA ", 1913-1914, Izvještaji o 1. i 2. Naučnom istraživanju Jadranskog mora god. 1913. Prirodoslovna istraž. Hrvatske i Slovonije. *Jugosl. Akad. Znan. i Umj. Zagreb*, **2** (1914) : 1-36.

— Reports on the 1rd and 2nd Scientific Researches of the Adriatic Sea in 1913. Natural scientific researches of Croatia and Slavonia. *The Yougoslav Academy of Sciences and Arts, Zagreb*, **2** (1914) : 1-36.

— Izvještaji o 3. i 4. Naučnom istraživanju Jadranskog mora 1914. Prirodosl. istraž. Hrvatske i Slavonije. *Jugosl. Akad. Znan. i Umj., Zagreb*, **5** (1914) : 1-30.

— Reports on the 3rd and 4th Scientific Researches of the Adriatic Sea in 1914. Natural scientific researches of Croatia and Slavonia. *The Yougoslav Academy of Sciences and Arts, Zagreb*, **5** (1914) : 1-30.

ZALOKAR, M., 1942. Les associations sous-marines de la côte adriatique au-dessous de Velebit. *Bull. Soc. bot. Genève*, **33**: 1-24.

ZEI, M., 1949. Raziskovanje s travlom na ribolovnom področju vzhodnega Jadrana. *Raspr. Slov. Akad. Znan. Umet.*, **3**: 89-119.

ŽUPANOVIĆ, S., 1953. Statistical analysis of catches by trawling in the fishing region of the eastern Adriatique. *Acta Adriat.*, **5** (8) : 1-55.

DISTRIBUTION QUALITATIVE ET QUANTITATIVE DES PEUPLEMENTS LITTORAUX DES SÉDIMENTS MEUBLES AU LONG D'UN GRADIENT ÉDAPHIQUE SYNTHÉTIQUE QUANTIFIÉ : L'INSTABILITÉ

(COTES DE FRANCE, MANCHE ET ATLANTIQUE)

par C. CHASSÉ

Station Biologique de Roscoff, France

SUMMARY

To exhibit a synthetic diagram of the ecology of soft sediments regrouping in a coherent way the grades of the physical and biological data of the medium is one of the aims being much desired, but very delicate to prepare. This is what we are going to attempt.

After looking for factorial hierarchies, we have kept two essential factors which are particularly synthetic. Both represent consequent aspects of a more general characteristic which are directly inaccessible : the instability of the bottom.

a) the sedimentary permeability (the capacity of the sediment to let sea water pass through) measures the capacity of exchange of the sediment with the medium above (water and air). It is the result of all the specific qualities of the sediment, as it may be calculated from porosity and from the statistic characteristics of the granulometric curves : median value of the weight and dispersion around it.

b) the oxygenation measured by the mean thickness of the oxygenated zone, a particularly firm value, explaining the thickness of the aerobic zone.

If permeability directly determines the oxygenation of the sediment, the equilibrium of the sediment with the hydraulic medium (waves and

currents) and the richness of the organic deposits modulate this oxygenation.

We observe a rather good distribution in terms of quantitative and qualitative data of several taxons along these combined gradients (moreover the climatic conditions of emersion remain equal). Each taxon tends to be distributed following a law close to a log-normal type. All the taxons are distributed by successive relays, in a continuous and regular way.

So, we are finally attaining a deeper understanding of the distribution of populations, better than obtained from classical analyses within discontinuous biocœnoses (statistic PETERSEN's communities) which then appear only as the populations of the local " peaks of frequency " of the mother-rocks' cristals, differences in the hydraulic behaviour of the edaphic factors' combinations, in relation with texture and size of different sizes of sand grains and recent geological sedimentary story.

Sous l'incitation de la Société, l'activité du chercheur tend, et de plus en plus, à s'orienter vers des travaux susceptibles de présenter un intérêt économique. L'Océanographie biologique est particulièrement sensible à cette tendance. L'une des difficultés majeures, consiste à présenter les résultats, selon une orientation et sous une forme qui soit directement significative et utilisable pour ceux qui en auraient l'usage. Dans le domaine benthique, il semble utile de pouvoir présenter sous une forme cartographiable la distribution tant qualitative que quantitative des peuplements sédimentaires et la fertilité qu'ils représentent en tant que « nourriture à Poisson » disponible annuellement dans les différents fonds.

Des tentatives en ce sens ont déjà été faites, peu dépassaient en France le cadre qualitatif, pour aborder les aspects de biomasses et de production. L'étude précise de la liaison entre la nature du fond est dans ce genre d'étude le plus souvent simplifiée à l'extrême. Les études d'auto-écologie de chacune des principales espèces sont plus avancées, au moins en zone littorale, mais elles ne sont généralement pas reliées, ni entre elles (synécologie), ni aux aspects quantitatifs des peuplements, et surtout les divers facteurs du milieu sont pris isolément et non dans la synergie de leur action.

La zone de battement des marées est l'une des zones marines les plus richement peuplées, les plus diversifiées, c'est aussi l'une des plus fertiles, son incidence sur les Poissons commerciaux n'est pas négligeable puisqu'elle sert de nurserie à de nombreuses espèces.

Elle est surtout éminemment favorable à des études quantitatives précises, tant pour l'analyse des peuplements que pour celle des conditions du milieu.

Il m'a semblé que les points fondamentaux en ce genre d'étude étaient les suivants :

1°) Définir une expression édaphique unitaire, ou tout au moins le plus synthétique possible, intégrant de manière quantitative l'action

synergique de toutes les caractéristiques sédimentaires, de granulométrie, de porosité, d'oxygénation des sols. Il faut de plus qu'elle assure, mieux que chacun de ces facteurs pris isolément, la régularité de la distribution qualitative et quantitative des peuplements.

2°) Définir, au long du gradient de ce facteur édaphique synthétique, la distribution quantitative moyenne des biomasses des divers espèces et groupes systématiques (les taxons), préciser l'ampleur de variation autour des valeurs moyennes.

3°) Définir la production des divers taxons au long de ce gradient — je ne donnerai ici qu'un aperçu très sommaire de quelques résultats obtenus sur la production —.

4°) Définir les facteurs principaux modulant cette distribution;

Ce sont essentiellement :

a) la grandeur et l'importance relatives des ensembles sédimentaires homogènes, plus ceux-ci sont grands, plus les peuplements sont complets, bien typés et riches.

Ce sont aussi :

b) les effets géomorphologiques généraux, par exemple, les milieux semi-lagunaires sont beaucoup plus fertiles, les autres caractéristiques restant égales par ailleurs.

C'est enfin :

c) le rôle de la nature chimique, calcaire ou siliceuse des sables, etc...

Les résultats généraux pourront être présentés sous la forme de cartes de répartition géographiques des zones isopotentielles correspondant aux valeurs du facteur édaphique synthétique.

Bien évidemment, aux facteurs de sol, se surposent des facteurs biogéographiques et des facteurs climatiques, tels que l'assèchement, la dessalure; il faudrait les présenter eux aussi sous la forme la plus synthétique possible.

Les structures d'étagement vertical, plus qualificatif que quantitatif sont une première approximation de ces facteurs climatiques.

Les résultats que je présente ici ne sont qu'un bref résumé d'une enquête de 6 années, menée dans le cadre d'une Thèse d'Etat qui s'achève, comportant près de 3 000 stations réparties depuis la Baie de St-Brieuc (Manche occidentale) jusqu'au Bassin d'Arcachon sur le Golfe de Gascogne, soit 60 plages et 4 000 hectares choisis afin d'obtenir la distribution la plus complète possible de toutes les situations géomorphologiques sédimentaires et biologiques littorales.

Pour définir l'expression édaphique synthétique, j'ai cherché à établir la hiérarchie et l'articulation des diverses caractéristiques sédimentaires. Les deux facteurs retenus sont particulièrement synthétiques, ce sont la perméabilité et l'oxygénation des sols, ils représentent l'un et l'autre deux aspects conséquents d'une carac-

téristique plus générale mais inaccessible directement, l'*instabilité des fonds*. L'alliance de ces deux facteurs a donné les meilleures figures de distribution qualitative et quantitative des peuplements.

La perméabilité

La perméabilité est l'aptitude d'un corps poreux, en l'occurrence le sédiment, à se laisser traverser, sans modification de structure, par un fluide, en l'occurrence l'eau de mer. C'est un facteur dynamique qui exprime bien les facilités d'échange entre les sédiments et les milieux qui les surmontent, l'eau de mer et l'air. De faibles teneurs en oxygène ou en nitrites, renouvelées facilement peuvent équivaloir à de fortes teneurs renouvelées plus difficilement du fait d'une faible perméabilité.

Le principe de la mesure consiste à déterminer le flux d'eau de mer filtrant au travers d'une colonne de sédiment de hauteur connue sous pression constante.

On a la formule de Darcy :

$$\text{Coefficient de Perméabilité en darcy} = \frac{\text{nombre de cc filtrant p. sec.} \times \text{Hauteur de la colonne poreuse en cm} \times \text{viscosité en } 10^{-2} \text{ poises}}{\text{Pression d'eau en cm} \times \text{section de la colonne filtrante} \times \text{Poids spécifique du filtrat.}}$$

Krumbein et Monk (1942) trouvèrent que le coefficient de perméabilité varie comme le carré du diamètre du grain de la médiane pondérale et inversement comme le logarithme de la dispersion.

Engelhardt et Pitter (1951) établirent qu'il y a une corrélation positive entre l'arrangement des grains, d'un sable donné, sa porosité et sa perméabilité.

Une série de 150 mesures directes de la perméabilité m'ont permis l'établissement d'un nomogramme pour calculer la perméabilité à partir de la porosité, de la valeur de la médiane, et de la dispersion exprimée par le quotient des octiles distaux.

La reproductibilité des mesures directes de perméabilité pour des sédiments mal classés et vaseux est mauvaise, la structure originelle du sédiment est difficile à conserver, le flux d'eau entraîne des particules qui tendent à colmater la colonne filtrante, des cheminements préférentiels de l'eau tendent à s'établir.

Les valeurs calculées ainsi à partir du nomogramme sont plus intéressantes puisqu'elles correspondent à une intégration statistique et qu'elles sont calculées sur des mesures de granulométrie et de porosité

obtenues avec une bonne précision. La perméabilité des sédiments meubles varie couramment de 1.10^{-5} à 1.10^{2} darcy.

Il faut remarquer que l'envasement des sédiments peut abaisser de façon importante la perméabilité réelle par rapport à la perméabilité ainsi calculée, mais la mesure directe est dans ce cas peu reproductible.

L'oxygénation des sédiments

Récemment, Amoureux a montré tout l'intérêt des mesures de l'oxygénation pour l'écologie de la faune endogée; les mesures des teneurs en oxygène dissous sont délicates, du fait des fortes variations enregistrables au cours de la journée et des doutes qui subsistent sur la représentativité de l'eau recueillie; l'eau superficielle, l'eau des galeries d'animaux et l'eau interstitielle tendent à se mélanger.

La mesure de l'épaisseur de la couche de sédiment claire et oxygénée surmontant la zone réductrice assombrie par les sulfures est une donnée stable, facile à obtenir et qui permet de procéder à des moyennes locales. Là où l'oxygène devient rare et n'est plus décelable dans l'eau interstitielle, la zone claire aérobie est encore mesurable. De même, dans les sables qui s'essorent à basse mer, on peut encore faire la mesure, mais bien sûr, dans les sédiments très profondément oxygénés, clairs sur plus de 30 ou 40 cm, cela n'est plus possible. Mais, dès lors, l'oxygénation est essentiellement tributaire de la perméabilité, et ce n'est pas tant la concentration en oxygène qui importe que sa possibilité de remplacement.

Les cartes où l'on porte les zones d'égale épaisseur de la couche oxygénée et celles où l'on indique les zones d'isoteneur en oxygène de l'eau interstitielle sont très semblables et on peut donner le rapport moyen entre les deux types de mesures :

$$\text{Profondeur de la zone oxygénée en cm} = 0{,}76 \times \text{concentration en Oxygène en mg/l}^{0{,}72}$$

La perméabilité n'est pas le seul facteur à commander l'épaisseur de la zone claire oxygénée. Elle varie, à une même station au cours de l'année, en fonction des tempêtes, de la température, de l'enfouissement de matériels organiques. Ainsi, un sédiment qui en été est oxygéné sur 1 cm, le sera sur 2,5 en automne, sur 3 en hiver, sur 4 au printemps. Ces fluctuations moyennes ne sont pas à mettre en relation seulement avec la température mais aussi avec la plus grande fréquence des tempêtes en hiver et au printemps.

Mais c'est l'oxygénation estivale qui joue le rôle de facteur limitant, c'est donc elle qui servira de référence. On peut construire une abaque des valeurs moyennes de la profondeur de la zone oxygénée au cours de l'année ainsi que mettre en regard les teneurs moyennes des eaux interstitielles en oxygène dissous.

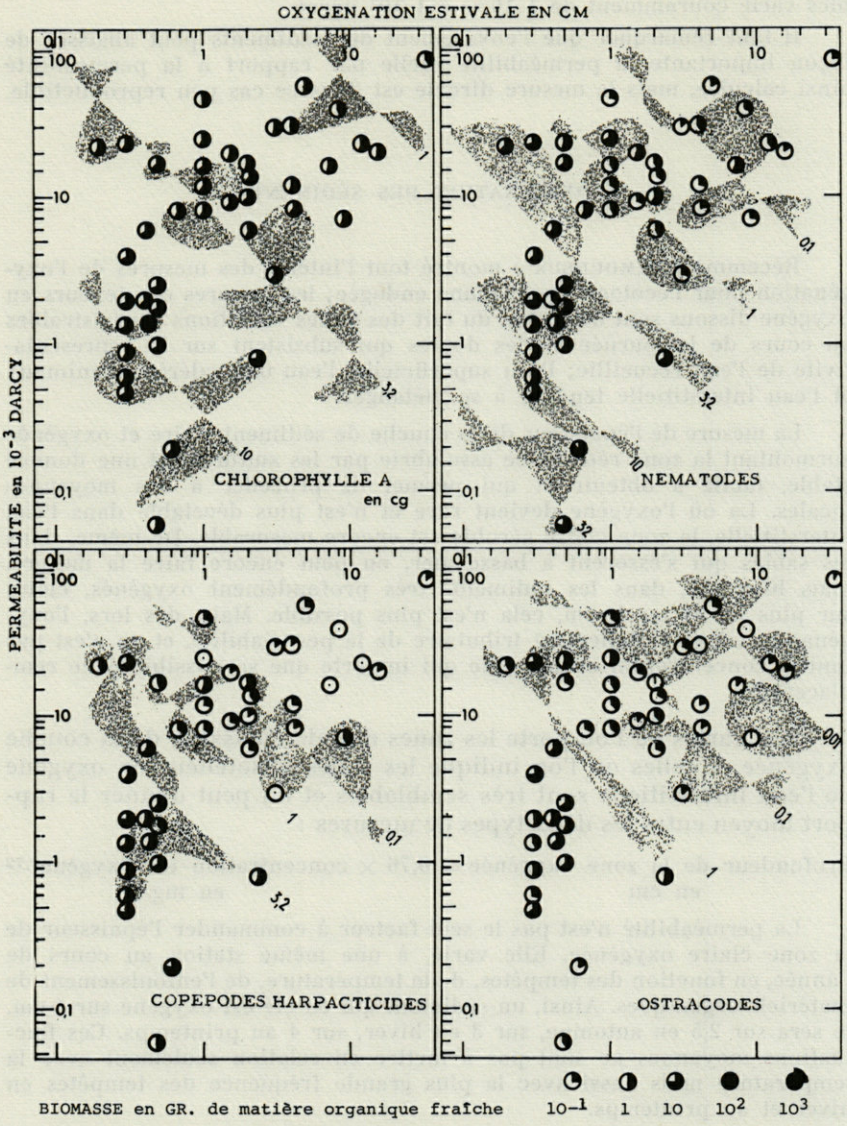


FIG. 1. — Aber de Roscoff. Distribution quantitative en fonction de la perméabilité et de l'oxygénation.

Les biomasses

L'analyse quantitative des peuplements a été faite de la manière suivante :

— Le microbios a été recueilli à chaque station par une dizaine de microcarottages du 1er cm du sol, le sédiment obtenu étant uniformisé par mélange.

- Une fraction a été utilisée pour extraction à l'acétone de la chlorophylle qui a été évaluée au spectrophotomètre. Cette étude pigmentaire a été faite en collaboration avec J.R. Grall.

  Il y a, en moyenne, 2 mg de Chlorophylle A par g frais de Cyanophycées épipsammiques.
- Une fraction a été utilisée pour extraire la méiofaune épipsammique qui a été séparée par mise en suspension et filtration sur soie, jusqu'à épuisement, les animaux étant ensuite dénombrés par groupes systématiques et groupes de dimensions. Un volume individuel moyen a été déterminé dans chaque cas.
- Une fraction a été utilisée pour ensemencement de plaques gélosées de milieu de Zobell pour faire des comptages bactériens.

— La macrofaune a été extraite par tamisage du sédiment correspondant à une surface connue, généralement 1/8 de m^2. Elle a été déterminée et comptée par espèce et par classe de taille, le poids de chair a été obtenu par volumétrie. Les biomasses sont rapportées au m^2 et sont évaluées en poids de matière organique fraîche contenant 20 % de matière organique sèche.

Ces valeurs corrigées correspondent approximativement à l'équivalent calorifique du poids, ce qui permet d'exprimer métabolisme, production, biomasse avec des chiffres comparables et donc de dresser les bilans énergétiques facilement.

Le gradient édaphique de stabilité et les zones d'isopeuplement

Pour trouver la liaison entre perméabilité, oxygénation et biomasse des différents peuplements, j'ai distribué les 45 stations de l'Aber de Roscoff sur un graphique à échelle bilogarithmique où l'ordonnée correspond à la perméabilité en millidarcy, l'abscisse à l'oxygénation estivale en cm (Fig. 1 et 2). Les diverses caractéristiques des peuplements sont portées chacune dans un graphique différent, ce sont les biomasses de végétaux, de Nématodes, de Copépodes, d'Ostracodes, de l'ensemble de la méiofaune, des principales espèces de la macrofaune (*Arenicola, Leiochone,* etc...).

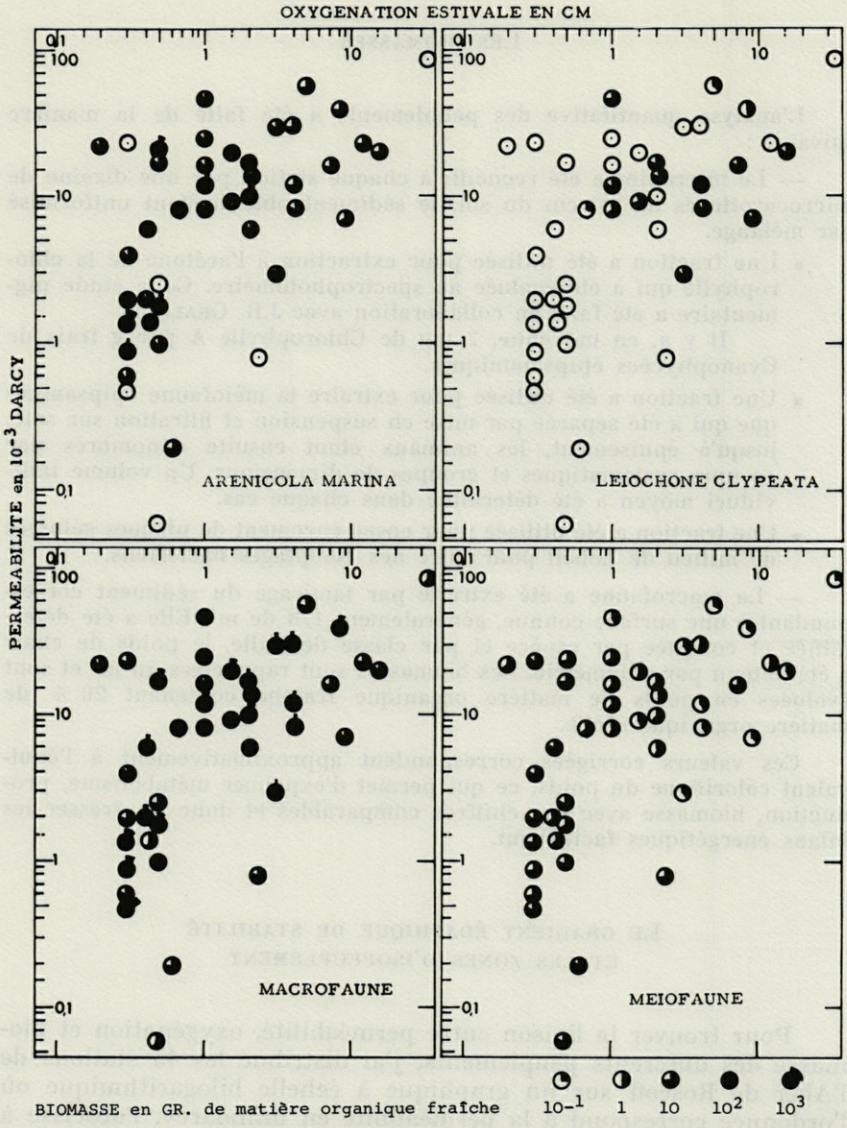


FIG. 2. — Aber de Roscoff. Distribution quantitative en fonction de la perméabilité et de l'oxygénation.

Les stations d'isobiomasses tendent à se distribuer en bandes parallèles aux produits des deux coordonnées (en coordonnées bilogarithmiques, c'est un réseau de droites perpendiculaires à la première bissectrice). Si l'on trace les courbes d'isobiomasses, on observe qu'elles oscillent autour des valeurs moyennes avec une amplitude de l'ordre d'une puissance de 10.

La perméabilité et l'oxygénation, qui varient généralement parallélement, ont un rôle d'importance comparable dans la distribution des peuplements, le produit de leur mesure représente le gradient édaphique synthétique d'instabilité. Les zones d'isostabilité seront donc aussi des zones d'isopeuplement moyen.

Si pour chaque taxon réunissant toutes les stations réalisées (figs. 3 et 4), on porte sur un seul graphique, en coordonnées bilogarithmiques, les biomasses en ordonnée, le facteur d'instabilité en abscisse, on observe que les points se distribuent selon un nuage axé sur une courbe en dôme correspondant à une distribution proche d'un type gaussologarithmique, le nuage lui-même présente une épaisseur correspondant à une incertitude sur les biomasses de l'ordre d'une puissance de dix. Si l'on prend en considération la localisation géographique des stations, on remarque que celles des milieux semi-lagunaires, largement abrités, réparties en de grands ensembles homogènes sont généralement situées à la partie supérieure du nuage de distribution, et que les stations des milieux très ouverts au large, battus par les vagues ou distribués en petites aires hétérogènes formant puzzle, y sont situées au plus bas. Des considérations de niveaux bathymétriques optimaux, de nature dominante calcaire ou siliceuse du sable permettent de prévoir, avec une précision de l'ordre d'une demi-puissance de dix, les biomasses des divers taxons. Cette précision est de l'ordre des fluctuations observées en chaque station d'une année sur l'autre.

J'ai réuni dans un seul tableau (fig. 5) la répartition quantitative moyenne des principales espèces au long de ce gradient d'instabilité.

Je n'ai indiqué que les puissances de dix des biomasses exprimées en poids de matière organique fraîche (id. à l'équivalent calorifique moyen) et la valeur des optima. Les espèces sont classées selon la position des optima au long du gradient d'instabilité. Des précisions sous forme d'indices sont données pour chaque espèce, ce sont V, G, M, F, signifiant respectivement médianes granulométriques inférieures à 63 µ comprises entre 2 000 et 500 µ, 630 et 315 µ, 315 et 63 µ; Q et C sable à dominante quartzeuse ou calcaire; 1, 2, 3, 4, 5, 6 les niveaux marégraphiques supérieurs respectivement aux coefficients en centièmes 75, 57, 20, 55, 100, 120 correspondant aux inflexions du gradient climatique d'assèchement A, défini par l'équation :

$$A = \frac{\text{durée annuelle en \% de l'émersion} \times \text{fréquence annuelle en \% de l'émersion}}{\text{fréquence annuelle de l'immersion}}$$

Ce gradient climatique assure une excellente distribution des espèces sur les fonds rocheux de même orientation et sans retenue d'eau.

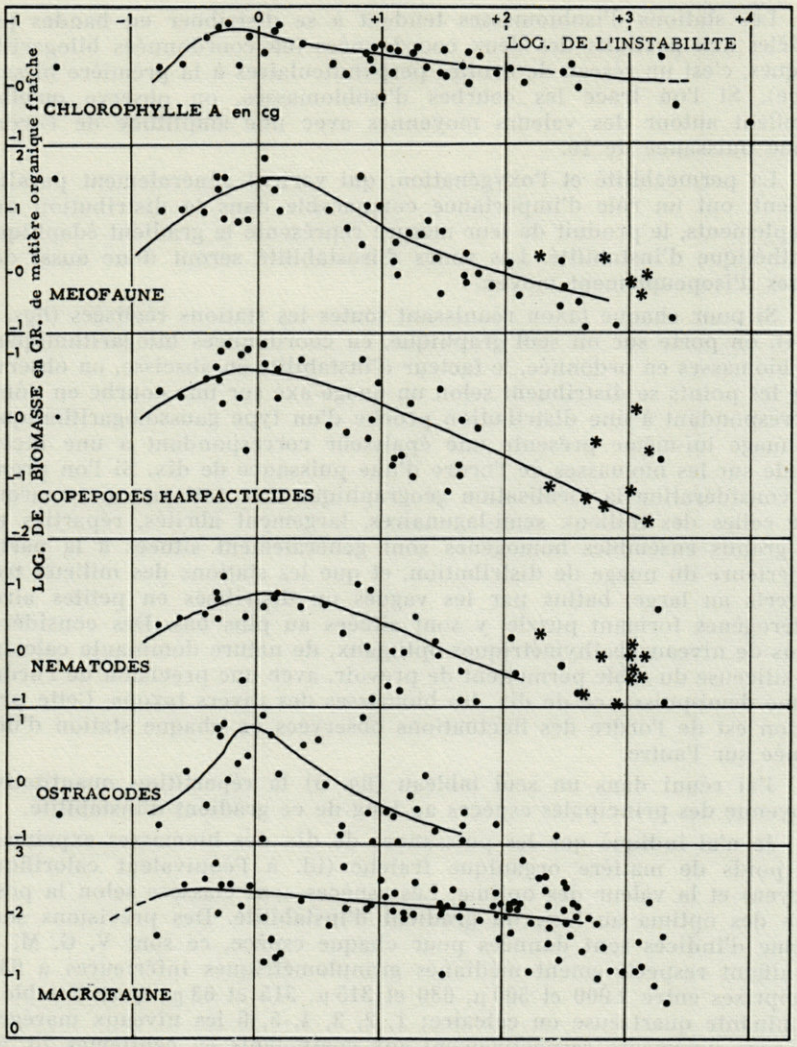


FIG. 3. — Distribution quantitative au long du gradient d'instabilité. Nota : les astérisques concernent des prélèvements faits sur toute l'épaisseur du sédiment et non sur le premier cm.

Les positions des inflexions correspondent assez bien par ailleurs avec les coupures admises au Colloque de Gênes et reconnues dans les peuplements par PÉRÈS et PICARD pour les côtes de l'Océan. En milieu sableux, des considérations topographiques, d'égouttement, de ruissellement et d'essorage peuvent dominer les considérations de niveau.

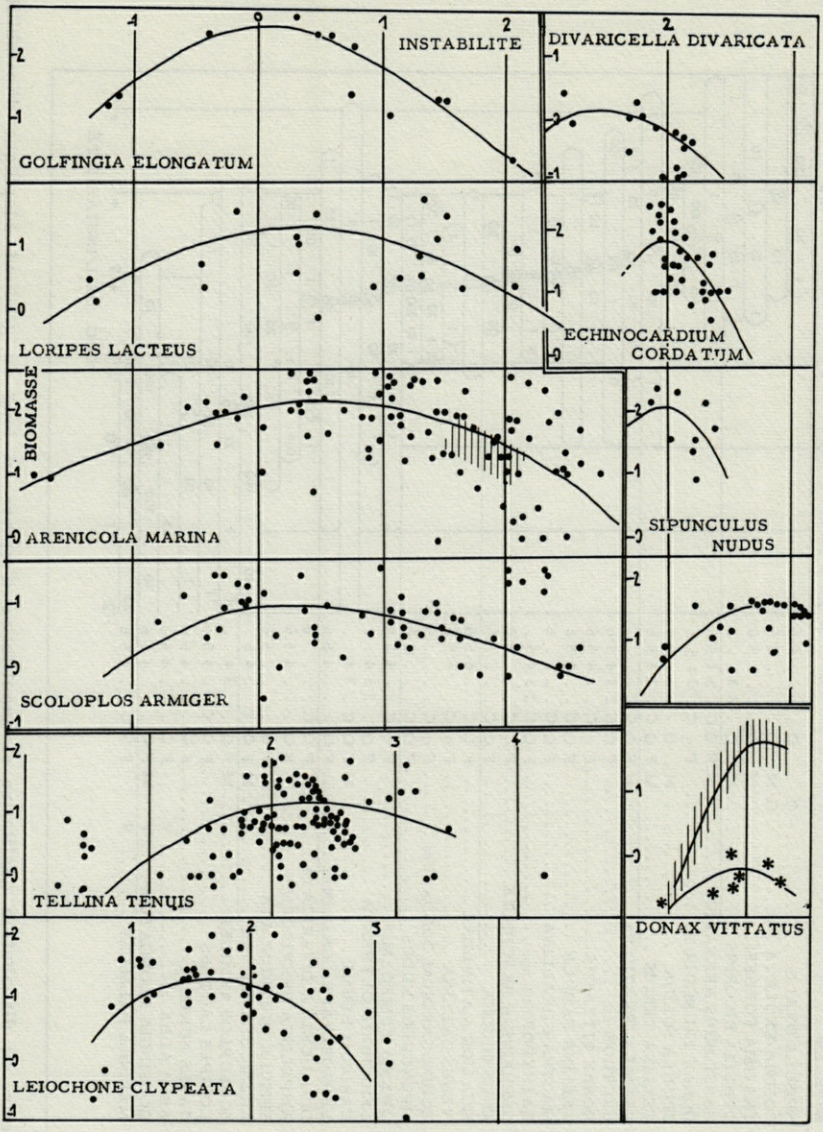


FIG. 4. — Distribution quantitative au long du gradient d'instabilité.

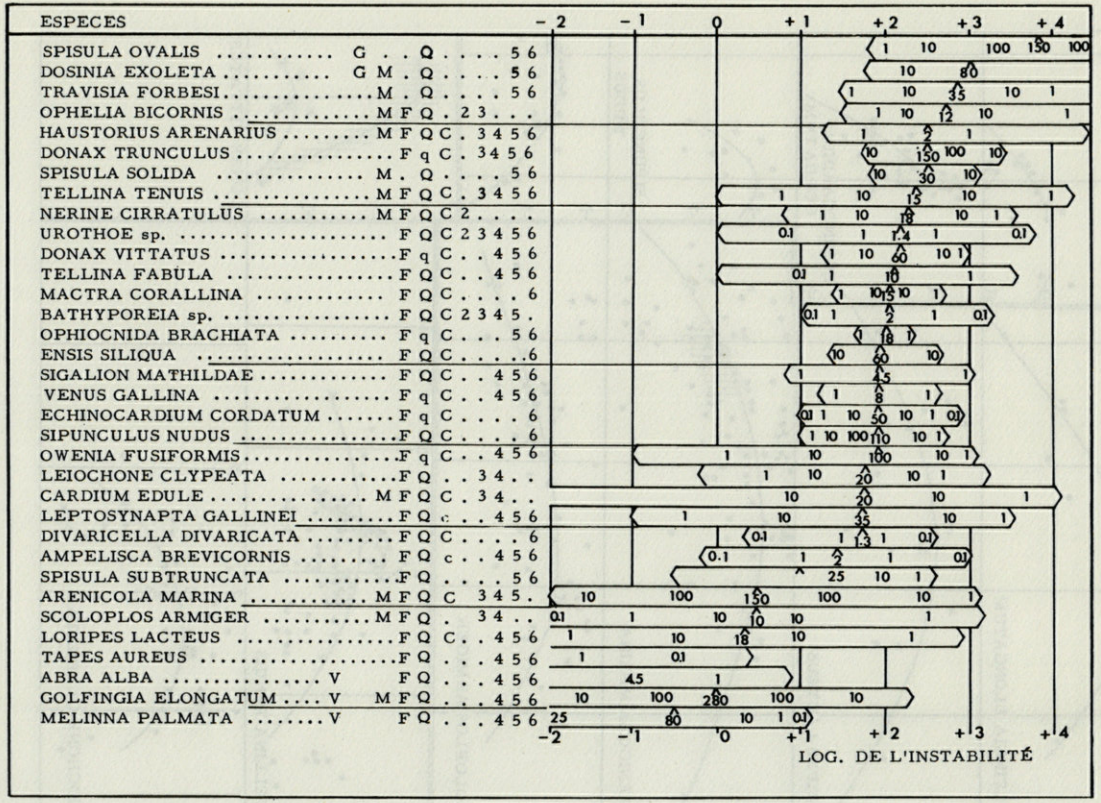


FIG. 5. — Spectre de distribution qualitative et quantitative d'espèces au long du gradient édaphique d'instabilité. Biomasse en g de matière organique fraîche.

Un tel tableau, mais plus complet permettra de définir pour toutes les natures de sédiment et pour chaque valeur du coefficient d'instabilité, la composition moyenne, qualitative et quantitative des peuplements, il pourra servir de légende à des cartes qui seront à la fois d'isostabilité et d'isopeuplement. Le tableau peut être complété par des données sur la structure éthologique des populations, importance relative des psammivores, des détritophages et des macrophages prédateurs; on y portera les données énergétiques de métabolisme et de production, qui prendront toute leur valeur et seront ainsi plus utilisables.

On obtient alors un schéma de prédiction complet, les descriptions monographiques consistant surtout à définir le facteur d'instabilité et à indiquer les modulations locales du schéma général. Quelques exemples illustreront ceci. Ce sont les plages de Morgat et l'anse de Térénès (Fig. 6 et 7). On peut mettre en regard les cartes d'isostabilités, celles d'isopeuplements de quelques espèces ou groupes d'espèces et le tableau général donnant le spectre de distribution quantitative et qualitative des peuplements.

CONCLUSIONS

1. — Dans la démarche écologique ainsi comprise, on arrive à une compréhension plus profonde des écosystèmes qu'avec l'analyse écologique classique cherchant à délimiter des entités biocoenotiques discontinues et réunies par des zones de transition, les écotones. Ces « communautés statistiques », telles que les a définies PETERSEN, ces « biocénoses » de MOBIUS (1877) où interviennent des liens d'interdépendance entre les organismes, ces communautés de THORSON, PICARD, CABIOCH, GLÉMAREC ont toutes pour caractéristique commune de correspondre à une expression discontinue, atomiste des choses, cela ne semble pas s'imposer à priori.

Déjà, PETERSEN notait que dans le Fjord d'Oslo, ses unités statistiques semblaient se dissoudre. LINDROTH, travaillant à la benne, comme PETERSEN, dans les Fjords de Suède et de Norvège s'avouait incapable de retrouver les communautés de PETERSEN. Si l'on pense avec ECKMANN que la séparation de deux communautés adjacentes n'est justifiée que si la continuité interne est mieux définie que l'externe, si l'on se réfère aux conclusions de MAC GINITIE qu'il n'y a jamais deux habitats semblables et par voie de conséquence deux peuplements semblables, on peut se croire autorisé à préférer un schéma continu qui se prête à une description plus commode, parce que plus souple des écosystèmes. Certaines valeurs du gradient édaphique synthétique sont réalisées plus fréquemment que

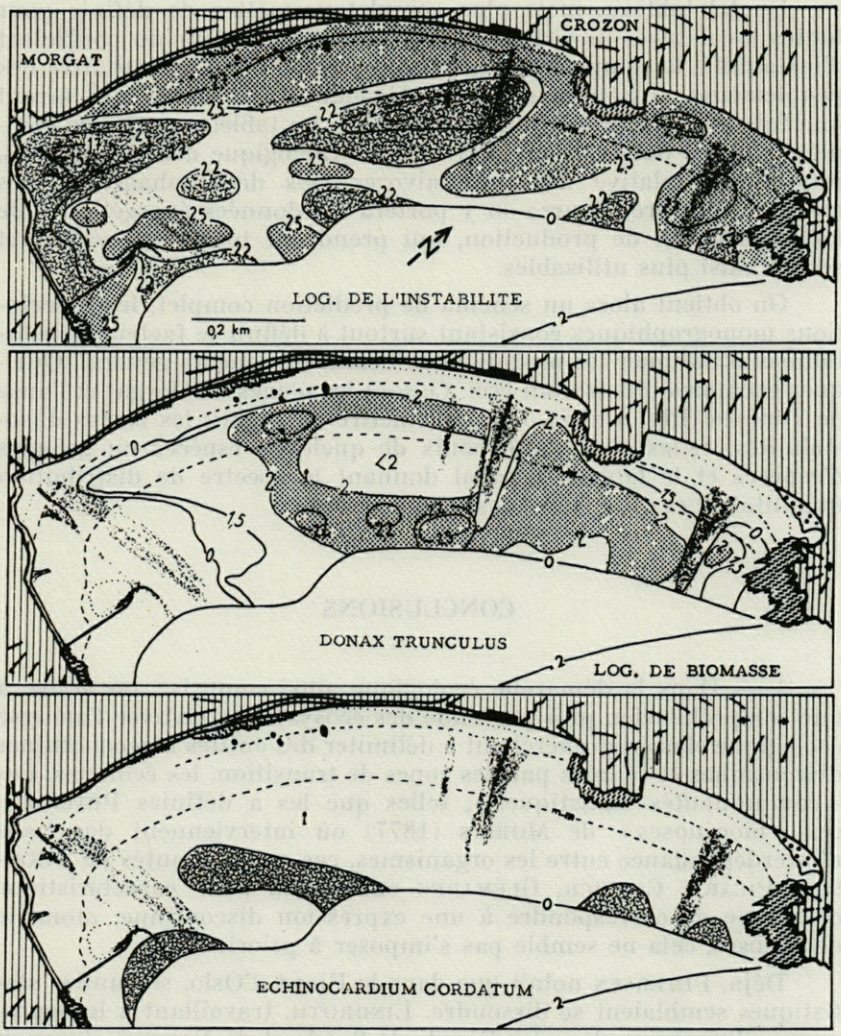


FIG. 6. — Plage de Morgat, baie de Douarnenez. Gradient édaphique de stabilité et zones d'isopeuplement.

d'autres en raison des conditions physiques locales. Les causes en sont essentiellement les caractéristiques de texture et de dimension des cristaux des roches mères, les comportements hydrauliques différentiels des grains de diverses tailles (courbes de HJULSTROM, TWENHOFFEL, SUNDBORG), l'histoire géologique récente qui distribua les matériaux meubles sur les estrans et sur les fonds.

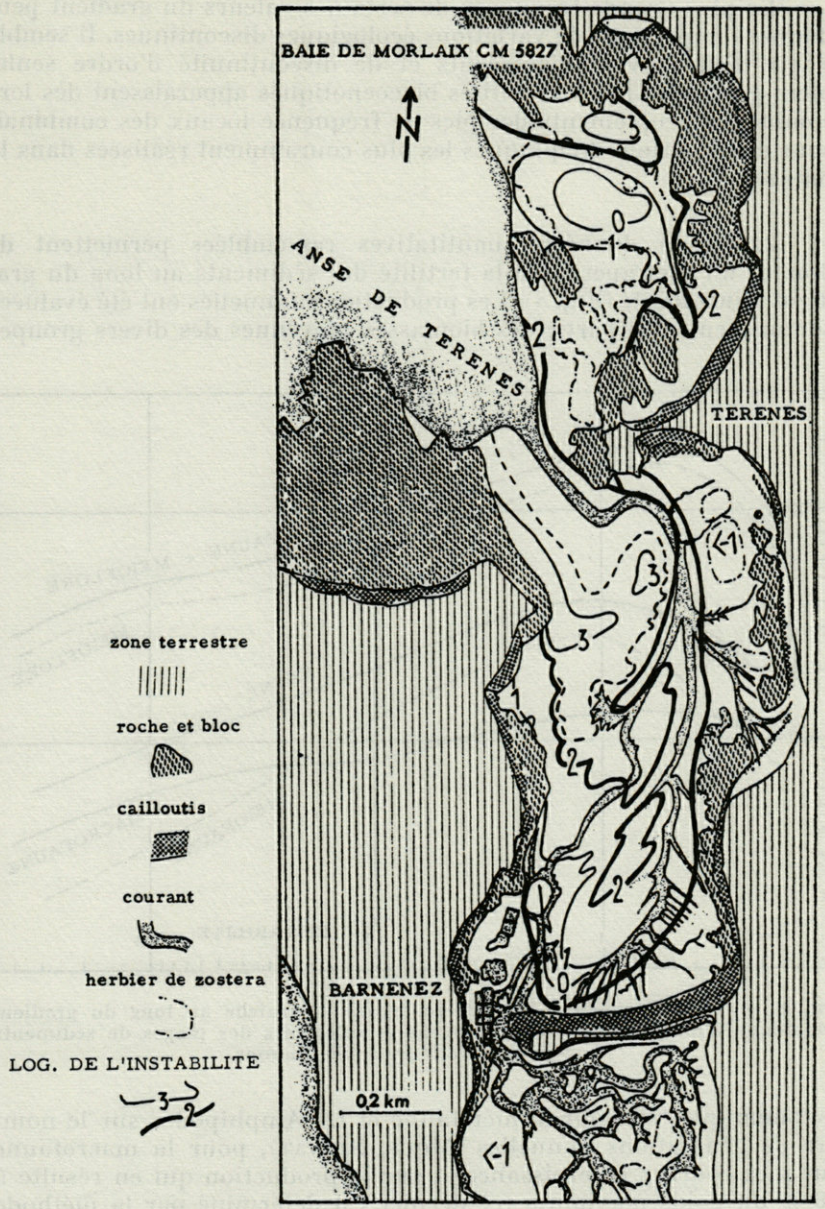


FIG. 7. — Anse de Térénès. Gradient édaphique d'instabilité et zones d'isopeuplement.

La plus grande fréquence de certaines valeurs du gradient peut donner l'impression de variations écologiques discontinues. Il semble s'agir bien souvent d'accidents et de discontinuité d'ordre seulement géographique. Les entités biocoenotiques apparaissent dès lors comme les peuplements des pics de fréquence locaux des combinaisons de conditions édaphiques les plus couramment réalisées dans la nature.

2. — Les données quantitatives rassemblées permettent de donner un bref aperçu de la fertilité des sédiments au long du gradient d'instabilité (Fig. 8). Les productions annuelles ont été évaluées sommairement à partir des biomasses moyennes des divers groupes

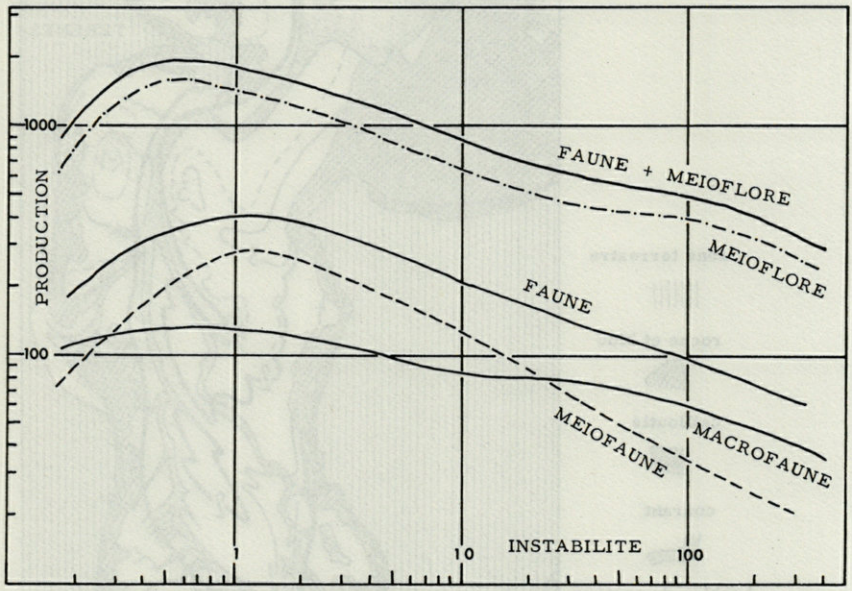


FIG. 8. — Production en g de matière organique fraîche au long du gradient édaphique d'instabilité. Niveaux moyens et inférieurs des plages de sédiments à médiane inférieure à 400 microns.

taxonomiques et, pour la méiofaune et les Amphipodes sur le nombre de générations annuelles (MUUS, SALVAT), pour la macrofaune sur mes courbes de croissance et sur la production qui en résulte à 30 % du poids maximum (ce dernier est déterminé par la méthode de WALFORD). Pour la méioflore, j'ai utilisé les valeurs moyennes de production de la chlorophylle A de la littérature, dans les conditions les plus voisines des conditions sédimentaires (production

annuelle estimée à 40 fois la biomasse fraîche, cette dernière renfermant 2 mg de chlorophylle A par g frais de Cyanophycées épipsammiques).

Si les valeurs absolues obtenues ainsi sont approximatives, les gradients reconnus sont bien réels. Nous n'avons considéré que les sédiments à médiane inférieure à 400 microns des niveaux moyens et inférieurs des plages. La fertilité globale (production de la méioflore et de la faune réunies) des peuplements sédentaires des sédiments tend à se disposer selon une courbe de distribution en dôme présentant son maximum pour une instabilité de 1 avec une production maximale de l'ordre de 2 kg par an. De part et d'autre, et en particulier vers les valeurs élevées du gradient d'instabilité, la fertilité décroît de l'ordre d'une puissance de dix quand le gradient de stabilité s'écarte de la valeur maximale de trois puissances de dix.

La production de la méioflore et de la méiofaune sont globalement du même ordre de grandeur mais au-dessous du coefficient de stabilité de 20 la microfaune a une production souvent deux fois supérieure alors qu'au-dessus le rapport tend à s'inverser. Il convient de souligner l'importance de la microfaune et de la méioflore dans la fertilité des sédiments littoraux : cette dernière représente 85 à 90 % de la fertilité totale, Bactéries non comprises.

Si l'on considère avec Banse et d'autres auteurs que 70 à 80 % du métabolisme sédimentaire est bactérien et d'autre part que la production est proportionnelle au métabolisme, on peut estimer que la fertilité ou production globale est environ quatre fois supérieure aux valeurs mentionnées.

Cependant, la « nourriture à Poisson » est essentiellement constituée par la méioflore (nourriture des Mugilidae), la méiofaune (nourriture des jeunes alevins des Poissons benthiques), la macrofaune (mangée par les Poissons démersaux adultes fréquentant la côte).

Là comme souvent ailleurs, qu'il s'agisse du gradient édaphique d'instabilité, de la méioflore épipsammique, de la méiofaune, ou de la flore bactérienne, les aspects importants pour l'économie du système, ne sont ni les plus apparents ni les plus directement accessibles.

RÉSUMÉ

Présenter un schéma synthétique, regroupant au mieux en un tout cohérent, l'ensemble hiérarchisé des données physiques et biologiques du milieu, c'est là un des buts très souhaitable mais bien délicat de l'écologie des sédiments meubles. C'est ce que nous allons tenter.

Après des recherches des hiérarchies factorielles, nous avons retenu deux facteurs essentiels particulièrement synthétiques. Ils représentent l'un et l'autre des aspects conséquents d'une caractéristique plus générale inaccessible directement, la stabilité des fonds. Ce sont :

a) *La perméabilité* sédimentaire, aptitude du sédiment à se laisser traverser par l'eau de mer, mesure la capacité d'échange du sédiment avec le milieu qui le surmonte (eau et air). Elle est la résultante de toutes les qualités intrinsèques du sédiment puisqu'elle peut se calculer à partir de la porosité, et des caractéristiques statistiques des courbes granulométriques : valeur de la médiane pondérale et dispersion autour de celle-ci.

b) *L'oxygénation*, mesurée par l'épaisseur moyenne de la zone oxygénée, valeur particulièrement stable traduisant l'épaisseur de la zone aérobie.

Si la perméabilité conditionne très directement l'oxygénation sédimentaire, l'équilibre du sédiment avec le milieu hydraulique local (vagues et courants) et la richesse des apports organiques modulent cette oxygénation.

On observe une assez bonne distribution tant quantitative que qualitative des divers taxons au long de ces gradients combinés (les conditions climatiques d'émersion restant égales par ailleurs). Chaque taxon tend à se distribuer selon une loi proche d'un type log-normal. L'ensemble des taxons se répartissent par relais successifs, d'une manière assez continue et régulière.

On arrive ainsi à une compréhension plus profonde des peuplements qu'avec l'analyse écologique classique en entités biocœnotiques (communautés statistiques de PETERSEN). Celles-ci apparaissent alors comme traduisant essentiellement les pics de fréquence locaux des combinaisons de conditions édaphiques les plus caractéristiques de la texture et des dimensions des cristaux des roches-mères cristallines, du comportement hydraulique différent des grains des diverses tailles (courbes de HJULSTRÖM, TWENHOFFEL, SUNDBORG) et de l'histoire géologique récente.

BIBLIOGRAPHIE

AMOUREUX, L., 1966. Etude bionomique et écologique de quelques Annélides Polychètes des sables intertidaux des côtes Ouest de la France. *Thèse, Paris.*

BEAUCHAMP, P. DE et I. ZACHS, 1914. Esquisse d'une monographie bionomique de la Plage de Térénès. *Mém. Soc. zool. Fr.*, **26** : 197-237.

CABIOCH, L., 1961. Etude de la répartition des peuplements benthiques au large de Roscoff. *Cah. Biol. mar.*, **2** : 1-40.

CALLAME, B., 1961. Contribution à l'étude du milieu meuble intertidal (Côtes charentaises). *Centre Rech. et Océan.*, **6** (1) : 1-118.

EKMAN, Sven, 1947. Uber die Festigkeit der marinen Sedimente als faktor der Tierverbruntung. *Zool. Bidr. Upps.*, **25** : 1-20.

ENGELHARDT, W.V., H. PITTER, 1951. Uber die Zusammenhänge Zwischen Porositat, Permeabilität und Korngrässe bei Sanden und Sandsteinen. *Heidelb. Beitr. Miner. Petrogr.*, **2** : 477-491.

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

HHULSTRÖM, F., 1935. Study on the morphological activity of rivers as illustrated by the river Fyris. *Bull. geol. Instn Univ. Upsala*, **25** : 221-257.

KRUMBEIN, W.C., G.D. MONK, 1942. Permeability as a function of size parameters of unconsolidated sands. *Tech. Publs Am. Inst. Min. metall. Engrs.*

LINDROTH, A., 1935. Die Associationen der marinen Weichböden. *Zool. Bidr. Upps.*, **15** : 331-366.

MAC GINITIE, G.E., 1939. Littoral communities. *Am. Midl. Nat.*, **21** (1) : 28-55.

MÖBIUS, K., 1877. Die auster und die Austernwirtschaft. 126 p., Berlin, Hempel and Parry.

MUUS, B.J., 1967. The Fauna of Danish Estuaries and Lagoon. *Meddr. Kommn Danm. Fisk/og Havundersogelser*, **5** (1) : 1-316.

PÉRÈS, J.M., 1961. Océanographie biologique et biologie marine. La vie benthique. P.U.F., Paris, pp. 1-540.

PETERSEN, C.G. Joh., 1913. Valuation of the sea. II. The animal communities of the sea bottom and their importance for Marine Zoogeography. *Rep. Dan. Biol. Stn*, **21** : 1-44.

PETERSEN C.G. Joh., 1918. The sea bottom and its production of fish-food. A survey of the work done in connection with the valuation of the Danish waters from 1883-1917. *Rep. Dan. Biol. Stn*, **25** : 1-62.

PICARD, J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines des substrats meubles dragables de la région de Marseille. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **36** (52) : 1-160.

RENAUD-DEBYSER, J., B. SALVAT, 1963. Eléments de prospérité des biotopes des sédiments meubles intertidaux et écologie de leurs populations en microfaune et macrofaune. *Vie Milieu*, **14** (3) : 463-550.

RULLIER, F., 1960. Etude bionomique de l'Aber de Roscoff. *Trav. Stn biol. Roscoff*, **10** : 65-108.

SALVAT, B., 1967. La macrofaune carcinologique endogée des sédiments meubles intertidaux. *Thèse, Paris.*

SANDERS, H.L., 1958. Benthic studies in Buzzards Bay. I. Animal-sediment relationships. *Limnol. Oceanogr.*, **3** (3) : 245-258. — III. The structure of the soft-bottom community. *Limnol. Oceanogr.*, **5** (3) : 138-153.

SUNDBORG, A., 1956. The river Klarälven : a study of fluvial processes. *Geogr. Annbr*, **38** : 127-316.

THORSON, G., 1957. Bottom communities. *Bull. geol. Soc. Am.*, **67** (1) : 461-534.

TWENHOFEL, W.H., 1950. Principle of Sedimentation (2d ed.), New York, Mc Graw-Hill, pp. 625-626.

DISTRIBUTION OF FOUR SPECIES OF *NEPHTYS* (POLYCHAETA) IN THE ESTUARINE AREA OF THE RIVERS RHINE, MEUSE, AND SCHELDT

by W. J. WOLFF

Delta Institute for Hydrobiological Research, Yerseke, The Netherlands

SOMMAIRE

Quatre espèces de *Nephtys* se trouvent dans la région estuarienne des fleuves Rhin, Meuse et Escaut dans la partie sud-ouest des Pays-Bas et dans la région adjacente de la Mer du Nord. Il s'agit de *N. caeca, N. cirrosa, N. hombergii* et *N. longosetosa.*

N. cirrosa fut absente durant trois ans, après l'hiver rigoureux de 1962-1963.

Toutes les espèces paraissent avoir la même tolérance envers les salinités inférieures; leur limite inférieure paraît être d'environ 12 ‰ Cl.

Les espèces se trouvent très souvent ensemble, mais, néanmoins, il est possible de les séparer en un groupe se composant de *N. caeca* et *N. hombergii,* vivant dans les sables fins et vaseux, et un autre groupe se composant de *N. cirrosa* et *N. longosetosa,* vivant dans les sables grossiers et non vaseux.

Il y a de petites différences écologiques, en particulier relativement à la distribution verticale, entre *N. caeca* et *N. hombergii.* Il n'est pas possible de démontrer des différences écologiques entre *N. cirrosa* et *N. longosetosa.*

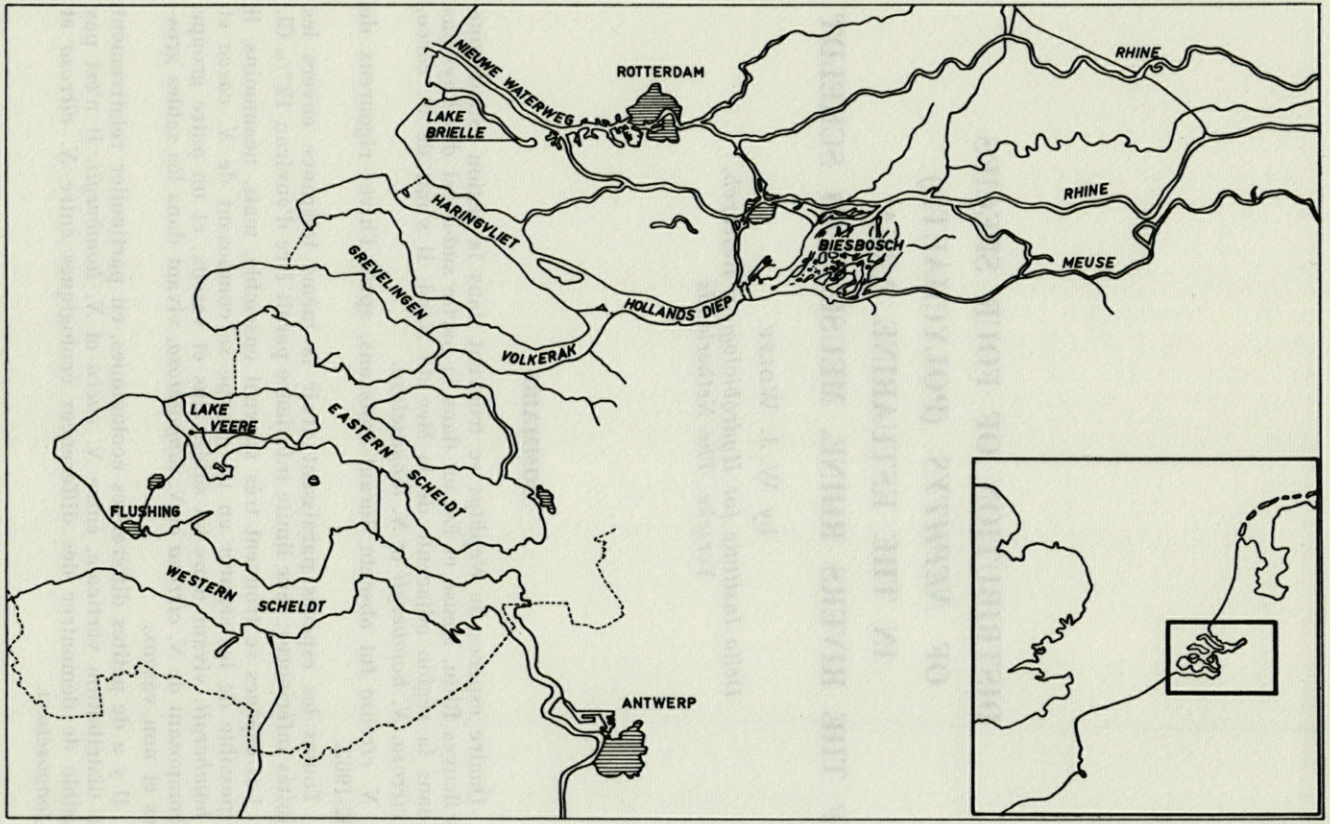


FIG. 1. — Map of the Delta area.

Introduction

It is generally accepted in ecology that two or more species with similar ecological requirements cannot fill the same niche in one and the same biocenosis. This hypothesis is known as Gause's principle or as the competitive exclusion principle (Hardin, 1960).

All the European species of the genus *Nephtys* have a very similar morphology; moreover probably all species are free-living predators in soft sediments. Although Fauchald (1963) was able to demonstrate different depth-ranges for some species, a group of four species inhabits the shallow coastal waters of the southern part of the North Sea and the adjacent areas. Grab-samples often contain two or three species and on a few occasions I have even found all of them in one such sample. It therefore seemed interesting to investigate the validity of Gause's principle in these species.

