

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Vol. 34 n° 2/3 — Juin-Sept. 1984

Périodique d'écologie - Publication trimestrielle

VIE ET MILIEU
PÉRIODIQUE D'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE
LABORATOIRE ARAGO - UNIVERSITÉ P. et M. CURIE

Vie et Milieu publie des contributions dans les domaines de l'Ecologie, de la Biologie et de la Systématique dans les milieux marins, lagunaires et terrestres. Toutes les disciplines de l'Océanographie y sont représentées, y compris les aspects géologiques et physiques.

La revue est une publication trimestrielle; chaque volume annuel comprend 4 fascicules groupant 400 pages et présente des articles originaux, des communications de synthèse et des notes brèves, en Français ou en Anglais.

Les manuscrits sont reçus par le Professeur J. SOYER, Directeur de la Publication, ou par Mme N. COINEAU, Secrétaire de Rédaction (Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France). Ils ne seront acceptés qu'après avoir été soumis à l'approbation scientifique de deux lecteurs dont les commentaires restent anonymes.

Membres du Comité scientifique international :

A. ANGELIER (Toulouse, France), M. BACESCO (Bucarest, R.P. Roumanie), M. BATTAGLIA (Padoue, Italie), M. BLANC (Paris, France), C.F. BOUDOURESQUE (Marseille, France), P. BOUGIS (Paris, France), C. COMBES (Perpignan, France), C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris, France), P. DRACH (Paris, France), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan, France), J. FOREST (Paris, France), R. HESSLER (La Jolla, U.S.A.), A. IVANOFF (Paris, France), W. KÜHNELT (Vienne, Autriche), M. KUNST (Prague, Tchécoslovaquie), M. LAMOTTE (Paris, France), L. LAUBIER (Paris, France), P. LUBET (Caen, France), R. MARGALEF (Barcelone, Espagne), M. PAVANS DE CECCATY (Lyon, France), J.M. PÉRÈS (Marseille, France), J. POCHON (Paris, France), P. REY (Toulouse, France), H. SAINT GIRONS (Paris, France), M. VACHON (Paris, France), E. VIVIER (Lille, France).

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

Abonnements/Subscriptions 1984

	FRANCE	AUTRES PAYS
Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i>	470 F	550 F

Adresser le paiement à l'ordre de / *Address payment to the order of:*

Vie et Milieu, Laboratoire Arago, 66650 BANYULS-SUR-MER, FRANCE

Les abonnements partent du premier numéro de l'année / *Subscriptions begin with the first calendar year*

Le fascicule 1984 :	FRANCE	ÉTRANGER
	104 F	134 F

Numéros séparés de l'année, volumes antérieurs, suppléments et faunes des Pyrénées-Orientales, collections complètes, disponibles / *Back issues and volumes, supplements and Faunas of Pyrénées-Orientales, complete collections, available:*
VIE ET MILIEU - Laboratoire Arago - F. 66650 BANYULS-SUR-MER

VIE ET MILIEU, 1984, 34 (2/3)

SOMMAIRE — SUMMARY

Carbon budget for a high energy surf zone	A. McLACHLAN and G. BATE	67
Comparative study of Mercury and Cadmium exposure in a freshwater fish (<i>Brachydanio rerio</i>); histological microanalysis of Cd-induced mineral concretions	Ph. DELAMARRE and M. TRUCHET	79
The embryonic development of the Octopus <i>Scaevurgus unicirrhus</i> (Mollusca, Cephalopoda). Additional data and discussion	S. von BOLETZKY	87
Composition et fluctuations des peuplements de Cladocères dans deux lacs-tourbières du Massif Central (France)		
<i>Composition and fluctuations of Cladoceran communities in two Peat-Bogs of the Massif Central (France)</i>	A.J. FRANCEZ	95
Étude comparative entre les peuplements de Barbeaux des Barrages de Bermejales et Cubillas (Granada, Espagne)		
<i>Comparative study of the barbel stocks in the reservoirs of Bermejales and Cubillas (Granada, Spain)</i>	J. LUCENA	105
Les populations de Civelles d' <i>Anguilla anguilla</i> L. en migration dans l'estuaire de la Gironde (France)		
<i>Migrating glass-eel populations (Anguilla anguilla L.) in the Gironde estuary (France)</i>	I. CANTRELLE	109
<i>Hymenolepis claudevaucheri</i> n. sp. (Cestoda : Hymenolepididae), premier Helminthe connu chez le plus petit Mammifère vivant, <i>Suncus etruscus</i> (Savi, 1822) (Insectivora : Soricidae). Révision critique des Cyclophyllidae décrits chez <i>Suncus murinus</i> (Linnaeus, 1766)		
<i>Hymenolepis claudevaucheri</i> n. sp. (Cestoda : Hymenolepididae), first record of a helminth in the smallest known living mammal, <i>Suncus etruscus</i> (Savi, 1822) (Insectivora : Soricidae). Critical revision of the Cyclophyllidea described in <i>Suncus murinus</i> (Linnaeus, 1766)	S. MAS-COMA, R. FONS, M.T. GALAN-PUCHADES et M.A. VALERO	117
Le phytobenthos de la frange infralittorale dans le port de Port-Vendres (Pyrénées-Orientales, France). Deuxième partie		
<i>The phytobenthos of the infralittoral fringe in the Port-Vendres harbour (Pyrénées-Orientales, France). Second part</i>	J. MARCOT-COQUEUGNIOT, C.F. BOUDOURESQUE et T. BELSHER	127
Flore marine de la région de Cabo Frio (Brésil). 4. Sur une espèce nouvelle du genre <i>Peyssonnelia</i> (Cryptonémiales : Rhodophyta)		
<i>Marine flora of Cabo Frio (Brazil). 4. On a new species of Peyssonnelia (Cryptonemiales : Rhodophyta)</i>	Y. YONESHIGUE	133
<i>Lionorus carapinus</i> (Goode et Bean, 1883) (Pisces, Macrouridae) et <i>Synaptura lusitanica</i> Capello, 1868 (Pisces, Soleidae) en Méditerranée		
<i>Lionorus carapinus</i> (Goode and Bean, 1883) (Pisces, Macrouridae) and <i>Synaptura lusitanica</i> Capello, 1868 (Pisces, Soleidae) in the Mediterranean Sea	J. MATALANAS	139
Rythmes et rations alimentaires des juvéniles de deux espèces de Pleuronectiformes de Méditerranée occidentale.		
<i>Feeding periodicity and rations of the juveniles of two species of Western Mediterranean Pleuronectiforms</i>	L. TITO DE MORAIS	141
Feeding ecology of littoral Gobbid and Blennioid fishes of the Banyuls area (Mediterranean Sea). II. Prey selection and size preference	C. DIETER ZANDER and JOACHIM BERG	149
Analyses d'ouvrages / Book reviews.		159

CARBON BUDGET FOR A HIGH ENERGY SURF ZONE

Anton McLACHLAN and Guy BATE

*Zoology and Botany Departments
University of Port Elizabeth
P.O. Box 1600, PORT ELIZABETH
6000 South Africa*

SABLE
PLAGE
VAGUES
CARBONE
BUDGET ÉNERGÉTIQUE

RÉSUMÉ. — Cet article décrit la structure et le budget énergétique d'un écosystème comprenant une plage et la zone de vagues déferlantes. Cette dernière est du type intermédiaire, caractérisée par des bancs de sable, canaux et courants tournants, dont la forme et l'étendue changent selon la force des vagues. Les fortes accumulations de Diatomées sont les seules sources de production primaire et totalisent 99 kg C.m⁻¹. an⁻¹ dans un système mesurant 500 m de large. Ces Diatomées s'accumulent à la surface de la zone des vagues pendant la journée et se dispersent le soir à l'arrière de cette zone où elles coulent. 22 % de la production primaire sont libérés sous forme de matière organique dissoute. Les détritits provenant principalement du phytoplancton représentent 13,4 kg C.m⁻¹ en moyenne. La production primaire est utilisée selon quatre voies différentes : par la faune interstitielle des sédiments, par la macrofaune, par la chaîne microbienne et comme matériel exporté hors du système. On estime que la chaîne microbienne est le plus important de ces processus du point de vue quantitatif. Puis vient la chaîne trophique comprenant la macrofaune, seconde en importance, qui est dominée par la chaîne phytoplancton-zooplancton-Poissons, quoique le benthos soit lui aussi important. L'ensemble plage-zone de déferlement apparaît donc comme un écosystème autonome exportant du Carbone vers le large.

SAND
BEACH
SURF
CARBON
ENERGETICS

ABSTRACT. — This paper reviews the structure and energetics of a high energy beach-surf ecosystem in South Africa. The surf zone is of an intermediate type characterized by bars, channels and rip currents which change in pattern and extent with changing wave climate. Rich accumulations of surf zone diatoms are the only source of primary production which totals 99 kg C.m⁻¹.y⁻¹ in a system 500 m wide. These diatoms accumulate at the surface within the surf zone during the day and disperse outside the breakers at night after sinking. 22 % of primary production is exuded as DOM. Detritus, mostly of phytoplankton origin, averages 13,4 kg C.m⁻¹. Primary production is utilized in four ways — by the interstitial fauna of the sediments, by the macroscopic fauna, by the microbial loop and as export from the system. The microbial loop is suggested to be quantitatively the most important of these pathways. The macrofauna food web is second in importance and is dominated by the phytoplankton — zooplankton — fish pathway although benthos is also important. It is concluded that this is a self-sustaining ecosystem which is a net exporter of carbon to the nearshore zone.

INTRODUCTION

Exposed sandy beaches dominate many of the world's open shorelines. Such beaches occur in a range of morphodynamic types dependent on sand particle size and degree of wave action. These

morphodynamic types range from steep reflective beaches with no surf zone, through various intermediate states with well developed surf zones dominated by rip currents, to flat dissipative beaches where very broad surf zones with many lines of waves cause a gradual loss of wave energy (Short and Wright, 1983). Low wave energy and coarse

sand result in reflective beaches while fine sand and high wave energy result in dissipative beaches. Intermediate beach types dominate most temperate open coasts and are characterized by the presence of bars and troughs in the surf zone, strong rip currents and a high degree of variability in space and time. Most beaches along the South African coast are of this latter type, seldom reaching the dissipative or reflective extremes.

As in other areas, most early ecological work on South African beaches concerned the intertidal biota, particularly the macrofauna (Brown 1964, 1971; McLachlan 1977; McLachlan *et al.* 1981a; Griffiths *et al.* 1983). Extensive studies on the macrofauna and interstitial fauna of beaches near Port Elizabeth led to a synthesis of information on beach energetics in this area (McLachlan *et al.* 1981b). This indicated that approximately two thirds of the energy entering beach food chains was consumed by the interstitial fauna while large population of macrofauna filter feeders were responsible for most of the remainder. The realisation that surf phytoplankton blooms were a typical feature of these surf zones (McLachlan and Lewin 1981) and that they could supply most of the food requirements of the beach fauna, while the fauna in turn could regenerate significant amounts of nutrients, led to the hypothesis that the beach and surf zone should be seen together as a functional ecosystem (McLachlan 1980; McLachlan *et al.* 1981b). In this hypothesis the boundaries of this system are the dune-beach margin on the landward side and the outer limit of surf circulation cells on the seaward side. Surf phytoplankton represent the primary producers with all macroscopic fauna the consumers and interstitial fauna the decomposers.

This hypothesis suggested that the intertidal beach could no longer be studied in isolation, but that understanding of the structure and function of the beach-surf zone ecosystem required investigation of the fauna and flora of the surf zone and nearshore as well. Consequently a program was initiated which included investigation of surf zone biota within an ecosystem framework. The purpose of this review is to bring together the information that has been gained since extension of our research into the surf zone to provide a preliminary evaluation of energy flow in the beach-surf zone ecosystem as a whole.

STUDY AREA

The study area (Fig. 1) near Port Elizabeth (25°40'E 34°00'S) has been generally described by McLachlan *et al.* (1981b). Most of the shoreline of Algoa Bay consists of sandy beaches which have been the subject of many investigations over the past decade. Current research is concentrating on Sundays River beach as this is typical of the area and

close to the average in terms of sand particle size, wave action and faunal biomass. The beach is uninterrupted for 42 km from the Sundays River mouth to the headland at Woody Cape and is backed by a very extensive system of shifting dunes of the transverse type. Being on the northern shores of Algoa Bay the beach experiences little protection from oceanic swells which mainly approach from the south west (Beckley and McLachlan 1979). The subtidal is characterized by a gently shelving bottom. Sand particle size on the beach and in the nearshore is generally of medium grade and ranges 200-400 μm (McLachlan 1977; McLachlan *et al.* 1984a; Malan and McLachlan 1984).

Tides are semidiurnal subequal with a maximum spring range of 2.1 m and sea temperatures range maximally 10-25°C. Small local upwelling can occur for brief periods (1-3 days) in summer following strong easterly winds (Shumann *et al.* 1982).

METHODS

As this paper builds on the earlier review of energetics of the beach fauna (McLachlan *et al.* 1981b) most of the basic information on macrofauna energy budgets will not be recounted, but rather emphasis will be placed on subsequent work in the surf zone. The data base for this review is thus published information, theses and unpublished data from ongoing projects.

Physical features

A depth profile and sediment particle size parameters as well as vertical gradients in the surf zone sediments have been evaluated by McLachlan *et al.* (1984a) and Malan and McLachlan (1984). In addition we have detailed information of wave heights and surf zone morphology based on two separate weeks of intensive study, including monitoring the movement of rhodamine dye by aerial photography. Further, we have records of weekly changes in surf zone morphology and wave height covering a year of ground surveys and aerial photography. This has allowed estimation of the relationship between surf zone width, bar and trough distribution, water circulation, incident wave height and wind.

Phytoplankton

Surf phytoplankton blooms caused by the diatoms *Anaulus birostratus* and *Aulacodiscus kittoni* have been studied for two years. Their frequency and extent of occurrence has been evaluated in relation to prevailing winds. Distribution has been

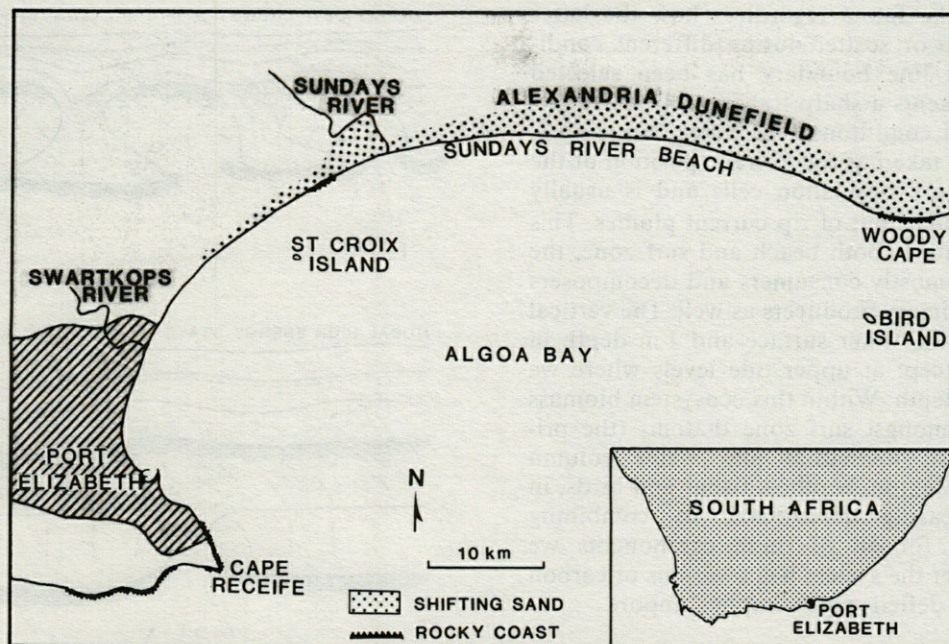


Fig. 1. — The study area.

investigated in relation to surf zone circulation and preliminary estimates of biomass and primary production made (Sloff 1984). The distribution of chlorophyll inside and outside the surf zone has been quantified on short (24 h) and long (1 year) time scales by sampling from boat and helicopter with analyses for chlorophyll, phaeopigments and cell numbers. More refined estimates of primary production, DOM exudation and ecophysiology of these diatoms are under way (Campbell and Bate, pers. comm.). Primary production estimates have used both oxygen electrode and ^{14}C techniques.

Faunal energetics

Beyond the early studies of macrobenthic fauna, extensive quantitative zooplankton sampling has been undertaken outside and inside the surf zone (Wooldridge 1983; Romer 1985). This has included several intensive short term studies of 24 h — 10 days. Studies of the biology and energetics of dominant zooplankton species have also been undertaken (Cockroft 1983; Wooldridge pers. comm.).

An extensive seine netting and angling program for surf zone fishes has included three beaches and spanned three years (Lasiak 1982; Rossouw 1983; Romer 1985) and gill netting studies (Romer, pers. comm.) as well as investigations of consumption, respiration and excretion of dominant species are under way (Du Preez, pers. comm.).

Benthic fauna has been sampled by air-lift suction methods inside and outside the surf zone (McLachlan *et al.* 1984a). The swimming crab, *Ovalipes*

punctatus, an important component of the surf zone fauna, has also been investigated and an energy budget determined (Du Preez 1981). Work has also continued on dune ecology and dune-beach interactions (McLachlan *et al.* 1985; Ascaray 1985; van Sensus 1984; van der Merwe and McLachlan 1985).

Carbon budget and assumptions

In putting together a budget for this system we decided to use carbon as the currency since this is a unit in which primary production is measured. For faunal population energy budgets we use the formula :

$$C = P + R + F + U$$

where C = consumption, P = production, R = respiration, F = faeces and U = excretion (Ricker 1968; Crisp 1971). All faunal dry mass or calorific values have been converted to carbon assuming carbon = 40 % dry mass (Winberg 1971) or $\lg C = 50 \text{ KJ}$ (Crisp 1971, Salonen *et al.* 1975). As we have only measured P and R terms for most species the F component was calculated assuming an assimilation efficiency of 70 % (Ikeda & Motoda 1978, Elmgren 1984) and no carbon output in U. The unit of environment has been taken as a 1 m wide strip from the drift line out to 10 m depth, a distance of about 500 m.

Because such a beach-surf zone environment is very dynamic and expands and contracts rapidly in response to storm and calm conditions, the use of 1 m^2 as the standard unit of area is not feasible. A 1 m wide strip through the whole system will always

encompass all the fauna regardless how the latter may concentrate or scatter during different conditions. The drift line boundary has been selected because it represents a sharp transition from intertidal to terrestrial conditions. The outer boundary is less clear, but is taken as the average position of the outer limit of surf circulation cells and is usually visible as the outer limit of rip current plumes. This system thus includes both beach and surf zone, the former housing mostly consumers and decomposers and the latter primary producers as well. The vertical boundaries are the water surface and 1 m depth in the sediment except at upper tide levels where we worked to 2 m depth. Within this ecosystem biomass is partitioned amongst surf zone diatoms (the primary producers), interstitial and water column microbes, zooplankton, benthos, fishes and birds, in order of decreasing importance. By combining energy budgets for all of these components we calculate whether the system has a surplus of carbon for export or a deficit which implies import.

RESULTS AND DISCUSSION

The Physical Environment

Wave height at the break point at Sundays River beach ranges 1-6 m. During summer and autumn, when westerly winds are at their weakest and alongshore south-east winds are common, wave height is mostly 1-3 m and the surf zone assumes a modal state corresponding to the transverse bar-rip system (Fig. 2) of Short and Wright (1983). In this state the surf zone averages 150-250 m wide, crescentic bars weld to the shore in many places and there are clearly defined rip channels. While the surf zone hardly ever reduces to a lower energy state (i.e. more reflective state with narrower surf zone) that this, it can rapidly expand to a higher energy (more dissipative) state during storms or strong south-westerly winds. During winter and spring, when strong south-westerly winds predominate, wave height is mostly 2-5 m and the modal surf zone state corresponds to the higher energy longshore bar-trough system (Fig. 2) of Short and Wright (1983). Here the surf zone averages 200-400 m wide with a pronounced bar where the waves first break, followed by a trough and then another bar welded with the beach. The inner bar has rip currents emptying into the trough while more pronounced rips break the outer bar in places. Generally, however, rip currents are a less prominent feature of this state than the lower energy state. From this state the surf zone can expand into a fully dissipative state during storms when maximum breaker height exceeds 5 m. It can reduce via a crescentic bar system to the transverse bar-rip system following a few days of calm seas during which the bars move onshore.

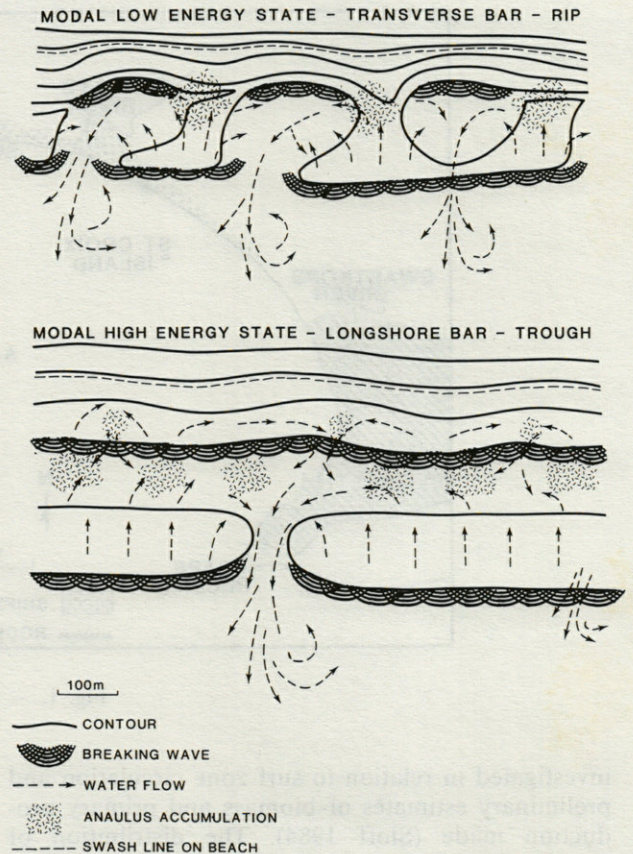


Fig. 2. — Diagrammatic representation of beach-surf zone morphology and water circulation during modal low and high energy conditions in the study area.

In both of the above modal states rip currents generally flow through the outer bars, emptying surf zone water behind the breakers. These rip-heads usually spiral to one side and break up. Much of the water discharged in this fashion rapidly circulates back into the surf zone, resulting in a cellular type of circulation pattern. Some water disperses further offshore where it may also recirculate into the surf zone at a slower rate or exchange with nearshore water. We have not yet quantified the extent of this or the outer limit of recirculating water, but it is at least 500 m offshore under most conditions.

Phytoplankton distribution and primary production

There are no macrophytes in this system and the surf zone is characterized by diurnal 'blooms' of the diatom *Anaulus birostratus* Grunow (McLachlan and Lewin 1981) with *Aulacodiscus kittoni* also common. *A. birostratus* makes up 90% of cell numbers. Besides *A. kittoni*, other important forms are *Shroederella* sp, *Asterionella* sp, *Thalassiothrix* sp and *Navicula* sp. The dominance of *A. birostratus* is not as pronounced at night when it makes up 30-40% of the total cell numbers. These accumulations are associated

with rip currents (Fig. 2) during the day but disperse at night due to the cells' sinking (Sloff *et al.* 1984a). The accumulations take the form of a smooth foam on the water surface and most cells are concentrated in the surface centimeter (Lewin and Hruby 1973; Sloff 1984). Sinking in the afternoon results in these cells being carried outside the surf by rip currents where they accumulate near or on the bottom (Talbot, pers. comm.) or in the sediments (Malan and McLachlan 1984). After dark, both diatom species are virtually absent from the surf zone (Sloff *et al.* 1984a). During early morning the diatom cells rise to the surface and are advected into the surf zone again.

The frequency and extent of these surf phytoplankton accumulations is controlled by the prevailing winds (Sloff *et al.* 1985). Strong onshore winds result in high energy surf and rich diatom accumulations.

During the day the highest chlorophyll concentrations occur inside the surf zone. This drops off rapidly outside the breakers where virtually no *Anaulus* is found (Talbot, pers. comm.), indicating that the buoyancy mechanism of the diatoms is highly efficient in keeping them in the surf zone. This implies that during the day the breaker line, rather than the outer limit of surf circulation cells, may function as the seaward boundary of this system. The surf diatom accumulations form near the base of rip currents during low energy conditions and in the trough during high energy conditions (Fig. 2).

Estimates of phytoplankton phytomass are made difficult by the dynamic nature of the surf environment and the patchiness of diatom accumulations. A number of estimates have been made based on (1) counts of accumulation numbers and size relative to surf zone area and (2) ignoring accumulations and simply taking background cell numbers. On average there are five accumulations per km, the result of an approximate rip current spacing of 200 m.

Work on the determination of *Anaulus* phytomass is still in progress hence, for the estimation of phytomass in this system we used the ratio suggested by Strickland (1972), of 100 gC per g chlorophyll *a*. Using an average bloom intensity for the year, the estimated phytomass inside the breaker zone (250 m) and outside (250 m) was 264 C · m⁻¹ and 382 gC · m⁻¹ respectively. Although the chlorophyll concentration inside the breakers is usually much higher than outside, the greater volume of water outside results in the values reported here.

In order to estimate the annual primary production of the whole system (out to 500 m and 10 m depth), it was necessary to measure rates of production in the laboratory and then integrate the unit values to the whole system. Primary production has been measured using both ¹⁴C (light and dark bottle) uptake and O₂-evolution (polarographic oxygen

electrode) (Campbell 1984; Campbell *et al.* 1985a, 1985b). The ratio of O₂ evolved to ¹⁴C taken up was found to be approximately 1.2 which is an agreement with the data of Strickland (1960). Using samples of water taken every 2 km on three separate occasions for the whole 42 km stretch of beach, primary production using the ¹⁴C incorporation method was 4.7 MC · L⁻¹ at 400 M · m⁻² s⁻¹ photosynthetic photon flux density (PPFD) and 15°C. The photosynthetic rate at 15°C has been shown (E. Campbell, pers. comm.) to be very low. Using the oxygen electrode, primary production between 15 and 25°C has a Q₁₀ of 2.

Light saturation of *A. birostratus* occurred at about 800 M · m⁻² · S⁻¹ (PPFD). The attenuation of light in surf-zone water at the study site has been measured (Bate *et al.*, 1984). Using these data and the photosynthetic light response curves of Campbell (1984), it was possible to calculate a value for a whole year at 17.5 °C (mean of 15 °C winter, and 20 °C summer) which represented primary production.

The data indicate that about 65 kg C · m⁻¹ y⁻¹ is fixed within the breaker zone and about 34.1 kg C · m⁻¹ yr is fixed in the outer 250 m beyond the breakers. In all, therefore, 99.1 kg C · m⁻¹ · y⁻¹ would be produced within the system. This is 198 gC · m⁻² · y⁻¹, above the mean value for continental shelves of 164 hC · m⁻² · g⁻¹ and close to the mean for upwelling zones of 227 gC · m⁻² · y⁻¹ (Mann 1982). Campbell (1984) has shown that 20-25 % of this primary production goes directly to D.O.M. Hence, in round figures, the primary production on an annual basis is 78 kg C · m⁻¹ into P.O.M. and 22 kg C · m⁻¹ into D.O.M. Campbell (1964) showed that of the D.O.M. exuded by *A. birostratus*, only 6.9 % was to be found in the basic (proteinaceous) fraction.

Using the P.O.M. value of 78 kg C · m⁻¹ y⁻¹ the *A. birostratus* division rates can be seen to be 153 gC · d⁻¹ from 264 gC or about 1 division every 1.7 days inside the breaker zone and 59 gC · d⁻¹ from 382 gC · or 1 division every 6.5 days outside the breaker zone.

These beaches generally lack a driftline and macrophyte debris from nearby rocky shores or estuaries is scarce. Detritus is mainly in fine particulate form in the water column (Talbot pers. comm.). About 80 % of surf zone detritus comes from decomposing phytoplankton. Fragmented macrophytes of terrestrial and marine origin and faeces make up most of the remainder. Detritus averages 67 mg · l⁻¹ wet mass in the surf water (Talbot pers. comm.) giving a total wet mass of 167 500 g · m⁻¹ (2500 m³) and 13 400 gC · m⁻¹ assuming 20 % is dry mass and 40 % of this is carbon. Detritus concentrations drop off rapidly outside the surf zone and 1 km offshore they are an order of magnitude lower.

Faunal energetics

The fauna of the beach and surf zone is considered to consist of three distinct components, macroscopic fauna, interstitial fauna in the sediments and microscopic fauna in the water column, namely microbes and protozoans. In clean sandy sediments such as these there is no significant exchange of energy between interstitial benthos, i.e. meiofauna, protozoans and bacteria, and macrobenthos, as the two occupy different spatial habitats and are several orders of magnitude apart in size (McIntyre and Murison 1973; McLachlan 1977; Schwinghamer 1981; Warwick 1984).

The general ecology of intertidal interstitial fauna has been thoroughly covered already and its energetic requirements estimated (McLachlan *et al.* 1981b). Only limited work has been done on subtidal interstitial fauna and its energetic requirements (Malan and McLachlan 1985; Malan pers. comm.). The interstitial fauna is fuelled by dissolved and fine particulate organics flushed into the sand by swash action on the beach (Riedl and Machan 1972; McLachlan 1979, 1982) and by wave pumping in the subtidal (Riedl *et al.* 1972; Swart and Crowley, 1983). Though we have information on most of these processes, the purpose is not to investigate them here and we rather use the single simple estimate of interstitial fauna carbon requirements of 23 000 gC.m.⁻¹y.⁻¹. This is based on the intertidal value taken from McLachlan *et al.* (1981b) and five times this value for a surf zone 500 m wide.

The microscopic food chain of the water column, the microbial loop (Azam *et al.* 1983), has not yet been investigated in our system. Bacteria average about 10⁴–10⁵ml⁻¹ (Talbot pers. comm.) and protozoans 10–10²ml⁻¹ (Romer pers. comm.). They undoubtedly play a major rôle utilizing phytoplankton exudates and POM but we have as yet no estimates of this.

The biomass and energetics of the intertidal macrobenthos have already been reviewed (McLachlan *et al.* 1981a). This fauna is dominated by filter feeding bivalves of the genus *Donax*, *D. serra*, a large species, forms vast populations along Sundays River beach (Wendt and McLachlan 1985) and dominates macrofaunal biomass. A smaller species, *D. sordidus*, dominates the surf zone. Sublittoral macrofaunal biomass has been quantified by McLachlan *et al.* (1984a) and Table I is based on this and Wendt and McLachlan (1985). Scavenging welks of the genus *Bullia* are common in the intertidal and surf zone and the swimming crab, *Ovalipes punctatus*, which preys on *Donax* and *Bullia* is also resident in the surf zone (Du Preez 1983, 1984). Carrion input to the beach, mostly as coelenterates, has been estimated by McGwynne (1980).

The scavenging polychaete worm *Goniadopsis incerta* is abundant outside the breaker zone as are

Table I. — Summary of macrofaunal biomass spectrum for a 1 m strip through beach and surf zone at Sundays River. In brackets behind each group are shown the number of species and feeding group. Values in brackets are estimates based on other species. ff = filter feeders, sc = scavengers, pr = predators, df = deposit feeders, om = omnivores, bf = benthic feeders, zf = zooplankton feeders.

		Biomass gC.m ⁻¹	P/B	R/B	Consumption gC.m ⁻¹ y ⁻¹
Macrobenthos					
<i>Donax</i> spp.	(2 ff)	399	0.7	3.1	2 358
Other f.f.	(5 ff)	34	(2)	(10)	584
<i>Bullia</i> spp.	(5 sc)	9	1.2	12.0	166
<i>Ovalipes punctatus</i>	(1 pr)	6	2.5	20.7	212
<i>Goniadopsis incerta</i>	(1 sc)	24	(2)	(10)	419
Other sc/pr	(13 sc/pr)	32	(2)	(10)	556
Deposit feeders	(3 df)	39	(2)	(10)	666
Zooplankton					
<i>Mesopodopsis slabberi</i>	(1 ff)	160	8	(40)	10 982
<i>Macropetasma africana</i>	(1 om)	200	(4)	10.3	7 300
Others	(50 ff, om, pr)	80	(8)	(40)	5 491
(semi-benthic)					
<i>Gastrosaccus psammodytes</i>	(1 ff)	20	(5)	40.0	1 287
Others	(3 ff, sc)	2	(5)	(40)	129
Fishes					
<i>Liza richardsoni</i>	(1 ff)	20	—	—	522
<i>Rhinobatos annulatus</i>	(1 bf)	20	—	—	522
Benthic feeders	(9 bf)	60	—	—	1 566
Zooplankton feeders	(9 zf)	48	—	—	1 253
Omnivores	(2 om)	8	—	—	209
Piscivores	(6 pr)	8	—	—	209
Birds					
<i>Larus dominicanus</i>	(1 sc)	1	—	—	129
<i>Haematopus moquini</i>	(1 pr)	1	—	—	16
<i>Calidris alba</i>	(1 pr)	1	—	—	14
Others	(17 pr)	1	—	—	32

several other scavenger/predators and a few deposit feeders. Of the total macrobenthic biomass 75 % is intertidal and 25 % sublittoral. Table 1 summarises biomass, P/B and R/B ratios and consumption estimates for all of these species in gC.m.⁻¹ out to 500 m from the beach. Values in brackets represent estimates for species which have not been investigated in detail and are based on data in the literature. Energy budgets for *Donax* and *Bullia* have been discussed before (McLachlan *et al.* 1981b). Du Preez (1983) provides an energy budget for *Ovalipes* and values for the remaining (mostly small) species have been estimated using an average P/B of 2 and R/B of 10. The former is an average value for smaller marine macrobenthos assuming a lifespan of 0.5-ly (Robertson, 1979) and gives a R/B of approximately 10 (McNeill and Lawton, 1970).

Zooplankton has been surveyed both inside and outside the surf zone by Cockcroft (1979), Wooldrige (1983) and Romer (1985). The surf zone zooplankton is dominated by large motile crustaceans, the prawn *Macropetasma africana* inside the surf and the mysid *Mesopodopsis slabberi* outside the breakers, although both species have more extensive distributions. *Macropetasma africana* is mainly taken around phytoplankton accumulations during the day (Romer, 1984) while *Mesopodopsis slabberi* appears

just outside the breakers in vast swarms after dark (Wooldridge, 1983). Both species are omnivores but *M. africana* feeds extensively on the phytoplankton accumulations when they are present.

Also important in the zooplankton are a number of benthic-planktonic species including the mysid *Gastrosaccus psammodytes* (Wooldridge, 1981) and three amphipods. The remainder of the zooplankton consists of copepods, coelenterates, other mysids and fish larvae. In compiling energy budgets for the zooplankton, P/B ratios have been estimated on the basis of body size except for *M. slabberi* where production has been studied by Wooldridge (pers. comm.). The R/B value of 40 obtained for *G. psammodytes* by Dye (1980) has been used for all the zooplankton except *M. africana* where a value of 10.3 was calculated from Cockcroft (1983). *M. africana* is the only one of these species where consumption has been estimated directly (Cockcroft, 1985), the others being calculated from production and respiration assuming 70% assimilation efficiency.

Surf zone ichthyofauna has been studied by Lasiak (1982), Rossouw (1983) and Romer (1985). Lasiak (1984a, b) investigated short and long term fluctuations in surf zone ichthyofauna. Although more than 70 species of teleosts and elasmobranchs have been recorded, only 28 are commonly found in the surf zone and these are listed in Table 1. The mullet *Liza richardsoni* is an important grazer on surf phytoplankton accumulations (Romer, 1984) but also takes mysids and other zooplankton (Lasiak, 1983). The sandshark, *Rhinobatos annulatus* is the dominant benthic feeder and is commonest in summer when females move into the surf to give birth (Rossouw, 1983). The remaining species are divided into benthic feeders, zooplankton feeders, omnivores and piscivores. All of these groups do, however, display highly opportunistic feeding tendencies and *Mesopodopsis* and *Macropetasma* are the major prey items overall (Lasiak, 1983; McLachlan, 1983). Even *Rhinobatos* will take mysids and prawns from the water column when they are abundant (Rossouw, 1983). After zooplankton, macrobenthos and fishes are the major prey items of surf zone fish species respectively.

Estimates of feeding rates, prey selection, excretion and respiration are under way for six dominant fishes (Du Preez pers. comm.). For all these species and all sizes measured, daily consumption ranges maximally 1-20% and averages close to 5% body mass at 20 °C and feeding regimes similar to those experienced in the field. We have therefore used this average value of 5% body mass consumed per day or 1825% per year for all fishes in Table I, assuming also 70% assimilation efficiency.

Birds have been counted, food composition quantified and consumption estimated by McLachlan *et al.* (1980). These values are summarised in Table 1, again assuming 70% assimilation efficiency.

The three major species are the kelp gull, *Larus dominicanus*, the black oystercatcher, *Haematopus moquini* and the sanderling *Calidris alba*.

Energy flow and Carbon budget

Fig. 3 depicts the main flows of energy in the beach-surf zone ecosystem at Sundays River beach. This includes the main dune-beach interactions in the form of birds moving onto the beach to feed and insects blowing onto the beach and into the surf water where they are taken by birds, benthic scavengers and mullet. Within the system phytoplankton primary production is utilized directly by herbivorous and omnivorous zooplankton, filter-feeding macrobenthos and mullet while exudates are utilized by water column microbes and interstitial fauna. Detritus, from phytoplankton breakdown and other sources is utilized by the same faunal components. The remainder of the macroscopic food chain consists of scavenging/predatory macrobenthos, carnivorous fishes and birds. While insects are imported from the land and carrion from the sea, mainly in the form of stranded coelenterates, exports include phytoplankton, detritus and the food consumed by birds and piscivorous fishes. It is assumed that other faunal components migrate out of the system to only a minor extent. This food web diagram has been simplified and converted into a carbon flow diagram in Fig. 4, quantifying only the main routes of carbon flow.

Total primary production out to 500 m from the beach is 99 kg C.m.⁻¹y⁻¹ of which 22% is DOM exudation. In addition 10 kg C.m.⁻¹y⁻¹ is produced as faeces and available as detritus. Much of the primary production may also enter the food chain via the detritus pathway rather than direct grazing on living plant cells. A total of 109 kg C.m.⁻¹y⁻¹ is therefore available in the beach-surf system if imports are ignored. Of this 23 kg or 21% may enter the interstitial system in particulate and dissolved form. This interstitial system produces mainly heat and releases mainly nutrients (Kuipers *et al.* 1981). A further 25% may enter the macroscopic food chain as grazing by zooplankton, benthos and mullet. This leaves 54% or 59 kg C.m.⁻¹y⁻¹ which must 1) be lost to the sediments, 2) enter the microbial loop or 3) be exported to the offshore zone. Intense sediment reworking by waves makes it unlikely that much material is lost to the sediments within this area.

Azam *et al.* (1983) suggest that 10-50% of primary production is utilized by the microbial loop. This is probably the fate of most DOM exudation since bacteria have been estimated to utilize up to 90% of phytoplankton exudates (Wolter 1982, Jensen 1983). The large detritus pool, 13 kg C.m.⁻¹ indicates that much of the phytoplankton may only enter the food chain after some breakdown and this would also implicate a greater rôle for the microbial loop. The

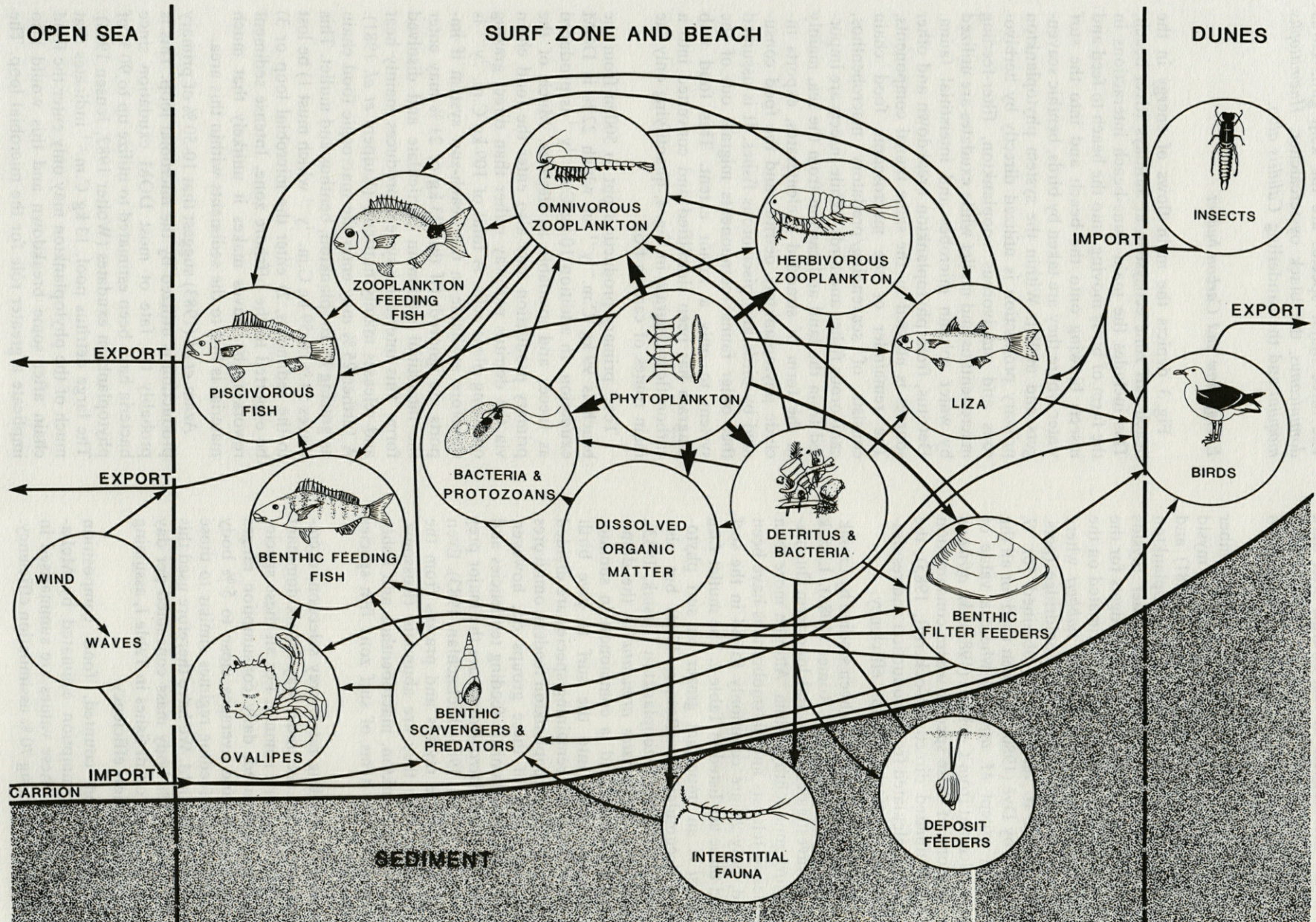


Fig. 3. — Food web for the beach-surf zone ecosystem.

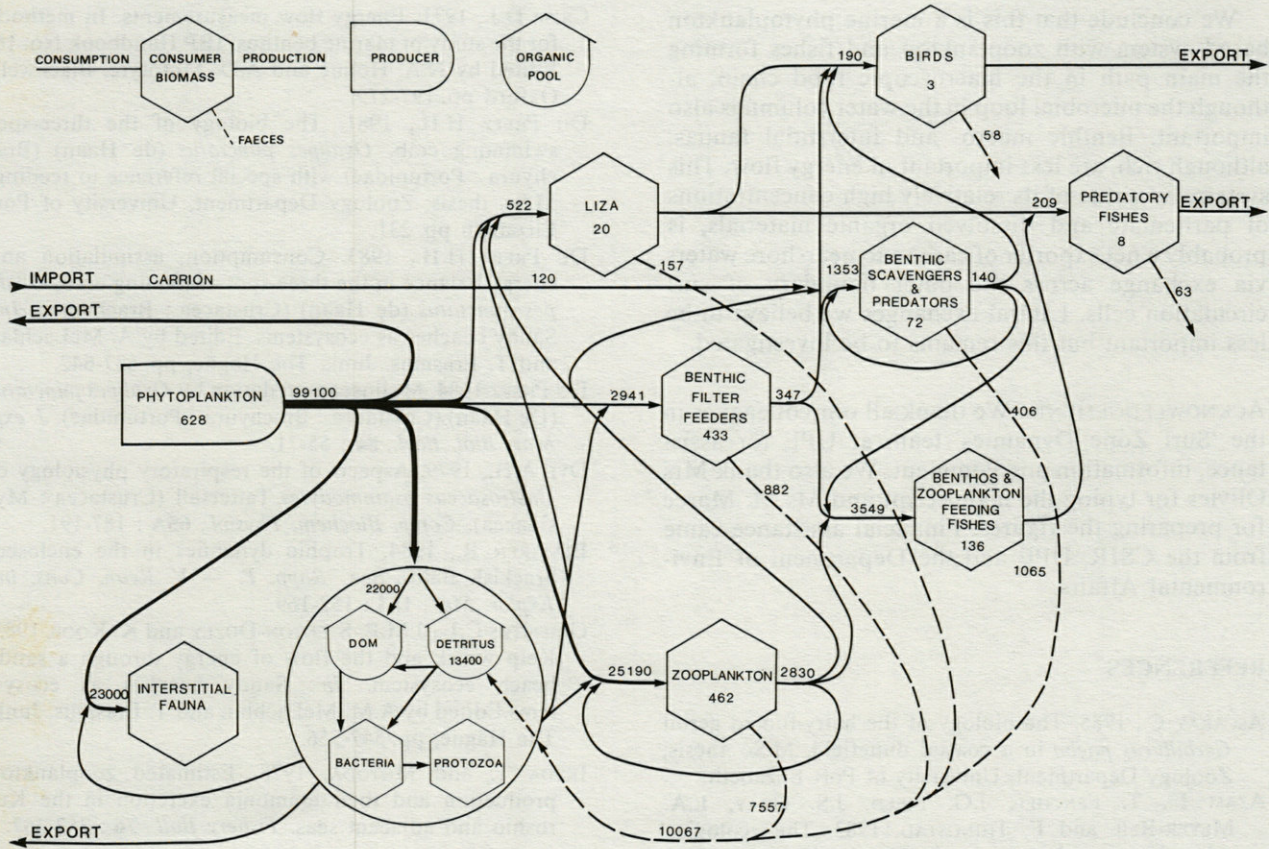


Fig. 4. — Carbon flow through the beach-surf zone ecosystem. All values in $\text{gC} \cdot \text{m} \cdot \text{y}^{-1}$. Broken lines = faeces. Microbial loop enclosed in the large circle.

much higher concentrations of chlorophyll and detritus inside than outside the surf zone, and the observation that most detritus originates from phytoplankton, suggests that particulate organic imports must be of much less importance than autochthonous production. Zooplankton account for most faunal energy consumption and in turn are consumed mainly by fishes. Zooplankton production, allowing for some self-predation, can supply about 78% of the energy needs of non-piscivorous carnivorous fishes. Macrobenthic production available to these fishes (ca $400 \text{ g C.m.}^{-1} \text{ y}^{-1}$) can supply a further 11% of their requirements leaving 11% unaccounted for. These fishes in turn are taken by piscivorous fishes which, together with birds, form the top of the food chain and may be considered visitors to the beach/surf zone.

CONCLUSIONS

The high energy beach-surf zone environment studied in Algoa Bay appears to function as a self-sustaining ecosystem. The base of the food chain

comes from POM and DOM production by surf zone diatoms, the bulk of the primary production occurring within the surf zone. Either directly or via the detritus pathway this fuels the interstitial fauna, the macroscopic food chain and the microbial loop in the water column. The latter probably accounts for most carbon flow in this system, followed by the macroscopic food chain and interstitial fauna. Large crustacean zooplankton form the centre of the macroscopic food chain with fish the top predators. Birds play a minor role.

This ecosystem imports small quantities of insects from land and carrion from the sea and may export large amounts of phytoplankton, detritus and DOM. However, we do not yet have estimates of this export or of the energy requirements of the microbial loop. As about $59 \text{ kg C.m.}^{-1} \text{ y}^{-1}$ is available to the microbial loop from primary production and faeces production, it seems likely that there may be a net export of carbon from this system. The existence of a gradient of chlorophyll decreasing from the surf zone to the offshore indicates that any loss of carbon must be from the surf zone towards the offshore.

We conclude that this is a marine phytoplankton based system with zooplankton and fishes forming the main path in the macroscopic food chain, although the microbial loop in the water column is also important. Benthic macro- and interstitial faunas, although rich, are less important in energy flow. This system, by virtue of its relatively high concentrations of particulate and dissolved organic materials, is probably a net exporter of carbon to nearshore waters via exchange across the outer boundary of surf circulation cells. Lateral exchanges we believe to be less important but this remains to be investigated.

ACKNOWLEDGEMENTS. We thank all our colleagues in the 'Surf Zone Dynamics' team at UPE for assistance, information and comment. We also thank Mrs Olivier for typing the manuscript and Ms M. Maree for preparing the figures. Financial assistance came from the CSIR, UPE and the Department of Environmental Affairs.

REFERENCES

- ASCARAY C., 1985. The biology of the hairy-footed gerbil *Gerbillurus paebe* in a coastal dunefield. M.Sc. thesis, Zoology Department, University of Port Elizabeth.
- AZAM F., T. FENCHEL, J.G. FIELD, J.S. GRAY, L.A. MEYER-REIL and F. THINGSTAD, 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **10** : 257-263.
- BATE G.C., E.E. CAMPBELL and D.R. DU PREEZ, 1985. Light attenuation in surf zone water on the beaches in Algoa Bay (In prep.).
- BECKLEY L.E. and A. McLACHLAN, 1979. Studies on the littoral seaweed epifauna of St. Croix Island. I. Physical and biological features of the littoral zone. *S. Afr. J. Zool.*, **14** : 175-182.
- BROWN A.C., 1984. Food relationships on the intertidal sandy beaches of the Cape Peninsula. *S. Afr. J. Sci.*, **60** : 35-41.
- BROWN A.C., 1971. The ecology of the sandy beaches of the Cape Peninsula, South Africa. Part I : Introduction. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.*, **39** : 247-279.
- CAMPBELL E.E., 1984. Phytoplankton primary production in the surf zone of the Sundays River beach. B.Sc.Hons. thesis, Botany Department, University of Port Elizabeth, 82 pp.
- CAMPBELL E.E., H.P. FOCK and G.C. BATE, 1985a. The exudation of recently fixed photosynthetic products from surf zone phytoplankton of the Sundays River beach (In prep.).
- CAMPBELL E.E., H.P. FOCK and G.C. BATE, 1985b. The influence of environmental factors on the primary production of *Anaulus birostratus* blooms (In prep.).
- COCKROFT A., 1979. Observed trends in the zooplankton of Kings Beach. Honours project, Zoology Department, University of Port Elizabeth.
- COCKROFT A., 1983. Aspects of the biology of the swimming prawn *Macropetasma africanus* (Balss). M.Sc. thesis, Zoology Department, University of Port Elizabeth.
- COCKROFT A., 1985. Food and feeding in the surf zone penaeid *Macropetasma africana* (Balss) (In prep.).
- CRISP D.J., 1971. Energy flow measurements. In methods for the study of marine benthos, IBP Handbook No. 16, Edited by N.A. Holme and A.D. McIntyre, Blackwell, Oxford pp. 197-279.
- DU PREEZ H.H., 1981. The biology of the three-spot swimming crab, *Ovalipes punctatus* (de Haan) (Brachyura : Portunidae) with special reference to feeding. M.Sc. thesis, Zoology Department, University of Port Elizabeth pp. 231.
- DU PREEZ H.H., 1983. Consumption, assimilation and energy balance in the three-spot swimming crab, *Ovalipes punctatus* (de Haan) (Crustacea : Brachyura). In : Sandy beaches as ecosystems. Edited by A. McLachlan and T. Erasmus. Junk, The Hague, pp. 637-642.
- DU PREEZ 1984. Molluscan predation by *Ovalipes punctatus* (De Haan) (Crustacea : Brachyura : Portunidae). *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, **84** : 55-71.
- DYE A.H., 1979. Aspects of the respiratory physiology of *Gastrosaccus psammodytes* Tattersall (Crustacea : Mysidacea). *Comp. Biochem. Physiol.*, **65A** : 187-191.
- ELMGREN R., 1984. Trophic dynamics in the enclosed, brackish Baltic Sea. *Rapp. P. — V. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, **183** : 152-169.
- GRIFFITHS C.L., J.M.E. STENTON-DOZEY and K. KOOP, 1983. Kelp wrack and the flow of energy through a sandy beach ecosystem. In : Sandy beaches as ecosystems. Edited by A.M. McLachlan and T. Erasmus. Junk, The Hague, pp. 547-556.
- IKEDA T. and MOTODA, 1978. Estimated zooplankton production and their ammonia excretion in the Kuroshio and adjacent seas. *Fishery Bull.*, **76** : 357-367.
- JENSEN L.M., 1983. Phytoplankton release of extracellular organic carbon, molecular weight composition, and bacterial assimilation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **11** : 39-48.
- KUIPERS B.R., P.A.W. DE WILDE and F. CREUTZBERG, 1981. Energy flow in a tidal flat ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **5** : 215-221.
- LEWIN J. and T. HRUBY, 1973. Blooms of surf zone diatoms along the coast of the Olympic Peninsula, Washington. II. A diel periodicity in buoyancy shown by the surf zone diatom species, *Chaetoceros armatum* T. West. *Estuar. cstl. mar. Sci.*, **1** : 101-105.
- LASIAK T.A., 1982. Structural and functional aspects of the surf-zone fish community in the Eastern Cape. Ph. D. thesis, Zoology Department, University of Port Elizabeth.
- LASIAK T.A., 1983. The impact of surf-zone fish communities on faunal assemblages associated with sandy beaches. In : Sandy beaches as ecosystems. Edited by A. McLachlan and T. Erasmus. Junk, The Hague. pp. 501-506.
- LASIAK T.A., 1984a. Structural aspects of the surf-zone fish assemblage at Kings Beach, Algoa Bay, South Africa : Short term fluctuations. *Estuar. cstl. shelf Sci.*, **18** : 347-360.
- LASIAK T.A., 1984b. Structural aspects of the surf-zone fish assemblage at Kings Beach, Algoa Bay, South Africa : long term fluctuations. *Estuar. cstl. shelf Sci.*, **18** : 459-483.
- MANN K.H., 1982. Ecology of coastal waters. A systems approach. Blackwell, London. pp. 322.
- MALAN D.E. and McLACHLAN, 1985. Vertical gradients in surf zone sediments. *S. Afr. J. Mar. Sci.* (in press).

- McGwynne L.E., 1980. A comparative ecophysiological study of three sandy beach gastropods in the eastern Cape. M. Sc. thesis, Zoology Department, University of Port Elizabeth.
- McIntyre A.D. and D.J. Murison, 1973. The meiofauna of a flatfish nursery ground. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **53** : 93-118.
- McNeill S. and J.H. Lawton, 1970. Annual production and respiration in animal populations. *Nature*, **225** : 472-474.
- McLachlan A., 1977. Composition, distribution, abundance and biomass of the macrofauna and meiofauna of four sandy beaches. *Zool. afr.*, **12** : 279-306.
- McLachlan A., 1979. Volumes of sea water filtered through Eastern Cape sandy beaches. *S. Afr. J. Sci.*, **75** : 75-79.
- McLachlan A., 1980. Exposed sandy beaches as semi-closed ecosystems. *Mar. environ. Res.*, **4** : 59-63.
- McLachlan A., 1982. A model for the estimation of water filtration and nutrient regeneration by exposed sandy beaches. *Mar. environ. Res.*, **6** : 37-47.
- McLachlan A., 1983. Sandy beach ecology : A review. In : Sandy beaches as ecosystems. Edited by A. McLachlan and T. Erasmus. Junk, The Hague. pp. 321-380.
- McLachlan A., T. Wooldridge, M. Schramm and M. Kuhn, 1980. Seasonal abundance, biomass and feeding of shorebirds on sandy beaches in the Eastern Cape, South Africa. *Ostrich*, **51** : 44-52.
- McLachlan A. and J. Lewin, 1981. Observations on surf phytoplankton blooms along the coasts of South Africa. *Bot. Mar.*, **24** : 553-557.
- McLachlan A., T. Erasmus, A.H. Dye, T. Wooldridge, G. Van Der Horst, G. Rossouw, T.A. Lasiak and L.E. McGwynne, 1981a. Sand beach energetics : an ecosystem approach towards a high energy interface. *Estuar. cstl. mar. Sci.*, **13** : 11-25.
- McLachlan A., T. Wooldridge and A.H. Dye, 1981b. The ecology of sandy beaches in Southern Africa. *S. Afr. J. Zool.*, **16** : 219-231.
- McLachlan A., A.C. Cockroft and D.E. Malan, 1984a. Benthic faunal response to a high energy gradient. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **16** : 51-63.
- McLachlan A., C. Ascaray and P.L. Du Toit, 1985b. Sand movement, vegetation succession and biomass in a coastal dune slack. *J. Anim. Environ.* (in press).
- Ricker W.E., 1968. Introduction. In methods for assessment of fish production in fresh waters. IBP Handbook No. 3 Blackwell, Oxford, pp. 1-6.
- Riedl R.J. and R. Machan, 1972. Hydrodynamic patterns in lotic intertidal sands and their bioclimatological implications. *Mar. Biol.*, **13** : 179-209.
- Riedl R.J., N. Huang and R. Machan, 1972. The subtidal pump : a mechanism of water exchange by wave action. *Mar. Biol.*, **13** : 210-221.
- Robertson A.I., 1979. The relationship between annual production : biomass ratios and lifespan for marine macrobenthos. *Oecologia (Berl.)*, **38** : 193-202.
- Romer G.L., 1985. Food chains associated with surf zone phytoplankton accumulations. M. Sc. thesis, Zoology Department, University of Port Elizabeth.
- Rossouw G., 1983. The biology of the sandshark *Rhinobatos annulatus* in Algoa Bay with notes on other elasmobranch. Ph. D. thesis, Zoology Department, University of Port Elizabeth.
- Salonen K., J. Sarvala, J. Hakala and M. Viljanen, 1976. The relation of energy and organic carbon in aquatic invertebrates. *Limnol. Oceanogr.*, **21** : 724-730.
- Schumann E.H., L.A. Pერიus and I.T. Hunter, 1982. Upwelling along the south coast of the Cape Province, South Africa. *S. Afr. J. Sci.*, **78** : 238-242.
- Schwinghamer P., 1981. Characteristic size distributions of integral benthic communities. *Can. J. Fish. Aquatic Sci.*, **38** : 1255-1263.
- Short A.D. and L.D. Wright, 1983. Physical variability of sandy beaches. In : Sandy beaches as ecosystems. Edited by A. McLachlan and T. Erasmus. Junk, The Hague, pp. 133-144.
- Sloff D.S., 1984. Spatiotemporal biomass distribution of surf zone phytoplankton. M. Sc. thesis, Botany Department, University of Port Elizabeth.
- Sloff D.S., A. McLachlan and G.C. Bate, 1984a. Spatial distribution and diel periodicity of *Anaulus biostratus* Grunow in a surf zone in Algoa Bay, South Africa. *Bot. Mar.*, **27** : 461-465.
- Sloff D.S., G. Romer and D. Venter, 1985b. The correlation between wind and the presence of phytoplankton blooms in the surf zone of the Sundays River beach Algoa Bay, South Africa (In prep.).
- Strickland J.D.H., 1960. Measuring the production of marine phytoplankton. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, **122** : 172.
- Strickland J.D.H., 1972. Research on the marine planktonic food web at the Inst. of Marine Resources : a review of at the past seven years of work. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **10** : 349-414.
- Swart D.H. and J.B. Crowley, 1983. Wave-generated water flow through a porous sea bed. In : Sandy beaches as ecosystems. Edited by A. McLachlan and T. Erasmus. Junk, The Hague, pp. 177-189.
- Van Der Merwe D. and A. McLachlan, 1985. Feeding ecology of White-fronted plovers, *Charadrius marginatus* (submitted).
- Van Senus P., 1984. Ecology of a terrestrial amphipod in an Eastern Cape coastal dune field. M. Sc. thesis, Zoology Department, University of Port Elizabeth.
- Warwick R.M., 1984. Species size distributions in marine benthic communities. *Oecologia (Berl.)*, **61** : 32-41.
- Wendt G. and A. McLachlan, 1985. Zonation and biomass of the intertidal macrofauna along a South Africa sandy beach. *Cah. Biol. Mar.* (in press).
- Winberg G.G., 1971. Methods for the estimation of production of aquatic animals. Academic Press, London. 175 pp.
- Wolter K., 1982. Bacterial incorporation of organic substances released by natural phytoplankton populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **7** : 287-295.
- Wooldridge T., 1981. Zonation and distribution of the beach mysid *Gastrosaccus psammodytes*. *J. Zool. Lond.*, **193** : 183-189.
- Wooldridge T.H., 1983. Ecology of beach and surf zone mysid shrimps in the Eastern Cape, South Africa. In : Sandy beaches as ecosystems. Junk, The Hague, pp. 449-460.

INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON POPULATION AND COMMUNITY ECOLOGY IN THE BENGUELA UPWELLING REGION AND COMPARABLE FRONTAL SYSTEMS

8-12 September 1986

Cape Town, South Africa

The principal objective of the Symposium is to bring together scientists working in the Benguela upwelling region and in other comparable frontal systems for the following purposes :

In plenary and interspersed poster sessions :

- To review the current state of knowledge of plant and animal populations and community ecology in these systems.
- To examine the physical, chemical and biological factors controlling component populations, including the commercially exploited stocks.
- To examine rates of nutrient cycling, energy flow and other ecological processes in the water column and sediments.
- To seek an understanding of the underlying mechanisms controlling community structure.

Enquiries : Symposium Secretariat S.355, CSIR, P.O. Box 395, Pretoria, South Africa.

COMPARATIVE STUDY OF MERCURY AND CADMIUM EXPOSURE IN A FRESHWATER FISH (*BRACHYDANIO RERIO*) Histological microanalysis of Cd-induced mineral concretions

Ph. DELAMARRE and M. TRUCHET

Laboratoire d'Histophysiologie fondamentale
et appliquée, U.A. 680 du CNRS,
Université Pierre et Marie Curie,
12, rue Cuvier, 75005 Paris

BRACHYDANIO RERIO
MERCURE
CADMIUM
CONCRÉTIONS MINÉRALES
MÉTABOLISME CALCIQUE
MICROANALYSE HISTOLOGIQUE

RÉSUMÉ. — Des poissons zèbres (*Brachydanio rerio*) ont été intoxiqués par de fortes concentrations de HgCl₂ et de CdCl₂. Des effets opposés concernant leur morphologie et leur comportement ont été observés. Des précipitations ont été retrouvées dans les seuls reins et intestins d'animaux intoxiqués au cadmium. L'analyse effectuée par émission des rayons X, émission ionique secondaire et diffusion Raman, donne la composition minérale des précipités. Ces concrétions seraient en relation avec d'importantes perturbations du métabolisme calcique, et notamment avec une déminéralisation du squelette.

BRACHYDANIO RERIO
MERCURY
CADMIUM
MINERAL CONCRETIONS
Ca METABOLISM
BIOLOGICAL MICRO-ANALYSIS

ABSTRACT. — The Zebra fishes (*Brachydanio rerio*) were exposed to high concentrations of HgCl₂ and CdCl₂. Opposed effects on their morphology and behaviour were observed. In the kidney and intestine, the precipitations were caused by cadmium and not by mercury. Histological analysis of target tissues, by electron microprobe (EPMA), secondary ion mass spectrometry (SIMS) and Raman scattering demonstrated their mineral composition. These precipitations were related to disturbances of bone demineralization and Ca metabolism.

INTRODUCTION

For several decades, mercury and cadmium have been deemed potential poisons for aquatic organisms. Local but severe accidents such as Minamata for mercury and Itai-Itai disease for cadmium emphasized their ecotoxicological importance (reviewed in Ramade, 1979). Some data show an alarming increase of mercury in a number of local freshwater biota (see for example, Suckcharoen and P. Nuorteva, 1978).

To ascertain the physiological action of these poisons, mainly Mammals were studied; in these very sensitive animals, the kidney is an important

target organ (reviewed in Nriagu, 1979; Webb, 1979; Martoja *et al.*, 1981; Garofano and Hirshfield, 1982; Nicholson *et al.*, 1983), but the effects on the skeleton were also noticed (Kajikawa and Nakanishi, 1981; Martoja *et al.* 1981; Gunson *et al.*, 1982). For all Vertebrates, the resistance to metal exposure involves binding proteins (Overnell and Combs, 1979; reviewed in Nriagu, 1979; Webb, 1979) or the intervention of antagonistic elements such as selenium (Meraliand and Singhal, 1975; Martoja and Martoja, 1978). After a cadmium exposure, specific reactions were also suggested for fish, for instance the secretion of a mineral trap in the intestinal lumen (Noël-Lambot, 1981), and in eel adapted to sea water, a true nephritis was identified (Martoja *et al.*,

1982). It was therefore necessary to investigate toxic effects of these metals in freshwater living organisms; in fathead minnow (*Pimephales promelas*), Stromberg *et al.* (1983) have studied histoanatomical effects of Cd intoxication. We have investigated the pathological effects of mercury and cadmium in the Zebra fish (*Brachydanio rerio*), previously studied by Grochard *et al.* (1982), without any physiological interpretation. Special attention has been paid to the effects on mineral metabolism, associating histology to microscopical analysis technics (EPMA, SIMS and RAMAN).

MATERIAL AND METHODS

Ninety four *Brachydanio rerio* commercially obtained and ranging $3\text{ cm} \pm 0,5$ and $5\text{ g} \pm 1$ approximately, were separated into three groups: untreated (30), HgCl_2 (32) and CdCl_2 (32). Each group was placed in a polyethylene tank with 3 litres of tap water, permanently oxygenated and renewed 3 times a week; HgCl_2 and CdCl_2 were added at increasing concentration since day two, as follows (Table I):

TABLE I

Day	HgCl_2	CdCl_2
2-6	1 ppm	1 ppm
6-8	2 ppm	2 ppm
8-13	5 ppm	5 ppm

Intoxication were stopped when only one (CdCl_2) or to survivors (HgCl_2) were in the tanks.

The Cd intoxication survivor was then submitted to increasing doses of CdCl_2 , progressively increased from 4 ppm to 30 ppm, for 79 days. This survivor was fixed for study on day 79, after 6 days at 30 ppm CdCl_2 .

During the whole experiment, the behaviour and aspect of the animals were carefully noted.

Three untreated fishes, two fishes exposed for 13 days to increasing doses of HgCl_2 and the fish exposed twice to CdCl_2 were taken out for the histological examination and analysis.

The fishes were fixed *in toto* without any decalcification process, in Carnoy's fixative for 10 to 20 hours, included into paraffin and sectioned $7\ \mu\text{m}$ thick. Some sections were colored by hemalun-picroidingocarmin for anatomo-pathological examination; other sections were treated according to Dahl and Mc Gee Russel, to reveal calcium or other cations; mucines were identified by A.P.S. and alcian blue techniques. In every case, the

sections were treated according to Martoja and Martoja (1967).

The sections in which precipitates were observed, were used for microanalytical techniques: Laser Raman microspectrometry, electron probe microanalysis (EPMA) and secondary ion mass spectrometry (SIMS).

For EPMA (Castaing, 1951; Galle, 1965; Ballan-Dufrançais and Martoja, 1971), the sections were spread on carbon terphan (mylar) supports and deparaffined. The elemental analysis was achieved with a CAMECA MS 46 adjusted as follows: — Accelerating voltage 15 kV — Electron beam diameter: $3\ \mu\text{m}$ — Sample current intensity: 40 nA — Wavelength dispersive spectrometry: KAP crystal for P and Hg, PET crystal for Ca and Cd.

The elements were identified by the wavelength of excited X rays and the intensities were given in count per second (c/s), after background noise subtraction. The technical conditions did not allow absolute quantification but gave the opportunity to compare the relative abundance of the detected elements.

For SIMS, the sections were spread on platinum plates and deparaffined. The elemental analysis was achieved with a CAMECA SMI 300 which allowed both ion mass spectrometry and ion images (Castaing and Slodzian, 1962; Rouberol *et al.*, 1968; Truchet, 1975). The elements were identified owing to their masses; mass resolution (M/dM) was 300 for image and spectrum of complete secondary emission.

For the Raman microanalysis, the sections were spread on ordinary glass slides and deparaffined. The molecular analysis was achieved in a Jobin Yvon Raman microprobe, MOLE 77. The incident photon beam (514,5 nm) was provided by a laser (Spectra-physics) with intensities ranging from 100 to 600 mW. The laser beam was focused $1\ \mu\text{m}$ in diameter, and the analysed areas were localized in white light with an ordinary microscope (Leitz, Orthoplan). The scattered light was collected through the objective 100 (N.A.: 0,9) and separated by the monochromator; the spectra were recorded from $150\ \text{cm}^{-1}$ to $1800\ \text{cm}^{-1}$ and from 2600 to $3000\ \text{cm}^{-1}$ (Delhaye and Dhamelincoart, 1975; Ballan-Dufrançais *et al.*, 1979). For each section used for histological analysis, the topography was established on neighbouring coloured sections; only mineral concretions were investigated, in kidney and gut.

RESULTS

1. Lethality behaviour and aspect

Thirty per cent of the unexposed fishes died in the course of the first 18 days (Fig. 1A).

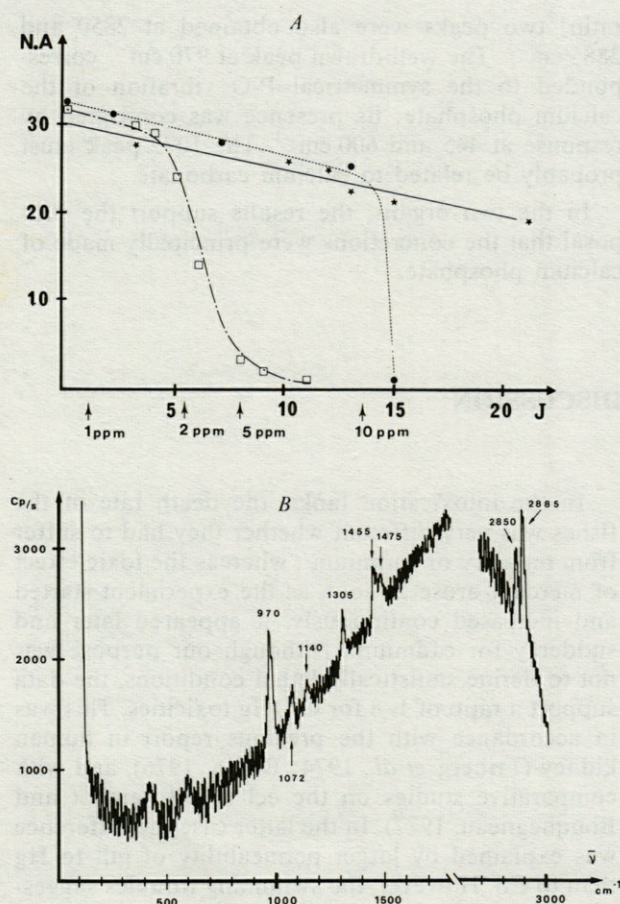


Fig. 1. — A, Effects of metal exposure on the strength of *Brachydanio rerio* population. — standard; ---- Cd; Hg. X-axis: time of exposure (J = day); the various concentrations are indicated. Y-axis: number of fishes alive (nA). The modification of the slope correspond to 1-2 ppm for Hg and to 10 ppm for Cd; this suggest a 8/1 lethality ratio. B, Raman spectrum of an important intestinal concretion (exposure Cd: 5 ppm); Laser wavelength and power: 514.5 nm, 600 mW; slit: 600 μ m; field diaphragm: 30 μ m; count: 10^3 c/s, 0.8 s.; recorder: 500 mV, 100 cm^{-1}/mn and 100 cm^{-1}/cm . The peaks at 970 cm^{-1} and signals at 445 and 600 cm^{-1} demonstrate calcium phosphate compounds. The peak at 1072 cm^{-1} may correspond to associated carbonates, and those at 1455-1475 cm^{-1} , characterize calcium oxalate. The peaks at 2850 and 2885 cm^{-1} (C-H vibration modes) indicate an important associated organic matter.

— HgCl_2 : the number of dead fishes increased with the concentration: 2,5 % at 1 ppm (day 4), 90 % at 5 ppm (day 10). The experiment was stopped on day 13, with only two survivors.

— CdCl_2 : no difference was observed between CdCl_2 treated and untreated, up to day 13 (5 ppm). When the concentration reached 10 ppm, the animals died within 24 hours. The experiment was stopped with only one survivor; this fish endured a new experiment for 79 days, and was still alive despite a final concentration of 30 ppm.

The animals treated by HgCl_2 showed evolutive abnormal phenomena compared with the untreated fishes: mainly some trouble in swimming, a darkening of the back, spikes of the body and gill-cover and finally helicoidal rising swimming.

When treated with CdCl_2 , the fishes showed weaker troubles such as a pallor of the coat or a reduced feeding activity. At the end of the experiment, a congestion of the anal papillae and extrusion of a mucous substance behind the gill-covers were observed.

The only survivor of the CdCl_2 experiment, was almost normal; then troubles appeared during the second contamination: the body colour darkened, but only on the region of the anal papillae; the body curved in the same region and the flexion increase with time. At the end of the intoxication the body volume was reduced.

2. Microscopical and analytical data

HgCl_2 exposure: The diameter of the intestinal lumen increased compared with untreated fishes and calciform cells were more numerous.

In the kidney, a swelling of the Bowman capsules occurred, from 20 μ m in the untreated fishes to about 60 μ m in those exposed 13 days to HgCl_2 . Besides, the cytoplasm of distal segment cells lightened and a necrosis of the epithelium began. No precipitates were observed.

CdCl_2 exposure:

a) Intestine

After 13 days exposure (5 ppm), the diameter of the intestine increased considerably compared with controls; villusities disappeared and the alimentary bolus was abundant. Numerous precipitates, size ranging from a few micrometers to 60 μ m were scattered throughout the gut; they were varied in shape and their structure was granulous or fibrous. They were free from mucus and intensely alizarin-positive (Fig. 2A). Electron microprobe confirmed the presence of a great amount of Ca (2200 to 4200 c/s) as well as of phosphorus (950 to 2000 c/s).

Ion mass spectra were characterized by intensities of P—O—Ca ion series: PO, PCa, POCa, PO₂Ca (Fig. 2J). The emission at mass 100 could be attributed to CO₃Ca ions; organic matter gives numerous ions. The intensity at mass 114 strongly suggested the presence of Cd. Ion images showed similar localization for these ions, emitted from the concretions (Fig. 2 BCDEF).

Raman spectra showed numerous peaks from 445 cm^{-1} up to 1475, and from 2800 to 3000 cm^{-1} .

Among these peaks, those at 445, 600 and 970 cm^{-1} were characteristic of calcium phosphate; peaks at 1455 and 1475 were attributed to calcium oxalate and the others, especially the 2850 and 2885 ones, revealed the presence of important organic matter. The peak at 1072 might characterize calcium carbonate, which is often associated with biological apatite, although it was not exactly at the expected frequency (1086 cm^{-1}) (Fig. 1B).

In the long-time contaminated fishes, the increase of the intestine diameter did not occur, the villusities were well shaped, and no precipitate could be observed in the lumen. However in the posterior part of the intestine, the basal was thickened with dense material, which extended to the chorion and to the serosis (Fig. 2G). This material, alizarin-positive gave intense signal for Ca and P by electron microprobe assay; however, the intensities were lower than for lumen precipitates (Ca : 370 to 1500, P : 250 to 750 c/s); the ion spectra were roughly similar to those of lumen precipitates, i.e. P—O—Ca ion series were well represented. Organic matter was abundant, but CO_2Ca and Cd were not identified. Ion images demonstrate similar localization for POCa ions (Fig. 2 HI). Other alcalin earth (Mg, Sr, Ba) were also concentrated in this mineralized tissue.

b) Kidney

Kidney disorders were observed after 13 days, with isolated cells in the lumen of some tubules. In the medio-posterior part of the organ, isolated granules of 2 to 5 μm were observed. They were weakly alizarin-positive and the presence of Ca was confirmed by electron microprobe assay (25 c/s).

In the animal exposed twice to Cd, large precipitates were also observed in the lumen of tubules from the same region of the kidney. In this case, the whole lumen was sometimes occulted. The precipitates, free from mucus, were intensely alizarin-positive; EPMA gave an important Ca answer (1500 to 2500 c/s on average), associated with an important phosphorus one (700 to 1400 c/s), whereas Cd was undetectable.

Raman spectra showed one narrow peak at 970 cm^{-1} and responses at 445, 1072, 1140, 1305 and 1450-1475 cm^{-1} with lower peak/background noise

ratio; two peaks were also obtained at 2850 and 2885 cm^{-1} . The well drawn peak at 970 cm^{-1} corresponded to the symmetrical P-O vibration of the calcium phosphate; its presence was confirmed by response at 445 and 600 cm^{-1} . The 1072 peak must probably be related to calcium carbonate.

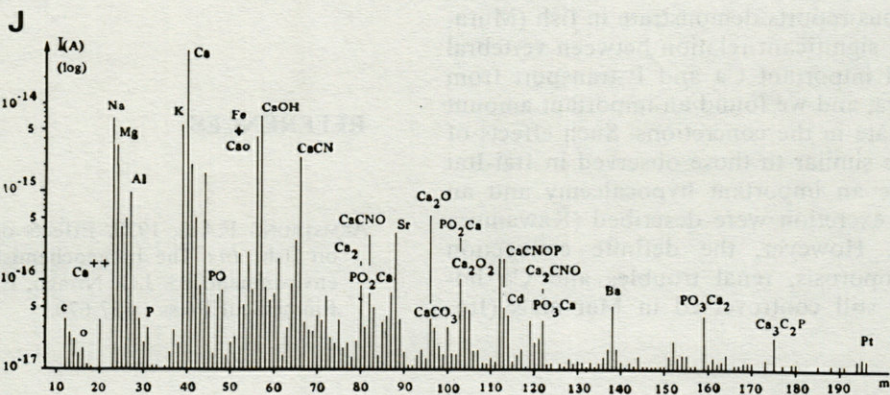
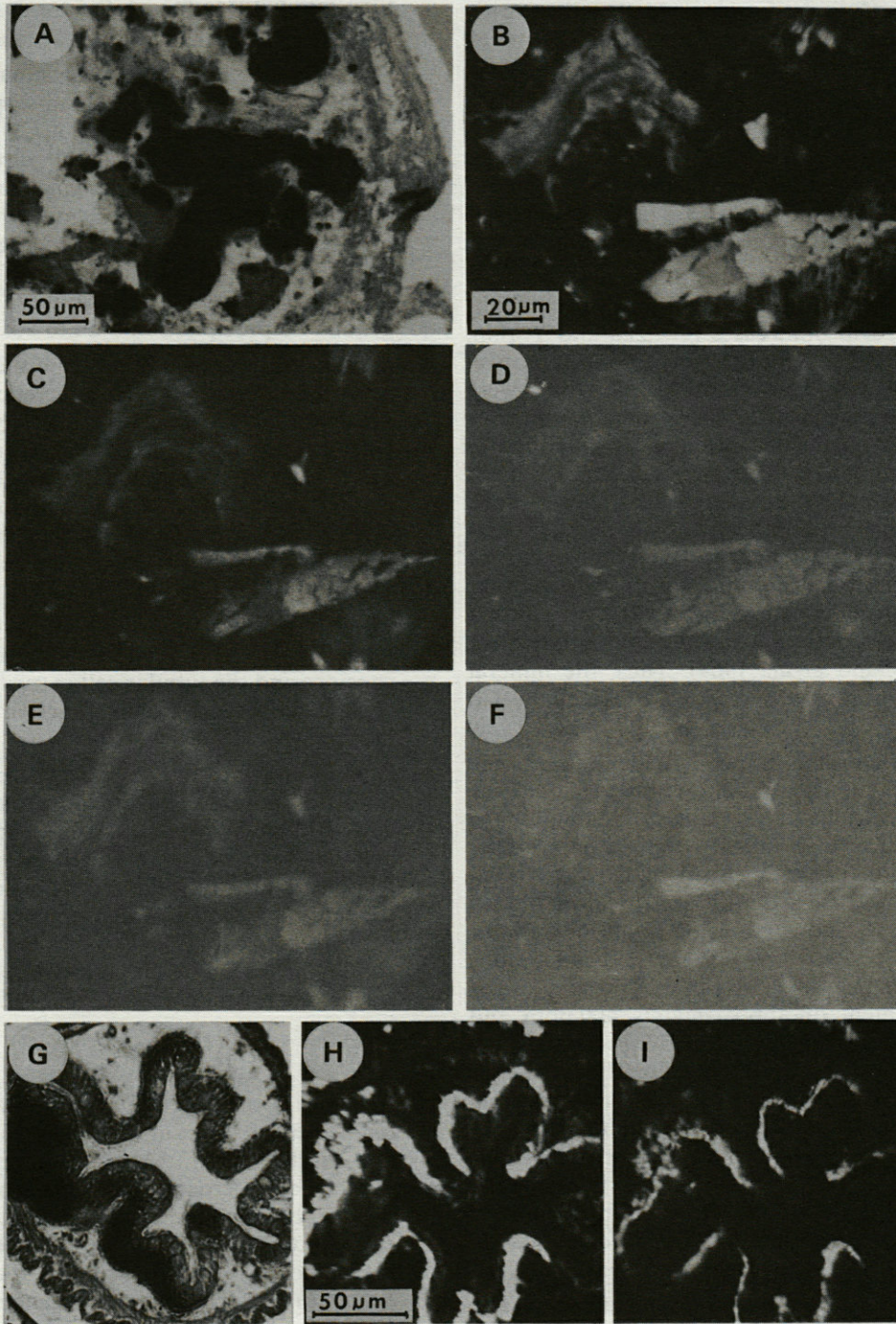
In the two organs, the results support the proposal that the concretions were principally made of calcium phosphate.