This group of species, consisting of *Nephtys caeca* (Fabricius, 1780), *Nephtys cirrosa* Ehlers 1868, *Nephtys hombergii* Savigny 1818, and *Nephtys longosetosa* Oersted 1842, has been found in SW England and Wales (Clark & Haderlie, 1960), around the Isle of Man (Southward, 1956), in Loch Ewe in Scotland (McIntyre & Eleftheriou, 1968), Yorkshire (Jones, 1955), Norfolk (Hamond, 1966), Essex (Davis, 1967), Roscoff in Brittany (Rullier, 1959), the German Bight (Friedrich, 1938; Westheide, 1966), and in the Delta area in The Netherlands (own observations). It was in the last of these areas that we tried to determine whether competitive exclusion exists among these species.

Description of the area investigated

The Delta area covers the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse, and Scheldt in the southwestern part of The Netherlands. The hydrography of the area (fig. 1) was described by Den Hartog (1963) and Peelen (1967), from whose publications the salinity data in this paper are quoted. The estuaries in this area are all of the gradient type.

In the tidal channels and in the intertidal zone of the estuaries, muddy sands predominate together with cleaner sands having median grain-sizes ranging from 100 μ to 300 μ. In the adjacent part of the North Sea, however, only fairly clean sands occur, mostly with median grain-sizes between 200 μ and 500 μ. Muddy areas are rare.

The depth of the tidal channels is maximally about 50 m, but generally varies between 10 and 20 m. The adjacent part of the North Sea is in general 15 to 35 m deep.

The tidal difference in the investigated area varies between 2 and 5 m.

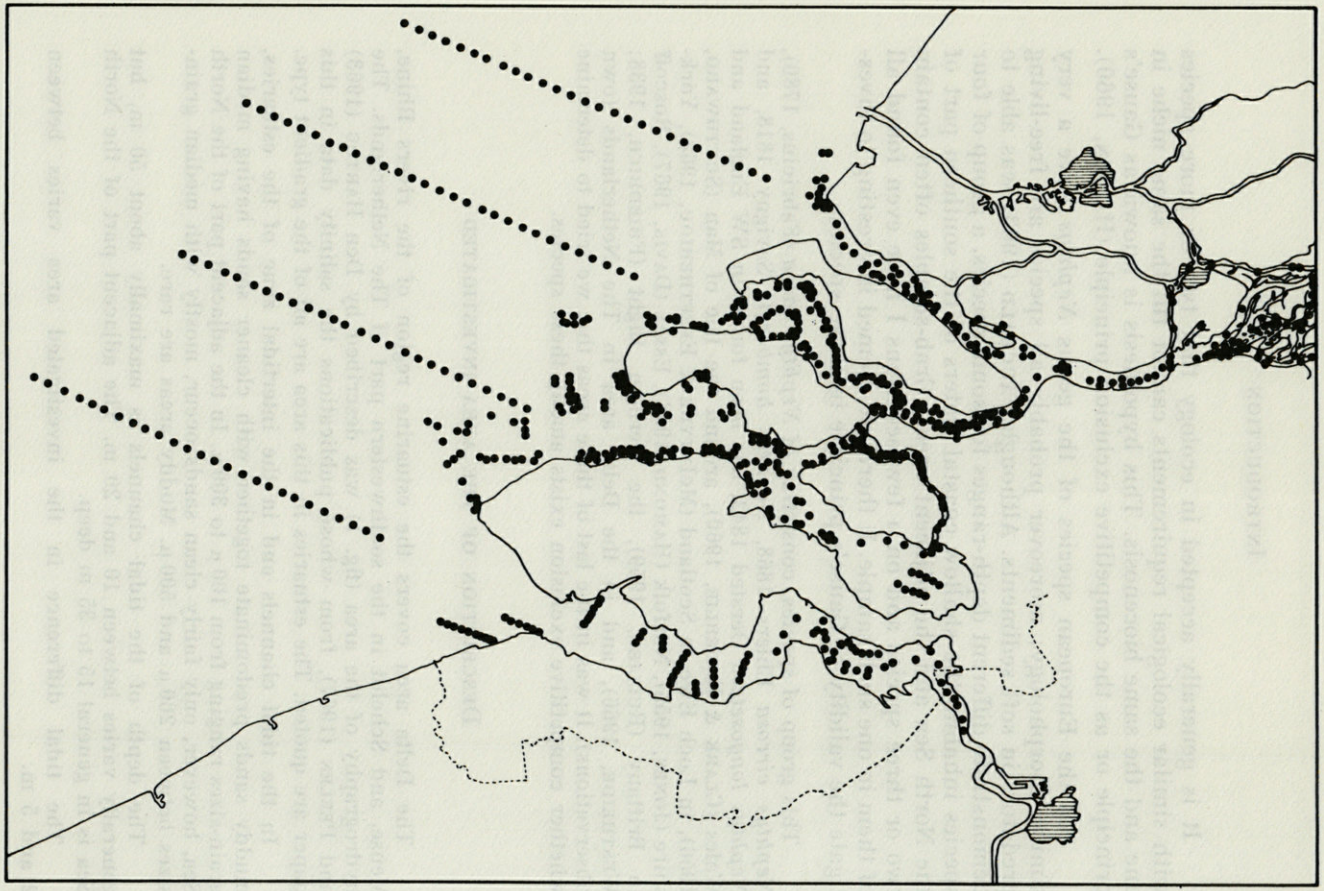


FIG. 2. — Location of all grab-samples taken between 1961 and 1967.

Methods

The majority of the subtidal samples were obtained with a 0.1 m^2 Van Veen grab, but the samples from the North Sea were taken with a 0.2 m^2 grab of the same type. These samples were sieved aboard through a 1 mm sieve, preserved in 4 % neutralized formalin and sorted by hand in the laboratory. Intertidal samples were treated similarly, but were obtained by digging out sampling quadrats during low tide.

Fig. 2 shows the positions of all grab-samples; the intertidal sampling stations are omitted, because the results they supplied were barely used in this study. Owing to technical difficulties the sampling had to be extended over seven years (1961-1967).

All depths recorded are calculated below mean low-water-level.

The sediment data was obtained by means of a series of graded sieves with mesh-widths of : 1 000, 600, 420, 300, 210, 150, and 105 μ. From this data, the median grain-size and a sorting-coefficient were calculated with the methods described by Inman (1952).

To test the significance of observed distributional differences between two species, a χ^2 test was applied.

Geographical distribution

Nephtys hombergii seems to be a cosmopolitic species (Fauchald, l.c.); it is certainly common all along the Atlantic shores of Europe.

N. caeca is a common species in northern Europe (Fauvel, 1923; Fauchald, l.c.); its southernmost localities are on the Atlantic coasts of France. Hence, a very large part of its area is shared with *N. hombergii.*

N. longosetosa is an arctic species, reaching its southern limit in the Channel area (Fauchald, l.c.; Clark & Haderlie, l.c.). It, too, has a large part of its area in common with *N. hombergii* and also with *N. caeca.*

N. cirrosa, on the contrary, is a southern species, its northern limits lying in Scotland (McIntyre & Eleftheriou, l.c.) and the German Bight of the North Sea where it is recorded from Ostfriesland by Friedrich (l.c.). Evidently, the areas of *N. cirrosa* and *N. longosetosa* only overlap to a small extent. It shares an important part of its area with *N. caeca* and *N. hombergii,* however.

The southern origin of *N. cirrosa* was also demonstrated by the effects of the very severe winter of 1962/1963, when water temperatures in the Delta area fell well below 0 °C (Boddeke, 1963). In the preceding summer all of the four species in question had been abundant in the Delta area, but none of the 400 samples taken in the summer of 1963 showed a single specimen of *N. cirrosa,* and the species remained absent until 1966.

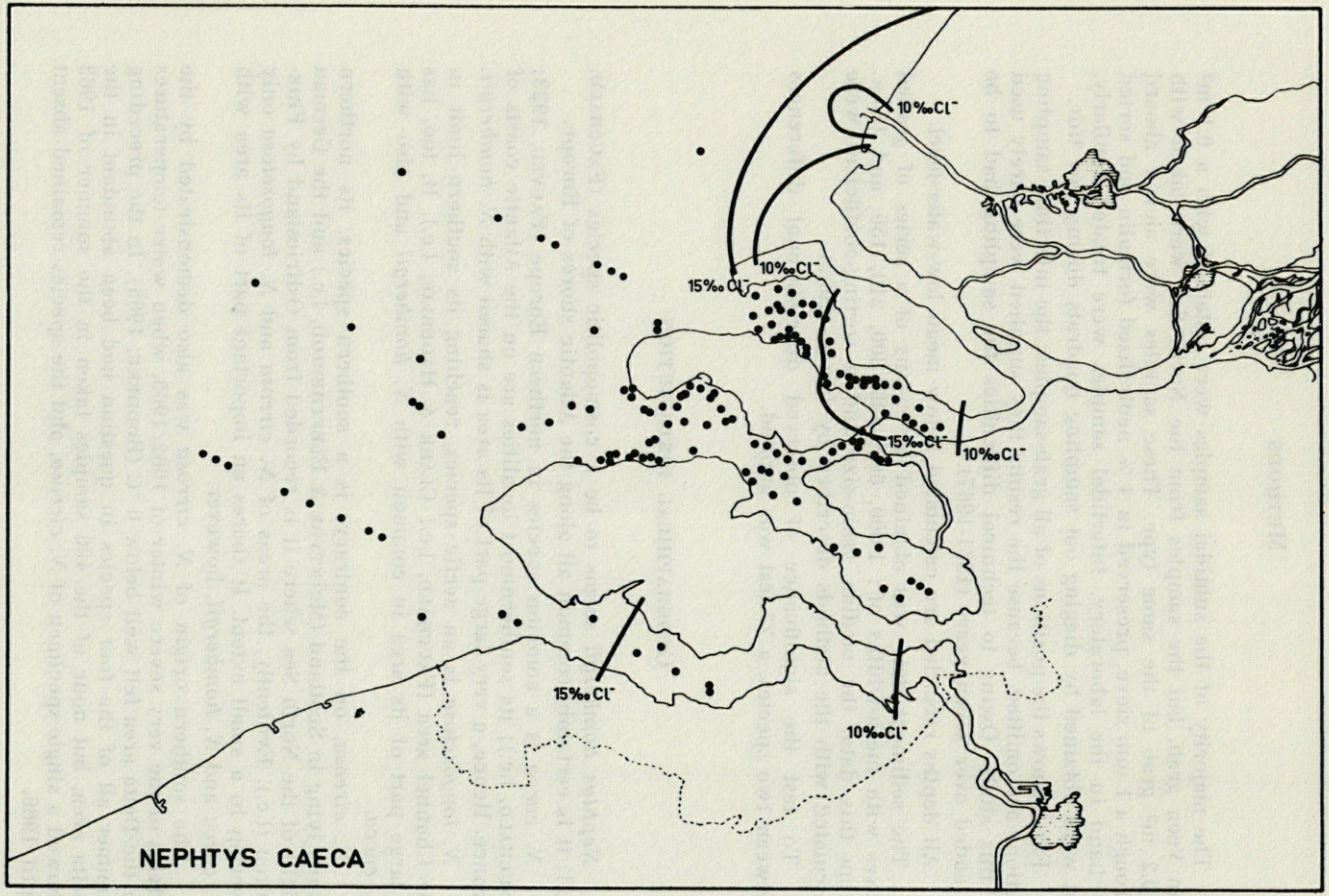


FIG. 3. — Distribution of *Nephtys caeca*. Only grab-sample data are incorporated. Isohalines represent mid-tide conditions during average river discharge.

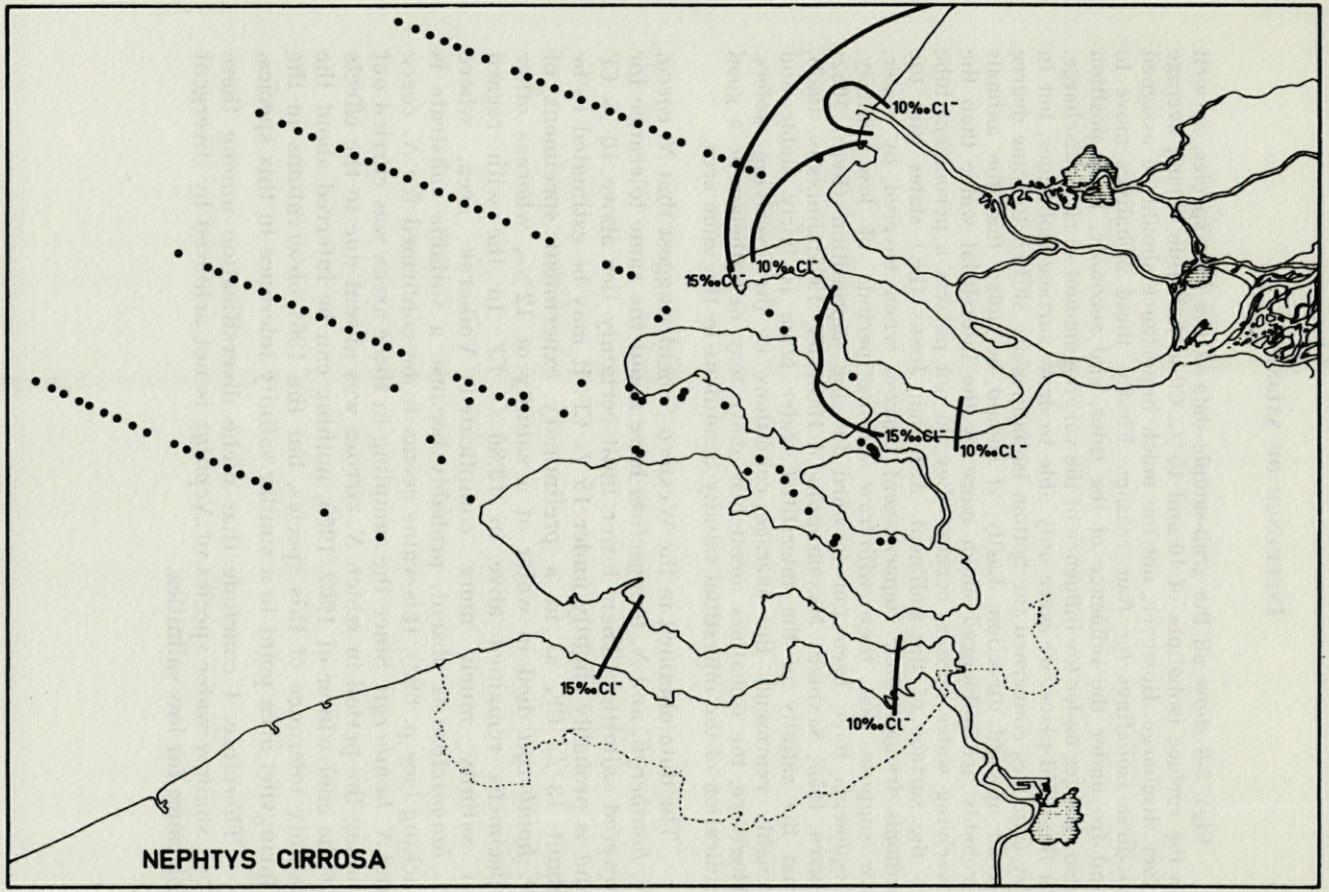


FIG. 4. — Distribution of *Nephtys cirrosa*. Only grab-sample data are incorporated. Isohalines represent mid-tide conditions during average river discharge.

Influence of salinity

Figs. 3-6 show all the grab-sample data of the four species, as well as the surface isohalines of 10 and 15 ‰ Cl' at half tide during average river discharge. However, not too much importance should be assigned to these isohalines for four reasons. Firstly, these isohalines move to and fro under the influence of the tides, and secondly, their position also changes under the influence of the varying amount of river discharge. In the third place, we were only able to draw surface isohalines, but in the estuaries concerned the bottom isohalines are shifted to some degree in an upward direction. Lastly, it should be noted that the animals probably are influenced much more by the interstitial water than the overlying water masses, because they do not possess a permanent tube to the surface of the sediment. Although Jones (l.c.) states that the animals irrigate their impermanent burrow when covered by water, we suppose that they withdraw during periods of low salinity. Arguments have been put forward for the supposition (Reid, 1932; Smith, 1956; Sanders, Mangelsdorf & Hampson, 1965; Johnson, 1967), that the salinity of the interstitial water often is fairly stable and roughly represents the average conditions in the overlying waters. Therefore, the isohalines mentioned above may nevertheless be a good indication of the interstitial salinity conditions in the same area.

The data obtained in the Western Scheldt suggest that *N. caeca*, *N. hombergii*, and *N. longosetosa* have about the same tolerance for lowered salinities. Their lower limit certainly lies above 10 ‰ Cl' and is probably slightly under 15 ‰ Cl'. It may be estimated to be about 13 ‰ Cl', as in a preliminary experiment specimens of *N. hombergii* died in water of a salinity of 12 ‰, whereas other specimens remained alive in 13.86 ‰ Cl'. In the with regard to salinity much more complicated Volkerak area, where *N. longosetosa* is absent, probably because a suitable substrate is lacking (see p. 692), this value seems to be confirmed for *N. caeca* and *N. hombergii*. Since the sampling in these areas was carried out during the period in which *N. cirrosa* was absent due to the effects of the cold winter of 1962/1963, nothing can be inferred about the salinity tolerance of this species, but the 1961 observations in the Haringvliet area point to a similar salinity tolerance in this species.

Therefore, I conclude that niche diversification among these four shallow water species of *Nephtys* is not achieved by divergent tolerance for low salinities.

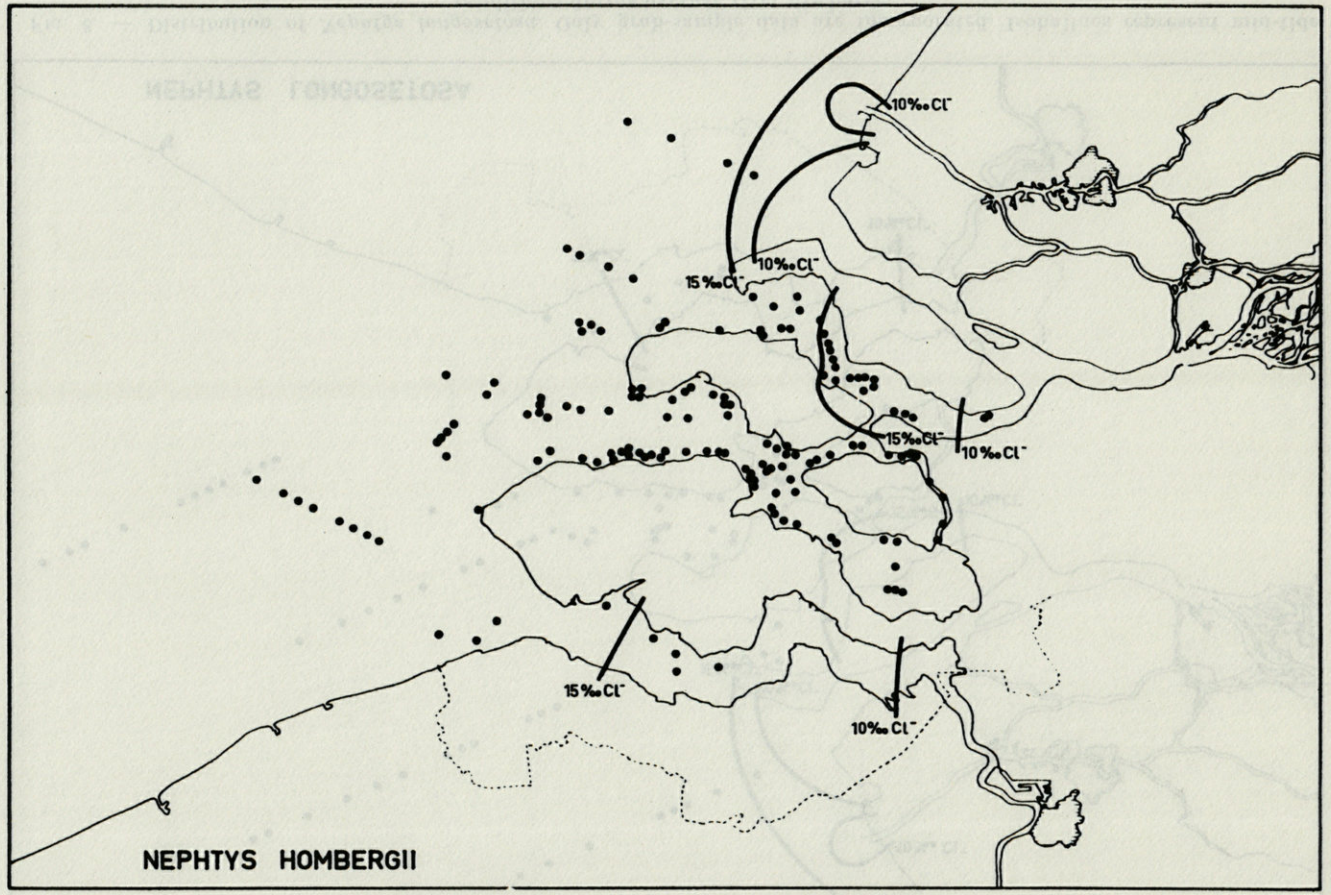


FIG. 5. — Distribution of *Nephtys hombergii*. Only grab-sample data are incorporated. Isohalines represent mid-tide conditions during average river discharge.

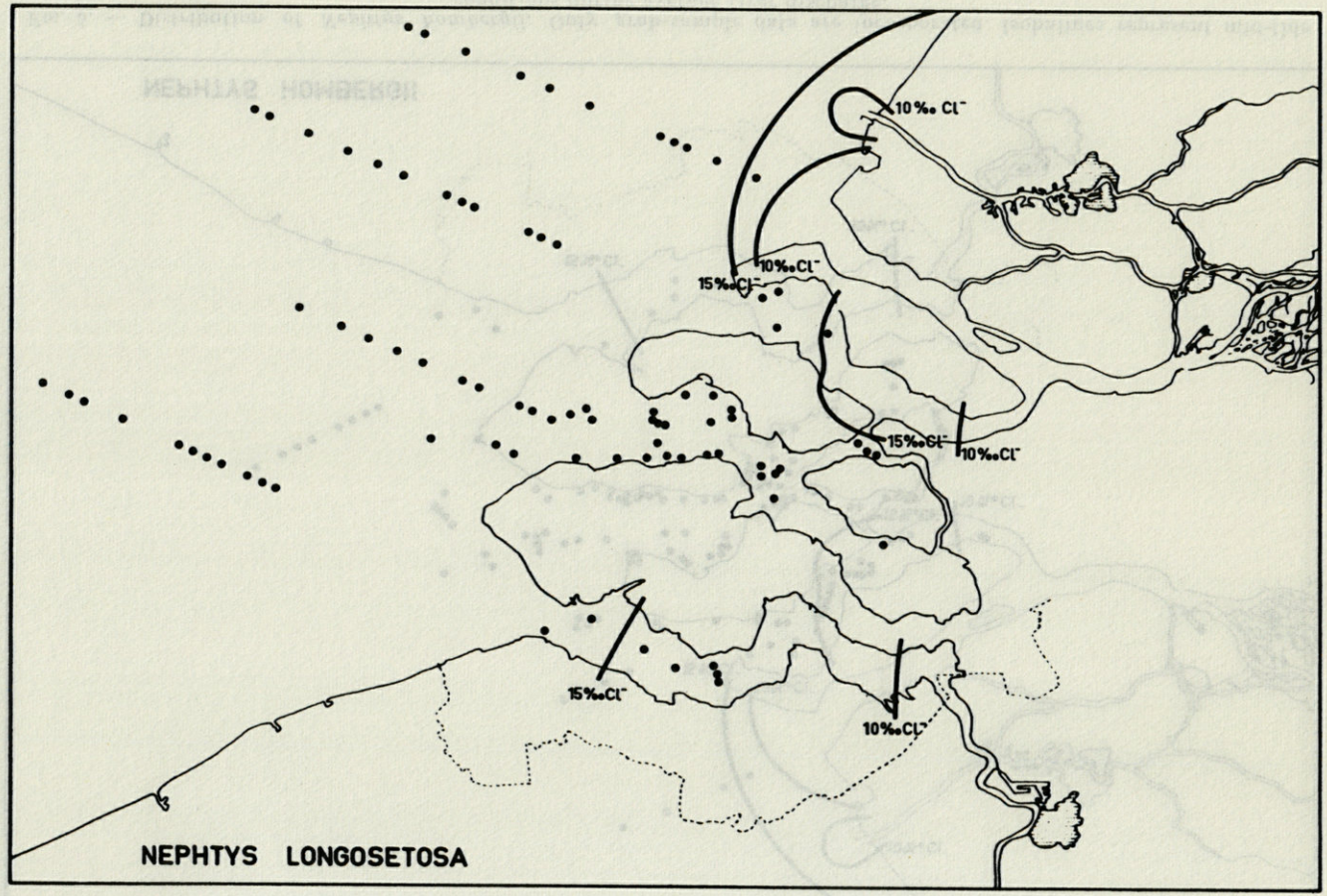


FIG. 6. — Distribution of *Nephtys longosetosa*. Only grab-sample data are incorporated. Isohalines represent mid-tide conditions during average river discharge.

Vertical distribution

In clean sandy beaches *N. cirrosa* may occur in large numbers, as was shown by Clark & Haderlie (l.c.), McIntyre & Eleftheriou (l.c.) and our own results. We also found *N. longosetosa* abundantly in very similar sandflats kept clean by tidal scour. Thus, both species may occur intertidally. The subtidal vertical distribution of these species is also very similar, as is shown by fig. 7. Statistically, there is no significant difference between the subtidal depth distribution of these two species ($0.25 > P > 0.10$).

Our data, however, show a very significant difference with respect to depth between *N. longosetosa* and *N. caeca,* and also *N. hombergii. N. longosetosa* occurs deeper than *N. caeca* ($P < 0.0005$) and also deeper than *N. hombergii* ($P < 0.0005$). For *N. cirrosa* this test could not be applied owing to lack of suitable data, but on the basis of its similarity to *N. longosetosa,* it too may be assumed to occur deeper than *N. caeca* and *N. hombergii.*

N. hombergii is abundant in the muddy sandflats emerging along the estuaries during falling tide. *N. caeca,* on the other hand, was found only once in the intertidal zone. Subtidally, *N. caeca* seems to inhabit relativily deeper areas than *N. hombergii* (fig. 7), but this difference is not significant ($0.25 > P > 0.10$).

Thus, *N. cirrosa* and *N. longosetosa,* which do not show differences in their depth distribution, occur subtidally in the deeper part of the tidal channels, whereas *N. caeca* and *N. hombergii,* which also do not show differences in their subtidal depth distribution, inhabit the shallower parts. *N. caeca,* however, is absent from the intertidal zone, where *N. hombergii* is abundant.

Influence of substrate

Clark & Haderlie (l.c.) have reported that *N. cirrosa* and *N. hombergii* inhabit different types of sediment in the beaches of SW England and Wales : the former lives in clean sandy beaches, the latter in more or less muddy sands. Nevertheless, there appeared to be several beaches with both species living together.

These findings prompted us to make a more detailed study of the nature of the sediment. Fig. 8 shows the grab-samples classified according to their median grain-size, and within each class the number of samples containing the species of *Nephtys* concerned is indicated.

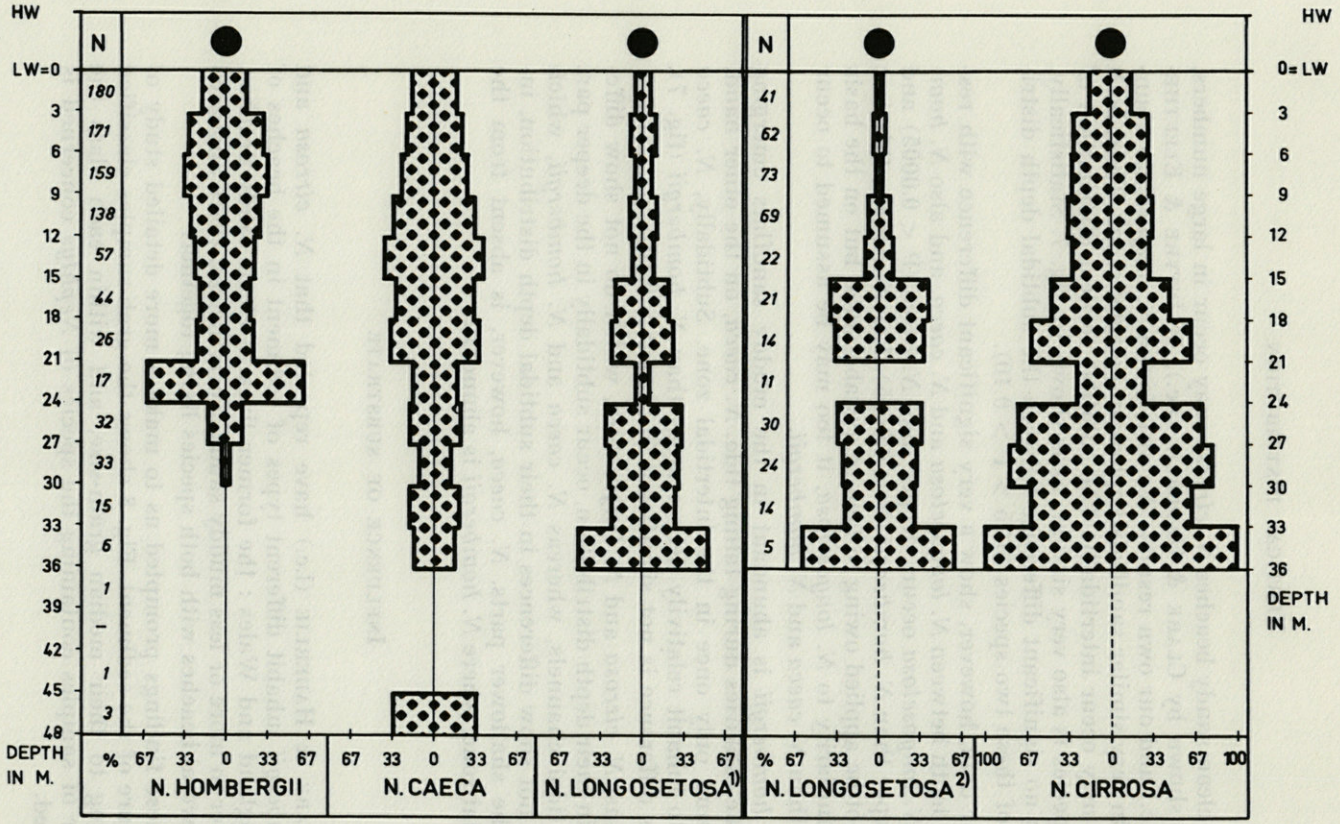


FIG. 7. — Vertical distribution of *Nephtys caeca, N. cirrosa, N. hombergii,* and *N. longosetosa.* The large dots at the top indicate intertidal occurrence; the value at the bottom (horizontal axis) denote the percentage of the grab-samples in each depth-class containing the species in question. On the vertical axis the depth-classes (width 3 m) are represented, together with the number of grab-samples in each class. *N. longosetosa* first is compared with *N. hombergii* and *N. caeca* by means of the combined data of all sampling years (1); secondly this species is compared with *N. cirrosa* by means of the combined data of 1962 and 1966 (2), because the latter species was absent in the years in between.

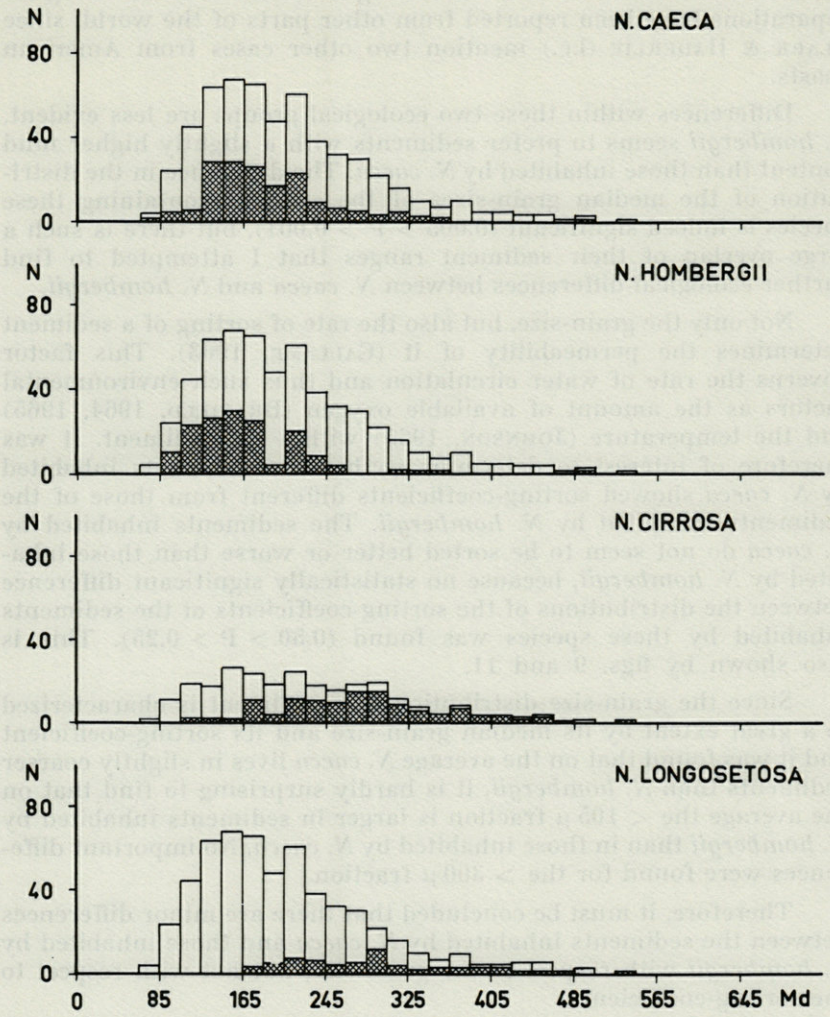


FIG. 8. — Median grain-size of the sediments inhabited by *Nephtys caeca*, *N. cirrosa*, *N. hombergii*, and *N. longosetosa*. The height of the column shows the total number of samples within a certain class of median grain-size; the hatched area shows the number of samples containing the species concerned.

From these results, two ecological groups of nephtyids can be clearly distinguished. One group, comprising *N. caeca* and *N. hombergii*, inhabits the more or less muddy sediments, whereas the other group, formed by *N. cirrosa* and *N. longosetosa*, lives in the more sandy substrates. This agrees very well with the results of

CLARK & HADERLIE (l.c.). It is interesting to see that similar ecological separations have been reported from other parts of the world, since CLARK & HADERLIE (l.c.) mention two other cases from American coasts.

Differences within these two ecological groups are less evident. *N. hombergii* seems to prefer sediments with a slightly higher mud content than those inhabited by *N. caeca*. The difference in the distribution of the median grain-sizes of the samples containing these species is indeed significant ($0.005 > P > 0.001$), but there is such a large overlap of their sediment ranges that I attempted to find further ecological differences between *N. caeca* and *N. hombergii*.

Not only the grain-size, but also the rate of sorting of a sediment determines the permeability of it (CALLAME, 1963). This factor governs the rate of water circulation and thus such environmental factors as the amount of available oxygen (BRAFIELD, 1964, 1965) and the temperature (JOHNSON, 1965) within the sediment. It was therefore of interest to determine wether the sediments inhabited by *N. caeca* showed sorting-coefficients different from those of the sediments inhabited by *N. hombergii*. The sediments inhabited by *N. caeca* do not seem to be sorted better or worse than those inhabited by *N. hombergii*, because no statistically significant difference between the distributions of the sorting-coefficients of the sediments inhabited by these species was found ($0.50 > P > 0.25$). This is also shown by figs. 9 and 11.

Since the grain-size distribution of a sediment is characterized to a great extent by its median grain-size and its sorting-coefficient and it was found that on the average *N. caeca* lives in slightly coarser sediments than *N. hombergii*, it is hardly surprising to find that on the average the $< 105\ \mu$ fraction is larger in sediments inhabited by *N. hombergii* than in those inhabited by *N. caeca*. No important differences were found for the $> 300\ \mu$ fraction.

Therefore, it must be concluded that there are minor differences between the sediments inhabited by *N. caeca* and those inhabited by *N. hombergii* with respect to the grain-size, but not with respect to the sorting-coefficient.

Fig. 8 suggests that *N. longosetosa* inhabits the same grades of sediment as does *N. cirrosa*. With the data available it is not possible to demonstrate a significant statistical difference between the distributions of the median grain-sizes of the sediments inhabited by these species ($0.75 > P > 0.50$).

From figs 10 and 12 it is obvious that there are also no important differences in the sorting-coefficients of the sediments inhabited by these species. The difference between these two distributions is indeed not statistically significant ($P \approx 0.075$).

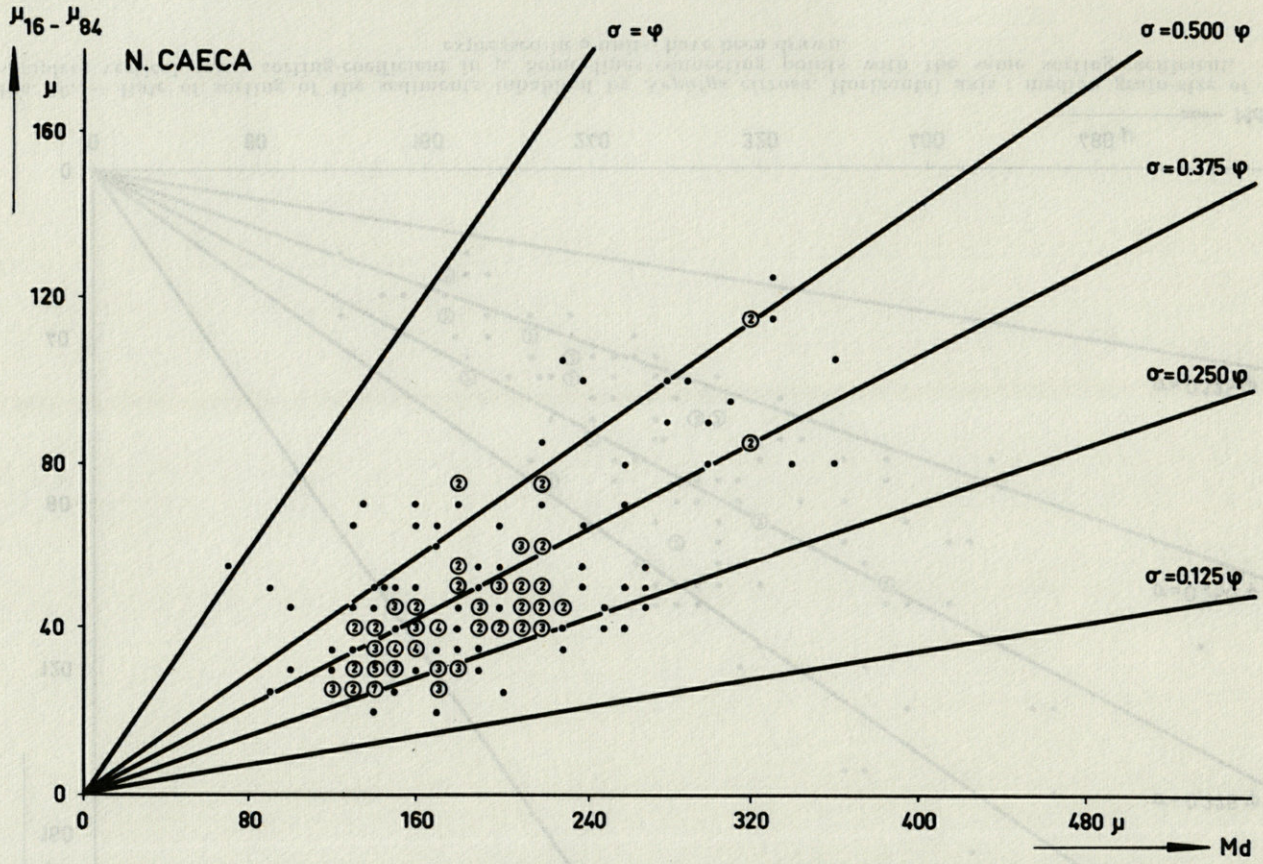


FIG. 9. — Rate of sorting of the sediments inhabited by *Nephtys caeca*. Horizontal axis : median grain-size of the samples; vertical axis : sorting-coefficient in μ. Some lines connecting points with the same sorting-coefficient, expressed in φ-units, have been drawn.

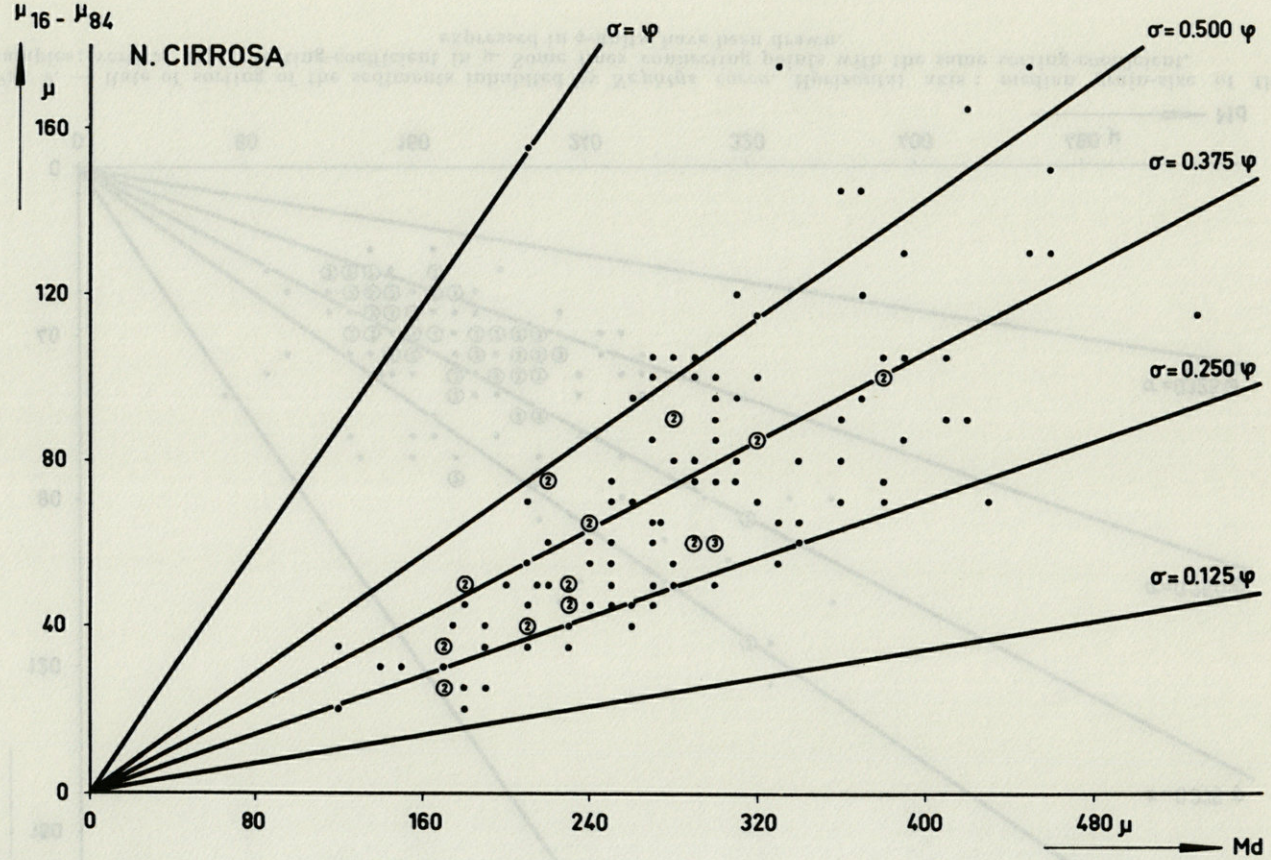


FIG. 10. — Rate of sorting of the sediments inhabited by *Nephtys cirrosa*. Horizontal axis : median grain-size of the samples; vertical axis : sorting-coefficient in μ. Some lines connecting points with the same sorting-coefficient, expressed in φ-units, have been drawn.

Thus, a certain niche diversification is present in the distribution over the various types of sediments. *N. hombergii* and *N. caeca* inhabit especially muddy sands, with the former species predominating in the finer grades. *N. cirrosa* and *N. longosetosa* live in clean sands, apparently without any difference in the type of substrate inhabited.

Discussion

The foregoing makes it clear that in the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse, and Scheldt there are two ecological groups of nephtyids. The first group, consisting of *N. caeca* and *N. hombergii*, occurs in muddy sands and lives in the shallower part of the tidal channels. The other group, consisting of *N. cirrosa* and *N. longosetosa*, lives in clean sands and occurs especially in the deeper part of the gullies. Within the first group *N. hombergii* is usually found in slightly muddier sands than *N. caeca;* moreover, the former species unlike the latter, also occurs intertidally. Within the second group I have been unable to find any differences between the two species in question.

Although these differences seem to concern two factors, it must be pointed out that these factors are interdependent. It has been shown, for example by Postma (1957), that in tidal channels in an estuarine area the coarsest sediments are found in the deepest places, and that the coarseness decreases towards the edges of the gullies. My data from the Delta area wholly confirms these findings, and I therefore conclude that the differences in the distribution of nephtyids are caused by only one factor : either the nature of the sediment or the depth of the water.

For estuarine animals to the best of my knowledge, no correlation between depth distribution and pressure has ever been shown, and from what we know it does not seem very probable. For infauna species in an estuarine area, a correlation between vertical distribution and the depth of the water would most probably be dependent on an influence of temperature or of salinity. Since it has been shown that salinity does not cause distributional differences, it may be ruled out as a factor. Temperature does not seem very probable, because the species living deepest, and consequently in the most stable environment, also live intertidally, where the most extreme temperatures may be reached. Moreover, these species live in sandy sediments, and according to Johnson (1965), temperature conditions are most extreme in sandy sediments, so that higher temperatures are reached there than in muddy substrates. It is therefore justified to conclude that the subtidal distribution of the four species of

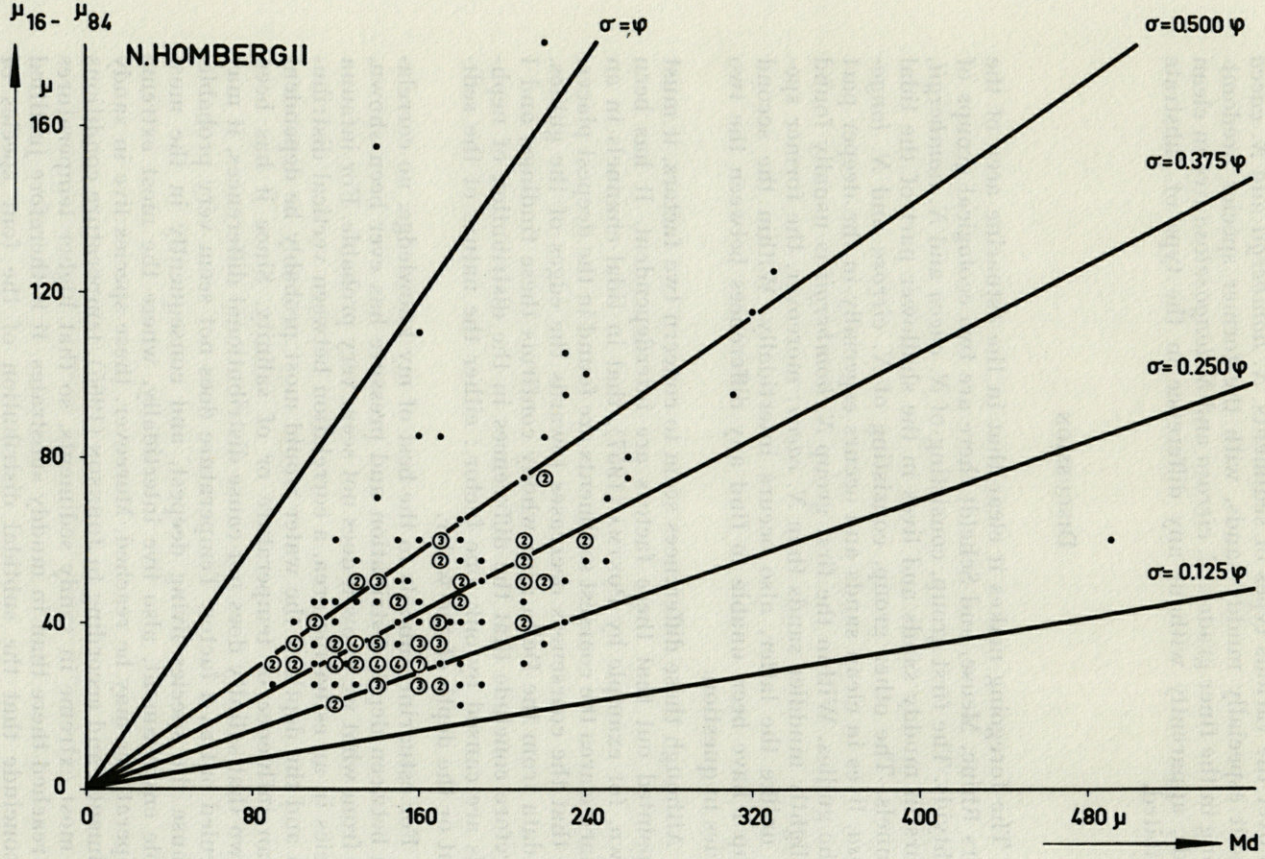


FIG. 11. — Rate of sorting of the sediments inhabited by *Nephtys hombergii*. Horizontal axis : median grain-size of the samples; vertical axis : sorting-coefficient in μ. Some lines connecting points with the same sorting-coefficient, expressed in φ-units, have been drawn.

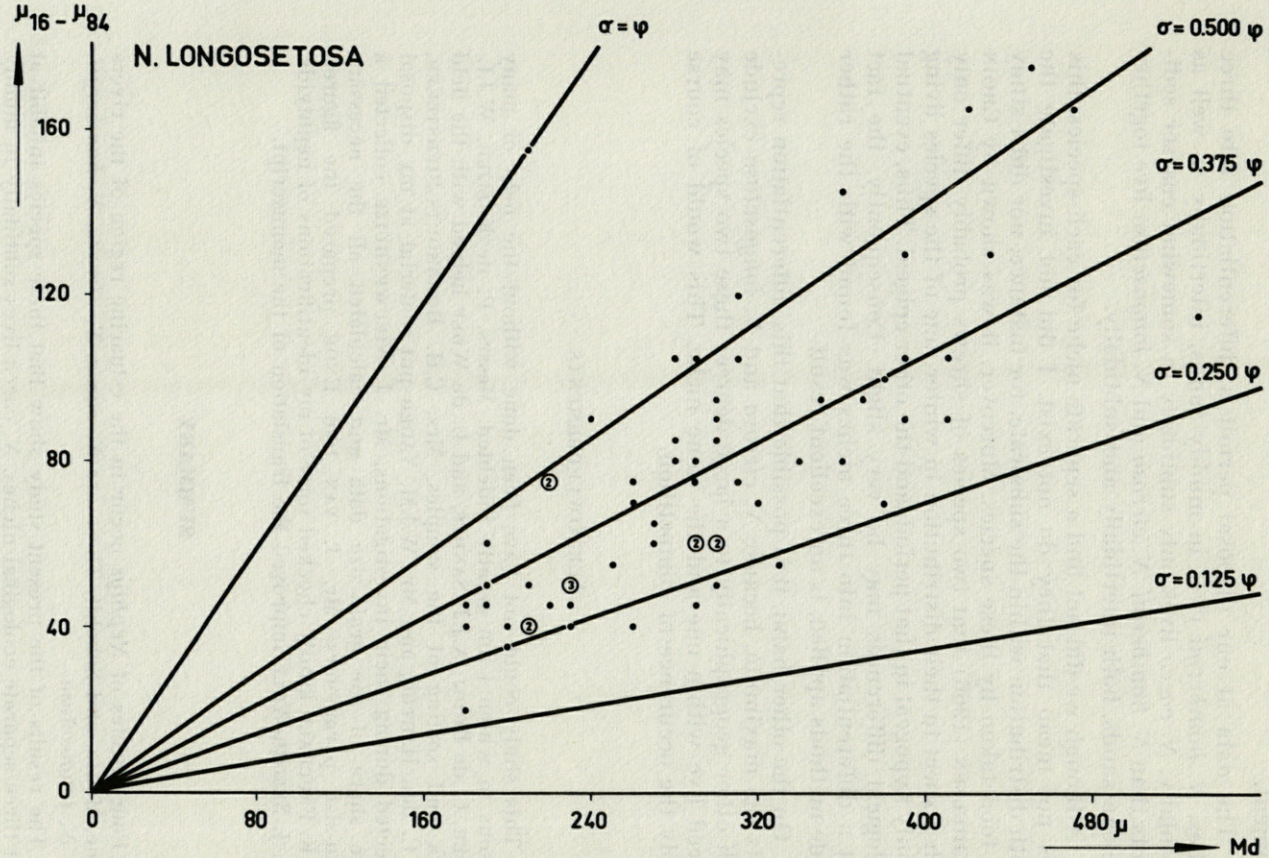


FIG. 12. — Rate of sorting of the sediments inhabited by *Nephtys longosetosa*. Horizontal axis : median grain-size of the samples; vertical axis : sorting-coefficient in μ. Some lines connecting points with the same sorting-coefficient, expressed in φ-units, have been drawn.

Nephtys in the Delta area is determined only by the nature of the sediment.

The data at our disposal permit a differentiation into three niches. *N. hombergii* lives in muddy sands, intertidally as well as subtidally. *N. caeca* lives only subtidally in somewhat coarser sediments than *N. hombergii*. *N. cirrosa* and *N. longosetosa* live together in clean sands, both intertidally and subtidally.

Although we did not find a separate niche for each species, this does not mean that they do not exist. I did not investigate the depth distribution within the substrate, for instance, nor did I study the food taken by these species. Moreover, it was shown by CROIN MICHIELSEN (1966) that two species of shrews probably differ only with respect to their distribution in winter, one of the species living mainly hypogeal in that period, and the other epigeal. Thus, eventual ecological differences may be very slight. Consequently, the fact that a differentiation into three niches was found with the rather crude methods applied, is an excellent result.

On the other hand, it is possible that this differentiation represents the maximum, because *N. cirrosa* and *N. longosetosa* exclude each other geographically to a large degree; these two species may indeed live within one and the same niche. This would of course imply the occurence of competition.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study could not have been done without the help of many persons to whom I am greatly indebted. Messrs. P. de KOEIJER, W.J.L. ROBËR, C. de ROOIJ, A.J.J. SANDEE, and L. de WOLF helped with the field work and sorting of the samples. Mrs. C.H. BORGHOUTS-BIERSTEKER, Dr. C. den HARTOG, and Mr. W.J.M. VADER put material at my disposal collected during their investigations. Mr. J. NIEUWENHUIZE collected a large share of the grain-size data and calculated all the necessary grain-size parameters. Mr. J. VAN DER ENDE prepared the figures. Dr. K. FAUCHALD kindly checked some of my identifications of nephtyids. Mrs. I. SEEGER-WOLF improved the translation of the manuscript.

SUMMARY

Four species of *Nephtys* occur in the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse, and Scheldt. These are *N. caeca, N. cirrosa, N. hombergii,* and *N. longosetosa.*

The results of the present study show that these species inhabit at least three separate ecological niches. *N. caeca* lives subtidally in muddy

sands; *N. hombergii* lives both intertidally and subtidally in even muddier sands. Differences in the rate of sorting of these sediments could not be demonstrated. *N. cirrosa* and *N. longosetosa* live together intertidally as well as subtidally in clean sands showing no differences in the range of the median grain-size or the rate of sorting.

Differences were also lacking in the reactions of the species to low salinities. Differences in depth distribution could be ascribed to the distribution of the sediments.

Although it is possible that not all the relevant ecological differences have been found, the fact that *N. cirrosa* and *N. longosetosa* have different geographical distributions which are almost mutually exclusive, must be given due weight, because it seems also possible that these two species inhabit the same ecological niche.

REFERENCES

BODDEKE, R., 1963. De invloed van de strenge winter 1962-1963 op de garnalenstand. *Viss. Nieuws,* **16** : 126-128.

BRAFIELD, A.E., 1964. The oxygen content of interstitial water in sandy shores. *J. Anim. Ecol.,* **33** : 97-116.

BRAFIELD, A.E., 1965. Quelques facteurs affectant la teneur en oxygène des eaux interstitielles littorales. *Vie Milieu,* **16** (2 A) : 889-897.

CALLAME, B., 1963. Le milieu interstitiel dans les sédiments sableux intercotidaux. *Bull. Inst. océanogr. Monaco,* **60** (1271) : 1-32.

CROIN MICHIELSEN, N., 1966. Intraspecific and interspecific competition in the shrews *Sorex araneus* L. and *Sorex minutus* L. *Archs néerl. Zool.,* **17** : 73-174.

CLARK, R.B. & E.C. HADERLIE, 1960. The distribution of *Nephtys cirrosa* and *Nephtys hombergii* on the south-western coasts of England and Wales. *J. Anim. Ecol.,* **29** : 117-147.

DAVIS, D.S., 1967. The marine fauna of the Blackwater Estuary and adjacent waters, Essex. *Essex Nat.,* **32** : 1-61.

FAUCHALD, K., 1963. Nephtyidae (Polychaeta) from Norwegian waters. *Sarsia,* **13** : 1-32.

FAUVEL, P., 1923. Polychètes errantes. Faune de France 5. 486 pp.

FRIEDRICH, H,. 1938. Polychaeta. Tierwelt Nord- und Ostsee 6 b. 200 pp.

HAMOND, R., 1966. The Polychaeta of the coast of Norfolk. *Cah. Biol. mar.,* **7** : 383-436.

HARTOG, C. DEN, 1963. The amphipods of the deltaic area of the rivers Rhine, Meuse, and Scheldt, in relation to the hydrography of the area. I. Introduction and hydrography. *Neth. Jnl Sea Res.,* **2** : 29-39.

HARDIN, G., 1960. The competitive exclusion principle. *Science,* **131** : 1292-1297.

INMAN, D.L., 1952. Measures for describing the size distribution of sediments. *J. Sed. Petrol.,* **22** : 125-145.

JOHNSON, R.G., 1965. Temperature variation in the infaunal environment of a sand flat. *Limnol. Oceanogr.*, **10** : 114-120.

JOHNSON, R.G., 1967. Salinity of interstitial water in a sandy beach. *Limnol. Oceanogr.*, **12** : 1-7.

JONES, J.D., 1955. Observations on the respiratory physiology and on the haemoglobin of the polychaete genus *Nephthys*, with special reference to *N. hombergii*. *J. exp. Biol.*, **32** : 110-125.

MCINTYRE, A.D. & A. ELEFTHERIOU, 1968. The bottom fauna of a flatfish nursery ground. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **48** : 113-142.

PEELEN, R., 1967. Isohalines in the Delta area of the rivers Rhine, Meuse, and Scheldt. *Neth. Jnl Sea Res.*, **3** : 576-596.

POSTMA, H., 1957. Size frequency distribution of sands in the Dutch Wadden Sea. *Archs néerl. Zool.*, **12** : 319-349.

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

RULLIER, F., 1959. Étude bionomique de l'Aber de Roscoff. *Trav. Stn biol. Roscoff* (N.S.), **10** : 1-350.

SANDERS, H.L., P.C. MANGELSDORF & G.R. HAMPSON, 1965. Salinity and faunal distribution in the Pocasset River, Massachusetts. *Limnol. Oceanogr.*, **10**, suppl. : R216-R229.

SMITH, R.I., 1956. The ecology of the Tamar estuary. VII. Observations on the interstitial salinity of intertidal muds in the estuarine habitat of *Nereis diversicolor*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **35** : 81-104.

SOUTHWARD, E.C., 1956. On some Polychaeta of the Isle of Man. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (12) **9** : 257-279.

WESTHEIDE, W., 1966. Zur Polychaetenfauna des Eulitorals der Nordseeinsel Sylt. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **13** : 203-209.

DISCUSSION

following the paper by W. J. WOLFF

VADER. — During the winters of 1961-1962, and 1962-1963, intertidal populations of *N. hombergii* in the Dutch Waddensea, disappeared completely during periods of frost, and dead specimens were found regularly. However, the populations returned in the course of the summer and autumn, probably by vertical migration from deeper waters. Did you notice the same in the Delta-area ?

WOLFF. — I was only able to study the intertidal populations of *N. hombergii* during some fairly mild winters. In these the majority of the population remained alive, but some losses were noticed in the higher part of the intertidal zone.

VADER. — Did you investigate the diet of the different species ? Even assuming that all are predators, differences in prey-animals diminishing interspecific competition, may exist.

WOLFF. — I did not investigate the food of the animals, but I noticed a few times that *N. hombergii* had taken other species of polychaetes, e.g. *Pygospio elegans* and *Scoloplos armiger*. Although it is possible that there are differences in the diet, it is my impression that these are only slight, because all species behave more or less omnivorous. However, this should be the subject of a closer investigation.

GEORGE. — Did you find that you were readily able to distinguish morphologically between the species investigated or was there an overlap in morphological characters ?

WOLFF. — After some training I was able to distinguish very well between specimens larger than about 2-3 cm. Smaller specimens may often also be identified, especially juveniles of *N. hombergii*. I did not notice any overlap in the morphological characters.

PROBLÈMES BIOLOGIQUES SUGGÉRÉS PAR CERTAINES RÉPARTITIONS D'ANNÉLIDES POLYCHÈTES DANS LA ZONE MEUBLE INTERTIDALE

par Louis AMOUREUX

Faculté libre des Sciences d'Angers, 49-France

SUMMARY

The numerous and repeated observations, the very special biotopes which he notices for certain species of the intertidal zone, induces the ground ecologist to set himself certain problems for which he would like the cooperation of physiologists and even geneticians.

Two examples are given, which are taken from the class of Annelids Polychaetes of the family " Opheliidae " : *Travisia forbesii* Johnston and *Ophelia bicornis* Savigny.

Le présent exposé a pour but d'évoquer quelques problèmes de biologie qui me sont suggérés par la distribution de deux espèces d'Annélides Polychètes des substrats meubles intertidaux : *Travisia forbesi* Johnston et *Ophelia bicornis* Savigny.

Je connais assez bien 8 stations riches de l'espèce *Travisia forbesi* Johnston distribuées sur le pourtour des côtes de Bretagne, tant sur la Manche que sur l'Océan : Rothéneuf, St-Briac, St-Jacut, Térénès, Kéremma, Tizaoson, « Ile Tuhan » et le Croisic.

Des 40 analyses granulométriques effectuées sur des sédiments de ces stations, il ressort que l'espèce est préférante des sables moyens, tolère une certaine proportion de petit gravier ou sables

fins, mais disparaît lorsque le substrat contient sablons ou poudres. Les résultats des 40 tamisages me donnent en effet les fourchettes suivantes pour les diverses classes sédimentaires :

— particules supérieures à 1 250 microns : de 1,2 à 26 %.
— sables moyens compris entre 160 et 1 250 microns : de 68 à 97 %.
— sables fins compris entre 80 et 160 microns : de 0,4 à 9,8 %.
— sablons entre 40 et 80 microns : maximum de 0,1 % exceptionnel.
— en dessous de 40 microns : traces ou néant.

L'absence des éléments fins s'explique au reste par la topographie locale des peuplements. Ceux-ci sont situés sur les bordures ou dans le lit même de ruissellements qui apparaissent lors du jusant, parfois peu en dessous de la mi-marée comme à Rothéneuf, plus souvent au niveau de basse mer de vive eau. Le tassement des particules est assez faible, mais l'hydratation demeure à peu près totale et l'oxygénation toujours bonne pour l'eau de gravité : pas moins de 2 mg au litre... Bien que les plus denses de ces stations se situent en des ruissellements venus de l'arrière pays, voire dans le cours inférieur des rivières côtières, je n'ai jamais remarqué que de très faibles atténuations de la salinité. Ainsi à Rothéneuf, la chlorinité la plus basse était encore de 16 pour mille dans l'eau interstitielle après une quinzaine de journées très pluvieuses... Les teneurs en calcaire ne semblent pas significatives et sont très diverses; par contre j'ai toujours noté une teneur relativement élevée en matière organique : pas moins de 0,35 pour cent.

Ces constatations m'amènent à l'interrogation suivante : les peuplements riches de *Travisia forbesi* se rencontrent au voisinage d'apports en provenance des terres. Sont-ils localisés ainsi parce que se trouve réalisé en ces lieux un harmonieux équilibre entre exigences souvent opposées (et je pense en particulier à la richesse alimentaire et à l'oxygénation, l'hydratation)... ou bien faut-il songer encore à un problème d'un autre ordre, à savoir l'existence en ces points de « microorganismes particuliers » ou d'éléments organiques spéciaux que l'on ne rencontre pas ailleurs ou du moins pas en quantité suffisante et dont l'espèce a un besoin absolu au moins à certains stades ? J'aimerais intéresser des biochimistes à cette question.

Ophelia bicornis Savigny de la même famille que *Travisia* avec qui il cohabite en quelques points, me pose des problèmes analogues mais plus complexes. Sur les côtes françaises occidentales de la Manche et de l'Atlantique, je connais personnellement près de trente stations. L'espèce s'y trouve sous deux formes principales :

— la forme typique *Ophelia bicornis* à 15 paires de branchies avec la première paire au 11^{me} sétigère;

— la forme (jadis espèce) *Ophelia radiata* Delle Chiaje avec seulement 14 paires de branchies par disparition de la dernière.

Dans la plupart des stations, les deux formes cohabitent; cependant, en certaines, la forme *bicornis* est presque exclusivement représentée; il en est de même, quoique à un degré moindre pour la forme *radiata* en d'autres stations. Enfin, au Guillec, petit cours d'eau du Nord-Finistère, à 15 kilomètres à l'ouest de Roscoff, on ne trouve dans l'amont du peuplement que la forme *bicornis* et l'on passe progressivement à un mélange des deux formes puis à l'effacement des *bicornis* au profit de la variété *radiata*.

En plusieurs des stations importantes et denses des divers types, des prélèvements périodiques ont été effectués 5, 6 ou même 7 années consécutives; sur un total de près de 40 000 vers ainsi analysés, je n'ai pas constaté de variation significative dans la distribution des deux types.

L'examen plus approfondi aboutit, à partir de cet ensemble, aux constatations suivantes :

1°) les peuplements à peu près purs et vraiment stables de la forme typique *bicornis* se situent en des « culs de sac » (et ceci rejoint les constations de Bellan et Giordani-Soika pour la Méditerranée), de mode abrité ou semi-abrité. Ils sont généralement au voisinage immédiat d'apports d'eaux douces (avec tout ce que cela comporte de possibilités), le sédiment est fortement essoré lors de l'émersion sur plus d'un décimètre généralement et de ce fait il se produit parfois de brusques et fortes variations de chlorinité lors de longues périodes de pluie ou d'averses brutales comme je l'ai constaté à plusieurs reprises.

2°) les peuplements où la forme *radiata* est très largement dominante appartiennent à des plages ouvertes, moins riches en matière organique; les zones de grande densité se situent à peu près à l'horizon de résurgence des eaux marines accumulées dans l'estran supérieur lors de la haute mer, et à l'abri semble-t-il de dessalures brutales ou d'influences immédiates véhiculées des terres de l'arrière pays; le sédiment de ces niveaux est d'ailleurs à peu près toujours hydraté au maximum ou peu s'en faut.

Ceci me conduit aux questions suivantes :

1°) Suis-je en présence d'une espèce et race unique qui diversifierait ses phénotypes à la suite d'actions positives du milieu, par des phénomènes d'induction ou d'inhibition... et dans ce cas, quels sont les agents responsables ?

2°) Faut-il, au contraire, admettre au départ deux variétés ou sous-espèces génétiquement différentes, en cohabitation stabilisée sur certaines stations, alors qu'une seule des deux formes existe ou s'adapte aux conditions locales dans les stations de type à peu près pur ?

Personnellement je penche pour la seconde interprétation. Il serait intéressant, me semble-t-il, que l'on attaquât directement le problème par des études telles que celles des caryotypes, ou encore des analyses biochimiques faisant apparaître des différences significatives entre les deux types morphologiques... Pour ma part, à la suite d'expériences préliminaires très limitées mais encourageantes, j'ai abordé le problème sous un autre angle. J'ai prélevé des milliers d'individus de peuplements arcachonnais de type *radiata* et je les ai implantés en Bretagne dans un peuplement bien analysé par moi et de type *bicornis* à peu près pur. Dans quelques années on pourra peut-être tirer quelques conclusions valables de cette expérimentation en milieu naturel.

RÉSUMÉ

Les observations nombreuses et répétées, les biotopes très particuliers qu'il constate pour certaines espèces de la zone intertidale amènent l'écologiste à se poser des problèmes pour la solution desquels il aimerait le concours de physiologistes, voire de généticiens.

Deux exemples en sont donnés, pris dans la classe des Annélides Polychètes, famille des Opheliidae : *Travisia forbesi* Johnston et *Ophelia bicornis* Savigny.

DISCUSSION

de la communication de L. AMOUREUX

BELLAN. — Que pensez-vous du facteur température dans la différenciation des différents peuplements d'*Ophelia* ?

AMOUREUX. — Le problème n'a pas été envisagé. Des observations de B. SALVAT sur des stations analogues ou identiques, ont montré que les variations thermiques journalières étaient très atténuées et rapidement nulles à quelques centimètres de profondeur.

BELLAN. — Avez-vous remarqué des différences de températures entre l'eau interstitielle des sédiments dans le bassin d'Arcachon et en mer ouverte dans la même région ?

AMOUREUX. — La température n'a pas fait l'objet d'attention précise. Je rappelle cependant que, dans les sables saturés, les variations thermiques journalières sont très atténuées dès les premiers centimètres.

CHASSÉ. — Dans les stations mixtes à *O. bicornis* et *O. radiata* existe-t-il une zonation verticale locale, en chaque station, se traduisant par des pourcentages différents en surface et en profondeur des deux formes ?

AMOUREUX. — Le fait n'a pas été recherché. Il a été constaté par contre, lors de quelques études séparées sur des fractions étagées d'une même verticale, que la population demeurait groupée à un même niveau altitudinal.

ELKAIM. — Dans un estuaire (Maroc) j'ai trouvé successivement dans le même lieu les 2 formes *bicornis* et *radiata*.

AMOUREUX. — On ne peut, de ce fait, conclure ni en faveur de la dualité de « races » (solution la plus simple apparemment), ni en faveur d'une « race » unique qui évoluerait vers deux phénotypes différents par suite des variations du milieu (période très pluvieuse et période sèche par exemple) où se sont trouvés les stades jeunes sensibles.

FACTORS CONTROLLING POPULATION LOCALIZATIONS IN POLYCHAETE WORMS

by John S. GRAY

Wellcome Marine Laboratory,
Robin Hood's Bay, Yorkshire, England

KURZFASSUNG

Der *Polychaete Scolelepis fuliginosa* (Claparède) ist an bestimmten Orten in Dichten von 280 Individuen pro m^2 gefunden worden. Diese örtlich begrenzten Bestandesdichten konnten nicht mit dem hohen Gehalt des Sandes an organischer Substanz oder mit der unterschiedlichen Grösse der Sandkörner in Beziehung gebracht werden. Durch chemische und physikalische Behandlung konnte natürlicher Sand für die Tiere unattraktiv gemacht werden.

Die attraktiven Eigenschaften konnten wieder hergestellt werden, indem man den unattraktiven Sand mit Bakterien natürlichen Sandes beimpfte. Nur bestimmte Bakterienarten konnten eine vollständige Wiederherstellung der attraktiven Eigenschaften bewirken. Bei Experimenten mit synthethischem Sand konnte festgestellt werden, dass die attraktiven Eigenschaften sich aus vier Komponenten zusammensetzen :

1) Die Absorptionsschicht der Körneroberfläche.
2) Eine bestimmte Bakterienzahl.
3) Der wichtigste Faktor war, dass die Bakterien einer bestimmten bevorzugten Art angehörten.
4) Die Tiere selber können die attraktiven Eigenschaften des Substrates steigern, indem sie gewisse attraktive chemische Substanzen ausscheiden.

Hinsichtlich der Fähigkeit sandbewohnender Polychaeten, bestimmte Sandzonen voneinander zu unterscheiden, ergeben sich folgende drei Haupttypen :

Typus 1. Höchstes Unterscheidungsvermögen : sedentäre Polychaeten, die bereits im Larvenzustand eine endgültige Auswahl des Substrates treffen, z.B. *Sabella, Ophelia, Lanice.*

Typus 2. Mittleres Unterscheidungsvermögen : halbbewegliche Würmer mit Populationen, bei welchen die adulten Formen eine Substratauswahl aufweisen können, z.B. *S. Fuliginosa, Arenicola.*

Typus 3. Kein Unterscheidungsvermögen : wandernde Formen, die in Bezug auf Nahrung und Gänge nicht von der Art des Substrates abhängig sind, z.B. *Nephtys.*

Introduction

Many sand and mud living polychaete worms occur in localized patches rather than being uniformly distributed. There have been few studies carried out on the factors producing such population localizations. Such studies that have been undertaken have usually dealt with larval substrate selection, such as those of Wilson (1955) on *Ophelia bicornis* Savigny and Wilson (1968) on *Sabellaria* larvae. However, the author has shown that motile adults of the interstitial archiannelids *Protodriloides symbioticus* (Giard) (Gray, 1966), *P. rubropharyngeus* Jägersten (Gray, 1967 a) and *P. hypoleucus* Armenante (Gray, 1967 b) show marked preferences for sands containing favourable species of bacteria. Meadows has shown that adults of the amphipod *Corophium* select sands of particular grades (1964 a), and sands that contain favourable species of bacteria (1964 b). Thus it seemed likely that sandliving polychaetes with motile adults might be expected to show similar preferences.

A number of discrete populations of the spionid *Scolelepis fuliginosa* (Claparède), were located at Robin Hood's Bay. Day (1934) has previously described the larval development of this species, and Day & Wilson (1934) have shown that *S. fuliginosa* larvae were able to delay their metamorphosis until a suitable substrate was found. As *S. fuliginosa* adults are able to swim actively, it was thought that the population localizations observed might, in part, be produced by substrate selection by the adult worms. The experiments described were designed to test this hypothesis.

Plate 1

Populations of *S. fuliginosa* on a sandy beach at Robin Hood's Bay, Yorkshire, England.

A. Colonies of *S. fuliginosa* can be seen as raised ridges with flat tops, contrasting with the ripple marks on most of the beach.

B. Close up of an *S. fuliginosa* colony, showing individual worm tubes with *Enteromorpha* attached to the tubes, suggesting that the sand in this area is fairly stable.

a

b

MATERIAL AND METHODS

The horizontal distribution of *S. fuliginosa* at Robin Hood's Bay was assessed by removing 1/4 m^2 of sand to a depth of 30 cm and sieving this through a fine nylon mesh screen. The animals remaining on the screen were counted. A sample of 150-200 g of sand from each station was taken. From each sample, four replicate samples of approximately 10 g were taken and washed free from salt by shaking in a beaker of distilled water and allowing the sand to settle. The samples were dried at 110 °C for 6 h and then weighed. After incineration at 500 °C for 2 h the samples were allowed to cool in a dessicator and re-weighed. The loss in weight on incineration was taken as a crude measure of the organic content of the sand and was expressed as a percentage of the total sample weight.

The remaining sand was washed and dried at 110 °C for 6 h. The dried sand was sieved on a series of metal screens and the grain size distribution pattern was expressed as a percentage, of the dry weight.

Animals used in experiments were collected by removing sand containing animals to the laboratory. This sand (termed natural sand) was placed in a flat dish with a cover of sea-water. On shaking gently the animals came to the sand surface and were removed to a separate container of clean sea-water. The experiments were conducted in 30 cm diamplastic containers filled to a depth of 5 cm with laboratory sea-water (33.5 ‰). In the simple choice experiments two piles of sand were added each covering 1/4 of the area of the dish bottom to a depth of 0.5 cm. Approximately twenty animals were added to the clear area of the dish and left for 3-4 h shielded from lateral illumination. Each experiment was repeated four times. After 3-4 h the animals contained in each pile of sand were counted. If both piles of sand were natural habitat sand it was found that each pile contained the same number of animals within experimental limits of 5 %. Thus the ratio of the number of animals in separate piles of sand was unity for natural sand. If sands treated in different ways were offered to the animals in a simple choice with natural sand, the ratio of the number of animals in treated sand compared to the number of animals in natural sand could be compared quantitatively. This ratio is termed the attractiveness index (A.I.) of the sand (GRAY, 1966, 1967 a), natural sand having an A.I. of 1.0 ± 0.05. Animals once used in experiments were discarded.

DISTRIBUTION ON THE SHORE

Under calm conditions the populations of *S. fuliginosa* could easily be seen with the naked eye, as they formed raised ridges on the beach, frequently with *Enteromorpha* attached to the ridges (see

Plate 1). Closer examination of these ridges showed a dense colony of worm tubes (Plate 2). *S. fuliginosa* occurs in population densities of up to 280/sq m in such ridges. One metre either side of the ridge no animals existed. Samples taken across such a ridge showed that there was no correlation between the number of worms and the organic content of the sand (Table1). Table 1 also shows that although the sands have broadly similar grain size distribution patterns they contained widely different numbers of animals. Samples 4 and 7 however, which contained the largest number animals had a higher percentage of coarser sand (250-500 μ) whereas samples having the largest percentages of fine sand (1, 2, 8, 9, 10) contained the smallest number of worms.

TABLE 1

Number of *S. fuliginosa* in 0.25 m.sq. sampled at one metre intervals accross a sandy patch at Robin Hood's Bay

Sample	No. of worms	% organic matter	% Grain Size Composition of Sand				
			0-125 μ	125-250 μ	250-500 μ	500-1000 μ	> 1000 μ
1	5	1.16	4.9	78.4	15.3	0.8	0.4
2	0	1.07	3.2	83.1	12.9	0.5	0.1
3	20	3.78	0.9	74.6	13.8	0.4	0.2
4	43	0.36	1.5	36.9	58.3	2.4	0.2
5	27	0.96	1.25	78.7	18.9	0.4	0.6
6	17	5.47	0.9	89.7	9.0	0.2	0.1
7	70	7.72	0.9	71.2	27.4	0.3	0.2
8	0	2.31	4.9	78.7	15.1	0.8	0.4
9	0	1.54	3.2	83.1	12.9	0.5	0.1
10	0	1.65	3.4	89.6	6.7	0.1	0

At low tide, when the populations were sampled, *S. fuliginosa* occurred at a depth of 20-25 cm in a black layer of sand. The tubes, however, ran vertically to the sand surface. In simulated conditions in the laboratory with a covering of sea-water over the sand, *S. fuliginosa* typically has the first 10-15 segments of the body out of the top of the tube. Thus although apparently preferring the black layer of the sand, the animals feed and live at the top of their tubes when the tide is in. *S. fuliginosa* is able to tolerate the anoxic conditions of the black layer but does not necessarily feed in this layer. A motile adult worm might therefore be expected to select the surface layers of sand rather than sand at a depth.

Natural surface sand was sieved wet and the different grades of sand were offered to *S. fuliginosa* in sample choice experiments against natural sand. Table 2 shows that sands finer than 180 μ are refused, whereas sands coarser than 180 μ are highly attractive. Thus the field observations that *S. fuliginosa* refuses fine sand

and prefers coarser sand is confirmed by their preferences in this experiment. However, grain size differences alone cannot explain the observed differences in numbers within similar grades of sand. It was thought that where high numbers of animals occurred the sand prossessed some attractive property to *S. fuliginosa*. Thus the ability of the animals to detect chemical and physical differences between different sands was investigated.

TABLE 2

Grain size preferences of *S. fuliginosa* adults tested in a simple choice experiment of graded against natural sand

Grade of sand μ	No. of animals used	Attractive Index
> 1000	18	3.66
1000-500	22	1.75
500-250	21	2.0
250-180	23	1.30
180-125	20	0.33
< 125	16	0

DESTRUCTION OF THE ATTRACTIVE PROPERTY OF NATURAL SAND

Natural habitat sand was treated with a variety of chemicals by shaking the sand for ten minutes and then washing thoroughly with ten changes of distilled water. Heated, dried and autoclaved sands were similary washed in distilled water. Each treated sand was offered to the animals in a simple choice experiment following the technique described earlier.

Table 3 shows the effect of these chemical and physical treatments on the attractive property of natural sand. A control experiment was conducted using two piles of natural sand. Chemical treatments of the substrate such as acid cleaning, cetyltrimethylammonium bromide (C.T.A.B.) (0.1 %), absolute alcohol and 5 % formalin all render the sand highly unattractive to the animals (A.I. 0-0.01). However, heating the substrate (0.30) drying it (0.48) and autoclaving (0.60) had less effect on the attractive property. This suggests that natural sand has a chemically attractive property, part of which could be related to the presence of live micro-organisms, as 40-70 % of the attractiveness is destroyed by merely heating the sand. Heat treatment would be expected to kill the micro-organisms.

TABLE 3

Destruction of the attractive property of natural sand, assessed by a simple choice of treated against natural sand

Type of treatment	No. of animals used	A.I. before treatment	A.I. after treatment
Acid cleaning (conc. HNO_3)	61	1.0	0
C.T.A.B.	74	1.0	0.01
Absolute Alcohol	81	1.0	0
5 % Formalin	73	1.0	0
Autoclaving (1.0 Kgm/cm^2 20 min)	60	1.0	0.39
Drying at room temp.	92	1.0	0.48
Heating to 60°C	88	1.0	0.30
Control			
Two piles of natural sand	86	1.0	0.96

RECONSTITUTION OF THE ATTRACTIVE PROPERTY TO UNATTRACTIVE SAND

Acid-cleaned, autoclaved and dried sands were soaked in three different media for two weeks and then tested for attractiveness in a simple choice experiment. Table 4 illustrates the effects of these treatments.

Acid-cleaned sand regained its full attractiveness (A.I. = 1.0) on soaking in normal sea-water, whereas sterile sea-water produced a smaller increase in attractiveness (A.I. = 0.46) and distilled water a still smaller increase (0.24). With autoclaved sand soaked in boiled distilled water the attractiveness level was reduced (0.39 to 0.33), whereas in sterile sea water it increased slightly (0.39 to 0.56) whilst normal sea-water brought about a distinct improvement in attractiveness (0.39 to 0.76). Dried sand however, had comparable attractiveness indices in all three media (0.71, 0.59 and 0.69 in distilled water, sterile sea-water and normal sea-water respectively), suggesting that the attractive property can be restored merely by re-hydration of dried sand. As the addition of normal sea-water improved the sand comparably more than sterile sea-water in all the experiments, a live organism seemed to be implicated, so an experiment inoculating sterile sand with sand bacteria was done.

TABLE 4

Re-constitution of the attractive property to sands rendered unattractive by chemical and physical treatments.

Type of sand	Soaked in	No. of animals used	A.I. before treatment	A.I. after treatment
Acid cleaned sand	Boiled distilled water	36	0	0.24
	Sterile sea-water	45	0	0.45
	Normal sea-water	40	0	1.0
Auto-claved sand	Boiled distilled water	60	0.39	0.33
	Sterile sea-water	68	0.39	0.56
	Normal sea-water	51	0.39	0.76
Dried sand	Boiled distilled water	41	0.48	0.71
	Sterile sea-water	54	0.48	0.59
	Normal sea-water	69	0.48	0.69

INOCULATION OF BACTERIA ONTO STERILE SAND

Natural sand bacteria were obtained by shaking the sand in sterile sea-water and inoculating onto a solid medium of Zobell's marine agar (ZOBELL, 1946). The plates were incubated at 22 °C for 4 days. Cultures of sand bacteria were inoculated onto each of eight 250 ml flasks containing 50 g of sterilized sand and 100 ml of sterilized sea-water. The flasks were incubated in a 22 °C oven. At daily intervals the number of bacteria per g of sands was assessed by serial dilution counts, following the method used by the author (GRAY, 1966, 1967 a). The sands were tested for attractiveness against natural sand in a simple choice experiment at daily intervals. The controls were tested on the first and last day of the experiment. The experiment was repeated twice.

Fig. 1 shows the result of this experiment. The attractiveness of the inoculated sand clearly increases with the increase in number of bacteria. After seven days the fully attractive level is almost completely restored (A.I. 0.90). It was thought that some species of bacteria might be more favourable to *S. fuliginosa* than others.

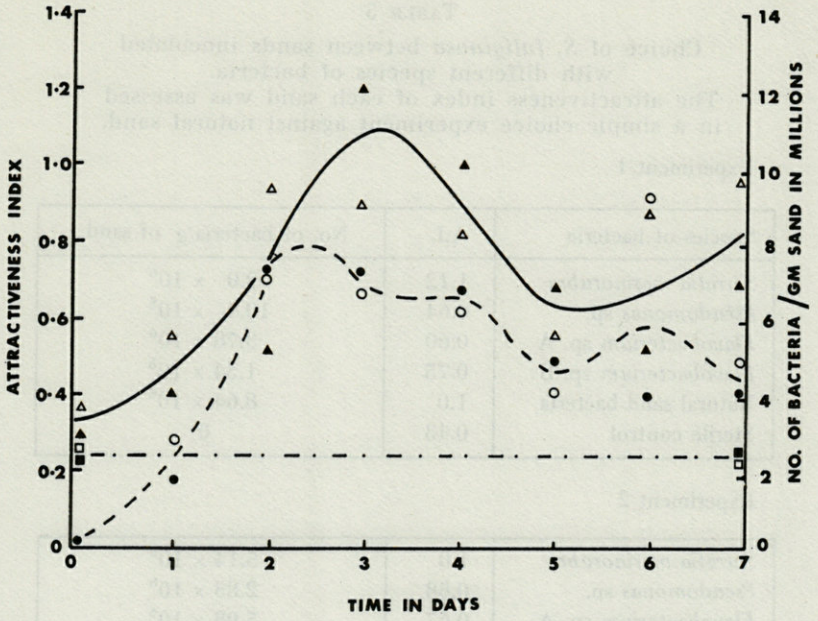


FIG. 1. — Increase in attractive property to *S. fuliginosa* of sterilized sand (triangles) produced by an increase in numbers of natural sand bacteria (circles) inoculated onto this sand. An uninoculated sterile control (squares) remains unattractive. The open symbols are experiment 1 and the closed symbols are experiment 2.

DISCRIMINATION BETWEEN BACTERIAL SPECIES

Five flasks containing 50 g of autoclaved natural sand were inoculated with known species of marine bacteria with natural sand bacteria. A sixth flask remained as a sterile control. After incubation for three days the number of bacteria per gram of sand were assessed, by serial dilution and plate counts. The attractiveness index of each sand was measured in a simple choice experiment against natural sand. It was not possible to conduct a satisfactory multiple choice experiment with all the sands although this would have been preferable.

In Table 5, experiments 1 and 2 show a high degree of correlation in terms of A.I. ($t = 9.7$, $t = 3.70$ at $p = 0.005$, Spearmans Rank Correlation). *Serratia marinorubra* is as attractive as natural sand bacteria whereas *Flavobacterium* species A and B and *Pseudomonas* are appreciably less attractive. Although in experiment 1 a

TABLE 5

Choice of *S. fuliginosa* between sands inoculated with different species of bacteria.
The attractiveness index of each sand was assessed in a simple choice experiment against natural sand.

Experiment 1

Species of bacteria	A.I.	No. of bacteria/g of sand
Serratia marinorubra	1.12	9.0×10^6
Pseudomonas sp.	0.64	10.4×10^5
Flavobacterium sp. A	0.60	3.78×10^6
Flavobacterium sp. B	0.75	1.54×10^6
Natural sand bacteria	1.0	8.64×10^6
Sterile control	0.43	0

Experiment 2

Serratia marinorubra	1.0	5.14×10^6
Pseudomonas sp.	0.88	2.83×10^6
Flavobacterium sp. A	0.67	5.98×10^6
Flavobacterium sp. B	0.75	4.86×10^6
Natural sand bacteria	0.97	3.41×10^6
Sterile control	0.51	0

rank of the number of bacteria/g of sand corresponded to the rank of the attractiveness indices, this was not the case in experiment 2. Indeed it is scarcely conceivable that the animals can detect differences in numbers between 5.98 (*Flavobacterium* A) and 5.14 (*Serratia*) $\times 10^6$ bacteria/g. The clear discrimination between these two bacteria species cited (A.I. 0.67 and 1.0 respectively) is presumably due to species rather than numerical differences.

EXPERIMENTS WITH ARTIFICIAL SAND

A purely artificial substrate of lead-free glass beads 180-250 μ diameter (manufactured by the Ballotini Manufacturing Co. Ltd., Barnsley Yorkshire) was obtained. It was hoped to produce a sand as attractive as natural sand by combining the results of previous experiments.

Fresh ballotini when tested against natural sand in a simple choice experiment were highly unattractive (Table 6). Some ballotini

TABLE 6

Reconstruction of attractive property on an artificial sand (180-250 μ diameter ballotini).
Simple choice experiments of ballotini against natural sand were used.

Ballotini	Treatment	No. of animals used in test	A.I.
Fresh	None	45	0
Fresh	Soaked in sea-water 5 days	33	0.55
Fresh	Soaked in sea-water 2 weeks.	50	0.86
Fresh	Inoculated with natural sand bacteria 4 days	46	0.44
Soaked in sea-water 5 days	Inoculated with natural sand bacteria 4 days	38	1.11
Soaked in sea-water 5 days	Inoculated with *S. marinorubra* 4 days	39	0.69
Soaked in sea-water 5 days	Inoculated with *S. marinorubra* 4 days 20 animals added and removed before testing	42	0.99

were tested for attractiveness after soaking in sea-water for five days and 2 weeks. Table 6 shows that the A.I. had risen to 0.5 after five days and 0.86 after two weeks. Results comparable to those produced by soaking acid-cleaned sand in normal sea-water (Table 4).

Inoculation of sand bacteria onto fresh ballotini produced no marked increase in attractive property after 4 days (A.I. 0.44) whereas previously soaked ballotini, which has been sterilized and then inoculated produced a marked increase in attractiveness level (A.I. 1.11) (Table 6). Presumably the bacteria were not able to attach to fresh ballotini, whereas a film coating the grains (produced by prior soaking), although denatured and rendered unattractive on sterilization (A.I. 0.5), supplied a suitable attachment surface for the bacteria.

Serratia marinorubra which was as attractive as the natural sand bacteria (Table 4) when inoculated onto sterile sand gave an increase in attractiveness when inoculated onto ballotini closely similar to that produced by natural sand bacteria (A.I. *Serratia* 0.69. A.I. natural sand bacteria 0.77, after 4 days). Ballotini which had been soaked, sterilized and inoculated with *S. marinorubra* were

stood with 20 animals for 24 h. The animals were removed and the ballotini were tested for attractiveness. Another sample was treated similarly but had no animals added. Table 6 shows the results of this experiment. The animals therefore, apply a chemical to the ballotini which attracts other members of the species (A.I. with animals 0.99, without animals 0.69).

Factors controlling population localizations

The high densities of *S. fuliginosa* (280/m²) found in restricted areas of the beach at Robin Hood's Bay are not related to small differences in the grain size composition of the beach. Sands of comparable grain size distribution had widely different numbers of animals present. *S. fuliginosa* only actively refuses grains finer than 180 µ. Interstitial species are more dependent on the grade of sand and have more distinct grain size preferences (Gray, 1966, 1967 a;1967 b).

George (1964) suggested that the polychaete *Cirriformia tentaculata* (Montagu) was limited to areas of mud containing a high percentage of organic matter. However, high densities of the spionid *Nerine cirratulus* (Delle Chiaje) could not be correlated with high percentages of organic matter (Joyner, 1955). *S. fuliginosa* is similar to *N. cirratulus* in this respect.

Treatment of the natural habitat sand with chemicals rendered it highly unattractive to *S. fuliginosa*. However, heat treatment and drying had a far less destructive effect, results similar to those obtained by Gray, 1966, 1967 a, 1967 b) for three species of *Protodrilus*. The attractive factor to *S. fuliginosa* was only partly destroyed by heat (A.I. 1.0 before treatment reduced to 0.3-0.4 after treatment). Normal sea-water was more effective than sterile sea-water and distilled water in restoring the attractive property to acid-cleaned, autoclaved and dried sand, suggesting that a live component was responsible for the attractive property. Inoculation of natural bacteria onto sterilized sand produced an almost complete restoration of the attractive property. However, certain species of bacteria were more effective at restoring the attractive property than others. This closely parallels the author's experiments on protodrilids.

The experiments with ballotini indicate that there are four distinct components of the attractive property. First, an adsorbed layer must be present on the grains. This provides a surface for the attachment of a certain number of bacteria per gram of sand : the second component. Third and most important, the bacteria must be of a favourable species. Fourth, the presence of a chemical

produced by the animals themselves attracts other members of the same species.

Thus with the sand living species that have been investigated namely adult protodrilids (GRAY, 1966, 1967 a, 1967 b), larvae of *Ophelia bicornis* (WILSON, 1952, 1955), larvae of *Nassarius obsoletus* Say (SCHELTEMA, 1961) and adult *Corophium* (MEADOWS, 1964 b), and probably *S. fuliginosa* larvae (DAY & WILSON, 1932), the animals are able to seek out favourable species of bacteria present on the sand-grain surfaces.

S. fuliginosa discriminates between different bacteria present in the sand by what CRISP & MEADOW (1964) have called a « tactile chemical response », in their experiments on the settlement of *Balanus* larvae. The widespread occurrence of this response in the larvae of many marine animals has recently been discussed by WILSON (1968). It is obviously highly critical for metamorphosing larvae and one might expect this response to be best shown here. Many sand-living polychaete worms occur on distinctly localized populations. For example, in a recent study of a Scottish sea loch MC INTYRE & ELEFTHERIOU (1968) found localized populations of *Spio filicornis* (O.F. Müller), *Ophelia rathkei,* Mc Intosh, *Pygospio elegans* Claparède and *Arenicola marina* L. Juveniles, whereas *Nephtys cirrosa* Ehlers and *N. longosetosa* Oersted occurred uniformly distributed.

Observations on *S. fuliginosa* have shown that the populations are far from static and change their locality on the beach frequently. Thus the ability of an animal to respond to certain bacterial species present in the substrate and actively to find a favourable patch of sand preferably containing members of its own species will lead to population localizations. Whilst the ability of larvae to detect an area close to members of its own species in which to metamorphose, is obviously of great importance with a cross-fertilizing sedentary adult, this is less important with animals with motile adults. It seems likely, therefore, that powers of discrimination between substrata will be highest developed in the larvae of gregarious sedentary polychaetes e.g. *Sabella, Lanice* and *Ophelia.* Localized but semi-mobile species such as *Scolelepis, Arenicola,* etc. will have fairly well developed powers of discrimination and the least discriminating animals will be the errant species such as *Nephtys.*

This series is related to the substratum dependance of each type. Sedentary worms need a certain grade of sand for tube-building or for and sand containing certain favourable bacteria for food. The semi-errant worms are less dependant on a particular patch of sand and can move to more favourable areas, should the bacterial food source become depleted, whilst the errant worms are largely carnivorous and are therefore substratum independant.

Recently, MEADOWS (1967) has demonstrated that *Corophium* populations do not contain individuals that are consistently less

discriminating in their choise of substration. Powers of discrimination appear likely to be genetically fixed for individual species or perhaps even populations, therefore.

Within the polychaetes, if the moderately discriminating burrowing polychaetes are the most primitive polychaetes (CLARK, 1965), then selection pressures have given the errant polychaetes, being substratum independant on the one hand, and the substratum dependant tubicolous polychaetes on the other hand.

ACKNOWLEDGEMENTS

I am grateful to the sixth form girls of St. Hilda's School, Sneaton Castle, Whitby, who assisted with the field collections. Mr. V. THEOKRITOFF kindly translated the summary into German.

SUMMARY

The spionid polychaete *Scolelepis fuliginosa* (Claparède) was found to occur in localized patches with densities of 280/sq.m. These localizations could not be correlated with high organic matter content of the sand or with differences in the grade of sand. By chemical and physical treatments of natural sand, the sand could be made unattractive to the animals.

The attractive property could be restored by inoculating the unattractive sand with natural sand bacteria. Only certain species of bacteria could bring about a full restoration of the attractive property.

In experiments using artificial sand the attractive property was found to consist of four components :

1) An adsorbed layer on the grain surfaces.
2) A certain number of bacteria.
3) The most important factor was that the bacteria should be of a certain favourable species.
4) The animals themselves could increase the attractive property by adding some attractive chemical.

The ability of sand-living polychaetes to discriminate between areas of sand is postulated as being of three main types :

Type 1. The most discriminating - sedentary polychaetes making a once-and-for-all selection of substrate when larvae. e.g. *Sabella, Ophelia, Lanice.*

Type 2. Fairly discriminating - semi-motile worms with population localizations in which adults can show substrate selection. e.g. *S. fuliginosa, Arenicola.*

Type 3. Non-discriminating - Errant polychaetes not dependant on substrate for food or burrows. e.g. *Nephtys.*

REFERENCES

CLARK, R.B., 1965. Dynamics in Metazoan Evolution. Oxford, 313.

CRISP, D.J. & P.S.M. MEADOWS, 1963. Adsorbed layers : the stimulus to settlement in barnacles. *Proc. Roy. Soc. B.*, **158** : 364-387.

DAY, J.H., 1934. Development of *Scolecolepis fuliginosa* (Claparède). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **19** : 633-654.

DAY, J.H. & D.P. WILSON, 1934. On the relation of the substratum to the metamorphosis of *Scolecolepis fuliginosa* (Claparède). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **19** : 655-662.

GEORGE, J.D., 1964. On some environmental factors affecting the distribution of *Cirriformia tentaculata* (Polychaete) at Hamble. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **44** : 365-372.

GRAY, J.S., 1966. The attractive factor of intertidal sands to *Protodrilus symbioticus*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **46** : 627-645.

GRAY, J.S., 1967 a. Substrate selection by the archiannelid *Protodrilus rubropharyngeus*. *Helgölander wiss. Meeresunters.*, **15** : 253-269.

GRAY, J.S., 1967 b. Substrate selection by the archiannelid *Protodrilus hypoleucus* Armenante. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **1** : 47-54.

JOYNER, A., 1960. Studies on *Nerine cirratulus* (Delle Chiaje). *Ph. D. thesis. Univ. of London.*

MCINTYRE, A.D. & A. ELEFTHERIOU, 1968. The bottom fauna of a flatfish nursery ground. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **48** : 113-142.

MEADOWS, P.S.M., 1964 a. Substrate selection by *Corophium* species : the particle size of substrates. *J. Anim. Ecol.*, **33** : 387-394.

MEADOWS, P.S.M., 1964 b. Experiments on substrate selection by *Corophium* species : films and bacteria on sand particles. *J. exp. Biol.*, **41** : 499-511.

MEADOWS, P.S.M., 1967. Discrimination, previous experience and substrate selection by the Amphipod *Corophium*. *J. exp. Biol.*, **47** : 553-559.

SCHELTEMA, R.S., 1961. Metamorphosis of the veliger larvae of *Nassarius obsoletus* (Gastropoda) in response to bottom sediment. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Wood's Hole*, **120** : 92-109.

WILSON, D.P., 1955. The role of micro-organisms in the settlement of *Ophelia bicornis* Savigny. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **34** : 531-543.

WILSON, D.P., 1968. The settlement of the larvae of *Sabellaria alveolata* L. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **48** : 387-435.

ZOBELL, C.E., 1946. *Marine Microbiology*, 240 p. Chronica Botanica Co. Mass. U.S.A.

DISCUSSION
following the paper by J.S. GRAY

BOADEN. — We know of several cases (eg. *Protodrilus* and *Turbanella*) in which animals react to both a bacterial attractive factor and to a gregarious factor. How common do you think these factors will turn out to be ?

GRAY. — I think the two responses to bacteria and gregariousness will be very widespread in sand-living animals. In fact all species that have been investigated show such responses.

DATA ON THE ANIMAL POPULATIONS OF THE SAND ZONES FROM THE ROMANIAN LITTORAL OF THE BLACK SEA

by M.-T. Gomoiu

Division of Marine Biology - Constanza
" Tr. Savulescu " - Institute of Biology Academy
of the Socialist Republic of Romania

SOMMAIRE

Une revue rapide des études roumaines sur le psammon est suivie de la description des deux types principaux de sédiments sableux connus sur les côtes roumaines de Mer Noire : sables fins quartzeux, d'origine fluviatile - sables moyens et graviers, calcaires coquilliers, organogènes. Plusieurs types intermédiaires existent entre ces deux extrêmes.

D'après la granulométrie, quatre biocénoses de psammobiontes ont été reconnues sur les côtes roumaines. Ce sont :

1) La biocénose des sables fins et moyens (diamètre moyen = 132 à 350 μ) de la zone médiolittorale, caractérisée par l'Amphipode *Pontogammarus maeoticus* (densité : 40 000 ind./m²).
2) La biocénose des sables fins (diamètre moyen = 73 à 207 μ), dans l'étage infralittoral, caractérisé par le Pélécypode *Corbula mediterranea*. C'est la biocénose qui couvre l'aire la plus vaste (95 % de la zone sableuse); elle constitue la base trophique la plus importante.
3) La biocénose des sables grossiers (diamètre moyen = 759 à 1 001 μ) dans la zone médiolittorale, caractérisée par le Pélécypode *Mesodesma corneum* et la Polychète *Ophelia bicornis*.
4) La biocénose des sables moyens (diamètre moyen = 203 à 434 μ), à la partie supérieure de l'étage infralittoral, caractérisé par le Pélécypode *Donax trunculus*.

Les descriptions sont suivies d'une étude quantitative des populations animales (densités et biomasses) des biocénoses médiolittorales et de la biocénose à *Corbula mediterranea*.

Les réserves du zoobenthos psammique sur le littoral roumain s'élèvent à 157 949 tonnes.

It is common knowledge that in the last 40 years and especially in the recent decade the vast sand zones bordering the seas have been more thoroughly investigated and this has refuted of the concept of faunistic and floral paucity in the marine sand of numerous workers. The results achieved through the study of the psammon as well as the problems of future research in this field call now for an international organization of psammonologists.

The biological study of the sand zones of the Black Sea is of recent date and with a few exceptions (e.g. MOKIEVSKI, 1949) all studies have involved the Romanian shores.

As early as 1941, while psammonological literature was still uncommon, Dr Grigore ANTIPA, in his vast monograph of the Black Sea, referred amply to the sand zones and showed that " the vast sand bottoms of the Black Sea, despite their appearance of bare deserts, represent the main food reservoirs and constitute one of the main possibilities to develop vast vital activities in this sea " (ANTIPA, 1941, p. 263). Yet while ANTIPA was the first to call attention on sandy zones and to consider the theoretical side of the problem, it is Dr Mihai BACESCU to whom the credit is due for the direct approach of the psammon from the Black Sea. His study of mysids (BACESCU, 1940) actually inaugurated the area of investigation of the sandy zones from the Romanian littoral of the Black Sea.

Some time later he published an important study of the fine sand biocoenosis of *Corbula mediterranea* Costa (BACESCU *et al.*, 1957). The vast coenosis characterized by *Corbula* represents a complex and autoheterotrophic biocoenosis — rich in both animals and microphytobenthos — and is one of the main trophic bases in the Black Sea.

A systematic study of the dynamics of the Black Sea plankton and benthos populations associated with sand-bottom areas was carried out BACESCU *et al.* between 1962 and 1967. The results of these studies have revealed the importance of this biocoenosis for the development of life dynamics of industrial fish. The fact that more than 65 % of the Romanian littoral sea fishing is done with nets fixed in *Corbula* sand areas confirms the fact that this zone and its food reserves can attract and retain their main consumers, i.e. the fish and their young.

Various aspects connected with the biology of the sand of the Romanian shores became the concern of many workers simultaneously with a many sided biocoenotic study of the dynamics of the organisms inhabiting the *Corbula* coenosis.

GOMOIU, in particular, has approached the study of sand as a life environment and published data on the midlittoral sands (GOMOIU, 1963, 1965 a), the mineralogy of the midlittoral sands (STOICOVICI and GOMOIU, 1968), the penetration of light in sediments (GOMOIU, 1967 a), the distribution of the sand zones in Romanian shores (GOMOIU, 1968 c, d), the calcium carbonate contents of sands (GOMOIU and GOMOIU, 1968), the chemistry of interstitial waters (GOMOIU et BALTAC, 1968) and a fast method of granulometric analysis of sands (BACESCU et GOMOIU, 1965), etc.

Subsequently a series of workers have published various aspects of the systematics, biology and dynamics of certain psammobiontic organisms.

BODEANU (1964, 1966, 1968) studied planktonic and benthic microflora of the sand zones, and one of his conclusions is that " the quantity of psammobiontic microphytobenthos reaches remarkable values (on an average 72 million cells/sq.m., with a biomass of 253 mg/sq.m.) " (BODEANU, 1964, p. 444).

PETRAN (1963, 1967, 1968) found in the midlittoral zone more than 50 species of Ciliata and made interesting systematic and ecological studies on this group.

The study of Foraminifera was also inaugurated on the Romanian coast as well (TUFESCU, 1968) and a simplified formula was found to estimate the number of living Foraminifera in the sandy sediments (GOMOIU, 1965 b).

New species and new distribution records for the Black Sea fauna were found among the nemertines, molluscs, crustaceans and others have been identified from the Romanian littoral sand zones (CHAPPUIS and SERBAN, 1953; GOMOIU and PORUMB, 1968; MÜLLER and SCRIPCARU, 1964; PLESA, 1963, a.o.). Many systematic and ecological data on psammobiontic species were summerized in the *Fauna Romaniei Collection* (BACESCU, 1951, 1954, 1967; CARAION, 1967, a.o.).

Many observations have been published on the ecology and dynamics of molluscs (GOMOIU, 1964, 1965 c, d, 1966 a, b, 1967 b; GOMOIU and PORUMB, 1968; GOMOIU and GROU, 1965), nemertines (MÜLLER, 1965), amphipods (MÜLLER, 1964), etc., on the food of sand molluscs (BODEANU and GOMOIU, 1964), on the meroplankton of sandy zones (PETRAN and GOMOIU, 1965), a.o.

Other groups of organisms, e.g. the turbellariates, the nematodes, the harpacticoids, the halacarids, etc. are likewise being studied.

In the present work, on the basis of the analysis of more than 250 samples (GOMOIU, 1968 d) we shall refer several times to the sandy zones and their benthic populations in the Romanian shores of the Black Sea (fig. 1).

Two main types of sandy sediments can be distinguished in the Romanian littoral : 1. the fine grain, quartz sands of fluvial origin and 2. the coarse -and medium grain, calcareous sands of biogenic origin. Undoubtedly, a series of intermediate sediment types should be found between these two main types, in which the proportion of

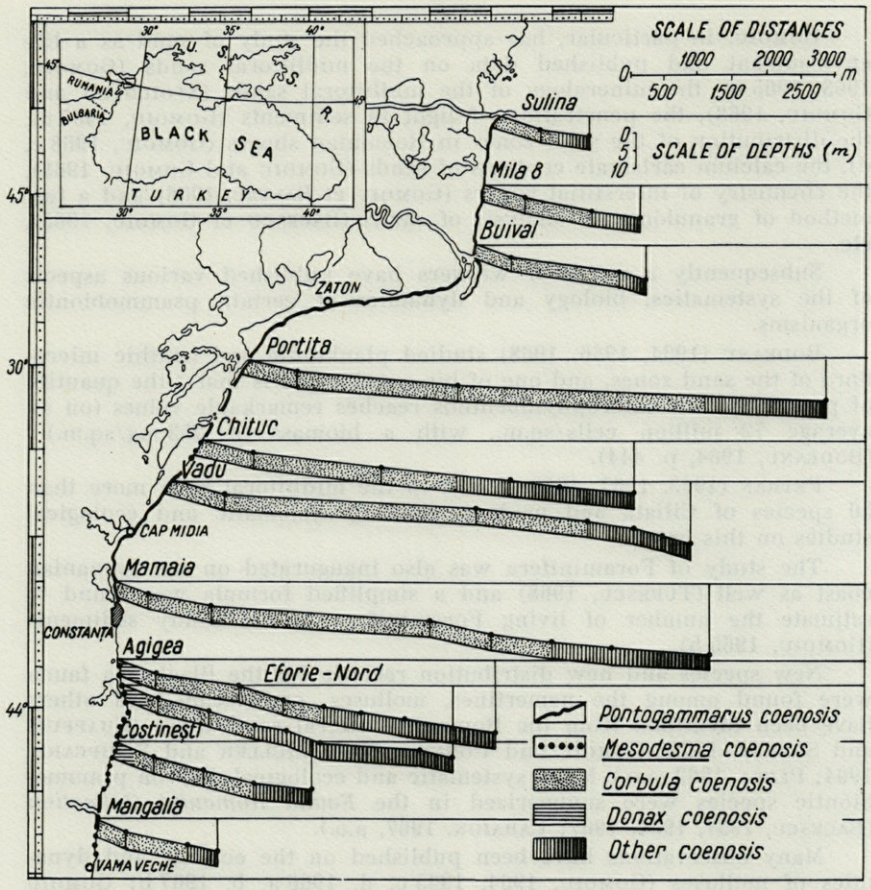


FIG. 1. — The sandy zones and their benthic biocoenoses at the Romanian littoral of the Black Sea.

fine and coarse elements is variable and which represent types of little evolved, of heterogenous and unselected sediments.

Fine sands are found, as a rule, in the zones north of Constantza. In point of fact, Constantza is a point of discontinuity in the Romanian shore that separates the wide beaches of the north coast from the high cliffed shore to the south. The fine grain sand zone is very extensive (and covers more than 88 % of the total area of 670 sq.km). It is almost continuous from Sulina to Mamaia and is interrupted only by the stone bottoms on the southern littoral. The chief source for fine sediments is constituted by the alluvial deposits brought in by the Danube river (about 68 million tons of alluvial deposits yearly), which are selected and transported in the sea by currents and waves and then deposited.

At the foot of the high sea cliffs of the south shores there are narrow beaches. In front of the old fluviatile lagoons these beaches become more

expanded, reaching some tens of metres. The type of sediment in these beaches is coarse and medium sand. As water depth increase sands become finer until they are replaced by mud (fig. 2). This is a law proper to sands from the northern area as well, but these differences are not as important as here.

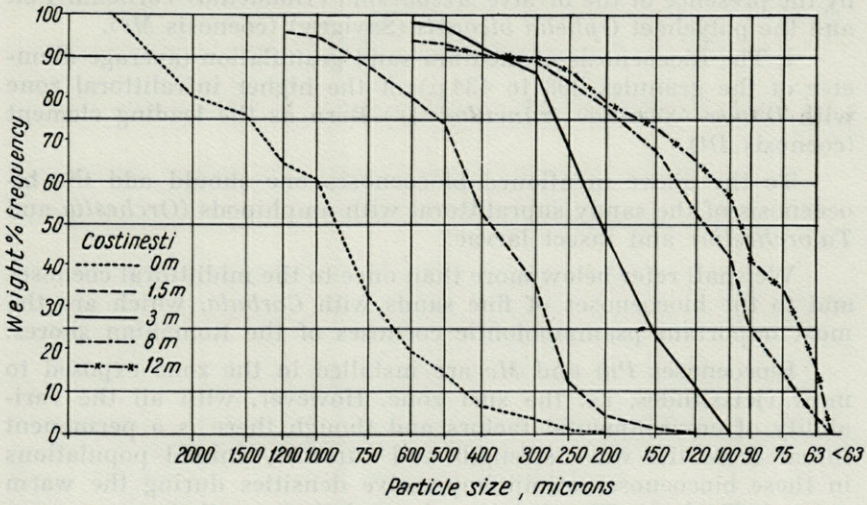


FIG. 2. — Semi-logarithmic cumulative granulometric curves of sands from Costinesti (Romanian Black Sea littoral).

The average medium diameter of sand grains on bathymetrical zones are the following : 164 μ at 0 m depth, 128 μ at 1.5 m, 94 μ at 4 m, 84 μ at 8 m, 75 μ at 12 m and 70 μ at 14 m depth, while in the southern zone these are 875 μ at 0 m, 365 μ at 1.5 m depth, 186 μ at 4 m, 134 μ at 8 m, 121 μ at 12 m and 115 μ at 14 m depth.

In southern beaches of the midlittoral zone coarse biogenic sediments are accumulated, derived from shattered shells, particularly *Mytilus galloprovincialis* Lam., which inhabit the surrounding rocky zones in abundance. The large quantities of conchiolin contained in the shell of *Mytilus* (2.96 N °/₀₀) allows tabular granules of shell sand to survive the grinding process (GOMOIU and GROU, 1965).

In the Romanian littoral the expansion of sand zones varies, for example in the neighbourhood of the Danube mouths they are restricted to small depths only (4-8 m) because of the strong alluvial process. While one goes southward these zones go as deep as 18 to 20 m.

To each sand type from the Romanian littoral there corresponds a type of fauna, a distinct biocoenosis as follows :

1. The Biocoenosis of fine and medium grain sands (average diameter of granules 132 to 350 μ) of the midlittoral zone in which the dominant characteristic element is the amphipod *Pontogammarus maeoticus* (Sov.) Mart. (shortened in text as : coenosis *Pm*).

2. The Biocoenosis of fine grain sands (average diameter of granules 73-207 μ) of the infralittoral zone *Corbula (Lentidium) mediterranea* (Costa) (coenosis *Cb*).

3. The Biocoenosis of coarse grain sands (average diameter of the granules 759 to 1,001 μ) of the midlittoral zone, characterized by the presence of the bivalve *Mesodesma (Donacilla) corneum* Poli and the polychaet *Ophelia bicornis* (Savigny) (coenosis *Mc*).

4. The Biocoenosis of medium sand granulation (average diameter of the granules 203 to 434 μ) of the higher infralittoral zone with *Donax (Serrula) trunculus* (L.) Born as the leading element (coenosis *Dt*).

To the above mentioned biocoenoses one should add the biocoenosis of the sandy supralittoral with amphipods (*Orchestia* and *Talorchestia*) and insect larvae.

We shall refer below more than once to the midlittoral coenoses and to the biocoenoses of fine sands with *Corbula*, which are the most important psammobiontic coenoses of the Romanian shores.

Biocoenoses *Pm* and *Mc* are installed in the zone exposed to most vicissitudes, i.e. the surf zone. However, with all the variability of environmental factors and though there is a permanent threat from the wave strength and currents, animal populations in these biocoenoses attain impressive densities during the warm seasons (Table 1). The thriving of populations on that very narrow strip (4-5 m) of the Black Sea midlittoral becomes even more evident when one thinks that in the winter the same zone freezes and becomes completely deprived of organisms. The densities of midlittoral organisms thus reach values often higher than those of the infralittoral organisms, with unprecedented amplitudes of variations.

The Table showing the maximum abundance of midlittoral organisms points to a greater abundance and a greater variety *Mc* coenosis than the *Pm* coenosis. Species such as *Protodrilus, Saccocirrus, Praegeria, Microphthalmus*, etc. are lacking in the fine sands zone with *Corbula* (in fact, these species represent important associates in the *Mc* coenosis) and with the leading forms of *Mesodesma-Ophelia* they form local subcoenotic units (*Mesodesma* and *Ophelia* with *Saccocirrus* and *Praegeria*, etc.).

A parallel study in the same stations of the metazoa and the protozoa (in the Black Sea the ciliates have made one of most abundant faunas from the sand zones) would be of paramount interest to enable one to define with more precision the coenoses and especially the subcoenotic units, which are of a great variety.

While midlittoral coeneses are of little local importance for the sea economy, the *Cb* infralittoral coenosis represents — as it

TABLE 1

Maximum densities (spns/sq m) of the main organisms found in the midlittoral zone of the Romanian shore of the Black Sea

Taxon	*Mesodesma coenosis*			*Pontogammarus coenosis*		
	spns/sq m	Date	Locality	spns/sq m	Date	Locality
Otoplana	336,400	7.IV.1964	Vama Veche	20,700	24.VI.1965	Cape Midia
Turbellaria	42,800	25.VI.1965	Agigea	318,000	7.VIII.1965	Mamaia
Nemertea	11,300	29.X.1965	Vama Veche	7,500	24.VI.1965	Cape Midia
Nematoda	171,000	25.VI.1965	Agigea	2,736,000	13.X.1963	Mamaia
Praegeria	6,400	5.VIII.1965	Vama Veche			
Microphthalmus	3,200	20.V.1967	Eforie			
Ophelia	200	6.VIII.1965	Costinesti			
Protodrilus	61,400	5.VIII.1965	Vama Veche			
Saccocirrus	31,800	5.VIII.1965	Vama Veche			
Nerilla	5,400	5.VIII.1965	Vama Veche	11,400	14.XII.1964	Cape Midia
Oligochaeta	60,200	19.XI.1965	Eforie	1,500	24.VI.1965	Cape Midia
Mycrocytere	99,900	20.V.1967	Vama Veche			
Copepoda	244,400	20.V.1967	Vama Veche	19,000	14.XII.1964	Cape Midia
Euridice	300	23.VI.1965	Vama Veche	25,000	8.VII.1965	Mamaia
Cumacea	1,500	6.VIII.1965	Costinesti			
Pontogammarus				40,800	8.VII.1965	Mamaia
Halacarida	71,400	25.VI.1965	Costinesti	900	13.XII.1964	Mamaia
Mesodesma corneum	11,200	19.VII.1968	Eforie			

was shown — a first order food base for numerous fishes (BACESCU *et al.*, 1957, 1965 a, b, 1967). For the same reason, the *Cb* coenosis has been thoroughly investigated, investigation being concentrated, truly enough on where coenoses were typical and their extension maximum.