DISCUSSION

In the intoxication tanks, the death rate of the fishes was very different whether they had to suffer from mercury or cadmium : whereas the toxic effect of mercury arose as soon as the experiment started and increased continuously, it appeared later and suddenly for cadmium. Although our purpose was not to define statistically lethal conditions, the data support a ratio of 1/8 for Cd/Hg toxicities. This was in accordance with the previous report in human kidney (Friberg *et al.*, 1974; Berlin, 1976), and with comparative studies on the eel (Noël-Lambot and Bouquegneau, 1977). In the latter case the difference was explained by larger permeability of gill to Hg than to Cd. However, the swimming troubles suggested that high Hg toxicity was related to its severe effects on the central nervous system (Segall and Wood, 1974) and muscle, where it accumulated (review in Armstrong, 1979).

The enlargement of calciform cells in the Hg intoxicated *Brachydanio rerio* could be related to an increased secretion of mucus. In the trout, previous reports of similar phenomena were connected to chemical aggression (Lock and Van Overberke, 1981). In the Cd treated *Brachydanio rerio*, mucus extrusion was only observed in the gills. Other authors have described white mucus around intestinal concretions (Gardner and Yevich, 1970; Noël-Lambot, 1980); in the Zebra fish, concretions were present but free from mucus. At all events, the mucus metabolism of the fish was disturbed in both Hg and Cd exposure. On an other way, in Mammals,

Fig. 2. — A, Transversal section of the gut, photon microscope, alizarine. Black precipitates characterize mineral deposits ($\times 190$). B, Calcium ion image, $^{40}\text{Ca}^+$. White areas characterize calcium emission ($\times 400$). C, Polyatomic phosphocalcic ion $^{103}\text{PO}_2\text{Ca}^+$. D, Phosphorus ion image, $^{31}\text{P}^+$. E, Polyatomic ion $^{100}\text{CO}_3\text{Ca}^+$. F, Ion image at mass 114, attributed to Cd. The mineral concretions emit Ca, P and Cd, and polyatomic ions of carbonated and phosphated forms. G, Transversal section of the gut, photon microscope, alizarine ($\times 265$). Note the mineralized part of the gut wall (in black). H, Calcium ion image, $^{40}\text{Ca}^+$. Calcium mineralization appears more important, and concerns the main part of the circumference (in white). I, Polyatomic phosphocalcic ion $^{103}\text{PO}_2\text{Ca}^+$. The localization is similar to that of calcium alone, and suggest strongly that mineralization occurs as a phosphate precipitation in the basal laminae of the epithelium. J, Secondary ion mass spectra of an intestinal concretion (Cd, 5 ppm). X-axis : masses from 10 to 200. Y-axis : ionic intensities (logarithmic scale). The strong emission at mass 114 indicates the presence of Cd. Note the abundance of P and P-Ca ions characteristic of calcium phosphate.



hyperglycemia has been reported together with failure of a lot of associated enzymatic activities (Meraliand and Singhal, 1975); perhaps, the sugar metabolism disturbances might be an unconsidered occurrence of the Vertebrates exposed to heavy metal intoxication.

Mineral precipitations were not observed after Hg exposure in the Zebra fish whereas they were present in the kidney and intestine after Cd treatment.

— For the kidney, these results were in contrast with previous reports in Mammals, where mineralization occurred in both cases (Gritzka and Trump, 1968; Berry, 1971; Martoja *et al.* 1981; Gunson *et al.*, 1982); however, Cd exposure concretions were located in tubules lumen of *Brachydranio* kidney as in mammals. Similar concretions were described in other fishes such as eel (Martoja *et al.*, 1982), but not in fathead minnow (Stromberg *et al.*, 1983). Such concretions were well-known to appear spontaneously in kidney of seawater Teleosts, because of their high natural concentration in divalent cations. This cannot occur in a freshwater fish as *Brachydranio*, with low natural concentration of divalent cations (Cleveland *et al.*, 1969). Thus, the mineral precipitates we have observed were caused by Cd exposure.

— For the intestine, mineral precipitations were described only in fish (Noël-Lambot, 1980). They appeared in various cases, during adaptation to sea-water, polluted or not. To determine whether these concretions were involved in Cd detoxification, we searched for Cd with analytical methods: the metal was found in the intestinal concretions, where the SIMS signal was very low. Cd concretions found by Noël-Lambot (1981) in the intestine of the eel had a content of approximately 400 ppm and were supposed to contribute to detoxification. Such a concentration is at the detection limit of our methods for this element; besides, the possible identification of Ca carbonate in the concretions of the Zebra fish is in good connection with Cd-trapping (Noël-Lambot, 1981). Thus it is likely to suppose a similar detoxification part for the mineral concretions in the intestine of *Brachydranio*.

The concretions precipitated after Cd exposure correspond to disturbances in Ca metabolism. The vertebral curvature observed after long-time exposure is likely to be related to bone demineralization. In fact, previous reports demonstrate in fish (Muramoto, 1981) a significant relation between vertebral curvature and important Ca and P transport from bone to viscera, and we found an important amount of Ca phosphate in the concretions. Such effects of Cd in fish are similar to those observed in Itai-Itai disease, where an important hypocalcemia and an increased Ca excretion were described (Kawamura *et al.*, 1978). However, the definite connection between osteoporosis, renal troubles and Ca homeostasis are still controverted in Mammals (Ito-

kawa *et al.*, 1978; Burgat-Sacaze *et al.*, 1978; Bonner *et al.*, 1980; Kajikawa and Nakanishi, 1981).

The concretions of the intestinal lumen may be related to disturbance in Ca absorption; a diminution of the intestinal uptake of Ca by Cd treatment was described in Mammals, *in vitro* (Hamilton and Smith, 1976). In the *Brachydranio*, the disappearance of these precipitates after long time Cd exposure may be ascribed to reduced feeding activity. At that time, the mineralization of the intestinal wall, not previously described, may be more related to endogenous Ca precipitation than to absorption troubles.

Our results are different from those of Stromberg *et al.* *i.e.*: mucous hypersecretion and mineral precipitation are not described by these authors, whereas we have not observed multiple necrosis. These differences may be explained by our experimental conditions: fathead minnows are exposed directly to 12 ppm CdCl₂ whereas we used progressive enhancement of CdCl₂ concentration.

The absence of concretions in the Hg treated *Brachydranio* does not mean an absence of effect in mineral metabolism. The swelling of the Bowmann capsules and the tubular cell extrusion, show a more discreet effect on kidney function and hydric balance.

As a conclusion, our experiment emphasizes the influence of Cd exposure on mineral metabolism, and evidences important differences between Hg and Cd toxicities in a fresh water fish. We have demonstrated precipitations of calcium phosphate, probably involved in Cd trapping. One would now expect chemical dosages of bone and concretions content in Cd, and ultrastructural studies of early stages of precipitation.

ACKNOWLEDGMENTS. We are grateful to A.Y. Jeantet for helpful discussions during manuscript preparation, and to C.M. Marcaillou for kind technical assistance. Microanalysis were performed in the *Service commun de Microanalyse appliquée à la Biologie*, C.N.R.S., S.C. 27, I.N.S.E.R.M., Faculté de Médecine, 94000 Créteil and in the *Laboratoire de Spectrochimie Infrarouge et Raman*, C.N.R.S., 94320 Thiais.

REFERENCES

- ARMSTRONG F.A.J., 1979. Effects of mercury compounds on fish. *In*: The biogeochemistry of mercury in the environment, ed. J.O. Nriagu, Elsevier/North-Holland Biomedical Press: 657-670.

- BALLAN-DUFRAŒAIS C., 1971. Analyse chimique d'inclusions minérales par spectrographie des rayons X et par cytochimie. Application à quelques organes d'insectes Orthoptères. *J. Microsc.*, **11** : 219-248.
- BALLAN-DUFRAŒAIS C., M. TRUCHET and P. DHAMELINCOURT, 1979. Interest of Raman laser microprobe (MOLE) for the identification of puric concretions in histological sections. *Biol. Cell.*, **36** : 51-58.
- BERLIN M., 1976. Inorganic mercury compound; dose-effect relationship in critical organs and indicator media. In: Effects and dose response relationship of toxic metals, Ed. G.F. Nordberg, Elsevier Scientific Publishing Company : 236-240.
- BERRY J.P., 1971. Lésions rénales provoquées par le cadmium. *Pathol. Biol.*, **20** : 401-412.
- BONNER F.W., L.J. KING and D.V. PARKE, 1980. The effect of dietary cadmium on zinc, copper and iron levels in the bone of rats. *Toxicol. Letters*, **5** : 105-108.
- BURGAT-SACAZE V., A. RICO, J.C. GODFRAIN, J.P. BRAUN, P. BERNARD and P. SAQUI-SANNES, 1978. Toxicité à long terme du cadmium à très faible dose chez le rat : répartition du cadmium, du zinc et du cuivre. *Toxicol. appl. Pharmacol.*, **46** : 781-791.
- CASTAING R., 1951. Application des sondes électroniques à une méthode d'analyse ponctuelle chimique et cristallographique. Thèse Doct. État, O.N.E.R.A. éd.
- CASTAING R. and G. SLODZIAN, 1962. Microanalyse par émission ionique secondaire. *J. Microsc.*, **1** : 395-410.
- CLEVELAND P., J.R. HICKMAN and B.F. TRUMP, 1969. In Fish physiology (vol 1). Hoar and Randall ed. Academic press. N.Y. and London. p. 152 and 179.
- DELHAYE M. and P. DHAMELINCOURT, 1975. Raman microprobe and microscope with laser excitation. *J. Raman Spectrosc.*, **3** : 33-43.
- FRIBERG L., M. PISCATOR, G.F. NORDBERG and T. KJELSTROM, 1974. Cadmium in the environment. 2nd. ed. CRC Press, Cleveland.
- GALLE P., 1965. Analyse chimique ponctuelle des inclusions intracellulaires par spectrographie des rayons X. Application à l'étude des cellules rénales. Thèse Doct. État, l'Expansion éd.
- GARDNER G.R. and P.P. YEVICH, 1970. Histological and hematological responses of an estuarine teleost to cadmium. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **27** : 2185-2196.
- GAROFANO J.S. and H.I. HIRSHFIELD, 1982. Peripheral effects of cadmium on the blood and head kidney in the brown bulhead (*Ictalurus nebulosus*). *Bull. Environ. Contam. Toxicol.*, **28** : 552-556.
- GRITZKA T.L. and B.F. TRUMP, 1968. Renal tubular lesions caused by mercury chloride. *Amer. J. Pathol.*, **52** : 1225-1278.
- GROCHARD C., J.C. PIHAN and M.N. BAUVAIS, 1982. Effets histopathologiques chez les poissons par certains métaux lourds. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **107** : 483.
- GUNSON D.E., D.F. KOWALCZYK, C.R. SHOOP and C.F. RAMBERG, 1982. Environmental, zinc and cadmium pollution associated with generalized osteochondrosis and nephrocalcinosis in horse. *Amer. Veter. Med. Ass.*, **120** : 295-299.
- HAMILTON D.L. and M.W. SMITH, 1976. Inhibition of intestinal calcium uptake by cadmium and the effect of a low calcium diet on calcium retention. *Environm. Res.*, **15** : 175-184.
- ITOKAWA Y., K. NISHINO, M. TAKASHIMA, T. NAKATA, H. KAITO, E. OKAMOTO, D. KASUYUKI and J. KAWAMURA, 1978. Renal and skeletal lesion in experimental cadmium poisoning of rats. Histology and renal function. *Environm. Res.*, **15** : 206-217.
- KAJIKAWA K. and I. NAKANISHI, 1981. Morphological changes of kidney and bone of rats in chronic cadmium poisoning. *Exp. Mol. Pathol.*, **34** : 9-24.
- KAWAMURA J., O. YOSHIDA, K. NISHINO and Y. ITOKAWA, 1978. Disturbances in kidney functions and calcium and phosphate metabolism in cadmium-poisoning rats. *Nephron*, **20** : 101-110.
- LOCK R.A.C. and A.P. VAN OVERBERKE, 1981. Effects of mercuric chloride on mucus secretion in rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson). *Comp. Biochem. Physiol.*, **69** : 67-73.
- MARTOJA R. and M. MARTOJA, 1967. Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson Ed. Paris, 329 p.
- MARTOJA R. and M. MARTOJA, 1978. L'antagonisme sélénium mercure. Actualités Biochimie-Marine. Coll. G.A.B.I.M., La Rochelle, 149-184.
- MARTOJA R., F. MÉLIÈRES, C. RAYNAUD and M. TRUCHET, 1981. Données physico-chimiques et cristallographiques sur les calculs rénaux de la néphropathie au chlorure mercurique d'un mammifère, le lapin. *C.R. hebdomadaire Séances Acad. Sc.*, Paris (D) **292** : 857-862.
- MARTOJA R., M. TRUCHET and J.M. BOUQUEGNEAU, 1982. Une néphropathie provoquée par le cadmium chez l'anguille adaptée à l'eau de mer. *C.R. hebdomadaire Séances Acad. Sc.*, Paris, **295** : 369-374.
- MERALIAND Z. and R.L. SINGHAL, 1975. Protective effect of selenium on certain hepatotoxic and pancreatotoxic manifestations of subacute cadmium administration. *J. Pathol. exp. Therap.*, **195** : 58-66.
- MURAMOTO S., 1981. Vertebral column damage and decrease of calcium concentration in fish exposed experimentally to cadmium. *Environm. Poll.*, (A), **24** : 125-133.
- NICHOLSON J.K., M.D. KENDAL and D. OSBORN, 1983. Cadmium and mercury nephrotoxicity. *Nature*, **304** : 633-635.
- NOËL-LAMBOT F., 1980. La bioaccumulation du cadmium en milieu marin. Thèse Doct. État, Univ. Liège, Belgique.
- NOËL-LAMBOT F., 1981. Presence in intestinal lumen of marine fish of corpuscles with high cadmium, zinc and copper-binding capacity : a possible mechanism of heavy metal tolerance. *Mar. Ecol.*, **4** : 175-181.
- NOËL-LAMBOT F. and J.M. BOUQUEGNEAU, 1977. Comparative study of the toxicity and distribution of cadmium and mercury in the sea water adapted eel (*Anguilla anguilla*). *Bull. Environm. Contam. Toxicol.*, **18** : 418-424.
- NRIAGU J.O., 1979. The biogeochemistry of mercury in the environment. Topics in Environmental Health, (3), Elsevier, North-Holland biomedical Press, Amsterdam, New-York, Oxford, 696 pp.
- OVERNELL J. and T.L. COMBS, 1979. Purification and properties of plaice metallothionein a cadmium-binding protein from the liver of plaice (*Pleuronectes platessa*). *Biochem. J.*, **183** : 227-283.
- RAMADE F., 1979. Ecotoxicologie, Masson Ed. Paris, 228 pp.
- ROUBEROL J.M., J. GUERNET, P. DESCHAMP, J.P. DAGNOT and J.M. Guyon de la Berge, 1969. Microanalyseur par émission ionique secondaire. Vth Int. Congr. X-Ray Microan., Springer Verlag Berlin Heidelberg, New-York : 311-318.

SEGALL H.J. and J.M. WOOD, 1974. Reaction of methylmercury with Plasmogens suggest a mechanism for neurotoxicity of metal alkyls. *Nature*, **248** : 456-458.

STROMBERG P.C., J.C. FERRANTE and S. CARTER, 1983. Pathology of lethal and sublethal exposure of fathead minnows, *Pimephales promelas*, to cadmium : a model for aquatic toxicity assessment. *J. Toxicol. Environm. Health*, **11** : 247-249.

SUCKCHAROEN S. and P. NUORTEVA, 1978. Alarming signs of mercury pollution in fresh water area of Thailand. *Ambio*, **7** : 113-116.

TRUCHET M., 1975. Application de la microanalyse par émission ionique secondaire aux coupes histologiques : localisation des principaux isotopes de divers éléments. *J. Microsc.*, **24** : 1-22.

WEBB M., 1979. The chemistry, biochemistry and biology of cadmium. Topics in Environmental Health, (2) Elsevier, North-Holland Biomedical Press. Amsterdam, New-York, Oxford, 465 pp.

Reçu le 24 mai 1984; Received May 24, 1984; accepté le 18 juillet 1984; Accepted for printing : July 18, 1984.

THE EMBRYONIC DEVELOPMENT OF THE OCTOPUS *SCAEURGUS UNICIRRHUS* (MOLLUSCA, CEPHALOPODA)

Additional data and discussion

Sigurd von BOLETZKY

Université Pierre et Marie Curie
U.A. 117, CNRS, Laboratoire Arago,
66650 Banyuls s/Mer

OCTOPODA — INCIRRATA
OCTOPODIDAE
DÉVELOPPEMENT
ECLOSION
PROPORTIONS DU CORPS
COMPORTEMENT JUVÉNILE

RÉSUMÉ. — Complétant les données rapportées dans une note préliminaire, l'auteur décrit le développement embryonnaire de *Scaevrgus unircirrhus* (Orbigny, 1840), octopodidé de la sous-famille des Octopodinae. Ce développement se calque pratiquement sur celui d'*Octopus vulgaris*, à l'exception de la livrée chromatique réalisée avant l'éclosion (chromatophores plus nombreux) et de la couronne brachiale (4 ventouses par bras au lieu de 3). L'action des bras pendant l'éclosion ainsi que le comportement des très jeunes animaux planctoniques sont discutés sous l'aspect évolutif du développement des octopodidés.

OCTOPODA — INCIRRATA
OCTOPODIDAE
DEVELOPMENT
HATCHING
BODY PROPORTIONS
JUVENILE BEHAVIOUR

ABSTRACT. — As a complement to data reported in an earlier note, the embryonic development of *Scaevrgus unircirrhus* (Orbigny, 1840) is described and discussed with special reference to features different from the otherwise very similar development of *Octopus vulgaris* (chromatophore pattern, sucker complement). Use of the arms during hatching, and early juvenile behaviour of the essentially planktonic young animals are viewed from the angle of evolutionary biology of octopodid development.

INTRODUCTION

Scaevrgus unircirrhus (Orbigny, 1840) is a medium-sized octopus easily recognizable by its markedly granular skin structure. In the male, the third left arm is hectocotylyzed (for discussion of the systematic significance of sinistral hectocotylyzation see Naef, 1923, p. 691; Voss, 1975). The living animal is capable of a wide variety of colour patterns, skin textures and body postures (pers. observations). This is noteworthy in an animal that lives at low light levels, at depths always greater than 50 m, mostly beyond 100 m and sometimes beyond 500 m in the western Mediterranean (Mangold-Wirz, 1963).

The species is now generally considered to have

a worldwide distribution. Indeed Robson (1929) placed the Hawaiian species *S. patagiatus* Berry, 1914 in the synonymy of *S. unircirrhus*. Voss (1951) discussed the systematic relationships and also concluded that these species are identical. The distribution of the supposedly cosmopolitan *S. unircirrhus* has been summarized by Cairns (1976).

In an earlier report (Boletzky, 1977 a), the embryonic and early post-hatching features of *S. unircirrhus* from the Mediterranean were briefly described with reference to the « Macrotritopus problem » (Rees, 1954). Behavioural features of the hatchling were also discussed by Boletzky (1977 b).

The present article provides additional data and the first photographs of embryonic stages of *S. unircirrhus*. The embryological data relevant to an understanding of the developmental and evolution-

nary processes characterizing the benthic family Octopodidae within the incirrate octopods are discussed at the end of this paper.

MATERIAL AND METHODS

Although a few adult *S. unicolor* have been captured in the Banyuls area (Catalan Sea, western Mediterranean) at irregular intervals since 1974, no more egg masses have been obtained since then. The present description is entirely based on the first egg mass obtained in the aquarium.

Animals were captured in March and April 1974 by bottom trawl at depths varying from 250 to 300 m on the slope of the canyons (« rechs ») SE of Banyuls. Two to three individuals were placed together in rectangular 50 l tanks supplied with running sea water at environmental temperatures (13 to 15°C before the onset of spawning). The tanks were constantly lit from above by fluorescent tubes (the absence of a dark phase has proved useful in the maintenance of octopods as it prevents « nocturnal » roaming).

The first eggs were observed on May 10 with a female that lived in an earthenware pot 20 cm in length, placed horizontally on the tank floor. The inner diameter of this artificial den varied from 7 cm at the open and to 5.5 cm inside. The female, which measured ca 8 cm in dorsal mantle-length (ML), attached a series of egg strings to the inner surface of the pot, in the rear third, and brooded them in the way typical of octopuses (see e.g. Lane, 1960, Plate 28).

Samples of eggs were taken with long forceps at regular intervals for photography and histological preparations allowing the anatomical study of the embryo. The first egg samples recovered were kept for some time in Petri dishes at two different temperatures (15-16 and 20-21°C, respectively). The open circuit water temperatures were slowly rising to 19°C (Fig. 1). After a temporary decrease in late June leading to a temperature of 17.5°C, another female started spawning in a different tank, but these eggs did not develop normally. Newly hatched animals, from the first set of eggs, were placed in circular 50 l tanks and fed half-grown *Artemia* sp.. The animals did not survive beyond 6 days after hatching.

OBSERVATIONS

A. Structure of eggs and egg strings

The individual egg at the time of laying measures ca 2.5 × 1.0 mm, excluding the chorion stalk which is about twice as long. Chorion stalks are interwoven with one another in the central axis that is held together by the « cement » secreted by the oviducal gland at the moment of laying (Frösch and Marthy, 1975). This cement also serves to fix the egg string to the substrate. Each string contains at least one hundred eggs (Fig. 2 A).

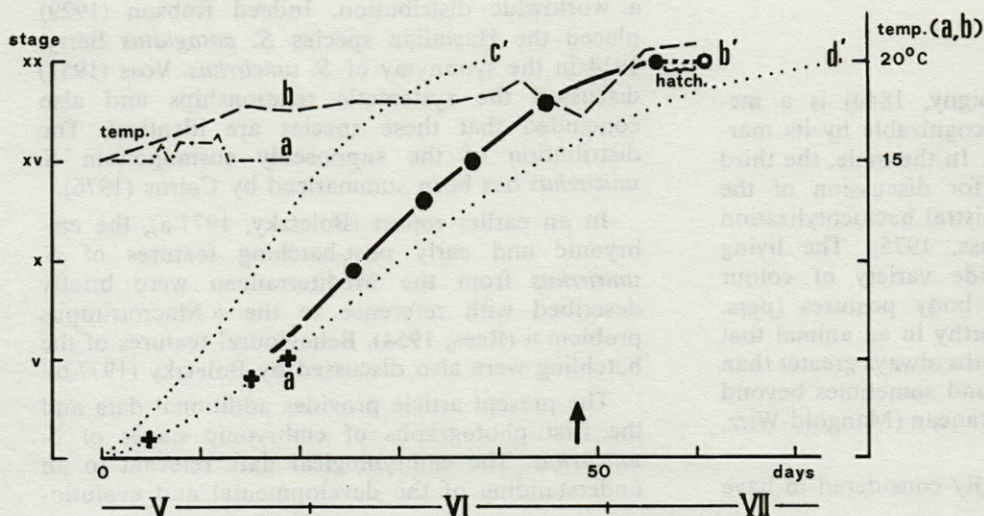


Fig. 1. — The course of embryonic development in *Scaevargus unicolor* in terms of the attainment of developmental stages (according to Naef, 1928) at different temperatures a and b (corresponding stages: a' and b'). The stage-time plots c' and d' are the standard curves of *Octopus vulgaris* at constant temperatures 20 and 15°C, respectively. The arrow in the lower part of the figure indicates the time of the second egg-mass observed (see text).

Apart from the small string length and therefore limited number of eggs per string, these features correspond precisely to the conditions known of many octopus species and are distinct from the situation observed in species laying their eggs one by one (Boletzky, 1981 a). The size of the egg is very similar to that of *Octopus vulgaris* eggs which measure 2.2×0.95 mm.

B. Embryonic development

At the earliest stages observed, the animal pole of the egg was already detached from the micropyle area of the chorion (Boletzky, 1974, Plate I), indicating the presence of a fertilization membrane (Fig. 2 B). At 15°C, polar body formation was completed within 36 hours after the beginning of observations (Fig. 2 C). Thereafter, the first four cleavage steps were completed in about 24 hours at the same temperature. The discoblastula stage I (staging according to Naef, 1928) was reached four to five days after spawning (Fig. 1).

At temperatures varying between 15 and 16°C (exceptionally 16.5°C), the course of early development followed exactly the stage-time plot established for *Octopus vulgaris* at a temperature of 15°C (Mangold and Boletzky, 1973). Starting at 15°C newly laid eggs transferred to 20-21°C did not develop normally, whereas the eggs undergoing a slow rise of temperature in the spawning tank showed perfectly normal development throughout the embryonic phase. First inversion of the embryo at about stage VIII of Naef occurred in all control eggs taken from the female, whereas many of the eggs kept in Petri dishes at 15-16°C underwent delayed reversal of the beat direction in the yolk sac cilia, as demonstrated by reversed rotation without inversion of the embryo (see Boletzky, 1971 a, b).

Pigmentation of the retina started at about stage X (see Fig. 2 D for a later stage of pigmentation). Chromatophores appeared on the head with light orange pigmentation at stage XV-XVI. Subsequent chromatophore development resulted in a total number of reddish chromatophores about twice as high as in *Octopus vulgaris* by the time of hatching (Fioroni, 1965). However, the distribution of these chromatophores is similar in that the dorsal mantle surface is unpigmented; only the dorsal surface of the visceral mass carries chromatophores which can be seen through the transparent mantle (Fig. 2 H). A schematic presentation compiled from photographs of chromatophores in living hatchlings is given in Fig. 3.

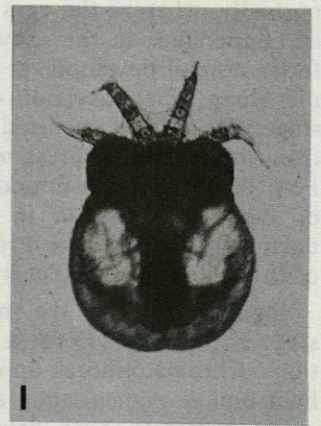
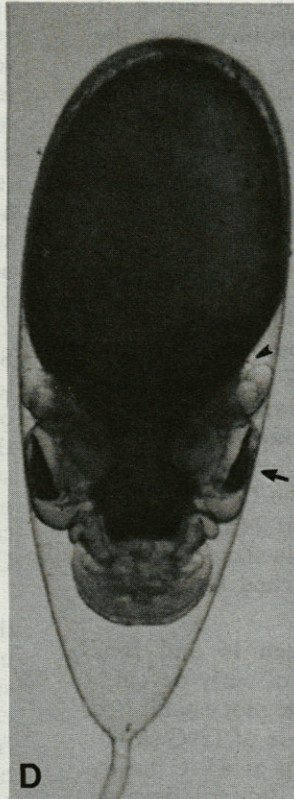
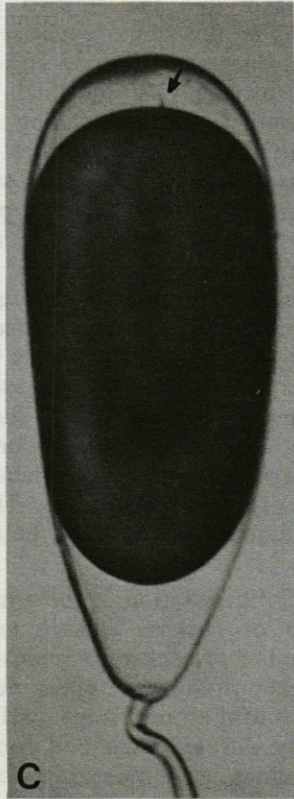
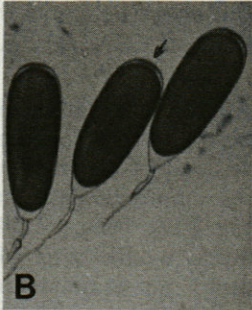
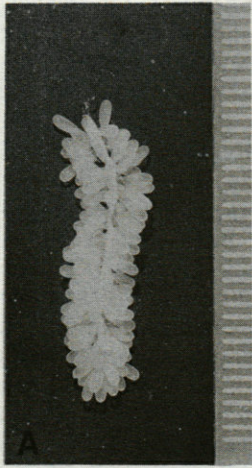
Development of the circulatory organs corresponds exactly to the conditions known for *Octopus vulgaris* and other octopus species (Boletzky, 1968, 1969). The outer yolk sac begins to pulsate as soon as the envelope is completed and the underlying

blood lacuna has formed (stage IX). This is the earliest part of the venous system and soon « expands » into the embryo proper. As in *Octopus vulgaris*, the right branch of the original cephalic vein disappears around stage XV and is compensated by the post-intestinal junction that forms a secondary branch leading to the right branchial heart (Fig. 4 C). The central circulatory organs and related arteries form from stage XII onwards, with heart pulsations becoming progressively more regular. Coordination of systemic heart and branchial heart pulsations improves and at stage XV, the pulsation rate is ca 60/min. at 20°C. At this stage the volume of the inner yolk sac reaches its minimum. Subsequent transfer of yolk from the outer sac leads to a substantial size increase of the inner sac as in other species (Fig. 2 E). The embryo goes through the second inversion (Portmann, 1933) between stages XIX and XX when the outer yolk sac is greatly reduced in size. The animals hatch after complete absorption of the outer yolk sac (Fig. 2 F, G).

Differentiation of the arms is also very similar to that of *Octopus vulgaris* embryos, except for the number of sucker rudiments. Instead of three, four sucker rudiments appear nearly simultaneously on each arm around stage XIII (Fig. 2 D). They are all fully differentiated and functional by the time of hatching, each measuring about 0.1 mm in diameter (when measured after fixation, diameters vary from 0.11 mm in proximal to 0.08 mm in distal suckers). In the hatchling, these suckers occupy the proximal 2/3 of the arms, whereas the distal 1/3 is formed by the tapering arm tip which ends in a characteristic « whip-like » process. The latter is slightly more pronounced than in *Octopus vulgaris* hatchlings. The arms are subequal in length and at hatching measure about 1 mm, or 1/2 of ML, in the living animal. After fixation, the length relationships are maintained. Specimens preserved in 70% ethanol measure ca 1.5 mm ML, with arms ca 0.7 mm in length. The funnel tube, on the other hand, is much larger in the living animal (Fig. 2 H) than after fixation (Fig. 4 A, C).

C. Hatching

The volume of the chorionic space increases during embryonic development due to water uptake through the chorion. In *S. unicolorrhus* this increase is stronger than in *O. vulgaris* and corresponds to the relative increase observed in *O. joubini* (Boletzky, 1969). Volume has been calculated from length and width measurements by Wells and Wells (1977) who showed that *O. joubini* eggs undergo a 159% volume increase, as compared to 80% in the egg of *O. vulgaris*. The elasticity of the chorion is limited (i.e. most of the volume increase is achieved by irrever-



sible stretching of the membrane), but is sufficient to extrude the mantle tip once the hatching gland has opened the chorion by releasing the stored proteolytic enzyme (Wintrebert, 1928). In octopus hatchlings, the actual movement freeing the animal from the chorion is either provided by repeated rapid stretching of the body, resulting in outward movement due to the Kölliker organs (Boletzky, 1966), or by similar stretching movements combined with active use of the arms and their suckers (Boletzky, 1969). In general, the former mode is observed in small hatchlings with short arms, whereas the latter is typical of large hatchlings with long arms. In *S. unicirrhus*, notwithstanding small arm length and full complement of Kölliker organs, the arms actively assist in hatching (Fig. 2 G).

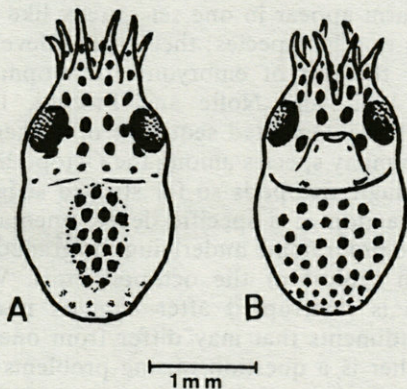


Fig. 3. — Schematic presentation of chromatophore distribution in newly hatched *S. unicirrhus* (compiled from photographs of living animals). Note that the densely set chromatophores in the dorsal view (A) are seen through the transparent, unpigmented dorsal part of the mantle (cf. Fig. 2 H).

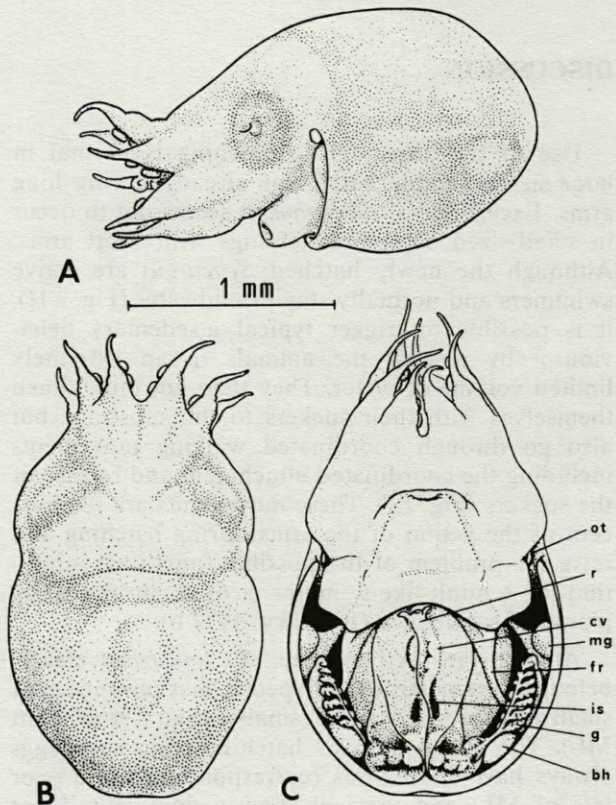


Fig. 4. — Newly hatched *S. unicirrhus* after fixation, preserved in 70% ethanol. A, lateral view; note shrinkage of funnel tube (cf. Fig. 2 H). B, dorsal view. C, ventral view after removal of the ventral mantle wall. ot = olfactory tubercle, r = rectum with anal opening and anal valves, cv = cephalic vein (secondarily unpaired section) lying beside the intestine, mg = mantle ganglion (stellate g.) fr = funnel retractor, is = ink sac partly covered by intestine, g = gill with 7 leaflets per demi-branch, bh = branchial heart; the nodular structures lying between the branchial hearts are the renal appendages of the cephalic vein branches seen through the wall of the kidney sac.

Fig. 2. — A, newly laid string of eggs (scale with millimeter divisions). B, eggs taken from the cluster immediately after collection; the animal pole is detached from the micropyle area (arrow) of the chorion, but lies still close to it. C, precleavage stage with 2 polar bodies (arrow) at higher magnification; longitudinal contraction of the egg results in enlarged perivitelline space at both ends. D, advanced organogenetic stage (XIII), at same magnification, showing intensive pigmentation of the retina (arrow), and distinct sucker rudiments (arrow head) on the short, rounded arms; note the reduced size of the inner yolk sac which is compressed by the surrounding organs. E, post-organogenetic stage (XIX), at same magnification, prior to second inversion; note enlarged inner yolk sac and pointed arm tip (arrow head). F, stage XX, after second inversion (mantle end at the side opposite to the chorion stalk); note absence of outer yolk sac, slender form of the arm tips and position of the ventral arms with suckers becoming attached to the chorion (arrow). G, beginning of hatching, the mantle end protruding through the newly formed hatch opening (which will become larger during hatching); note position of the arms pressed against the chorion; arrows indicate Kölliker organs appearing as light dots in the skin. H, newly hatched animal swimming in typical oblique position (hovering). I, young animal a few days after hatching, placed in a drop of water, seen from the dorsal side, with arms attached to the substrate (see text).

DISCUSSION

Use of the arms during hatching is normal in large-sized octopus hatchlings already having long arms. Except for *S. unicolorrhus*, it seems not to occur in small-sized octopus hatchlings with short arms. Although the newly hatched *Scaevurgus* are active swimmers and normally stay in midwater (Fig. 2 H), it is possible to trigger typical « sedentary behaviour » by placing the animals in an extremely limited volume of water. They then not only attach themselves with their suckers to the substrate, but also go through coordinated walking movements including the coordinated attachment and release of the suckers (Fig. 2 I). These movements are reminiscent of the action of the arms during hatching and raise the problem of the possible functional inhibition of « adult-like » motor actions in the early planktonic juveniles (Boletzky, 1977 b).

Among the Octopodidae, *S. unicolorrhus* clearly belongs to the category of species that produce eggs small relative to the adult (smaller than 8 % of adult ML). The young animals hatching from such eggs always have short arms (corresponding to 50 % or less of ML) and they all show a dominant if not exclusive swimming behaviour (Boletzky, 1974, 1978-79). How long this « planktonic » mode of life lasts can not be directly deduced from the behavioural characteristics of the newly hatched animal, or from its body proportions including the number of suckers per arm. In the absence of genetic evidence (that, for example, the Hawaiian *Scaevurgus* represents the same population), hypotheses on long-distance dispersal of early juveniles of *S. unicolorrhus* remain guess-work. Opposite evidence may be available in the form of the distinctive spawning and brooding behaviour as observed in the Hawaiian form (W.F. Van Heukelem, pers. communication).