How does the biocoenosis of infralittoral sands and its characteristic form, *Corbula*, appear in other sectors of the Romanian littoral ?

In the zone the Danube river mouths (89 sq km), because of the saline stratification of waters in the vicinity of the coast, stratification that makes itself felt in the masses of water that cover the sandy bottoms, the *Corbula* predeltaic biocoenosis presents peculiar characters, is impoverished, lacks the forms adapted to pleiomesohaline waters characteristic for the waters in the southern portion of the Romanian shores. Here benthic populations are subject to large oscillations. In 1968 the greatest density of populations was found here on the 4 m isobath, where the leading *Corbula* attained densities over 10,000 spns/sq m and biomasses over 240 g/sq m. Other molluscs met there were *Cardium edule* whose distribution rather sporatic and *Mya arenaria*, a bivalve of recent occurrence in the Pontic basin (GOMOIU and PORUMB, 1968). The most abundant worms here are the nematods (72,620 spns/sq m) and the polychaetes (9,860 spns/sq m). Among the polychaetes the most abundant is *Spio filicornis*, however the largest biomass is found in *Nereis* (59.76 g/sq m, the highest value from the sandy zones of the Romanian shore).

Crustacean are scarce, but even the harpacticids which as a rule represent the numerical dominance of the group, are poorly represented. Among the amphipods one should however mention *Ampelisca diadema* which sometimes reaches densities over 1,000 spns/sq m.

It has been found in the past few years that animal populations of the *Cb* coenosis have become scarce at the Danube river mouth. Thus, in 1960, *Corbula* on the 3-5 isobar recorded densities usually exceeding 25,000 spns/sq m and very high biomasses (BACESCU *et al.*, 1965 c). In the following years, *Corbula's* densities were mostly below 10,000 spns/sq m. In addition, while in 1960 the sand zones with *Cb* coenosis were occuring as deep as 12 m in front of the Danube's mouths, in 1967 they were restricted to a depth of 8 m.

A second sand zone of the Romanian shore, having distinct conditions is the one which borders the Danube delta to the south. While the populations from this zone resemble qualitatively the ones inhabiting opposite the delta, quantitatively they are more numerous. The most abundant populations are found on the 4 m isobath. There *Corbula* reaches densities of over 50,000 spns/sq m

(= 350 g/sq m). Here and there one finds *Cardium*, while *Hydrobia* and *Chrysallida* though not very numerous, are permanent accompanying elements. Among the worms the nematods are the most numerous (38,020 spns/sq m at 4 m depth) and the polychaets have the highest biomasses (*Spio* being the dominant elements). Among the crustaceans the harpacticoids record the highest densities (76,160 spns/sq m). It is interesting to note that at 1.5 m depth in this zone 1,820 spns of halacarids were found in one sq m. This population density is seldom encountered.

In this zone also it should be mentioned the great variation of populations in time. In 1968 the *Corbula* population was ten times smaller than in 1967, while the harpacticoid population was over 8 times smaller. Sandy bottoms are at greater depths in this zone, but at the 12 m depth the *Cb coenosis* is replaced by a transitional coenosis and eventually by the *Mytilus* coenosis.

More to the south, in the Portitza-Chituc zone, populations retain generally the same qualitative composition, but they are more abundant.

At shallow depths of the infralittoral zone one finds *Planaria* (7.760 spns/sq m), *Euridice, Ampelisca, Bathyporeia* and halacarida (920 spns/sq m). *Corbula* is very abundant (51,180 spns/sq m = 635.30 g/sq m), similarly the polychaets represented by *Spio filicornis* (42,460 spns/sq m). *Corbula* can, in its periods of maximum reproduction, attain densities over 137,000 spns/sq m. The *Cb* coenosis extends to the 12 m isobar where *Mytilus* becomes more abundant.

As one approaches the Mamaia zone the *Cb* coenosis expands and its populations are very abundant. The structure and dynamics of the psammobiontic populations of Mamaia zone have been thoroughly studied (Bacescu *et al.*, 1965, 1967; Gomoiu, 1964, 1965 c, d, 1966 b, 1968 b).

To the south of Constantza the *Cb* coenosis generally occurs between the 4-5 m isobar and though qualitatively is appears to be richer, quantitatively it is scarcer. *Corbula* may reach densities over 45,000 spns/sq m (343.60 g/sq m) but has a discontinuous distribution, alternating with *Venus*. The mollusc fauna comprises forms more seldom found in the northern zones (in addition to *Venus* and *Angulus exiguus* occur *Gouldia minima, Angulus donacinus, Divaricella divaricata,* etc.). Of all taxa the best represented from the numerical viewpoint are the worms (they attain densities as near as 50,000 spns/sq m). The remaining organisms show values similar to those in other zones. Special mention is due to the sandy zone at Mangalia which shelters a fauna more similar to the fauna of the submerged beaches north of Constantza than the fauna in the neighbouring areas. At depths from 1.5 to 8 m the values of the densities

of the *Corbula* bivalve decreases from 39,960 spns/sq m to 120 spns/sq m. Worms, represented particularly by nematodes and polychaetes reach exceptional values (e.g. on the 4 m isobar — 173,760 spns/sq m).

Taking as reference a series of samples from the most central portion of the sands with *Corbula* (at depths of 1.5 to 8 m) the distribution of maximum densities by groups of organisms is as follows : worms at Mangalia at 4 m 173,760 spns/sq m, at Mamaia at 1.5 m 137,260 spns/sq m and at Mile 8 at 4 m 162,740 spns/sq m; molluscs at Zaton at 4 m 50,960 spns/sq m, at Mangalia at 1.5 m 40,120 spns/sq m and at Mamaia at 4 to 8 m 32,860 respectively 31,140 spns/sq m; crustaceans at Zaton at 4 m 76,440 spns/sq m and Mangalia at 1.5 m 37,400 spns/sq m.

Biomasses present greater variations than densities and the maximum values are distributed as follows : worms at Mila 8 at 1.5 m and 4 m 10.04 respectively 35.90 g/sq m and Mangalia at 8 m 9.52 g/sq m; molluscs at Mangalia at 1.5 m 363.72 g/sq m, at Mamaia at 4 m 644.10 g/sq m and Chituc at 8 m 396.809 g/sq m; crustaceans at Mila 8 at all depths 20.40 g/sq m at 1.5 m, 6.45 g/sq m at 4 m and 33.76 g/sq m at 8 m.

On similar isobathes densities and biomasses of organisms fluctuate much from one year to another or from one season to another.

There are many causes for variation. It should be permanently kept in mind that sandy zones are to be found at shallow depths where the influence of waves and currents, of changes in the thermic and saline regimes are permanent and strong. A particularly significant and specific factor for the Romanian shore is the freshwater inflow from the Danube river, which modifies the salinity, temperature, transparency and colour of the water but also the structure of sediments on account of the alluvial deposits.

TABLE 2

Stock (in tons) of the main groups of psammobiont animals inhabiting the Romanian shores of the Black Sea

Zones	Area of zones in Km²	Worms	Molluscs	Crustacea	Foraminifera	Total
Sulina – Buival	89	1,995	5,464	2,697	1,513	11,669
Zaton – Chituc	235	10,107	47,205	265	423	58,000
Chituc – Constantza	265	1,233	80,176	1,118	265	82,792
Constantza – Mangalia	74	118	4,084	59	192	4,455
Mangalia – Vama Veche	6	40	919	5	69	1,033
Total	669	13,493	137,850	4,144	2,462	157,949

However, despite the variations in the density and biomass of organisms of the *Cb* coenosis, its stock remains always sufficient to ensure a large benthic food reserve and a numerous larval plankton (BACESCU *et al.*, 1967 b). According to our data from March 1968 (GOMOIU, 1968 d) when values are generally smaller than in past years (BACESCU *et al.*, 1965, 1967) we computed for certain sandy zones of the Romanian littoral the stock in tons of the main benthic organisms (Table 2).

First, it was found that molluscs dominate the psammobiontic productions, their reserve constituting 87 % of the total reserve. Not all the reserves of molluscs however are trophic if one keeps in mind that in most cases the species which dominates the biomasses is *Corbula* and its proportion of flesh (wet weight) is 24 % (GOMOIU, 1967 b) the estimated trophic reserve of molluscs is reduced to 33,084 tons. The following groups in importance are the reserves of worms, crustaceans (quantities subestimated by the fact that not all crustaceans — particularly decapods — can be collected counted) and the foraminifera. Though the reserve of foraminifera looks high, (the data were obtained on the basis of the calculation formule of live specimens, GOMOIU, 1965 b) so far we cannot discuss on their trophic value on account of the absence of information.

As compared to other sectors of the Black Sea (ZAKUTSKI, 1962) the reserve of psammobiontic zoobenthos of the Romanian shores has a very high value, which indicates that the sandy zones of the Romanian sector should be among the most productive ones.

SUMMARY

A brief review of the Romanian studies of the psammon is followed by the description of the two main types of sandy sediments occurring in the Romanian shores of the Black Sea, namely 1) the fine grain quartzy sands of fluvial origin, and 2) the coarse- and medium grain calcareous and cochiliferous sands of biogenic origin. Several intermediate types of sediment are found between these two main types.

According to the type of grain there are four distinct biocoenoses grouping the psammobiont populations that inhabit the Romanian shores. They are :

1) The biocoenosis of fine- and medium grain sands (average diameter of grain 132 to 350 μ) from the midlittoral zone, in which the predominant and characteristic animal is the amphipod *Pontogammarus maeoticus* (with densities as high as 40 000 spns/sq m);
2) The biocoenis of fine grain sands (average diameter of grain 73 to 207 μ) from the infralittoral zone with the bivalve *Corbula*

mediterranea as the characteristic organism. This is the vastest sand biocoenosis (over 95 % of the sandy area). In addition, it constitutes a first rate trophic base for sea economy).

3) The biocoenosis of coarse grain sands (average diameter of grain 759 to 1001 μ) from the midlittoral zone with the bivalve *Mesodesma corneum* and the polychaet *Ophelia bicornis* as the characteristic animals.
4) The biocoenosis of medium grain sands (average diameter of grain 203 to 434 μ) from the higher infralittoral zone with the bivalve *Donax trunculus* as the leading element.

The descriptions are followed by quantitative surveys of the animal populations (densities and biomasses) from the midlittoral coenoses and from the *Corbula coenosis*.

In the end of the paper one can find data on the reserves of the psammobiont zoobenthos from the Romanian shores. These are evaluated as 157,949 tons.

BIBLIOGRAPHIE

ANTIPA, Gr., 1941. Marea Neagră. Vol. I. Oceanografia, bionomia si biologia generală a Mării Negre. *Acad. Rom. Publ. Fond Adamachi.* **10** (55), 313 p.

BACESCU, M., 1940. Les Mysidacés des eaux roumaines, étude taxonomique, biogéographie et biologie. *Annls scient. Univ. Jassy,* **26**: 453-803.

BACESCU, M., 1951. Cumacea. Fauna R.P. Române. Ed. Acad. R.P.R. : 4 (1) : 94 p.

BACESCU, M., 1954. Mysidacea, Fauna R.P. Române. Ed. Acad. R.P.R. : 4 (3) : 126 p.

BACESCU, M., 1967. Crustacea Decapoda, Fauna R.S. România, 4 (9) : 351 p.

BACESCO, M., H. DUMITRESCO, V. MANFA, Fr. POR et R. MAYER, 1957. Les sables à *Corbulomya (Aloidis) maeotica* Mil — base trophique de premier ordre pour les Poissons de la Mer Noire. I. Aspect hivernal de la biocénose. *Trav. Mus. Hist. nat. Gr. Antipa,* 1: 305-374.

BACESCU, M., M. GOMOIU, N. GODEANU, A. PETRAN, G. MÜLLER & V. MANEA, 1962. Ekologiceskie issledovania Cernogo Moria (pesceanaia zona na severa Konstantî). *Revue Biol., Buc.,* **7** (4) : 562-582.

BACESCU, M., M. GOMOIU, N. GODEANU, A. PETRAN, G. MÜLLER & V. MANFA, 1965. Studii asupra variatiei vietii marine în zona litorală nisipoasă la nord de Constanta. *Ecologie marină,* 1: 7-138.

BACESCU, M., M.T. GOMOIU, N. BODEANU, A. PETRAN, G. MÜLLER & S. STANESCU, 1965. Recherches écologiques sur les fonds sablonneux de la Mer Noire (côte Roumaine). *Trav. Mus. Hist. nat. Gr. Antipa,* **5**: 33-81.

BACESCU, M., G. MÜLLER, H. SKOLKS, A. PETRAN, V. ELIAN, M.T. GOMOIU et S. STANESCU, 1965. Cercetări de ecologie marină în sectorul predeltaic în conditiile anilor 1960-1961. *Ecologie marină,* 1: 185-344.

Bacescu, M. et M.T. Gomoiu, 1965. Remarques sur une méthode d'estimation rapide de la granulométrie des sables. CIESM, Colloque Com. Benthos : méthodes quant. Et. benthos échel. dimension benthontes, Marseille, novembre 1963 : 35-37.

Bacescu, M., El. Dumitrescu, M.T. Gomoiu et A. Petran, 1967. Eléments pour la caractérisation de la zone sédimentaire médio-littorale de la Mer Noire. *Trav. Mus. Hist. nat. Gr. Antipa,* **7**: 1-14.

Bacescu, M., M.T. Gomoiu, N. Bodeanu, A. Petran, G.I. Müller & V. Chirila, 1967. Dinamica populatiilor animale si vegetale din zona nisipurilor fine de la nord de Constanta în conditiile anilor 1962-1965. *Ecologie marină,* **2**: 7-167.

Bacescu, M., M.T. Gomoiu et El. Dumitrescu, 1968. Quelques considérations sur la dynamique des organismes de la zone médiolittorale sableuse en mer Noire. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer,* **19** (2) : 117-119.

Bodeanu, N., 1964. Contribution à l'étude quantitative du microphytobenthos du littoral roumain de la mer Noire. *Rev. Roumaine Biol. Ser. Zool.,* **9** (6) : 435-445.

Bodeanu, N., 1966. Caracteristicile şi dinamica fitoplanctonului din zona de mica adîncime de la tarmul românesc al Mării Negre. *Studii Cerc. stiint. Ser. Bot.,* **18** (3) : 249-262.

Bodeanu, N., 1968. Recherches sur le microphytobenthos du littoral roumain de la mer Noire. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer,* **19** (2).

Bodeanu, N. et M.T. Gomoiu, 1964. Données sur l'importance des microphytes dans la nourriture des Mollusques. *Rev. Roumaine biol. Sér. Zool.,* **9** (3) : 213-220.

Caraion, Fr. E., 1967. Crustacea Ostracoda Fam. Cytheridae. Fauna R.S. România, **4** (10) : 164 p.

Chappuis, P.A. et M. Serban, 1953. Copépodes de la nappe phréatique de la plage d'Agigea près de Constantza. *Notes biospéol.,* **8**: 91-102.

Chirila, V., 1965. Observaţii asupra condiţiilor fizico-chimice ale mării la Mamaia, în anii 1959 şi 1960. *Ecologie marină,* **1**: 139-184.

Gomoiu, M.T., 1963. L'analyse granulométrique des sables de quelques plages de la mer Noire (côte roumaine). *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer,* **17** (2) : 123-131.

Gomoiu, M.T., 1964. Biologisches Studium der Arten *Nassa reticulata* L. und *Cyclonassa neritea* (L.) im Schwarzen Meer (Rumänischer Küstenbereich). *Rev. Roumaine Biol., Sér. Zool.,* **9** (1) : 39-49.

Gomoiu, M.T., 1965. Date asupra granulometriei nisipurilor de pe plajela coastelor românesti. *Studii Hidraulica, CSA-ISCH,* **9**: 465-489.

Gomoiu, M.T., 1965. Une formule simple de calcul des Foraminifères vivants dans un prélèvement sableux. C.I.E.S.M., Colloque Com. Benthos : méthodes quant. Et. benthos échel. dimension. benthontes. Marseille, novembre 1963 : 45-48.

Gomoiu, M.T., 1965. Sur la dynamique du Mollusque *Aloidis (Corbulomya) maeotica* Mil dans le secteur roumain de la mer Noire. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer,* **18** (2) : 143-148.

GOMOIU, M.T., 1965. The dynamics of *Aloidis* populations. *Rev. Roumaine Biol., Ser. Zool.*, **10** (5) : 353-360.

GOMOIU, M.T., 1966. Rezerve de scoici *Aloidis maeotica* Mil la litoralul românesc al Marii Negre. *Studii Cerc. Biol., Seria Zoologie*, **18** (2) : 119-123.

GOMOIU, M.T., 1966. Ecodynamique du bivalve *Aloidis (Corbulomya)* maeotica Mil. de la mer Noire. *Trav. Mus. Hist. nat. Gr. Antipa*, **6**: 39-56.

GOMOIU, M.T., 1967. Some quantitative data on light penetration in sediments. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, **15**: 120-127.

GOMOIU, M.T., 1967. Cîteva raporturi biometrice la molustele psamobionte din Marea Neagră. *Studii Cerc. Biol., Seria Zoologie*, **9** (5) : 405-411.

GOMOIU, M.T., 1968. On the effects of water motion on marine organisms in the mesolittoral and infralittoral zones of the Romanian shore of the Black Sea. *Sarsia*, **34**: 95-108.

GOMOIU, M.T., 1968. Quelques considérations sur la répartition et la dynamique des Mollusques psammobiontes de la Mer Noire. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **19** (2) : 87-89.

GOMOIU, M.T., 1968. Distribution of sand areas and their biocoenosis in the Romanian Black Sea coasts. *Trav. Mus. Hist. nat. Gr. Antipa*, **8**: 291-299.

GOMOIU, M.T., 1968. Studiul sedimentelor nisipoase de la litoralul românesc al Mării Negre. *Ecologie marină*, **3**: 227-325.

GOMOIU, M.T. et I. PORUMB, 1968. *Mya arenaria* L. - Bivalve recently penetrated into the Black Sea. *Rev. Roumaine Biol., Ser. Zool.*, **14** (3) : 199-202.

GOMOIU, M.T. et E. GROU, 1965. Date asupra conchiolinei continute de cochiliile principalelor moluste din Marea Neagră. *Hydrobiologia*, **6**: 239-242.

GOMOIU, M.T. et M. BALTAC, 1968. La chimie des eaux interstitielles des zones de sable situées entre la mer et les lacs. *Trav. Mus. Hist. nat. Gr. Antipa*, **8**: 311-320.

MOKIEVSKI, O.B., 1949. Fauna rîhlîh gruntov litorali zapadnih beregov Krîma. *Trudy Inst. Okeanol.*, **4**: 124-159.

MÜLLER, G.I., 1964. Contribution à l'étude de la dynamique des Amphipodes *Bathyporeia guilliamsoniana* et *Perioculodes longimanus* dans les sables à *Aloidis maeotica* près des côtes roumaines de la mer Noire. *Rev. Roumaine Biol., Ser. Zool.*, **9** (3) : 203-210.

MÜLLER, G.J., 1965. Beitrag zur Kenntnis der Okologie der Hemertinen des Schwarzen Meeres (Rumänischer Küstenbereich). *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **18** (2) : 139-142.

MÜLLER, G.J. et D. SCRIPCARU, 1964. *Pontolineus arenarius* nov. gen. nov. sp. (Heteronemertini, Lineidae) und Diagnose der Gattung *Antarctolineus nov. gen. Rev. Roumaine Biol., Ser. Zool.*, **9** (5) : 313-319.

PETRAN, A., 1963. Contributii la cunoasterea microfaunei de ciliate psamofile din Marea Neagră - litoralul românesc. *Studii Cerc. Biol., Seria Zoologie*, **15**: 187-197.

PETRAN, A., 1967. Cercetari asupra faunei de ciliate psamobionte la plajela din sudul litoralului românesc al Marii Negre. *Ecologie marină*, 2: 169-192.

PETRAN, A., 1968. Sur l'écologie des Ciliés psammobiontes du littoral roumain de la Mer Noire. *Rev. Roumaine Biol., Ser. Zool.*, 13 (3) : 441-446.

PETRAN, A. et M.T. GOMOIU, 1965. Données quantitatives sur le méroplancton de la région de la mer Noire. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 18 (2) : 467-469.

PLESA, C., 1963. Etude sur la faune interstitielle littorale de la Mer Noire. *Vie Milieu*, 14 (4) : 775-814.

SKOLKA, H.V. et M.T. GOMOIU, 1967. Cercetări oceanologice românesti la Marea Neagră. *Hydrobiologia*, 8: 15-30.

STOICOVICI, E. et M.T. GOMOIU, 1968. Data on composition of sediments from meso-littoral area of the Black Sea. *Trav. Mus. Hist. nat. Gr. Antipa*, 8: 301-310.

TUFESCU, M., 1968. *Ammonia tepida* (Cushman) (Ord. Foraminefera). Some features of its variability in the Black Sea basin. *Rev. Roumaine Biol., Ser. Zool.*, 13 (3) : 169-177.

ZAKUTSKY, V.P., 1962. Do pitania pro zapasi zoobentosu pivnicinozahidnoi ciasti Ciornogo Moria. *Dopov. Akad. Nauk URSR.*, 10: 1076-1377.

THE BORDER ENVIRONMENT BETWEEN THE SEA AND THE FRESH WATER, WITH SPECIAL REFERENCE TO THE ESTUARY

by C. DEN HARTOG
Rijksherbarium, Leiden, Holland

SOMMAIRE

Les eaux saumâtres ne constituent pas un milieu homogène; elles correspondent à des zones de rencontre entre le régime marin et le régime d'eaux douces, zones ayant chacune leurs particularités écologiques (périodes et amplitudes des variations de salinité, continuité) (DEN HARTOG, 1967). La salinité est généralement considérée comme le facteur écologique le plus important, formant la frontière entre la mer et les eaux douces, mais l'auteur pense que cette rencontre des deux régimes doit être envisagée sous un angle plus large. Dans les estuaires en particulier, l'influence marine se traduit dans la salinité et les marées, l'influence des eaux douces s'exerçant par les apports de la rivière. D'après la composition des biocénoses benthiques, la partie comprise entre la mer ouverte et la limite supérieure de l'influence de la marée dans la rivière peut être divisée en 7 sections.

En Europe occidentale, le nombre des espèces, strictement inféodées aux zones d'estuaires est très faible. De même, les espèces marines euryhalines et les espèces d'eaux saumâtres qui pénètrent dans les eaux douces des estuaires sont rares. Il n'est d'ailleurs pas prouvé que ces formes traversent la frontière au niveau de laquelle la constellation des ions marins est remplacée par la constellation des ions des eaux douces de la rivière. Aussi l'estuaire ne peut être considéré pour les espèces marines comme une voie de passage vers les eaux douces, du moins dans la zone tempérée. Ceci est mis en lumière par les relations salinité-température (KINNE, 1956 a, b, 1964 a). Les grandes variations annuelles de température dans la zone tempérée empêchent l'invasion à grande

échelle des eaux douces par les formes marines. Dans la zone tropicale, où les températures sont beaucoup plus stables, un nombre important d'espèces ont pu pénétrer dans les eaux douces.

1. — INTRODUCTORY REMARKS

The sea and the fresh water are separated from each other by a border area where both regimes exercise their influence and which is generally referred to as « brackish water ». In an earlier paper (DEN HARTOG, 1967) I have shown that " brackish water " is not really a homogeneous environment, but is rather a collective name for a number of very different and well-defined habitats which occur in the gradient zone between the sea and fresh water and which have unstable salinity conditions in common. Each of these habitats represents a special conflict situation between sea and fresh water, having its own ecological features and its own biocoenoses, and being characterized by faithful indicator species. The instability of the salt-content of these habitats is due to either changes within the same body of water caused by precipitation and evaporation (e.g. in stagnant waters of lagoons, étangs and ponds), periodic replacements of water-masses (e.g. in estuaries), alternate exposure to sea and fresh water (e.g. in the « shock habitat »), or to alternate submersion and emersion (e.g. in the intertidal belt) (See also DEN HARTOG, 1964).

From the above it is clear that the term « brackish water » in fact cannot be used for every conflict situation between fresh and sea water. The two last-mentioned cases are better regarded as « brackish situations ». It is also clear that several combinations of the various conflict situations between sea and fresh water are possible, and that complex situations are not rare.

Before discussing the border environment between the sea and the fresh water I wish to say something about the conflicting regimes themselves. Although DAHL (1956) regarded the sea and the fresh water as being homoiohaline and the brackish waters and continental salt waters as poikilohaline the stability of the marine environment is quite different to that of the fresh water. The sea water is characterized by a very stable ion constellation. This enabled KNUDSEN to work out his well-known tables. The stability of the marine ion constellation is clearly demonstrated by the fact that in low-salinity brackish waters only relatively small aberrations have been established. In hyperhaline marine waters HATZIKAKIDIS (1952) found aberrations only when salinities were above 41.55 $^{0}/_{00}$ S.

The ion constellation of the fresh water differs from place to place and does not show any fixed ratios. If fresh water is treated as an entirety it has to be regarded as « heterohaline ». In fact fresh water is

a collective name for waters with very different chemical properties but which have an extremely low total salinity in common. When studying the transition between the sea and the fresh water it is of great importance to know which types of fresh water are involved, especially when one wants to compare the results with those found in other areas.

The transition between sea and fresh water cannot be considered only in terms of salinity. The conflict situation between these two regimes is of a much wider scope as beside salinity other factors also, such as temperature, oxygen-content, suspended matter, current velocity, etc. play a part.

From the works of KINNE (1956 a, b, 1963, 1964 a), REMANE and SCHLIEPER (1958) and VERWEY (1957, 1958) it is known that the salinity tolerance of brackish-water organisms is altered by changes in temperature, and that the temperature tolerance in its turn is influenced by salinity changes. Further it is well-known that the oxygen-content of the water depends on the temperature, which is certainly of importance in shallow, isolated brackish waters. The most striking feature of the transition zone, however, is the instability of all ecological factors.

The ecological factors which govern the transition zone between the sea and fresh water are of the greatest interest from an evolutionary point of view. As life originated in the sea the ancestors of the present fresh-water and terrestrial organisms must have managed in some way or another to pass through this transition zone, and no doubt this process is still going on. Increased knowledge of the various modes of survival in nature and the behaviour of " modern " estuarine organismus maintained under various salinity and temperature conditions in the laboratory may give us some ideas regarding this. One must be well aware, however, of the fact that decreasing salinity is only one of the barriers which the marine organisms have met during their invasion of the fresh water. The instability of the ecological factors undoubtedly makes the way from the sea to the fresh water disproportionately more difficult than it would be if these factors were more or less stable, i.e. fluctuated within a narrow range. The way back from the fresh water to the sea, however, seems even more difficult, as the great majority of the brackish-water organisms are of marine origin.

2. — THE ESTUARINE CONFLICT SITUATION

As it is not possible in the scope of this paper to discuss extensively all border environments I will restrict myself to a more detailed account of the estuary, as this habitat presents in fact the

most pure conflict situation between the sea and the fresh water. Here both the regimes are in open communication with each other.

The influence of the sea is exercised in two ways. Firstly the mixing of salt sea water and fresh river water causes a gradient zone in which the salinity decreases in upstream direction. In this estuarine brackish-water zone the salinity is subjected to considerable fluctuations under the influence of tidal currents, river discharge and « build-up » by wind. Stratification of water masses with different salinity is often found in this zone. Secondly the tidal movements, of which the horizontal component causes the strong daily salinity fluctuations, continue into the lower course of the river. There is thus also a transition area between the tideless river and the river mouth which is subjected to ebb and flood. The upstream limit of the influence of the salt, however, does not coincide with the upstream limit of the tidal influence. The influence of the salt water is dependent on the quantity of fresh water discharged by the river and does not extend as far upstream as the tides do. In the estuary there is thus a zone where the sea water normally does not penetrate but where the hydrology is governed by the phenomenon of ebb and flood. This zone, situated between the salt-limit and the tidal limit, is referred to as the fresh-water tidal area.

The fresh water exercises its influence mainly by the discharge of river water and to a relatively unimportant extent by precipitation and lateral run-off.

Other factors influencing the conflict are evaporation and anthropogenic salt increase of the river water. These factors favour the marine influence, but are only of limited interest in the marginal parts of the estuary. Evaporation is only important in the intertidal belt and the anthropogenic salt increase affects mainly the fresh-water tidal area.

Thus the conflict area between the sea and the tideless river consists of two main divisions, a brackish-water part and a fresh-water part. On the evidence of the composition of the biocoenoses both parts can be subdivided into a series of sections each of which appears to be correlated with chemical and physical factors.

In several publications (Caspers, 1959; Schulz, 1961; den Hartog, 1961, 1963, 1967) the subdivision of the brackish-water part of the estuary has been described. In these publications no mention has been made of the existence of a « buffer zone » between the brackish and the marine environment. Between the brackish-water zone of the estuary and the open sea there is a zone where although the average salinity amounts to 16.5 ‰ Cl′ the influence of short sharp decreases in the salt-content is such that stenohaline peren-

nial organisms are unable to settle permanently. Interesting examples of this can be found in the work of EISMA (1966).

There is also a « buffer zone » between the brackish-water zone and the fresh-water zone. Although the average annual isohaline at high tide of 0.3 °/₀₀ Cl′ is usually regarded as the salt-limit, i.e. the boundary between the brackish-water and the fresh-water part of the estuary, considerable increases in salinity can occur upstream of this line. This buffer area is characterized by the paucity of species, as salinity is too low to allow many euryhaline marine and brackish-water species to live there, while the temporary increases in the salt-content exclude most of the fresh-water organisms.

The 0.3 °/₀₀ Cl′ isohaline is an important biological boundary in the estuarine systems of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt and of the river Elbe, but it cannot be considered to be the true boundary between fresh and brackish-water. The discharged river water usually has a considerably lower chlorinity, namely 0.10-0.15 °/₀₀ Cl′, thus water with salinity between 0.3 and 0.15 °/₀₀ Cl′ must be very diluted marine water. According to PRICE and GUNTER (1964) the boundary between the fresh and brackish-water is where the typical ion constellation of marine water shifts to the ion constellation characteristic for the outflowing river water. This hydrochemical boundary has not been determined in West European estuaries; it is not impossible that this boundary is also a biological boundary seeing that the few brackish-water organisms which live permanently in the tidal fresh-water area dwindle out in upstream direction. With the exception of the alga *Blidingia minima* (Näg. ex Kütz.) Kylin they do not reach the « stuw-zone », i.e. the section of the estuary where the shuttling tidal currents are replaced by a stream constantly directed towards the sea but where the vertical component of the tidal factor is still operating. In fact this « stuw-zone » is the buffer area between the tidal and non-tidal waters.

I will now give a concise enumeration of the various sections which can be distinguished between the open sea and the tideless river and which are based on the composition of the benthic biocoenoses (Fig. 1). This subdivision has been elaborated for the Deltaic area of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt, but is probably valid for the estuaries of all West European lowland rivers. In rivers with a steeper gradient the various sections will be more condensed and perhaps difficult to distinguish. The salinity data given in the enumeration are only valid for the Deltaic area, where they were determined.

1. The open sea or the marine euhalinicum is characterized by a stable salinity above 16.5 °/₀₀ Cl′ and the occurrence of many ste-

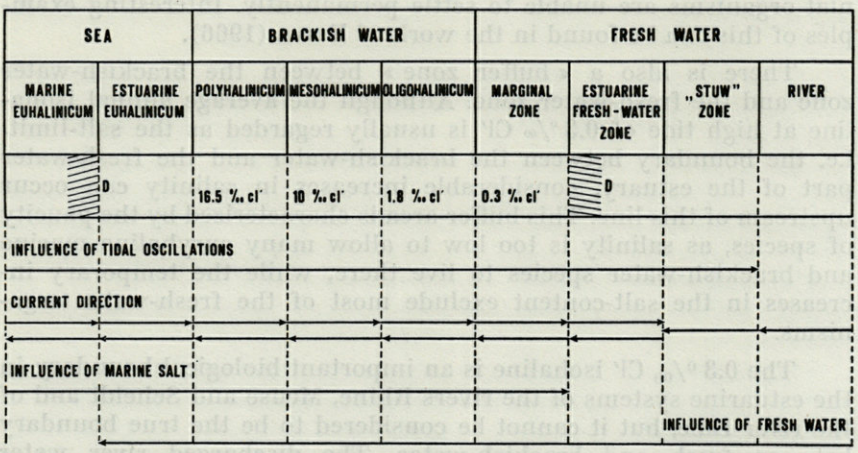


FIG. 1. — Diagram of the conflict situation between the sea and the fresh water in an estuary. The salinity data given are only valid for the estuarine area of the rivers Rhine and Meuse. Disturbance areas have been indicated by hatching and the letter D.

nohaline marine organisms. Exceptional decreases in the salinity may cause disturbances in the biotic communities along the extreme border of this section.

2. The estuarine euhalinicum has an average salinity of 16.5 °/₀₀ Cl' or higher, but is subjected at least once a year to a short-lasting decrease of its salt-content. This prevents the permanent occurrence of stenohaline perennials but allows the full development of stenohaline annuals.

3. The polyhalinicum is characterized by a gradual decrease in the salinity and a parallel decrease in the number of marine species. Brackish-water species are absent or very rare in this section. In the Deltaic area the upstream border of this section coincides more or less with the average annual isohaline of 10 °/₀₀ Cl' at high tide.

4. The mesohalinicum is also characterized by a gradual decrease in the salt-content. In the Deltaic area the upstream border of this section coincides with the average annual isohaline of 1.8 °/₀₀ Cl' at high tide. This section is subjected to very large daily salinity fluctuations and, therefore, only a limited number of extremely euryhaline marine species and a considerable number of brackish-water organisms can live here.

5. The oligohalinicum is characterized by the appearance of a number of salt-tolerant fresh-water species, while the number of

euryhaline marine species is even more restricted than in the mesohalinicum. There is already a distinct decrease in the number of brackish-water species.

In the Deltaic area many of the euryhaline and brackish-water organisms reach a sudden border, which more or less coincides with the average annual isohaline of 0.3 °/₀₀ Cl′ at high tide (the " salt-limit ").

6. The marginal zone is characterized by an average salinity lower than 0.3 °/₀₀ Cl′, but considerable increases of the salt-content occur at least once a year. The benthos consists of a limited number of salt-tolerant fresh-water species and a very small number of euryhaline marine and brackish-water species.

7. The estuarine fresh-water zone, also recorded as the fresh-water tidal area sensu stricto, is characterized by shuttling tidal currents and a salinity which is permanently below 0.3 °/₀₀ Cl′. Higher Cl′-values occur only exceptionally in the border area with the marginal zone, during storm-floods, and cause disturbances in the biotic communities.

The benthos consists of a rich fresh-water flora and fauna and a small but distinct marine element. The fresh-water species can be roughly classified into 3 groups : a) the fluviatilous species, b) the pioneer species of unstable fresh-water habitats and c) the species characteristic for stagnant and lacustrine habitats.

The hydrochemical borderline between the " marine fresh water " and the river water probably runs through this section DEN HARTOG, 1969).

8. The « stuw-zone » is characterized by a stream which flows constantly towards the sea but which exhibits distinct vertical tidal oscillations. The flora and fauna are poor in species and do not differ in any respect from those of the large rivers. No brackish-water organisms have been found in this section.

9. The non-tidal river is characterized by irregular fluctuations in the water-level; these depend on the amount of water flowing off. The poor fresh-water flora and -fauna are composed of a) fluviatilous species and b) pioneers of unstable fresh-water habitats.

It has to be stressed that this enumeration is only valid for the benthic communities of an estuary, as there is a fundamental difference between the environment of the estuarine benthos and that of the estuarine plankton. The benthos organisms, whether they are sedentary or not, stay in the same area and as a result come into contact during every tidal period with waters of very different salin-

ity which are moved upstream and downstream by the tidal currents. The plankton communities on the other hand remain in the same body of water and shuttle to and fro with the tidal currents. As far as salinity conditions are concerned the plankton lives in a considerably more stable environment than the benthos does.

As the estuary seems to be such a well-defined habitat the question may be raised whether there are faithful indicator species, i.e. species which are strictly confined to the estuarine habitat, among the benthos. The number of such species is surprisingly small. Among the groups that I am familiar with, only 5 species can be designated as such, viz. the brown alga *Fucus ceranoides* L., the hydroid *Garveia franciscana* (Torrey) (see VERVOORT, 1964) and the turbellarians *Paramonotus hamatus* (Jensen), *Minona baltica* Karling & Kinnander and *Baicalellia subsalina* Ax. Several other species have been found up to now exclusively in the upper part of the intertidal belt of estuaries, e.g. the turbellarians *Provortex pallidus* Luther, *Ptychopera spinifera* den Hartog, *P. tuberculata* (von Graff) and *Proxenetes minimus* den Hartog and the snails *Pseudamnicola confusa* (Frauenfeld) and *Asseminea grayana* Fleming. These estuarine species may just as well be regarded as species peculiar to the littoral belt.

The number of species that estuaries have in common with the intertidal belt of marine coasts is considerable. Several of these intertidal species in the brackish part of the estuary have a wider vertical range than they do on the marine coast, but usually they remain in the intertidal belt. I know only of one case of « total brackish-water submergence » in an estuary. VADER (1965) found that the amphipod *Bathyporeia pilosa* Lindström, which in the euhalinicum inhabits the intertidal belt of sandy beaches, descends in the mesohalinicum of the rivers Rhine and Meuse to ca. 10 m depth.

Further, the estuary has also a great number of species in common with the isolated brackishwaters.

Estuarine conditions certainly make the highest demands on the osmotic capacities of marine species as they must continually adapt themselves to the ever fluctuating salinity. Therefore, only the most resistant of these species can live permanently in an estuary. Because of this continuous adaptation to lower salinities one would expect that some of these organisms must finally have been able to invade the freshwater. In the estuary of the rivers Rhine and Meuse, however, the number of brackish and euryhaline marine organisms that live permanently in the fresh-water section is very small. Some of them, e.g. the turbellarians *Provortex pallidus* and *Ptychopera spinifera* have reached only the marginal zone and thus are still subjected to temporary rises of the salt-content. The green

alga *Blidingia minima,* the amphipod *Gammarus zaddachi* Sexton, the planctonic copepod *Eurytemora affinis* Poppe, the polychaete worm *Nereis diversicolor* (O.F. Müll.) and the snail *Pseudamnicola confusa* live permanently in the fresh-water tidal environment. One planctonic diatom of marine origin *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. is almost confined to the fresh-water tidal area. Furthermore, Ax (1956) reported that several brackish-water species had penetrated into the fresh-water zone of the Elbe estuary via the interstitial spaces in the bottom. As the hydrochemical boundary between the fresh and brackishwater has not yet been determined in these estuaries, it cannot be established whether these species occur only in extremely diluted marine water or whether they really have penetrated freshwater with a different ion constellation. In each case they occur in biotic communities which are composed completely of fresh-water organisms. So far these species have not been recorded from any non-tidal fresh-water habitat.

This feature has been noticed also in other areas. Bayly (1967), who proposed a general biological classification of aquatic environments, based on Australian examples, regarded the coastal freshwater even as a separate category. That he in fact found the same as Caspers and I did concerning the West-European estuaries appears from the following citation : « Two different biological characteristics are thus exhibited by freshwaters immediately adjacent to the gradient zone of an estuarine or other open system. Firstly, they are suitable for habitation by a portion of a euryhaline population (e.g. *Gladioferens pectinatus* (Brady), *Sulcanus conflictus* Nicholls) and by exclusively fresh-water species closely related to euryhaline ones (e.g. *Gladioferens spinosus* Henry). Secondly they are unsuitable for habitation by a number of species which occur in other types of fresh-water, and those typically fresh-water species that do occur there tend to be restricted to a narrower range of salinities than they tolerate elsewhere ".

One has only to substitute *Eurytemora affinis* and *Gammarus zaddachi* for *Gladioferens pectinatus* and *Sulcanus conflictus* and *Actinocyclus normanii* for *Gladioferens spinosus* to render the citation « made to measure » for the West-European situation.

From the data presented it may be concluded that under the present climatic condition the West-European estuaries are not an important pathway for marine invaders of the fresh water. This holds also perhaps for the temperate zone of Australia, when one considers the data communicated by Bayly.

In the tropical and subtropical belt, however, euryhaline marine species penetrate freshwaters with quite different ion constellations. There are, for example, several records of species of the euryhaline genera *Bostrychia* and *Caloglossa* at a considerable distance from

the sea, and at altitudes up to 500 m (GAUTHIER-LIÈVRE & SCHOTTER, 1958).

A possible explanation for this feature can be found in the temperature-salinity relation as described by KINNE (1956 a, b, 1963, 1964 a). In some recent papers KINNE (1964 b, 1966, 1967) discussed the various ways in which marine and brackish-water organisms can withstand unfavourable salinities and temperatures. He found that generally organisms have much less compensatory possibilities for resisting unfavourable temperatures than for coming through periods of unfavourable salinity. In Western Europe the annual temperature fluctuations of the estuarine waters range from 20 (— 25) °C in summer to 0 — 3 °C in winter. In tropical estuaries, even in those where the fresh-water influx greatly depends on a monsoon climate, temperature fluctuations are much smaller. The relatively small annual temperature fluctuations in the tropical estuaries in fact reduce the influence of temperature on the salinity tolerance of their euryhaline inhabitants. These have to adapt themselves only to large salinity fluctuations and are in that respect much better off than their temperate fellow-sufferers, which also have to cope with large temperature fluctuations. I am well aware that the problem involved is presented here in a rather simplified form, but nevertheless I am convinced that the large temperature fluctuation in the West-European estuaries is the main obstacle for the penetration of euryhaline marine and brackish-water organisms into the fresh water.

SUMMARY

In an earlier paper (DEN HARTOG, 1967) it has been shown that brackish water is not a homogeneous environment, but in fact is a collective name for a number of conflict situations between the marine and the fresh-water regimes, each of which is characterized by its own ecological features (period and amplitude of salinity fluctuations, continuity). Although salinity generally has been considered the major ecological factor in the border environment between the sea and the fresh water, the author is of the opinion that the conflict between these two regimes is of a much wider scope. This has been demonstrated on the example of the estuarine conflict situation. In an estuary the marine influence is exercised by salt and tidal movements while the fresh-water influence is mainly exercised by river discharge. On the evidence of the composition of the benthic biocoenoses the estuarine border area between the open sea and the tideless river can be subdivised into 7 sections.

In Western Europe the number of species which are restricted to the estuarine environment is extremely small. Furthermore, the number

of euryhaline marine and brackish-water species which penetrate the estuarine fresh water is very small. It has not yet been established that these species cross the hydrochemical brackish-water boundary, i.e. the boundary where the marine ion constellation of the water shifts to the ion constellation of the discharged river water. Therefore, the estuarine environment cannot be regarded as being an important pathway for marine invaders of the fresh water, at least in the temperate zone. This feature must be seen in the light of the salinity-temperature relation, as has been formulated by KINNE (1956 a, b; 1964 a). The large annual temperature fluctuations in the temperate zone have prevented any large-scale invasion in the fresh water by marine organisms. In the tropical zone, where the temperature is much more stable, many marine forms have successfully penetrated the fresh water.

REFERENCES

AX, P., 1956. Die Einwanderung mariner Elemente der Mikrofauna in das limnische Mesopsammal der Elbe. *Verh. dt. Zool. Ges. :* 428-435.

BAYLY, I.A.E., 1967. The general biological classification of aquatic environments with special reference to those of Australia. *In :* A.H. Weatherley : Australian inland waters and their fauna. Eleven studies. Canberra, p. 78-104.

CASPERS, H., 1959. Die Einteilung der Brackwasser-regionen in einem Aestuar. *Archo. Oceanogr. Limnol.*, **11**, Suppl. : 153-169.

DAHL, E., 1956. Ecological salinity boundaries in poikilohaline waters. *Oikos*, **7** : 1-31.

EISMA, D., 1966. The distribution of benthic marine molluscs off the main Dutch coast. *Neth. Jnl Sea Res.*, **3** : 107-163.

GAUTHIER-LIÈVRE, L. & G. SCHOTTER, 1958. Note sur une nouvelle station insolite de Floridée. *Revue algol.*, **4** : 57-60.

HARTOG, C. DEN, 1961. Die faunistische Gliederung im Südwestniederländischen Deltagebiet. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **46** : 407-418.

HARTOG, C. DEN, 1963. The amphipods of the Deltaic region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt in relation to the hydrography of the area. Part 1. Introduction and hydrography. *Neth. Jnl Sea Res.*, **2** : 29-39.

HARTOG, C. DEN, 1964. Typologie des Brackwassers. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **10** : 377-390.

HARTOG, C. DEN, 1967. Brackish water as an environment for algae. *Blumea*, **15** : 31-43.

HARTOG, C. DEN, 1969. Een karakteristiek van het zoetwatergetijdengebied en de plaats van de Biesbosch in dit geheel. *Meded. Hydrobiol. Ver.*, **2** : 173-182.

HATZIKAKIDIS, A.D., 1952. Research and extension of Knudsen's tables, determining salinity in sea waters. *Praktika ell. udrobiol. Inst.*, **6** : 55-71.

KINNE, O., 1956*a*. Über den Einfluss des Salzgehaltes und der Temperatur auf Wachstum, Form und Vermehrung bei den Hydroidpolypen *Cordylophora caspia* (Pallas), etc. *Zool. Jb. Physiol.*, **66** : 565-638.

KINNE, O., 1956*b*. Über Temperatur und Salzgehalt und Ihre physiologische-biologische Bedeutung. *Biol. Zbl.*, **75** : 314-317.

KINNE, O., 1963. The effects of temperature and salinity on marine and brackish-water animals. I. Temperature. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, **1** : 301-340.

KINNE, O., 1964*a*. The effects of temperature and salinity on marine and brackish-water animals. II. Salinity and temperature-salinity combinations. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, **2** : 281-339.

KINNE, O., 1964*b*. Physiologische und ökologische Aspekte des Lebens in Aestuarien. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **11** : 131-156.

KINNE, O., 1966. Physiological aspects of animal life in estuaries with special reference to salinity. *Netherl. Jnl Sea Res.*, **3** : 222-244.

KINNE, O., 1967. Physiology of estuarine organisms with special reference to salinity and temperature : General aspects. In G. Lauff : Estuaries. *Amer. Ass. Advan. Sci. Publ.*, **83** : 525-540.

PRICE, J.B. & G. GUNTER, 1964. Studies of the chemistry of fresh and low salinity waters in Mississippi and the boundary between fresh and brackish water. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **49** : 629-636.

REMANE, A. & C. SCHLIEPER, 1958. Die Biologie des Brackwassers. *In :* Die Binnengewässer 22, Stuttgart, 348 pp.

SCHULZ, H., 1961. Qualitative and quantitative Planktonuntersuchungen im Elbe - Aestuar. *Arch. Hydrobiol.*, **16**, Suppl. (1) : 5-105.

VADER, W.J.M., 1965. Intertidal distribution of Haustoriid amphipods in the Netherlands. *Bot. Gothoburg*, **3** : 233-246.

VERVOORT, W., 1964. Note on the distribution of *Garveia franciscana* (Torrey, 1902) and *Cordylophora caspia* (Pallas, 1771) in the Netherlands. *Zoöl. Meded. Leiden*, **39** : 125-146.

VERWEY, J., 1957. A plea for the study of temperature influence on osmotic regulation. *Année biol.*, **33** : 129-149.

VERWEY, J., 1958. De seizoenverplaatsingen van enkele schaaldieren en de invloed van temperatuur en zoutgehalte. *Verh. K. ned. Akad. Wet. afd. natuurkunde*, **67** : 14-22.

DISCUSSION

following the paper by C. DEN HARTOG

WEBER. — Your having touched on the subject of the temperature interaction on salinities at which the brackish-water species can live is reminiscent of the oft-found decrease in internal osmotic concentrations at higher temperatures. Relative to this, did you find that the penetration in summer into the estuary extended into lower salinities ?

DEN HARTOG. — In my study I have only incorporated the permanent inhabitants, and have not taken the migrating species into account.

RUSSELL. — Marine algae seem to spread into waters of much lower total salinity in Holland than in England. Is this, in your opinion, due mainly to the greater amount of carbonate in the former ?

DEN HARTOG. — I think that the higher $CaCO_3$ - content of the Rhine and Meuse - water is an important factor, which allows euryhaline marine species to live at rather low salinities in the estuaries of these rivers. I think that this factor is especially decisive during periods of large river-water discharge, when salinity is markedly decreased.

WOLFF. — 1. Could paucity of species in the marginal fresh-water zone be caused by river pollution, in this case the river Rhine ?

2. I should like to draw your attention to the fact that so many of the species in the West-european estuaries are of Ponto-Caspian origin, whereas some others originate from other zoogeographical regions. Hence, originally these estuaries have been still poorer in species.

DEN HARTOG. — 1. When we compare the present flora and fauna of the river Rhine with the lists published by Lauterborn, ca. 50 years ago a marked impoverishment is noticeable. This can undoubtedly be ascribed to pollution. The « marginal zone », between the brackish-water zone and the estuarine fresh-water zone, however, is by nature poor in species.

2. It is remarkable that in the West European lowlands rivers the species of the Ponto-Caspian element either behave as salt-tolerant fresh-water forms (e.g. *Orchestia cavimana, Cordylophora caspia*) or do not penetrate at all into the brackish-water zone (e.g. *Dreissena polymorpha, Lithoglyphus naticoides*), although they certainly occur in brackish water in the Ponto-Caspian region. A species like *Garveia franciscana* is cosmopolitan, but we do not known whether it acquired this distribution as a result of shipping or whether it is an « old species » with a long and intricate history.

KIENER. — L'auteur a-t-il pu constater en Europe l'influence de l'ion Ca sur l'importance des pénétrations des eaux saumâtres ou douces par des éléments marins ? A. KIENER cite le cas constaté à Madagascar où ces pénétrations sont d'une part très nombreuses sur la côte ouest où les eaux douces sont riches en Ca et où elles sont d'autre part, moins importantes sur la côte est aux eaux douces très faiblement minéralisées (en particulier pauvreté en Ca).

DEN HARTOG. — The rivers Rhine, Meuse and Scheldt discharge hard water to the sea. In their joint estuarine system euryhaline marine and brackish water species penetrate to lower salinity waters than they do in several rivers in South England, which discharge soft water.

LES PHÉNOMÈNES DE SURFACE EN ÉCOLOGIE, L'ÉCUME MARINE, LES SABLES ALVÉOLAIRES

par R. BAUDOIN
Professeur à la Sorbonne
34, avenue de l'Abbaye, 91-Yerres, France

SUMMARY

The phenomena of surface, meniscous, damping, surface tension, are felt on all the exchanges between air, shore and water.

Some animals use the phenomena of surface, predators of water mirrors, or their geological consequences, intertidal insects inhabiting at hide tide, the bubbles of alveolate sand.

Solid film, secreted by bacteria, weeds, form a firm floor (NEUSTON) used by small shore arthropoda, that never venture on without bacterial films.

INTRODUCTION

Les caractères de la surface des eaux douces et marines sont généralement négligés (ils sont exposés d'une façon plus que succinte dans les traités d'Hydrologie et d'Océanographie); c'est oublier qu'ils conditionnent les échanges de toutes natures entre les deux milieux si différents, aérien et aquatique, qu'occupent les êtres vivants. C'est aussi négliger le fait que le miroir des eaux est le lieu d'action de forces qui cessent dès qu'on s'en écarte.

Les véritables fondateurs de la Physicochimie des surfaces sont Lord KELVIN, Lord RAYLEIGH et H. DEVAUX.

Pour comprendre les caractéristiques écologiques des miroirs d'eau, il faut rappeler l'essentiel des propriétés des surfaces libres des liquides et des interactions entre celles-ci et les corps solides qui viennent à leur contact.

RAPPEL PHYSIQUE

Comme conséquence des forces d'attraction moléculaires ou forces de cohésion, la surface libre d'un liquide se comporte comme une membrane tendue que déforme tout corps venant à son contact.

— Les corps mouillables ou hydrophiles tendent à être recouverts, immergés; il faut exercer un effort, travailler pour les sortir de l'eau qui s'élève au-dessus du niveau hydrostatique, refusant de les quitter. Le compromis entre les forces de cohésion et la pesanteur, a pour conséquence une surface courbe, concave vers le haut (ménisque soulevé).

— Les corps non mouillables ou hydrophobes au contraire sont refoulés lorsqu'on veut les immerger; il faut travailler pour les mouiller. Il se forme alors des ménisques creusés sous le niveau hydrostatique et convexes vers le haut.

Ces phénomènes énergétiques, ces déformations superficielles suggèrent la mesure des forces mises en jeu, l'étude des formes de ménisques et du rapport de ces caractères.

Tensiométrie (WIHLELMY, J. GUASTALLA).

— Une mince lame mouillable (mica fraîchement clivé et dépoli à la toile émeri), est suspendue verticalement à une balance de torsion; amenons une surface libre d'eau à son contact (à l'aide d'un ascenseur). On voit la lamelle brusquement happée par l'eau qui monte et la mouille donnant sur chaque surface un ménisque soulevé se raccordant tangentiellement au plan de la lamelle; ce ménisque est de forme fixe, ce qu'on voit en enfonçant ou élevant la lamelle, et la force d'immersion est également constante (à la correction d'Archimède près). Elle ne dépend que de la nature du liquide N, de la largeur de la lamelle l et de la température t.

$$F = f(N \,.\, l \,.\, t)$$

d'où si t est fixé, en notant que la lamelle a 2 faces donnant 2 ménisques, il vient

$$\frac{Ft}{2l} = \lambda t \text{ dynes cm :}$$

c'est la tension superficielle ts, elle est la même en toutes directions, s'exerce dans le plan tangent à la surface des eaux, ne dépend pas de l'extension plus ou moins grande de la surface libre (contrairement à la tension d'un ballon gonflé) et cesse dès que la surface est franchie.

Tout se passe comme si une membrane unitendue recouvrait la surface des eaux ou de tout liquide.

La valeur de λ exprime en ergs cm² l'énergie nécessaire pour créer 1 cm² de surface libre, ou celle qu'on recueille par disparition de 1 cm² de cette surface libre.

— L'eau pure et les eaux naturelles :

Pour l'eau pure HARKINS trouve que λ baisse linéairement de 76 dynes (ou ergs cm²), à la température de 0°, à 60 dynes (ou ergs cm²) à 100°.

Les eaux marines (réduites à leurs composants minéraux), doivent à ces derniers une légère élévation de *ts*.

Tension superficielle, facteur écologique.

— Contacts avec les corps émergents : les ménisques, flottation.

Soit une surface liquide où la *ts* λ vaut 76 dy cm. Si un corps affleure sans déformer le miroir d'eau, l'angle α ou angle de raccordement = 90°; aucune force verticale n'agit sur ce corps.

Si l'eau monte (corps mouillable), α est nul dans le cas d'un corps parfaitement mouillable, aigu dans le cas où celui-ci est moyennement mouillable. Alors la composante $Fv = \lambda \cos \alpha$ tend à l'immerger ou à s'opposer à son émersion : $Fv = \lambda$ lorsque $\alpha = 0$.

Si le corps non mouillable déprime l'eau $180° > \alpha > 90°$ la force Fv s'oppose alors à l'immersion.

Lorsque $Fv \geqslant$ Poids — poussée d'Archimède, le corps flotte par effet de surface. C'est ainsi que font les *prédateurs de surface :* Velies, Microvelies, Gerris, Aepophiles, fig. 1, fig. 2, fig. 3, fig. 4, Tabl. 1.

C'est aussi le cas des *grains de sable toutes natures* devenus hydrophobes, que les eaux marines, au moment du flot prélèvent sur les plages et qu'on voit flotter en voiles disjoints.

Locomotion superficielle.

Les rivages, les plantes émergentes, sont généralement mouillables et donnent des ménisques soulevés. Ainsi le miroir des eaux est bordé d'un talus, parfois surplombant, dont la pente idéalement lisse doit être franchie par tout Insecte flottant regagnant la terre ferme. Cet obstacle dont la hauteur peut être de l'ordre de 4 mm, n'est donc important que pour les êtres de petite taille (fig. 4).

L'évasion hors des miroirs d'eau, indispensable aux patineurs de surface dont une partie de la vie se passe à terre, se fait par envol, saut, élan suffisant, et pour les plus petits en utilisant l'attraction entre ménisques de même forme alors que les ménisques de forme opposée se repoussent. L'hydrophobie imparfaite des surfaces de flottation permet à ces dernières de donner des ménisques soulevés lorsque l'Insecte tend à les soulever au-dessus du miroir d'eau. C'est alors que l'animal est happé par le ménisque de paroi et hissé jusqu'à son sommet (fig. 5, 6).

Une posture appropriée déclenchée par un changement d'éclairement, un clapotis le long de l'obstacle créant le ménisque, donne à l'évasion un

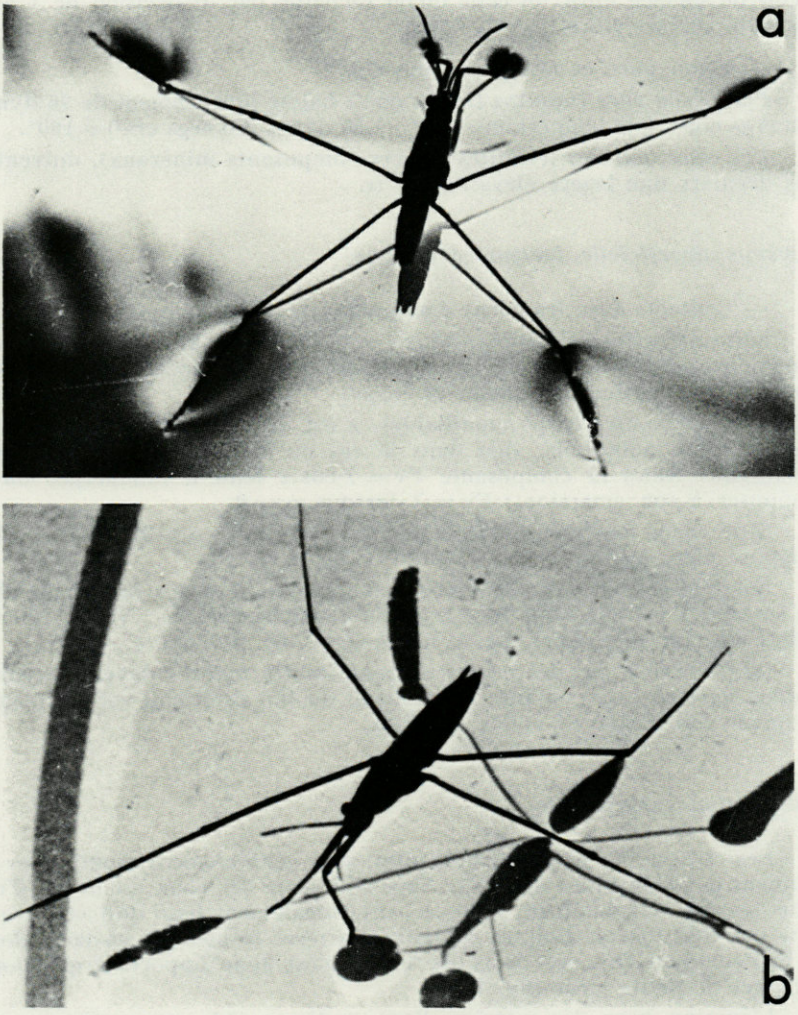


FIG. 1. — a. *Gerris* vu par-dessus, effet optique dû aux ménisques creusés par les 3 paires de pattes. Remarquer que les pattes postérieures reposent sur l'eau à la fois par le tarse et le tibia alignés.

Photo R. BAUDOIN inédite.

b. *Gerris :* effet d'optique des ménisques observé au fond de l'eau ou sur l'écran de la cuve à ombres : ombres véritables, fausses ombres dues aux ménisques porteurs, ces dernières cernées d'un liseré lumineux.

Photo R. BAUDOIN inédite.

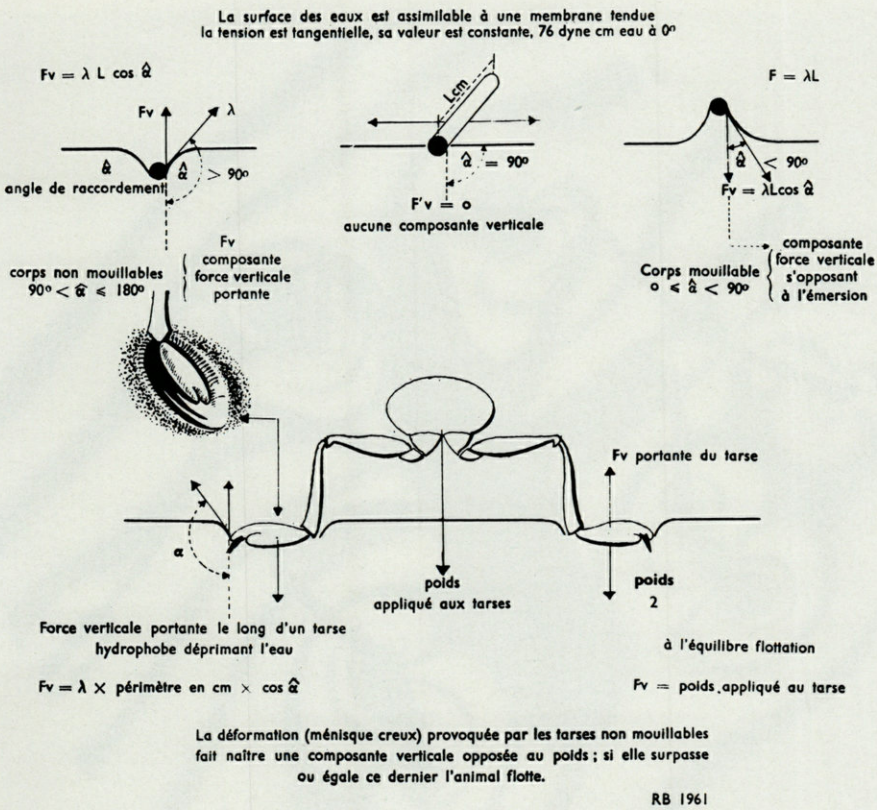


FIG. 2. — Flottation superficielle.

caractère de régularité et d'efficacité remarquables, surtout chez les animaux les plus exposés (Insectes intertidaux, tel *Aepophilus*).

Pour cette adaptation, ce mode de locomotion superficielle j'ai créé le terme d'*hydranapheuxie,* (anapheugen : fuir aisément vers le haut; hudor, hydra : eau).

L'hysteresis de mouillage que J. GUASTALLA a étudiée à l'aide du tensiomètre,stabilise la ligne de contact eau-objet accroissant l'ampleur des déformations superficielles possibles, la résistance au mouillage, donc la flottation superficielle, comme aussi au démouillage. Les ménisques soulevés seront plus importants et l'hydranapheuxie favorisée.

La taille des organismes flottants change complètement leurs rapports avec la surface des eaux :

— la longueur de leurs contacts L conditionne la force de portance λ L et croît avec leur taille T.

$$\text{Portance} = \lambda L = f(T)$$

FIG. 3. — *Velia* sp. Patineur de surface des eaux pures courantes (Hétéroptère prédateur). Etude des ménisques par la méthode interférentielle de M. FRANÇON. Les franges permettent de définir la pente du ménisque point par point.
Photo FRANÇON-BAUDOIN, inédite.

Comparant les deux modes de flottation par poussée d'Archimède et par l'action de ménisques dus aux corps hydrophobes posés sur l'eau, on peut remarquer que :

— la flottation par poussée d'Archimède peut s'écrire

$V\,d'g = \text{Poids} < V\,dg = \text{poussée d'Archimède}$

d' densité du corps
d densité du liquide

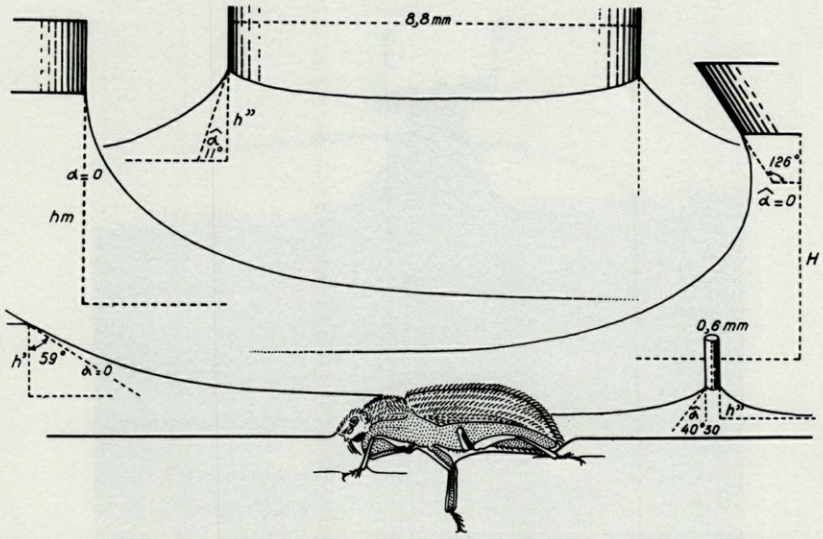


FIG. 4. — Ménisques bordiers des nappes d'eau : au premier plan, un *Dryops*, Coléoptère normalement submergé, non mouillable flottant par accident à la surface des eaux prisonnier au fond de la cuvette liquide.

ce qui montre que d′ doit être plus petit que d. Si on tend à faire émerger le corps, ou inversement à l'immerger, il retournera de lui-même à l'état d'équilibre : $V\,d'g = Vi\,dg$.

Vi : volume immergé.

C'est un mode de flottation stable.

— la flottation superficielle est très différente

Poids $= V\,d'g \leqslant \lambda\, l \cos \alpha$

On remarque que d′, densité du corps, peut avoir une valeur quelconque par rapport à celle du liquide, mais dès la surface franchie par submersion λ disparaît et l'on retombe dans le cas précédent. En fait, les prédateurs de surface mouillés sont plus denses que l'eau et sombrent. Schématiquement *la flottation ne se fait que dans la limite fixée par les dimensions des ménisques creusés : ce n'est pas un mode de flottation stable, mais précaire.*

Plus la portance $\lambda\, l \cos \alpha$ est grande par rapport à P, moins le ménisque est creux, mieux il peut supporter une surcharge statique ou un à coup dynamique en se creusant davantage.

D'où la notion de coefficient de sécurité CS

$$CS = \frac{\text{portance}}{\text{poids}} = \frac{\lambda l \cos \hat{\alpha}}{V\,d'g}$$

Le poids que doit surmonter la force portante croît comme le volume, comme le cube de la taille T

$$\text{Poids} = f(T^3)$$

comme nous venons de le voir.

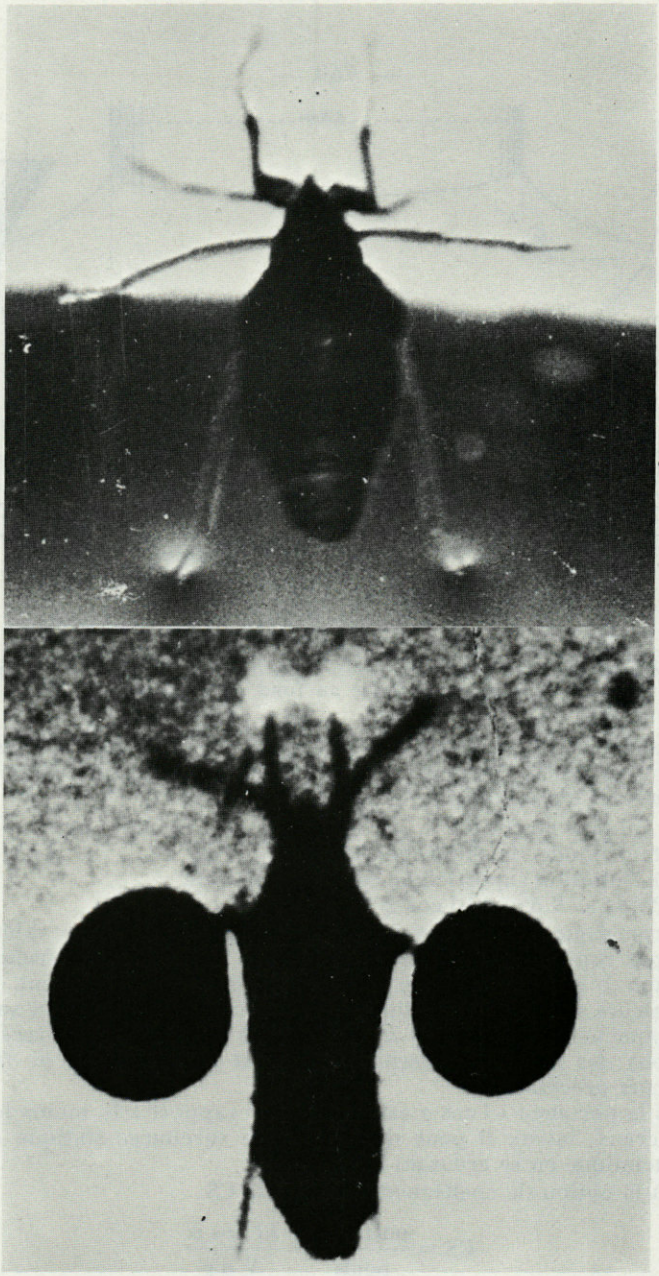


FIG. 5. — Hydranapheuxie chez *Aepophilus bonnairei* Signoret. Hétéroptère marin intertidal — Ile de Ré. L'animal remonte les ménisques soulevés à l'aide des ménisques également soulevés par p1 et p3 grâce à la cambrure dorsale, réflexe provoqué par un changement d'éclairement.

a. mâle photographié par-dessus.

Photo inédite R. BAUDOIN.

b. effet optique vu à la « cuve à ombres » ménisques soulevés de p1 (plages lumineuses). Ménisques creusés par p2 sous l'action conjuguée du poids de l'animal et de la traction exercée sur l'eau par p1 et parfois par p3 (pour ces dernières les ménisques ne sont pas visibles ici).

Photo inédite R. BAUDOIN.

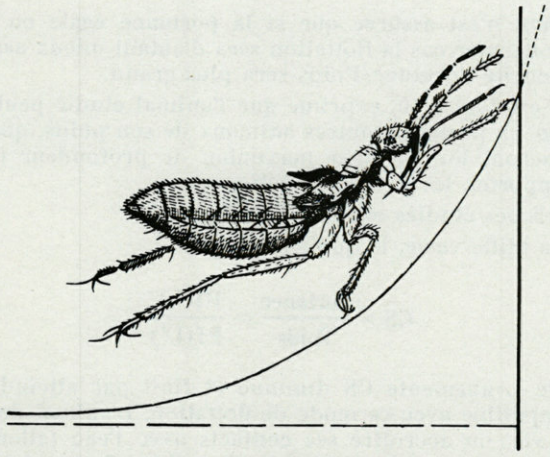


FIG. 6. — *Aepophilus* femelle hissée au sommet du ménisque de paroi. Schéma d'après de nombreuses observations.

R. BAUDOIN.

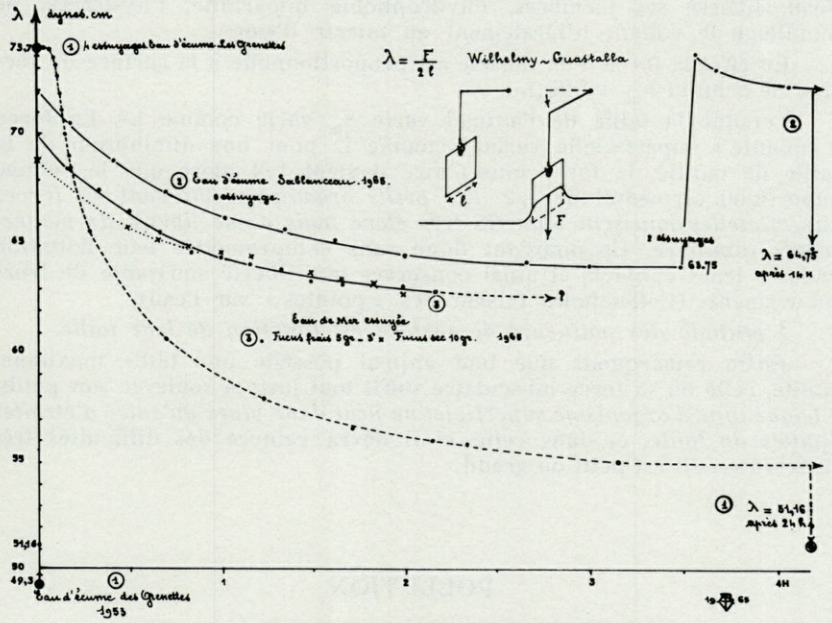


FIG. 7. — Tensiométrie de l'eau d'écume (Ile de Ré).

1. Eau d'écume des Grenettes après 4 essuyages, au départ tensiométrie voisine de celle de l'eau de mer, puis baisse exponentielle en fonction du temps.
2. Eau d'écume de Sablanceau (Ile de Ré) pas d'essuyage, la tensiométrie initiale est plus basse que la précédente.
3. Deux échantillons d'eau d'écume expérimentale.

T. HIDAKA et R. BAUDOIN.

La flottation n'est assurée que si la portance égale ou surpasse le poids. Dans ce dernier cas la flottation sera d'autant mieux assurée que le quotient de sécurité Portance/Poids sera plus grand.

Dire qu'il est égal à 10, exprime que l'animal étudié peut flotter par effet de surface, en portant 9 autres animaux de son poids, que les ménisques creusés seront loin de leur maximum de profondeur (ce qui leur permet de supporter les à coup cinétiques).

Les organismes étudiés ont un CS $\geqslant 7$.

Lorsque la taille varie, le quotient CS varie aussi

$$CS = \frac{\text{Portance}}{\text{Poids}} = \frac{F\,f(L)}{P\,f(L^3)}$$

Si la taille L augmente CS diminue et finit par atteindre la limite inférieure compatible avec ce mode de flottation. L'animal devra changer son mode de vie, ou accroître ses contacts avec l'eau (allongement des contacts des Gerris par incorporation des tibias 3 aux tarses).

Si la taille de l'animal L diminue, CS croît mais alors entre en jeu la force musculaire nécessaire pour qu'il puisse rompre ses contacts avec l'eau, libérer ses membres, l'hydrophobie imparfaite, l'hysteresis de mouillage le collant littéralement au miroir d'eau.

En effet la force d'un muscle est proportionnelle à la surface de section de celui-ci $F_m = f(S_m)$.

Lorsque la taille de l'animal varie S_m varie comme L^2. La force « collante » superficielle variant comme L, pour une diminution de la taille de moitié, la force musculaire devient 1/4 alors que le collage superficiel est réduit de 1/2. *Les petits organismes utilisant les forces superficielles jouissent d'un CS très élevé mais d'une liberté de mouvements diminuée.* Ils pourront donc sans compromettre leur flottation réduire leurs contacts et ainsi conserver une liberté suffisante de leurs mouvements (Collemboles faisant des « pointes » sur l'eau).

L'attitude des patineurs de surface est fonction de leur taille.

Enfin remarquons que tout animal possède une taille maximum limite, celle où sa force musculaire suffit tout juste à soulever son poids. *Chaque type d'organisme superficiel ne peut donc vivre qu'entre d'étroites limites de taille,* et dans celles-ci il devra vaincre des difficultés très différentes s'il est petit ou grand.

POLLUTION

Dans la nature on est toujours très loin des liquides purs, des solutions simples qu'étudient les Physiciens. Les caractéristiques de la surface des eaux naturelles sont toujours complexes, variables; ce sont celles qu'utilisent, subissent les corps flottants.

La surface des eaux subit 3 types d'altérations très différentes : voiles de débris, voiles chimiques, voiles secrétés par les Bactéries ou les Algues.

— Des débris de toutes sortes peuvent flotter, formant voile; par exemple : poussières industrielles (WINDERMERE, communication orale de T.T. MACAN), pollen, feuilles, etc...

— Les substances dissoutes modifient λ, tantôt dans le sens d'une hausse, ions minéraux, tantôt dans celui d'une baisse, corps organiques.

Ions minéraux : abondent dans l'eau de mer pour laquelle il existe une relation entre la salinité, Sal, ou la chlorinité Chl, qui lui est lié.

$$Chl = \frac{Sal - 0{,}03}{1.805}$$

$$\lambda = 75{,}64\ dy - 0{,}144\ t° + 0{,}0399\ Chl$$

d'après FLEMMING et REVELLE.

Substances organiques : la baisse de tension superficielle qu'elles provoquent permet le moussage, étudié d'abord avec les savons. Rappelons que les détersifs de synthèse, généralement insensibles à l'action microbienne, déversés dans les eaux, provoquent des effets importants et permanents.

Ces substances s'accumulent à la surface des eaux par suite d'abaissement de l'énergie superficielle qu'elles provoquent λ eau $> \lambda'$ corps tensio-actif. Il en résulte un équilibre dynamique entre la phase adsorbée en surface et la phase dissoute; à la limite la surface de l'eau est remplacée par une ou plusieurs couches du corps tensio-actif.

Le moussage des eaux marines a des causes multiples.

— Lorsque le flot atteint les Fucus exondés à mer basse, il se forme un film bien visible. Si la houle déferle, des paquets flottants de mousse, se forment. Ces bulles sont stables contrairement à celles obtenues par agitation d'eau de mer « pure » (figs 7, 8, 9 et 10).

Il suffit d'agiter quelques frondes de Fucus avec l'eau de mer pour observer le phénomène.

La substance émise par l'Algue chasse un voile de talc préalablement formé sur de l'eau pure. Cette expérience d'après H. DEVAUX montre la formation d'un voile superficiel.

La tension superficielle de l'eau d'écume est plus basse que celle de l'eau de mer : ainsi à 14 °C :

$$\lambda \text{ écume} = 52{,}54 \text{ d cm}, \lambda \text{ eau de mer} = 74{,}32 \text{ d cm}$$

Moussage au sein des plages de sable, sables bulleux ou sables alvéolaires.

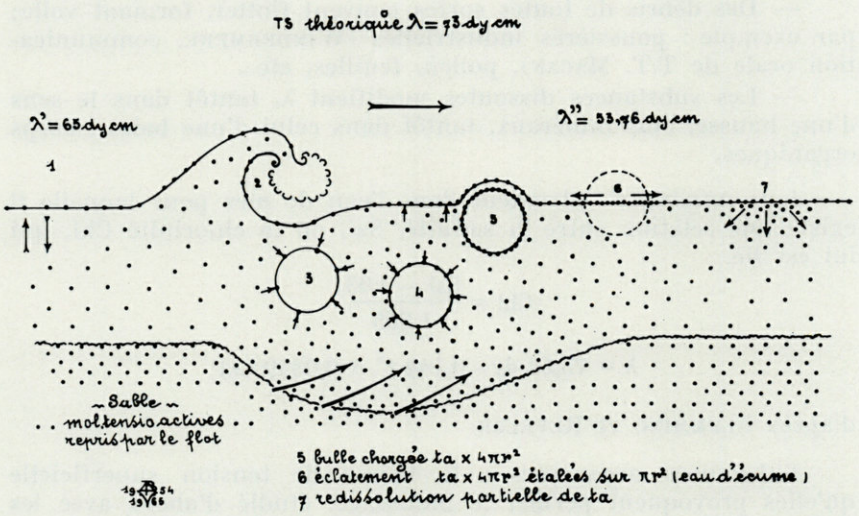


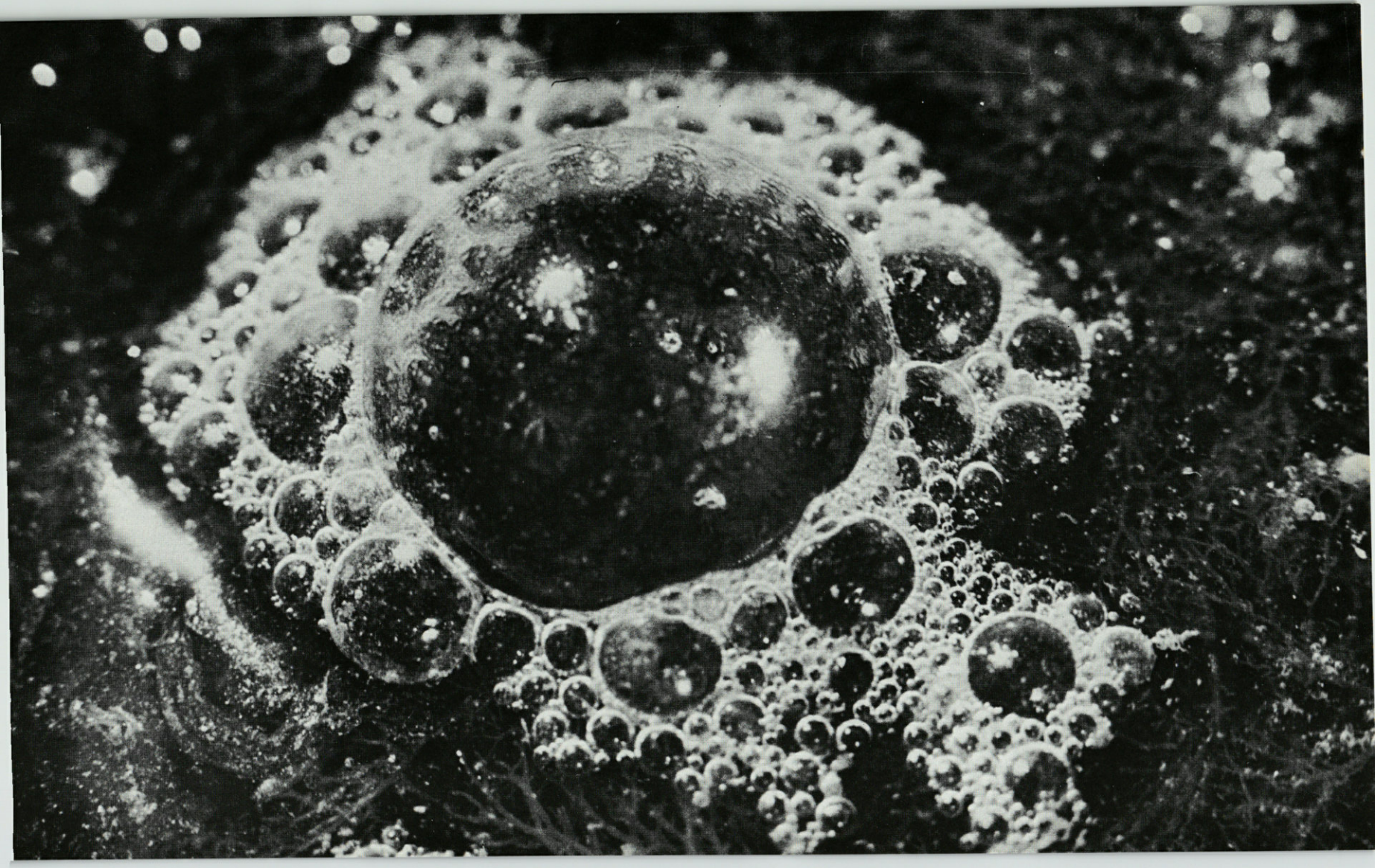
FIG. 8. — Théorie du moussage des eaux marines (cas d'une plage de sable). 1. équilibre phase absorbée et phase dissoute de la substance tensioactive. 2 à 5 adsorptions par les bulles. 6. concentration temporaire à la surface. 7. reprise partielle en solution.

Après un essuyage superficiel (feuille de papier de soie déposée à plat sur toute la surface libre puis enlevée tangentiellement, technique de DEVAUX) on a une surface propre. On voit λ remonter à sa valeur normale mais la *ts* baisse exponentiellement en fonction du temps. Le film se reforme à partir des éléments dissouts; la *ts* finale est toutefois supérieure à la valeur initiale par suite de l'épuisement partiel en substance tensio active.

Une secousse brutale provoque aussi une remontée temporaire signe que le film est solide, se casse puis cicatrise.

Cependant cette solidité ne signifie pas que le film soit fait de molécules jointives, car lors de l'équilibre, si l'on pratique un moussage léger, la *ts* s'abaisse temporairement, signe d'une concentration temporaire accrue.

FIG. 9. — Ecume naissant de *Fucus serratus* repris par le flot.
Les Baleines en Ré.



La substance tensio active est prélevée au sein de l'eau par les bulles d'air et abandonnée lorsqu'elles crèvent en surface; une part s'y adsorbe, une autre retourne en solution (T. HIDAKA et R. BAUDOUIN).

— Le sable des plages, agité avec l'eau de mer, la fait également écumer. Ronce-les-Bains, Ré.

— Lors des fortes tempêtes, les plages peuvent se couvrir d'immenses amas d'écume. Un tel phénomène observé à Fort-Mahon m'a permis de voir que cette écume renfermait de très nombreuses frustules de la Diatomée *Asterionella japonica,* peut-être responsable du moussage.

— Enfin, lors d'un voyage en Ecosse, les pluies provoquèrent des inondations et l'eau, s'écoulant des Moores couverte d'écume, parvenait à la mer et provoquait le moussage de cette dernière. Berridale, août 1966.

L'abaissement de λ d'une part, les variations brusques qu'on peut observer près des paquets d'écume (Le Lizay en Ré, R. BAUDOIN, inédit), sont très défavorables à l'existence de patineurs de surface, sans doute plus par la salissure mortelle de leurs téguments que par la baisse du pouvoir portant des eaux. Peut-être faut-il y voir la cause de l'absence de tels animaux sur les côtes est de l'Atlantique.

La présence d'écume constitue un autre danger : beaucoup d'organismes de rivages pouvant être ainsi pris au piège et perdus (Dolichopodides tel *Hydrophorus,* Ronce-le-Bains). Par contre de petits Mollusques aquatiques peuvent, en chambre humide, être transportés avec les paquets d'écume chassés par le vent (Ronce-les-Bains, Ré).

Enfin, les corps insolubles et volatils, à faible tension superficielle, s'étalent aussi en films. Les divers produits pétroliers sont tristement connus pour leurs effets destructeurs sur les organimes les plus divers; les voiles grossiers qui attirent l'attention ne le sont pas plus que les moires irisées qui charment nos yeux. Certains Insectes Staphylinides, *Stenus,* produisent de tels films qui les propulsent sur l'eau.

Voiles organogènes.

Rarement le miroir des eaux douces nous donne une image nette des objets qui s'y reflètent; le plus souvent il est comme

---

FIG. 10. — Ecume née des *Fucus.*
La paroi est armée des substances absorbées aux interfaces.
Photo R. BAUDOIN *inédite.*

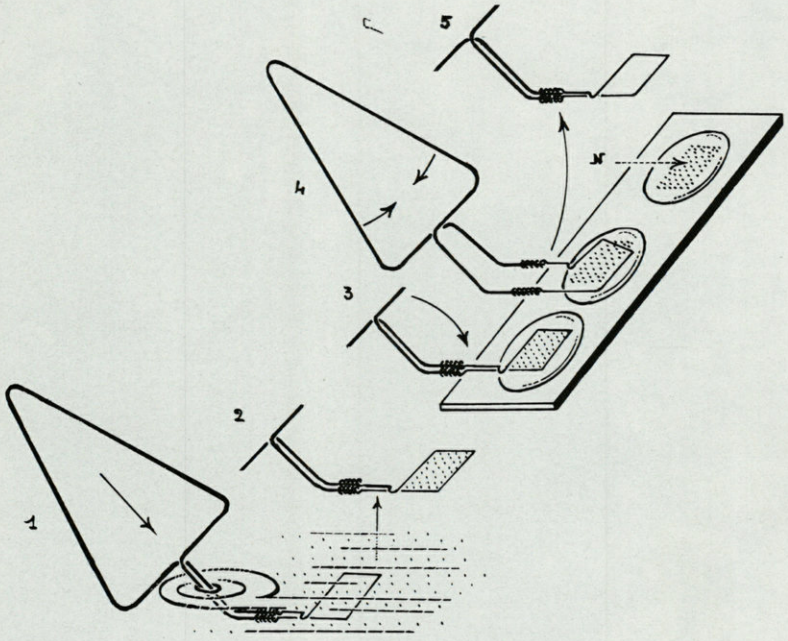


FIG. 12. — La pince à Neuston 1-2 enlèvement à l'emporte pièce d'un rectangle de voile 3, dépôt sur l'eau, 4-5 le fragment prélevé est libéré sur l'eau.

dépoli. Alors si le vent s'élève, on voit tout ce qui flotte se déplacer en bloc, sans que les distances relatives changent, et sur la rive s'accumulent les fronces grisâtres du voile superficiel ainsi rendu visible, tandis que brille la surface fraîchement nettoyée.

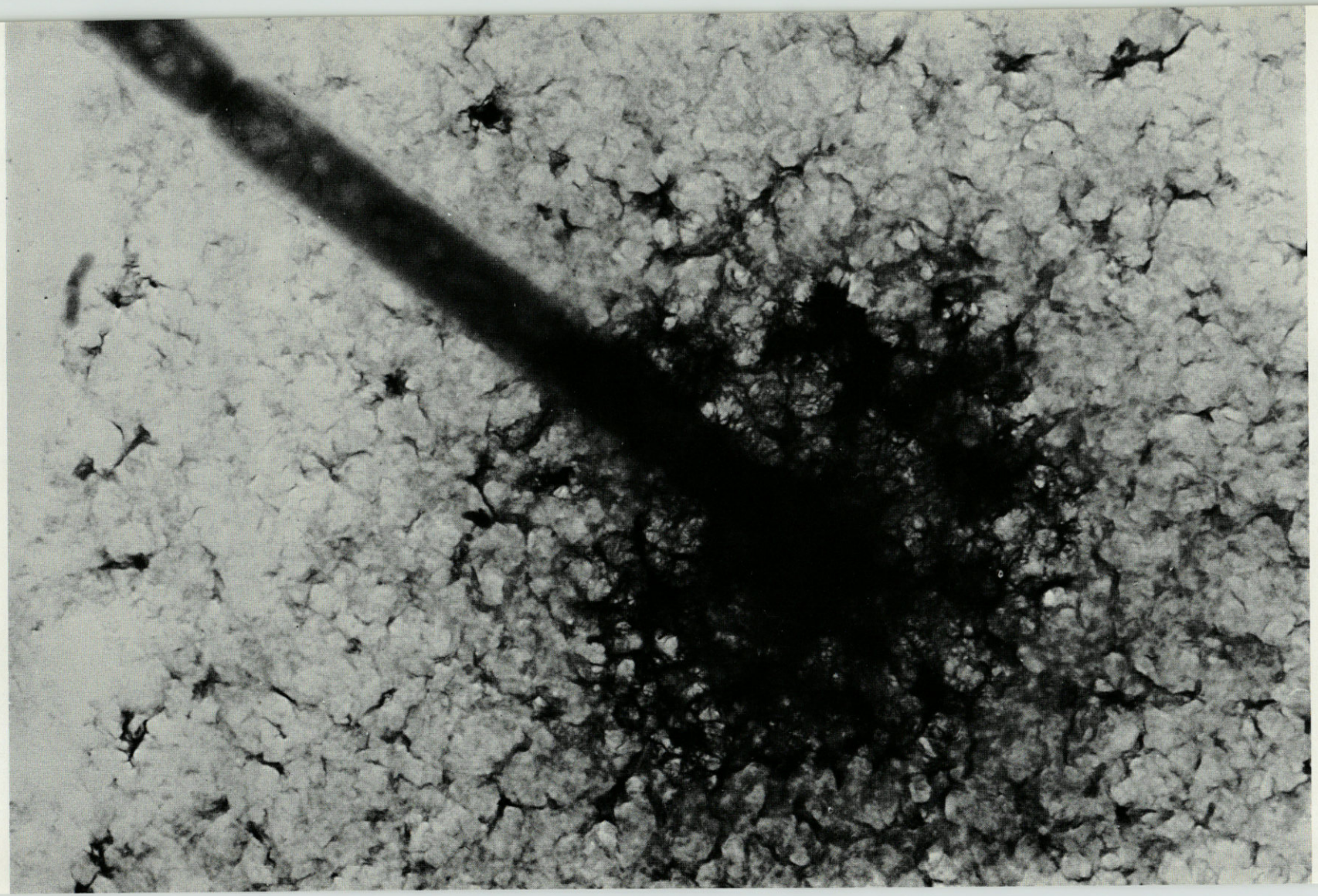
A la partie haute de la zone intertidale, des petites flaques présentent souvent un tel voile.

Les voiles organisés, parfois obstacle à la progression des patineurs de surface (Gerris), sont utilisés par les petits Arthropodes des rivages qui, ne s'engageant jamais sur l'eau, marchent à l'aise sur ce tapis.

Cependant certains voiles peuvent parfois les engluer d'une manière fatale.

FIG. 11. — Voile bactérien bordant le rivage d'une mare en forêt de Senart. 27-7-1963. Le voile couvre les ménisques soulevés. Sur ce tapis solide, s'aventurent de petits Arthropodes des rivages (Aacriens, Rhaphignathides, petits Insectes) qui ne s'engagent jamais sur une surface d'eau libre.

Photo R. BAUDOIN inédite.



Il est nécessaire de connaître la nature des voiles qu'on est appelé à observer, le tableau II, ci-joint s'efforce d'y aider.

TABLEAU II

Détection, nature des voiles superficiels

Surface des eaux.

— *brillante* (miroir d'eau).

— comme *dépolie :* particules flottantes se déplaçant ensemble sans changement des positions relatives.

— *couverte d'éléments accolés et flottants.*

I. — *Miroir d'eau brillant.*

Cadre carré de 1 cm de côté fait d'un fil métallique (pince à Neuston), plongé puis retiré de l'eau, ressortant vide.

ts ≃ celle de l'eau

Surface d'eau propre

Cadre emportant une lame d'eau

baisse de λ

Voile chimique

II. — *Miroir d'eau terni* (voile ± visible).

— voile très apparent, Algues, Bactéries nombreuses, voile de sécrétion : algoglée, zooglée = *Neuston*

Cadre découpant, emportant un fragment du voile.

TS ≃ normale.

— voile avec peu d'organismes = *voile prébactérien*

III. — *Voile de débris.*

— poussières flottantes; cohésion par attraction entre ménisques de même forme

ex. poussières industrielles

— éléments adsorbés aux interfaces de films tensio actifs

(voiles d'écume marine)

Les voiles superficiels modifient profondément toutes les propriétés mécaniques, physiques, chimiques de la surface des eaux et par là tous les échanges entre l'air et l'eau, toutes les conditions écologiques pour les organismes terrestres ou aquatiques qui doivent les traverser ou qui viennent à leur contact.

FIG. 13. — Ultrastructure des voiles bactériens, chaînette de Leptothrix et son flotteur constituant le voile × 15 000.

Photo J.P. THIERY.

Moussage au sein des plages de sable, sables bulleux ou sables alvéolaires.

Lorsque le flot reprend possession des plages, il le fait par extensions et retraits successifs, poussant sa marge extrême de plus en plus haut, amenant du sable lors de son avance, en entraînant vers le large en se retirant. Ainsi la surface de la plage est remaniée, tandis que l'air occlus pincé entre le fond mouillé en permanence et la surface où la pression injecte l'eau montante, se trouve comprimé, chassé vers le haut et au contraire aspiré lorsque l'eau se retire.

Ces actions se traduisent à la marge extrême des eaux, par des édifices temporaires : en surface, frange de sable, dômes de sable, puits, bulles à paroi de sable, complète ou non. En profondeur, la *plage exondée peut être étudiée à l'aide du tiroir à sable, permettant un carottage horizontal* (fig. 14).

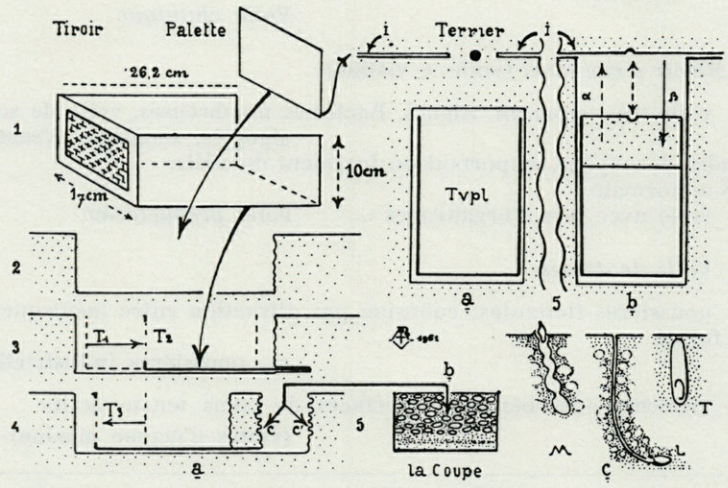


Fig. 14. — Le « Tiroir à sable » et ses applications.
1. L'appareil; remarquer le tamis; la palette permettant de creuser et de diriger la rupture du sédiment 5 a et b.
5. résultats obtenus : en b, sable bulleux typique, M. sortie de la nymphe de *Muscideïcus* avec l'exuvie nymphale à l'orifice. C. *Limnophora,* la pupe est abandonnée en profondeur. T. terrier de Talitre.

Fig. 15. — Sédimentation laminaire et dômes de sable.
Sablanceau en Ré 24-9-1951.

On voit alors :

— les lames de sable, successivement déposées, formant la plage, dont les joints sont des espaces bien individualisés où l'air peut circuler;

— des zones remaniées, lamelleuses, formant des dômes et des puits de sable;

Juste en arrière de la marge du flot, dans la zone envahie par lui, au moment de son retrait temporaire, on voit la plage se boursouffler en dômes de quelques cm de diamètre (4 ou 5 le plus souvent) qui peuvent persister si la mer ne les reprend pas. Une nouvelle montée de l'eau provoque à leur sommet la formation d'un cratère expulsant de l'air et des grains de sable (puits de sable) et le dôme s'affaisse, pouvant du reste, se reformer à la même place. (fig. 15).

Les bulles dues à l'action mécanique des eaux, peuvent d'abord se former dans les joints, donnant des chapelets allongés horizontalement (sables télégraphiques), puis ces derniers remaniés, voient leurs bulles confluer, devenir sphériques et de plus en plus volumineuses (parfois bulles de plusieurs cm de diamètre) et la structure devient homogène (fig. 16).

Sables bulleux typiques.

Le moussage des eaux, qui se fait alors d'une façon bien visible, joue un rôle très important : en surface, dès le départ de l'eau, on voit des bulles à paroi armée de sable; en certains points c'est la substance de l'écume, visqueuse, élastique qui existe seule. L'essorage de l'eau de la bulle s'accompagne d'une déformation, d'une rupture, d'un retrait progressif de la lame d'écume. Il reste une bulle de sable incomplète dont les grains adhèrent les uns aux autres.

On est conduit à voir que la formation, la stabilisation des bulles est due à un moussage au sein des sables sous l'action mécanique des eaux envahissant un sable jusque là exondé.

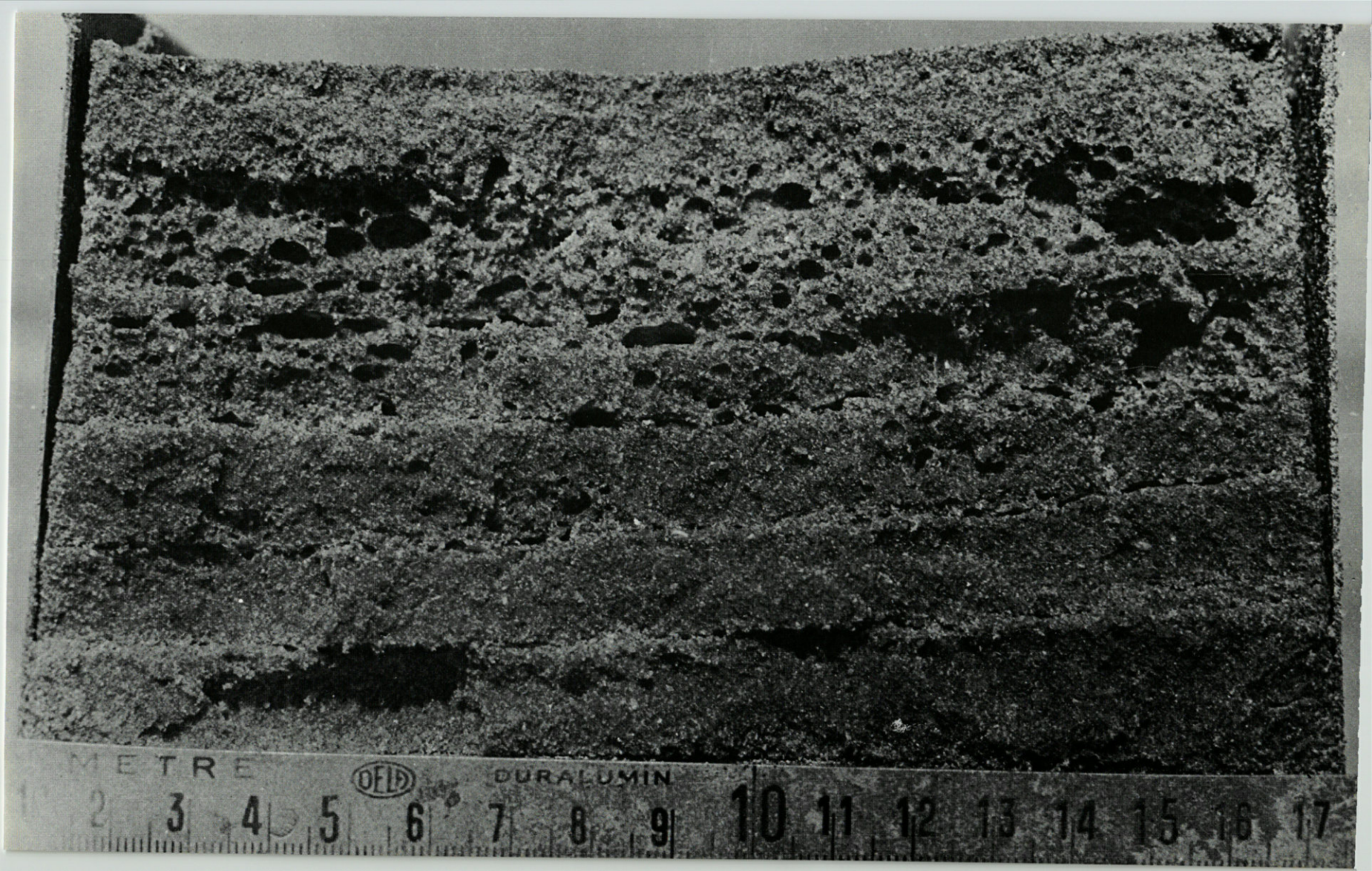
Notons les points essentiels sur ces formations de plage :

— *Les inclusions aériennes persistent à mer haute,* il faut de fortes tempêtes pour détruire les structures alvéolaires.

— La marée assure le renouvellement de l'air occlus. Une atmosphère riche en oxygène peut ainsi directement et par disso-

---

Fig. 16. — Sédimentation laminaire remaniée, à la base bulles allongées, alignées « structure télégraphique », plus haut, passage progressif aux sables typiques. Sablanceau en Ré.


METRE
DFLA
DURALUMIN
2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17

lution, assurer en permanence un milieu oxydant dans la masse de sable, parfois sur plusieurs mètres (Galon-d'Or près de Ronce-les-Bains, Comillas en Espagne).

La zone oxydante, en sable compact, à quelques mètres des sables alvéolaires, n'a que quelques centimètres d'épaisseur.

Enfin, lors de l'émersion, des phénomènes thermiques peuvent être causés par la différence entre les températures de l'air et du sable, qui a celle de l'eau de mer. Egalement par l'évaporation de l'eau en surface et l'insolation qui jouent en sens inverse.

A Ronce-les-Bains, en été, une onde thermique positive se propage ainsi en profondeur (R. BAUDOIN, inédit).

Les sables alvéolaires en Biologie.

Les conditions écologiques particulières ainsi créées sur d'immenses surfaces (Ré, Ronce-les-Bains), modifient à la fois les conditions de vie des organismes et celles de leur fossilisation. De plus elles sont un signe, à la fois d'un rivage proche et de variations importantes du niveau de la zone battue par le flot. Elles peuvent se conserver un certain temps (formation subfossile de Ronce-les-Bains) et peut-être servir à déceler rivages et marées fossiles.

Favorisant la respiration, les formations bulleuses permettent l'établissement d'organismes aérobies, lesquels fuient non seulement la privation de 0_2 mais plus encore la toxicité de H_2S. Mais elles refoulent les anaérobies strictes.

Les bulles constituent un refuge possible pour les organismes aériens qui, à mer haute, doivent fuir l'immersion. C'est en suivant le comportement d'un Coléoptère de la zone intertidale (*Cillenus lateralis* Sam), courant à mer basse sur une plage de sable fin (Oléron, ferme du Bri) que j'ai découvert à la fois un mode d'évolution des sédiments sableux non encore vu en Europe et un biotope très original qu'utilisent à mer haute deux Coléoptères : *Cillenus lateralis* Sam (Carabide), *Diglossa mersa* Hal. (Staphylinide), deux Diptères : *Muscideïcus praetextatus* Hal. (Dolichopode), *Limnophora* = *Villeneuva aestuum* Vill. (Anthomyaire) (fig. 17).

FIG. 17. — Ronce-les-Bains, bancs de sable bulleux habités par *Muscideïcus*, Limnophore, *Cillenus*, *Diglossa*. Ces bancs reposent sur du bri charentais. Chenal de la Seudre à mer basse; au fond la ville de Marennes. 11-9-1949. Photo R. BAUDOIN *inédite*.

Les deux premiers passent toute leur vie à la surface ou au sein des sables alvéolaires. *Cillenus lateralis* peut aussi se trouver en abondance dans le bri (vase durcie) ou en facies rocheux.

Les deux derniers fouissent le sable à l'état larvaire; *Limnophora* dépose sa pupe, *Muscideïcus* son cocon de sable, juste à la limite inférieure de la couche bulleuse (figs 20 et 21).

Les adultes volent et se posent sur la plage à mer basse (fig. 18). Seul *Diglossa mersa* habite les sables alvéolaires très épais. Les autres Insectes ne se trouvent qu'en des bancs bulleux épais de quelques décimètres et toujours en milieu abrité (Seudre, littoral sud d'Oléron) (fig. 17).

La sortie des imagos se fait environ 20 minutes après émersion, le sable étant encore mouillé. Elle est déclenchée, semble-t-il, par l'onde thermique due au départ de l'eau.

L'imago de *Limnophora*, éclos en profondeur, s'ouvre un puits de sortie, cylindrique et vertical (fig. 21).

La nymphe de *Muscideïcus* vient muer en surface, en soulevant le sable à l'extrémité d'un tunnel moniliforme (fig. 20).

L'accouplement chez *Limnophora* se fait entre ♂ provenant, semble-t-il, d'une précédente marée et la ♀ encore molle, aux ailes non étalées, réduites à des moignons (fig. 18).

Les populations ne sont importantes que grâce aux espaces très étendus qu'elles habitent. Pour 2 m² 41, j'ai trouvé 25 pupes de *Limnophora* et 4 larves, 5 larves de *Muscideïcus*.

Le long de cet exposé, apparaît sans cesse la notion de taille des objets. C'est que les phénomènes de surface qui nous révèlent directement les forces de cohésion moléculaires ne se manifestent avec efficacité qu'appliqués à de petits objets : un Insecte de 1 mm est arrêté par un ménisque haut de 4 mm; il peut être incapable de se libérer de l'eau qui le mouille et périr collé à la surface d'une mare.

Un navire, un Homme n'ont rien à redouter, ni beaucoup à attendre des phénomènes de surface (sauf en cas de filage d'huile, calmant les vagues). S'ingénier à recouvrir une coque avec une peinture hydrophobe, n'accroîtrait la portance que de quelques kilogrammes poids.

Comme l'a écrit J. Perrin, c'est l'échelle qui crée le phénomène : à ce point qu'un Homme devenu minuscule, de 1/2 cm de hauteur par exemple, trouverait notre monde totalement transformé; il serait pratiquement libéré des effets de la pesanteur, mais tyrannisé par les phénomènes de surface.

Par contraste, il n'est que plus remarquable de constater les effets grandioses des propriétés superficielles, telle la formation

FIG. 18. — Couple de *Limnophora aestuum* Vill. : la femelle venant de sortir de sa pupe et du sable est encore molle, peu pigmentée, le mâle doit provenir d'une marée précédente. Ronce-les-Bains.

Photo R. BAUDOIN.

de l'écume marine (semence de Kronos des anciens Grecs), et d'autre part l'ingénieuse utilisation de ces mêmes propriétés par nombre d'organismes, comme me l'a décrit si justement un spécialiste de leur étude, M. Jean GUASTALLA.

RÉSUMÉ

— Les phénomènes de surface : ménisques, mouillage, tension superficielle, agissent sur tous les échanges entre l'air, les rivages et l'eau.

— Certains animaux utilisent les phénomènes de surface, prédateurs des miroirs d'eau, ou leurs conséquences géologiques, Insectes intertidaux habitant, à mer haute, les bulles des sables alvéolaires.

— Des films solides, secrétés par des Bactéries, des Algues, forment un plancher résistant (Neuston), qu'empruntent de petits Arthropodes de rivages qui ne s'engagent jamais sur l'eau libre.

FIG. 19. — En profondeur structure télégraphique puis au-dessus sables bulleux typiques, en surface croûte compacte. Sablanceau, île de Ré, septembre 1961.
Photo R. BAUDOIN.

FIG. 20. — Sortie de *Muscideïcus praetextatus* Hal., exuvie nymphale abandonnée au sommet du puits de sortie. Ronce-les-Bains.
Photo R. BAUDOIN.

FIG. 21. — Sortie de *Limnophora aestuum* Vil.
La pupe est abandonnée en profondeur; puits de sortie cylindrique foré par l'imago.
Photo R. BAUDOIN *inédite*.

TABLEAU I

Cadre des phénomènes étudiés
Milieu aérien, aquatique, miroirs d'eau

I | II | III

Océans (O) Nappes continentales et cours d'eau.

Volume 1, 3.10^9 km³

Profondeur { Max. 11 km ; Moy. 3,8 km ; les + fréquentes 2 à 3 km

Surface des eaux, Se
Rivages, R et
Zone intertidale, Zi

Surface O 365.10^6 km²
— Zi 150.10^3 km²
Rivages limniques Seiches

Domaines { Aérien a ; Terrestre t

a { masse $5{,}2.10^{18}$ kg ; épaisseur 300 km - vie 8 km

t { volume émergé 100.10^6 km³ ; Altitudes les + fréquentes 0 à 500 m ; moyenne 840 m

UV + Vis. IR

Instabilité maximum

Transgression

UV. Vis. I R

Pellicule vivante

Vagues

Haute mer { Embruns ; Écume

Régressions

Alternance I III

O Basse mer

Marées, régularité

Régressions

-200 m

Talus continental

Lumière 1 2

vert

organisme lumineux

1 Zone photique { Photosynthèse ; UV arrêté

2 Zone aphotique

Influences marines > Infl. terrestres

Continents, Lacs
- **Seiches.** P. atmosphérique
- **Inondations**
  basses eaux
  irrégularité

Évaporation T↓
Insolation T↑ flot sur l'estran
Nuit froide T↓

{ – Lumière intense UV
– Problème de l'eau

Sol. lumière O Photosynthèse O
- Chimiosynthèse
- Saprophages
- Coprophages
- mycophages
- prédateurs

T très variable { latitude ; rotation diurne ; axe, 23°27' ; translation ann.

Vents

vertébrés supérieurs **Homeothermes**

pluies / accidents { **Mouillage**

Capacité calorifique maxima
T peu variable
faible ≈ 0° gds fonds
variations
courants
thermoclines
lacs - fonds - 4° svt = D max.

Chaleur

P + Fs
Mouillage
submersion
retention H_2O

P — Fs
non mouillage
flottation f
insecte
Neuston

Hydrophilie | Hydrophobie

flottation précaire

bulles

respiration Dryops

embruns

Écume – film superficiel

hydrophilie | hydrophobie

$F_s = 2\lambda l \cos\alpha$

Eau
plancher de **Neuston**

faune terrestre (petite taille)

cuvette : Menisque

Surfaces

Tension. Énergie superficielles

Action
1 en surface
2 interfaces
Nulle dans la masse

λ = { 76 dynes cm ; 76 ergs cm² } eau pure o°

$F_s = \lambda\, l \cos\alpha$
l cm de contact

Évasion. Hydranapheuxie

Haute mer

Basse mer

repos
Refuge
(sable alvéolaire)

activité
Estran exondé

Action épisodique { pluies ; inondations

Rythme écologique et physiologique

pl. Evap.

dilution **desséchement**

Océan. concentration sels 36 °/₀₀ en pds
constance des proportions. Knudsen
Sal. °/₀₀ = 0,03 + 1,805 × Cl °/₀₀

Beaucoup de Stenohalins → † †

{ sol. concentrées ; cristallisation

sauf
Salines continentales
Eaux très pauvres en sels
proportions très variables

Bcp. d'Euryhalins

sang isotonie ClNa 8 °/₀₀
7 coma
Homme sang pH = 7,4
8 tétanie

- Homéostasie -

Solutions

Ions : H+ OH− pH Eaux océaniques = 8 → 8,3
pH d'arrêt

Océan
100 cc | O_2 0,835 cc sursat + 10 %
o₀ 1 atm | CO_2 0,042 cc
Assimil. chlorophyllienne favorisée = CO_2

Eau très aérée { agitation ; courants ; algues

Air
100 cc | O_2 20 cc — Sang 37° 20 cc
o₀¹ atm | CO_2 0,03 cc
richesse en O_2

Respiration branchiale → Amphibies

Respiration pulmonaire
— trachéenne
favorisées O_2

Densité. Eau océan ≍ Densité matière vivante
flottation, poussée d'Archimède
3 degrés de liberté - stabilité
Plancton - Necton
bcp. Organismes mous
90 % H_2O

Densité

Amphibies refuges ou †
id. dans l'eau

à sec
† ou refuges

Densité air << Densité matière vivante
poussée d'Archimède →₀o
2 degrés de liberté permanents
3 — — vol (temporaire)
– charpente (squelette) indispensable
– ou organismes très petits

Eau : Viscosité forte η = 0,01 poise t_o
vitesse — Hydrodynamisme

Air Viscosité très faible p = $1{,}7.10^{-4}$ t 20°

Aerodynamisme { grande taille ; grandes vitesses

Viscosité

toutes tailles

Vol

arthropodes coureurs O

Action mécanique

0

I St-Martin

Falaise frontière très tranchée
animaux terrestres piégés

Hte mer

Basse mer

Zone dénudée

Talitres. Tylos

2 Loix. pas malheureux

Dunes sur socle rocheux

Faune terrestre
lézards, musaraignes
araignées

Hte mer
Vive Eau Équinoxe

Cordon littoral de galets

Fumiers d'algues, laisses de mer
1. 2 Platymischus

TABLEAU
RÉSUMANT
LES CARACTÉRISTIQUES

I du domaine des eaux
III du milieu aérien et terrestre
II des rivages et de la zone intertidale

confronter texte et figures

3 aspects du rivage à l'île de Ré

3 Loix. Fort du Grouin

19 V 61

BIBLIOGRAPHIE

ABELES, F., R. BAUDOIN, M. FRANÇON et M. JAUPITRE, 1962. Contributions de l'optique à la Physique, à la Zoologie, à la Médecine. Cycle de conférences en Extrême-Orient, 72 pages. Les phénomènes de surface en Ecologie, pp. 38-55.

ADAM, N.K., 1949. The physics and chemistry of surfaces. Oxford. University Press, London.

BAUDOIN, R., 1954. Géologie des sables alvéolaires de l'ancien monde (2e thèse). *Bull. Soc. géol. Fr.*, 6e série, **4** : 571-584.

BAUDOIN, R., 1955. La physico-chimie des surfaces dans la vie des Arthropodes aériens des miroirs d'eau, des rivages marins et lacustres et de la zone intercotidale. *Thèse 1955. Bull. biol. Fr. Belg.*, **1** : 16 : 164.

BAUDOIN, R., 1957. Les pellicules flottantes d'Algues et de Bactéries et le rôle dans la dispersion des Arthropodes aériens de petite taille. *C. r. somm. Séanc. Soc. Biogéogr.*, **296-297** : 47-52.