The development of *S. unicolorrhus* is nevertheless interesting in several other respects related to developmental mechanisms and the evolutionary changes that they undergo. In the subfamilies Octopodinae and Eledoninae, the embryonic development of each species produces one of two distinct morphometric types: the hatchling either has short arms with a limited number of suckers (less than 15), or has long arms with at least 20 suckers. The third subfamily of the Octopodidae, the Bathypolypodinae, probably shows only the second mode (O'Dor and Macalaster, 1983). It has been shown that each of these two types is related to the magnitude of the size difference between the hatchling (or the egg) and the adult, and it has been suggested that the « short arm » (or « small egg ») mode represents the common ancestral (plesiomorphic) condition of the Octopodidae (Boletzky, 1974, 1977 b, 1978-79). Within this category of species, one finds considera-

ble variation in the relative numbers of suckers formed on each arm of the hatchling. Naef (1928) has clearly shown the similarity between arm development leading to a complement of 3 suckers per arm in *Argonauta argo*, a representative of one of the several pelagic octopod families, and in *Octopus vulgaris*, a representative of the only benthic family within the incirrate octopods, namely the Octopodidae. Except for *Ocythoe*, a pelagic form closely related to *Argonauta*, in which the ventro-lateral arms carry only one sucker (Naef, 1928), the minimum number always seems to be 3. How and when subsequent suckers are formed may vary from one species to the other, however. Thus in *Octopus bimaculatus* « a fourth small sucker develops at the tip of the arms by stage XX » (Ambrose, 1981), whereas in the embryo of *O. dofleini*, there is an apparently continuous formation of suckers from the original 3 or 4 to about 14 by the time of hatching (Gabe, 1975). In *S. unicolorrhus*, the 4 suckers formed on each arm appear in one set exactly like the first 3 suckers in other species; then sucker development stops for the rest of embryonic development (see Fioroni, 1982, and Nolte and Fioroni, 1983 for review). The interrupted sequence of sucker formation in so many species among the Octopodidae and in the pelagic octopods so far studied suggests the common action of a specific developmental switch within the programme underlying the graded pattern formation typical of the octopod arms. Why the sequence is interrupted after a given number of sucker rudiments that may differ from one species to the other is a question raising problems of both intrinsic constraints of morphogenesis and limitations related to scaling and morphometrics. Only the latter aspect can be discussed here from an evolutionary viewpoint.

The adaptive value of arrested arm growth is understandable only in the context of adaptation to life in midwater where arms are used mainly for prey-capture. Within this function, short arms are sufficient to seize and handle prey after it has been approached by rapid, jet-propelled forward pouncing. Most of the limited mass of muscle that can be formed during embryonic development is distributed among the propulsive mantle-funnel complex, the prehensile arm complex, the musculature of the buccal mass used in the processing and ingestion of food, and the eye muscles involved in the visually guided attack. Given the limited energy sources available to the embryo, a relative enlargement of one of these muscular components in the course of evolutionary change would inevitably be achieved at the expense of other components. If the energy resources of the embryo increase through enlargement of the eggs, the change is not apparently translated in all cases into enlargement of the arms. Body proportions characterized by short arms exist in the hatchlings of certain species producing eggs (theoretically) large enough for the construction of

a more adult-like juvenile with long arms (e.g. *Octopus salutii*, *Eledone cirrhosa*). This situation suggests selection favouring the maintenance of an actively swimming juvenile adapted to midwater conditions. It is interesting that the species showing this conservative feature are on average larger as adults than those in which selection apparently favours the opposite, i.e. an embryonic development leading to body proportions characterized by long arms, as is typical of bottom-living young octopuses. A good example of such small-sized species is *Octopus joubini* in which the egg size is similar to the egg sizes observed in *O. salutii* and *Eledone cirrhosa* (see Boletzky, 1981 b for other aspects of reproductive strategies in cephalopods).

ACKNOWLEDGMENTS. I am grateful to Drs. H.P. Sauer (University of Bielefeld, F.R.G.) and M.J. Wells (University of Cambridge, U.K.) for critical reading of the manuscript.

REFERENCES

- AMBROSE R.F., 1981. Observations on the Embryonic Development and Early Post-Embryonic Behavior of *Octopus bimaculatus* (Mollusca : Cephalopoda). *Veliger*, **24** : 139-146.
- BOLETZKY S. v., 1966. Zum Schlüpfen von *Octopus vulgaris* Lam.. *Verhandl. Naturf. Ges. Basel*, **77** : 165-170.
- BOLETZKY S. v., 1968. Untersuchungen über die Organogenese des Kreislaufsystems von *Octopus vulgaris* Lam.. *Rev. suisse Zool.*, **75** : 765-812.
- BOLETZKY S. v., 1969. Zum Vergleich der Ontogenesen von *Octopus vulgaris*, *O. joubini* und *O. briareus*. *Rev. suisse Zool.*, **76** : 716-726.
- BOLETZKY S. v., 1971 a. Rotation and First Reversion in the *Octopus* Embryo — A Case of Gradual Reversal of Ciliary Beat. *Experientia*, **27** : 558-560.
- BOLETZKY S. v., 1971 b. Zu den Lageveränderungen von Octopoden-Embryonen (Mollusca : Cephalopoda). *Rev. suisse Zool.*, **78** : 538-548.
- BOLETZKY S. v., 1974. The « larvae » of Cephalopoda : A review. *Thalassia Jugosl.*, **10** : 45-76.
- BOLETZKY S. v., 1977 a. Le développement embryonnaire de *Scaergus unicirrhus* : Contribution à l'étude du « Macrotritopus Problem ». *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **24** (5) : 53-63.
- BOLETZKY S. v., 1977 b. Post-hatching behaviour and mode of life in cephalopods. *Symp. zool. Soc. Lond.*, **38** : 557-567.
- BOLETZKY S. v., 1978-79. Nos connaissances actuelles sur le développement des Octopodes. *Vie Milieu*, **28-29** (1 AB) : 85-120.
- BOLETZKY S. v., 1981 a. Morphologie de l'œuf et mode de ponte chez *Pteroctopus tetracirrhus* (Mollusca, Cephalopoda). *Vie Milieu*, **31** : 255-259.
- BOLETZKY S. v., 1981 b. Réflexions sur les stratégies de reproduction chez les Céphalopodes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **106** : 293-304.
- CAIRNS S.D., 1976. Cephalopods collected in the Straits of Florida by the R/V Gerda. *Bull. Mar. Sci.*, **26** : 233-272.
- FIORONI P., 1965. Die embryonale Musterentwicklung bei einigen mediterranen Tintenfischen. *Vie Milieu*, **16** (2 A) : 655-756.
- FIORONI P., 1982. Zur Epidermis- und Saugnapfentwicklung bei Octopoden, ein entwicklungsgeschichtlicher Vergleich. *Rev. suisse Zool.*, **89** : 355-374.
- FRÖSCH D., MARTHY H.-J., 1975. The structure and function of the oviducal gland in octopods (Cephalopoda). *Proc. Roy. Soc. B*, **188** : 95-101.
- GABE S. h., 1975. Reproduction in the Giant Octopus of the North Pacific, *Octopus dofleini martini*. *Veliger*, **18** : 146-150.
- LANE F.W., 1960. Kingdom of the octopus. The life-history of the Cephalopoda. Jarrolds (London), 287 pp.
- MANGOLD-WIRZ K., 1963. Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. *Vie Milieu*, **13** (suppl.), 1-285.
- MANGOLD K. & BOLETZKY S. v., 1973. New data on reproductive biology and growth of *Octopus vulgaris*. *Mar. Biol.*, **7-12**.
- NAEF, 1923. Die Cephalopoden. *Fauna Flora Golf. Neapel*, **35-1** : 1-863.
- NAEF A., 1928. Die Cephalopoden. *Fauna Flora Golf. Neapel*, **35-11** : 1-357.
- NOLTE K. & FIORONI P., 1983. Zur Entwicklung der Saugnapfe bei coleoiden Tintenfischen. *Zool. Anz.*, **211** : 329-340.
- O'DOR R.K. & MACALASTER E.G., 1983. *Bathypolypus arcticus*. In : Cephalopod Life Cycles (P.R. Boyle, ed.), Academic Press (London) : 401-410.
- PORTMANN A., 1933. Observations sur la vie embryonnaire de la pieuvre (*Octopus vulgaris* Lam.). *Archs Zool. exp. gén.*, **76** : 24-36.
- REES W.J., 1954. The *Macrotritopus* Problem. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, ser. Zool., **2** : 69-99.
- ROBSON G.C., 1929. A monograph of the recent Cephalopoda. Part I : Octopodinae. *Br. Mus. Nat. History* (London), 236 pp.
- VOSS G.L., 1951. A First Record of the Cephalopod, *Scaergus unicirrhus*, from the Western Atlantic. *Bull. Mar. Sci.*, **1** : 64-71.
- VOSS G.L., 1975. *Euaxoctopus pillsburyae*, new species, (Mollusca : Cephalopoda) from the southern Caribbean and Surinam. *Bull. Mar. Sci.*, **25** : 346-352.
- WELLS M.J. & WELLS J., 1977. Cephalopoda : Octopoda. In : *Reproduction of marine invertebrates* (A.C. Giese et J.S. Pearse, eds.), **4** : 291-336.
- WINTREBERT P., 1928. L'éclosion par digestion de la coque chez les poissons, les amphibiens et les céphalopodes dibranchiaux décapodes. *C.R. Assoc. Anat.*, Prague, **1928** : 501-503.

Reçu le 20 juillet 1984; received July 20, 1984;
 accepté le 20 septembre 1984; accepted for printing :
 September 20, 1984.

COMPOSITION ET FLUCTUATIONS DES PEUPELEMENTS DE CLADOCÈRES DANS DEUX LACS-TOURBIÈRES DU MASSIF CENTRAL (FRANCE)

*Composition and fluctuations of Cladoceran communities
in two Peat-Bogs of the Massif Central (France)*

A.J. FRANCEZ

Station Biologique de Besse-en-Chandesse
B.P. 45, 63170 Aubière

CLADOCÈRE
PEUPELEMENT
LAC-TOURBIÈRE
SUCCESION

RÉSUMÉ. — Les peuplements de Cladocères, étudiés dans 2 lacs-tourbières du Massif Central (France) pendant l'année 1981, sont caractérisés par une faible richesse spécifique et une grande hétérogénéité. Le rôle du pH dans la distribution des espèces (amplitude d'habitat et barycentre) est discuté. La distinction de différents groupements, obtenus à l'aide d'une analyse biocénotique simple, est proposée. Les fluctuations temporelles des espèces et les principales successions observées sont décrites. L'étude comparative des zones littorales de lac et des fosses de tourbage montre l'existence de 2 types d'organisation en relation avec l'instabilité et l'imprévisibilité du milieu. Ces caractéristiques structurales sont replacées dans le cadre de la dynamique de la tourbière.

CLADOCERAN
COMMUNITY
PEAT-BOG
SUCCESION

ABSTRACT. — Cladoceran communities, studied in two peat-bogs of the Massif Central (France) during the year 1981, are characterized by low abundance of species and great heterogeneity. The part of pH in distribution of species (habitat amplitude and barycenter) is discussed. Associations of species, calculated with a simple coenotic affinity coefficient, are proposed. The comparative study of lake littoral zones and artificial pools (dug for exploitation) shows two kinds of community structure in relation with instability and unpredictability of the station. These results are viewed in the context of peat-bogs evolution.

1. INTRODUCTION

Les lacs-tourbières de Chambédaze et de La Godivelle, situés au sud de Besse-en-Chandesse dans le Puy-de-Dôme, à une altitude comprise entre 1100 et 1200 m, ont, en 1981, fait l'objet d'études faunistiques. Dans le cadre de ces travaux, nous avons entrepris l'approche de plusieurs groupes de la microfaune en fonction des différents stades de l'activité turfigène. Les résultats que nous présentons ici concernent quelques aspects de l'écologie des Cladocères.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Techniques utilisées

Les Cladocères sont récoltés en même temps que les autres groupes de la microfaune au moyen d'un filet à plancton (résultats qualitatifs) ou à l'aide d'une bouteille à large col d'une contenance de 5 litres (résultats quantitatifs) puis filtrés (maille 55 μm).

Les prélèvements ont été effectués du début du

mois de mai au début du mois de novembre 1981 à raison d'une série d'échantillonnage environ toutes les trois semaines. Les animaux sont conservés vivants pour la détermination des différentes espèces et sont ensuite fixés au formol pour le dénombrement opéré en cuve quadrillée sous la loupe.

Deux paramètres physico-chimiques, la température et le pH, ont été mesurés à l'aide d'appareils électriques. Les mesures ont été faites, dans ces milieux peu profonds (0,30 à 1,00 m), à environ — 10 cm.

2.2. Biotopes prospectés

Nous avons suivi l'évolution des peuplements de Cladocères des zones littorales de lac et des anciennes fosses d'exploitation de tourbe (un type de station dans chaque site).

Les principaux végétaux des zones littorales de lac sont les Potamots (*Potamogeton natans*), les Renouées (*Polygonum amphibium*), les Elodées (*Elodea canadensis*), ainsi que les Prêles (*Equisetum fluvatile*) et les Laïches (*Carex sp.*). A Chambedaze, l'unique fosse de tourbage, située au centre du haut-marais, est recolonisée par les Sphaignes (*Sphagnum cuspidatum*) et *Drepanocladus fluitans* tandis que celle de La Godivelle est plus particulièrement envahie de *Carex*.

Le pH (Fig. 1) ne dépasse pas 6 dans les fosses d'exploitation; cette valeur constitue, pour les zones littorales de lac, la limite d'acidité. Globalement les eaux de Chambedaze semblent plus acides que celles de La Godivelle. La confrontation des valeurs

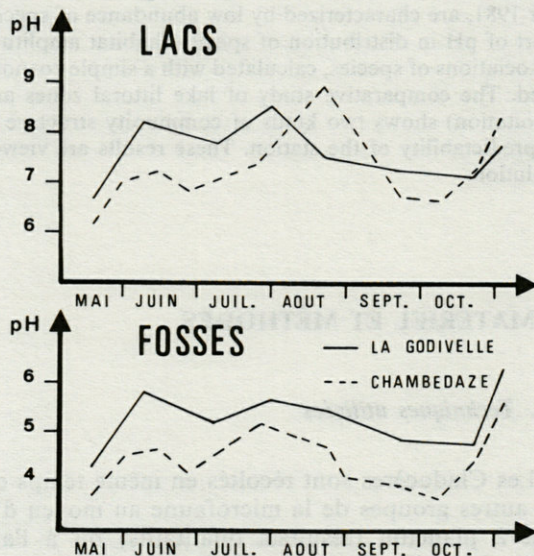


Fig. 1. — Valeurs de pH enregistrées à Chambedaze et à La Godivelle en 1981.

pH values measured in Chambedaze and La Godivelle during 1981.

mesurées, biotope à biotope et site à site, met en évidence des variations comparables.

Les résultats des enregistrements de température (Tabl. IA) montrent des fluctuations en relation avec le faible volume d'eau des stations.

Tabl. I. — A, températures mesurées en 1981 dans les zones littorales de lac et les fosses de tourbage centrales des sites de Chambedaze et de La Godivelle (relevés effectués à 10 cm de profondeur entre 9 h et 11 h à La Godivelle et entre 12 h et 14 h à Chambedaze); B, richesses spécifiques totale S et moyenne \bar{s} , coefficient de variabilité V des biotopes et sites étudiés; C, dominance D_2 des espèces étudiées dans les 4 biotopes (%).

A, Temperatures measured during 1981 in the macrophytes littoral zones and the central artificial pools of Chambedaze and La Godivelle (noted between 9 h and 11 h in La Godivelle and between 12 h and 14 h in Chambedaze, all results for a depth of 10 cm); B, total S and medium \bar{s} specific richnesses, variability coefficient V of studied biotops and sites; C, dominance D_2 of the species studied in the 4 stations (%).

A								
La Godivelle	18/05	09/06	07/07	27/07	25/08	21/09	21/10	02/11
Air	13,6	15,7	15,6	9,6	—	12,1	6,0	14,6
Lac	9,8	19,9	15,1	13,3	12,6	11,8	8,7	—
Fosse	10,4	17,7	14,2	11,4	10,0	10,5	7,0	5,4
Chambedaze	18/05	01/06	28/06	23/07	25/08	21/09	07/10	02/11
Air	18,2	—	12,9	—	17,4	13,2	7,6	15,2
Lac	7,7	16,6	9,4	13,2	16,4	12,0	9,1	8,8
Fosse	12,9	23,5	10,5	14,5	16,8	12,2	8,6	7,1
B								
Paramètres du peuplement	Chambedaze			La Godivelle				
	fosse	lac	Total	fosse	lac	Total		
S	7	8	13	8	5	11		
\bar{s}	2,625	3,625	5,750	4,250	1,625	4,875		
V	60,9	26,8	34,5	30,2	86,6	25,6		
C								
Chambedaze	18/05	01/06	28/06	20/07	25/08	21/09	07/10	02/11
Lac	68	100	68	81	74	82	92	84
Fosse	100	—	82	100	97	93	83	74
La Godivelle	18/05	09/06	07/07	27/07	25/08	14/09	12/10	02/11
Lac	67	66	—	100	100	100	—	100
Fosse	62	69	54	49	97	71	80	70

3. RÉSULTATS

3.1. Organisation des peuplements

Les récoltes effectuées en 1981 ont permis de déterminer 16 espèces de Cladocères dont l'une, *Macrothrix rosea*, est nouvelle pour la région : en effet, elle ne figure pas dans les listes établies successivement par Olivier (1938 et 1939), Batut

Tabl. II. — Composition des peuplements de Cladocères à Chambedaze et à La Godivelle (F = fosse, L = lac).
Cladoceran communities composition in Chambedaze and La Godivelle (F = pool, L = lake).

Espèces	Chambedaze								La Godivelle							
	11/05	01/06	28/06	20/07	25/08	21/09	07/10	02/11	18/05	09/06	07/07	27/07	25/08	14/09	12/10	02/11
Daphniidae																
<i>Daphnia longispina</i> O.F.M.	L	L	L	L				L	L	L						
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O.F.M.)			L	L	F,L	F,L	F	F	L				L			
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F.M.)		L	L				L	L								
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F.M.)	F				F	F	F	F	F,L	F,L	F		F	F,L		
Bosminidae																
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F.M.)	L		L													
Macrothricidae																
<i>Macrothrix laticornis</i> (JUR)											F	F	F			
<i>Macrothrix rosea</i> (JUR)							F	F								
<i>Streblocerus serricaudatus</i> (FISCH.)									F	F	F	F			F	F
<i>Acantholeberis curvirostris</i> (O.F.M.)											F	F		F	F	F
Chydoridae																
<i>Eurycerus lamellatus</i> (O.F.M.)	L				L	L	L	L								
<i>Acroperus harpae</i> BAIRD	L		L	L			L		F	F	F	F				
<i>Alona</i> sp.				L	L	L							L			
<i>Alonella excisa</i> (FISCH)			F			F					F	F				F
<i>Peracantha truncata</i> (O.F.M.)			F								F	F				
<i>Chydorus cf. latus</i> SARS								F								
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F.M.)	F		F	F	F		F,L	F,L	F,L	F,L	F	F,L	F	F,L	F	F,L

(1965) et Persoone *et al.* (1968). La comparaison des peuplements (Tabl. II) montre que nous avons respectivement trouvé 11 espèces à la Godivelle et 13 à Chambedaze, 8 d'entre elles étant communes aux 2 sites.

Les richesses spécifiques totale et moyenne ont été estimées pour chacun des biotopes (Tabl. IB). Les fosses d'exploitation possèdent une richesse totale comparable (7 et 8 espèces) mais des richesses moyennes significativement différentes : à La Godivelle, le nombre moyen d'espèces rencontrées à chaque sortie est plus élevé, ce qui sous-tend une structure des peuplements dissemblable. La même remarque s'applique aux 2 stations de Chambedaze. D'autre part, on constate que les richesses moyennes les plus faibles ont été trouvées pour la fosse de tourbage de Chambedaze et la zone littorale du lac de La Godivelle. Ces stations subissent fortement les perturbations climatiques (*cf. infra*).

Le calcul du coefficient de variabilité (Tabl. IB), effectué au moyen de l'expression $V = 100 \sigma/s$, qui mesure l'hétérogénéité du peuplement met en évidence 2 groupes de biotopes comme le laissait supposer l'analyse de la richesse moyenne.

Il existe une bonne corrélation ($r = 0,68$, sécurité 99 %) entre la richesse spécifique et le logarithme de la densité exprimée en nombre d'individus par litre (Fig. 2). Ceci montre que le milieu supporte d'autant mieux une augmentation d'abondance qu'elle s'accompagne d'une richesse spécifique plus élevée, suggérant ainsi une meilleure occupation des différentes niches écologiques.

La réaction du milieu ne saurait être la seule responsable de la distribution des Cladocères et sans pour autant lui accorder un rôle primordial, il nous a cependant paru intéressant de situer les espèces en fonction de ce paramètre dans la mesure où d'une part, de nombreux auteurs (Harnisch, 1929; Olivier, 1938; Batut, 1965) ont tenté d'établir des relations

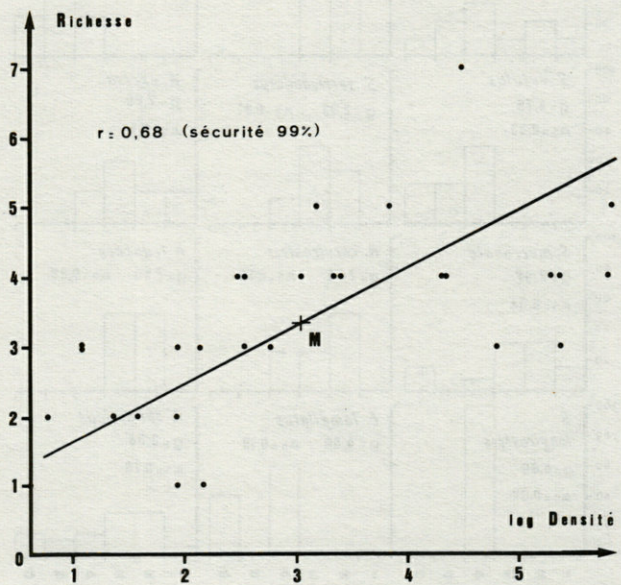


Fig. 2. — Relation entre la richesse spécifique et la densité des peuplements étudiés.

Relation between specific richness and density in the studied communities.

entre le pH et la répartition des espèces et, d'autre part, les lacs-tourbières prospectés présentent 2 types de biotopes bien distincts quant à l'acidité de l'eau. Pour cela nous avons calculé l'amplitude d'habitat sur la « dimension pH » à l'aide de l'indice de Simpson $I_s = 1/\sum p_i^2$ standardisé (Barbault, 1981) :

$$As = \frac{I_s - 1}{N - 1}$$

où N est le nombre de classes de la ressource utilisée (ici 6 classes de pH, classe 1 : $pH < 4$, classe 2 : $4 \leq pH < 5$, classe 3 : $5 \leq pH < 6$, classe 4 : $6 \leq pH < 7$, classe 5 : $7 \leq pH < 8$, classe 6 : $pH \geq 8$). Les valeurs obtenues varient de 0 (espèce spécialiste) à 1 (espèce généraliste). D'autre part, afin de mieux situer les espèces par rapport au descripteur pH, nous avons évalué le barycentre de chacune d'entre elles par la formule :

$$g = x_1 + 2x_2 + 3x_3 + \dots + nx_n/\sum x$$

avec x_i représentant l'abondance de l'espèce dans la classe i . Ce paramètre mesure statistiquement le « *preferendum* écologique des espèces » (Blondel, 1979). Nous avons, sur la figure 3, reporté les différents résultats obtenus et représenté sous forme

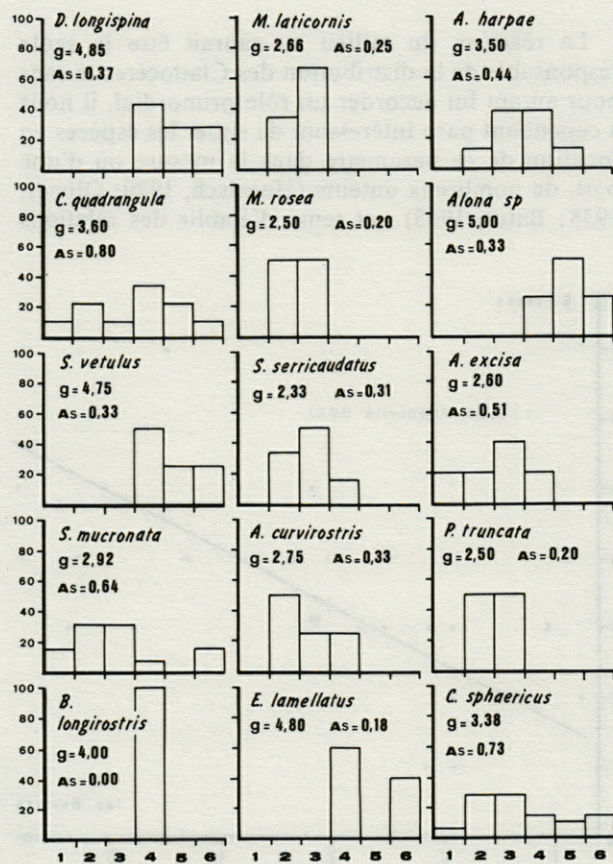


Fig. 3. — Amplitude d'habitat (standardisé As) et barycentre g_{pH} des différentes espèces sur la « dimension pH ». *Habitat amplitude (standardised As) and barycenter g_{pH} of the different species on the « pH dimension ».*

d'histogrammes les fréquences de chaque espèce dans les classes de pH considérées.

Trois espèces, *Ceriodaphnia quadrangula* ($As = 0,80$), *Chydorus sphaericus* ($As = 0,73$) et *Scapholeberis mucronata* ($As = 0,64$) semblent nettement indifférentes au pH. *Alona sp.* possède le barycentre le plus élevé mais la même amplitude d'habitat qu'*Acantholeberis curvirostris*, espèce typique, selon certains auteurs (Harnisch, 1929), des tourbières avec *Streblocerus serricaudatus*. *Simocephalus vetulus* et *Eurycercus lamellatus* dont la présence serait plus influencée par la teneur en substances humiques que par le pH lui-même (Pacaud, 1939) ont des barycentres pratiquement équivalents (respectivement 4,75 et 4,80) mais la seconde espèce semble plus spécialisée ($As = 0,18$).

3.2. Affinités cénotiques et groupements d'espèces

L'étude de l'influence d'un seul facteur du milieu ne peut donner que quelques précisions sur l'organisation des peuplements et ne permet pas notamment de caractériser les niches écologiques des différentes espèces. Afin d'entrevoir quelques aspects qui président à cette organisation, nous avons tenté de distinguer des groupements d'espèces par le calcul du coefficient d'affinité cénotique égal à :

$$\frac{C}{A + B - C} \times 100$$

C, correspondant au nombre de prélèvements où les 2 espèces sont présentes, A et B à ceux où l'on ne rencontre qu'une seule des 2 espèces considérées. Les résultats ont été regroupés sous la forme d'un dendrogramme schématisé sur la figure 4.

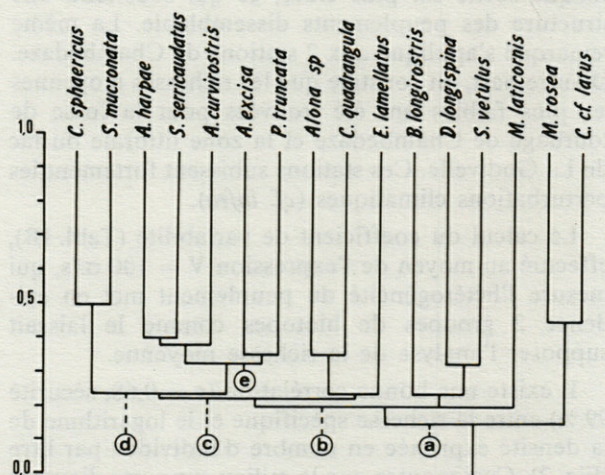


Fig. 4. — Dendrogramme schématisant les associations entre les différentes espèces observées.

Clustering of species showing associations in the studied biotops.

Cinq principaux paliers de différenciation peuvent être distingués. Le niveau a sépare le groupe *Macrothrix rosea* — *Chydorus cf. latus* du reste du peuplement; ces 2 espèces sont rares et sont les seules à ne se trouver exclusivement qu'en fin de notre étude. La distinction b montre l'existence de trois groupes: *Macrothrix laticornis* avec 1 seule période d'apparition, en été; *Bosmina longirostris*, *Daphnia longispina* et *Simocephalus vetulus* absents à cette époque et présents dans les lacs uniquement; les autres espèces à la phénologie moins typée. En c, on remarquera que *Alona sp.*, *Ceriodaphnia quadran-*

gula et *Eurycercus lamellatus* se rencontrent plus particulièrement dans le biotope lac et à Chambedaze. Le niveau d distingue d'une part, *Chydorus sphaericus* et *Scapholeberis mucronata*, espèces ubiquistes, et d'autre part, un groupe de 5 espèces ayant une préférence marquée pour les fosses d'exploitation. Ces dernières peuvent être scindées en 2 ensembles (niveau e): *Alonella excisa*, *Peracantha truncata* aux cycles saisonniers similaires tant à Chambedaze qu'à La Godivelle et *Acroperus harpae*, *Streblocerus serricaudatus*, *Acantholeberis curvirostris*.

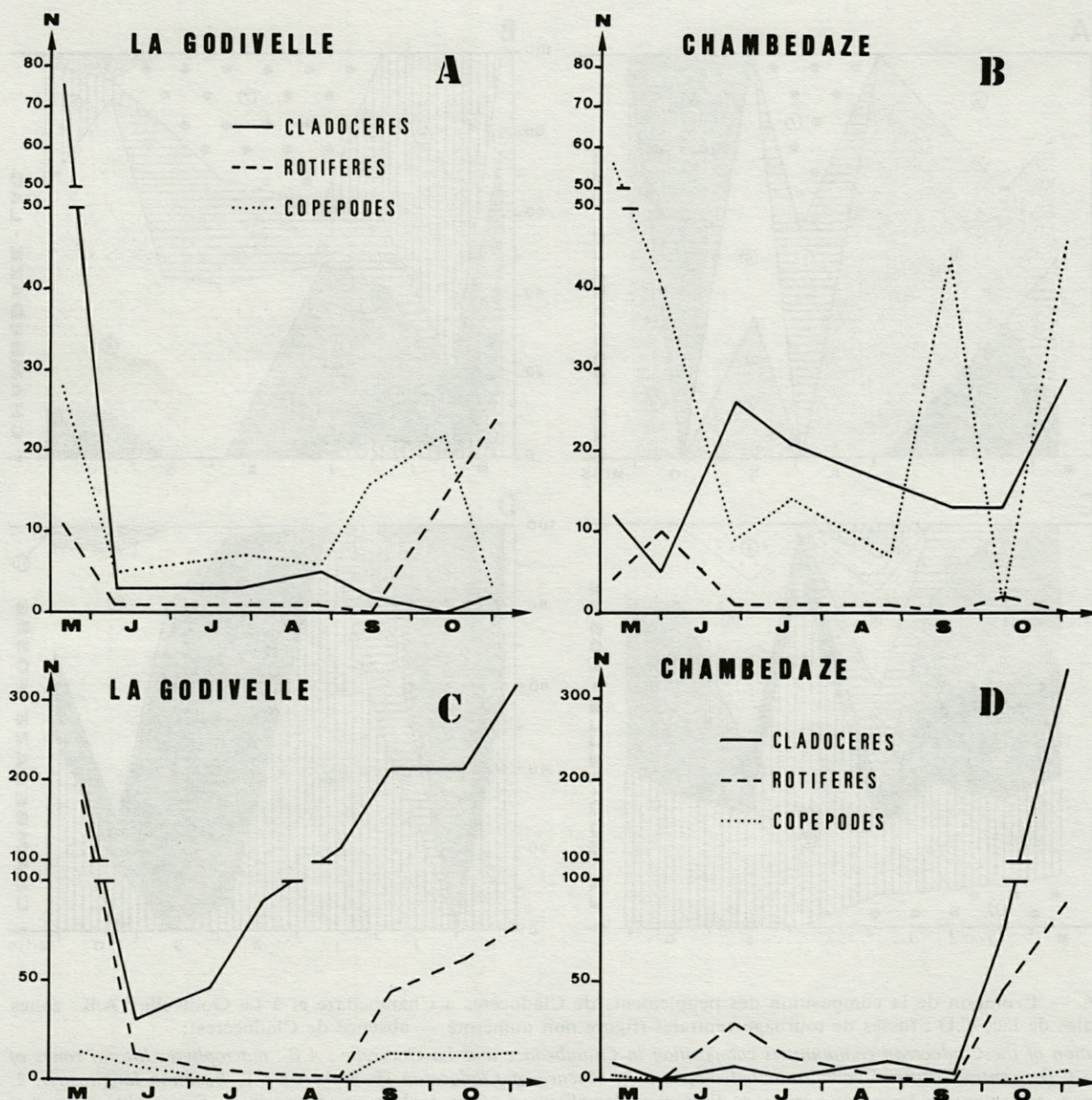


Fig. 5. — Fluctuations saisonnières des peuplements de Cladocères, Copépodes et Rotifères à Chambedaze et à La Godivelle: A et B, zones littorales de lac: C et D, fosses de tourbage centrales.

Seasonal fluctuations of Cladoceran, Copepods and Rotifers communities in Chambedaze and La Godivelle: A and B, macrophytes littoral zones of lakes; C and D, central artificial pools.

3.3. Variations saisonnières et successions écologiques

La figure 5 visualise les fluctuations quantitatives (nombre d'individus par litre d'eau filtrée) observées lors de notre période d'étude. A titre de comparaison, nous avons aussi représenté les Copépodes et les Rotifères.

Les maxima des populations zooplanctoniques se situent au printemps et en automne, cependant chaque groupe évolue de façon particulière. Si les Cladocères présentent bien les 2 pics d'abondance

dans la fosse d'exploitation de La Godivelle (195 et 322 individus par litre) avec une augmentation progressive de juin à octobre et, à un moindre degré dans la zone littorale du lac de Chambedaze, en revanche dans les 2 autres biotopes, un seul pic apparaît (mai dans le lac de La Godivelle avec 76 individus et octobre dans la fosse de tourbage de Chambedaze avec 341 individus). Cependant, l'absence apparente de régularité du phénomène reflète peut-être un effort d'échantillonnage insuffisant en début et en fin de saison.

Les Copépodes sont sporadiques dans les fosses

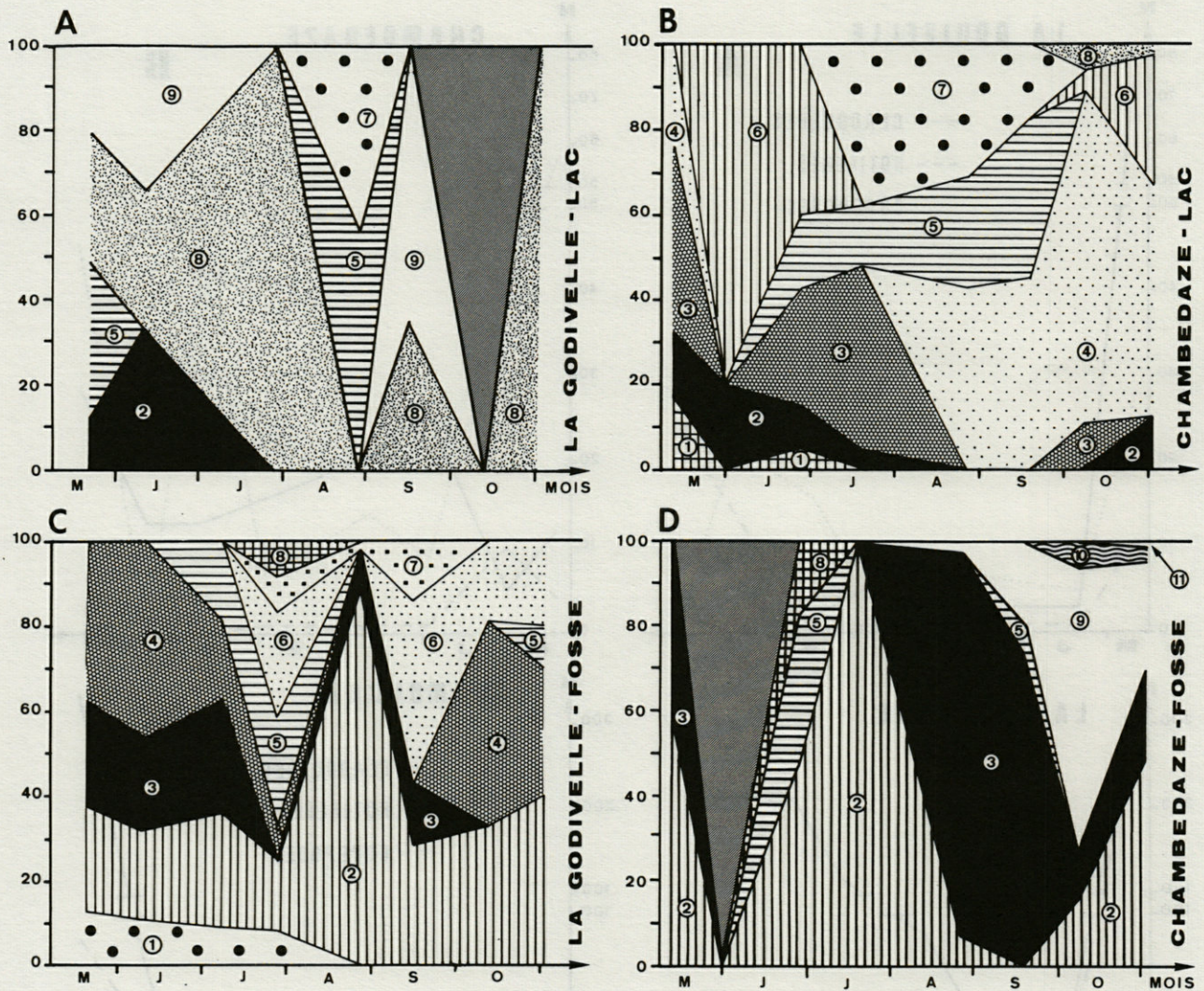


Fig. 6. — Evolution de la composition des peuplements de Cladocères à Chambedaze et à La Godivelle : A,B : zones littorales de lac; C,D : fosses de tourbage centrales (figuré non numéroté = absence de Cladocères);

Evolution of the Cladoceran communities composition in Chambedaze and La Godivelle : A,B : macrophytes littoral zones of lakes; C,D : central artificial pools (unnoted diagram = absence of Cladoceran species). A,B : 1, *Bosmina longirostris*; 2, *Daphnia longispina*; 3, *Acroperus harpae*; 4, *Eurycerus lamellatus*; 5, *Ceriodaphnia quadrangula*; 6, *Simocephalus vetulus*; 7, *Alona sp.*; 8, *Chydorus sphaericus*; 9, *Scapholeberis mucronata*. C,D : 1, *Acroperus harpae*; 2, *Chydorus sphaericus*; 3, *Scapholeberis mucronata*; 4, *Streblocerus serricaudatus*; 5, *Alonella excisa*; 6, *Acantholeberis curvirostris*; 7, *Macrothrix laticornis*; 8, *Peracantha truncata*; 9, *Ceriodaphnia quadrangula*; 10, *Macrothrix rosea*; 11, *Chydorus cf. latus*.

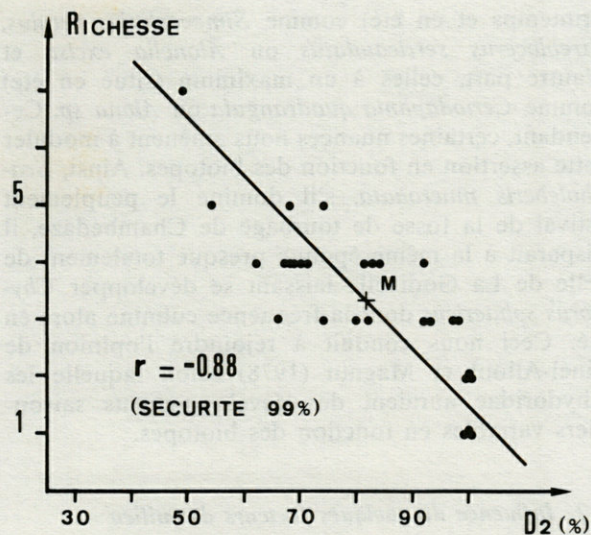


Fig. 7. — Relation entre la richesse spécifique et la dominance D_2 dans les peuplements étudiés.