BAUDOIN, R., 1963. Les invertébrés organisés pour la vie aérienne et terrestre vivant à la limite des eaux et dans la zone intertidale. *Cah. Et. Biol.*, **8** (9) : 45-70.

BAUDOIN, R., 1964. Titres et travaux scientifiques. Sedes, éd., Paris, 80 p. (chez l'auteur).

BROCHER, J., 1910. Les phénomènes capillaires, leur importance dans la biologie aquatique. *Annls Biol. lacustre*, **4** : 89-139.

DEVAUX, H., P. WOOG, M. ABRIBAT, A. DOGNON et P. LECOMTE DU NOUY, 1942. Sur les phénomènes de mouillabilité et les applications de ces phénomènes. *Actual. scient. ind.*, Herman et Cie, édit., Paris, 185 p.

EMERY, K.O., 1945. Entraptment of air in Beach Sand. *J. sedim. Petrol.*, 39 p.

EMERY, K.O., 1945. Transportation of marine Beach Sand by flotation. *J. sedim. Petrol.*, 48 p.

FRANÇON, M. et Y. GANDON, 1958. Etude des angles de raccordement des surfaces liquides avec les solides par les interférences en lumière polarisée. *Optica Acta*, **5** : 78.

HIDAKA, T. et R. BAUDOIN, 1965. Les Fucus et la formation de l'écume marine. *C.R. hebd. séanc. Acad. Sci. Paris*, **260** : 5861-5864.

MÉNARD, H.W., 1950. Transportation of sediment by bubbles. *J. Sedim. Petrol.*, p. 98.

MIYAMOTO, S., 1955. On a special mode of locomotion utilising surface tension at the water-edge in some semi-aquatic insects. *Kontyû*, p. 45-52.

RENN, C.E., 1943. Emergent vegetation mechanical properties of the water surface, and distribution of Anopheles larvae. *J. natn. Malar. Soc.*, **2** : 47-52.

THIERY, J.P., R. BAUDOIN et D. GÉROME, 1968. Etude au microscope électronique des voiles bactériens. *Jnl. Microscopie*, **7** (1) : 81-94.

LA FÉCONDITÉ DU FORFICULE DES PLAGES *LABIDURA RIPARIA* (INSECTE DERMAPTÈRE), SON CYCLE REPRODUCTEUR PRÈS D'ARCACHON (GIRONDE)

par Claude CAUSSANEL
Laboratoire de Physiologie des Insectes
7, quai St-Bernard, 75-Paris, France

SUMMARY

Labidura riparia is a little known cosmopolitan species, common on the Atlantic sandy beaches. Its rearing in the laboratory allowed us to point out its biology and especially its fecondity.

Each female may spawns several times during the 4 to 5 months of its imaginal life. In imperfect rearing conditions, each female spawns on the average 2 or 3 times during the 15 generations followed. The rhythm of laying varies according to individuals, the time of rest can be from 5 to 90 days. This variability could depend upon their diet and hormonal equilibrium.

This rather high fecondity may noticeably slow down under the effect of disturbing conditions, affecting either the habitat or the insect. The spawning will not occur or will not hatch if the temperature is not between 20 °C and 23 °C, if the relative humidity goes under 70 % and or if the water content of the sand is inferior to 2 %. Furthermore, the hatching will not occur or will be destroyed if the female has not been well fed, if she is perturbed during the digging of her nest, during the laying or during the care she gives to the eggs for 8 to 10 days.

The fecondity lessens also because of the death of a certain number of young larvae of first stade, very sensitive to starvation and dryness, and of the loss of a few animals during moulting. Here should be added a few cases of cannibalism and the predation of a few insects.

These indications allow us to interpret our observations made at the « Pointe d'Arcachon (Gironde) » and to outline the reproductive cycle of *Labidura* in nature.

The apparent decrease of the population in summer seems to correspond to a burrowing of many individuals, to a decrease of the fecondity due to the lack of preys and to the perturbations caused by tourists.

The reproduction might take place without interruption during the whole period when the species is present, as shown by the constant presence of larvae, so that the structure of the population would be more complex, due to overlapping of successive populations.

Labidura riparia, espèce commune en France au niveau des plages landaises effectue son développement complet sur la plage, dans la zone adlittorale des écologistes marins et dans la dune. Espèce abondante et caractéristique de ces niveaux, sa biologie demeurait cependant assez mal connue, surtout sa reproduction. Son élevage commencé à l'Institut de Biologie marine d'Arcachon en 1962 et mené depuis 1964 à Paris, nous a permis d'apporter un certain nombre de précisions sur ce sujet, en particulier sur la fécondité.

Méthodes et techniques d'élevage

Les observations sur le terrain ont été effectuées près d'Arcachon au lieu-dit : la Pointe d'Arcachon, de 1960 à 1962 à l'occasion d'un travail sur le peuplement superficiel de cette station landaise. Les Insectes étaient étudiés dans des carrés d'environ 50 m de côté sur la dune, la face dunaire tournée vers la mer, sur la plage herbeuse à *Agropyrum junceum* et sur la plage nue limitée vers la mer par la frange des laisses. Des observations discontinues, surtout en été, furent effectuées de 1963 à 1968 au cours de divers séjours.

En élevage, *Labidura riparia* se développe au mieux si la température demeure comprise entre 25 °C et 27 °C et si l'air est chargé d'humidité (entre 60 % et 70 % d'humidité relative). Les imagos doivent séjourner dans un milieu sec au cours de la période d'alimentation et d'activité sexuelle, au contraire les femelles doivent disposer de sable humide pendant le creusement du nid, la ponte et aux cours des soins aux œufs. Les femelles qui ont pondu sont séparées du mâle et maintenues dans une étuve où la lumière ne peut pénétrer. Pour l'étude de la fécondité les élevages ont été conduits principalement par couples isolés, dans des boites en matière plastique d'un litre, mais nous l'avons également suivie dans les élevages de masse en aquarium.

La femelle, sans nourriture, et sa ponte, demeurent au calme, sont manipulées au minimum, ne reçoivent pas de nourriture, ne sont pas

* Madame Giannarelli s'est occupée de la conduite de l'ensemble des élevages et Madame Fareu a suivi un certain nombre de nos expériences. Nous tenons à les remercier pour leur aide dévouée.

éclairées violemment pendant l'incubation. Après l'éclosion, la femelle demeure avec les jeunes un jour ou deux avant d'être remise en compagnie du mâle. La nourriture normale fournie est variée : pupes de *Calliphora*, jeunes Grillons, jeunes Criquets et morceaux de larves de *Tenebrio*.

Les élevages effectués sans interruption depuis 1964, nous ont permis de suivre plus de 25 générations de *L. riparia* provenant principalement d'Arcachon (Gironde), du Racou (Pyrénées Orientales), du Pont du Gard (Gard). Les Insectes sont renouvelés partiellement tous les ans mais nous avons suivi les animaux d'une même souche pendant 15 générations.

Comportement reproducteur

Connu dans ses grandes lignes chez les Forficules, le comportement sexuel de *Labidura riparia* n'avait été observé que par quelques Naturalistes (Chopard, 1938; Herter, 1963; Weidner, 1941). Ces renseignements obtenus sur le terrain, précieux pour la connaissance de l'Insecte, demeuraient sporadiques, car le Forficule, lucifuge, actif à l'extérieur surtout la nuit, ne pouvait guère être observé dans la nature sans subir une forte perturbation qui modifiait complètement son comportement. Tout au plus, peut-on apercevoir, en soulevant un bois échoué sur la plage, des imagos en copulation qui demeurent liés quelques instants et pouvons nous noter la présence de mâles et de femelles sous le même abri. L'étude au laboratoire pouvait seule permettre de préciser ces faits. Elle a déjà permis un certain nombre d'apports (Herter, 1963; Caussanel, 1966; Vancassel et Caussanel, 1968), résumés dans un film (Caussanel et Vancassel, 1968), elle devrait permettre de préciser l'éthologie de cette espèce (Vancassel) et la physiologie de sa reproduction (Caussanel).

L'accouplement s'effectue après une parade nuptiale complexe. Les partenaires se repèrent par contacts antennaires; la femelle s'immobilise, le mâle entame une danse « frétillante » où il heurte les différentes parties du corps de la femelle de ses cerques et frotte sa plaque sous-génitale contre sa partenaire. Le rythme de cette activité s'accélère progressivement, comme si une sorte d'excitation apparaissait chez le mâle. L'accouplement a lieu ensuite : le mâle tord son abdomen de près de 180° et glisse ses cerques renversés sous ceux de la femelle.

Chaque mâle peut s'accoupler avec plusieurs femelles et une même femelle copule avec différents mâles, de nombreuses fois. L'accouplement a une durée très variable, de quelques secondes à plus d'une heure.

Après un délai de trois à quarante-cinq jours, la femelle dont l'ovogenèse a progressé est prête à pondre. Elle change complètement de comportement et d'habitat. Elle cesse de s'alimenter, elle creuse rapidement et sans discontinuité un nid où elle va s'isoler totalement de l'extérieur, obstruant de boulettes de sable la galerie qu'elle vient de creuser. Elle

vivait dans le sable sec superficiel, elle va s'enfouir et mener pendant dix jours une vie complètement endogée dans une cavité où la température et l'humidité varient peu.

Elle pond de 50 à 90 œufs. A chaque œuf pondu, la femelle recule, saisit l'œuf et le transporte sur les autres œufs, puis le lèche soigneusement, principalement à l'aide des lacinias maxillaires, pendant plusieurs minutes. Le rythme de la ponte varie au cours des 6 à 12 heures de son déroulement, plus lent au début et à la fin.

Les soins aux œufs décrits par VANCASSEL et CAUSSANEL (1968) et analysés par VANCASSEL (1967), comportent des léchages qui éliminent les débris de toutes sortes en particulier les spores de Champignons.

L'éclosion a lieu 8 à 10 jours plus tard. Les jeunes larves demeurent d'abord près de la femelle, en particulier sous l'abdomen. Elles se tiennent groupées effectuant des soins de toilette ou dévorant les chorions. La femelle déplace des jeunes à l'intérieur du nid et manifeste même quelques soins à certains individus, mais il ne semble pas que ce soit la règle (VANCASSEL, 1967). Deux ou trois jours plus tard, la femelle ouvre et abandonne le nid, les jeunes se dispersent. La femelle reprend immédiatement ses activités antérieures, s'alimente et s'accouple.

LA PONTE

La découverte dans la nature d'une ponte de *Labidura riparia* demeure rare; sur sept ans de chasse nous n'avons trouvé que 12 pontes. Dans le milieu sableux littoral, en trois ans de chasse hebdodaire tout au long de l'année nous avons pu découvrir 8 nids, bien que nous ayons effectué de très nombreuses fouilles à la base des plantes, sous les bois... Les pontes observées avaient entre 60 et 90 œufs. Nous n'avons pas pu observer entre elles de différences selon les lieux.

En élevage, nous avons observé et suivi plus de cent pontes par an. Le nombre des œufs d'une ponte varie beaucoup selon les individus et selon l'origine des Insectes. Ces variations ne semblent pas liées à l'âge ou à la taille des femelles. Particulièrement importantes dans la souche provenant d'Arcachon, elles ne peuvent actuellement être interprétées avec certitude. Il semble que nous n'ayons pas encore totalement réussi à trouver les conditions optimales d'élevage de cette souche, de loin la plus délicate. En 1964-1965 la moyenne d'œufs par ponte est proche de 60. Le tableau 1 donne une idée de ces variations, malheureusement le dénombrement des œufs oblige à manipuler la ponte pour séparer les œufs les uns des autres. Ce traitement entraîne une perturbation du comportement de la femelle qui peut dévorer un certain nombre d'œufs et même toute la ponte. Le nombre des jeunes éclos n'a donc qu'une faible signification.

TABLEAU 1

Nombre d'œufs émis par ponte et nombre de jeunes éclos

Provenance Arcachon été 1964	oeufs émis	62	57	56	65	71	28	39	48	12	45	62	19
	j. éclos	56	35	18	30	46	26	14	18	0	0	0	0
Banyuls été 1966	oeufs émis	86	91	74	64	70	60	50	70	61	67	47	58
	j. éclos	6	71	0	40	0	47	26	45	49	47	37	24
Croisement ♀ Arc- ♂Banyuls été 1966	oeufs émis	74	45	28	70	51	61	57	87	48	54	41	53
	j. éclos	72	0	7	0	20	49	0	46	0	36	23	46
Pont du Gard Automne 1968	oeufs émis	90	90	80	50	45	70	45	110	60	35	70	48
	j. éclos	70	81	65	42	36	40	0	109	57	18	51	36

Nombre de pontes émises par une femelle.

L'étude de *Labidura riparia* dans la nature n'a pu jusqu'à maintenant donner aucune indication sur le nombre des pontes émises par une femelle.

HERTER (1963), tentant un élevage, réussit le premier à obtenir 3 pontes d'une même femelle. Suivant en couples isolés depuis 1964 de très nombreuses femelles nous avons pu obtenir à ce sujet des données qui montrent clairement que, à l'inverse de *Forficula auricularia* qui dépose généralement une seule ponte, *Labidura riparia* émet au cours de sa vie (qui dure 3 à 5 mois dans les conditions d'élevage), 3, 4 et même 7 pontes. Cette reproduction cyclique, très mal connue chez les Forficules méritait d'être précisée. Des lots de femelles, de même origine, maintenues exactement dans les mêmes conditions, nourries de la même façon, nous ont permis de constater que le nombre et le rythme des pontes varient beaucoup. Cependant, chaque femelle pond en moyenne, plus d'une fois au cours de sa vie lorsqu'elle est placée dans des conditions optimales.

Le rythme des pontes varie dans de très larges proportions selon les individus. L'intervalle de temps entre 2 pontes successives va de quelques jours à plus d'un mois.

Examinons par exemple, le cas de 5 femelles d'Arcachon en été 1964 (Fig. 1), de la 3^{e} génération obtenues en élevage. Nous constatons que les pontes débutent plus ou moins tôt, qu'une femelle peut pondre une nouvelle fois 3 ou 4 jours après avoir abandonné les jeunes, après avoir pris un ou deux repas et s'être réaccouplée. Les intervalles entre deux pontes successives varient de 3 ou 4 jours à 28 jours. Les pontes qui n'aboutissent pas à l'éclosion de jeunes, la femelle dévorant les œufs, ne semblent pas être caractérisées par leurs rangs. Cet accident, la disparition de la ponte, assez fréquent, surtout dans les élevages de masse (113 pontes

TABLEAU 2

Nombre de pontes émises par des groupes de femelles

	sur 105 ♀ d'Arcac. génération 2 à 5 1965			sur 36 ♀ Banyuls génér. 2-3/1966			sur 29 ♀ crois. Arc. – Banyuls géné. 3-1966			sur 17 ♀ Pont du Gard automne 1968 durée : 2 mois seulement		
	nb. ♀	nb. p	% p.	nb. ♀	nb. p	% p.	nb. ♀	nb. p.	% p.	nb. ♀	nb. p.	% p.
0 ponte	29			14			10			1		
1 ponte	24	24	14	6	6	11	7	7	17	3	3	10
2 pontes	19	38	20	5	10	18	5	10	24	9	18	54
3 pontes	16	48	25	4	12	22	4	12	28	4	12	36
4 pontes	12	48	25	4	16	29	2	8	19	0	0	0
5 pontes et +	5	29	16	3	11	20	1	5	12	0	0	0
	105	187	100	36	55	100	29	42	100	17	33	100

furent dévorées sur 144 émises par 49 femelles d'Arcachon en 1965), provient de causes variées que nous examinerons ultérieurement. Les premières et les dernières pontes paraissent plus fréquemment dévorées et certaines femelles consomment tous leurs œufs.

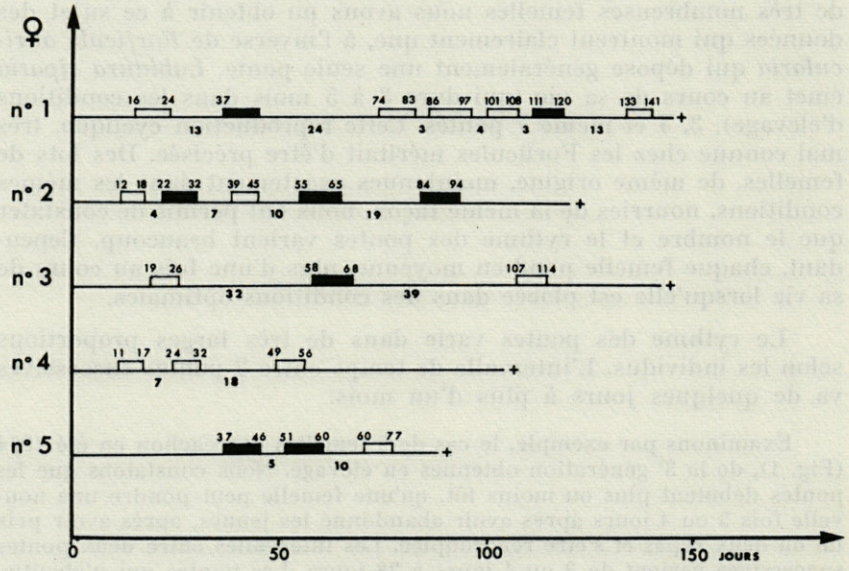


FIG. 1. — Pontes de cinq femelles d'Arcachon montrant la forte variabilité du rythme des pontes. La période de soins prodiguée à des pontes qui aboutissent à l'éclosion est figurée par un rectangle noir, celle conduisant à une élimination de la ponte, la femelle dévorant ses œufs, par un rectangle blanc.

Les pontes sont plus fréquentes au cours des deux premiers mois de vie imaginale. Nous le constatons en examinant le rythme des pontes de 15 femelles d'Arcachon, élevées en couples isolés en été 1965.

TABLEAU 3

Rythme de ponte de 15 femelles isolées
Cinquième génération obtenue en élevage

♀	1er mois		2ème mois		3ème mois		4ème mois		5ème mois	
	1 Quinz.	2	1	2	1	2	1	2	1	2
n° 1	0	1	1	+						
n° 2	1	1	1	1	1	0	+			
n° 3	1	1	1	1	0	0	+			
n° 4	0	0	1	0	1	0	+			
n° 5	0	0	1	0	0	0	0	+		
n° 6	0	1	1	1	1	0	1	+		
n° 7	0	0	1	1	1	1	0	+		
n° 8	0	1	0	0	1	1	0	+		
n° 9	0	1	0	1	1	0	1	+		
n° 10	0	0	0	0	0	0	0	0	+	
n° 11	1	0	0	1	1	0	0	0	+	
n° 12	0	1	1	1	0	0	0	0	+	
n° 13	0	1	1	1	0	0	0	1	+	
n° 14	1	1	1	0	1	1	0	0	+	
n° 15	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1+
Total	5	10	10	8	9	3	3	1	1	1

L'irrégularité du rythme de ponte fut la règle dans nos élevages. Nous ne discernerons pas encore le déterminisme de ces arrêts plus ou moins longs de la reproduction, cependant nous tendons actuellement à penser qu'ils pourraient être de nature endocrine.

La constance du phénomène en élevage nous permet de supposer qu'il doit exister également dans la nature.

FACTEURS INFLUENÇANT LA FÉCONDITÉ

Nous discernerons les facteurs qui influencent la ponte proprement dite et ceux qui entraînent une diminution de la fécondité en perturbant la femelle au cours de sa période de soins aux œufs et l'amènent à dévorer sa ponte. Enfin une troisième catégorie de facteurs provoquent la disparition d'un certain nombre de jeunes au cours de leur croissance.

Facteurs agissant sur la ponte.

Ces facteurs ont une importance primordiale et conditionnent la ponte chez beaucoup d'Insectes, ils expliquent pour une large part la liaison de l'espèce à ses biotopes, ils influencent également le comportement de la femelle qui soigne ses œufs.

La température.

Les pontes observées dans la nature étaient situées dans des emplacements ensoleillés. Au Cap-Ferret (Gironde), en septembre 1965, la température du sable près d'un nid, découvert à la base d'une touffe d'Oyats, était de 23 °C. Dans les autres cas de pontes découvertes sous les pierres, sous des bois échoués sur la plage, sous des galets en bordure de rivière, la température était toujours comprise entre 20 °C et 26 °C, bien que les observations aient été effectuées à des époques très différentes (2 en avril, 2 en juin, 1 en juillet, 4 en août et 3 en septembre).

Au laboratoire la température optimum pour la reproduction est apparue comprise entre 24 °C et 27 °C. L'élevage mené pendant 3 ans à 27 °C est, depuis un an, maintenu à 25 °C cette température semble plus favorable au maintien des soins aux œufs.

A 20 °C, 12 couples d'Arcachon ont pondu 4 fois en un mois, en été 1965, 4 pontes ont abouti à l'éclosion de quelques jeunes. Pendant la même période les témoins ont pondu 14 fois mais ont dévoré 8 de leurs pontes.

A 10 °C, 7 couples de même origine, maintenus dans ces conditions pendant un mois n'ont pas pondu, ils ont consommé très peu de nourriture.

Par contre 8 couples d'Arcachon (14e génération) qui n'avaient pas pondu à 25 °C au mois d'août 1967, mis pendant 24 h. à 10 °C puis remis à 25 °C, déposèrent 6 pontes, 3 jours plus tard, en 2 jours. La ponte cessa ensuite, elle ne reprit pas, malgré une répétition du traitement 15 jours et un mois plus tard.

7 couples d'Arcachon furent également élevés pendant un mois en août 1966 à 30 °C, ils émirent 4 pontes qui furent toutes abandonnées sans soins et dévorées 2 à 4 jours plus tard.

Le passage d'un aquarium de 10 couples d'Arcachon à l'étuve à 30 °C pendant 24 h., n'a pas entraîné de ponte.

L'humidité de l'air et la teneur en eau du sédiment.

Dans la nature, les pontes trouvées étaient toutes situées dans un sédiment humide. Dans le sable d'Arcachon, bien classé, de diamètre moyen 240 µ, la teneur en eau du sable entourant l'un des nids était voisine de 2 % du poids sec.

En élevage, les femelles maintenues dans un sable très sec ne pondent généralement pas ou abandonnent leurs œufs sans soins, ceux-ci se dessèchent en quelques heures et jamais ne poursuivent leur développement, en particulier ils ne gonflent pas.

Dans le sable très humide les femelles pondent. Dans les élevages de masse on recueille souvent des pontes dans les boîtes de Pétri, sous le coton imprégné d'eau douce placé dans les cages pour permettre aux insectes de boire. Dans ces conditions les œufs se développent la plupart du temps, la femelle les soigne même s'ils baignent à demi dans l'eau; on observe le gonflement de l'œuf au 3e ou au 4e jour de développement embryonnaire. Cependant souvent certains des œufs brunissent, se décomposent et ceux qui parviennent à l'éclosion produisent de jeunes larves qui souvent se noient au sortir du chorion.

Ce besoin strict d'humidité de la femelle pour pondre et soigner ses œufs s'oppose de façon spectaculaire à sa résistance à la sécheresse pendant la période alimentaire et sexuelle.

La nourriture.

Labidura riparia est une espèce assez polyphage. Nous l'avons observé sur les plages landaises dévorant des Crustacés Amphipodes, des Crustacés Isopodes, un Myriapode Chilopode, des pupes de Diptères, et des Coléoptères variés, larves ou imagos.

Si la femelle ne s'alimente pas au cours de la période des soins aux œufs, comme l'a démontré Vancassel (1967), sa fécondité dépend de la qualité et de la quantité de nourriture absorbée par la femelle pendant l'époque qui précède la ponte.

En élevage de mars à septembre 1968 :

— 14 couples nourris exclusivement de pupes de *Calliphora* ont donné 2 pontes dont une parvenait à éclosion.

— 11 couples nourris de pupes mais aussi de jeunes Grillons, régime habituel de nos animaux en élevage de 1964 à 1967, ont produit 7 pontes dont 3 ont éclos.

— 8 couples nourris de pupes de *Calliphora* et de jeunes Criquets ont déposé 15 pontes dont 8 ont éclos.

— 8 couples nourris de pupes, de jeunes Grillons, de jeunes Criquets et de fragments de *Tenebrio* ont produit, en 2 mois seulement, 14 pontes dont 12 parvinrent à l'éclosion.

Nous n'avons pu obtenir de pontes en nourrissant les Forficules de Daphnies séchées, de levure de bière, de poudre de Bombyx qui sert pourtant de nourriture à *Anisolabis maritima* (Ozeki, 1958) *. Ces substances n'ont pas été consommées. Par contre nous avons obtenu des pontes en ajoutant des larves de Scarabéides, des Crustacés Amphipodes et même de la bouse de vache, substance avec laquelle il est élevé aux Indes (Nath *et coll.*, 1959), mais nos essais positifs mais peu nombreux, ne nous permettent pas de conclure sur leur importance au point de vue de la fécondité.

La photopériode.

Les élevages maintenus de 1964 à 1967 dans des étuves à température et humidité constantes, présentèrent toujours une baisse de la fécondité d'octobre à février. Les Forficules récoltés dans la nature au mois de septembre placés dans ces conditions, à la lumière du jour, pondaient rarement en élevage avant le printemps suivant. Les Insectes récoltés au printemps, où maintenus depuis plus longtemps en élevage continuaient à se reproduire mais moins intensément.

Le maintien prolongé d'un élevage à l'obscurité arrête la ponte qui se prolonge chez les témoins.

— 18 couples de *Labidura* d'Arcachon maintenus au noir 3 mois, en hiver 64-65, émirent une seule ponte dévorée après 3 jours d'incubation.

— 14 couples témoins dans le même temps pondirent 32 fois et 14 de ces pontes parvinrent à l'éclosion.

Les 18 couples retirés de l'obscurité pondirent 8 jours plus tard et 11 pontes furent déposées en un mois.

Une photopériode longue favorise la ponte.

— 25 couples de *Labidura* d'Arcachon, de Banyuls, du Pont du Gard soumis à un jour artificiel de 16 heures, émirent en un mois 24 pontes dont 22 aboutirent à une éclosion.

* Ce produit, vendu au Japon pour la pêche nous a été aimablement envoyé par le Dr Ozeki que nous tenons à remercier.

— 25 couples de même origine, maintenus comme témoins à la lumière du jour pendant la même période, strictement dans les mêmes conditions d'élevage, pondirent seulement 2 fois et une seule ponte aboutit. (Insectes récoltés dans la nature en septembre).

Les pontes n'ont pas été assez nombreuses pour que nous puissions tirer des conclusions des différences de fécondité que nous avons observées entre les animaux de différentes origines.

L'obscurité ne gêne nullement la femelle durant la période de soins aux œufs, plus de 100 pontes ont été ainsi maintenues au noir complet et conduites jusqu'à l'éclosion.

La nature de l'habitat.

Labidura riparia a été récolté en France dans 4 habitats très différents : sur la côte landaise dans du sable pur, bien classé; sur la côte du Languedoc dans du sable grossier sous de gros blocs de pierre, en Camargue dans la sansouire à *Arthrocnemum glaucum* dans un sédiment sablo-vaseux très riche en sel, au Pont du Gard sous des galets, dans des graviers et du sable à quelque mètres du bord de la rivière.

Labidura riparia peut donc se reproduire dans des substrats très différents. Il est d'ailleurs signalé dans des milieux très divers mais tous chauds et très humides : bouse de vache aux Indes, Nath *et coll.* (1959) et cuvettes axillaires de palmiers à huile du Congo, Lepesme (1947).

En élevage, nous avons pu constater que des femelles d'un habitat pouvaient pondre dans un autre habitat. *Labidura* provenant d'Arcachon pond de préférence sur du sable d'Arcachon mais également dans du gravier et des galets, dans du sable grossier et dans du sable très fin de Fontainebleau. La présence d'eau de mer dans le substrat ne gêne jamais le Forficule mais elle n'est pas indispensable à sa reproduction.

Si la texture du sédiment semble peu importante, sa stabilité liée à son humidité sont essentielles. Le matériau tassé par la femelle doit demeurer cohérent pour permettre la constitution de l'abri où la femelle va pondre. Cet abri doit surtout être obscur, chaud et humide. Ces deux dernières conditions sont essentielles, beaucoup plus que la nature du substrat. De très nombreuses femelles, mises dans leur milieu naturel, choisissent de pondre sur le coton ou sous le papier filtre très humides.

Nous devons ajouter que nous avons observé une baisse de la fécondité dans nos élevages à partir de la 5^{e} ou de la 6^{e} génération obtenue au laboratoire. Nous avons cependant maintenu un lot de Forficules d'Arcachon pendant 15 générations, mais en dernier les pontes étaient peu fréquentes, les animaux plus petits et peu actifs. Ce phénomène, assez commun chez les insectes élevés au laboratoire,

ne peut actuellement pour *Labidura riparia* recevoir de solution autre que l'apport annuel, dans les élevages, de nouveaux Insectes capturés dans la nature.

Facteurs limitant le développement des œufs.

Même maintenus dans les meilleures conditions un certain nombre d'œufs ne parviennent pas à l'éclosion, soient qu'ils ne se développent pas, non fécondés ou abandonnés sans soins, soient qu'ils soient dévorés par la femelle.

Stérilité des œufs.

Les mâles semblent féconder la plupart des femelles. La copulation a été observée dans la nature pendant toute la période de présence de *Labidura*, de mars à octobre, de jour et de nuit.

En élevage la copulation peut être observée tout au long de l'année, de jour comme de nuit. Cependant certaines femelles refusent parfois la copulation pendant de longues périodes, certaines mêmes dévorent régulièrement leurs partenaires, l'une d'elles a successivement dévoré 4 mâles.

La copulation n'est pas indispensable à la ponte. 75 femelles vierges maintenues seules pendant un mois et demi en 1964, 1966 et 1968 ont pondu 11 fois des œufs de taille normale, en nombre moyen (de 40 à 60). Ces œufs émis en général tardivement, après un mois d'isolement, furent soignés de 2 à 6 jours, mais ne se développèrent pas. Dans 2 cas ils furent abandonnés.

La copulation n'est pas indispensable entre chaque ponte. Sur 25 femelles provenant d'Arcachon, de Banyuls, de croisement Banyuls, Arcachon, du Pont du Gard, isolées à l'occasion d'une ponte et maintenues seules pendant 2 mois, 4 femelles ont émis 3 pontes et 10 deux pontes sans avoir été remises en présence de mâles, après des périodes de repos très normales et curieusement très régulières de 6 à 10 jours. Les œufs sont sensiblement égaux en nombre et en taille à ceux produits après fécondation par le mâle.

Les pontes non fécondées représentent une faible proportion des pontes émises (environ 5 %). Elles sont quelquefois soignées au-delà de la durée normale. 15 femelles, croisement de Banyuls et d'Arcachon, ont poursuivi leurs soins à des pontes stériles au-delà des 10 jours normaux à 25 °C, l'une atteignit 20 jours et trois, 19 jours.

Œufs fécondés ou jeunes dévorés par la femelle.

La femelle de *Labidura riparia* même dans les meilleures conditions d'élevage dévore quelquefois sa ponte. Cette perturbation

du comportement de la femelle peut intervenir si le mâle pénètre dans le nid de la femelle ou à la suite d'un choc de l'habitat, d'une élévation ou d'une baisse brutales de la température, d'un éclairement brusque, mais également dans 5 % des cas environ, sans aucune raison apparente.

En disséquant ces femelles nous avons pu constater qu'elles possédaient des ovaires déjà bien développés, beaucoup plus que ceux des femelles engagées dans les soins depuis le même temps et disséquées comme témoins.

Ce développement ovarien précoce pourrait être à l'origine de cette perturbation du comportement par l'intermédiaire d'un déséquilibre endocrine dont nous pouvons espérer trouver le mécanisme.

Dans le même sens nous constatons souvent que des femelles qui ont dévoré leur ponte avant l'éclosion pondent une nouvelle fois 4 à 6 jours plus tard, délai très inférieur au temps moyen normal entre 2 pontes successives, qui se situe entre 10 et 12 jours.

Ce comportement ne semble pas déclenché par la faim car la femelle au cours des soins peut attaquer et dévorer une proie introduite dans son nid et reprendre normalement ses soins vis-à-vis des œufs.

La fragilité du maintien des soins aux œufs pourrait bien avoir une certaine importance sur l'abondance des populations dans la nature, particulièrement sur les plages littorales très fréquentées en été.

Les moisissures des œufs.

Les œufs abandonnés par la femelle sont fréquemment envahis par des moisissures. Si on prélève expérimentalement quelques œufs d'une ponte et si on les laisse dans une atmosphère humide, là encore des moisissures se développent.

Elles appartiennent aux genres *Penicillium, Aspergillus, Fusarium* et *Verticillium,* Champignons saprophytes très fréquents dans le sol. Contaminés par le milieu environnant, les œufs sont débarrassés des spores par le léchage de la femelle *. Ces soins de léchage n'auraient pas d'autre rôle que de débarrasser les œufs des spores et de les humecter, car nous avons pu obtenir le développement de la ponte par des badigeonnages journaliers des œufs avec un fongicide chimique. Une action antibiotique de la salive, à laquelle nous avons songé, semble à éliminer d'après les premiers essais effectués par FERRON sur culture pure de Champignons. Aucun extraits de broyats de mandibules, de maxilles, de labium, de labre, d'hypopharynx n'ont eu de rôle inhibiteur sur le développement des spores de Champignons testés.

* Les déterminations et expériences ont été effectuées par notre collègue P. FERRON du Laboratoire de La Minière, I.N.R.A., que nous remercions vivement pour son aide amicale.

FACTEURS LIMITANT LA POPULATION DE LARVES ET D'IMAGOS.

Un certain nombre de larves ne parviennent pas au stade imaginal et un certain nombre d'imagos sont détruits par des prédateurs ou des parasites.

Les prédateurs.

Labidura riparia ne semble pas une proie habituelle pour beaucoup d'animaux de la région littorale landaise. Nous avons trouvé quelques cerques dans des pelotes de régurgitation de Corbeau au niveau de la dune. Il doit également être la proie des Insectivores, Hérissons et Musaraignes, fréquents dans ces zones. Nous avons constaté qu'il pouvait aussi être la victime d'une de ses proies, le Myriapode, *Pachymerium ferrugineum*.

Le cannibalisme.

Observé 2 fois dans la nature, le cannibalisme existe de façon constante en élevage, surtout à l'encontre des animaux blessés. Les jeunes larves du 1er et du 2e stade, sont les victimes des larves âgées et des imagos. Ce phénomène pourrait avoir une certaine importance dans la nature en plein été, au moment où la quantité de nourriture disponible sur le sable superficiel, très sec, est faible.

Champignons entomopathogènes.

Beauveria bassiana, la Muscardine blanche *, espèce entomopathogène, cosmopolite et peu spécifique a été observée dans une population du Pont du Gard en septembre 1968 et a décimé, en élevage, les 3/4 des Insectes, rapportés, en 15 jours. WEIDNER (1941) signale *Labidura* parasité par *Mucor racemosus*.

L'élevage nous permet de constater les fortes potentialités reproductrices de *Labidura riparia,* chaque femelle peut produire de 100 à 400 œufs au cours de sa vie, ces faits nous permettent de concevoir un accroissement très rapide des populations naturelles.

* Détermination P. FERRON.

Evolution d'une population dans la nature

Nos observations effectuées dans un carré de 50 m de côté sur la plage herbeuse, inventorié toutes les semaines, nous renseignent uniquement sur l'abondance de la population superficielle de *Labidure riparia*. L'étude de l'espèce au laboratoire nous a permis de mesurer l'importance de son comportement fouisseur, pendant la vie imaginale de la femelle, mais également en dehors de cette période. Ces faits nous obligent à interpréter nos relevés avec beaucoup de prudence. Cette difficulté de l'échantillonnage est commune à tous les Insectes à vie endogée permanente ou temporaire.

Nous observons en gros 2 maxima annuels de l'abondance au cours des 3 années étudiées (fig 2) l'abondance varie également selon les zones et l'époque de l'année (fig. 3).

Le premier maximum se situe au printemps, l'abondance de la population s'élève rapidement. Dès le mois de mars on trouve quelques individus. Dès le début du mois d'avril, en plus des imagos, nous avons capturé de jeunes larves du 2^{me} et du 3^{me} stade. Ces jeunes dont l'élevage nous indique qu'ils ne peuvent en aucun cas avoir hiverné, proviennent donc de pontes très précoces, déposées au plus tard le 15 mars, à une époque où l'on ne repère aucun Insecte sur le sable superficiel. Nous pouvons supposer avec Herter (1963) que des femelles qui ont passé l'hiver enfouies ont pondu à la suite de quelques jours de beau temps consécutifs, en un lieu particulièrement bien exposé. Nous ne savons rien du comportement de tels Insectes, ni de leur physiologie. Les expériences de pontes sans réaccouplement nous permettent de supposer que de telles femelles peuvent pondre sans réaccouplement, le fait demeure cependant à prouver. La montée très rapide de l'abondance, que l'on observe ensuite pourrait correspondre au début de la reproduction de cette jeune génération qui semble se développer très rapidement, elle fut particulièrement rapide en 1962 l'année la plus tardive. Ce développement accéléré pourrait provenir du fait de l'abondance de la nourriture dans ces zones littorales à cette époque : Crustacés Amphipodes *Talitridae*, pupes de Diptères, larves de Coléoptères...

Au printemps l'abondance est maximum au niveau de la plage herbeuse et sur la face dunaire tournée vers la mer. Nous avons observé, en particulier, des femelles et leurs pontes sur la face dunaire au pied des touffes d'Oyats, dans des pièges amorçés avec des Talitres, ou enfouies dans le sable. Cette zone pourrait être alors une zone essentiellement de reproduction.

En juillet l'abondance de la population superficielle baisse (Fig. 2) mais nous avons des raisons de penser que la population totale varie peu. Pendant cette période nous avons capturé de nombreux individus réfu-

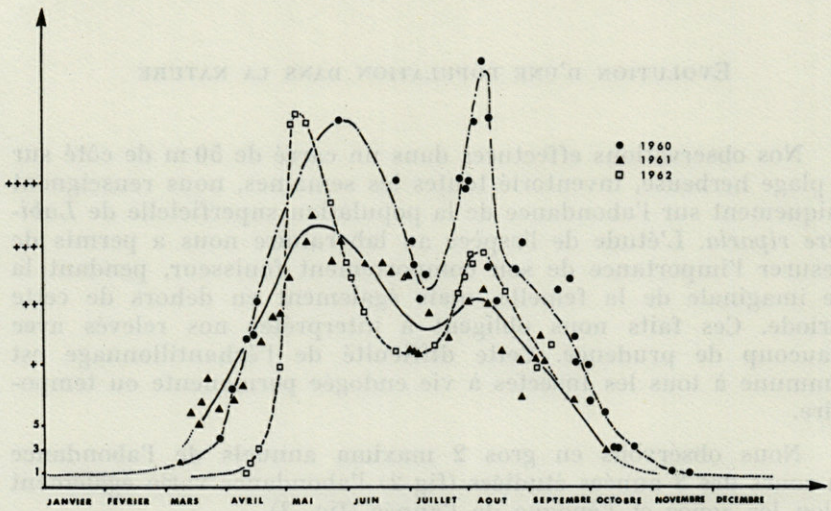


FIG. 2. — Variations saisonnières de l'abondance moyenne de *Labidura riparia* dans un carré d'environ 50 m de côté au niveau de la plage herbeuse au lieu dit La Pointe d'Arcachon (Gironde).

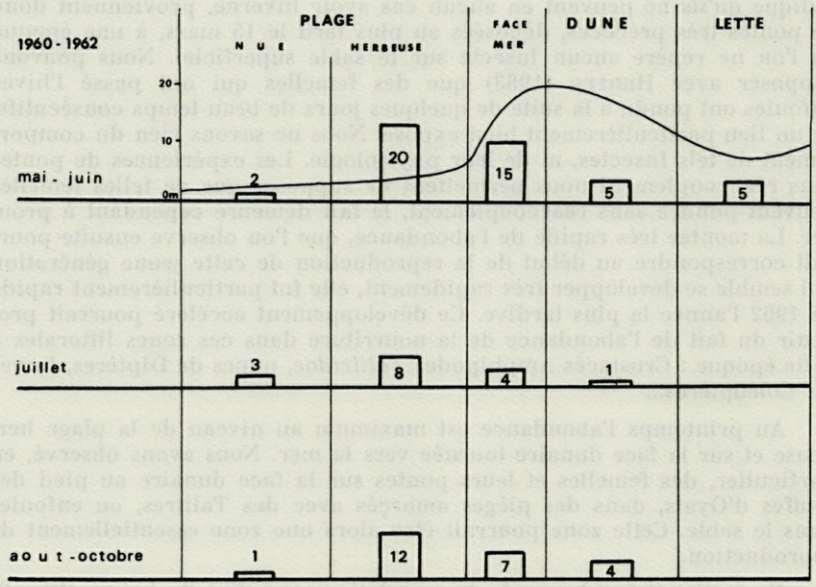


FIG. 3. — Variations de l'abondance moyenne de *Labidura riparia* dans un carré d'environ 50 m de côté au niveau des différentes zones de la station landaise de la Pointe d'Arcachon (Gironde).

giés dans des galeries temporaires ouvertes mais peu visibles et dont l'orifice disparaît souvent recouvert par le sable au moment où nous soulevons le bois. De nombreux individus de l'espèce doivent également échapper à nos investigations du fait de leur homochromie avec le milieu et de leur immobilisation reflexe, lorsqu'ils sont à demi recouverts de sable. Rien ne nous permet de penser que la reproduction ne continue pas tout au long de cette période. Nous avons observé la présence de jeunes larves pendant ces 2 mois et même, 2 fois un nid. Nous pouvons supposer que les femelles creusent alors des terriers plus profonds qu'au printemps, sous la couche de sable superficiel sec.

La population se concentre surtout sur la plage, lieu où la nourriture demeure relativement abondante (Fig. 3). Les Insectes se tiennent le jour sous les bois échoués et leur abondance dépend, pour une part du nombre de ce type d'abris. (Ce fait, vrai sur les plages landaises, ne semble pas exact sur les plages de galets). Dans ces microhabitats, ils demeurent le jour dans une logette peu profonde, reliée à d'autres par des galeries tortueuses creusées dans le sable, isolés ou par couples ou, mais plus rarement, en groupes de 3 à une dizaine d'individus. Les larves se tiennent presque toujours seules sous de petits abris, très superficiels, sans doute pour échapper à leurs semblables. Il est probable que les touristes doivent éliminer un certain nombre de pontes. Peu d'animaux se tiennent au niveau de la dune, alors très sèche et dont le peuplement superficiel est peu abondant.

A partir du mois d'août la population superficielle augmente à nouveau. Le nombre des larves est relativement plus important qu'au printemps. Nous avons découvert à cette époque des femelles avec leurs jeunes larves. Les imagos sont fréquemment par couples sous les bois échoués. Cette époque correspond vraisemblablement à une période où l'Insecte vit surtout dans le sable superficiel. La population demeure la plus abondante au niveau de la plage herbeuse mais l'abondance augmente relativement sur la face dunaire tournée vers la mer, zone protégée où les larves âgées et des imagos doivent hiverner, enfouis aux pieds des touffes d'Oyats.

L'analyse des variations de l'abondance de *Labidura* sur une plage des Landes nous montre l'existence de 2 périodes où ont lieu de nombreuses éclosions, périodes où les conditions de reproduction sont optimales. A Arcachon on constate que les éclosions s'échelonnent du mois de mars à octobre.

En admettant que la fécondité dans la nature suive les mêmes variations qu'au laboratoire, en mêlant observations et hypothèses, nous pouvons ébaucher les grandes lignes du cycle de reproduction de *Labidura riparia* sur les plages landaises. Un certain nombre de jeunes femelles fécondées aux mois d'octobre, novembre passent l'hiver enfouies aux pieds des touffes d'Oyats de la face dunaire tournée vers la mer. Aux premiers jours ensoleillés du mois de mars ou d'avril, elles choisissent un lieu chaud, où elles creusent un nid de 10 à 15 cm de profondeur, elles s'enferment complètement

et dans cette enceinte close et humide, où la température atteint 20 °C à 25 °C; elles pondent, soignent leurs œufs pendant une dizaine de jours, demeurant 2 ou 3 jours auprès des jeunes larves puis reprennent une vie active.

Ayant vécu pendant plusieurs mois d'hiver, au ralenti, à environ 10 °C, elles pourront sans doute vivre encore quelques semaines, sortir, s'alimenter, peut être s'accoupler et émettre une deuxième ponte. Les jeunes larves se développent vite, envahissent tous les microhabitats de la plage riche en proies de toutes sortes : larves et nymphes de Diptères, de Coléoptères... *Labidura* forme une population très abondante au mois de mai, période où il se reproduit plus ou moins intensément en fonction des conditions mésoclimatiques, du nombre d'abris, de la quantité de nourriture disponible. La population a atteint son abondance maximum, les prédateurs, le cannibalisme, les parasites limitent son niveau. Les conditions de vie dans le sable superficiel deviennent plus difficiles. Le jour, les Insectes demeurent enfouis dans des terriers qui, creusés le matin seront abandonnés le soir. La reproduction continue pendant cette période et la structure de la population se complique progressivement, les générations successives se superposant au cours de la saison. En automne les conditions de vie dans le sable superficiel deviennent plus clémentes, la vie pour *Labidura riparia* se déroule surtout à ce niveau. Dès les premiers froids, les Insectes s'enterrent, beaucoup meurent, mais certaines larves et des imagos trouvent des abris efficaces, surtout au pied des plantes sur la face dunaire tournée vers la mer, elles pourront survivre longtemps ainsi jusqu'au printemps où elles assureront à nouveau le développement de la prochaine population.

RÉSUMÉ

Labidura riparia, espèce cosmopolite, commune sur les plages sableuses atlantiques demeure peu connue. Son élevage au laboratoire a permis de préciser sa biologie, en particulier sa fécondité.

Chaque femelle peut pondre plusieurs fois au cours des 4 ou 5 mois que dure sa vie imaginale. Dans des conditions d'élevage encore imparfaites, sur 15 générations suivies, chaque femelle pond en moyenne 2 ou 3 fois. Chaque ponte comprend de 60 à 90 œufs. Le rythme des pontes varie selon les individus, le temps de repos pouvant être compris entre 5 et 30 jours. Cette variabilité pourrait dépendre du régime alimentaire et de l'équilibre hormonal.

Cette fécondité assez élevée peut diminuer fortement sous l'effet de perturbation des conditions de l'habitat ou de l'Insecte. La ponte

n'aura pas lieu ou n'éclora pas si la température ne se situe pas entre 20 °C et 28 °C, si l'humidité de l'air s'abaisse au-dessous de 70 % et si la teneur en eau du sable est inférieure à 2 %. De même la ponte n'existera pas ou sera détruite si la femelle n'a pas été bien nourrie ou si elle est perturbée pendant le creusement du nid, durant la ponte ou au cours des soins qu'elle prodigue aux œufs pendant 8 ou 10 jours.

La fécondité diminue encore du fait de la mort d'un certain nombre de jeunes larves du premier stade, très sensibles au jeûne et à la sécheresse, et de quelques individus au moment des mues. Il faut y ajouter des cas de cannibalisme, et la prédation de quelques Insectes.

Ces indications nous permettent d'interpréter nos observations faites à la Pointe d'Arcachon (Gironde) et de proposer un schéma du cycle reproducteur de *Labidura* dans la nature.

La baisse apparente de la population en été pourrait correspondre à un enfouissement de nombreux individus, à une baisse de la fécondité due au manque de proies et aux perturbations provoquées par les touristes.

La reproduction aura lieu sans interruption pendant toute la période de présence de l'espèce, comme le démontre la présence constante de larves, de telle sorte que la structure de la population se compliquerait progressivement, les générations successives se superposant.

BIBLIOGRAPHIE

Beier, M., 1959. Ohrwürmer und Tarsenspinner (Dermaptera-Embioptera). D. Neue Brehm bücherei H. 251, Wittemberg, Edit.

Caussanel, Cl., 1966. Etude du développement larvaire de *Labidura riparia* (Derm. Labiduridae). *Annls Soc. ent. Fr.* (N.S.), **2** (2) : 469-498.

Caussanel, Cl., 1970. Principales exigences écophysiologiques du Forficule des sables : *Labidura riparia* (*Derm. Lab. duridae*). *Annls Soc. ent. Fr.* (N.S.), **6** (3) : 589-612.

Caussanel, Cl. et M. Vancassel, 1968. Biologie d'un Forficule *Labidura riparia*. Film 16 mm, couleur, 19 min. S.F.R.S. Prod. Paris.

Chopard, L., 1938. La biologie des Orthoptères; Paris, Lechevalier, éd.

Fulton, B.B., 1924. Some habits of earwigs. *Ann. ent. Soc. Am.*, **17** : 357-367.

Giles, E.T., 1953. The biology of *Anisolabis littorea* White (Dermaptera Labiduridae). *Trans. R. Soc. N. Z.*, **80** (3-4) : 383-398.

Herter, K., 1963. Zur Forpflanzunzbiologie des sand-oder Ufeohrwurmes *Labidura riparia* Pall. *Zool. Beitr.*, N.F., **8**: 297-329.

Lepesme, P., 1947. Les Insectes des palmiers. Paris, Lechevalier, p. 150-151.

Nath, V., B.L. Gupta et S.K. Aggarwal, 1959. Histochemistry of vitellogenesis in the earwigs *Labidura riparia* Pall. and *L. bengalensis* Dohrn. *Res. Bull. (N.S.) Panjab Univ.*, **10** (3-4) : 315-341.

OZEKI, K., 1951. Experimental stimulation of ovarian development in the earwig, *Anisolabis maritima. Scient. Pap. Coll. gen. Educ. Tokyo,* 1 (1) : 83-89.

VANCASSEL, M., 1967. Contribution à l'étude descriptive et expérimentale du cycle parental chez *Labidura riparia* Pallas (Insecte Dermaptère), Labiduridae. *Thèse 3e cycle, Fac. des Sciences, Rennes.*

VANCASSEL, M. et Cl. CAUSSANEL, 1968. Contribution à l'étude descriptive du comportement de *Labidura riparia* P. (Labiduridae, Dermaptera). *Revue du Comportement animal,* 2 (3) : 1-18.

WEIDNER, H., 1941. Vorkommen und Lebenweise des Sandohrwurms *Labidura riparia* Pall. *Zool. Anz.,* 133 : 185-202.

DIE HYDROMEDUSEN DER WESERMÜNDUNG

von Heinrich Kühl

Laboratorium Cuxhaven des Instituts für Küsten- und Binnenfischerei 219 Cuxhaven, Bei der Alten Liebe [1], *Deutschland*

SOMMAIRE

Des prélèvements de plancton effectués pendant plusieurs années dans l'embouchure de l'Elbe, ont permis de constater la présence d'Hydroméduses endémiques, et il en est de même pour l'embouchure de l'Ems.

Des expéditions dans la partie inférieure de la Weser dans les années 1954, 1956 nous ont donné l'occasion de chercher la présence d'Hydroméduses également dans ce fleuve. Ces expéditions ont eu lieu en mai, juin, juillet et novembre entre Brème et le bateau feu de la Weser. Des échantillons d'eau ont été prélevés à marée basse et haute à 25 stations et des récoltes verticales ont été effectuées à l'aide du « Eiernetz » (filet) d'Helgoland; à la même période des prélèvements ont été effectués à 4 stations à la sortie de l'embouchure de l'Elbe afin de pouvoir comparer les 2 embouchures voisines. La zone mixopolyhaline va de Bremerhaven jusqu'au bateau de feu de Brème, la discontinuité de salinité se situe dans la zone mésohaline au-dessus de Bremerhaven jusqu'à Nordenham.

La limite supérieure des Hydroméduses se situe dans tous les cas près de Bremerhaven.

L'espèce rencontrée le plus fréquemment se présente en grand nombre dans l'embouchure de la Weser jusqu'à Bremerhaven : *Rathkea octopunctata.* Les Méduses avaient toutes des bourgeons en mai et juin ce qui explique le nombre d'individus très élevé et relativement constant dans toute la région, avec des maxima de 1 000 à 2 000 individus par prélèvement. *Sarsia tubulosa, Margelopsis haeckeli, Phialidium hemisphaericum, Obelia* sp., et le polypélagique *Clytia pelagica* ont été pris en petit nombre en mai et juin. En novembre, en dehors des 3 dernières espèces nommées, nous avons également trouvé *Eucheilota maculata.*

Nemopsis bachei, extrêmement abondant dans l'Elbe a été pris en quelques exemplaires près du Hohen Weg, station 18, avec *Eucheilota.*

Des prélèvements faits en même temps sur l'Elbe ont révélé l'existence de ces même espèces en quantité double ou triple.

Les espèces citées ci-dessus sont présentes dans toutes les embouchures, dans la zone polyhaline et elles s'y reproduisent.

Aus langjährigen, eingehenden Untersuchungen in der Elbemündung ging hervor, daß eine Anzahl von Hydromedusenspezies im Brackwasser des Mündungsgebietes nicht nur angetroffen wird, sondern sich hier auch fortpflanzt. Für die Emsmündung konnte festgestellt werden, daß dort die gleichen Arten vorkamen. Nachdem nun die Untersuchungen über das Plankton der Unterweser abgeschlossen sind, soll über die Hydromedusen der Wesermündung berichtet werden.

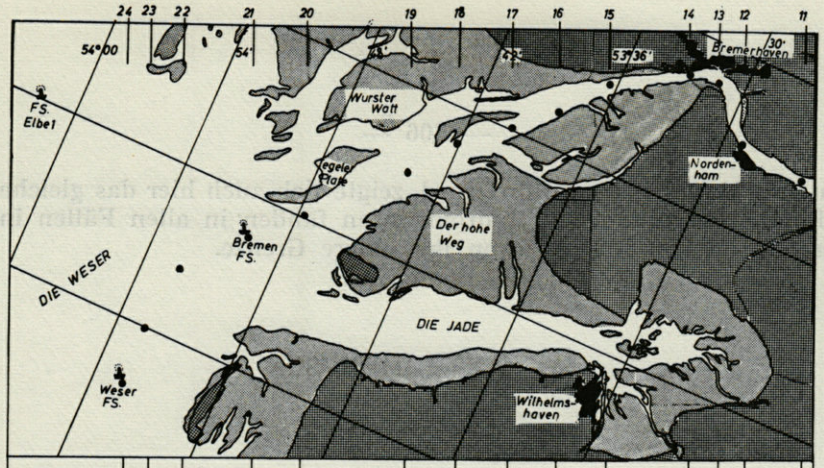
In den Jahren 1954-56 wurden fünf Untersuchungsfahrten mit dem Forschungskutter « Uthörn » der Biologischen Anstalt Helgoland von Bremen bis Weser Feuerschiff in den Monaten Mai, Juni und November durchgeführt. Auf 24 Stationen wurden bei Flut und bei Ebbe Wasserproben genommen und Vertikalfänge mit dem Helgoländer Eiernetz gemacht. Ueber die hydrographischen Daten wurde bereits berichtet (3). Zur gleichen Zeit wurden auch auf vier Stationen der Außenelbe Vertikalfänge gemacht, sodaß Vergleichsmöglichkeiten gegeben waren. Im Juli 1967 wurden zur Ergänzung außerdem noch durch das Institut für Meeresforschung in Bremerhaven einige Horizontalfänge von 10 Minuten Dauer gemacht *.

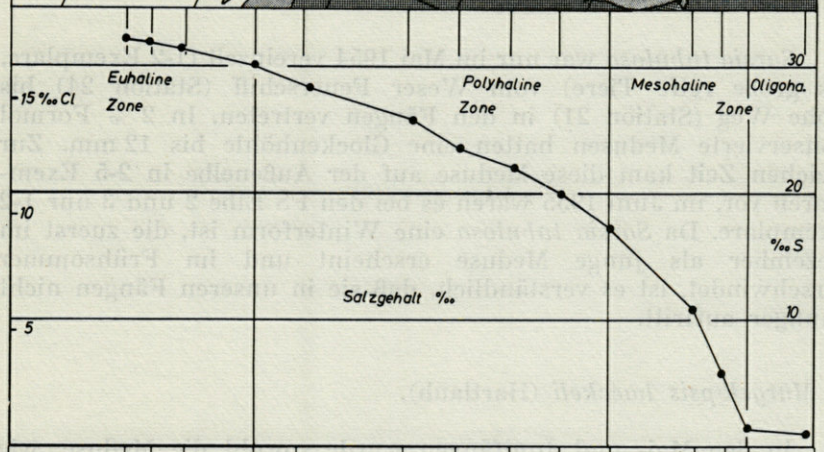
Aus den früheren Untersuchungen ging hervor, daß die Hydromedusen die in der polyhalinen Zone der Flußmündungen vorkommen, kurzfristig auch in die mesohaline Zone vordringen können.

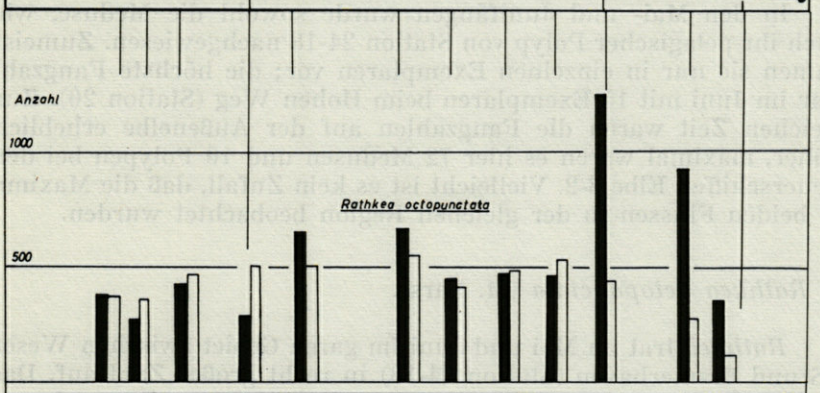
Im Weseraestuar reicht das Polyhalinikum vom Feuesschiff Bremen bis in die Gegend von Bremerhaven (Abb. 1). Wie weiter

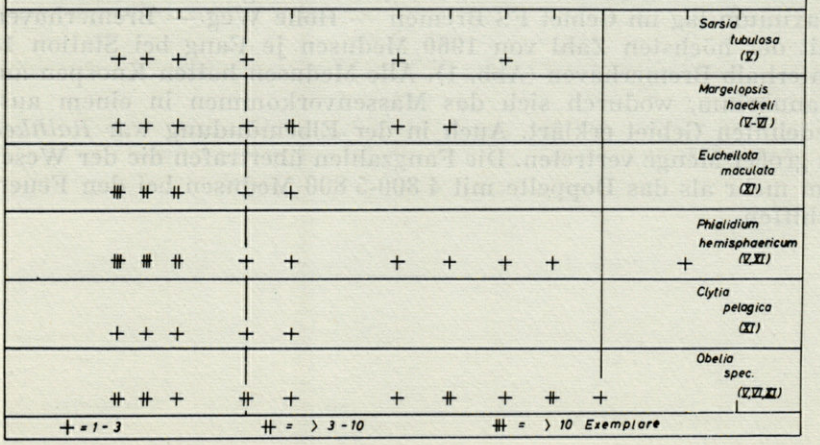
* Auch an dieser Stelle danke ich herzlich für die Unterstützung.

Abb. 1. — Plan der Weserbucht von Bremerhaven bis Weser Feuerschiff mit den Stationen 11-24 und den halinen Zonen. Die Kurve für den Salzgehalt wurde aus den Werten von fünf Untersuchungsfahrten (Ebbe und Flut) ermittelt. Vorkommen der Hydromedusen, Rathkea : schwarze Säule = Ebbefahrt, weiß = Flutfahrt. Das FS Bremen ist jetzt eingezogen (Tonne F).


24 23 22 21 20 19 18 17 16 15 14 13 12 11
54°00
54'
53°36'
30'
Bremerhaven
FS. Elbe1
Wurster Watt
Tegeler Plate
Nordenham
Der hohe Weg
Bremen FS.
DIE WESER
DIE JADE
Weser FS.
Wilhelmshaven


Euhaline Zone
Polyhaline Zone
Mesohaline Zone
Oligoha.
15 ‰ Cl
30
20
10
5
‰ S
Salzgehalt ‰


Anzahl
1000
500
Rathkea octopunctata


Sarsia tubulosa (I)
Margelopsis haeckeli (V-VI)
Eucheilota maculata (XI)
Phialidium hemisphaericum (V,XI)
Clytia pelagica (XI)
Obelia spec. (V,VI,XI)
+ = 1 - 3
++ = > 3 - 10
+++ = > 10 Exemplare

unten noch näher ausgeführt wird, zeigte sich auch hier das gleiche Bild. Die vorgefundenen Hydromedusen fanden in allen Fällen in der Gegend von Bremerhaven ihre obere Grenze.

I. — ANTHOMEDUSEN

1. *Sarsia tubulosa* (M. Sars).

Sarsia tubulosa war nur im Mai 1954 vereinzelt (1-2 Exemplare, als große reife Tiere) vom Weser Feuerschiff (Station 24) bis Hohe Weg (Station 21) in den Fängen vertreten. In 2 % Formol konservierte Medusen hatten eine Glockenhöhle bis 12 mm. Zur gleichen Zeit kam diese Meduse auf der Außenelbe in 2-5 Exemplaren vor, im Juni 1955 waren es bei den FS Elbe 2 und 3 nur 1-2 Exemplare. Da *Sarsia tubulosa* eine Winterform ist, die zuerst im Dezember als junge Meduse erscheint und im Frühsommer verschwindet, ist es verständlich, daß sie in unseren Fängen nicht häufiger auftritt.

2. *Margelopsis haeckeli* (Hartlaub).

In den Mai- und Junifängen wurde sowohl die Meduse, wie auch ihr pelagischer Polyp von Station 24-18 nachgewiesen. Zumeist kamen sie nur in einzelnen Exemplaren vor; die höchste Fangzahl war im Juni mit 15 Exemplaren beim Hohen Weg (Station 20). Zur gleichen Zeit waren die Fangzahlen auf der Außenelbe erheblich höher, maximal waren es hier 72 Medusen und 10 Polypen bei den Feuerschiffen Elbe 3-2. Vielleicht ist es kein Zufall, daß die Maxima in beiden Flüssen in der gleichen Region beobachtet wurden.

3. *Rathkea octopunctata* (M. Sars).

Rathkea trat im Mai und Juni im gazen Gebiet zwischen Weser FS und Bremerhaven (Station 24-13) in recht großer Zahl auf. Das Maximum lag im Gebiet FS Bremen — Hohe Weg — Bremerhaven mit der höchsten Zahl von 1960 Medusen je Fang bei Station 15 unterhalb Bremerhaven (Abb. 1). Alle Medusen hatten Knospen am Manubrium, wodurch sich das Massenvorkommen in einem ausgedehnten Gebiet erklärt. Auch in der Elbemündung war *Rathkea* in großer Menge vertreten. Die Fangzahlen übertrafen die der Weser um mehr als das Doppelte mit 4 800-5 800 Medusen bei den Feuerschiffen.

4. *Nemopsis bachei* (L. Agassiz).

Diese Meduse beanspruchte besonderes Interesse, da sie zuerst im Jahre 1949 im Elbegebiet beobachtet wurde und sich seitdem stark vermehrte, sodaß sie jetzt von Juni bis September bei Cuxhaven in großen Massen auftritt. In den Fängen auf der Unterweser wurde sie nicht angetroffen, aber auch in den Vergleichsfängen auf der Außenelbe war sie nicht vertreten, obwohl sie bei Cuxhaven nicht selten war. Aus dem Fehlen konnte daher nicht geschlossen werden, daß sie auf der Unterweser nicht vorkäme. Daher wurden im Juli 1967 unterhalb Bremerhaven Horizontalfänge von lo Minuten Dauer gemacht. In diesen Fängen kamen erwachsene, reife Medusen nur vereinzelt in 3 - 5 Exemplaren vor, und zwar bei den Stationen 17/18 (Hohe Weg-Wurster Watt) und 14 Bremerhaven Nordschleuse. Zum Teil waren die Medusen in schlechtem Zustand. Zur gleichen Zeit kam *Nemopsis* in der Elbe bei Cuxhaven in sehr großer Zahl vor Mit diesen Fängen ist die Anwesenheit von *Nemopsis* in der Außenweser nachgewiesen. Ob diese Meduse sich hier auch fortpflanzt muß zunächst ungeklärt bleiben.

II. — LEPTOMEDUSEN

5. *Phialidium hemisphaericum* (L.).

Phialidien waren im Mai 1964 nur vereinzelt im Raum Weser FS bis Bremerhaven in 1 - 2 Exemplaren in den Fängen vertreten. Im Oktober war diese Meduse mit 10 - 25 Exemplaren häufiger, es handelte sich um kleine bis mittelgroße Tiere. Auf der Elbe wurden nur bei FS Elbe 3 36 Phialidien gefangen, sonst waren auch hier die Mengen nur gering.

6. *Clytia pelagica* (Van Breemen).

Die feinen pelagischen Polypen wurden im November 1955 auf allen Stationen nachgewiesen. Die sehr zarten Polypen hatten meist nur einen oder zwei Hydranten und keine Gonangien.

7. *Eucheilota maculata* (Hartlaub).

Eucheilota wurde nur in den Herbstfängen zwischen Weser FS und Hohe Weg (Station 24-20) als erwachsene Meduse bis zu 18

Exemplaren gefangen. Auch in der Elbemündung waren diese Medusen nur in geringer Zahl, bis zu 5 Exemplaren vertreten.

8. *Obelia* spsp. Péron & Leseur.

Obelien wurden auf allen Fahrten im ganzen Polyhalinikum angetroffen. Es fanden sich überall vereinzelt junge bis geschlechtsreife Tiere.

9. *Ectopleura dumortieri* (Van Beneden).

Wurde auf unseren Fahrten nicht nachgewiesen. Auf der Elbe wurden zur gleichen Zeit nur bei den Feuerschiffen Elbe 1 und 3 im Mai und Juni 1954/55 nur wenige Medusen (1-3 Tiere) gefangen, aber keine Polypen. Der negative Befund besagt nicht, daß *Ectopleura* nicht auch in der Weser vorkommt.

Aus den Befunden ging hervor, daß in der Außenweser die gleichen Arten von Hydromedusen auftreten, wie in Elbe und Ems. Die Fangzahlen für die Weser liegen im gleichen Zeitraum zumeist weit unter denen der Elbemündung. Wenn auch aus äußeren Gründen die Untersuchungefahrten auf der Weser nicht über das Jahr verteilt werden konnten, so stimmen die Ergebnisse doch recht gut überein.

Nachdem nun drei in die Nordsee mündende Flüsse untersucht worden sind, läßt sich sagen, daß es eine Anzahl von Hydromedusenarten gibt, die mit Sicherheit zum Fluß-Brackwasserplankton zu rechnen sind, die also eine beträchtliche Verminderung des Salzgehaltes vertragen können, und zwar nicht nur kurzfristig, daß sie also nicht nur Gäste sind, sondern daß sie sich auch fortpflanzen.

Im Elbemündungsgebiet konnte durch langjährige Untersuchungen auch die Existenz einiger Ammenpolypen festgestellt werden, so z.B. *Coryne sarsi* Loven, *Tubularia* (*Ectopleura*) *dumortieri* Van Beneden, *Laomedea (Obelia) dichotoma* (L.). Von *Rathkea octopunctata* wurde erstmalig der Polyp im Freien gefunden, der bisher nur aux Züchtungen bekannt war (1). Das gleiche gilt für *Eucheilota maculata*, deren Polyp bisher ebenfalls nur aus Züchtungen bekannt war (1,10), und der im Juli 1966 auf Mytilusschalen zwischen *Balanus improvisus* in kleinen, wenig verzweigten Stöcken angesiedelt war. Bei *Clytia pelagica* konnte das Schlüpfen einer phialidiumähnlichen Meduse beobachtet werden.

Der Fang von sehr jungen Medusen z.B. von *Eucheilota*, *Phialidium* und *Obelia* in der Unterweser, läßt die Annahme zu, daß auch hier die zugehörigen Hydropolypen vorkommen. Von *Margelopsis*

wurde auch der pelagische Polyp nachgewiesen und die Rathkeen hatten Medusenknospen. Daß von *Sarsia* nur die erwachsenen reifen Medusen gefangen wurden, ist jahreszeitlich bedingt : im Mai-Juni gibt es nur alte Tiere und im November findet nach den Beobachtungen auf der Elbe die Knospung frühestens statt, meist erscheinen die juvenilen Medusen erst im Dezember.

Als Dauersubstrate kommen in erster Linie Kunstbauten, wie Leitdämme, Molen usw. in Frage. Weitere Substrate können in den vorgelagerten Wattengebieten liegen, wo ausgedehnte Muschelbänke und Schillablagerungen Ansatzflächen bieten. Hierüber liegen m.W. keine Untersuchungen vor. Seetonnen werden jährlich ausgelegt, sie bieten also nur zeitweilig die Möglichkeit einer Unterlage für Hydropolypen, sie werden aber doch recht schnell besiedelt. Bei den Untersuchungen von Bewuchsproben im Bremerhavener Hafengebiet konnten keine Ammenpolypen für die oben angeführten Hydromedusen gefunden werden. Die Ursache dürfte darin zu suchen sein, daß der Salzgehalt zu niedrig ist. Das geht auch daraus hervor, daß der Brackwasserpolyp *Cordylophora caspia* (Pallas) auf den Versuchsplatten angesiedelt war.

ZUSAMMENFASSUNG

Durch eingehende jahrelange Untersuchungen über das Plankton der Elbemündung konnte festgestellt werden, daß eine Reihe von Hydromedusen endemisch sind. Das Gleiche traf für die Emsmündung zu.

Auf fünf Untersuchungsfahrten auf der Unterweser in den Jahren 1954-56 ergab sich die Gelegenheit, auch für diesen Fluß das Vorkommen der Hydromedusen zu untersuchen.

Die Fahrten wurden im Mai, Juni, Juli und November zwischen Bremen und dem Weser-Feuerschiff durchgeführt. Auf 25 Stationen wurden bei Ebbe und Flut Wasserproben genommen und Vertikalfänge mit dem Helgoländer Eiernetz gemacht.

Zur gleichen Zeit wurden auf der Außenelbe auf vier Stationen Fänge gemacht, sodaß ein Vergleich der beiden benachbarten Flußmündungen möglich ist.

Die mixopolyhaline Zone reicht von Bremerhaven bis Feuerschiff Bremen, Der Salzgehaltsprung liegt in der mesohalinen Zone oberhalb Bremerhaven bis Nordenham.

Die vorgefundenen Hydromedusen fanden in allen Fällen ihre obere Grenze bei Bremerhaven.

Am häufigsten war *Rathkea octopunctata* anzutreffen, die in großer Zahl im ganzen Außenweserbereich bis Bremerhaven vorkam. Die Medusen hatten im Mai und Juni alle Knospen, woraus sich die hohen Iindivi-

duenzahlen mit Höchstzahlen von 1000-2000 Tieren je Fang bei relativ ähnlichen Mengen im ganzen Gebiet ergeben.

Sarsia tubulosa, Margelopsis haeckeli, Phialidium hemisphaericum, Obelia sp., und der pelagische Polyp *Clytia pelagica* wurden in geringer Anzahl im Mai bzw. Juni festgestellt. Im November waren außer den drei zuletzt genannten Arten noch *Eucheilota maculata* in den Fängen.

Nemopsis bachei die auf der Elbe eine Massenform ist, wurde in wenigen Exemplaren beim Hohen Weg, Station 18, neben *Eucheilota* gefangen. In den zu gleicher Zeit gemachten Elbe-Fängen kamen die gleichen Arten oft in der doppelten bis dreifachen Menge vor. Die angeführten Arten kommen in allen drei untersuchten Flußmündungen im Polyhalinikum vor und pflazen sich auch fort.

LITERATUR

KÜHL, H., 1962. Die Hydromedusen der Elbemündung. *Abh. Verh. naturw. Ver. Hamburg,* N.F. **6** : 209-232.

KÜHL, H., 1967. Die Hydromedusen der Emsmündung. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.,* **10** : 239-246.

KÜHL, H. und H. MANN, 1957. Beiträge zur Hydrochemie der unteren Weser. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.,* **5** : 34-62.

KÜHL, H. und H. MANN, 1967. Untersuchungen über das Plankton der Außenelbe. *Gewäss. Abwäss.,* **44/45**: 7-36.

KÜNNE, C., 1952. Untersuchungen über das Großplankton in der Deutschen Bucht und im Nordsylter Wattenmeer. *Helgoländer wiss. Meeresunters.,* **4** : 1-54.

LÜNEBURG, H., 1952. Beiträge zur Hydrographie der Wesermündung. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.,* **1** : 91-114.

WERNER, B., 1955. Ueber die Fortpflanzung der Anthomeduse *Margelopsis haeckeli* Hartlaub durch Subitan- und Dauereier und die Abhängigkeit ihrer Bildung von äußeren Faktoren. *Verh. dt. Zool. Ges.,* Tübingen, 1954 : 124-133.

WERNER, B., 1956. Ueber die entwicklungsphysiologische Bedeutung des Fortpflanzungswechsels der Anthomeduse *Rathkea octopunctata* M. Sars. *Zool. Anz.,* **156**, 5/6 : 159-177.

WERNER, B., 1958. Die Verbreitung und das jahreszeitliche Auftreten der Anthomeduse *Rathkea octopunctata* M. Sars, sowie die Temperaturabhängigkeit ihrer Entwicklung und Fortpflanzung. *Helgoländer wiss. Meeresunters.,* **6** (2) : 137-170.

WERNER, B., 1968. Polypengeneration und Entwicklungsgeschichte von *Eucheilota maculata* (Thecata-Leptomedusae). *Helgoländer wiss. Meeresunters.,* **18** (1/2) : 136-168.

PREFERENCE OF EURYHALINE SPECIES FOR BRACKISH AND SUPERSALINE WATERS

by Ingvar KRISTENSEN

Caribbean Marine Biological Institute, Curaçao, Netherlands Antilles
and
Netherlands Institute for Sea Research, Den Helder, Netherlands

SOMMAIRE

La faune et la flore des eaux hyperhalines de Curaçao montrent une ressemblance nette avec celles des eaux saumâtres du continent voisin. Eaux hyperhalines et eaux saumâtres ont un nombre important d'espèces en commun; dans les deux cas l'abondance des individus est en liaison avec la pauvreté en espèces par rapport aux biotopes voisins. Quelques-uns des facteurs en relation avec ce phénomène ont été analysés.

Un couple d'espèce montre expérimentalement une nette préférence pour les eaux hyperhalines et saumâtres par rapport à l'eau de mer. Cette préférence est due, non pas à la salinité, mais à d'autres propriétés des eaux intérieures, par exemple la concentration en matière organique, qui peut être filtrée sur charbon.

La mortalité semble être plus importante dans les eaux à fortes salinités; la compétition pour la nourriture paraît être plus faible.

Le nombre limité d'espèces réduit la compétition interspécifique; par contre, celle-ci est élevée au niveau intraspécifique du fait du grand nombre d'individus.

Bien que pour la plupart des espèces d'eaux sursalées ou saumâtres, une petite partie seulement de la population puisse se rencontrer en mer, il n'est pas douteux que le milieu marin, par sa stabilité, joue un rôle de refuge important pour le maintien des espèces euryhalines.

INTRODUCTION

A study of the ecology of the supersaline (or hypersaline) waters in the Netherlands Antilles has shown that the composition of the flora and fauna, there, is similar to the flora and fauna of the brackish lagoons west of the Golfo de Venezuela, 300 km WSW of Curaçao. Even the brackish parts of the Everglades in the SW tip of Florida showed resemblance to the supersaline waters of Curaçao with respect to their flora and fauna, although the Everglades are situated in a longitude 1 200 km west of Curaçao and, what is more important, in a latitude 1 300 km to the north.

Almost all species that are abundant in the supersaline Curaçao waters are known to inhabit brackish waters as well. In the adjacent sea, however, such species are less abundant or almost absent. DAY (1951) has already pointed to the fact that there does not exist a fauna of exclusively supersaline species : the species of supersaline waters are merely organisms with a large salinity tolerance. HEDGPETH (1957), KINNE (1964), GUNTER (1967) and CARPELAN (1967) confirm this view of DAY by presenting additional information.

The main subject of this study is the question as to which factor, or factors, may be responsible for the relative abundance of a limited number of species in brackish and, moreover, in supersaline water.

THE ENVIRONMENT

An ecological survey of the coastal area of the island of Curaçao and its inner bays was made in the period of 1960 to 1964. In the same period a study was made of the landlocked, briny waters of Curaçao and the neighbouring island of Bonaire. Most bays covered an area of about one to five square km. All the bays were very shallow, with an average depth of 5 m. The salinity of the water was mainly influenced by three factors : the sea, the evaporation and the rainfall. The majority of the bays investigated are in communication with the sea by a narrow channel, the profile of which may considerably change with the passing of a few months, either by wave action or by the interference of man. Water exchange was limited, however, because of the small vertical range of the tides : about 30 cm in this part of the Caribbean (DE HAAN & ZANEVELD, 1959).

The influence of evaporation is considerable because of the shallowness of the bays and the strong evaporation caused by the

low air humidity and by the constantly blowing trade winds. In the literature, almost no evaporation figures are given, so it is impossible to say whether the Curaçao figures are relatively high or not. The daily evaporation was determined approximately by measuring the loss of weight of a large trough of plastic folio filled with a known amount of fresh water; the trough was kept afloat by a wooden frame. By checking the salinity of the trough it could be ensured that no bay water had entered during the period of observation. The daily evaporation was between 4 and 15 mm, averaging 7 mm. This evaporation may be responsible for the considerable rise of the salinity in the rear parts of the bays, especially during the dry months (January to September). During the years of investigation (1960-1964) the rainfall was relatively small. The average precipitation in the years 1960-1964 was 480 mm per annum, whereas the average calculated from a long series of years is 590 mm per annum.. (These data have kindly been put at our disposal by the Roy. Neth. Meteorol. Institute, De Bilt).

In years with greater precipitation the influence of the rain on the salinity will be much greater, especially in the bays surrounded by large areas of small water-holding capacity.

Salinity data have been collected frequently during the period 1960-1964; more important, however, is the hydrographic survey made by DE KOCK & DE WILDE (1964) in the first half of 1962. A compilation of data from non-polluted bays (i.e. Spaanse water, St. Jorisbaai and Sta Martabaai) is given in Table 1.

TABLE 1

Hydrographic conditions of the inland bays and the open sea; Curaçao, 1962

	Inland Bays		Open Sea	
	average	range	average	range
salinity in ‰	36-39	36-47	36.0	35.9-36.1
temperature in °C	27-29	25-31	27	25-28
pH	7.9	7.8-8.1	7.9	7.9
oxygen sat. %	104	92-130	103	98-112
B.O.D.5 (20-23°C)	0.4	0.04-0.98	0.4	0.00-1.05
total P in µg/l	0.6	0.1-0.9	0.1	0.1-0.2
PO_4 in µg/l	0.1	0.0-0.5	0.0	0.0-0.5
chlorophyll in mg/m^3	0.2	0.0-0.5	0.1	0.0-1.0
secchi disc visibility in m	2.0	0.65-4	> 40	> 40
$KMNO_4$–value in mg/l	0.8	0.0-1.7	0.0	0.0-0.1
id. near bottom	1.2	0.9-1.8	0.0	0.0-0.1

As can be seen the salinity range was rather small. In completely landlocked bays a much larger salinity range was found; data have been published by ROOTH (1965), and by KRISTENSEN (1970). The landlocked Curaçao bays of Sint Marie, Cas Abau, San Juan, Sta Cruz and Jan Tiel, and the Bonaire bays Slagbaai, Salinja Tam, Goto and Pekelmeer always showed a large salinity range, from 36 - 40 °/₀₀ nearest to the sea, up to saturation point in the isolated rear parts.

None of the bays investigated had any large brackish parts; only some small freshwater seepages were found in the Sta Martabaai and in the Sint Mariebaai. Sewage was discharged in the Piscaderabaai and in the Schottegat, so the water was brackish locally.

In the literature (see COPELAND, 1967) salinities that do not exceed 40 °/₀₀ are not considered to be « supersaline » because of the many marine organisms found there. The salinity range of supersaline (or hypersaline) areas is considered to stard at 40 °/₀₀, upward to 60 °/₀₀ (KINNE, 1964), 70 °/₀₀ (CARPELAN, 1967), 80 °/₀₀ (DAY, 1951). Higher salinities are called « brines », that is the area where precipitation of salts takes place, first lime, then gypsum, etc.

From the salinity point of view, therefore, the Curaçao bays with an open connection to the sea can hardly be called « supersaline », but from an ecological point of view they cannot be called « marine » either. This is caused by the fact that although the salinity of the bays was not much higher than that of the sea, other differences were considerable. The data presented in Table 1 only concern, as already stated, non-polluted bays. In bays polluted by sewage the figures concerning B.O.D., phosphorus, chlorophyll and organic matter proved to be substantially higher, and the visibility in the polluted water accordingly less.

FLORA AND FAUNA

When studying the flora and fauna of the bays in the Netherlands Antilles one is struck by the resemblance to the flora and fauna of the more or less brackish lagoons in Venezuela. Unfortunately, no detailed ecological investigation could be performed in these Venezuelan lagoons. MAGO LECCIA (1965) presents an ichthyological survey of Laguna de Unare, but that lagoon was not brackish as it showed large seasonal oscillations from brackish to supersaline conditions. Less striking but still evident was the resemblance of the Curaçao bays to the brackish parts of the Everglades. Here, TABB & MANNING (1961) investigated the salinity range of many

species, some of which are also found in the Curaçao bays. In Table 2 the species found both in the Everglades and in Curaçao have been listed. In almost all species there is an overlap of the salinity range at about 36 ‰. This shows that these plants and animals may also be found in the sea. However, neither in Florida nor in Curaçao do these species have their maximum density in the sea.

TABLE 2

Salinity range in °/₀₀

		Florida	Neth. Antilles
Chlorophyta	*Acetabularia crenulata*	15-36	36-42
	Batophora oerstedi	0-35	20-48
	Caulerpa sertularioides	21-38	36-48
	Caulerpa prolifera	21-38	36-40
	Caulerpa cupressoides	30-38	36-42
Phanerogama	*Thalassia testudinum*	28-48	36-42
	Ruppia maritima	4-28	30-60
Coelenterata	*Cassiopea xamachana*	18-40	35-54
Gastropoda	*Cerithidea costata*	26-34	34-60
	Batillaria minima	30-47	34-60
	Bulla striata	18-37	36-42
Pelecypoda	*Chione cancellata*	18-38	36-52
	Brachidontes exustus	9-32	36-60
Crustacea	*Penaeus aztecus*	1-45	36-43
Pisces	*Elops saurus*	5-34	35-48
	Megalops atlantica	0-37	35-48
	Cyprinodon variegatus	0-35	0-130
	Rivulus marmoratus	0-18	0-70
	Gerres cinereus	11-38	35-41
	Dormitator maculatus	0-4	36-41
	Sphyraena barracuda	25-38	36-40
	Mugil curema	12-39	20-52

Florida data compiled from TABB & MANNING (1961), with exception of the data concerning *Cassiopea* and *Penaeus;* Curaçao data collected in the years 1960-1964 by the author.

In this list *Cyprinodon variegatus* is also mentioned for Curaçao although another *Cyprinodon*-species is mentioned in the literature (f.i. MEEK, 1909) : *Cyprinodon dearborni.* However, when both « species » are kept together they readily interbreed so they must be closely related, if not identical.

Another proof of the similarity of the supersaline and the brackish flora and fauna can be obtained by comparing the species

composition of the supersaline area and of the few small brackish parts present in some of these supersaline Curaçao bays. KOSTER, for instance gives two papers on Cyanophyceae, one from fresh and brackish water locations (1960) and the other from marine, supersaline and briny locations (1963). The salinity range of some of these species has been compiled in Table 3.

TABLE 3

Salinity range of Cyanophyceae in the Netherlands Antilles

	Salinity range in °/oo
Coccochloris elabens	(fresh–) 36-143 (–275)
Entophysa deusta	3-124 (–200)
Microcoleus chthonoplastes	1-118
Lyngbya aestuarii	0.2-118
Lyngbya semiplana	2-118
Phormidium subsalsum	(fresh–) 36-143
Spirulina subsalsa	6-124 (–200)
Spirulina labyrinthiformis	(brackish) 46-90 (–200)

For each species the normal salinity range has been given and, in brackets, the extreme salinity values. Some of these algae are extremely euryecous, for example both *Lyngbya* species also occur in the *tidal* zone in Europe. The fact that algae of the tidal zone have a large salinity range has been mentioned by BIEBL (1962) and is in accordance with the statement by FERRONNIÈRE (1901, p. 321) that the species of the supersaline fauna in the Loire-Inférieure area are not only present in sea and brackish water, but most abundant in the supralittoral zone.

Among the animals that were found in the brackish parts as well as in the supersaline parts of Curaçao bays perhaps the most common species are the following :

Crabs : *Uca rapax* on the flats along the shores.
Cardisoma guanhumi also along the shores.

Fishes : *Poecilia sphenops* in very shallow water.
Rivulus marmoratus in still shallower water.
Eleotris pisonis in shallow water (and in subterraneal waters).

These as well as other species from the muddy flats and from the mangrove pools do not only tolerate large salinity oscillations, but are also able to stand high concentrations of suspended matter of both organic and inorganic origin, and can stand a decreased oxygen content

of the water. Their adaptation, in this respect, is quite remarkable; however these characteristics seem to be present in all species found in both brackish and supersaline water. The analysis of the « euryhaline » species should not, therefore, be confined to the salinity factor.

The composition of the euryhaline fauna has much in common with the estuarine fauna. DAY (1951, p. 80-81) distinguishes five components in the estuarine fauna :

1) *The freshwater component* restricted to waters of low salinity.

2) *The stenohaline marine component* at the mouth of the estuary.

3) *The euryhaline marine component* extending from the sea over the middle reaches of the estuary.

4) *The estuarine component* comprising the few species which are restricted to estuaries.

5) *The migratory component* which spend only part of their lives in estuaries.

For supersaline waters one more has to be added :

6) *The brine component* comprising species mainly but not strictly limited to brine.

In the Curaçao bays and lagoons the *freshwater* component has not been encountered.

The *stenohaline* marine component was found only there where the salinity did not exceed 39 ‰, almost all non-sessile marine shallow water species eventually entered the bays, and amongst the sessile shallow water species many entered, especially the planktonic larvae that also may settle.

The *euryhaline* marine component was also represented, although often difficult to distinguish from the estuarine and the migratory components. The fish *Eleotris pisonis* and the shrimp *Penaeus aztecus* may be considered to belong to this group, as only part of their populations inhabit estuaries or bays. However, *Penaeus* only reproduces in the open sea. *Eleotris* shows its densest population in subterranean brackish waters.

The *estuarine* component comprised some snails, for instance *Nerita fulgurans, Neritina virginea, Littorina angulifera, Melampus coffeus* etc., some bivalves including the mangrove oysters, a jellyfish (*Cassiopea xamachana*) and some fish species : Atherinids, Cyprinodonts (*Cyprinodon dearborni, Rivulus marmoratus* and *Poecilia sphenops*) and the Eleotridae *Dormitator maculatus*.

The *migratory* component was mainly represented by fish species e.g. mullets (*Mugil curema* and *Mugil liza*), the tarpon family (*Megalops atlantica* and *Elops saurus*).

The *brine* component was rarely found, but in isolated supersaline pools with salinities even down to 40 ‰, *Artemia salina* and larvae of *Ephydra gracilis* may occur.

FACTORS CAUSING THE ABUNDANCE OF INDIVIDUALS

The abundance of certain species in brackish as well as in supersaline waters can be investigated by using different parameters amongst which are :

1) Growth rate.
2) Propagation rate.
3) Mortality rate.
4) Preference for certain waters shown by the species involved.

1) There are indications that food conditions, at least in the open Curaçao bays, should be favourable : table 1 shows that the amount of organic matter was much larger in the bays than in the sea. This excess of organic matter may partly be caused by immigration of organisms from the sea, but a far more important factor was the trade winds that became loaden with dust after passing over the land for a distance of a few km. Part of this dust precipitated in the water, and increased the production of the bays. However, we do not have any proof of larger individual growth in the bays than in the sea, with one exception : the jellyfish (*Cassiopea xamachana*). As it is difficult to obtain reliable data on the rate of growth of a plankton feeder like *Cassiopea* a parameter other than the increase of size has to be chosen. GOLDFARB (1914), therefore, determined the regeneration rate as a parameter for growth in *Cassiopea* at different salinities. He collected his test animals in Dry Tortugas, Florida. After amputating a tip of one of the arms he observed the regeneration. In seawater diluted with 5 to 15 % rainwater the regeneration rate was quickest, and that is exactly the salinity dilution at which the species is most often found in Florida lagoons. In Curaçao bays and lagoons, however, the same species was found mainly in water of 40 °/₀₀ salinity, although this water may vary from 20 °/₀₀ to 43 °/₀₀. YPMA (1962) found that, for *Cassiopea* from Curaçao, the highest regeneration rate was in water between 37 and 40 °/₀₀. Whether this difference between specimens from Florida and Curaçao was caused by inherited or by acquired characters is impossible to say, but it is clear that the average salinity of their environment is the optimum with respect to regeneration (KRISTENSEN & YPMA, in press).

In *Poecilia sphenops*, a fish species that is extremely abundant in brackish and in supersaline waters an adverse influence of supersalinity on the growth rate was shown by FELTKAMP & KRISTENSEN (1970). The densest populations have been found at salinities of

50 - 70 °/₀₀, but experiments showed that in that salinity range the growth rate was 5-8 % less than in sea water or in brackish water. This fact seems to be new; stunting has only previously been reported for invertebrates (GUNTER, 1967), who also noted that " it apparently does not occur in hypersaline vertebrates ".

2) Although the propagation rate appears to be a good ecological parameter it was very difficult to obtain reliable data on this subject. HEDGPETH (1957) mentioned the poor propagation rate in supersaline waters. Although many *juvenile* animals, especially juvenile fish were found in the bays, the *larval* stages were rarely found, with exception of those of the estuarine species. However, among the estuarine species there were some, like *Poecilia sphenops,* that had a lower individual propagation rate in supersaline water than in seawater or brackish water, although this species may be extremely abundant in supersaline waters (FELTKAMP & KRISTENSEN, 1970). In general, it can be said that there were no indications at all that brackish or supersaline waters were favourable areas for reproduction.

3) Mortality, of course, is also an important parameter, but it is difficult to look for *decreased* mortality in order to prove the suitability of a habitat. We are not aware of any proof of extended longevity in brackish or in supersaline environments. On the contrary the reverse has often been found. The literature is crowded with descriptions of mass mortalities, both in brackish and in supersaline waters (e.g. TABB & JONES, 1962). This is not surprising as most environmental factors fluctuate far more here than in the open sea. In the open, non-polluted bays of Curaçao, mass mortality was never observed. In the polluted ones, however, it occurred occasionally; depletion of oxygen seemed to be the usual critical factor. In shallow landlocked bays mass mortality was usual when the salinity increased in periods with little precipitation. In other cases however, heavy rainfall caused a freshwater layer on top of the supersaline water; then the supersaline water retained the solar radiation which caused a temperature rise to lethal values, i.e. above 37 °C so that the complete flora and fauna succumbed (KRITENSEN, 1970).

In experimental conditions however, the mortality of a species may be tested without the complication of casual, mostly unforeseen fluctuations. FELTKAMP & KRISTENSEN (1970) tested the mortality rate of newly born *Poecilia sphenops* under different salinity conditions. The mortality rate in fresh, brackish and seawater did not markedly differ, but in salinities of 50 to 70 °/₀₀ the mortality rate was at least doubled, and often many times higher although this species was found to be very abundant in lagoons of that high

salinity. However, here too, the newly born individuals appeared to be in poor condition, with a weight-length ratio that was about 14 % less than in the sea. Another species tested was *Artemia salina* (KRISTENSEN & HULSCHER-EMEIS, in preparation). In this experiment, this species did not show any significant difference in mortality whether reared in brine, in supersaline, in sea- or in brackish water. There was little mortality from nauplius to adult stages.

Another factor which is important with respect to mortality is disease. We do not have any information, however, as to whether disease is of less importance in supersaline and brackish waters than in the sea. We have one observation that points in the opposite direction : in a freshwater pool, and in near-by brackish water a dense *Poecilia sphenops* population was almost completely wiped out by a *Diplostomum*-like infection causing blindness and it took a year before the population had recovered to its former level, and then it was affected again; this happened in three subsequent years (1962-1964).

Lack of predators in brackish and supersaline waters is generally acknowledged as one of the main reasons why certain species are so abundant... This certainly is true. Cyprinodont fish, for instance, are hardly subject to predation in supersaline waters or in landlocked brackish waters, but in open bays with salinities below 40 °/₀₀ extensive predation has been observed by for example barracudas, snappers, tarpons, gars. The same holds true for other small fishes such as young mullets, Atherinids, and for shrimps (*Penaeus*). *Artemia salina* proved to be extremely sensitive to predation; in briny bays and lagoons the species covered an area from nearly saturation down to 90 ‰, and that was the upper limit of the cyprinodont fishes. In newly excavated trenches or holes, however, where seawater entered through a natural filter of coral lime, a dense *Artemia* population could arise from eggs that are always present in the neighbourhood of brines. As soon as other macroorganisms appeared the *Artemia* population declined and was exterminated within a few weeks. Some experimental work has also been carried out (KRISTENSEN & HULSCHER-EMEIS, in preparation); *Artemia* eggs were put into cages made of 60 μ plankton gauze, which were hung in natural waters ranging from brine to brackish (11 ‰). As long as the cages remained intact *Artemia* thrived under all circumstances and several generations were produced. When the gauze was punctured accidently so that copepods and other small animals could enter, then, within a couple of days, the *Artemia* population was exterminated, even if the hole had been repaired almost immediately. Therefore, the absence of *Artemia* from water of low salinity will be due to predation as well as to competition.

4) Preference experiments have been carried out with three fish species, *Mugil liza, Poecilia sphenops* and *Cyprinodon dearborni,* and with the crustaceans *Penaeus aztecus* and *Artemia salina.*

Juveniles of *Mugil liza* were put in a tank where they could chose between water of different origin, according to the method described by BAGGERMAN (1957). When normal seawater and water from an inland bay were tested the fish showed a marked preference for baywater, whether this was supersaline (42 ‰) or brackish (sal. 21 ‰) (see Table 4).

TABLE 4

Choice experiments with 200 *Mugil liza* juveniles.
Preference is given in percentage

	supersaline	seawater	brackish
in natural waters	43	7	50
water passed through filter paper	41	8	51
water passed through charcoal	34	30	36

However, when the baywater was passed, drop by drop, through a charcoal filter, and then tested again, it appeared to have lost its attractivity. It was shown that the loss of attractivity had not been caused by some taste or smell of the charcoal, nor by the fact that the water had become clear after having passed through the charcoal. If the baywater was passed through a paperfilter the attractivity was not affected at all.

The filter experiments proved that it cannot be the salinity that causes the preference of the mullets, nor the presence of any other ions, nor the absence of particles of a size that would not pass filter paper. Some years before, CREUTZBERG (1961) found exactly the same when testing elvers (*Anguilla vulgaris*) for their preference for inland water. A preliminary note on part of the test experiments mentioned here has been published by KRISTENSEN (1964).

Similar results were obtained with *Poecilia sphenops;* this fish also preferred baywater of any salinity and even fresh-water taken from rainpools if presented against seawater, and these fishes were not attracted by recently precipitated rainwater, nor by diluted or condensed seawater (FELTKAMP & KRISTENSEN, 1970). *Cyprinodon dearborni* and *Penaeus aztecus* also preferred baywater unless this had been filtered through charcoal.

Some *Poecilia sphenops* were taken to Den Helder, Holland, in order to see if they are also attracted by Ijsselmeer water like elvers (CREUTZBERG, 1961), and this proved to be correct, so the « attractive

component » seems to be present in any inland bay. In 1963 and 1964 the Neth. Institute for Sea Research tried to identify this compound, but no definitive results could be obtained. The compound seems to be very instable as it is rapidly lost if the water is treated in an attempt to isolate it. Of course, the attractivity of the water may be caused by more than one compound of different natures and, moreover, the quantity may be so small that chemical analysis will be extremely difficult.

Contrary to the species just mentioned *Artemia salina* did not show a clear preference for bay water (KRISTENSEN & HULSCHER-EMEIS, in preparation). When *Artemia* could chose between salinities ranging from 5 °/₀₀ to 270 °/₀₀ they did not show much preference, with the exception of the nauplii which strongly preferred salinities of less than 20 °/₀₀. This behaviour may have been caused, perhaps, by the trapping effect of water of low specific gravity, and not by preference, as the nauplii seemed to be less active in the brackish compartments of the experiment. Adult *Artemia*, on the other hand, appeared to avoid the lowest and highest salinities, and that may have been a matter of negative preference.

The species tested belong to different faunal components : *Penaeus aztecus* is euryhaline marine, *Poecilia sphenops* is estuarine and *Mugil liza* is migratory, but they have in common that they prefer water from inner bays in comparison with seawater. It was only the brine representative, *Artemia salina*, that did not show such a preference.

SUMMARY OF THE CONCLUSIONS

1) The flora and fauna of the supersaline waters of Curaçao have many species in common with the brackish waters of Venezuela and, to a lesser extent, with the brackish parts of the Everglades, Florida.

2) According to expectation the number of species in the supersaline waters was relatively small and the number of individuals was large, as in brackish waters.

3) Because of the richness in nutrients and organic matter the productivity of the bays must be higher than the sea, and the total number of organisms in the bays will be accordingly larger, but it has to be doubted if *individuals* will benefit.

4) For one species, *Cassiopea xamachana*, it has been shown that its regeneration rate was higher in water 37 - 40 °/₀₀ than in

seawater, pointing to an increase of the growth rate and to an extension of the longevity under such conditions. For *Poecilia sphenops* an adverse influence of supersaline water on the growth rate was found.

5) No indications have been found that the propagation rate was higher in supersaline waters than in the sea. On the contrary, many species moved to the open sea for spawning, and other species showed a reduced propagation in the supersaline bays.

6) Increased longevity in supersaline or brackish waters could not be found. Mass mortalities, however often occurred, either by an increase of the salinity, or by an increase of the temperature by solar radiation when a fresh water layer covered the surface.

7) A reduced influence of disease in supersaline water was not found. In brackish water, mass mortality of fish by Trematods has been observed.

8) Predation in supersaline and in brackish water seemed to be much less than in the sea. *Artemia* was an extreme example of a species for which predation seemed to be the most important factor that limited its distribution.

9) The preference of some species belonging to different faunal components (the euryhaline, the estuarine and the migratory component) was tested. The preference shown by the animals was not due to the salinity, but to an organic compound that is present in inland waters, not only in the tropics, but also in Europe (in the Ijsselmeer, Holland).

10) The dense but fluctuating populations in the bays seemed to depend on the smaller but more stable populations in the sea; among the mobile species there was a more or less constant movement of individuals from the sea into the bays where many conditions seem to be adverse. This feature seems to be one of the characteristics of the distribution of euryecous organisms.

I am deeply indebted to Dr. Donald S. McLusky, University of Stirling, Scotland, for correcting the language.

SUMMARY

A study of the flora and fauna of the supersaline waters in Curaçao, Netherlands Antilles, has revealed their resemblance to the brackish water flora and fauna of the neigbouring continent. Supersaline and brackish waters have many species in common, and in both the abundance of individuals is coupled with a conspicuous scarcity of

species when compared with the adjacent marine biotope. Some of the factors involving this phenomenon have been investigated. A couple of species show, when tested, a marked preference for supersaline *and* for brackish water when compared with seawater. This preference, however, as not caused by the salinity, but by other properties of water of inland bays, i.e. an organic compound that can be filtered off by charcoal.

It was shown that supersalinity may have an adverse effect on the propagation rate, even in species that prefer inland supersaline water.

Moreover, mortality rate is often high in supersaline water. Food competition seems to be of less importance in this respect; the limited number of species reduces interspecific competition, but intraspecific competition, on the other hand, is enlarged by the abundance of individuals.

Although in most species of the brackish and supersaline waters only a small part of the population is found in the sea, the sea seems, nevertheless, to play an important role, because of its stable environmental factors, as a refuge to the euryhaline species.

REFERENCES

BAGGERMAN, B., 1957. An experimental study on the timing of breeding and migration in the Three-spined Stickleback. *Archs. néerl. Zool.*, 12 : 1-213.

BIEBL, R., 1962. Seaweeds. *In :* Physiology and Biochemistry of Algae, p. 799-815. R.A. Lewin ed., Acad. Press, New York and London.

CARPELAN, L.H., 1967. Invertebrates in relation to hypersaline habitats. *Contr. Mar. Sci.*, 12: 219-229.

COPELAND, B.J., 1967. Environmental characteristics of hypersaline lagoons. *Contr. Mar. Sci.*, 12: 207-218.

CREUTZBERG, F., 1961. On the orientation of migrating elvers *(Anguilla vulgaris* Turt.) in a tidal area. *Neth. Jnl Sea Res.*, 1 : 257-338.

DAY, J.H., 1951. The Ecology of South African Estuaries. I. *Trans. R. Soc. S. Afr.*, 33 : 53-91.

FELTKAMP, C.A., and I. KRISTENSEN, 1970. Ecology and morphological characters of different populations of *Poecilia sphenops vandepolli* Cyprinodontidae. *Stud. Fauna Curaçao,* 22 : 102-130.

FERRONNIÈRE, G., 1901. Études biologiques sur les zones supralittorales de la Loire-Inférieure. *Bull. Soc. Sc. nat. Ouest Fr.*, sér. 2, 1 : 1-451.

GOLDFARB, A.J., 1914. Changes in Salinity and their Effects upon the Regeneration of *Cassiopea xamachana. Pap. Tortugas Lab.*, 6 : 83-94.

GUNTER, G., 1967. Vertebrates in hypersaline waters. *Contr. Mar. Sci.*, 12: 230-241.

HAAN, D. de, and J.S. ZANEVELD, 1959. Some notes on the tides in Annabaai Harbour, Curaçao, Netherlands Antilles. *Bull. mar. Sci. Gulf Caribb.*, **9** : 224-236.

HEDGPETH, J.W., 1957. Estuaries and Lagoons, II. *In :* Treatise on Marine Ecology and Paleoecology, vol. 1, p. 693-729. *Mem. Geol. Soc. Am.*, 67.

KINNE, O., 1964. The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals, II. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, *2:* 281-339.

KOCK, W.C. DE, and W.J.J.O. DE WILDE, 1964. Verslag over het onderzoek naar de fertiliteit van enige Curaçaose binnenbaaien. *Coll. Pap. Carib. Mar. Biol. Inst.*, **51** : 14 pp. + 14 tables + 7 maps.

KOSTER, J. Th., 1960. Caribbean brackish and freshwater Cyanophyceae. *Blumea,* **10** : 325-366.

KOSTER, J. Th., 1963. Antillean Cyanophyceae from salt-pans and marine localities. *Blumea,* **12** : 45-56.

KRISTENSEN, I., 1964. Hypersaline Bays as an Environment of Young. Fish. *Proc. Gulf Car. Fish. Inst.*, 16th Ann. Sess. 1963, p. 139-142.

KRISTENSEN, I., 1970. Competition of three cyprinodont fish species in the Netherlands Antilles. *Stud. Fauna Curaçao,* **32**: 82-101.

KRISTENSEN, I., and T.M. HULSCHER-EMEIS. Factors influencing the *Artemia* population in Antillean salines. *Stud. Fauna Curaçao.* In press.

KRISTENSEN, I., and L. YPMA. Ecology of the medusa *Cassiopea xamachana* in Curaçao. *Stud. Fauna Curaçao.* In press.

MAGO LECCIA, F., 1965. Contribución a la sistemática y ecológia de los peces de la Laguna de Unare, Venezuela. *Bull. mar. Sci.,* **15**: 274-330.

MEEK, S.E., 1909. New species of fishes from Tropical America. *Publs Field Mus. nat. Hist.* (Zool. Ser.), **7** : 207-211.

ROOTH, J., 1965. The Flamingos on Bonaire. Habitat, diet and reproduction of *Phoenicopterus ruber ruber.* 151 pp. Nijhoff, The Hague.

TABB, D.B., and R.B. MANNING, 1961. A checklist of the flora and fauna of Northern Florida Bay and adjacent brackish waters of the Florida mainland collected during the period July, 1957 through September, 1960. *Bull. mar. Sci. Gulf Caribb.,* **11**: 552-649.

TABB, D.B., and A.C. JONES, 1962. Effect of hurricane Donna on the aquatic fauna of North Florida Bay. *Trans. Am. Fish. Soc.,* **91** : 375-378.

YPMA, L., 1963. Ecology of the sessile jellyfish *Cassiopea xamachana. Ass. Island Mar. Labs,* 4th meeting, 1962, p. 15.

DISCUSSION

following the paper by I. KRISTENSEN

WEBB. — Is there a preponderance of juvenile forms in the bays ? In West-Africa similar marginal lagoons are used as nurseries for many marine fishes.

KRISTENSEN. — Indeed, juvenile forms of non-sessile species are remarkably numerous although the species rarely reproduce in the inland bays.

HOHENDORF. — I have a question referring to the reproduction of euryhaline fishes in supersaline waters. Did you observe the eggs as well as the larvae ? We have an analogy in the Baltic with euryhaline fishes. There are 3 types of reproduction to build up a Baltic population. The first group has a complete reproduction in brackish water (e.g. cod, plaice, flounder, dab, rockling, sprat). From the second type you find the eggs in the western Baltic; that means they spawn there, but you never find the larvae, as is the case with the mackerel. Therefore the juveniles have to immigrate through the Belt Sea for the reproduction in the Baltic than in the North Sea, but that is an exception among the species living in both areas. In the third group are only migrative species (e.g. haddock, whiting, sole) which are only living as adults in the Baltic and which leave it for spawning.

KRISTENSEN. — To the first group you mention the *estuarine* species belong : they are very abundant in individuals, they do propagate but are nearly or completely wiped out now and then, so that the population has to be reestablished by specimens from the (small) population in the sea. About the second group of the Baltic which spawns although the eggs do not develop, I have no pertinent information from the Caribbean area. The third group mentioned by you is that of the migratory species, for instance both *Mugil* species.

WEBB. — A similar situation arises annually in the Lagoon at Lagos in West Africa. A fall in salinity during the wet season kills many of the marine species and recolonisation takes place from the sea in the dry season when salinity is high.

BRATTSTRÖM. — Have you made any preference experiments with *Cassiopea* ? Couldn't it in the case of that species rather be a question of exposure ? Can *Cassiopea* live in the sea, with the water movements existing there, in depths where it can get enough food ? Couldn't it be the sheltered conditions in the lagoons and in the Everglades which are the cause of the « preference » found in Nature ?

KRISTENSEN. — To *Cassiopea* quiet water, indeed, is a *condition sine qua non*. The experiments mentioned only concern the regeneration rate, which, in Florida specimens, is quickest in low salinities, and in Antillean specimens quickest in salinities up to 40 ‰. Therefore, in these experiments, preference was not the parameter used.

SEASONAL CHANGES IN THE DISTRIBUTION OF *BRANCHIOSTOMA LANCEOLATUM* (PALLAS) AT HELGOLAND

by J.E. WEBB

Department of Zoology, Westfield College, University of London, England

SOMMAIRE

Des prélèvements effectués à la benne Van Veen sur le fond à Amphioxus d'Heligoland ont montré qu'en avril, à 5 °C, *Branchiostoma lanceolatum* est largement dispersé dans les sables les plus fins à la périphérie de ce fond. En septembre, à 15 °C d'autre part, les animaux sont surtout dans les sables grossiers et moyens situés vers le centre du fond à Amphioxus, avec les animaux ayant atteint la taille de la reproduction, rassemblés principalement dans quelques zones relativement restreintes. Les adultes qui viennent de se métamorphoser sont présents dans le sable en grand nombre en septembre, mais leur distribution bien que non régulière, n'est pas liée aux dimensions des sédiments. Les Amphioxus des différents groupes d'âge non seulement tendent à s'installer dans des types de sable différents, mais encore à changer d'un sable à un autre avec la saison. Ces migrations comportent des déplacements entre des zones qui peuvent être distantes d'un kilomètre.

Des Amphioxus adaptés à l'obscurité et soumis à la lumière nagent pendant 30 à 60 secondes à une vitesse moyenne de 35 à 40 cm par seconde. Après avoir réagi à la lumière, l'Amphioxus s'adapte à l'obscurité après 4 à 8 minutes d'obscurité continue. La locomotion consiste en une progression par brusques bonds, entrecoupée par l'enfouissement dans le sable fin et le retour à l'adaptation à l'obscurité qui suit, doit permettre à l'animal de couvrir une distance de 1 kilomètre en 15 heures environ; il pourrait également permettre aux changements de distribution observés à Heligoland de s'accomplir en un délai de quelques jours seulement. Ce mode de locomotion doit cependant être probablement limité, aux zones de sable très fin, car dans les sables moyens et

grossiers, les Amphioxus ont une forte tendance à rester à l'intérieur du sable, même lorsqu'il est mécaniquement bouleversé. Dans ces sables, les déplacements produits par des conditions au-dessous de l'optimum sembleraient se produire dans le sable lui-même.

Les changements saisonniers dans la distribution des Amphioxus sont probablement liés avec la perméabilité des sédiments. Pendant les températures hivernales, lorsque le taux métabolique est très bas, et le courant nourricier faible ou absent, *B. lanceolatum* tolère sans aucun doute des sables de perméabilité faible. En été, néanmoins, lorsqu'un fort courant pharyngien demande un substrat fortement perméable, on s'attendrait à ce que les animaux s'éloignent des sédiments fins et pénètrent dans des sables plus grossiers. Le départ des animaux des sédiments grossiers et moyens en automne pourrait provenir de la chute rapide de la température de l'eau de mer à cette époque. Ceci devrait produire, chez les animaux jusqu'alors calmes, une activité qui devrait provoquer la dispersion des rassemblements d'été des Amphioxus, qui pénètrent ainsi dans les sables fins environnants, à la périphérie du fond.

Many textbooks imply that because amphioxus is a burrowing filter-feeder it is therefore relatively sedentary. Yet the selection of different substrates in choice chamber experiments (Webb & Hill, 1958) suggests that at least under unfavourable conditions the animal is capable of considerable activity. The location of appropriate substrates on the sea bed may involve movement over quite large distances. This is demonstrated in the present paper by the changes in the distribution of amphioxus at Helgoland that occur both with the age of the animal and with the season. The amphioxus ground at Helgoland is at a depth of about 20 metres and covers an area of a square kilometre or two, some 5 kilometres to the N.E. of the island. There is a great variety of different sands on the ground, some of which contain large numbers of amphioxus and others few or none. Although, as will be shown, amphioxus moves from one type of sand to another, little is known about the rates of movement or the conditions that lead to this activity. Courtney & Webb (1964) have shown that the pattern of swimming in *Brachiostoma lanceolatum* in response to touch, changes with the temperature. Activity is greatest in the range 10 to 20 °C and falls sharply at temperatures below 10 °C, but no information was given on the rate or duration of swimming or on other stimuli that may cause it. A preliminary investigation has been made of these aspects of the behaviour of the animal.

The distribution of *Branchiostoma lanceolatum* at Helgoland

The amphioxus ground at Helgoland was sampled in April 1965 and again in September when the bottom sea temperature was 5° and 15 °C respectively. Sixty van Veen grab samples each of 0.1 m^2 of sea bed were taken on each occasion in a pattern designed to cover the ground systematically. Decca navigational co-ordinates were used to ensure that the sampling sites chosen in April were located again as nearly as possible in September. The entire grab sample was washed with formalized seewater as described by Courtney & Webb (1964) and the washings filtered to recover the amphioxus. These were then sorted according to length. Sand from each grab sample was dried and sieved and the sands classified as coarse, medium and fine. Sands with more than 30 per cent by weight of grains exceeding 1.0 mm diameter were graded as coarse, those with more than 30 per cent by weight of grains less than 0.5 mm were graded as fine and the remaining sands falling between these extremes were considered as medium grade. The approximate distribution of these grades of sand at Helgoland is shown in broad outline in figure 1, coarse and medium grade deposits occupying the centre of the area are surrounded by fine sands.

In April, under cold water conditions, amphioxus is widespread over the ground with the greatest numbers in the fine deposits as shown in figure 2. In September at 15 °C, on the other hand, the animals are present in the medium and coarse deposits in much higher numbers than in any grade of deposit in April and, except for a few mostly small animals, are virtually absent from the finer deposits (see fig. 3). As there had been no recruitment to the population during the summer months (see Webb, 1969a) and newly metamorphosed adults settling in September had been excluded from the counts for that month, all animals in the September totals had been on the ground in April. It is evident, therefore, that these animals had moved from the fine deposits into the medium and coarse sands producing densities in excess of 400 animals per m^2. An effect of this change in distribution, assuming that it occurs in the early summer, is to aggregate the animals of breeding size into comparatively restricted areas as shown in figure 4 which should favour fertilisation during spawning in June.

Metamorphosis of the larva takes place in late August and early September. During metamorphosis the planktonic larva settles and the young adult burrows into the sand. On the Helgoland amphioxus ground in September, large numbers of newly metamorphosed and partially metamorphosed animals can be recovered

from the deposits, but their distribution is neither uniform nor is it related to the grade of deposit as can be seen from figures 5 and 1. It seems possible, therefore, in view of the large numbers of larvae settling and their uneven distribution that the site of settlement may be influenced by the presence of adults already in these deposits, but this needs to be substantiated experimentally.

It is clear from the distribution maps given that, during its 3 to 4 year life span, *B. lanceolatum* moves to different parts of the Helgoland ground both seasonally and according to its size and covers distances within each period of activity that could be up to a kilometre. These movements may involve swimming above the sand or burrowing through the sand. The former would be the more rapid, but the latter would enable the substrate to be continuously assessed by the animal during progression and thus lead to a greater chance of locating a suitable substrate that may be present only in a limited area. An attempt, therefore, has been made to estimate the possible rate of movement of *B. lanceolatum* to determine how rapidly these migrations could be accomplished.

The reaction of dark adapted *Branchiostoma lanceolatum* to light

Before rates of swimming could be measured it was necessary to find a way of inducing a reliable swimming performance. Stimulation of amphioxus by touch or chemical means proved unsatisfactory for although rapid movement usually resulted, this was often extremely brief and unsuitable for timing. On the other hand prompt and consistent rapid swimming of 30 to 60 seconds duration occurred in dark adapted amphioxus on exposure to light. It has long been known that amphioxus in a jar in a dark room are stimulated to intense activity when exposed to light (see Parker, 1908). This does not occur however with animals that have not been

---

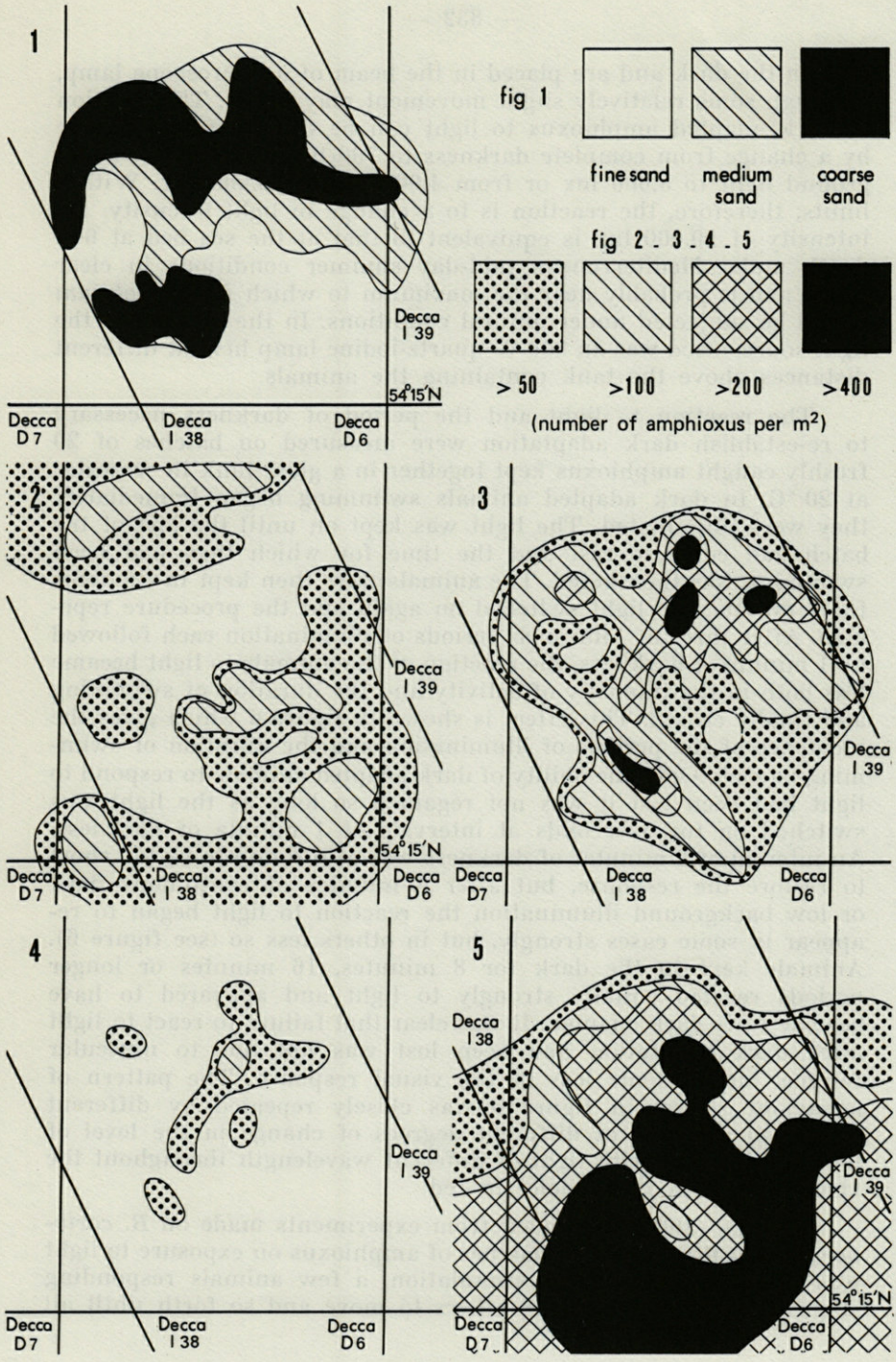
Fig. 1. — Distribution of coarse, medium and fine sands on the Helgoland amphioxus ground in 1965.