Relation between specific richness and dominance D_2 in the studied communities.

de tourbage, néanmoins ils semblent éviter les mois de juillet et d'août. Les Rotifères enregistrent une évolution comparable de leurs populations dans les 2 biotopes à La Godivelle; à Chambedaze on ne retrouve pas de pic d'abondance dans le lac.

Par ailleurs, les évaluations semi-quantitatives des différentes espèces nous ont permis de représenter les fréquences relatives de chacune d'entre elles dans les 4 stations (Fig. 6). L'évolution des peuplements apparaît plus complexe dans la fosse d'exploitation de La Godivelle et dans la zone littorale du lac de Chambedaze comme le laissait penser l'étude de la richesse moyenne et du coefficient de variabilité.

La dominance D_2 , entendue comme la somme des fréquences relatives des 2 espèces les mieux représentées (Rouch, 1980), est toujours supérieure à 49 % (Tabl. IC). Il existe en outre une corrélation significative négative ($r = -0,88$, sécurité 99 %) entre ce paramètre et la richesse spécifique totale (Fig. 7).

Nous avons rapporté à 100 % la fréquence relative maximale des principales espèces et ainsi construit

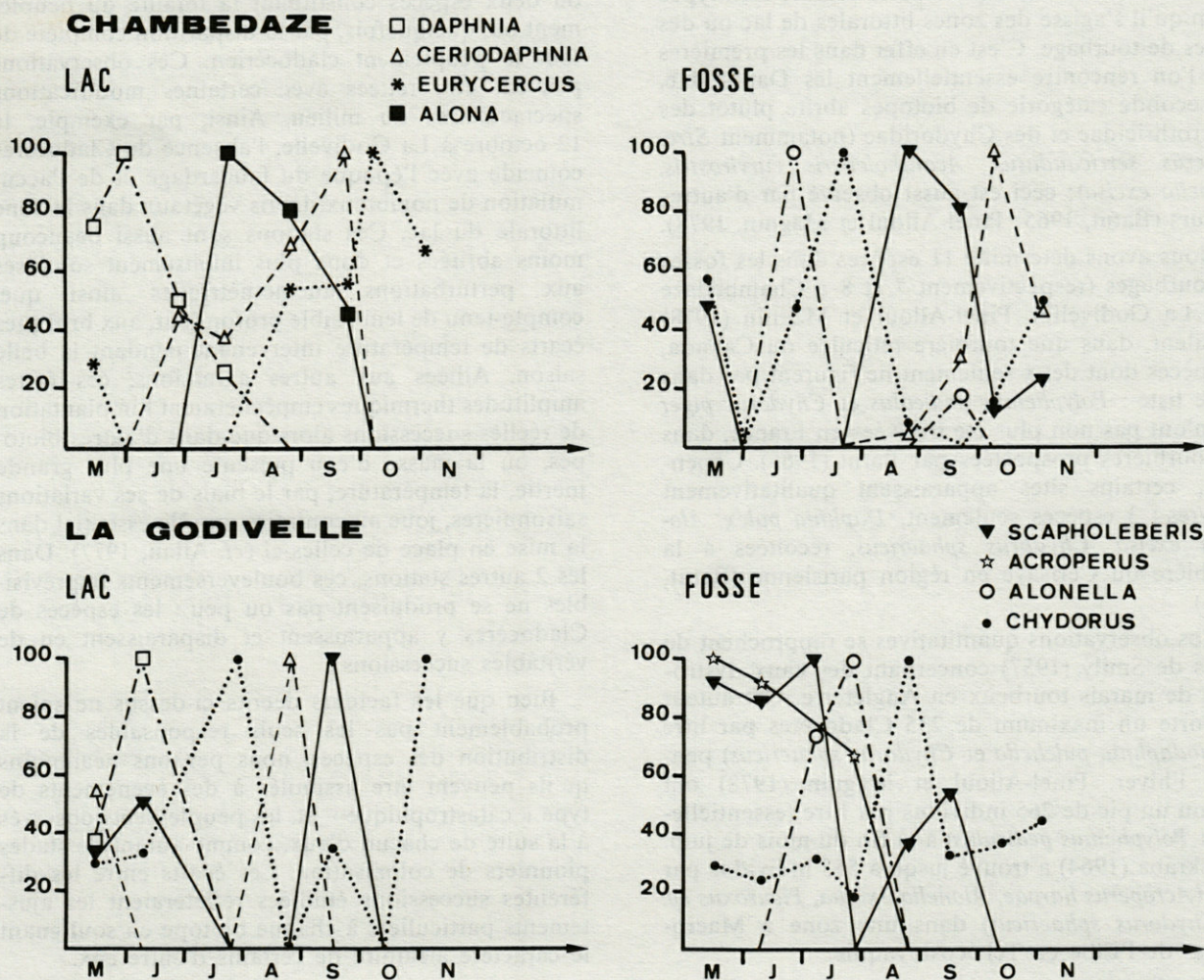


Fig. 8. — Successions écologiques observées dans les 4 biotopes étudiés.

Ecological successions observed in the 4 studied stations.

les graphes correspondant aux diverses successions (Fig. 8). Dans le lac de Chambedaze, *Simocephalus vetulus* (non représenté sur la figure) a son maximum d'abondance en même temps que *Daphnia longispina*, espèce planctonique. Lorsque cette dernière régresse, apparaît alors *Ceriodaphnia quadrangula*. Un fait identique est observé entre 2 espèces périphtiques, *Alona sp.* et *Eurycercus lamellatus*. Dans les fosses de tourbage, la présence d'*Alonella excisa* et de *Chydorus sphaericus* semble contrôlée par un phénomène d'évitement supprimant probablement la compétition interspécifique (espace, nourriture ?). *Scapholeberis mucronata* voit ses maxima s'étaler du mois de juillet au mois de septembre en fonction des biotopes considérés.

4. DISCUSSION

4.1. Composition et richesse des peuplements

La faune cladocérienne étudiée semble bien typée selon qu'il s'agisse des zones littorales de lac ou des fosses de tourbage. C'est en effet dans les premières que l'on rencontre essentiellement les Daphnidae. La seconde catégorie de biotopes abrite plutôt des Macrothricidae et des Chydoridae (notamment *Streblocerus serricaudatus*, *Acantholeberis curvirostris*, *Alonella excisa*); ceci est aussi observé par d'autres auteurs (Batut, 1965; Pinel-Alloul et Magnin, 1978).

Nous avons déterminé 11 espèces dans les fosses de tourbages (respectivement 7 et 8 à Chambedaze et à La Godivelle). Pinel-Alloul et Magnin (1978) signalent, dans une tourbière réticulée du Canada, 9 espèces dont deux seulement ne figurent pas dans notre liste : *Polyphemus pediculus* et *Chydorus piger* qui n'ont pas non plus été trouvées en France, dans les tourbières prospectées par Batut (1965). Cependant, certains sites apparaissent qualitativement pauvres : 3 espèces seulement, *Daphnia pulex*, *Alonella excisa*, *Chydorus sphaericus*, récoltées à la tourbière du Cerisaye en région parisienne (Batut, 1965).

Nos observations quantitatives se rapprochent de celles de Smily (1957) concernant des eaux dystrophes de marais tourbeux en Angleterre. Cet auteur rapporte un maximum de 235 Cladocères par litre (*Ceriodaphnia pulchella* et *Chydorus sphaericus*) pendant l'hiver. Pinel-Alloul et Magnin (1978) ont obtenu un pic de 265 individus par litre (essentiellement *Polyphemus pediculus*) à la fin du mois de juin. Straskraba (1964) a trouvé jusqu'à 555 individus par litre (*Acroperus harpae*, *Alonella exigua*, *Pleuroxus sp.* et *Chydorus sphaericus*) dans une zone à Macrophytes de l'Elbe en Tchécoslovaquie.

Classiquement, on peut considérer 2 types d'espèces en fonction de leur fréquence, d'une part, celles à deux périodes de dominance (le plus souvent au

printemps et en été) comme *Simocephalus vetulus*, *Streblocerus serricaudatus* ou *Alonella excisa* et d'autre part, celles à un maximum (situé en été) comme *Ceriodaphnia quadrangula* ou *Alona sp.* Cependant, certaines nuances nous amènent à moduler cette assertion en fonction des biotopes. Ainsi, *Scapholeberis mucronata*, s'il domine le peuplement estival de la fosse de tourbage de Chambedaze, il disparaît à la même époque presque totalement de celle de La Godivelle laissant se développer *Chydorus sphaericus* dont la fréquence culmine alors en été. Ceci nous conduit à rejoindre l'opinion de Pinel-Alloul et Magnin (1978) selon laquelle les Chydoridae auraient des développements saisonniers variables en fonction des biotopes.

4.2. Influence de quelques facteurs du milieu

L'étude de divers paramètres nous a permis de rassembler en un seul groupe la zone littorale du lac de La Godivelle et la fosse de tourbage de Chambedaze, caractérisées par l'apparition sporadique d'une ou deux espèces constituant la totalité du peuplement ou, quelquefois, par la disparition complète de tout le peuplement cladocérien. Ces observations peuvent être reliées avec certaines modifications spectaculaires du milieu. Ainsi, par exemple, le 12 octobre à La Godivelle, l'absence de Cladocères coïncide avec l'époque du faucardage et de l'accumulation de nombreux débris végétaux dans la zone littorale du lac. Ces stations sont aussi beaucoup moins abritées et donc plus intensément soumises aux perturbations anémométriques ainsi que, compte-tenu de leur faible profondeur, aux brusques écarts de température intervenant pendant la belle saison. Alliées aux autres agressions, ces fortes amplitudes thermiques empêcheraient l'implantation de réelles successions alors que dans d'autres biotopes, où la masse d'eau présente une plus grande inertie, la température, par le biais de ses variations saisonnières, joue au contraire un rôle essentiel dans la mise en place de celles-ci (cf. Allan, 1977). Dans les 2 autres stations, ces bouleversements imprévisibles ne se produisent pas ou peu : les espèces de Cladocères y apparaissent et disparaissent en de véritables successions.

Bien que les facteurs décrits ci-dessus ne soient probablement pas les seuls responsables de la distribution des espèces, nous pensons néanmoins qu'ils peuvent être assimilés à des événements de type « catastrophique » et, les peuplements observés à la suite de chacun d'eux, comme autant de stades pionniers de colonisation. Les écarts entre les différentes successions étudiées reflèteraient les ajustements particuliers à chaque biotope en soulignant le caractère aléatoire de certains d'entre eux.

D'autre part et quelque soit le biotope considéré, il faut signaler les relations antagonistes que pourraient entretenir certaines plantes avec les Cladocè-

res; de telles interférences ont déjà été prouvées chez les Rotifères (Hasler & Jones, 1949) et, selon Pennak (1966), les zones à Macrophytes contiendraient beaucoup moins d'individus que les zones limnétiques adjacentes.

5. CONCLUSION

Les peuplements de Cladocères étudiés dans ce travail sont définis par une faible richesse spécifique et une grande hétérogénéité. Nous avons souligné le rôle de certains facteurs du milieu dans leur régulation et la mise en place des successions.

L'analyse de ces résultats fait ressortir la nature contraignante et surtout imprévisible de ces milieux aboutissant parfois à une simplification extrême des peuplements. Ces conditions d'environnement marquées par une inconstance notoire débouchent, quant aux successions, sur une suite de stades pionniers. Les peuplements sont souvent constitués de peu d'espèces, ce qui caractérise les écosystèmes jeunes. L'instabilité et l'imprévisibilité des biotopes étudiés est à mettre en relation avec le fait que les zones littorales de lac forment l'étape primaire de l'édification de la tourbière et que les fosses d'exploitation artificiellement creusées sont des milieux récents. L'existence d'une corrélation positive significative entre la richesse spécifique et l'abondance des individus montre cependant à l'intérieur de ces biotopes des différences d'organisation au niveau des communautés de Cladocères.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLAN J.D., 1977. An analysis of seasonal dynamics of a mixed population of *Daphnia*, and the associated community. *Freshwater biology*, 7 (6) : 505-512.
- BARBAULT R., 1981. Ecologie des populations et des peuplements. Paris, Masson : 200 p.
- BATUT J., 1965. Etude de la faune submicroscopique de quelques tourbières à *Sphagnum*. *Hydrobiologia*, 25 (1-2) : 239-276.
- BLONDEL J., 1979. Biogéographie et écologie. Paris, Masson, 171 p.
- HARNISCH O., 1929. Die Biologie der Moore. Die Binnengewässer, bd VII, Stuttgart, E. Schweizerbart Verlag., 146 p.
- HASLER A.D. et JONES E., 1949. Demonstration of the antagonistic action of large aquatic plants on algae and rotifers. *Ecology*, 30 : 359-364.
- OLIVIER L., 1938. Recherches sur la faunule des fosses de tourbage de quelques tourbières mont-doriennes. *Rev. Sci. Nat. Auvergne, N.S.*, 4 (2) : 103-110.
- OLIVIER L., 1939. Matériaux pour la connaissance limnologique des lacs mont-doriens. Clermont-Ferrand, de Bussac : 80 p.
- PACAUD A., 1939. Contribution à l'écologie des Cladocères. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, suppl. 25 : 1-260.
- PENNAK R.W., 1966. Structure of Zooplankton populations in the littoral Macrophyte zone of some Colorado Lakes. *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, 85 : 329-349.
- PERSOONE G., P. SORGELOOS, C. GROLIÈRE et N. OMALY, 1968. Sur la limnologie de quelques lacs du Puy-de-Dôme : physico-chimie et plancton de surface. *Ann. Stat. Biol. Besse-en-Chandesse*, 4 : 43-114.
- PINEL-ALLOUL, B. et E. MAGNIN, 1978. Zooplancton d'une tourbière réticulée du territoire de la Baie de James. *Naturaliste Can.*, 105 : 19-35.
- ROUCH R., 1980. Le système karstique du Baget. X. La communauté des Harpacticides. Richesse spécifique, diversité et structures d'abondance de la nomocénose hypogée. *Ann. Limnol.*, 16 (1) : 1-20.
- SMILY W.J.P., 1957. Distribution and seasonal abundance of *Entomostracea* in moorland ponds near Windermere. *Hydrobiologia*, 11 : 59-72.
- STRASKRABA M., 1965. Contribution to the productivity of littoral region of pools and ponds. I. Quantitative study of the littoral zooplankton of the rich vegetation of the backwater Labicko. *Hydrobiologia*, 26 : 421-443.

Reçu le 22 mars 1984; received : March 22, 1984;
 accepté le 4 juin 1984; accepted for printing : June 4, 1984.

ETUDE COMPARATIVE ENTRE LES PEUPELEMENTS DE BARBEAUX DES BARRAGES DE BERMEJALES ET CUBILLAS (GRANADA, ESPAGNE)

*Comparative study of the barbel stocks in the reservoirs
of Bermejales and Cubillas (Granada, Spain)*

J. LUCENA

*Departamento de Ecologia
Universidad de Malaga (Espagne)*

POISSONS
CYPRINIDAE
B. BARBUS SCLATERI GTHR.
CROISSANCE
BIOMETRIE

RÉSUMÉ. — Différents paramètres biologiques ont été étudiés d'après 669 Barbeaux du barrage de Cubillas, pêchés chaque mois de décembre 1972 à novembre 1974, et 384 Barbeaux du barrage de Bermejales capturés à la même fréquence, d'octobre 1978 à septembre 1979. Les résultats montrent que deux populations différentes ont divergé de l'espèce en raison de l'isolement causé par la construction de deux barrages sur deux affluents du fleuve Génil (province de Grenade).

FISHES
CYPRINIDAE
B. BARBUS SCLATERI GTHR.
GROWTH
BIOMETRY

ABSTRACT. — Several biological parameters have been analyzed in 669 barbels from the reservoir of Cubillas, caught monthly from December 1972 to November 1974, and 384 barbels from the Bermejales, captured with the same frequency from October 1978 to September 1979. The results clearly show that two different populations have diverged from the species because of the isolation arisen as a consequence of the construction of these reservoirs in different tributaries of the Genil river.

INTRODUCTION

La construction d'un barrage peut isoler des individus d'une même espèce dispersés dans tout un bassin hydrographique et cet isolement peut influencer le développement spécifique des caractères méristiques, métriques et biologiques en fonction des conditions écologiques.

Nous comparons dans ce travail la croissance en poids et longueur, les variations de l'indice gonadosomatique et le nombre de vertèbres et de branchiospines des Barbeaux capturés, d'une part dans le barrage de Cubillas, d'autre part dans celui de

Bermejales, situés sur les affluents du fleuve Génil (province de Grenade). Nous tentons ainsi de mettre en évidence des différences entre les deux populations, permettant d'affirmer si elles sont effectivement distinctes en raison même de leur isolement.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les données employées pour l'obtention des résultats sont celles de Lucena et Camacho (1978), Lucena *et al.* (1979) et Lucena *et al.* (1983).

Nombre d'animaux utilisés : 669 provenant de Cubillas et 384 de Bermejales; paramètres étudiés : poids frais (P), poids éviscéré (P.E.), poids des gonades (P.G.), longueur totale (L.T.), longueur standard (L.st.), nombre de vertèbres et de branchiospines.

La formule de Suau (1970) a été utilisée pour calculer l'indice gonadosomatique (I.G.S.) : $I.G.S. = Pg \times 100/P$, Pg étant le poids de la gonade, et P le poids brut de l'animal.

Le coefficient de Condition a été calculé selon la formule de Le Cren (1951).

Les vertèbres ont été comptées y compris l'urostيلة, après cuisson et élimination de la chair.

Traitement statistique : nous avons calculé les droites de régression pour cadrer les données, en utilisant la méthode des « moindres carrés » pour estimer les paramètres *a* et *b* de ces droites. La corrélation a été estimée en calculant le coefficient *r*.

Pour décrire l'évolution des phénomènes nous avons utilisé la courbe logistique de croissance de l'équation différentielle de cette croissance.

Le test X^2 de Pearson permet de comparer les résultats obtenus, ainsi que le test *t* de Student et divers tests de comparaison de moyennes.

RÉSULTATS

Taille (Tabl. I A)

La comparaison des populations des deux barrages montre la supériorité des valeurs moyennes des longueurs étudiées (longueur totale, standard et de la tête) des femelles par rapport aux mâles et aux animaux de Cubillas; la différence est significative.

Relation taille/âge (Tabl. I B et Fig. 1, A et B)

Les équations de croissance calculées sont :

Cubillas,

$$\text{Femelles L.T.} = 76,03 (1 - e^{-0,072(t+2,99)})$$

$$\text{Mâles L.T.} = 56,00 (1 - e^{-0,094(t+2,76)})$$

Bermejales,

$$\text{Femelles L.T.} = 51,99 (1 - e^{-0,21(t+0,61)})$$

$$\text{Mâles L.T.} = 49,80 (1 - e^{-0,23(t+0,46)})$$

Les animaux de Cubillas présentent donc une plus grande longueur infinie et, dans les deux barrages, les femelles atteignent une taille supérieure à celle des mâles, ce qui est pleinement justifié par les valeurs du coefficient métabolique *k*, étant donné la relation inverse établie entre celui-ci et la longueur infinie (Bertalanffy in Beverton et Holt, 1957).

Tabl. I. — A, valeurs moyennes des longueurs totales, standard et de la tête, et valeurs maximales et minimales de la longueur totale rencontrée; B, âge (période de croissance), longueur moyenne (cm) et numéro d'exemplaire dans chaque barrage.

A, mean value of total, standard and head length, and smallest and highest value of total length found; B, age (growth period), total mean length (cm) and number of specimen in both reservoirs.

A						
Barrage de Cubillas						
	L.T.	L.st.	L.C.	Maximum	Minimum	
Femelles	33 ± 0,74	28 ± 0,61	7 ± 0,15	61	22	
Mâles	30 ± 0,64	25 ± 0,64	6 ± 0,15	41	21	
Barrage de Bermejales						
Femelles	28 ± 4,42	23 ± 3,56	5 ± 0,86	49	11	
Mâles	25 ± 4,47	21 ± 4,00	4 ± 0,80	42	13	
B						
Barrage de Cubillas						
Femelles	Age	\bar{X}	n	Mâles	\bar{X}	n
	3	28 ± 0,54	4		26 ± 0,70	2
	4	31 ± 0,36	35		28 ± 0,80	4
	5	32 ± 0,31	51		31 ± 2,18	6
	6	34 ± 0,55	33		32 ± 0,70	5
	7	39 ± 1,40	7		37	1
	8	41 ± 1,68	7			
Barrage de Bermejales						
Femelles	1	15 ± 0,1	9	Mâles	14 ± 2,69	13
	2	22 ± 2,49	22		21 ± 2,61	99
	3	27 ± 2,30	43		27 ± 2,94	22
	4	35 ± 2,61	10		34 ± 2,29	8
	5	46 ± 2,41	5		42	

Relation poids/taille (Fig. 1, C et D)

A partir des équations poids/taille de Cubillas :

$$\text{Femelles } P = 0,05 L^{2,60} \quad r = 0,99, \quad p < 0,001$$

$$\text{Mâles } P = 0,05 L^{2,58} \quad r = 0,99, \quad p < 0,001$$

et de Bermejales :

$$\text{Femelles } P = 0,04 L^{2,73} \quad r = 0,97, \quad p < 0,001$$

$$\text{Mâles } P = 0,03 L^{2,76} \quad r = 0,95, \quad p < 0,001$$

on peut déduire que, contrairement à ce qui se passe pour la croissance en longueur, les animaux de Bermejales présentent un poids supérieur à ceux de Cubillas pour une même longueur.

Le calcul du coefficient de Condition de Le Cren (1951) donne les valeurs suivantes :

$$\text{Cubillas, Femelles } K_m = 1,14$$

$$\text{Mâles } K_m = 1,14$$

$$\text{Bermejales, Femelles } K_m = 1,39$$

$$\text{Mâles } K_m = 1,58$$

avec une différence significative entre les deux barrages, (21,60 % pour les mâles et 38,87 % pour les femelles), et en considérant comme significative une différence supérieure à 20 % (Le Cren, 1951).

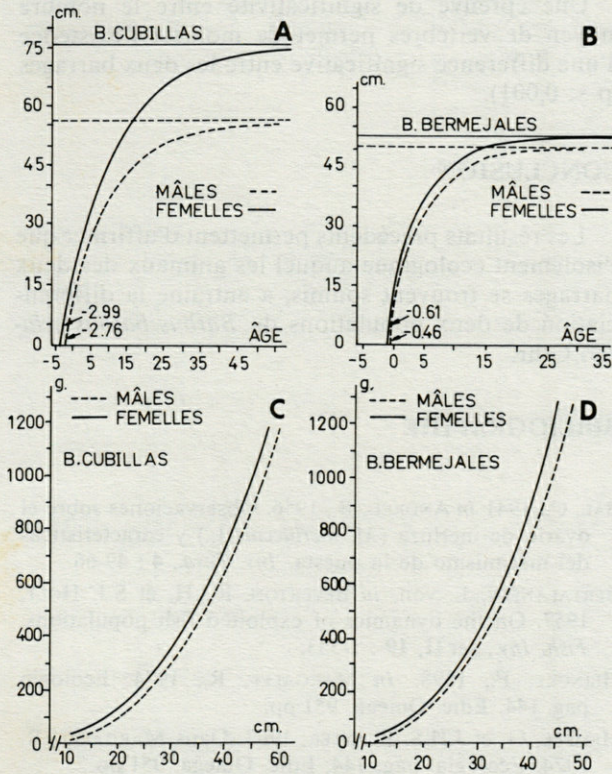


Fig. 1. — A, relation taille/âge, barrage de Cubillas; B, relation taille/ âge, barrage de Bermejales; C, relation taille/poids, barrage de Cubillas; D, relation taille/poids, barrage de Bermejales.

A, relation length/age in the animals of the "Cubillas" reservoir; B, relation length/age in the animals of the "Bermejales" reservoir; C, relation length/weight in the animals of the "Cubillas" reservoir; D, relation length/weight in the animals of the "Bermejales" reservoir.

Relation L.T./L.st.

En comparant les valeurs des pentes des droites obtenues pour la croissance relative entre les longueurs totales et standards dans les deux peuplements moyennant le « test » :

$$t = \frac{b_1 - b_2}{\left[\frac{N_1 Se_1^2 + N_2 Se_2^2}{N_1 + N_2 - 4} \left(\frac{1}{N_1 Sx_1} + \frac{1}{N_2 Sx_2} \right) \right]^{1/2}}$$

(Mode, 1967)

pour les équations :

Bermejales Femelles

$$L.st = 0,82 L.T. + 0,34; r = 0,99, p < 0,001$$

Mâles

$$L.st = 0,89 L.T. - 0,21; r = 0,99, p < 0,001$$

Cubillas Femelles

$$L.st = 0,86 L.T. - 1,10; r = 0,99, p < 0,001$$

Mâles

$$L.st = 0,82 L.T. - 0,46; r = 0,99, p < 0,001$$

On retrouve à nouveau une différence significative ($p < 0,05$ chez les mâles et $p < 0,01$ chez les femelles), ce qui indique que pour la même longueur totale, les animaux de Bermejales présentent une valeur supérieure de la longueur standard.

Indice gonadosomatique (Fig. 2, A et B)

La période de frai des animaux des deux barrages se situe entre mars et juillet inclus, la période de ponte maximum en mai à Cubillas et en juin à Bermejales. (Fig. 2, A et B)

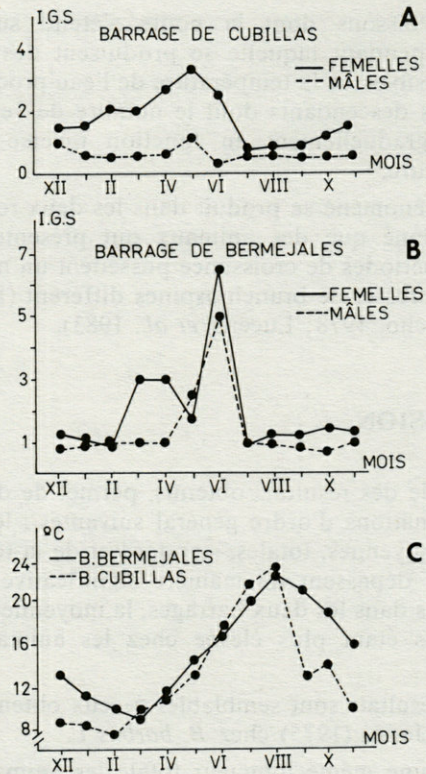


Fig. 2. — A, Indice gonadosomatique, barrage de Bermejales : variations mensuelles; B, indice gonadosomatique, barrage de Cubillas : variations mensuelles; C, variations mensuelles de la température moyenne de l'eau des barrages de Cubillas et de Bermejales.

A, monthly variations in gonadosomatic index in the "Cubillas" reservoir; B, monthly variations in gonadosomatic index in the "Bermejales" reservoir; C, monthly variations in mean water temperature for "Cubillas" and "Bermejales" reservoirs.

Nombre de vertèbres et de branchiospines (Tabl. II)

Le nombre de vertèbres et de branchiospines est influencé par la température à laquelle l'embryon se développe (fonction inverse de la température) (Vives et Suau, 1956; Margalef, 1974), et par la taille de l'œuf (Bal, 1941, Marshall, 1963, Hempel et Blaxter, 1967).

Tabl. II. — Nombre de vertèbres des deux populations sans distinction de sexe.

Numbers of vertebrate in both populations without sex separation.

Barrage de Cubillas										
N. de vertèbres	41	42	43	44	45					
N. d'individus	7	147	326	95	7					
Fréquences %	1,20	25,26	56,01	16,32	1,20					
Valeur moyenne	42,84 ± 1,80									
Barrage de Bermejales										
N. de vertèbres	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46
N. d'individus	2	4	13	40	60	42	31	49	20	5
Fréquences %	0,75	1,50	4,88	15,04	22,56	15,79	11,65	18,42	7,52	1,88
Valeur moyenne	42,02 ± 1,88									

Les Poissons dont la ponte s'étend sur une période pendant laquelle se produisent des variations sensibles de la température de l'eau produiront donc des descendants dont le nombre de vertèbres variera graduellement en fonction inverse de la température.

Le phénomène se produit dans les deux retenues étant donné que des animaux qui présentent les mêmes périodes de croissance possèdent un nombre de vertèbres et de branchiospines différent (Lucena et Camacho, 1978; Lucena *et al.*, 1983).

DISCUSSION

L'étude des résultats obtenus, permet de déduire les affirmations d'ordre général suivantes : les longueurs moyennes, totales, standard et de la tête des femelles, dépassent de manière significative celles des mâles dans les deux barrages, la moyenne de ces longueurs étant plus élevée chez les animaux de Cubillas.

Ces résultats sont semblables à ceux obtenus par Hunt et Jones (1975) chez *B. barbus* L.

Pour une même longueur totale les animaux de Bermejales présentent, de façon significative, une valeur supérieure à la longueur standard, et à la même longueur ceux de Bermejales présentent un poids supérieur à ceux de Cubillas. De même, les valeurs du coefficient de condition des animaux de Bermejales sont supérieures de manière significative à celles de Cubillas.

L'indice gonadosomatique est supérieur (pour les deux sexes) à Bermejales, la plus grande moyenne mensuelle ayant lieu en mai à Cubillas et en juin à Bermejales.

Différents auteurs, Heincke (1898), Lopez (1963) et Rodriguez Roda (1970) notamment, ont proposé le nombre moyen de vertèbres comme critère pour distinguer les différentes espèces de Poissons d'un même genre. Le nombre de vertèbres, d'individus et la fréquence qu'ils représentent sont résumés dans le tableau II; la différence de rang est induite par la température différente pendant le développement (Tabl. II, Fig. 2, C).

Une épreuve de significativité entre le nombre moyen de vertèbres permet de montrer l'existence d'une différence significative entre les deux barrages ($p < 0,001$).

CONCLUSION

Les résultats précédents permettent d'affirmer que l'isolement écologique auquel les animaux des deux barrages se trouvent soumis, a entraîné la différenciation de deux populations de *Barbus barbus sclateri* Gthr.

BIBLIOGRAPHIE

- BAL, C., 1941 in ANDREU, B., 1956. Observaciones sobre el ovario de merluza (*M. merluccius* L.) y características del mecanismo de la puesta. *Inv. Pesq.*, 4 : 49-66.
- BERTALANFFY, L. von, in BEVERTON, R.J.H. et S.J. HOLT, 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Inv.*, ser II, 19 : 1-533.
- HEINCKE, F., 1898. In MARGALEF, R., 1974. Ecología pág. 144. Edic. Omega, 951 pp.
- HEMPEL, G. et J.H.S. BLAXTER, 1967. Dans MARGALEF, R. 1974. Ecología. pág. 144, Edic. Omega, 951 pp.
- HUNT, P.C. and J.W. JONES, 1975. A study in the population of *Barbus barbus* L. in Severn river (England). *J. Fish. biol.*, 7 (3) : 361-376.
- LE CREN, E.D., 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*) *J. Anim. Ecol.*, 20 : 201-219.
- LOPEZ, J., 1963. Edad de la Sardina (*Sardina pilchardus* Wald.) de Barcelona. *Inv. Pesq.*, 133-157.
- LUCENA, J. et I. CAMACHO, 1978. Variaciones estacionales de lagunos para metros biológicos en el barbo de Sclater (*B. barbus sclateri* Gthr.). *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.)*, 76 : 242-251.
- LUCENA, J. et M. BLASCO, 1979. Estudio del crecimiento en peso y longitud del *Barbus barbus sclateri* Gthr. del embalse de Cubillas. *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Biol.)*, 77 : 479-488.
- LUCENA, J., M.C. FUENTES et J.M. RODRIGUEZ MUÑOZ, 1983. Etude somatométrique de la composition corporelle du barbeau (*B. barbus sclateri* Gthr. du barrage de la Concepción (Málaga). *Vie Milieu*, 33 (1) : 17-24.
- MARGALEF, R., 1974. Ecología. Edic. Omega, 951 pp.
- MARSHALL, N.B., 1953. Dans MARGALEF, R. 1974. Ecología. Edic. Omega, 951 pp.
- MODE, E.B., 1967. Elementos de probabilidad y estadística. Ed. Reverte, Mexicana, S.A., 367 pp.
- PEÑAZ, M., 1973. Embryonic development of the barb (*Barbus barbus* L.). *Zool. List.*, 22 (4) : 363-374.
- RODRIGUEZ RODA, J. 1970. El atún *Thunnus thynnus* L., del sur de España en la campaña almadrabera del año 1968, y su relación con la temperatura del agua del mar. *Inv. Pesq.*, 34 (3) : 157-191.
- VIVES, F. et P. SUAU, 1956. Sobre la biología de la mollera (*Gadus capelanus* Risso). *Inv. Pesq.*, 5 : 17-31.

LES POPULATIONS DE CIVELLES D'ANGUILLA ANGUILLA L. EN MIGRATION DANS L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE

*Migrating glass-eel populations (Anguilla anguilla L.)
in the Gironde estuary (France)*

Isabelle CANTRELLE

CEMAGREF-Bordeaux, chercheur ORSTOM-Hydrobiologie,
Laboratoire d'Ichtyologie Générale et Appliquée,
Muséum National d'Histoire Naturelle,
43, rue Cuvier, 75231 PARIS Cedex 05

CIVELLES
ANGUILLA ANGUILLA
POPULATIONS
MIGRATION
ESTUAIRE DE LA GIRONDE

RÉSUMÉ. — L'article retrace les informations obtenues sur les populations de Civelles en migration dans l'estuaire de la Gironde pendant les saisons de pêche 1979 à 1981. Les données biologiques concernent l'évolution de la pigmentation, de la taille, du poids, du tractus digestif et du régime alimentaire. Le comportement migratoire est abordé à travers les connaissances empiriques des pêcheurs professionnels sur l'éthologie de la Civelle en migration, des données de pêche et des pêches expérimentales effectuées en Gironde.

GLASS-EEL
ANGUILLA ANGUILLA
POPULATIONS
MIGRATIONS
GIRONDE ESTUARY

ABSTRACT. — This paper gives some information on migrating glass-eels and elvers in the Gironde estuary (France) obtained during 1979 to 1981 fishing seasons. Biological data about pigmentation, size, body weight, digestive tractus and feeding habits are given. Migratory behaviour is viewed using empiric knowledge of professional fishermen about glass-eel ethology, commercial fisheries data and experimental fishing in the Gironde estuary.

INTRODUCTION

Au cours du cycle de l'Anguille européenne *Anguilla anguilla* (Schmidt, 1922), la phase « civelle » correspond à une transition morphologique et physiologique entre la larve leptocéphale marine et l'anguillette des eaux continentales. Cette métamorphose est liée à un changement comportemental permettant l'immigration dans les eaux intérieures.

Outre cette migration anadrome, les processus de métamorphose les plus marquants de la phase « civelle » sont la pigmentation, la réduction en taille et poids et l'évolution du tube digestif avec l'acquisition du nouveau régime alimentaire.

La pigmentation mélanique se poursuit pendant la phase civelle; elle se termine lorsque les individus sont morphologiquement semblables aux Anguilles

jaunes, pratiquement une année après le début de la métamorphose. La métamorphose proprement dite s'achève lorsque l'animal est fonctionnellement adapté à son nouveau milieu, à partir du stade VI A2 ou A3 (Strubberg, 1913; Schmidt, 1922; Bertin, 1951; Lecomte-Finiger, 1983).

Certains facteurs, en particulier la température influencent la vitesse des processus de métamorphose (Strubberg, 1913; Heldt et Heldt, 1929; Tesch et Deelder, 1978; Kuhlman, 1976; Elie, 1979; Lecomte-Finiger, 1984).

En plus des données originales, le présent article résume les informations sur la biologie de la Civelle obtenues lors d'une étude au CEMAGREF de Bordeaux au cours de saisons de pêche de 1979 à 1981 dans l'estuaire de la Gironde (Cantrelle, 1981). L'étude de l'évolution des populations de Civelles migrantes concerne essentiellement la pigmentation,

la croissance et le régime alimentaire. Cette évolution a déjà été examinée écologiquement et expérimentalement dans d'autres sites (Gandolfi-Hornoyold, 1926; Boetius, 1976; Lecomte-Finiger, 1983 et 1984; Elie, 1979; Charlon et Blanc, 1982 et 1983). Le comportement migratoire est abordé à travers les connaissances des pêcheurs, des données de pêches et des études expérimentales qui précisent le schéma de migration décrit dans d'autres estuaires (Lowe, 1951 : Severn; Deelder, 1958 : Ijsselmeer; Creutzberg, 1963 : Ijsselmeer; Tesch, 1971 : Elbe; Elie, 1979 : Loire; Jellyman; 1977 et 1979 : Nouvelle Zélande).

I. MATÉRIEL ET MÉTHODES

La description de l'évolution des populations de Civelles en migration anadrome, repose sur l'observation de 50 individus prélevés par récoltes en 2 points de l'estuaire de la Gironde, indiqués figure 1. L'estuaire de la Gironde est une vaste zone de transition entre le domaine marin et les eaux continentales. La partie Gironde proprement dite, à salinité variable, s'étend sur 70 km. La présence d'un bouchon vaseux réduit la pénétration de la lumière à quelque dm. En amont, l'influence de la marée dynamique se fait sentir sur 80 km dans les fleuves Dordogne et Garonne.

Les Civelles sont anesthésiées au MS 222. La taille, le poids frais sont mesurés. Le stade de pigmentation est défini selon la classification de Elie *et al.*, (1982). Le coefficient de condition K et la teneur en eau sont calculés. La transparence des Civelles permet de n'ouvrir l'animal que si la présence d'un contenu stomacal est décelée. Dans ce cas les proies sont prélevées et identifiées afin de définir le régime alimentaire.

Le comportement migratoire des Civelles a été étudié à travers les connaissances des pêcheurs, les données de pêche et l'expérimentation en Gironde (Cantrelle, 1981).

Les connaissances empiriques de l'éthologie des Civelles en migration ont été rassemblées lors d'une enquête auprès de 40 pêcheurs pendant les saisons 1979-80 et 1980-81. On en retrace ici les caractéristiques principales.

II. RÉSULTATS

A. Evolution des populations de Civelles migrantes

1. Evolution de la pigmentation

Les individus en cours de métamorphose sont répartis en 7 stades pigmentaires. Les stades V et VI

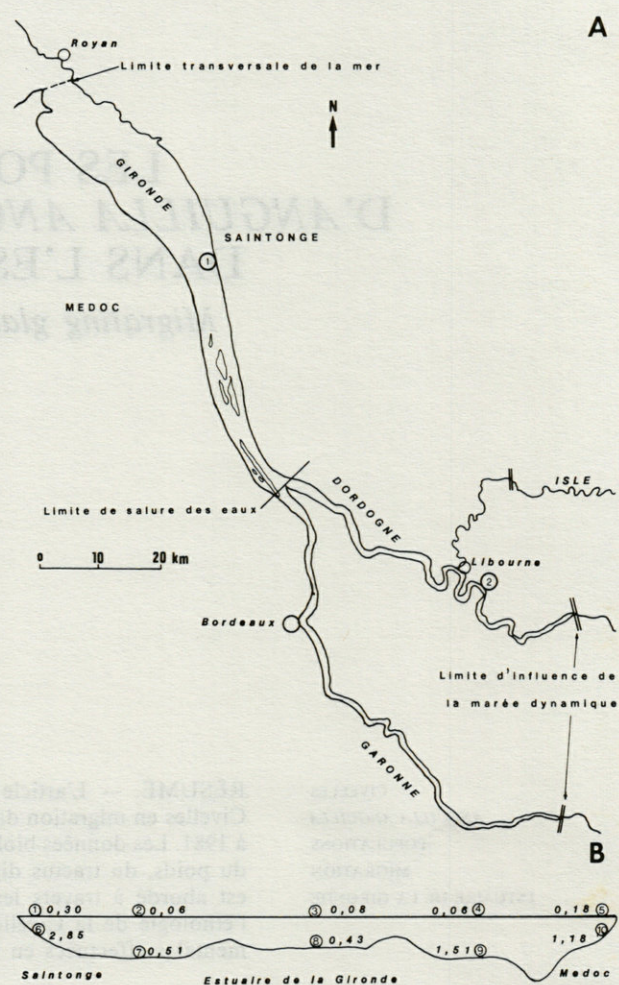


Fig. 1. — A, l'estuaire de la Gironde (chiffres entourés : lieux de prélèvement des échantillons); délimitations écologiques; B, indices d'abondances des Civelles sur une section de l'estuaire (toutes situations de marée confondues).