Fig. 2. — Distribution of *Branchiostoma lanceolatum* > 12 mm at Helgoland in April 1965 at 5 °C.

Fig. 3. — Distribution of *Branchiostoma lanceolatum* > 12 mm at Helgoland in September at 15 °C.

Fig. 4. — Distribution of *Branchiostoma lanceolatum* > 30 mm at Helgoland in September 1965 at 15 °C.

Fig. 5. — Distribution of newly metamorphosed *Branchiostoma lanceolatum* at Helgoland in September 1965 at 15 °C.


1
Decca I 39
54°15'N
Decca D7
Decca I 38
Decca D6
fig 1
fine sand
medium sand
coarse sand
fig 2 . 3 . 4 . 5
> 50
>100
>200
>400
(number of amphioxus per m²)
2
Decca I 39
54°15'N
Decca D7
Decca I 38
Decca D6
3
Decca I 39
Decca D7
Decca I 38
Decca D6
4
Decca I 39
Decca D7
Decca I 38
Decca D6
5
Decca I 38
Decca I 39
54°15'N
Decca D7
Decca D6

kept in the dark and are placed in the beam of a microscope lamp, although some relatively slight movement may result. The reaction of dark adapted amphioxus to light can be demonstrated equally by a change from complete darkness to 700 lux, or very low background light to 5,000 lux or from 4,000 lux to 20,000 lux. Within limits, therefore, the reaction is to a change in light intensity. An intensity of 20,000 lux is equivalent to that at the sea bed at 6 m depth under Mediterranean mid-day summer conditions in clear water and is probably near the maximum to which *B. lanceolatum* would be subjected under natural conditions. In the laboratory the light source used was an 800 W quartz-iodine lamp held at different distances above the tank containing the animals.

The reaction to light and the period of darkness necessary to re-establish dark adaptation were measured on batches of 20 freshly caught amphioxus kept together in a glass tank in seawater at 20 °C. In dark adapted animals swimming began immediately they were illuminated. The light was kept on until the last of the batch had come to rest and the time for which they had been swimming was then noted. The animals were then kept in the dark for 1 minute, the light switched on again and the procedure repeated. After three or four such periods of illumination each followed by 1 minute of darkness, the reaction of the animals to light became less both in the intensity of activity and the duration of swimming and finally ceased. This effect is shown in figure 6 which gives the incidence of the periods of illumination and the duration of swimming in each. Once the ability of dark adapted animals to respond to light had been lost it was not regained so long as the light was switched on for 5 seconds at intervals of 1 minute of darkness. An interval of 2 minutes of darkness was also found to be too short to restore the response, but after 4 minutes of continuous dark or low background illumination the reaction to light began to reappear in some cases strongly, but in others less so (see figure 6). Animals kept in the dark for 8 minutes, 16 minutes or longer periods reacted equally strongly to light and appeared to have become fully dark adapted. It was clear that failure to react to light after dark adaptation had been lost was not due to muscular fatigue, but to some loss of the visual response. The pattern of behaviour shown in figure 6 was closely repeated by different groups of animals, at different degrees of change in the level of illumination and with light of different wavelength throughout the visual spectrum from violet to red.

PARKER (1908) concluded from experiments made on *B. caribbaeum* that the activity of batches of amphioxus on exposure to light was largely due to tactile stimulation, a few animals responding slightly to the light causing others to move and so forth until all

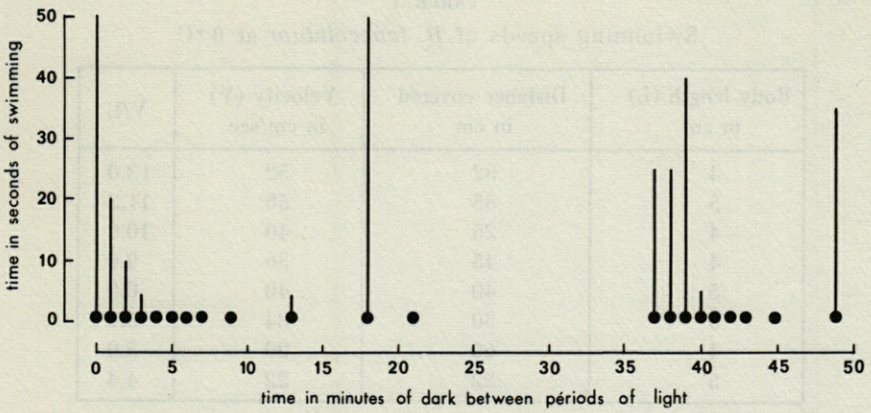


FIG. 6. — The activity of *Branchiostoma lanceolatum* dark adapted at 20 °C when illuminated at 20,000 lux and after repeated intervals of dark of 1, 2, 4, 8 or 16 minutes. Twenty animals kept together in a glass tank were used. The time of swimming was measured until all animals were inactive.

were in a state of extreme activity. He found comparatively little response to light in isolated animals and assumed that the animal is only very slightly light sensitive. This finding is not supported here, for the behaviour of the dark adapted animal in response to light was found to be similar whether tested in batches or singly. Although it is possible that Parker's results may have been obtained with animals that had been kept in the laboratory for some time and had lost sensitivity, it is more probable that he had difficulty in producing changes in illumination of the magnitude necessary to evoke an invariable response. It is probably not significant that he was working with a different species. He was, however, fully aware that amphioxus kept in the dark respond to light whereas after a lengthy exposure to ordinary daylight they usually fail to react to a strong beam of sunlight.

THE RATE OF SWIMMING IN *Branchiostoma lanceolatum*

The rate of swimming in amphioxus was measured using cinematography. The animals were placed singly in a perspex tank 30 × 22 cm base in seawater about 5 cm deep at 20 °C. The base of the tank was engraved on the inner surface with a centimetre grid. The cinematograph camera was mounted above the tank and focussed on the grid. A clock recording the time in seconds was included in the frame. The room was kept in darkness for at least

TABLE 1

Swimming speeds of *B. lanceolatum* at 0 °C

Body length (L) in cm	Distance covered in cm	Velocity (V) in cm/sec	V/L
4	32	52	13.0
5	35	56	11.2
4	25	40	10.0
4	45	36	9.0
5	40	40	8.0
5	30	34	6.8
4	60	20	5.0
5	22	22	4.4

15 minutes to give ample time for the animal to become dark adapted. The tank was then illuminated at about 20,000 lux and the camera started. Swimming of the amphioxus was immediate and was photographed together with the clock until the animal came to rest. Favourable parts of the film record in which the animal was swimming across the centre of the tank were selected and analysed. The distance covered by the animal was measured against the centimetre grid and the time taken checked both by the clock and by the number of frames exposed. Examples of the results obtained covering the full range of swimming speeds observed are given in table 1. Speeds ranged from 20 cm per second to 56 cm per second or 4.4 L (body length) per second to 13 L per second, although average speeds of 35 to 40 cm per second or 8 or 9 L per second were more usual. These speeds are unexpectedly high compared with the rate of swimming for many fish which in the laboratory rarely exceed 10 L per second for a period of about 1 second (BAINBRIDGE, 1958 and 1962). Thus a large dark adapted amphioxus swimming at 35 cm per second for some 30 seconds, neither of these values being extreme, could cover a distance of 10 m in a single burst of activity provided that the animal did not prematurely burrow into the sand. Allowing under natural conditions 8 minutes beneath the sand for dark adaptation to be restored between each burst of swimming, a kilometre could be covered in about 15 hours. It would be possible, therefore, for the changes in distribution observed at Helgoland to be accomplished in only a few days, if a saltatory movement of this kind was used. Amphioxus may well traverse areas of the sea bed where the deposits are too fine for the animal to remain for long beneath the surface by this method. In very fine sands the greater part of the body emerges from the deposit (see WEBB & HILL, 1958) so

that the animal, having become dark adapted by burrowing beneath the sand, would emerge from the deposit into the light and should be stimulated to swim vigorously. In coarser sands, however, where there is not this tendency to emerge, movement is probably mainly beneath the sand and the animal seldom swims.

The reaction of *Branchiostoma lanceolatum* in sand

The movements of amphioxus in sand are difficult to determine but must depend on the nature of the sand and its degree of compaction. Webb & Theodor (1968) at Le Racou in Southern France have shown that amphioxus sands *in situ* are virtually unconsolidated to a depth of 5 to 10 cm. The lagoon sands at Lagos which harbour amphioxus are also similarly unconsolidated at least to a depth of about 10 cm. Animals such as amphioxus and sand-eels (*Ammodytes*) can enter or leave such sands with extreme rapidity and can evidently move equally rapidly beneath the sand. Once buried there is a strong tendency for amphioxus to remain in such a sand. This has been demonstrated by stirring vigorously for several minutes a basin of amphioxus sand 5 cm deep under seawater containing 150 large adults. During this time only three animals appeared momentarily above the sand although all must have been stimulated to extreme activity by the stirring and have taken positive action to have kept beneath the surface. In these sands, therefore, it is clear that swimming in the open sea would not occur and that movement induced by conditions that are less than optimal would be through the sand itself. The tendency for amphioxus to remain in these sands even when disturbed is important from the point of view of sampling. When sand containing amphioxus is collected with a grab, it is clear that very few, if any, of the animals would leave the sample as it is taken.

DISCUSSION

It is clear that the distribution of *B. lanceolatum* on the Helgoland amphioxus ground changes both seasonally and with the size of the animal during its 3-4 year life span. The reason for these changes is probably related in some way to the permeability of the deposit (see Webb, 1969 b for a further treatment of this problem). As the adult amphioxus remains relatively quiescent in the sand so long as the conditions there meet its

requirements, but moves away when they become unsatisfactory, the degree of suitability of the substrate is reflected in the duration of the period of inactivity. Accordingly the greatest numbers of animals accumulate in the most suitable sands with progressively fewer in the less suitable sands. *B. lanceolatum* is sluggish or inactive at 5 °C but very active at 15 °C (COURTNEY & WEBB, 1964) and it is therefore evident that the animal must remain dormant for much of the winter at Helgoland where the sea temperatures are at or below 5 °C from January until the end of April. When the sea temperature approaches 10 °C in May, however, active life would be resumed and continue until the end of November. Thus the April samples evidently showed the winter and the September samples the summer distribution. At the winter temperatures not only is muscular activity greatly reduced, but ciliary activity, respiration and feeding are also at a minimum. COURTNEY & NEWELL (1965) showed that oxygen consumption by *B. lanceolatum* was low under 10 °C and high at temperatures above 10 °C. Moreover a single individual buried in gravel could respire at any one of three levels. The lowest was thought to be close to the basal metabolic rate while the high rates were those occurring when either some of the lateral cilia alone or all of the lateral and the frontal cilia of the pharyngeal bars were beating. These three rates were thus correlated with the absence of an inhalent stream, a slow stream and a fast stream of water entering the pharynx. As *B. lanceolatum* at Helgoland does not grow during the winter (personal communication from Dr. W. A. M. COURTNEY) it is probable that the ciliary activity of the pharynx is maintained at a low level at this time, feeding being limited mainly to the period when the sea is above 10 °C. It would seem possible, therefore, that *B. lanceolatum* respiring at the low rate could tolerate the finer sands of low permeability during the winter, but would not be able to do so in the summer in view of the demands of a fast pharyngeal stream for a highly permeable substrate. The pattern of distribution of sands of different grades on the Helgoland ground is such that amphioxus leaving coarse or medium grade deposits probably in the autumn must for the most part find their way into fine deposits. The reason for the desertion of the more permeable deposits, however, is another problem. It could be a reaction to a rapid fall in temperature during the autumn months (see COURTNEY & WEBB, 1964). Cold seawater would replace the warm interstitial water of the sand with a rapidity that could depend on the permeability of the deposit. A fall in temperature induces swimming in the Nigerian species (WEBB & HILL, 1958) and may well do so in *B. lanceolatum* although this was not observed in the laboratory (COURTNEY & WEBB, 1964). This may be the stimulus that causes

the animal to move in the sand and for the high concentrations of individuals in the coarse and medium grade sands to disperse and thus enter the finer deposits.

Just as conditions optimal in summer are evidently not so in winter, so the conditions that are optimal for the young adults are not necessarily entirely satisfactory for the large animals. It would be expected, therefore, that differences in distribution both with respect to age groups and to season would occur. Changes in the requirements of the animals both seasonally and with age and possible seasonal changes in the properties of the sands in which they live would give rise to periods of mobility and this would alter the distribution of amphioxus. It is evident, therefore, that in sampling populations of amphioxus it is necessary to compare the numbers and age groups present in a wide range of neighbouring deposits and to note that the numbers and age structure of the groups present in the sand may change with the time of the year.

ACKNOWLEDGEMENTS

The author is indebted to Professor O. Kinne for the generous facilities offered at the Meeresstation Helgoland of the Biologische Anstalt Helgoland and to Professor P. Drach for equally valuable facilities given by the staff of the Laboratoire Arago at Banyuls-sur-Mer where the investigation into the swimming of dark adapted animals was carried out. A grant supporting this work from the Natural Environment Research Council of the United Kingdom is gratefully acknowledged.

ABSTRACT

Van Veen grab samples from the Helgoland amphioxus ground have shown that in April at 5 °C *Branchiostoma lanceolatum* is widely dispersed in the finer sands toward the periphery of the ground. In September at 15 °C, on the other hand, the animals are predominantly in coarse and medium grade sands situated toward the centre of the ground with those of breeding size mainly congregated in a few relatively small areas. Newly metamorphosed adults are present in the sand in large numbers in September but their distribution although uneven is not related to the grade of deposit. Amphioxus of different age groups not only tend to occur in different types of sand but to change from one type to another with the season. These migrations involve movement between sites that could be as much as a kilometre apart.

Dark adapted amphioxus on exposure to light swim for 30 to 60 seconds at an average rate of 35 to 40 cm per second. After reacting to

light amphioxus becomes dark adapted in 4 to 8 minutes of continuous darkness. Locomotion consisting of bursts of such swimming interspersed by burrowing into fine sand and consequent re-establishment of dark adaptation could enable the animal to cover a kilometre distance in about 15 hours and would permit the changes in distribution observed at Helgoland to be accomplished in as little as a few days. This method of locomotion would probably only occur, however, in areas of very fine sand for in coarse and medium sands there is a strong tendency for amphioxus to remain beneath the sand even when mechanically disturbed. In such sands movement induced by conditions that are less than optimum would tend to be through the sand itself.

The seasonal changes in the distribution of amphioxus are probably related to the permeability of the deposit. At winter temperatures when the metabolic rate is very low and the feeding current slight or absent *B. lanceolatum* evidently tolerates low permeability sands. In the summer, however, when a fast pharyngeal stream would demand a highly permeable substrate, the animals would be expected to move away from the fine deposits and enter coarser sands. The subsequent desertion of the coarse and medium deposits in the autumn could result from the rapid fall in sea temperature at that time. This should produce activity in the previously quiescent animals which would cause the summer aggregations of amphioxus to disperse and thus enter the surrounding fine sands at the periphery of the ground.

REFERENCES

BAINBRIDGE, R., 1958. The speed of swimming of fish as related to size and to the frequency and amplitude of the tail beat. *J. exp. Biol.*, **35**: 109-133.

BAINBRIDGE, R., 1962. Training, speed and stamina in trout. *J. exp. Biol.*, **39**: 537-555.

COURTNEY, W.A.M. and R.C. NEWELL, 1965. Ciliary activity and oxygen uptake in *Branchiostoma lanceolatum* (Pallas). *J. exp. Biol.*, **43**: 1-12.

COURTNEY, W.A.M. and J.E. WEBB, 1964. The effects of the cold winter of 1962/63 on the Helgoland population of *Branchiostoma lanceolatum* (Pallas). *Helgoländer Wiss. Meeresunters.*, **10**: 301-312.

PARKER, G.H., 1908. The sensory reactions of amphioxus. *Proc. Am. Acad. Arts Sci.*, **43**: 415-455.

WEBB, J.E., 1969a. On the feeding and behaviour of the larva of *Branchiostoma lanceolatum*. *Mar. Biol.*, **3**: 58-72.

WEBB, J.E., 1969b. Biologically significant properties of submerged marine sands. *Proc. R. Soc.*, B. **174**: 355-402.

WEBB, J.E. and M.B. HILL, 1958. The ecology of Lagos lagoon IV. On the reactions of *Branchiostoma nigeriense* Webb to its environment. *Phil. Trans. R. Soc.*, Ser. B, **241**: 355-391.

WEBB, J.E. and J. THEODOR, 1968. Irrigation of submerged marine sands through wave action. *Nature Lond.*, **220**: 682-683.

DISCUSSION
following the paper by J.E. WEBB

BRATTSTRÖM. — During the migration of *Branchiostoma* in the spring from fine to coarse sand the animals will be expected to remain in the first patch of suitable sand they reach. It is therefore difficult to see how the centre of an area of coarse sand can become colonized.

WEBB. — The distribution of *Branchiostoma* in coarse sand is not uniform, sands of one composition being preferred to those of another. As the activity of the animal varies inversely as the suitability of the sand, the number of animals differs from place to place within the area designated as coarse sand. It would be true to say that the animals remain longer in suitable sand than in less suitable sand, but not that once such sand is reached no further movement takes place. The centre of the area therefore becomes colonized as fully as the periphery.

BRATTSTRÖM. — Is it not possible that *Branchiostoma* could burrow deeply in the winter and thus escape the van Veen sampler ?

WEBB. — This is a possibility, but it would be strange that it should be so in coarse sand and that the reverse should take place in fine sand. The van Veen sampler digs to a depth of about 6 cm and such information as we have suggests that both in the laboratory and at the sea bed amphioxus lives in the surface 5 cm of sand.

KIENER. — L'Amphioxus se trouve sporadique dans les étangs sales de la côte orientale de Corse et je demande s'il est fréquent de trouver cette espèce dans les lagunes des eaux relativement calmes.

WEBB. — Amphioxus is frequently found in the protected waters of saline lagoons when limiting conditions are satisfied (see WEBB, J.E. and HILL, M.B., 1958, *Phil. Trans.*, B, 241 : 307-419).

FONDS. — Did you ever notice any aggregation of amphioxus in relation to spawning ?

WEBB. — The aggregation of amphioxus prior to spawning evidently occurs automatically through the selection by animals at spawning size of the most appropriate substratum that satisfies their physiological requirements.

FONDS. — Since you relate the substrate selection of amphioxus to respiration, are there any experimental results relating the activity of the animal to the oxygen content of the water ?

WEBB. — Yes, this work has been done on Helgoland animals by W.A.M. COURTNEY and R.C. NEWELL in 1965 (*J. exp. Biol.*, 43 : 1-12).

ANIMAL MIGRATIONS THROUGH THE SUEZ CANAL IN THE PAST, RECENT YEARS AND THE FUTURE (A PRELIMINARY REPORT)

by Gunnar THORSON
Marine Biological Laboratory, Elsinore, Denmark

When it was opened in 1869, the Suez Canal connected two widely different faunas, that of the tropical Red Sea (an area extremely rich in species) and that of the sub-tropical eastern Mediterranean (an area very poor in species). Therefore, it seemed justified to expect that the Canal might cause a mixing of great zoogeographic importance. In 1929, after the Canal had functioned for 60 years, only 15 « valid » species seemed to have passed from the Red Sea towards the Mediterranean, and not a single species seemed to have passed the other way. (FOX, 1929; W. STEINITZ, 1929). This study will mainly deal with the migration from the Red Sea toward the Mediterranean which as will be seen is by far the most important.

To understand the migrations we must consider the topography and hydrography of the Canal. The Suez Canal is 162 km long and runs North to South from Port Said in the Mediterranean to Suez at the northern end of the Red Sea. As a result of the rotation of our globe, the water is usually raised to a level 26-40 cm higher at Suez than at Port Said. This holds true for some 8-9 months of the year during which the current will run northward, toward the Mediterranean. The opening of the first stage of the Aswan High Dam took place in 1966. Before this the Nile had its largest output of water from the middle of July through September with the greatest outflow in the latter month. The quantity of fresh water

added by the Nile from August to November before 1966 was determined to be 34 milliard m^3. This outflow would raise the water level of the S.E. Mediterranean, and this together with the even more important prevailing N.W. winds during that season created a current which passed through the Canal from North to South.

The Bitter Lakes, representing only 24 % of the total length of the Canal, but holding 85 % of its total water volume, showed in 1869 some most unusual hydrographic conditions. A 13.4 m thick salt layer of 97 million tons covered the bottom of the Great Bitter Lake and was gradually dissolved by the passing water masses which by this means obtained a very high salinity. The average salinity of the oceans is 34.5-36 °/₀₀ but in 1869 the Canal (with a maximum depth of 8 m) showed : at the Red Sea entrance a salinity of 42-43 °/₀₀ (the greatest salinity found in any ocean), in the Great Bitter Lake 50-52 °/₀₀ at the surface and 68-80 °/₀₀ at the bottom, and in the Mediterranean off the Port Said entrance 34-39 °/₀₀ while at the surface here during the maximal annual output of Nile water a salinity as low as 26 °/₀₀ was found. These enormous differences along the various parts of the Canal and to an even greater extent the combination of hypersalinity of the Great Bitter Lake with the extra high temperature of the Canal water during the summer half year, made a passage problematic for adult animals and, probably, impossible for larvae.

The tidal currents usually moved rapidly from the Red Sea into the Bitter Lakes to spread in the large basins where the water flow decreased in speed. This means that animals transported by these currents spent a comparatively great part of their total passage time through the Canal in its most hypersaline areas.

This makes it understandable why so few Red Sea species had been able to pass through the Canal during its first 60 years of existence. The migration in the opposite direction was additionally handicapped by the large output of Nile water which coincided precisely with the short annual season when a southgoing current was present. The fresh Nile water would spread as a surface layer off the Port Said entrance to the Canal, and act as a barrier. Thus, probably also forcing many animals down so far below the water surface that their chances to enter the then only 8 m (later up to 12 m) deep Canal were much reduced.

Today the possibilities for passing the Canal have radically changed. The salinity at the Red Sea entrance still holds 42-43 °/₀₀, but the salt layer of the Great Bitter Lake is almost gone owing to dissolution; it is now reduced to 43-44 °/₀₀ at the surface and 45-46 °/₀₀ at the bottom. This means that there will probably be no hindrance for the passage of Red Sea animals that are already

adapted to such high salinities. In 1966 the first stage of the Aswan High Dam began to operate. This reduced the Nile flood to such an extent that the salinity at the Port Said entrance of the Canal has changed to a rather permanent 39 °/₀₀.

The temperature differences of the two seas seem to be no obstacle for migration and adaptation since in summer it will be 1 °C. higher in the S.E. Mediterranean than in the Gulf of Suez. Thus, migrants from the Red Sea may find the right temperature for breeding in the Mediterranean at least during some season of the year.

Furthermore, the water flow through the Canal increased 50 % between 1961 and 1963 as a result of extensive dredging and deepening. It has been planned by the year 1972 to double the water transect from that found in the canal in 1961. This dredging has already increased the speed of the currents, and still wider and deeper water transects are planned for the future.

All this has facilitated the migration. A tentative list of Suez Canal migrants up to the year 1966 prepared by H. STEINITZ (1967) and supplemented by several new records, shows that close to 9 times more species of Red Sea animals seem to have passed the Canal during the last 40 years than during the preceding 60 years. Remarkably few of the species that have passed are sessile or sedentary, indicating that transportation on the hulls of ships and barges plays no great part. Only a very few holoplanktonic migrants have been recorded, but this may be because so many plankton species are cosmopolitan in their distribution. Animals with osmoregulation still represent the majority of the migrants, but their percentage has been on the decline during the last several years.

Already in 1924 during the Cambridge Expedition to the Suez Canal 318 species of animals (83 of Mediterranean, 235 of Red Sea origin) were found living in the Canal. Some were only found close to one of the two entrances; many had passed only one of the barriers, either the hypersaline Bitter Lake or the Nile water " admixture " with its reduced salinities. This shows that even if an animal was recorded as occurring in the Canal, it gave no guarantee that it would, or was able to, pass the entire Canal.

Two important questions are (1) to what extent will the individual species reproduce and develop once they have entered the Canal and (2) to what extent will the population be recruited by larval drift from outside the Canal. In other hypersaline areas, for instance the Laguna Madre in Texas, most of the species though occuring in large quantities, seem not to bread but to receive regular " blood transfusions " by the larvae drifting in with currents. Furthermore, it

seems to be a general rule that eggs and very young larvae are much more sensitive to high salinities than adults.

Although the physical-chemical conditions for animals to pass the Canal have improved enormously, there are still obstacles for the migration of many species. The bottom substratum which was fairly clean when the Canal was opened in 1864 now consists of an increasing layer of « gelatinous mud ». This is further stirred up whenever a ship passes. In 1966 the Canal was traversed by some 80 ships per day using their own propellers and travelling at a speed of 6-8 knots. The resulting pronounced turbidity of the Canal water may be repellent and may even make it impossible for filter-feeding animals, adults as well as larvae, to pass. Also, the muddy bottom (known to contain very few animals) must be fully or nearly unfit as a substratum for the clean-water fauna inhabiting the areas of the coral reefs of the Red Sea.

Another hindrance for many Red Sea migrants that have finally reached the Mediterranean must be the absence of all coral reefs and of any extensive rocky substrata. At a radius of some 200 km, chiefly off and N.E. of Port Saïd (i.e. in the direction of the counter-clockwise surface current of this area) the bottom will be covered almost exclusively by sediment. Until 1966 the Nile water contained about 4 kg of suspended material per m^3 and sandy-muddy areas prevail. The resultant sedimentation must necessarily have excluded many Red Sea animals from successful settlement in the Mediterranean.

It is presumed that the 24 species of Red Sea fishes known to have established themselves in the Mediterranean will have passed the Canal mainly as *adults*. Observations and experiments on the endurance (i.e. « cruising ») speed in fishes show that fishes from 1 m length and larger may theoretically pass the Canal in 1-2 days, those of medium size in 2-3 days, and the small and slow fishes in 4-5 days. This period of time may be further shortened especially during the winter months when northgoing currents will strongly support their migration. Also, the decapod crustaceans may have passed the Canal mainly as adults. Examples are given of long migratory distances undertaken by shrimps, *Carcinides, Cancer* and *Eriocheir*. Some swimming crabs like *Portunus* are able to swim sidewards at a speed af 1 m per second, i.e. at a speed corresponding to that of a medium-sized fish.

Adult animals passing the Canal (at present 12 m deep) must be coastal shallow-water species, which in the Red Sea will in most cases mean epifaunistic forms which, as mentioned, may have great difficulties in finding adequate substrata in the S.E. Mediterranean. During the hypersaline period of the Bitter Lakes and the " brackish-

water period " off Port Saïd, adult animals must have composed the majority of the transmigrants. In none of the 15 cases in which species were known to have passed the Canal up to 1929 was a pelagic larval stage necessarily involved. Today, with improved conditions for the passage of pelagic larvae, the chances for a fully new faunal element to invade the Mediterranean have significantly increased. Larvae of Red Sea animals that live in sediment bottoms deeper than the coral zone may in future rise to the surface by their photopositivity (or geonegativity), thus passing the Canal at that level, and settle on Mediterranean sediment bottoms at similar depths to those inhabited by their parents in the Red Sea.

About 80 % of Red Sea bottom invertebrates (still more for the echinoderms) will reproduce by pelagic larvae. Based on data of spawning and larval occurence throughout the year for 91 species of bottom invertebrates from the northern Red Sea, it appears that a steep rise in breeding activity sets in early in April, reaches its summit in late May, and declines by the end of September. Unpublished data (Morcos, 1948) on the water-current regime of the Canal during 1948-49 show that for April-May the whole water moves northward with a speed which will bring it through the very Canal in 11-13 days to which must be added the passage through the Bitter Lakes. The water in the Bitter Lakes area many become stagnant as early as June, and this condition is followed during July-September by a current that is mainly southgoing. Thus, the only months of the year during which an intensive northward larval migration through the Canal may take place will be in April-May which is the same period during which most species accumulate their larvae in the Red Sea plankton.

Only 60 % of these species seem, however, to be present as larvae in the plankton early in the season, i.e. before the northgoing current will stagnate or change into a southgoing one. This means that hydrographic conditions from June-September may prevent a northward passage through the canal of those Red Sea species that start their planktonic larval life than mid-June.

The free swimming larval life of marine bottom invertebrates will usually be of 2-4 weeks' duration, although often somewhat longer for decapod crustaceans. Twenty-nine (i.e. 66 %) of all echinoderm species studied at Al-Ghardaqa, northern Red Sea, had a planktonic larval life of 14 days or more, while 80 % of all the species studied were pelagic for more than 12 days. It is known that many species may prolong their pelagic life-span if they do not find an attractive substratum when they are ready to metamorphose and settle. It seems reasonable to assume that the muddy « gelatinous » bottom substratum of the Canal may be repellent to most of the larvae and, therefore, may be responsible for such a prolongation

of the pelagic phase. We know that during April-May the northgoing water mass may pass the very Canal in about 11-13 days, but we have no exact figures indicating how long a time the water masses need to pass the Bitter Lakes. The natural average depth of the Small Bitter Lake around the fairway is, however, only about 3.8 m, while the very fairway is dredged to 12 m depth. This means that the lower two-thirds of the north going watermass will have a *directed* flow even here. Only for a 15 km long strech through the Great Bitter Lake will the natural average depth (about 12 m) correspond to that of the fairway. The extensive dredging and deepening of the whole Suez Canal to at least 18 m (probably 22 m) depth planned to take place as soon as the political situation will permit it will, however, involve that also the deeper third (or half) of the watermass in *this* area will be *directed* northworth by the walls of the canal, thus increasing the chances for a more rapid larval drift. This should lead us to the conclusion that, in future, larval swarms spending their " normal " time (or a slightly prolonged time) in the plankton may pass from the Red Sea to the Mediterranean during that season. This passage will probably be an « all or none » one to the larvae. If, during April-May, the northgoing current is slower than average, all larvae may perish during the transport. If the current is more rapid than average, huge larval swarms may successfully pass the Canal and invade the Mediterranean. Even if such an invasion succeeds only once every 5 or 10 years, it could be responsible for the establishment of several new species.

With gradually improving chances for planktonic larvae to pass the Canal a steeply increasing invasion of Red Sea animals into the Mediterranean can be expected — an immigration which in a not too far future might radically change the whole faunal composition of its eastern basin.

LISTE DES PARTICIPANTS
LIST OF PARTICIPANTS — TEILNEHMERLIST

ACHITUV, Yaïr. — Department of Zoology, The Hebrew University, Jerusalem, Israël.

AMANIEU, Michel. — Institut de Biologie marine, 33, Arcachon, France.

AMANIEU, Jacqueline (Mme). — Même adresse.

AMOUREUX, Louis. — Université catholique d'Angers, 49-Angers, France.

ANCELLIN, Jacques. — Commissariat à l'Energie Atomique. Centre de la Hague, B.P. 209, 50-Cherbourg, France.

ALESI, Joseph. — The Marine Station, Millport, Isle of Cumbrae, Scotland, U.K.

ANSELL, Alan, David. — The Marine Station, Millport, Isle of Cumbrae, Scotland, U.K.

AUSTIN, Alan. — Department of Biology, University of Victoria, British Columbia, Victoria, Canada.

BANSE, Karl. — Department of Oceanography, University of Washington, Seattle, Washington 98105, U.S.A.

BARNES, Harold. — The Marine Station, Millport, Isle of Cumbrae, Scotland, U.K.

BARNES, Margaret (Mrs). — Même adresse.

BARRIETY, Louis. — Centre d'Etudes et de Recherches scientifiques, B.P. 28; 64-Biarritz, France.

BARRIETY, Louis (Mme). — Même adresse.

BATTAGLIA, Bruno. — Istituto di Zoologia, Via Loredan 10, 35100 Padova, Italia.

BAUDOIN, René. — 34, avenue de l'Abbaye, 91-Yerres, France.

BAUDOIN, René (Mme). — Même adresse.

BEAUCHESNE. — Laboratoire central d'Hydraulique de France, 12, rue Eugène-Renault, 94 - Maisons-Alfort, France.

BELLAN, Gérard. — Station marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13-Marseille (7e), France.

BELLAN-SANTINI, Denise (Mme). — Même adresse.

BELLESSORT. — Laboratoire central d'Hydraulique de France, 12, rue Eugène-Renault, 94 --Maisons-Alfort, France.

BÉNARD, Francis. — Laboratoire maritime, 14 - Luc-sur-Mer, France.

BÉNARD, Josette (Mme). — Même adresse.

BERNARD, Michelle. — Institut océanographique, Jetée Nord, Alger, Algérie.

BHAUD, Michel. — Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer, France.

BILIO, Martin. — Laboratorio per lo studio della contaminazione radioattiva del mare, C.N.E.N., J. 19030 Fiascherino (La Spezia), Italie.

BOADEN, Patrick. — Department of Zoology, Queen's University, Belfast, Northern Ireland, U.K.

BODIN, Philippe. — Station marine d'Endoume, Antenne de La Rochelle, 52, cité Lafayette, 17-Aytré, France.

BODIN, Philippe (Mme). — Même adresse.

BOISSEAU, Jean. — Laboratoire d'Anatomie Comparée, Faculté des Sciences de Bordeaux, 33-Talence, France.

BOISSEAU, Jean (Mme). — Même adresse.

BONIN, Jack. — Station marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13-Marseille (7e), France.

BONNIN, Jean-Pierre. — Laboratoire d'Anatomie Comparée, Faculté des Sciences de Bordeaux, 33-Talence, France.

BONNIN, Jean-Pierre (Mme). — Même adresse.

BORGHOUTS-BIERSTEKER, Catharina. — Hydrobiologisch Institut Afd. Delta. Onderzoek. Vierstraat, 28, Yerseke, Nederland.

BOUCHET, Jean-Marie. — Institut de Biologie marine, 33-Arcachon, France.

BOUGIS, Paul. — Station zoologique, 06-Villefranche-sur-Mer, France.

BOULINEAU-COATANEA, Françoise. — Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, 75-Paris (5e).

BOURDON, Marc. — Compagnie française des Pétroles, 114, cours Galliéni, 33-Bordeaux, France.

BRATTSTROM, Hans. — Biologisk Stasjon, Espegrend, Blomsterdalen, Norge.

BRATTSTROM, Ingrid (Mrs). — Même adresse.

BRENOWITZ, A. Harry. — Adelphi University, Biology Department and Institute of marine science, Garden City, L.I., New-York, U.S.A.

BRINKHUIS, Boudewijn. — 176, Shore Drive, Oakdale, New-York 11769, U.S.A.

CALLAME, Bernard. — Station océanographique, 17 - La Rochelle, France.

CAMBAR, Roger. — Laboratoire de Biologie animale, Faculté des Sciences de Bordeaux, 33-Talence, France.

CAMBAR, Roger (Mme). — Même adresse.

CARPINE, Christian. — Musée océanographique, Monaco-Ville, Principauté de Monaco.

CARPINE, Christian (Mme). — Même adresse.

CASABIANCA de, Marie-Luce. — Laboratoire de Biologie générale, Faculté des Sciences, 13-Marseille (1er), France.

CAUSSANEL, Claude. — Laboratoire de Physiologie des Insectes, 7, quai Saint-Bernard, 75-Paris (5e), France.

CAZAUX, Claude. — Institut de Biologie marine, 33-Arcachon, France.

CAZAUX, Simone (Mme). — Même adresse.

CHASSÉ, Claude. — Station Biologique, 29 N - Roscoff, France.

CHRISTIANSEN, Bengt. — Zoological Laboratory University of Oslo, Blindern, Norway.

CLARK, Margaret E. — Department of Zoology, Queen's University, Belfast, Northern Ireland, U.K.

CLAUSEN, Claus. — Zoological Laboratory Allegt. 49, 5000 Bergen, Norway.

COSTLOW, John D. — Duke University, Marine Laboratory, Beaufort, North Carolina 28516, U.S.A.

CRISP, Dennis John. — Marine Science Laboratories, Menai Bridge, Anglesey, U.K.

CRISP, Dennis (Mme). — Même adresse.

DAVANT, Pierre. — Institut de Biologie marine, 33-Arcachon, France.

DAVANT, Nicole (Mme). — Même adresse.

DO-CHI-THANG, Thang. — Laboratoire d'Océanographie biologique, 2, place Pasteur, 35-Rennes, France.

DORJES, Jürgen. — Senckenberg-Institut, Schleuseninsel, 194 Wilhelmshaven, Deutschland.

DORJES, Jürgen (Frau). — Même adresse.

DUBOIS, Alain. — Faculté des Sciences, 34-Montpellier.

DUBOIS, Alain (Mme). — Même adresse.

EHRHARDT, J.P. — Muséum National d'Histoire Naturelle, Division de Biologie générale et Ecologie, 57, rue Cuvier, 75-Paris (5e), France.

ELIASSEN, Einar. — Institut of Physiologie, University of Bergen, Arstavein, 19, Bergen, Norway.

ELKAIM, Bernard, — 291, avenue Mohamed-V, Rabat, Maroc.

ELKAIM, Richard. — Station marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13-Marseille (7e), France.

EMIG, Christian. — Station marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13-Marseille (7e), France.

FEBVRE, Alain. — Station marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13-Marseille (7e), France.

FENCHEL, Tom Michael. — Laboratory of Ecology, Zoological Institute, University of Aarhus, DK-8000 Aarhus C, Denmark.

FLUCHTER, Jürgen. — Biologische Anstalt Helgoland, 2192 Helgoland, Deutschland.

FONDS, Mark. — Nederlands Instituut voor Onderzoek des Zee, Postbox 59, Texel, Nederland.

FORET, Paule. — Station marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13-Marseille (7e), France.

FOSS, Gunvor. — Villavei 3, Bergen, Norge.

FYHN, Hans Jorgen. — Instituut for zoo physiologi, Universitet i Oslo Blindern, Norge.

FYHN, Unni (Mrs). — Même adresse.

GAGE, John. — Scottish Marine Biological Association, 110 George street, O ban, Argyll, Scotland.

GAGNON, André. — Département de Biologie, Faculté des Sciences de Laval, Québec, Canada.

GALHANO, Maria Helena. — Instituto de Zoologia, Fac. de Ciencias, Porto, Portugal.

GALHANO, José, M.B. — Rua Felicidade Brown, 71 Porto, Portugal.

GALHANO, José, M.B. (Mme). — Même adresse.

GAMULIN-BRIDA, Helena. — Institut de Biologie, Université de Zagreb, 6, place Roosevelt, Zagreb I., Yougoslavie.

GANNING, Bjôrn. — Universitet I Stockholm, Askölaboratories, Box 58, Trosa, Sweden.

GANNING, B. (Mme). — Même adresse.

GAUDY, Raymond. — Station marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13-Marseille (7e), France.

GAUDY, Raymond (Mme). — Même adresse.

GEORGE, J. David. — Cromwell road, London, S.W. 7, England.

GEORGE, Jennifer Jill (Mrs). — Même adresse.

GERLIER, Pierre. — Laboratoire central d'Hydraulique de France, 12, rue Eugène-Renault, 94-Maisons-Alfort, France.

GESSNER, Fritz. — Hohenbergstrasse 3, Kiel, Deutschland.

GIBBS, Peter Edwin. — The Laboratory, Citadell Hill, Plymouth, Devon, England.

GLEMAREC, Michel. — Faculté des Sciences, Laboratoire de Zoologie, 29 N - Brest, France.

GOLUBIC Stjekpo. — Department of Biology, Boston University, 2 Cummington Street, Boston, Mass., 02215, U.S.A.

GOMOIU, Marian Train. — Division of marine Biology, Str. Fagetului, 20, Constantza, Romania.

GOY, Jacqueline. — 10 bis, avenue de la Paix, 92-Montrouge, France.

GRAY, John S. — Welcome Marine Laboratory, University of Leeds, Robin Hood's Bay, Yorkshire, England.

GRAY, John S. (Mme). — Même adresse.

GRIMALDI DE ZIO, Piero. — Instituto di zoologia, Via Amendola 165/A, 70126 Bari, Italia.

GRIMALDI DE ZIO, Suzanna (Sign.). — Même adresse.
GRUET, Yves. — Station marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13-Marseille (7e), France.
GUILLAUME, Marie-Claude. — Laboratoire de Zoologie, 9, quai Saint-Bernard, 75-Paris (5e), France.
GUILLE, Alain. — Laboratoire Arago, 66-Banyuls-sur-Mer, France.
GUNKEL, Wilfried. — Biologische Anstalt Helgoland, Deutschland.
HARTOG DEN, Cornelis. — Rijksherbarium, Schelpenkade 6, Leiden, Nederland.
L'HERROUX, Michel. — Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de Rennes, 35-Rennes, France.
HERTWECK, Günther. — D. 294 Wilhelmshaven, Schleusenstrasse 39 a, Deutschland.
HERTWECK, Günther (Frau). — Même adresse.
HICKEL, Wolfgang. — Biologische Anstalt Helgoland 2192, Helgoland, Deutschland.
HIGGINS, Robert Price. — Marine Biological Laboratory, Woods Hole, Mass. 02543 U.S.A.
HOHENDORF, Kurt. — Institut für Meereskunde, 23 Kiel, Niemennweg 11, Deutschland.
HOHENDORF, Astrid (Frau). — Même adresse.
HOLME, Norman A. — The Laboratory, Citadel Hill, Plymouth, Devon, England.
HONDT d', Jean-Loup. — Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins, 57, rue Cuvier, 75-Paris (5e), France.
HULINGS, Neil C. — Mediterranean Marine Sorting Center, Salammbô, Tunisia.
HUREAU, Jean-Claude. — Muséum National d'Histoire Naturelle (Reptiles et Poissons), 57, rue Cuvier, 75-Paris (5e), France.
ILTIS, André. — O.R.S.T.O.M., 17, boulevard de l'Océan, 56-Carnac-Plage, France.
JOHNSON, Roy M. — Arizona State University, Tempe, Arizona, U.S.A.
JOHNSON, Roy (Mrs.). — Même adresse.
JONES, Evan B.G. — Department of Biology, College of Technology, Portsmouth, England.
JONES, Norman S. — Marine Biological Station, Port Erin, Isle of Man, England.
JONES, Joanna (Mrs). — Même adresse.
JOVET, Paul. — Centre de Floristique, 16, rue de Buffon, 75-Paris (5e), France.
KAUSCH, Walter. — Institut für Landwirtschaf fl. Botanik der Universität, 53 Bonn, Mekkenheimer Allee 176, Deutschland.
KAUSCH, Walter (Frau). — Même adresse).
KESSELER, Hanswerner. — Biologische Anstalt Helgoland, Litoralstation List/Sylt, Hafenstrasse 3, Deuschland.

KIENER, André. — Laboratoire de Biologie générale et Ecologie, Station marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13-Marseille (7e), France.

KIESER, Guy. — Compagnie française des Pétroles, 114, crs Galliéni, 33-Bordeaux, France.

KINNE, Otto. — Biologische Anstalt Helgoland, 2-Hamburg 50, Palmaille 9, Deutschland.

KIRSTEUER, Ernst. — Central Park West, 79th St., New-York N.Y. 1002 U.S.A.

KRISTENSEN, Ingvar. — Carribean Marine Biological Institute, POB 2090, Curacao, Netherlands Antilles.

KRUMBEIN, Wolfgang. — Biologische Anstalt Helgoland, Helgoland, Deutschland.

KÜHL, Heinrich. — Laboratorium Cuxhaven des Instituts für Küsten- und Binnenfischerei, 219 Cuxhaven, Bei der Alten Liebe 1, Deutschland.

KÜHL, Heinrich (Fau). — Même adresse.

LABOURG, Pierre-Jean. — Institut de Biologie marine, 33-Arcachon, France.

LABOURG, Renée (Mme). — Même adresse.

LACAZE, Jean-Claude. — Institut Océanographique, 195, rue Saint-Jacques, 75-Paris (5e), France.

LACHERADE, Guy. — 37, rue de l'Yser, 45-Gien, France.

LACHERADE, Guy (Mme). — Même adresse.

LAGARDÈRE, Jean-Paul. — Station marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13-Marseille (7e), France.

LAGARDÈRE, Jean-Paul (Mme). — Même adresse.

LAGARRIGUE, Jean. — Laboratoire de Physiologie des Invertébrés, Faculté des Sciences, 34-Montpellier, France.

LAGARRIGUE, Jean (Mme). — Même adresse.

LAM HOAI, Thong. — Laboratoire d'Océanographie biologique, Faculté des Sciences, 35-Rennes, France.

LANCELOT, André. — 14, avenue de Lavaur, 81-Castres, France.

LASSERRE, Gérard. — Institut de Biologie marine, 33-Arcachon, France.

LASSERRE, Pierre. — Institut de Biologie marine, 33-Arcachon, France.

LASSERRE, Bernadette (Mme). — Même adresse.

LAURENT, Jean. — Laboratoire central d'Hydraulique de France, 12, rue Eugène-Renault, 94 - Maisons-Alfort, France.

LE CAMPION, Joël. — Station marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13-Marseille (7e), France.

LE CAMPION, Marie-Thérèse (Mme). — Même adresse.

LE DANTEC, Jean. — Institut scientifique et technique des Pêches maritimes, boulevard Deganne, 33-Arcachon, France.

LE FEVRE, Jacques. — Station biologique de Roscoff, 29 N-Roscoff, France.
LE FEVRE, Jacques (Mme). — Même adresse.
LE MENN, René. — Laboratoire de Microscopie électronique, Faculté des Sciences de Bordeaux, 33-Talence, France.
LE MENN, Françoise. — Laboratoire d'Anatomie comparée, Faculté des Sciences de Bordeaux, 33-Talence, France.
LEPAILLEUR, Henri. — I.R.C.H.A., B.P. 91-Vert-le-Petit, France.
LEVEAU, Michel. — Station marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13-Marseille (7e), France.
LEVY, Alain. — Laboratoire de Micropaléontologie, Faculté des Sciences, 9, quai Saint-Bernard, 75-Paris (5e), France.
LEVY, Alain (Mme). — Même adresse.
LEWIN, Ralph A. — Scripps Institution of Oceanography, Univ. California, La Jolla, California, U.S.A.
LI QUOC HONG. — 2, rue Bertholet, 75-Paris (5e), France.
LISSALDE, Jean-Pierre. — Etudiant, Faculté des Sciences de Bordeaux, 33-Talence, France.
LONGBOTTOM, Michael. — Dove Marine Laboratory, Cullercoasts, North Shields, Northumberland, England.
LUBET, Pierre. — Laboratoire maritime, 14-Luc-sur-Mer, France.
LUBET, Pierre (Mme). — Même adresse.
MAC FARLANE, Constance I. — Seaweeds Laboratory, 6090 University Ave., Halifax, Nova Scotia, Canada.
MAC GRORTY, Selwyn. — Welcome marine Laboratory, Robin Hood's Bay, Yorkshire, England.
MC INTYRE, Alasdair D. — Marine Laboratory P.O. Box n° 101, Victoria road, Aberdeen, Scotland, U.K.
MAC LUSKY, Donald. — The University, Department of Biology, Stirling, Scotland.
MAESTRINI. — Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13-Marseille (7e), France.
MASSÉ, Henri. — Station marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13-Marseille (7e), France.
MEDIONI, Aline. — Laboratoire Arago, 66-Banyuls-sur-Mer, France.
MESSENBURG, Horst. — Seewateraquarium, Esbjerg, Danmark.
MICHAELIS, Hermann. — 2982, Norderney, Forschungsstelle an der Mühle, 5, Deutschland.
MICHAELIS, Heidi. — Même adresse.
MICHEL, Catherine. — Laboratoire de Cytologie, Faculté des Sciences, 75-Paris, France.
MILLS, Eric. — Inst. of Oceanography, Dalhousie University, Halifax, N.S., Canada.
MILLS, Eric (Mrs). — Même adresse.
MOEBUS, Karlheinz. — Biologische anstalt Helgoland 2192, Helgoland, Deutschland.

MONNIOT, Claude. — Laboratoire d'Ecologie générale, 4, avenue du Petit-Château, 91-Brunoy, France.
MONNIOT, Françoise. — Même adresse.
MUUS, Kirsten. — Marinbiologisk laboratorium, Helsingor (Elsinore), Danmark.
MUUS, Bent J. — Danmark Fiskeri og Havundersogelser, Charlottenlund Slot, Charlottenlund, Danmark.
DE NAUROIS, René. — Faculté libre de Toulouse, 31-Toulouse, France.
NIAUSSAT, Pierre Marie. — Muséum National d'Histoire Naturelle, Division de Biologie générale et écologie, 57, rue Cuvier, 75-Paris (5e), France.
NIELSEN, Claus. — Marine Biological Laboratory, Helsingor, Danmark.
NIENHUIS, Pieter-H. — Hydrobiologisch Institut, Afd. Delta, Onderzoek, Nederland.
NIENHUIS SNATERSE, Arine. — Même adresse.
OLIVIER, Marie-Thérèse. — Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de Rennes, 35-Rennes, France.
PANOUSE, Jean-Bertrand. — Faculté des Sciences de Bordeaux, 33-Talence, France.
PANOUSE, Jean (Mme). — Même adresse.
PARIS, Jean. — Station de Biologie marine et lagunaire, 34-Sète, France.
PARISE, Agostino. — Ist. de Zoologia, Università di Padova, Italia.
PARRIAUD, Henri. — Laboratoire de Botanique, Faculté des Sciences de Bordeaux, 33-Talence, France.
PAUW de, Niels. — Rüksuniverstair/Centrum Laboratorium voor Oekologie, Middelheimlaan, 1 Antwerpen. Belgie.
PEARCE, Jack Bodell. — Sandy Hook Marine Laboratory, Highlands, N.J. 07732 U.S.A.
PEARCE, Ruth E. — Même adresse.
PEARSON, Thomas Hay. — Marine Station, Millport, Isle of Cumbrae, Scotland.
PEARSON, Thomas (Mrs). — Même adresse.
PERSOONE, G. — Université de l'Etat, Laboratoire d'Ecologie, Gand, Belgique.
PLANTE, Raphaël. — O.R.S.T.O.M., B.P. 68, Nossi-Bé, Madagascar.
PLANTE-CUNY, Marie-Reine. — O.R.S.T.O.M., B.P. 68, Nossi-Bé, Madagascar.
PLASKETT, Yean (Miss). — Welcome Marine Laboratory, Robin Hood's Bay, Yorkshire, England.
PLATT, Nicholas E. — Marine Science Laboratory, Menai Bridge, Anglesey, England.
QUIGNARD, Jean-Pierre. — Station de Biologie marine et lagunaire, 34-Sète, France.

RAIBAUT, André. — 3, résidence du Rond-Point-D'Assas, 34-Montpellier, France.

REBECQ, Jacques. — Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de Rennes, 35-Rennes, France.

REES, Edward. — Marine Science Laboratory, Menai Bridge, Anglesey, U.K.

REGNAULT, Michèle. — Station Zoologique, 06 - Villefranche-sur-Mer, France.

REINWALD, Gunde. — Zool. Institut der Universität A-1010 W. Wien, Osterreich.

RETIÈRE, Christian. — Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de Rennes, 35-Rennes, France.

REYS, Jean-Pierre. — Station marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13-Marseille (7e), France.

RHEINHEIMER, Gerhard. — Institut für Meereskunde der Universität, 23, Kiel, Deutschland.

RICARD, Michel. — Laboratoire de Cryptogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 12, rue de Buffon, 75-Paris (5e), France.

RIEGER, Reinhard. — Zool. Institut der Universität A-1010 W. Wien, Österreich.

RUSSEL, George. — Hartley Botanical Laboratories. The University, Liverpool 3, U.K.

RUSSEL, George (Mrs). — Même adresse.

SANDERS, Howard Laurence. — Woods Hole Oceanographic Institution, Massachusetts, U.S.A.

SARMA, A.H. — Viswanatha, Institut für Meereskunde, Hohenbergstrasse 2, 23 Kiel, Deuschland.

SCHMIDT, Peter. — 34, Göttingen, 11 Zoolog. Institut. Berliner str. 28. Deutschland.

SCHMIDT, Peter (Frau). — Même adresse.

SCHNEIDER, Joachim. — Institut für Meereskunde, Abteilung Marine Mikrobiologie, 23 Kiel, Deutschland.

SCHRAMM, Winfrid. — Institut für Meereskunde, Abeilung Marine Mikrobiologie, Hohenbergstrasse 2, 23 Kiel, Deutschland.

SCHROM, Heinrich. — Wien, 1180 Pötzleinsdorferstr. 194, Autriche.

SCHUMANN, Karl. — Biologische Anstalt Helgoland, 2192 Helgoland, Deutschland.

SCHUTZ, Liselotte. — Zoologisches Institut der Universität, Kiel, Deutschland.

SCHWENKE, Heinz. — Inst. Meereskunde Universität Kiel, 23 Kiel, Niemannsweg 11, Deutschland.

SCHWENKE, Heinz (Frau). — Même adresse.

SERENE, Philippe. — Laboratoire d'Océanographie biologique, Faculté des Sciences, 9, quai Saint-Bernard, 75-Paris (5e), France.

SHAMEEL. — Inst. Meereskunde Universität Kiel, 23 Kiel, Niemannsweg 11, Deutschland.

SHOTTON, Ross. — Facjell Bach, Llanddeiniden, Caernarvon, Wales, U.K.

SIDOROV, Constantin. — Station marine d'Endoume, rue Batterie-des-Lions, 13-Marseille (7e), France.

SKRESLET, Stig. — Marine Biological Station, Tromsö, Norway.

SKRESLET, Stig (Mrs). — Même adresse.

SOENEN, Michel. — Clos Bonaparte A 3, rue du Dr-Barrois, 83-Toulon, France.

SOLEMDAL, Per. — Fantoftasen, 32, Minde, Bergen, Norge.

SOURNIA, Alain. — Laboratoire des Pêches d'Outre-mer, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, 75-Paris (5e), France.

STANLEY, Daniel J. — Smithsonian Institution, Division of Sedimentology, Washington D.C. 20560, U.S.A.

STERRER, Wolfgang. — Bermuda Biological Station for Research, St George's West, Bermuda.

STERRER, Wolfgang (Frau). — Même adresse.

SZEKIELDA, Karl. — Goddard Space Flight Center, Greeenbelt, Md., U.S.A.

TESCH, Friedrich-Wilhelm. — Biologische Anstalt Helgoland, Zentrale-Hamburg 2, Hamburg 50, Palmaille 9, Deutschland.

THANE-FENCHEL, Anne. — Marinbiologisk Laboratorium 3000 Helsingor, Danmark.

THORSON, Gunnar. — Marinbiologisk Laboratorium, 3000 Helsingor, Danmark.

THORSON, Ellen (Mrs). — Même adresse.

THUET, Pierre. — Laboratoire de Physiologie des Invertébrés, Faculté des Sciences, 34-Montpellier, France.

THUET, Pierre (Mme). — Même adresse.

TOPINKA, Verry. — Idle Hour Blvd., Oakdale, New-York, U.S.A.

TOULEMONT, Anne. — Institut Océanographique, 195, rue Saint-Jacques, 75-Paris (5e), France.

TRILLES, Jean-Paul. — Laboratoire de Physiologie des Invertébrés, Faculté des Sciences, 34-Montpellier, France.

TRILLES, Jean-Paul (Mme). — Même adresse.

URLACHER. — Laboratoire Central d'Hydraulique de France, 12, rue Eugène-Renault, 94-Maisons-Alfort, France.

VADER, Sunniva. — Physiological Institute Arstadv, 19 Bergen, Norway.

VADER, Wim J.M. — Biological Station, Blomsterdalen, Norway.

VILKUIN. — Commissariat à l'Energie Atomique, Centre de la Hague, B.P. 209, 50-Cherbourg, France.

VILKUIN (Mme). — Même adresse.

VITIELLO, Pierre. — Station marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13-Marseille (7e), France.

VLASBLOM, Adriaan. — Hydrobiologisch Instituut. Vierstraat 28, Yerseke, Nederland.

VON WAHLERT, Gerd. — 114, Ludwigsburg, Arsenplatz 3, Deutschland.

WEBB, Joseph E. — Department of Zoology, Westfield College, University of London, London, England.

WEBB, Joseph E. (Mrs). — Même adresse.

WEILL, Robert. — Institut de Biologie marine, 33-Arcachon, France.

WEILL, Robert (Mme). — Même adresse.

WILLIAMS, Robert. — Scottish Marine Biological Association, Oceanographic Laboratory, 18 Craighall Road Edinburg, Scotland, U.K.

WILLIAMS, Robert (Mrs). — Même adresse.

WOLFF, Wim. — Delta Institute for Hydrobiological Research Yerseke 2, Nederland.

WOLFF, Wim. — Même adresse.

WOLK, Bruce. — Idle Hour Blvd. Oakdale, New-York, U.S.A.

YOUNG, David Kenneth. — Zoology Department, University of South Florida, Tampa, Florida 33620, U.S.A.

ZAVODNIK, Dusan. — Institut Za Biologiju Mora, Rovinj, Yugoslawia.

IMPRIMERIE LOUIS-JEAN
Publications scientifiques et littéraires
TYPO - OFFSET
05 - GAP - Téléphone 14-23 14-24

Dépôt légal 198 - 1971