A, Gironde estuary (encircled numbers : sampling stations); ecological delimitation; B, index abundance of elvers on a cross section of the estuary (all tidal phases mixed).

concernent les Civelles; ils correspondent au développement des chromatophores profonds ou superficiels sur le corps : de parfaitement transparentes (« glass-eel », Anguille de verre), les Civelles se pigmentent jusqu'à acquérir la livrée de l'anguillette (stade VII). Dans la partie Gironde (A), les individus capturés jusqu'à début avril appartiennent surtout aux classes VB à VI A2 : il s'agit de Civelles peu pigmentées ayant immigré récemment dans les eaux de l'estuaire. A partir de février, le déplacement vers les classes plus pigmentées s'amorce, mais on observe toujours une certaine proportion de Civelles arrivant de la mer au stade VB. Dans la partie fluviale, le mode est décalé de 2 stades pigmentaires par rapport à la zone précédente. Les stades pigmentés sont bien représentés à partir du mois de mars tandis que la proportion de VB devient inférieure à

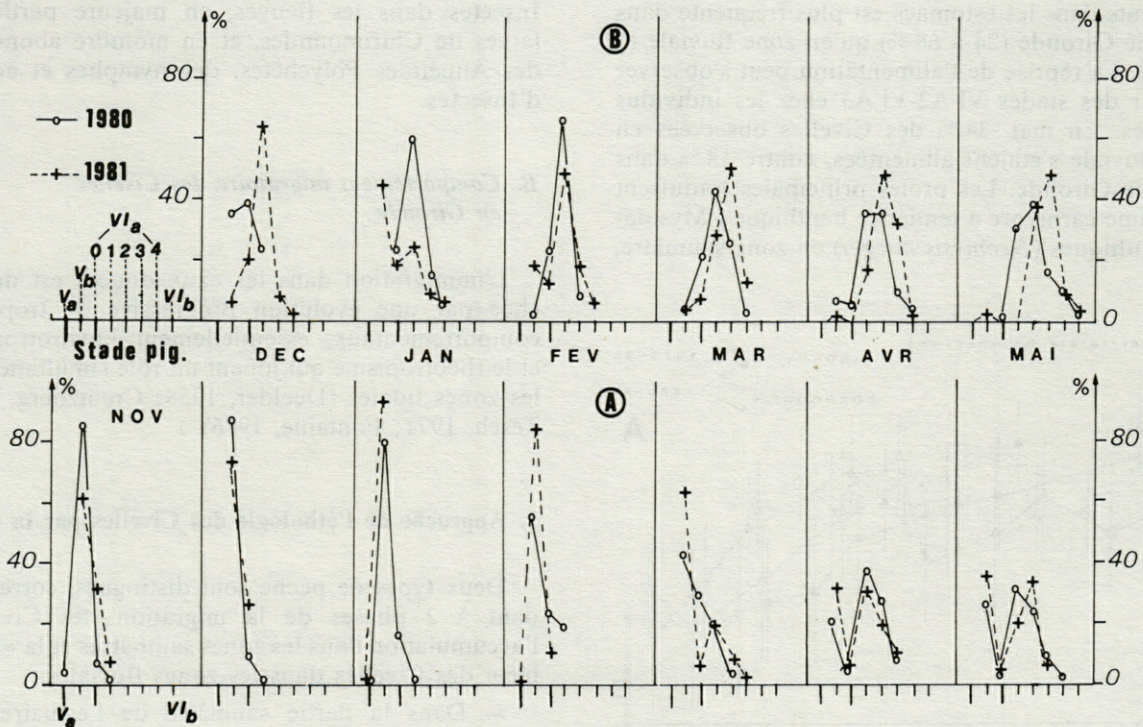


Fig. 2. — Evolution de la pigmentation dans l'estuaire de la Gironde. A, zone saumâtre (Gironde); B, zone fluviale (Dordogne).

Changes in the pigmentation observed in the Gironde estuary. A, brackish zone (Gironde); B, fluvial zone (Dordogne);

10 %. Les variations interannuelles de l'évolution de la pigmentation peuvent être dues au facteur température. En 1980, l'évolution est plus régulière qu'en 1981, où les basses températures ont retardé la pigmentation en janvier-février, et un brusque redoux (mars à mai), l'a accélérée (Fig. 2).

2. Evolution en taille et poids

Une réduction en poids et en longueur est caractéristique du stade Civelles. La diminution en poids s'explique en partie par le jeûne des Civelles, simultané à la dépense énergétique de la migration. Pendant la période de migration estuarienne, la longueur moyenne diminue de 5 à 7 mm entre novembre et mai, avec une accentuation à partir de février (Fig. 3 A). A un instant donné, les Civelles provenant de la zone fluviale sont en moyenne plus grandes que celles pêchées en Gironde. La figure 3 B illustre la diminution continue des Civelles du stade VB arrivant de la mer. Le poids diminue d'environ 30 % pendant la période de pêche commerciale (Fig. 3 C); le nombre d'individus par kilo, inférieur à 2 000 en novembre, atteint 3 000 en Gironde, fin mars. Les brusques variations observées dans la partie Gironde se retrouvent en zone fluviale avec un décalage d'un mois environ en 1979-80. De même, le coefficient de condition diminue régulièrement de janvier à mai. En revanche, la teneur en

eau augmente de 76 à 80 % au cours de la saison de migration, avec une augmentation plus sensible à partir de janvier (Cantrelle, 1981).

3. Evolution du tractus digestif et du régime alimentaire

L'évolution morphologique du tractus digestif est bien visible chez les Civelles en cours de pigmentation. L'intestin, tube lisse et transparent au stade VB, grossit et se plisse. Au stade VI A4, la majorité des Civelles présente 2 anses intestinales. L'estomac s'allonge à partir du stade VI A2 jusqu'à couvrir la moitié de l'intestin. La vésicule biliaire augmente de volume. La fréquence de dépôts lipidiques augmente régulièrement avec la pigmentation : 6 % des Civelles du stade VB présentent ces dépôts lipidiques en petits amas isolés, cette fréquence atteint 100 % pour le stade VI A4. Les dépôts forment alors un cordon continu le long de l'intestin. Ce processus qui débute avant la reprise du régime alimentaire est lié au métabolisme énergétique du migrant et à la préparation du pigment jaune.

A quelques exceptions près, les estomacs ne contiennent aucune proie identifiable avant avril, début de la reprise de nutrition. En revanche, des débris sédimentaires sont ingérés, par ex. quand les Civelles s'enfouissent dans la vase. La présence de

sédiments dans les estomacs est plus fréquente dans la partie Gironde (24 à 68 %) qu'en zone fluviale (8 à 20 %). La reprise de l'alimentation peut s'observer à partir des stades VI A2-VI A3 chez les individus précoces. En mai, 34 % des Civelles observées en zone fluviale s'étaient alimentées, contre 18 % dans la partie Gironde. Les proies principales traduisent un régime carnivore à tendance benthique : Mysidacés benthiques (*Neomysis integer*) en zone saumâtre,

Insectes dans les fleuves, en majeure partie des larves de Chironomides, et en moindre abondance des Annélides Polychètes, des nymphes et adultes d'Insectes.

B. Comportement migratoire des Civelles en Gironde

L'immigration dans les eaux douces est déclenchée par une évolution progressive de tropismes comportementaux, essentiellement l'hydrotropisme et le rhéotropisme qui jouent un rôle simultané dans les zones tidales (Deelder, 1958; Creutzberg, 1963; Tesch, 1971; Fontaine, 1976).

1. Approche de l'éthologie des Civelles par la pêche

Deux types de pêche sont distingués, correspondant à 2 phases de la migration des Civelles : l'accumulation dans les zones saumâtres et la « montée » des Civelles dans les zones fluviales.

— Dans la partie saumâtre de l'estuaire, une pêche dynamique filtrant la tranche d'eau à proximité du rivage s'est développée récemment, utilisant les « pibalours », filets-poche montés sur cadre. Cette pêche peut avoir lieu régulièrement, surtout en rive Saintonge de novembre à mars, de jour comme de nuit (bouchon vaseux). Les Civelles sont présentes pendant tout le flot, diffusées dans toute la tranche d'eau, en concentration un peu plus élevée à proximité de la rive où elles sont capturées. Pendant le jusant, les Civelles diminuent en nombre ou disparaissent de la colonne d'eau pour s'enfouir dans la vase. Pour un même effort de pêche, les captures seront comparables d'un pêcheur à l'autre en un point donné, mais on observe une augmentation progressive de la quantité de migrants pêchés de l'aval vers l'amont de la pêcherie de Saintonge;

— Dans les zones fluviales, la pêche traditionnelle au tamis ne débute vraiment qu'« en janvier-février ». La migration a lieu tout le printemps. Les Civelles migrent surtout de nuit et se concentrent sporadiquement en surface le long des berges où elles sont capturées lorsque leur densité est suffisante. Les postes de pêches les plus recherchés sont situés dans les zones de variation du courant. La montée en surface est plus fréquente à la limite d'influence de la marée dynamique, où les courants de marée et des cours d'eau s'équilibrent. La pê-

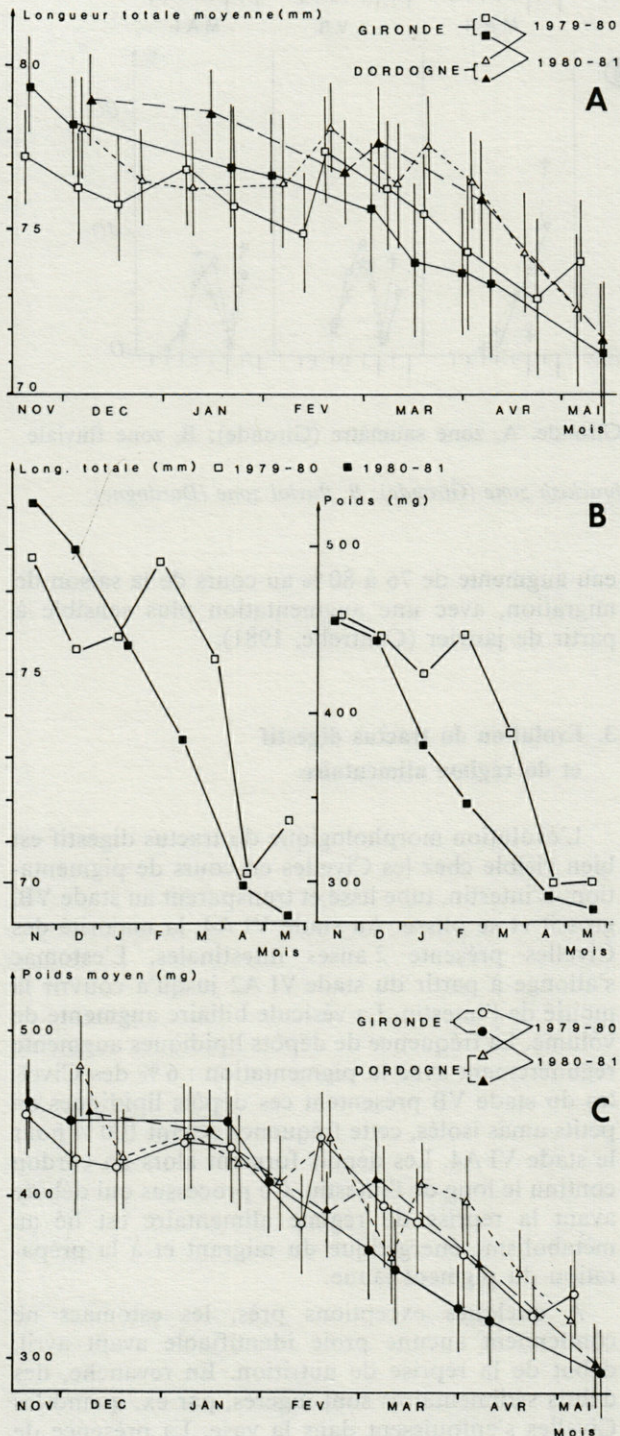


Fig. 3. — Evolution pendant les saisons de pêche 1980 et 1981: A, de la taille des Civelles; B, en taille et poids des Civelles du stade VB en Gironde; C, du poids moyen des Civelles.

Changes during fishing season 1980 and 1981: A, of the length of elvers; B, length and weight of glass eel (stage VB) in the Gironde; C, mean weight of elvers.

cherie se déplace donc chaque jour selon les coefficients de marée et le débit des fleuves, pour suivre les vagues successives de migrants. Au cours d'une marée, la montée en surface, très localisée et instantanée, a un caractère imprévisible : les Civelles apparaissent en un point quelques minutes, puis plongent pour ressurgir ailleurs. Les captures en un même lieu seront donc extrêmement variables d'un pêcheur à l'autre.

Selon les pêcheurs, les facteurs qui influencent le plus la migration sont la température, la marée et les débits des fleuves :

— la température de l'eau est le facteur le plus important, surtout en zone fluviale. Les températures douces sont favorables. Par temps froid, l'intensité de migration diminue proportionnellement à la température, et les trajets de migration sont plutôt localisés près du fond et loin des rives;

— les coefficients de marée déterminent avec le débit des fleuves le lieu des captures en zone fluviale. Si les conditions sont par ailleurs favorables, les quantités capturées suivent une périodicité de 2 semaines (Fig. 4);

— le débit des fleuves influence le lieu de pêche en zone fluviale, d'autant plus en amont que le niveau est bas, et la quantité de Civelles migrantes avec un effet instantané lié en partie à la température;

— le vent ou la pluie : le brassage de l'eau semble être favorable à la montée en surface. Le vent peut influencer les trajets de migrations : par exemple, par vent d'ouest, les Civelles sont ramenées dans les chenaux en rive Saintonge. Sinon, leurs effets se ramènent au facteur thermique;

— la lumière : les Civelles montrent un phototropisme négatif qui diminue au cours de la saison. Dans la partie Gironde où les eaux sont chargées en matières en suspension, les captures de jour sont en général inférieures à celles de nuit en début de saison. Dans les eaux fluviales plus claires, le jour interrompt la pêche, mais en fin de saison, des migrations de jour importantes peuvent être observées. Par contre, la lumière artificielle est utilisée pour rassembler les Civelles. Des concentrations sont observées aux limites ombre-lumière, la variation locale de luminosité semblant être le facteur directionnel.

— l'heure de marée : on a vu que les Civelles migraient de flot, cette tendance s'atténuant en fin de saison où les Civelles sont capturées aussi de jusant.

L'évolution des captures par marée au cours des saisons de pêches légales 1979 à 1981 (Fig. 4) montre que la migration est plus sporadique dans les fleu-

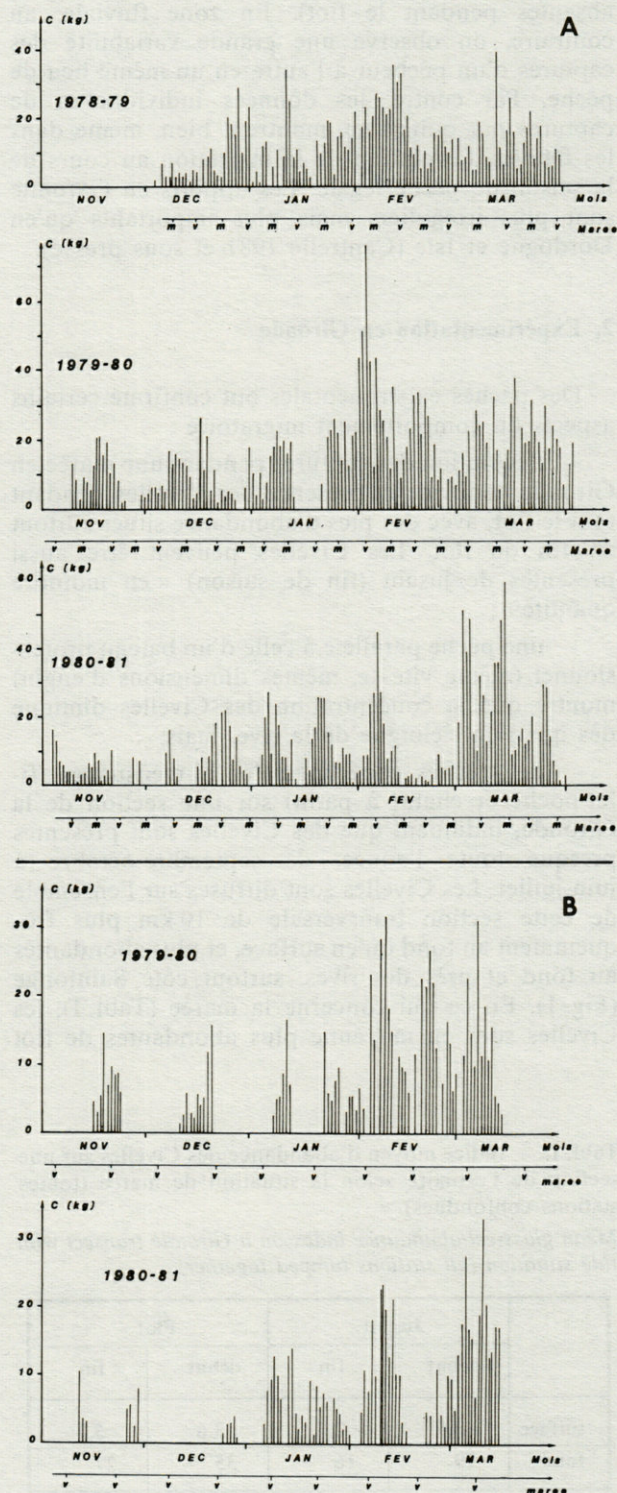


Fig. 4. — A, évolution par marée, des captures d'un pêcheur de Saintonge de 1978-79 à 1980-81. V = Vive eau, M = Morte eau; B, évolution des captures moyennes par pêcheur en Isles-Dordogne de 1979 à 1981 (données moyennes de 1 à 17 pêcheurs/jour) (V = Vive eau).

A, variation related to the tide, of the catches of a fisherman from Saintonge from 1978-79 to 1980-81. V = spring-tide, M = neap tide; B, evolution of the mean catches by fisherman from Isles-Dordogne in 1979-1981 (mean data from 1 to 17 fishermen/day) (V = spring-tide).

ves. Les pics de captures sont décalés d'un demi-cycle de marée : les maximums correspondent aux marées de vives eaux dans la partie Gironde, aux marées moyennes en zone fluviale.

L'image de l'intensité de la migration au cours de la saison est bien rendue par les données de captures journalières d'un seul pêcheur, dans la zone saumâtre (Fig. 4 A : prélèvement des Civelles dans toute la tranche d'eau; il est rare qu'elles soient totalement absentes pendant le flot). En zone fluviale, au contraire, on observe une grande variabilité des captures d'un pêcheur à l'autre en un même lieu de pêche. Par contre, les données individuelles de captures par quinzaine, montrent bien, même dans les fleuves, l'évolution de la migration au cours de la saison de pêche légale. Les apports en Garonne sont plus irréguliers mais plus importants qu'en Dordogne et Isle (Cantrelle 1981 et sous presse).

2. Expérimentation en Gironde

Des pêches expérimentales ont confirmé certains aspects du comportement migratoire :

- l'évolution des captures pendant une marée en Gironde confirme la présence des Civelles pendant tout le flot, avec des pics d'abondance situés surtout en fin de flot. Les Civelles peuvent être aussi présentes de jusant (fin de saison) « en moindre quantité »;

- une pêche parallèle à celle d'un bateau professionnel (même vitesse, mêmes dimensions d'engin) montre que la concentration des Civelles diminue dès que l'on s'éloigne de la rive, mais,

- des pêches expérimentales bi-mensuelles (filet-poche et chalut à patin) sur une section de la Gironde, indiquent que des Civelles sont présentes presque toute l'année, de septembre-octobre à juin-juillet. Les Civelles sont diffusées sur l'ensemble de cette section transversale de 10 km plus fréquemment au fond qu'en surface, et plus abondantes au fond et près des rives, surtout côté Saintonge (Fig. 1). En ce qui concerne la marée (Tabl. I), les Civelles sont en moyenne plus abondantes de flot

Tabl. I. — Indice moyen d'abondance des Civelles sur une section de l'estuaire selon la situation de marée (toutes stations confondues).

Mean glass-eel abundance index on a Gironde transect with tide situation (all stations lumped together).

	Jusant		Flot	
	début	fin	début	fin
surface	3,5	2,3	3,6	5,7
fond	19	16	35	27

que de jusant, aussi bien au fond qu'en surface, le maximum se situant dans la deuxième partie du flot.

Le décalage entre les valeurs de l'indice d'abondance du fond et de la surface peut refléter une différence réelle de concentration en Civelles, mais peut provenir également d'une différence d'efficacité entre les engins d'échantillonnage différents pour le fond et la surface :

- en zone fluviale, des pêches sur des sections transversales (filet-poche monté sur cadre) ont montré qu'il existe un passage diffus sur toute la section de la rivière. Le passage des Civelles s'amplifie à la fin du montant et à l'étale, pour diminuer au jusant. Le passage en profondeur peut être aussi important qu'en surface. Ce système d'échantillonnage n'a pas pu mettre en évidence les veines de grande concentration de Civelles épisodiques et très localisées;

- des Civelles marquées par coloration ont été relâchées en Gironde à 30 km de l'embouchure. Les recaptures sont faites lors des pêches professionnelles. Le schéma des recaptures a montré la dispersion rapide et importante en une semaine dans cet estuaire où la marée joue un rôle prépondérant dans les déplacements des Civelles. Quelques Civelles ont été retrouvées dans d'autres estuaires, Seudre et Charente (Cantrelle 1981 et sous presse).

III. DISCUSSION

Les informations obtenues illustrent les différences entre les zones saumâtres et fluviales de l'estuaire, qui correspondent à 2 phases plus ou moins distinctes de la migration.

Les Civelles migrantes pêchées en zone saumâtre appartiennent en majorité au stade VB, les stades plus pigmentés apparaissant dans les fleuves. Nos résultats sont confirmés par ceux de Charlon et Blanc (1982) dans l'Adour.

Une réduction de taille de l'ordre de 5 à 7 mm et une perte de poids de 30 % ont été notées pendant la période de la migration anadrome, c'est-à-dire des mois de novembre à mai. Nos résultats confirment ceux de Boetius (1976), de Elie (1979) en Loire, de Charlon et Blanc (1982) en Adour, de Lecomte-Finiger (1976-1983) dans une lagune méditerranéenne. Un réarrangement vertébral pourrait expliquer la réduction en longueur d'environ 1 cm (Strubberg, 1913; Schmidt, 1922; Gandolfi-Hornoyold, 1927; Boetius, 1976; Lecomte-Finiger, 1977). Les variations de poids observées peuvent s'expliquer par la déshydratation consécutive à la métamorphose du Leptocéphale en Civelles (Schmidt, 1922; Callamand, 1943; Panu, 1929).

L'acquisition d'un comportement alimentaire, plus nette dans les fleuves, apparaît au printemps

chez les Civelles en fin de métamorphose. La prise de nourriture s'effectue dès le stade VIA2. Ces données sont en accord avec les observations de Lecomte-Finiger (1983) dans les milieux lagunaires méditerranéens et confirment celles de Langle (1980) qui mentionne l'existence de valvules dans le tractus digestif (jusqu'aux stades VIA2 — VIA3) s'opposant à tout transit alimentaire.

Le régime alimentaire est carnivore à base d'invertébrés benthiques les plus disponibles dans le milieu. Ce régime est peu différent de celui décrit par Neveu (1981), Lecomte-Finiger (1983) et Charlon et Blanc (1983). La variabilité des proies est preuve de la grande adaptabilité des Civelles et des Anguilles en général (Cantrelle, 1979).

La reprise du régime alimentaire coïncide avec le début d'une sédentarisation, comme l'ont noté Charlon et Blanc (1983) sur l'Adour.

La pêche permet d'étudier quantitativement les variations d'abondances des Civelles en migration avec des données en captures par unité d'effort, qui peut être différent de la prise par pêcheur et par marée.

La sédentarisation ne peut pas être mise en évidence par la pêche traditionnelle axée sur les migrants, les Civelles sédentaires n'étant alors pas capturées. Par exemple, des Civelles prélevées lors d'un essai de pêche électrique étaient nettement plus pigmentées que les migrants capturés à la même époque (Cantrelle, 1981).

Nos résultats sur la migration des Civelles en Gironde et les facteurs qui l'influencent confirment le schéma déjà connu (Lowe, 1951; Sorensen, 1951; Deelder 1958; Creutzberg 1963; Jellyman, 1977).

Les migrations les plus importantes ont lieu pendant les marées de vives eaux dans la partie Gironde, et pendant les marées moyennes dans la zone fluviale. Ce phénomène a été bien mis en évidence en Loire et en Vilaine (Davoust *et al.*, 1981).

Les différents facteurs susceptibles d'affecter le mouvement anadrome des Civelles (la température, les courants, les vents, la lumière) sont expliqués à partir des connaissances de pêcheurs; leur influence demeure controversée par de nombreux auteurs (Lowe, 1951; Deelder, 1958; Creutzberg, 1963; Lecomte-Finiger, 1983). Nous notons toutefois une superposition des différentes phases du mouvement et une migration plus étalée dans le temps en Gironde que dans d'autres estuaires. Ceci s'explique par la localisation de la Gironde vis-à-vis des courants marins transportant les Leptocéphales, et par l'étendue de la zone de transition mer/eaux continentales dans cet estuaire où la marée se fait sentir à 200 km en amont de l'embouchure. Les Civelles, au départ diffuses sur toute la section de l'estuaire, migrent en plus grande concentration près des rives, lorsqu'on remonte en amont.

La distinction entre la phase de transition en estuaire (stabulation) et la « montée » proprement dite n'est pas aussi nette que dans d'autres estuaires situés plus au nord sur les côtes européennes. La dernière phase de la migration des Civelles, la « montée » en cordons lors des nuits de printemps, est néanmoins caractéristique des pêcheries amont en zone fluviale.

CONCLUSION

Des informations ont été apportées en ce qui concerne les populations de Civelles en migration anadrome dans l'estuaire de la Gironde, d'une part à partir de l'expérimentation et du suivi des migrations pendant les saisons de pêche 1979 à 1981, et d'autre part par les connaissances des pêcheurs sur le comportement migratoire des Civelles. Il en résulte que :

— la différence de comportement entre la partie estuarienne et fluviale est bien montrée par les habitudes de pêche;

— les principaux facteurs qui influent sur l'intensité de la migration sont les coefficients de marée, les apports d'eau et enfin à un degré moindre, la température et les vents. L'étude biométrique effectuée illustre la diminution en taille et poids des Civelles pêchées tout au long de la saison de pêche, en liaison avec la pigmentation. L'interprétation de ces variations demeure délicate.

REMERCIEMENTS. Je remercie Madame R. Lecomte-Finiger pour sa collaboration et ses conseils.

BIBLIOGRAPHIE

- BERTIN L., 1951. Les anguilles, 2^e édition, Payot Ed., Paris 191 p.
- BOETIUS J., 1976. Elvers, *Anguilla anguilla* and *Anguilla rostrata*, from 2 Danish localities. Size, body weight, developmental stage and number of vertebrae related to time of ascent. *Meddr. Danm. Fisk.-og. Havunders.* 7 : 199-219.
- CALLAMAND O., 1943. L'anguille européenne. Les bases physiologiques de sa migration. *Ann. Inst. Océanogr.*, Paris, 21 (6), 361-440.
- CANTRELLE I., 1979. Régime alimentaire comparé de l'anguille *Anguilla anguilla* de trois milieux saumâtres du littoral du Golfe du Lion. DEA Univ. P. et M. Curie, Océanographie biologique, 65 p.
- CANTRELLE I., 1981. Etude de la migration et de la pêche des civelles (*Anguilla anguilla* L., 1758) dans l'estuaire de la Gironde. Thèse Doct. 3^e cycle. Océanogr. Biol., Univ. Paris VI, CEMA-GREF-Bordeaux, 238 p.

- CANTRELLE I., 1984. La pêche de la civelles d'*Anguilla anguilla* dans l'estuaire de la Gironde. *Rev. Trav. ISTPM* (sous-presse).
- CANTRELLE I., 1984. Application du marquage par coloration à l'étude des migrations de civelles (*Anguilla anguilla*, Pisces, Anguillidae). *Cybium* (sous-presse).
- CHARLON N. et J.M. BLANC, 1982. Etude des civelles d'*Anguilla anguilla* dans la région du bassin de l'Adour. 1) Caractéristiques biométriques de longueur et de poids en fonction de la pigmentation. *Arch. Hydrobiol.*, **93** (2) : 238-255.
- CHARLON N. et J.M. BLANC, 1983. Etude des Civelles d'*Anguilla anguilla* dans la région du bassin de l'Adour. 2) Régime alimentaire et variations de quelques caractéristiques biochimiques en cours de migration. *Arch. Hydrobiol.*, **98** (2) : 240-249.
- CREUTZBERG F., 1963. The role of tidal streams in the navigation of migrating elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.). *Ergebnisse Biol.*, **26** : 118-127.
- DAVOUST O., P. ELIE et G. FONTENELLE, 1981. Mise au point d'une méthode d'analyse des captures de civelles d'*Anguilla anguilla* dans les estuaires de la Loire et de la Vilaine. CIEM, Comité des Poissons Anadromes et Catadromes, CM 1981/M : 34.
- DEELDER C.L., 1958. On the behaviour of elvers (*Anguilla vulgaris* Turt.) migrating from the sea into freshwater. *J. Cons. perm. Int. Explor. Mer.*, **24** (1) : 135-146.
- DEELDER C.L., 1973. Exposé synoptique des données biologiques sur l'anguille *Anguilla anguilla*. Synopsis F.A.O. pour les pêches no 80.
- ELIE P., 1979. Contribution à l'étude des montées de civelles d'*Anguilla anguilla* dans l'estuaire de la Loire : pêche, écologie, écophysiologie et élevage. Thèse 3^e cycle, Univ. Rennes, 350 p.
- ELIE P., R. LECOMTE-FINIGER, I. CANTRELLE et N. CHARLON, 1982. Définitions des limites des différents stades pigmentaires durant la phase civelles d'*Anguilla anguilla* L. (poisson téléostéen anguilliforme). *Vie Milieu*, **32** (3) : 149-157.
- FONTAINE, 1976. Les mécanismes physiologiques des migrations chez les Poissons. *Océanis*, **2** (8) : 343-363.
- GANDOLFI-HORNOLD A., 1927. Une expérience sur la réduction chez la civelles pendant le développement du pigment. *Bull. Soc. Océanogr. Fr.*, **38** : 724-728.
- HELDT M. et H. HELDT, 1929. Etudes sur les civelles de Sidi-Daoud, Tunisie. *Bull. Stat. Océanogr. Salambo*, **16** : 1-23.
- JELLYMAN D.J., 1977. Invasion of a New-Zealand freshwater stream by glass-eels of *Anguilla* sp. *N.Z. J. Mar. Freshw. Res.*, **11** (2) : 193-209.
- JELLYMAN D.J., 1979. Upstream migration of glass-eel (*Anguilla* spp.) in the Waikato River. *N.Z.J. Mar. Freshw. Res.*, **13** (1) : 13-22.
- KUHLMANN H., 1976. Influence of temperature, food, size and origin on the growth and sexual differentiation of elvers (*Anguilla anguilla* L.). ICES/EIFAC Sym. on Eel Res. and Management, **12**, Helsinki.
- LECOMTE-FINIGER R., 1977. Contribution à l'étude biologique et écologique des Civelles (*A. anguilla*) lors de leur pénétration dans un étang méditerranéen. II. Homogénéité du stock de Civelles. *Vie Milieu*, **27** (3 A) : 411-423.
- LECOMTE-FINIGER R., 1983. Contribution à la connaissance de l'écobiologie de l'anguille (*A. anguilla*) des milieux lagunaires méditerranéens du golfe du Lion : Narbonnais et Roussillon. Thèse Doct. Etat, Univ. Perpignan, 203 p.
- LECOMTE-FINIGER R., 1984. Evolution morphométrique et énergétique de la Civelles (*A. anguilla*) en méditerranée au cours de sa pigmentation. *Vie Milieu*, **33** (2) : 87-92.
- LOWE R.H., 1951. Factors influencing the run of elvers in River Bann, Northern Ireland. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, **17** : 299-315.
- LANGLE D., 1980. Etude anatomo-histologique du tractus digestif de la civelles d'*Anguilla anguilla* du Littoral méditerranéen et atlantique. D.E.A. Univ. Perpignan, 59 p.
- NEVEU A., 1981. Variations saisonnières et journalières de l'alimentation de l'anguille (*A. anguilla*) dans les conditions naturelles. *Acta Oecologia, Oecol. Applic.*, **2** (2) : 99-116.
- PANU A., 1929. Sur l'état de la pigmentation des jeunes civelles au moment de la montée. *C.R. Soc. Biol.*, **101** : 1070-1071.
- SCHMIDT J., 1922. The breeding place of the eel. *Phil. Trans. R. Soc.*, **211**, Sér. B : 179-208.
- SORENSEN J., 1951. An investigation of some factors affecting the upstream migration of the eel. *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm*, **32** : 126-132.
- STRUBBERG A., 1913. The metamorphosis of elvers as influenced by outwards conditions. *Meddr. Komm. Havunders (Ser. Fisk.)*, **4** (3) : 1-11.
- TESCH F.W., 1971. Aufenthalt des Glasaalen (*Anguilla anguilla* L.) an der Südlichen Nordseeküste vor dem Eindringen in das Süßwasser. 3^e symposium européen de Biologie Marine. *Vie Milieu, Supl.* **22** : 381-392.
- TESCH F.W. et C.L. DEELDER, 1978. Catches of metamorphosing eel larvae (*Anguilla anguilla* L.) between Europe and Açores and some remarks on their development under laboratory conditions. I.C.E.S. C.M. 1978/M : **21**.

Reçu le 7 février 1984; received : February 7, 1984;
 accepté le 26 août 1984; accepted for printing : August 26, 1984.

***HYMENOLEPIS CLAUDEVAUCHERI* N. SP.
(CESTODA : HYMENOLEPIDIDAE),
PREMIER HELMINTHE CONNU
CHEZ LE PLUS PETIT MAMMIFÈRE VIVANT,
SUNCUS ETRUSCUS (SAVI, 1822)
(INSECTIVORA : SORICIDAE)
Révision critique des Cyclophyllidea décrits
chez *Suncus murinus* (Linnaeus, 1766)**

Hymenolepis claudevaucheri n. sp. (Cestoda : Hymenolepididae),
first record of a helminth in the smallest known living mammal,
Suncus etruscus (Savi, 1822) (Insectivora : Soricidae).
Critical revision of the Cyclophyllidea
in *Suncus murinus* (Linnaeus, 1766)

S. MAS-COMA*, R. FONS, M.T. GALAN-PUCHADES* (1)
et M.A. VALERO* (2)**

*Dep. Parasitología,
Fac. Farmacia, Univ. Valencia,
Av. Blasco Ibañez 13, 46010 Valencia, Espagne
**Laboratoire Arago, Université P. et M. Curie
U.A. 117, 66650 Banyuls-sur-Mer, France

HYMENOLEPIS CLAUDEVAUCHERI n.sp.
CESTODA
SUNCUS ETRUSCUS
SORICIDAE

RÉSUMÉ. — Description et différenciation de l'adulte de *Hymenolepis claudevaucheri* n. sp. (Cestoda : Hymenolepididae), parasite intestinal de la Pachyure étrusque, *Suncus etruscus* (Savi, 1822) (Insectivora : Soricidae : Crocidurinae) du Sud de la France. Cette nouvelle espèce constitue le premier Helminthe parasite connu chez le plus petit Mammifère vivant. La liste des espèces de Cestodes décrites chez les Musaraignes du genre *Suncus* Ehrenberg, 1833 est donnée. *Staphylocystis suncusensis* Olsen et Kuntz, 1978 est considéré comme un synonyme de *Hymenolepis jacobsoni* von Linstow, 1907.

HYMENOLEPIS CLAUDEVAUCHERI n.sp.
CESTODA
SUNCUS ETRUSCUS
SORICIDAE

ABSTRACT. — Description and differentiation of the adult stage of *Hymenolepis claudevaucheri* n.sp. (Cestoda : Hymenolepididae), an intestinal parasite of the pygmy white-toothed shrew, *Suncus etruscus* (Savi, 1822) (Insectivora : Soricidae : Crocidurinae) in the South of France. The new species is the first helminth species known to parasitize the smallest living mammal. The list of Cestode species described parasitizing shrews of the genus *Suncus* Ehrenberg, 1833 is added. *Staphylocystis suncusensis* Olsen and Kuntz, 1978 is considered a synonym of *Hymenolepis jacobsoni* von Linstow, 1907.

(1) Cet auteur a bénéficié d'un crédit du « Plan de Formación de Personal Investigador » du Ministerio de Educación Y Ciencia d'Espagne.

(2) Cet auteur a bénéficié d'un crédit de la « Caja de Ahorros de Valencia » d'Espagne.

INTRODUCTION

Dans le cadre de recherches parasitologiques concernant les Helminthes parasites de Micromammifères de la Méditerranée Occidentale, une série d'individus du plus petit Mammifère du monde, la Musaraigne étrusque, *Suncus etruscus* (Savi, 1822) (Insectivora : Soricidae : Crocidurinae), du Sud de la France, a été étudiée. Ces hôtes furent capturés à l'aide de pièges d'interception (selon la méthode décrite par Fons, 1974) sur les communes de Bagnols-sur-Mer et Cerbère (Pyrénées-Orientales).

Certains animaux étudiés étaient parasités au niveau intestinal par des Cestodes. L'étude détaillée du matériel obtenu permet d'aboutir à la description d'une nouvelle espèce d'Hymenolepididae à scolex présentant un rostre armé, dont la caractérisation fait suite.

Hymenolepis claudevaucheri n.sp.

Hôte définitif : *Suncus etruscus* (Savi, 1822) (Insectivora : Soricidae : Crocidurinae); en ce qui concerne la caractérisation de la Musaraigne étrusque du Sud de la France, voir Fons (1975) et Sans-Coma, Fons et Vesmanis (1981).

Microhabitat : intestin (région antérieure).

Terra typica : Cerbère (Dép. Pyrénées-Orientales), France.

Matériel de description : 4 individus gravides et complets, fixés à l'alcool à 70° chauffé et agité, en très bonne extension à partir de matériel vivant, colorés au Carmin chlorhydrique et montés entre lame et lamelle au Baume de Canada. L'holotype et les paratypes sont déposés au Muséum d'Histoire Naturelle de Genève (N° MHNG 984.638).

DESCRIPTION

Les exemplaires gravides mesurent 30 988-40 468 μm (moyenne : 34 167 μm) de longueur et 563-586 μm (576 μm) à leur largeur maximale. Cette espèce, déjà longue pour un Cestode de Musaraigne, apparaît très grande compte tenu de la taille infime de l'hôte.

Scolex

Le scolex a 148-245 μm (202 μm) de diamètre et 137-185 μm (155 μm) de longueur (fig. 1 B, C). Il porte 4 ventouses, subcirculaires, de 77-97/68-85 μm (85-74 μm). La gaine du rostre mesure 85-100 μm

(92 μm) à son diamètre maximum et 108-125 μm (117 μm) de longueur, selon son état d'extension. Le rostre a 43-48 μm (46 μm) à son diamètre maximum et 51-63 μm (58 μm) de longueur. Il porte une couronne de 10-12 (11) crochets très typiques, dont la garde est largement aplatie. Le manche présente une courbure caractéristique et s'atténue à son extrémité en une pointe obtuse. La lame dépasse nettement la garde (Fig. 1 A). Ces crochets mesurent 15-17 μm (16,0 μm) de longueur, avec une base de 12-14 μm (13,0 μm).

Strobila

Le cou (zone non segmentée située en arrière du scolex) mesure 368-712 μm (606 μm) de longueur et 114-171 μm (145 μm) à sa largeur maximale, cette largeur se trouvant toujours directement après le scolex.

Le strobila est constitué, chez les individus gravides, par un total de 222-323 (275) anneaux. On compte environ 60-90 (80) anneaux jeunes (anneaux déjà segmentés, mais sans organes différenciés) mesurant 23-100 μm de longueur et 128-168 μm à sa largeur maximale, environ 35-65 (50) anneaux pré-matures (à organes sexuels internes n'ayant pas atteint leur maturité) de 80-142/148-219 μm , environ 25-60 (40) anneaux mûrs (à organes sexuels bien différenciés) de 105-184/231-316 μm (Fig. 1 D, E), environ 15-55 (40) segments postmatures (à utérus jeune, ne présentant pas d'œuf) de 103-195/304-460 μm (Fig. 2 A, B, C), environ 20-40 (30) segments prégravides (utérus à expansion non encore définitive portant des œufs en formation) de 138-264/419-586 μm (Fig. 2 D) et finalement environ 2-26 (17) anneaux gravides (à utérus définitif et œufs mûrs) de 184-299/448-586 μm (Fig. 2 E).

Système excréteur

Il est composé de 4 vaisseaux, de diamètre différent, qui commencent au niveau de la gaine du rostre (Fig. 1 B, C). Les deux canaux ventraux parcourent longitudinalement tout le strobila, leur lumière étant grêle au niveau du cou et des premiers anneaux (4-6 μm) et devenant plus large au niveau des segments gravides (28-31 μm). Les 2 canaux dorsaux, de lumière nettement plus grêle et uniforme (1,5-4 μm), ne sont plus visibles à partir des segments prégravides et gravides (Fig. 2 D, E).

Système génital

Les pores génitaux sont unilatéraux et s'ouvrent latéralement au milieu de chaque segment ou légèrement en avant de celui-ci, selon l'état de contraction des anneaux. L'atrium génital, peu important

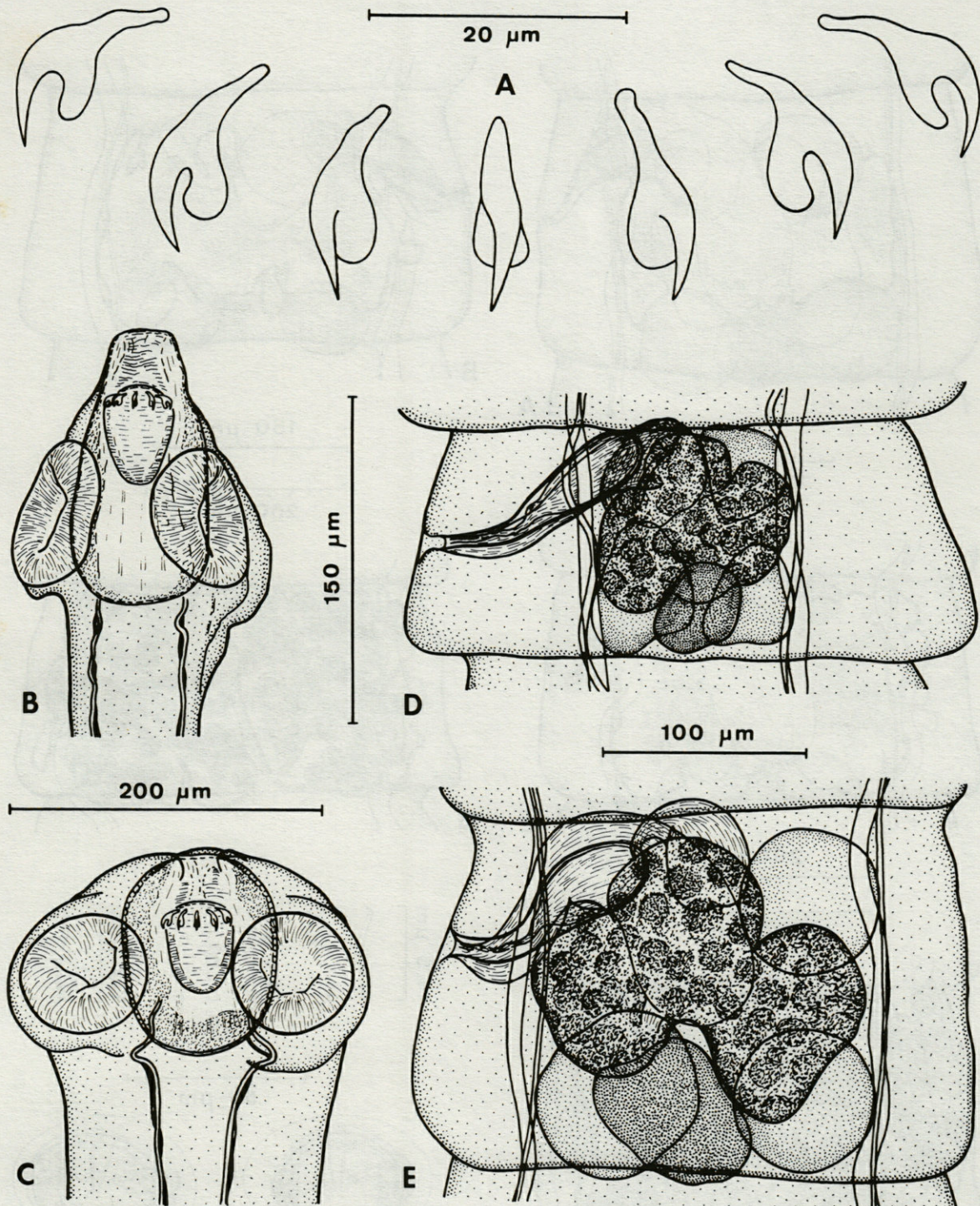


Fig. 1. — *Hymenolepis claudevaucheri* n. sp. A, crochets du rostre; B, C, scolex en différents états d'extension; D, E, proglottis sexuellement mûrs en vue ventrale. A : éch. 20 μm ; B, C : 200 μm ; D : 150 μm ; E : 100 μm (orig. S. Mas-Coma).
Hymenolepis claudevaucheri n. sp. A, rostellar hooks; B, C, scolex in different extension stages; D, E, sexually mature segments in ventral view.

mais bien visible, mesure 6-11 μm de longueur environ.

L'organisation du système génital répond, de façon parfaite, à celle du genre *Hymenolepis* Weinland, 1858 *sensu lato* (Fig. 1 D, E; 2 A-E).

Organes mâles

Les organes mâles sont tous localisés dans la partie dorsale du segment. Les 3 testicules sont disposés en triangle, 2 aporaux et 1 poral. De taille

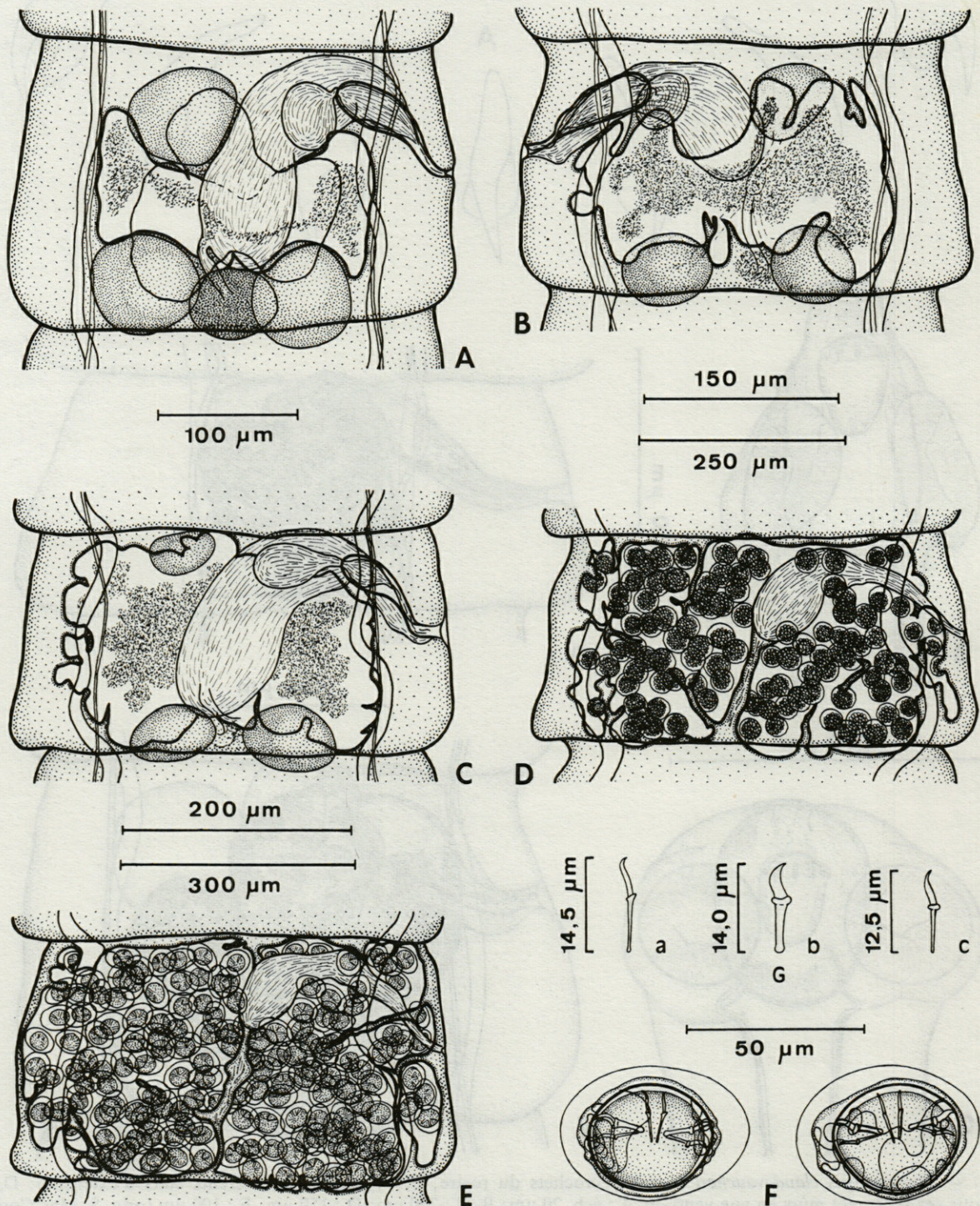


Fig. 2. — *Hymenolepis claudevaucheri* n. sp. A, anneau mûr en vue dorsale, montrant le commencement de l'utérus; B, C, anneaux postmatures en vues ventrale et dorsale; D, anneau prégravide en vue dorsale; E, anneau gravide en vue dorsale; F, œufs; G, crochets de l'embryon hexacante (a : crochet central; b : crochet latéral interne; c : crochet latéral externe). A : éch. 100 µm; B : 150 µm; C : 200 µm; D : 250 µm; E : 300 µm; F : 50 µm; G_a : 14,5 µm; G_b : 14,0 µm; G_c : 12,5 µm (orig. S. Mas-Coma).

Hymenolepis claudevaucheri n. sp. A, mature segment in dorsal view, showing the beginning of uterus; B, C, postmature segments in ventral and dorsal views; D, pregravid segment in dorsal view; E, gravid segment in dorsal view; F, eggs; G, oncospherical hooks (a : central hook; b : latero-internal hook; c : latero-external hook).

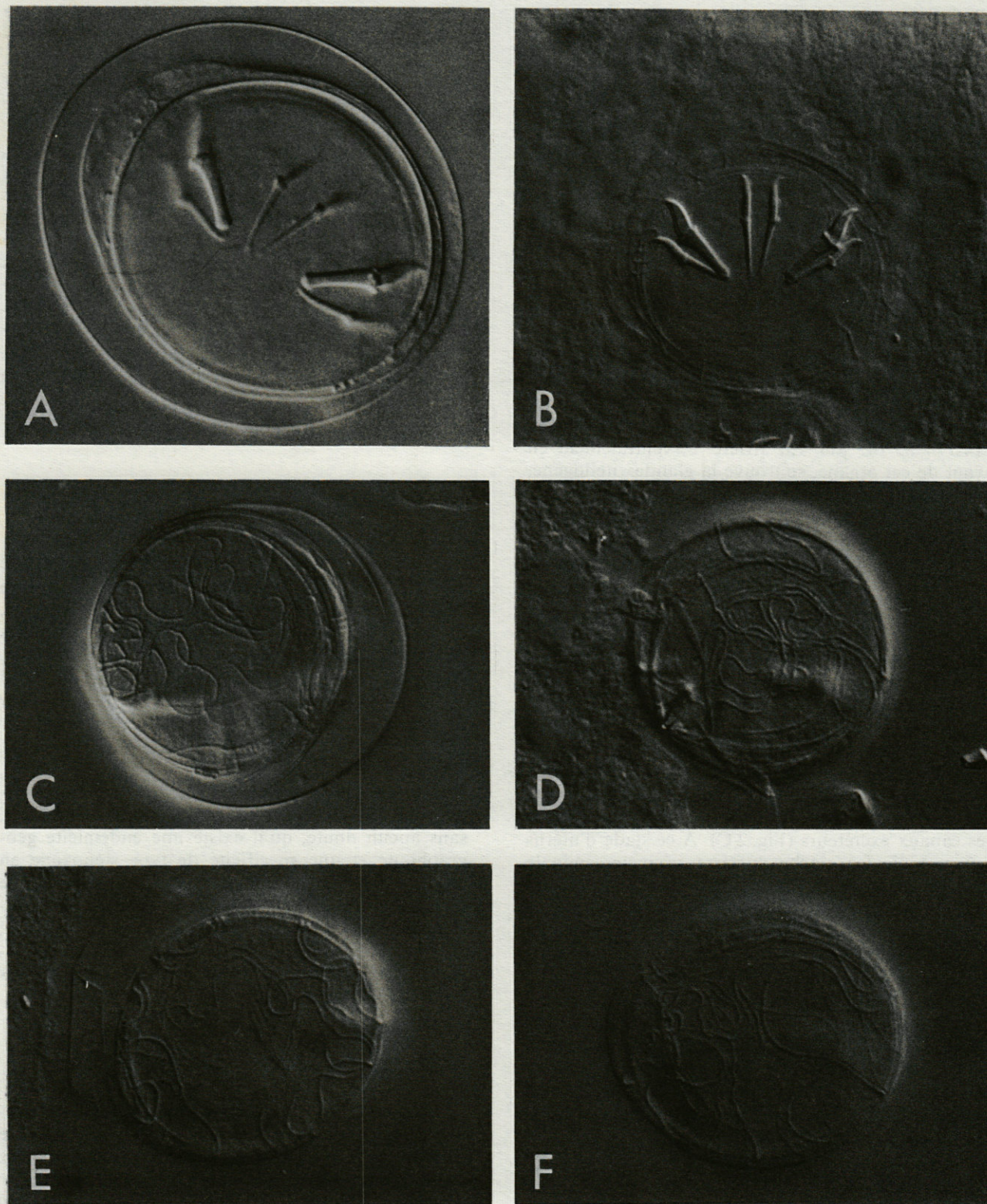


Fig. 3. — *Hymenolepis claudevaucheri* n. sp. A, œuf en coupe optique longitudinale moyenne; B, crochets de l'oncosphère; C, œuf montrant les filaments de l'embryophore; D, embryophore avec filaments en vue polaire; E, F, embryophores avec filaments en vues latérales (noter les points d'origine polaire). Contraste interférentiel : A, C, D, E, F : $\times 1.350$; B : $\times 1.125$ (clichés S. Mas-Coma).

Hymenolepis claudevaucheri n. sp. A, egg in mid-longitudinal optical section; B, oncospherical hooks; C, egg showing the filaments of the embryophore; D, embryophore with filaments in polar view; E, F, embryophores with filaments in lateral views (note the polar points of origin).

relativement grande, ils peuvent parfois même entrer en contact entre eux, à l'intérieur des anneaux sexuels mûrs. Leur forme est généralement subsphérique ou plus ou moins arrondie. Ils mesurent 46-105/43-83 μm (Fig. 1 D, E).

La poche du cirre mesure 91-114 μm (103 μm) de longueur et 20-31 μm (26 μm) de largeur maximale. Elle contient une grosse vésicule séminale interne et un cirre inerme. La vésicule séminale externe, bien développée, mesurant 46-71/20-57 μm , communique avec la vésicule séminale interne par un court canal plus ou moins incurvé (Fig. 1 D, E; 2 A, B, C).

Organes femelles

Les organes femelles occupent la partie ventrale du segment. L'ovaire, le plus souvent trilobé, est situé au centre de l'anneau. Ses dimensions sont de 114-174/85-142 μm . En arrière, et ventralement en avant de cet organe, se trouve la glande vitellogène, entière ou à peine lobée. Elle mesure 51-74/43-65 μm . Le vagin se dilate en un volumineux réceptacle séminal de 46-200/31-80 μm , dont la région distale atteint le milieu du segment (Fig. 1 D, E; 2 A).

L'utérus se différencie à partir de 2 expansions sacciformes latérales, qui ne remplissent initialement que l'espace libre entre les organes mâles (les 3 testicules, poche du cirre et vésicule séminale externe) et le réceptacle séminal, sans traverser les canaux excréteurs (Fig. 2 A). Postérieurement, dans les anneaux postmatures, l'utérus s'étend premièrement avec quelques lobulations (Fig. 2 B), devenant ensuite un sac unique à contour externe plus ou moins rectangulaire, qui remplit tout l'espace entre les canaux excréteurs (Fig. 2 C). A ce stade d'utérus jeune, testicules, poche du cirre, vésicule séminale externe et réceptacle séminal seuls subsistent (Fig. 2 C). Plus postérieurement, dans les segments prégravides, les testicules disparaissent. La poche du cirre et la vésicule séminale externe ne sont plus visibles et l'utérus commence à s'étendre légèrement, mais assez nettement, au-delà des canaux excréteurs (Fig. 2 D). Finalement, dans les anneaux gravides, l'utérus dépasse bilatéralement les canaux excréteurs d'une manière nette, s'étendant presque jusqu'aux parois latérales du segment. Dans ces anneaux sont visibles uniquement des restes du réceptacle séminal (Fig. 2 E). L'utérus de chaque anneau gravide, y compris le dernier, est rempli d'un nombre élevé d'œufs mûrs.

Les œufs mûrs (Fig. 2 F), de forme ellipsoïdale, à coque externe mince, transparente et non ornée, mesurent sur le vivant 38,8-54,4/34,4-44,4 μm (49,7/40,7 μm). L'embryophore, également ellipsoïdal, à paroi un peu plus épaisse, est entouré d'une enveloppe externe grêle plus ou moins ridée. Audessous de cette enveloppe, il faut noter la présence, constante chez tous les œufs de l'espèce, de plusieurs

filaments longs et irrégulièrement incurvés, qui se détachent de deux points d'origine polaire et s'étendent autour de toute l'enveloppe de l'embryophore (Fig. 3). Les dimensions de l'embryophore sont relativement grandes par rapport à l'œuf, de 34,4-38,8/32,2-35,5 μm (36,3/33,4 μm), celles de l'oncosphère ou embryon hexacanthé de 26,6-33,3/25,5-32,2 μm (30,1/28,6 μm). En ce qui concerne les petits crochets de l'embryon hexacanthé, les plus internes des paires latérales apparaissent bien plus massifs que les 4 restants, ceux de la paire centrale étant les plus grêles et longs. La longueur des crochets externes des paires latérales est de 11,5-13,5 μm (12,5 μm) (Fig. 2 G c), celle des crochets massifs internes des mêmes paires de 13,0-14,5 μm (14,1 μm) (Fig. 2 G b) et celle des crochets centraux de 13,5-15,0 μm (14,3 μm) (Fig. 2 G a).

DISCUSSION

Abstraction faite de quelques régions du monde non prospectées, la faune des Cestodes parasites de Mammifères Soricidés est relativement bien connue, du moins en ce qui concerne les espèces parasites des Musaraignes des genres les plus représentatifs. Ainsi, les études entreprises en Amérique du Nord et résumées par Voge et Rausch (1955) et Vaucher et Durette-Desset (1978), en Afrique par Hunkeler (1974) et en Europe par Vaucher (1971, 1982, 1984), Jourdan (1971), Mas-Coma et Gallego (1975), Mas-Coma (1977 a, b, 1982) et Mas-Coma et Jourdan (1977) entre autres, sont là pour démontrer, sans aucun doute, qu'il existe une endémicité géographique et une spécificité de type sténoxène en général. Chaque continent possède une faune de Cestodes propre et chaque genre de Soricidae (Soricinae : *Sorex* Linnaeus, 1758; *Neomys* Kaup, 1829; *Blarina* Gray, 1838; Crocidurinae : *Crocidura* Wagler, 1832; *Suncus* Ehrenberg, 1833) possède des espèces exclusives de Cestodes.

Cestodes parasites d'espèces du genre Suncus

Jusqu'à ce jour, les différentes espèces de Cestodes parasites décrites chez les musaraignes du genre *Suncus* (voir Corbet et Hill, 1980) concernaient uniquement *Suncus murinus* (Linnaeus, 1766) [= *Crocidura murina* (Linnaeus, 1766); = *Crocidura caerulea* (Kerr, 1792); voir Ellerman et Morrison-Scott, 1951]. D'après nos connaissances, il s'agit des espèces suivantes :

1) *Hymenolepis jacobsoni* von Linstow, 1907 : trouvée et décrite par von Linstow (1907) à Semarang (Indonésie, Java), à Djombang (Indonésie, Java) par Hünscher (1937), à Bombay (Indes) par

Voge (1957) et à Jalalabad et Laghman (Afghanistan) par Vaucher et Tenora (1971); incluse dans le « Groupe *scalaris* » par Hunkeler (1974) avec un scolex du type C selon la classification de Vaucher (1971); il convient de noter que les citations de *Hymenolepis jacobsoni* parasitant la Musaraigne des jardins, *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811), données par Prokopič (1957) et Sosnina (1961), constituent des identifications erronées, ainsi que le démontre Vaucher (1971) qui met en synonymie *Hymenolepis jacobsoni* von Linstow, 1907 *sensu* Prokopič et *sensu* Sosnina, 1961 avec *Hymenolepis brusatae* Vaucher, 1971, les citations postérieures aux antérieures de *Hymenolepis jacobsoni* pour ce même hôte *Crocidura suaveolens* ou pour d'autres espèces, *Crocidura leucodon* (Hermann, 1780) et *Crocidura gueldenstaedti* (Pallas, 1811), ainsi que le proposent Prokopič (1959, 1972), Rysāvý et Prokopič (1958), Jančev (1965), Genov et Dimitrova (1966), Prokopič et Matsaberidze (1972) et Prokopič et Genov (1974) constituent également des attributions erronées; la présence de *Hymenolepis jacobsoni* chez *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) [= *Neomys fodiens* (Schreber, 1777)] selon Ellerman et Morrison-Scott, 1951 donnée par Mituch (1964) pose le problème de savoir quelle espèce de Cestode était concernée en réalité, car malheureusement aucune description n'est donnée par l'auteur.

2) *Weinlandia minutissima* Meggit, 1927 : de Rangoon (Birmanie) (Meggit, 1927); à la suite de la révision du matériel type, tant Hübscher (1937) que Vaucher et Tenora (1971) considèrent cette espèce (après rattachement au genre *Hymenolepis*) comme synonyme de *Hymenolepis jacobsoni*.

3) *Weinlandia solitaria* Meggit, 1927 : décrite à partir d'un matériel insuffisant trouvé par Meggit (1927) à Rangon (Birmanie); l'unique matériel type existant (il ne reste que quelques crochets) fut appelé *Hymenolepis solitaria* (Meggit, 1927) par Hübscher (1937); postérieurement elle fut considérée *species inquirenda* par Hunkeler (1974); finalement, lors de l'ultime révision de ce matériel, Vaucher (1984) le ramène au genre *Pseudhymenolepis* Joyeux et Baer, 1935.

4) *Hymenolepis furcata* (Stieda, 1862) *sensu* Meggit, 1927 : Meggit (1927) trouvé à Rangoon (Birmanie), une espèce qu'il décrit d'une manière incomplète (le matériel type n'est pas parfaitement mûr) sous le nom de *Hymenolepis furcata*; par la suite, après révision du matériel type, Vaucher (1971) crée une nouvelle espèce, *Hymenolepis murinae* Vaucher, 1971; incluse dans le « Groupe *tiara* » par Hunkeler (1974) et avec scolex du type C selon la classification de Vaucher (1971), manquant de savoir si les derniers proglottis de cette espèce se vidaient de leurs œufs avant de se détacher du strobila.

5) *Hymenolepis furcata* (Stieda, 1862) *sensu* Johri, 1934 : trouvée et décrite, sans figure, de Lucknow (Indes) par Johri (1934); Vaucher (1971) et Vaucher

et Tenora (1971) faisant référence à cette découverte, estiment qu'il ne s'agit pas de *Hymenolepis furcata* (Stieda, 1862), Cestode inféodé aux Musaraignes du genre *Sorex*, mais d'une espèce proche de *Hymenolepis tiara* (Dujardin, 1845), spécifique de Musaraignes du genre *Crocidura*; Vaucher (1971) propose cette synonymie avec un point d'interrogation.

6) *Hymenolepis bahli* Singh, 1958; de l'Inde (Singh, 1958); des trouvailles postérieures à cette donnée, toujours des Indes, furent attribuées à *Hymenolepis bahli* par Srivastava et Pande (1964) et Pandey (1973); mise en synonymie avec *Hymenolepis jacobsoni* par Vaucher et Tenora (1971).

7) *Hymenolepis macyi* Locker et Rausch, 1952 *sensu* Srivastava et Pande, 1964 : des Indes (Srivastava et Pande, 1964); en ce qui concerne cette identification, Vaucher (1984, p. 201) écrit : « Nous soupçonnons cependant que les formes observées par Srivastava et Pande (1964), que ces auteurs assimilent à *Hymenolepis macyi* Locker et Rausch, 1952, appartiennent bien en réalité à un *Pseudhymenolepis*, et par déduction, à *P. solitaria*. En effet, nous ne pouvons guère admettre qu'un *Hymenolepis* parasite de *Sorex* nordaméricain puisse également parasiter un *Suncus* de la région orientale, ce qui serait contraire à toutes nos observations sur la spécificité parasitaire des Cestodes d'Insectivores. De plus, la morphologie figurée par Srivastava et Pande (*op. cit.*) correspond parfaitement à un proglottis gravidé de *Pseudhymenolepis* ».

8) *Hymenolepis sunci* Vaucher et Tenora, 1971 : de Jalalabad et Laghman (Afghanistan) (Vaucher et Tenora, 1971); mise dans le groupe des « espèces isolées » par Hunkeler (1974).

9) *Hymenolepis* sp. Vaucher et Tenora, 1971 : de Jalalabad (Afghanistan) (Vaucher et Tenora, 1971); on ne connaît à ce jour que les crochets.

10) *Vampirolepis montana* Cruz et Sanmugasunderam, 1971 : de Horton Plains (Ceylan) (Cruz et Sanmugasunderam, 1971); Hunkeler (1974) rattache l'espèce au genre *Hymenolepis* et souligne l'anatomie insuffisamment décrite dans le travail original.

11) *Hymenolepis sunci* Cruz et Sanmugasunderam, 1971 : de Rajawathe, Peradeniya (Ceylan) (Cruz et Sanmugasunderam, 1971); Nama (1976) signale l'homonymie avec *Hymenolepis sunci* Vaucher et Tenora, 1971 aux auteurs; en réponse Cruz et Nugaliyadde (1978) proposent la nouvelle dénomination *Hymenolepis calva* Cruz et Nugaliyadde, 1978 pour cette espèce de Ceylan.

12) *Pseudhymenolepis eisenbergi* Cruz et Sanmugasunderam, 1971 : de Horton Plains (Ceylan) (Cruz et Sanmugasunderam, 1971); son attribution d'ordre systématique au genre *Pseudhymenolepis* fut mise en doute par Hunkeler (1974) et Vaucher (1984), car cette espèce, qui possède de nombreux segments (non hyperapolytique) et présente deux paires de vaisseaux excréteurs, s'insère dans le genre *Hymenolepis sensu lato*.

13) *Hymenolepis mujibi* Bilqees et Malik, 1974 : de Karachi (Pakistan) (Bilqees et Malik, 1974); ces auteurs signalent chez cette espèce la formation de capsules ovifères contenant un seul œuf (?).

14) *Staphylocystis sanchorensis* Nama et Khichi, 1975 : de Sanchore (Rajasthan, Inde) (Nama et Khichi, 1975); par le nombre (30) et la taille (15-17 µm) des crochets rostraux, cette espèce se rapproche de *Hymenolepis furcata* (Stieda, 1862) *sensu* Johri, 1934 (36 crochets de 16-18 µm).

15) *Staphylocystis sindensis* Nama, 1976 : de Jodhpur (Rajasthan, Inde) (Nama, 1976); par le nombre (20) et la taille (22-23 µm) des crochets rostraux, cette espèce se rapproche de *Hymenolepis murinae* Vaucher, 1971 (25 crochets de 19 à 24 µm), bien que chez *H. murinae* la lame et la garde apparaissent nettement plus ouvertes (voir Vaucher, 1971, Fig. 5) que chez *S. sindensis*.

16) *Staphylocystis suncusensis* Olsen et Kuntz, 1978 : de Taiwan (Olsen et Kuntz, 1978); notons ici que les Cestodes décrits par ces auteurs correspondent parfaitement aux caractéristiques de l'espèce *Hymenolepis jacobsoni*; les dimensions des œufs de *S. suncusensis* sont nettement plus faibles dans la description de Olsen et Kuntz (1978), mais selon la figure 3 de leur travail, les auteurs américains confondent la paroi de l'embryophore avec la coque externe de l'œuf (!); Olsen et Kuntz (1978) n'ayant pas différencié leur matériel vis-à-vis des espèces *Hymenolepis jacobsoni* et *Hymenolepis bahli* et apparemment n'ayant pas eu connaissance du travail de Vaucher et Tenora (1971), il nous semble donc judicieux d'ajouter *Staphylocystis suncusensis* à la liste des synonymes de *Hymenolepis jacobsoni* (= *H. minutissima*; = *H. bahli*).

Nous pensons qu'il faut faire de grandes réserves aux citations, chez *Suncus murinus* de Chanthaburi Province (Thaïlande), d'espèces de Cestodes parasites de l'Homme et de Rongeurs, telles que *Hymenolepis nana* et *Railletina siriraji* (Chenchittikul, Daengpium, Hasegawa, Itoh et Phanthumachinda, 1983). Les auteurs ne donnent aucune description.

Différenciation comparée de la nouvelle espèce

L'espèce décrite dans le présent travail est le premier Helminthe découvert chez *Suncus etruscus*. Elle est facilement différenciable de toutes les espèces asiatiques de Cestodes connues chez *Suncus murinus*, dont on vient de donner la liste. Le nombre et les dimensions des crochets rostraux, l'anatomie des anneaux et la longueur totale du ver, ne se rapprochent que de *Hymenolepis jacobsoni* (= *Hymenolepis minutissima*; = *Hymenolepis bahli*; = *Staphylocystis suncusensis*) (voir la révision de cette espèce faite par Vaucher et Tenora, 1971). Néanmoins, la forme des crochets rostraux permet une distinction rapide et facile, car dans notre matériel

le manche, nettement plus long, présente également une courbure typique (Fig. 1 A).

Comparée aux Hyménolepididés parasites de Musaraignes du genre *Crocidura* (espèces les plus proches appartenant à la même sous-famille des Crocidurinae), l'espèce parasite de *Suncus etruscus* est facilement différenciable, seulement par le nombre, les dimensions et la forme des crochets du rostre, de toutes les espèces de *Hymenolepis* de *Crocidura* connues en Europe (Genov, 1970; Vaucher, 1971; Mas-Coma et Jourdan, 1977) et en Afrique (Hunkeler, 1974; Mikhail et Fahmy, 1976).

Notons, de plus, que le Cestode parasite de *Suncus etruscus* constitue, avec *Hymenolepis vaucheri* Hunkeler, 1972, les deux seules espèces de *Hymenolepis* d'Insectivores qui présentent des œufs à embryophores munis de filaments polaires (Fig. 3) (Hunkeler, 1972, 1974).

Ces caractères morphologiques, alliés à la distribution géographique et à la nature de l'hôte, permettent de rattacher avec certitude les Cestodes parasites de *Suncus etruscus* du Sud de la France à une nouvelle espèce. Nous proposons de la nommer *Hymenolepis claudevaucheri* n. sp., en hommage à notre ami le Dr. Claude Vaucher de Genève, qui fut le premier à s'intéresser aux Helminthes parasites de la Musaraigne étrusque.

Hymenolepis claudevaucheri n. sp. s'inscrit parfaitement dans le « Groupe *scalaris* » défini par Hunkeler (1974) dans son essai de regroupement taxonomique des Hyménolepididés de Crocidurinae (*Crocidura* et *Suncus*). Il convient de noter que la présence chez la nouvelle espèce d'un rostre sans dépression, les crochets étant insérés à la périphérie, correspond au scolex du type C selon la classification de Vaucher (1971). L'ensemble des caractères fait que la nouvelle espèce appartient à la catégorie « peu spécialisée » selon Vaucher (1984), de même que toutes les espèces du genre *Hymenolepis* connues jusqu'à ce jour chez *Suncus murinus*.

Il ressort de l'ensemble de nos recherches sur l'Helminthofaune des Crocidures du sud de la France que *H. claudevaucheri* semble spécifique de *S. etruscus*. En effet, l'étude helminthologique de nombreuses Musaraignes des espèces *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et *Crocidura suaveolens* capturées aux mêmes endroits (parfois même dans les mêmes pièges) des alentours de Banyuls-sur-Mer et Cerbère ne nous a jamais permis la découverte de l'espèce nouvelle.

REMERCIEMENTS. Le Dr. Claude Vaucher (Genève) nous a aidés lors des recherches bibliographiques. Depuis de nombreuses années, Thierry Fons effectue le relevé matinal des pièges. Qu'ils en soient remerciés.

BIBLIOGRAPHIE

- BILQES F.M. et N. MALIK, 1974. *Hymenolepis mujibi* sp. n. (Cestoda : Hymenolepididae) from *Suncus murinus* L. *Norw. J. Zool.*, **22** (4) : 319-321.
- CHENCHITTIKUL M., S. DAENGPUM, M. HASEGAWA, T. ITOH et B. PHANTHUMACHINDA, 1983. A study of commensal rodents and shrews with reference to the parasites of medical importance in Chanthaburi Province, Thailand. *Southeast Asian J. Trop. Med. Publ. Health*, **14** (2) : 255-259.
- CORBET G.B. et J.E. HILL, 1980. A World List of Mammalian Species. British Museum (Natural History), Comstock Publ. Ass., Cornell Univ. Press, London; Ithaca, 226 p.
- CRUSZ H. et L. NUGALIYADDE, 1978. Parasites of the relict fauna of Ceylon. VII. General considerations and first host-parasite check-list. *C.R. Soc. Biogéogr.*, **477** : 85-106.
- CRUSZ H. et V. SANMUGASUNDERAM, 1971. Parasites of the relict fauna of Ceylon. II. New species of Cyclophyllidean Cestodes from small hill-vertebrates. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, **46** (5) : 575-588.
- FONS R., 1974. Méthodes de capture et d'élevage de la Pachyure étrusque *Suncus etruscus* (Savi, 1822) (Insectivora : Soricidae). *Z. f. Säugetierkd.*, **39** : 204-210.
- FONS R., 1975. Contribution à la connaissance de la Musaraigne étrusque *Suncus etruscus* (Savi, 1822). Thèse Univ. P. et M. Curie, Paris, 189 p.
- ELLERMAN J.R. et T.C.S. MORRISON-SCOTT, 1951. Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758-1946. London, British Museum (Natural History), 810 p.
- GENOV T., 1970. A new species of Cestode of the genus *Hilmylepis* (Hymenolepididae) from shrews in Bulgaria. *Parazitologiya*, **4** (5) : 473-475.
- GENOV T. et E. DIMITROVA, 1966. On the helminthfauna of insectivorous mammals in Bulgaria. I. Trematoda and Cestoidea. *Bull. Cent. Helm. Lab.*, **11** : 125-159.
- HÜBSCHER H., 1937. Notes helminthologiques. *Rev. Suisse Zool.*, **44** : 459-482.
- HUNKELER P., 1972. Les Cestodes parasites des petits Mammifères (Rongeurs et Insectivores) de Côte-d'Ivoire et de Haute-Volta (Note préliminaire). *Bull. Soc. Neuchâtel. Sc. Nat.*, **95** : 122-132.
- HUNKELER P., 1974. Les Cestodes parasites des petits Mammifères (Rongeurs et Insectivores) de Côte-d'Ivoire et de Haute-Volta. *Rev. Suisse Zool.*, **80** (4) : 809-930.
- JANČEV J., 1965. Untersuchungen über die Helminthenfauna der Nagetiere und Insektenfresser in Thrakien. *Bull. Cent. Helm. Lab.*, **10** : 51-81.
- JOHRI L.N., 1934. Report on a collection of Cestodes from Lucknow. *Rec. Ind. Mus.*, **36** : 153-177.
- JOURDANE J., 1971. Helminthes parasites des micromammifères des Pyrénées-Orientales. II. Les Plathelminthes de Soricinae. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, **46** (5) : 553-573.
- MAS-COMA S., 1977 a. Contribución al conocimiento de la helmintofauna de micromamíferos ibéricos. II. Parásitos de *Neomys fodiens* Pennant, 1771 (Insectivora : Soricidae). *Rev. Ibér. Parasit.*, **37** (3/4) : 227-242.
- MAS-COMA S., 1977 b. Contribución al conocimiento de la helmintofauna de micromamíferos ibéricos. III. Parásitos de *Crocidura russula* Hermann, 1780 (Insectivora : Soricidae). *Säugetierkd. Mitt.*, **25** (1) : 67-78.
- MAS-COMA S., 1982. Helminthes de micromammifères. Spécificité, évolution et phylogénie des Cestodes Arostrilepididae Mas-Coma et Tenora, 1981 (Cyclophyllidae : Hymenolepidoidea). *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, nouv. sér., Sér. A, Zool., **123** : 185-194.
- MAS-COMA S. et J. GALLEGRO, 1975. Contribución al conocimiento de la helmintofauna de micromamíferos ibéricos. I. Parásitos de *Sorex* spp. (Insectivora : Soricidae). *Rev. Ibér. Parasit.*, **35** (3/4) : 261-281.
- MAS-COMA S. et J. JOURDANE, 1977. Description de l'adulte de *Staphylocystis biliarius* Villot, 1877 (Cestoda : Hymenolepididae), parasite de *Crocidura russula* Hermann, 1780 (Insectivora : Soricidae). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, **52** (6) : 609-614.
- MEGGIT F.J., 1927. On Cestodes collected in Burma. *Parasitology*, **19** (2) : 141-152;
- MIKHAIL J.W. et M.A.M. FAHMY, 1976. Two new species of *Hymenolepis* from Insectivores. *Egypt. J. Vet. Sci.*, **13** (1) : 69-75.
- MITUCH J., 1964. Beitrag zur Erkenntnis der Helminthenfauna der Gattung *Neomys* (Insectivora) in der Slowakei. *Stud. Helminthol.*, **1** : 83-100.
- NAMA H.S., 1976. On a new species of *Staphylocystis* Villot, 1877 (Cestoda, Hymenolepididae) from *Suncus murinus sindensis*. *Acta Parasit. Polon.*, **24** (3) : 19-22.
- NAMA H.S. et P.S. KHICHI, 1975. A new cestode *Staphylocystis sanchoensis* sp. n. (Hymenolepididae) from the shrew, *Suncus murinus sindensis*. *Folia Parasit.*, **22** (1) : 93-95.
- OLSEN O.W. et R.E. KUNTZ, 1978. *Staphylocystis (Staphylocystis) suncusensis* sp. n. (Cestoda : Hymenolepididae) from the musk shrew, *Suncus murinus* (Soricidae), from Taiwan, with a key to the known species of *Staphylocystis* Villot, 1877. *Proc. Helm. Soc. Wash.*, **45** (2) : 182-189.
- PANDEY K.C., 1973. Studies on some cestodes from fishes, bird and mammal. *Ind. J. Zootomy*, **14** (3) : 221-226.
- PROKOPIČ J., 1957. A contribution to the helminthfauna of the genus *Crocidura*. *Zool. Listy*, **6** : 155-162.
- PROKOPIČ J., 1959. The parasitic Helminths of Insectivora in CSR. *Česk. Parasit.*, **6** (2) : 87-134.
- PROKOPIČ J., 1972. Biocenotical study on Cestodes of small mammals in various biotopes. *Acta Sc. Nat. Brno*, **6** (10) : 1-68.
- PROKOPIČ J. et T. GENOV, 1974. Distribution of helminths in micromammals (Insectivora and Rodentia) under different ecological and geographical conditions. *Studia čsav*, **9** : 1-159.
- PROKOPIČ J. et G. MATSABERIDZE, 1972. Cestodes species new for the parasite fauna of micromammals from Georgia. *Věst. Čs. Spol. Zool.*, **36** (3) : 214-220.
- RYŠAVÝ B. et J. PROKOPIČ, 1958. Některé poznatky o helmintofauně lovné světe a volně žijících zvířat obory v Topolčankách. *Biologia*, **13** : 496-501.
- SANS-COMA V., R. FONS et I. VESMANIS, 1981. Eine morphometrische Untersuchung am Schädel der Etruskerspitzmaus, *Suncus etruscus* (Savi, 1822) aus Süd-Frankreich (Mammalia, Insectivora, Soricidae). *Zool. Abhandl. Staatl. Mus. T.*, Dresden, **37** (1) : 1-31.

- SINGH K.S., 1958; *Hymenolepis bahli* n. sp. from Grey musk shrew, *Crocidura caerulea* (Kerr, 1792) Peters, 1870 from India. *J. Parasit.*, **44** : 446-448.
- SOSNINA E.F., 1961. On the parasitofauna of *Crocidura suaveolens* Pallas. *Zool. Zhurni.* **40** (4) : 498-502.
- SRIVASTAVA S. et B. PANDE, 1964. On helminth parasites of grey musk shrew, *Crocidura caerulea*. *Ind. J. Helm.*, **16** : 12-23.
- VAUCHER C., 1971. Les Cestodes parasites des Soricidae d'Europe. Etude anatomique, révision taxonomique et biologie. *Rev. Suisse Zool.*, **78** (1) : 1-113.
- VAUCHER C., 1982. Considérations sur la spécificité parasitaire des Cestodes parasites de Mammifères Insectivores. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, nouv. sér., Sér. A, Zool., **123** : 185-194.
- VAUCHER C., 1984. Cestodes parasites de *Crocidura suaveolens* (Pallas) en Grèce, avec description de *Pseudhymenolepis graeca* n. sp. et remarques sur *Pseudhymenolepis solitaria* (Meggit, 1927) n. comb. *Bull. Soc. Neuchâtel. Sc. Nat.*, **107** : 197-202.
- VAUCHER C. et M.C. DURETTE-DESSET, 1978. Nouvelles données sur les Helminthes parasites de la musaraigne *Blarina brevicauda* (Say). *Rev. Suisse Zool.*, **85** (2) : 361-378.
- VAUCHER C. et F. TENORA, 1971. Sur trois *Hymenolepis* (Cestoda) parasites de *Suncus murinus* L. en Afghanistan. *Acta Univ. Agric. (Brno), Fac. Agronom.*, **29** (2) : 337-341.
- VOGE M., 1957. Notes on *Hymenolepis jacobsoni* von Linstow (Cestoda : Cyclophyllidae) from a shrew in India. *Proc. Helm. Soc. Wash.*, **24** (2) : 94.
- VOGE M. et R. RAUSCH, 1955. Occurrence and distribution of Hymenolepidid Cestodes in shrews, *J. Parasit.*, **41** (6) : 566-574.
- VON LINSTOW O., 1907. Helminthen von Herrn Edward Jacobson in Java (Semarang) gesammelt. *Notes from the Leiden Museum*, **29** : 81-87.

Reçu le 21 août 1984; received : August 21, 1984;
 accepté le 25 septembre 1984; accepted for printing :
 September 25, 1984.

LE PHYTOBENTHOS DE LA FRANGE INFRALITTORALE DANS LE PORT DE PORT-VENDRES (PYRÉNÉES-ORIENTALES, FRANCE) Deuxième partie

*The phytobenthos of the infralittoral fringe
in the Port-Vendres harbour
(Pyrénées-Orientales, France). Second part*

J. MARCOT-COQUEUGNIOT*,
C.F. BOUDOURESQUE* et T. BELSHER**

* Laboratoire d'Ecologie du Benthos et de Biologie Végétale Marine,
Faculté des Sciences de Luminy, 13288 Marseille, Cedex 9

** Centre National pour l'Exploitation des Océans,
Station Biologique de Roscoff, 29211 Roscoff

PORT
FLUCTUATIONS PLURIANNUELLES
PHYTOBENTHOS

RÉSUMÉ. — Le peuplement algal superficiel du port de Port-Vendres a été suivi chaque été de 1974 à 1981. On constate une dérive importante du peuplement pendant cette période : l'importance respective et la tension des grands groupes systématiques se sont fortement modifiées. Ces modifications se traduisent par un changement complet de la physionomie du peuplement : très forte baisse du recouvrement des Chlorophyceae et des Bryopsidophyceae et augmentation du recouvrement des Phaeophyceae. Les matrices d'intersimilarité qualitative et quantitative permettent d'évaluer la vitesse et l'importance des changements intervenus. Par ailleurs, la baisse régulière de la diversité et de l'équitabilité est spectaculaire.

HARBOUR
LONG TERM CHANGES
PHYTOBENTHOS

ABSTRACT. — The phytobenthos of the upper infralittoral fringe of the Port-Vendres harbour was studied every summer between 1974 and 1981. During this period, the phytobenthos underwent an important shift, resulting in a complete change of the algal settlement physiognomy : strong decrease in the Chlorophyceae and Bryopsidophyceae covering, large increase in the Phaeophyceae covering, important changes of the tension of main systematic units. Moreover, the steady decline of diversity and equitability indices is conspicuous. Qualitative and quantitative intersimilarity matrices make possible an evaluation of the velocity and the importance of the changes.

Ce travail s'intègre dans une série de publications; la description du port de Port-Vendres, la physico-chimie de ses eaux, les méthodes d'étude et les variations saisonnières du phytobenthos ont été traitées dans la première partie (Marcot-Coqueugniot *et al.*, 1983). La numérotation des paragraphes, des tableaux et des figures fait suite à celle de cette première partie.

IV. FLUCTUATIONS PLURIANNUELLES

Le peuplement estival de la station C (paroi verticale du quai) a été échantillonné chaque année, de 1974 à 1981 :

- Relevé RB-102 : 15 juillet 1974.
- Relevé RB-106 : août 1975. Le Recouvrement des espèces présentes n'a pas été évalué.

— Relevé RB-107 : août 1976. Ce relevé, contrairement aux autres, a été effectué à 1 m de profondeur (étude des variations du peuplement végétal en fonction de la profondeur); il s'intègre toutefois assez bien dans la séquence des relevés annuels.

- Relevé RB-113 : 15 juillet 1977.
- Relevé RB-121 : début août 1978.
- Relevé RB-136 : 19 juillet 1979.
- Relevé RB-144 : 8 septembre 1980.
- Relevé RB-146 : 21 juillet 1981.

1. Résultats

L'évolution, de 1974 à 1981, du peuplement algal et de ses principaux paramètres, est résumée dans un certain nombre de tableaux :

— Effectif (Q) et Recouvrement (ΣR) des grands groupes systématiques, nombre d'espèces par relevé (T) et Recouvrement total (Rt) : Tabl. V, A.

Tabl. V. — A, répartition des espèces entre les grands groupes systématiques de 1974 à 1981. Nombre total d'espèces par relevé (T) et recouvrement total de ces espèces (Rt). Dans chaque case : le nombre supérieur indique le nombre d'espèces et le nombre inférieur leur recouvrement; B, dominances qualitative (DQ%) et quantitative (DR%) des grands groupes systématiques de 1974 à 1981. Dans chaque case, le nombre supérieur indique la dominance qualitative et le nombre inférieur la dominance quantitative; C, tension ψ des grands groupes systématiques de 1974 à 1981.

A, species distribution among the main systematic units from 1974 to 1981. Total number of species and their total covering. For each systematic unit, above : species number; below : the covering; B, qualitative (DQ%) and quantitative (DR%) dominances of the main systematic units from 1974 to 1981. For each systematic unit, above : qualitative dominance; below : quantitative dominance; C, tension ψ of the main systematic units from 1974 to 1981.

Année	1974	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981
	A							
Bangiophyceae	4 10.3	5 —	11 16.0	8 11.1	9 0.5	5 0.3	4 0.3	5 0.4
Florideophyceae	14 32.3	14 —	20 16.5	11 56.2	24 83.0	16 52.6	17 87.1	15 72.1
Phaeophyceae	9 29.1	6 —	6 55.0	4 0.4	4 123.0	10 79.2	8 93.3	8 133.8
Chlorophyceae	7 70.5	9 —	5 53.3	8 4.0	9 50.6	11 8.5	6 24.2	6 2.1
Bryopsidophyceae	7 31.2	9 —	7 30.4	12 93.8	9 18.1	10 19.8	7 11.8	9 1.7
Totaux : taxons recouvrement	41 173.4	43 —	49 171.2	43 165.5	55 275.2	52 160.4	42 216.7	43 210.1
B								
Bangiophyceae	9.76 5.94	11.63 —	22.45 9.33	18.60 6.69	16.36 0.16	9.62 0.19	9.52 0.14	11.63 0.19
Florideophyceae	34.15 18.62	32.56 —	40.82 9.65	25.58 33.98	43.64 30.17	30.77 32.79	40.48 40.20	34.88 34.30
Phaeophyceae	22.00 17.00	14.00 —	12.24 32.19	9.30 0.20	7.00 45.00	19.23 49.39	19.05 43.08	18.60 64.00
Chlorophyceae	17.07 40.67	20.93 —	10.20 31.17	18.60 2.39	16.36 18.39	21.15 5.30	14.29 11.15	13.95 1.00
Bryopsidophyceae	17.07 17.99	20.93 —	14.29 17.75	27.91 56.73	16.36 6.56	19.23 12.32	16.67 5.45	20.93 0.81
C								
Bangiophyceae	0.61	—	0.42	0.36	0.01	0.02	0.01	0.02
Florideophyceae	0.55	—	0.24	1.33	0.69	1.07	0.99	0.98
Phaeophyceae	0.77	—	2.63	0.02	6.43	2.57	2.26	3.44
Chlorophyceae	2.38	—	3.06	0.13	1.12	0.25	0.78	0.07
Bryopsidophyceae	1.05	—	1.24	2.03	0.40	0.64	0.33	0.04

— Dominance qualitative (DQ) et quantitative (DR) des grands groupes systématiques : Tabl. V, B.

— Tension (Ψ) des grands groupes systématiques : Tableau V, C.

— Tension des Cryptonémiales : Tabl. VI.

— Densité de Reproduction (dG) : Tabl. VI.

— Indice de Diversité (Shannon) et Equitabilité : Tabl. VI.

— Similarités qualitatives (Sørensen) et quantitatives (Czekanowski) : Tabl. VII.

Tabl. VI. — Indice de diversité de Shannon, équitabilité, densité de reproduction dG, tension ψ chez les Cryptonémiales et chez les autres Florideophyceae (Cryptonémiales exclues) de 1974 à 1981;

Shannon diversity index, equitability, reproduction density dG, tension ψ of Cryptonemiales and of the other Florideophyceae, from 1974 to 1981.

Année	Diversité	Equitabilité	dG	Tension ψ des Cryptonémiales	Tension ψ des autres Florideophyceae
1974	4.11	0.77	2.22	1.09	0.33
1975	—	—	—	—	—
1976	3.30	0.59	3.34	0.33	0.22
1977	3.33	0.61	1.09	5.47	0.41
1978	2.56	0.44	—	4.01	0.03
1979	2.42	0.53	7.11	8.12	0.06
1980	2.14	0.46	6.01	7.77	0.09
1981	1.92	0.35	5.36	7.18	0.03

Tabl. VII. — Indices de similarité qualitative (Sørensen) et quantitative (Czekanowski) entre années.

Qualitative (Sørensen) and quantitative (Czekanowski) similarity indices between years.

Années comparées	A		B		
	Indice de Sørensen	Indice de Czekanowski	Années comparées	Indice de Sørensen	Indice de Czekanowski
74-75	0.48	—	74-81	0.41	0.01
75-76	0.50	—	75-81	0.49	—
76-77	0.48	0.22	76-81	0.50	0.26
77-78	0.59	0.07	77-81	0.42	0.23
78-79	0.62	0.39	78-81	0.51	0.39
79-80	0.77	0.70	79-81	0.70	0.71
80-81	0.73	0.78	80-81	0.73	0.78

2. Discussion

Les variations du nombre d'espèces par relevé (T = 41 à 55) et du Recouvrement total (Rt = 160 à 275 %) ne semblent pas orientées (Tabl. V, A).

Par contre, l'importance respective des grands groupes systématiques et leur Tension se sont fortement modifiées (Tabl. V) : on remarque la diminution du Recouvrement, de la Dominance quantitative et de la Tension des Bangiophyceae, Chlorophyceae et Bryopsidophyceae, et l'augmentation parallèle des Florideophyceae (Recouvrement) et surtout des Phaeophyceae (Recouvrement, Domi-

nance quantitative et Tension). Si la Tension des Florideophyceae, prises dans leur ensemble, ne présente que des variations de faible amplitude, la Tension de l'ordre des Cryptonémiales, pris séparément (Tabl. VI), augmente de façon spectaculaire (de 1 à plus de 7). Ces modifications se traduisent par un changement complet de la physionomie du peuplement (Fig. 4); en 1974, le peuplement était dominé par une strate continue d'*Enteromorpha* développé sur des *Mytilus galloprovincialis* Lamarck de grande taille; depuis lors, on a assisté à la disparition à peu près complète des *Mytilus*, à la baisse du recouvrement des *Enteromorpha*, *Cladophora*, *Blidingia*, *Erythrotrichia*, et à l'apparition d'une strate encroûtante de *Lithothamnium* omniprésente, à très fort Recouvrement (Ri = 50 à 80 %) et d'une strate dressée de *Dictyota dichotoma* (Ri = 70 à 100 %) et *Ulva rigida*, puis de *Dictyota dichotoma* seul.

La Densité de Reproduction (dG) a augmenté au cours de la période considérée (Tabl. VI). Ce fait est surtout dû à *Lithothamnium*, à *Dictyota dichotoma* (tétrasporocystes principalement) et à son épiphyte *Herponema solitarium* (zoïdocystes pluriloculaires).

La baisse de la Diversité et de l'Equitabilité est spectaculaire, à la fois par son importance et sa régularité (Tabl. VI). Les valeurs élevées que prenaient ces paramètres en 1974 nous avaient conduit (Belsher *et al.*, 1975) à émettre l'hypothèse de l'existence, à Port-Vendres, d'une authentique phytocénose portuaire: nous reviendrons sur cette question dans la dernière partie de cette série de publications.

Les matrices d'intersimilarité qualitative (Sørensen) et quantitative (Czekanowski) permettent de construire les dendrogrammes (Fig. 5, A et B) (Mountford, 1962) et d'évaluer l'importance et la vitesse des changements intervenus (Tabl. VII). Il apparaît que les changements ont été extrêmement rapides dans les premières années qui ont suivi 1974: le peuplement de deux années consécutives est *complètement différent*, surtout d'un point de vue quantitatif (Fig. 5, A et B, Tabl. VII); par la suite, la vitesse des changements se ralentit progressivement (Fig. 5, B). Depuis 1979, le peuplement semble s'être stabilisé: les similarités observées entre les

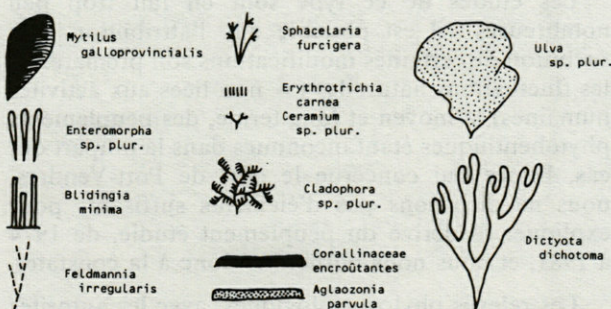
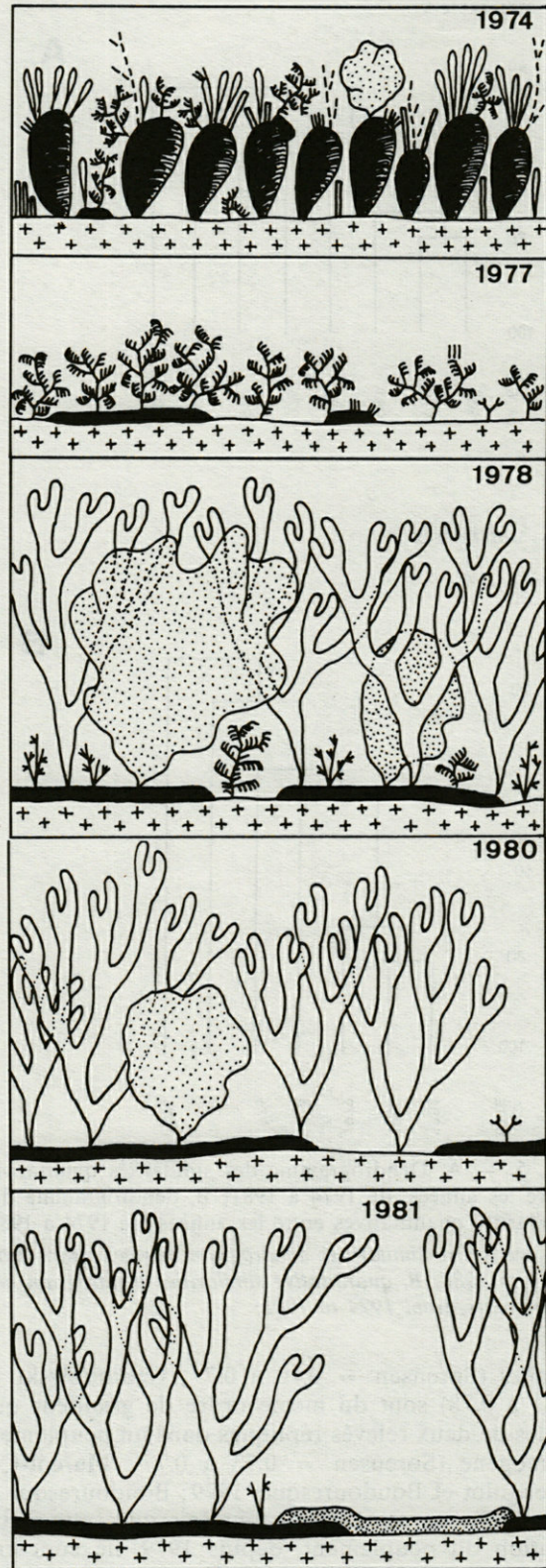


Fig. 4. — Evolution de la physionomie du peuplement de 1974 à 1981.
Evolution of the phytobenthos physionomy between 1974 and 1981.

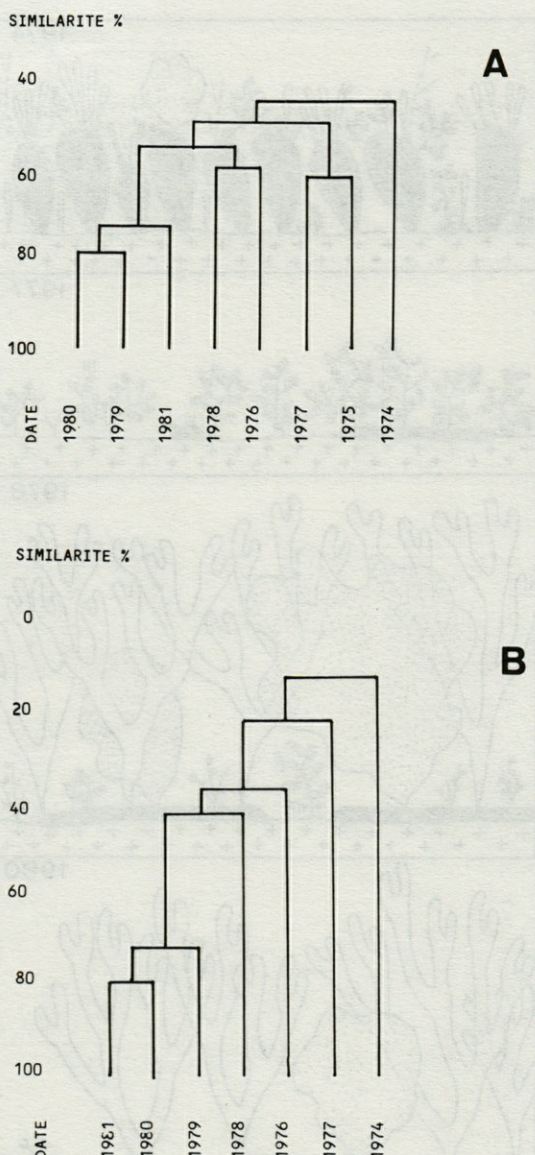


Fig. 5. — A, Dendrogramme des similarités qualitatives entre les années, de 1974 à 1981; B, dendrogramme des similarités quantitatives entre les années, de 1974 à 1981.

A, Qualitative similarities dendrogram between years, from 1974 to 1981; B, quantitative similarities dendrogram between years, from 1974 to 1981;

années (Sørensen = 0.70 à 0.77; Czekanowski = 0.71 à 0.78) sont du même ordre de grandeur que celles de deux relevés-répliques dans un peuplement homogène (Sørensen = 0.73 à 0.77 : Marcot-Coqueugniot et Boudouresque, 1979; Boudouresque *et al.*, 1980); on remarquera toutefois que cette stabilisation du peuplement, depuis 1979, ne concerne pas la Diversité et l'Équitabilité, qui ont pour leur part continué à décliner.

L'évolution observée de 1974 à 1981 ne correspond pas à un artefact dû au fait que les prélèvements n'ont pas été effectués exactement à la même date (15 juillet au 8 septembre) : l'étude des varia-

tions saisonnières (Marcot-Coqueugniot *et al.*, 1983) a montré que la végétation est relativement stable en été, et le regroupement des relevés dans les dendrogrammes (Fig. 5, A et B) n'est pas lié au mois de prélèvement.

Peu d'auteurs ont suivi l'évolution, sur de longues périodes, du peuplement algal de stations rigoureusement repérées et étudiées selon des méthodes identiques ou comparables. Walker et Richardson (1955, 1956, 1957 a et b) montrent que les Laminaireaceae du Nord des Iles britanniques, après avoir connu un maximum en 1947, ont décliné jusqu'en 1952-1953, puis ont progressé de nouveau. Le long des côtes atlantiques de France et de la péninsule ibérique, des fluctuations de la prospérité ou des limites d'aire de *Pelvetia canaliculata* (Linnaeus), Decaisne et Thuret, *Fucus spiralis* Linnaeus, *F. vesiculosus* Linnaeus, *Himantalia elongata* (Linnaeus) S.F. Gray et *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis ont été décrites (Ardré, 1971; Fischer-Piette, 1957, 1963; Fischer-Piette et Ginsburg-Ardre, 1963; Fischer-Piette et Dupérier, 1963); Au Portugal, *Dilsea carnosa* (Schmidel) Kuntze, *Chondrus crispus* (Linnaeus) Stackhouse et *Gastroclonium ovatum* (Hudson) Papenfuss ont progressé de 1957 à 1963, tandis que *Prophyra linearis* Greville et *Schizymenia dubyi* (Chauvin *ex* Duby) J. Agardh ont régressé (Ardré, 1971). La biomasse et la composition spécifique des peuplements de macroalgues du récif corallien de Tiahura (Polynésie) ont beaucoup varié de 1971 à 1980 (Payri et Naim, 1982). En californie, *Codium fragile* (Suringar) Hariot a décliné de 1973 à 1976, et progressé en 1977 (Gunnill, 1980). En Finlande, les peuplements de *Fucus vesiculosus* ont régressé de 1977 à 1981 (Kangas *et al.*, 1982). Dans un certain nombre de cas, ces changements peuvent être mis en relation avec des modifications du milieu liées à des activités humaines : fermeture d'une baie (Munda, 1967), turbidité (Celan *et al.*, 1969), eutrophisation (Kangas *et al.*, 1982). Généralement, l'origine de ces fluctuations pluriannuelles n'apparaît pas clairement : cycles solaires et insolation (Ardré, 1971; Walker et Richardson, 1957a), modifications climatiques (Fischer-Piette, 1957; Fischer-Piette et Dupérier, 1963), augmentation de la salinité (Kangas *et al.*, 1982), techniques d'échantillonnage (Michanek, 1967). L'énergie solaire pourrait être le facteur déterminant.

Les études de ce type sont en fait trop peu nombreuses : il est possible que l'attribution à la pollution de certaines modifications soit prématurée, les fluctuations naturelles (= non liées aux activités humaines), à moyen et long terme, des peuplements phytobenthiques étant inconnues dans la plupart des cas. En ce qui concerne le port de Port-Vendres, nous ne disposons pas d'éléments suffisants pour expliquer la dérive du peuplement étudié, de 1974 à 1981, et nous nous bornerons donc à la constater.

Les relevés phytosociologiques, avec les autorités

des espèces citées, et la discussion générale, figure-
ront dans le dernier article de cette série.

REMERCIEMENTS. Nous remercions le professeur
Jacques Soyer, directeur du laboratoire Arago, qui
nous a permis d'y travailler et M^{me} M. Knoepffler-
Péguy pour son aide constante et amicale.

BIBLIOGRAPHIE

- ARDRE F., 1971. Contribution à l'étude des algues marines
du Portugal. II — Ecologie et chorologie. *Bull. Cent.
Etud. Rech. sci., Biarritz*, **8** (3) : 359-574.
- BELSHER T., C.F. BOUDOURESQUE et J. MARCOT, 1975. Le
peuplement algal du port de Port-Vendres : indice de
diversité. *Rapp. P.V. Réun. Commis. internation. Explor.
sci. Mer Médit., Monaco*, **23** (2) : 83-85.
- BOUDOURESQUE C.F., J. MARCOT-COQUEUGNIOT, H. NEDE-
LEC, M. PERRET-BOUDOURESQUE et T. BELSHER, 1980. Le
phytobenthos d'un port méditerranéen, Port-Vendres.
Congr. nation. Soc. sav., Sci., **105** (3) : 261-273.
- CELAN M., A. BAVARU et R. ELEFTERIU, 1969. Sur la
végétation algale à Agigea pendant le mois d'octobre
1968. *Universitatea « Alexandru Ioan Cuza » Iasi* : 59-65.
- FISCHER-PIETTE E., 1959. *Pelvetia canaliculata*, examinée de
proche en proche, de la Manche au Portugal. *Ecologie
des algues marines, Coll. internation. C.N.R.S.*, Dinard
20-28 septembre 1957, **81** : 65-73.
- FISCHER-PIETTE E., 1963. Les progrès de *Fucus spiralis*
comblent-ils la curieuse lacune de l'Algarve ? *Bull.
Inst. océanogr.*, **60** (1264) : 1-15.
- FISCHER-PIETTE E. et R. DUPÉRIER, 1963. Situation des
Fucacées de la côte basque en 1961 et 1962. *Bull. Cent.
Etud. Rech. sci., Biarritz*, **4** (4) : 407-416.
- FISCHER-PIETTE E. et F. GINSBURG-ARDRE, 1963. Le difficile
repeuplement en *Himantalia* de la côte de Santander.
Rev. algol., **4** : 324-329.
- GUNNIL F.C., 1980. Recruitment and standing stocks in
populations of one green alga and five brown algae in
the intertidal zone near La Jolla, California, during
1973-1977. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **3** : 231-243.
- KANGAS P., H. AUTIO, G. HALLFORS, H. LUTHER, A. NIEMI,
H. SALEMAA, 1982. A general model of the decline of
Fucus vesiculosus at Tvärminne, south coast of Finland
in 1977-1981. *Acta Bot. fenn.*, **118** : 1-27.
- MARCOT-COQUEUGNIOT J. et C.F. BOUDOURESQUE, 1979. Le
peuplement algal du port de Port-Vendres : étude de
l'homogénéité qualitative du peuplement superficiel.
Rapp. P.V. Comm. internation. Explor. sci. Mer Médit.,
Monaco, **25-26** (4) : 191-193.
- MARCOT-COQUEUGNIOT J., C.F. BOUDOURESQUE et M.
KNOEPFFLER-PEGUY, 1983. Le phytobenthos de la frange
infralittorale dans le port de Port-Vendres (Pyrénées-
Orientales, France). Première partie. *Vie Milieu*, **33**
(3/4) : 161-169.
- MICHANEK G., 1967. Quantitative sampling of benthic
organisms by diving on the swedish west coast. *Helgol.
wiss. Meeres.*, **15** : 455-459.
- MOUNTFORD M.D., 1962. An index of similarity and its
application to classificatory problems. *Progress in soil
zoology*, Murphy P.W. edit., London : 43-50.
- MUNDA I., 1967. Changes in the algal vegetation of a part
of the deltaic area in the Southern Netherlands (Veerse
Meer) after its closure. *Botanica marina*, **10** (1-2) :
141-157.
- PAYRI C.E. et O. NAIM, 1982. Variations entre 1971 et 1980
de la biomasse et de la composition des populations de
macroalgues sur le récif corallien de Tiahura (Ile de
Moorea, Polynésie française). *Cryptogamie : Algologie*,
3 (3) : 229-240.
- WALKER F.T. et W.D. RICHARDSON, 1955. An ecological
investigation of *Laminaria cloustoni* Edm. (*L. hyperbo-
rea* Fosl.) around Scotland. *J. Ecol.*, **43** (1) : 26-38.
- WALKER F.T. et W.D. RICHARDSON, 1956. The Laminaria-
ceae off North Shapinsay, Orkney islands; changes
from 1947 to 1955. *Sears Foundation : J. Mar. Res.*, **15**
(2) : 123-133.
- WALKER F.T. et W.D. RICHARDSON, 1957a. Perennial
changes of *Laminaria cloustoni* Edm. on the coasts of
Scotland. *J. Cons. internation. Explor. Mer*, **22** (3) :
298-308.
- WALKER F.T. et W.D. RICHARDSON, 1957b. Survey of the
Laminariaceae off the island of Arran : changes from
1952 to 1955. *J. Ecol.*, **45** : 225-232.

Reçu le 20 mars 1984; received March 20, 1984;
accepté le 22 juin 1984; accepted for printing :
June 22, 1984.

FLORE MARINE
DE LA RÉGION DE CABO FRIO (BRÉSIL)
4. Sur une espèce nouvelle du genre *Peyssonnelia*
(Cryptonemiales : Rhodophyta)

*Marine Flora of Cabo Frio (Brazil).
On a new species of Peyssonnelia
(Cryptonemiales : Rhodophyta)*

Yocie YONESHIGUE

Instituto Nacional de Estudos do Mar,
28910 Arraial do Cabo (RJ) Brésil

PEYSSONNELIA
RHODOPHYTA
BRÉSIL

RÉSUMÉ. — Une nouvelle espèce de *Peyssonnelia*, *P. boudouresquei*, est décrite. Ses relations avec les espèces voisines, en particulier *P. armorica*, et avec le genre *Cruoriella* sont discutées.

PEYSSONNELIA
RHODOPHYTA
BRAZIL

ABSTRACT. — A new species of *Peyssonnelia*, *P. boudouresquei*, is described. Relationships with related species, especially *P. armorica*, and with the genus *Cruoriella* are discussed.

INTRODUCTION

Dans le cadre d'études entreprises sur la végétation algale marine de la région de Cabo Frio (Etat de Rio de Janeiro), nous avons eu l'occasion de récolter des spécimens de *Peyssonnelia* qui nous paraissent appartenir à une espèce nouvelle.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Toutes les stations de récolte sont situées sur la commune d'Arraial do Cabo, Etat de Rio de Janeiro, Brésil. Spécimen YY.4053F : Ponta Leste, janvier 1984, 0,4 m de profondeur, biotope photophile, sur *Balanus tintinabulum* (Linnaeus, 1758); YY.4054F : Ponta da Cabeça, janvier 1983, Infralittoral supérieur en mode battu, sur *Fissurella* sp.; YY.4056L : janvier 1984, 0,4 m de profondeur, biotope photophile, sur *Thais haemastoma* (Conrad); YY.4057F et

YY.4058F : Ponta da Cabeça, février 1983, Infralittoral supérieur, sur des rochers de mode battu.

La méthodologie et les conventions de mesures utilisées sont celles de Boudouresque et Denizot (1973, 1975);

DESCRIPTION DU MATÉRIEL RÉCOLTÉ

Toutes les mesures sont reportées dans le Tableau I.

Aspect général : thalle encroûtant, de couleur rouge foncé, de consistance muqueuse, adhérant fortement au substrat et atteignant 7 à 10 mm de diamètre.

Calcification : le thalle lui-même n'est pas calcifié, mais possède une couche hypobasale de calcaire. Compte tenu du port de l'Algue, nous n'avons pas pu mesurer son épaisseur avec précision, mais celle-ci semble très faible.

Tabl. I. — *Peyssonnelia boudouresquei* sp. nov. : paramètres quantitatifs des individus récoltés à Punta Leste (YY-4056L, Janvier 1984). Valeurs extrêmes : entre parenthèses, les extrêmes absolus; au centre, les 10 % de valeurs les plus faibles, et les 10 % de valeurs les plus fortes ont été éliminés. Le calcul de la moyenne a porté cependant sur l'ensemble des mesures et est suivi de son intervalle de confiance à 95 %.

Peyssonnelia boudouresquei sp. nov. : *Measurements of anatomical characteristics of individuals collected at Punta Leste (YY-4056L, January, 1984). Figures in parentheses represent extreme measurements; the narrower range, considered more representative, exclude lowest (10 %) and highest (10 %) values. Means and confidence limits (p = 0.05) are calculated from the whole values.*

	Valeurs extrêmes	Moyenne
Hauteur de la croûte stérile (µm)	(80) 90-135 (150)	120 ± 8
Hauteur de la croûte fertile (µm)	(135) 150-195 (210)	174 ± 10
Longueur des rhizoïdes (µm)	(3) 6-18 (21)	12 ± 2
Largeur des rhizoïdes (µm)	(6) 6-12 (12)	8 ± 1
Hauteur cellule hypothallienne (µm)	(12) 12-18 (21)	16 ± 1
Longueur cellule hypothallienne (µm) (vue de dessous)	(9) 15-24 (27)	20 ± 2
Largeur cellule hypothallienne (µm) (vue de dessous)	(6) 8-10 (12)	9 ± 1
Nombre de cellules par file périthallienne (y compris coxale)	(5) 8-15 (16)	12 ± 1
Longueur des tétrasporocystes (µm)	(30) 45-60 (60)	51 ± 3
Largeur des tétrasporocystes (µm)	(15) 16-27 (27)	21 ± 2
Longueur des gonimoblastes (µm)	(15) 18-30 (30)	24 ± 2
Largeur des gonimoblastes (µm)	(12) 15-21 (24)	18 ± 1

Hypothalle : vu par dessous (face centrale), l'hypothalle n'est pas polyflabellé (Fig. 1); il est formé par des files de cellules rectilignes, plus ou moins parallèles entre elles et perpendiculaires à la marge du thalle. Vues en coupe radiale, les cellules hypothalliennes sont rectangulaires et liées entre elles par des synapses (Fig. 2, 3 et 4).

Rhizoïdes : ils sont unicellulaires, minces et courts. Ils s'insèrent à la base des cellules hypothalliennes, en position distale par rapport à la marge du thalle (Fig. 1 et 4).

Périthalle : formé par des cellules coxales et des files de cellules périthalliennes non soudées entre elles. En vue radiale, chaque cellule hypothallienne donne naissance vers le haut à une coxale périthallienne. Les coxales périthalliennes donnent naissance à des files périthalliennes qui sont simples ou ramifiées de façon dichotomique (pseudo-dichotomique), généralement à leur base mais aussi à tout autre niveau. Les files périthalliennes sont verticales ou légèrement inclinées vers la marge. Sur les croûtes âgées, le nombre de cellules par file périthallienne dépasse toujours 8 et peut atteindre 16 (Tabl. I, Fig. 2 à 5).

Reproduction : presque tous les échantillons étudiés étaient fertiles; les trois types d'organes reproducteurs (tétrasporocystes, spermatocystes et gonimoblastes) ont été trouvés sur les mêmes thalles, mais il n'est pas exclu qu'il s'agisse en réalité de petits thalles voisins et confluent.

La position des sporocystes par rapport aux paraphyses, et leur façon de se diviser, sont des caractères importants pour la taxonomie des *Peyssonnelia*. Dans nos échantillons, les sporocystes sont localisés au niveau de petites élévations du thalle, les némathécies. Ils sont à division cruciée (tétrasporocystes), terminaux sur l'une des ramifications des files périthalliennes; la branche qui porte le tétrasporocyste ne comporte que 1 à 3 cellules (exceptionnellement, elle peut être entièrement remplacée) et consitue une sorte de pédicelle, les autres branches sont normalement développées (Fig. 6 à 11). Le tétrasporocyste et son pédicelle paraissent en fait latéraux (pseudolatéraux) par rapport à la paraphyse; le pédicelle s'insère sur la coxale pleuridienne ou, plus souvent, sur la première cellule au-dessus de la coxale. Les tétrasporocystes ont été observés en janvier et en avril.

Les gonimoblastes sont situés dans des némathécies plus hautes que les némathécies à tétrasporocystes; ils sont de couleur rouge foncé, simples ou ramifiés une fois et comportent 2 à 5 carpospores (Fig. 21, 22 et 23). Les gonophores auxiliaires sont composés de 4 cellules (Fig. 20). Le filament de jonction atteint la deuxième cellule (en partant de la base) des gonophores auxiliaires (Fig. 20). Les gonimoblastes ont été observés en janvier et avril. Nous n'avons pas réussi à observer de gonophore carpogonial.

Les spermatocystophores sont incolores, globuleux (1 à 2 fois plus hauts que larges) et disposés à l'extrémité des files périthalliennes (Fig. 12 à 19); ils sont rares et isolés, ou en petits groupes, dans les némathécies à gonimoblastes ou à leur voisinage immédiat. Les spermatocystophores n'ont été observés qu'en janvier.

DISCUSSION

Par l'architecture de son thalle de type « *Peyssonnelia* », et par ses files périthalliennes libres, cette Algue appartient au genre *Cruoriella* tel qu'il est défini par Denizot (1968). En fait, les différences entre *Cruoriella* et *Peyssonnelia* (files périthalliennes libres chez le premier et soudées chez le second) ne justifient pas une coupure générique, comme le faisait d'ailleurs remarquer Denizot (1968). Nous placerons donc l'Algue étudiée dans le genre *Peyssonnelia*.

Denizot (1968) distingue 5 espèces de *Peyssonnelia* à files périthalliennes libres (*sub. nom. Cruoriella*): *Peyssonnelia armorica* (Crouan et Crouan) Weber van Bosse in Børgesen; *Peyssonnelia japonica* (Segawa) comb. nov. (Segawa, 1941, p. 259-260; Fig. 7, *sub. nom. Cruoriopsis japonica*); = *Cruoriella japonica* (Segawa) Denizot; *Peyssonnelia mexicana* Dawson, = *Cruoriella mexicana* (Dawson) Denizot; *Peyssonnelia*

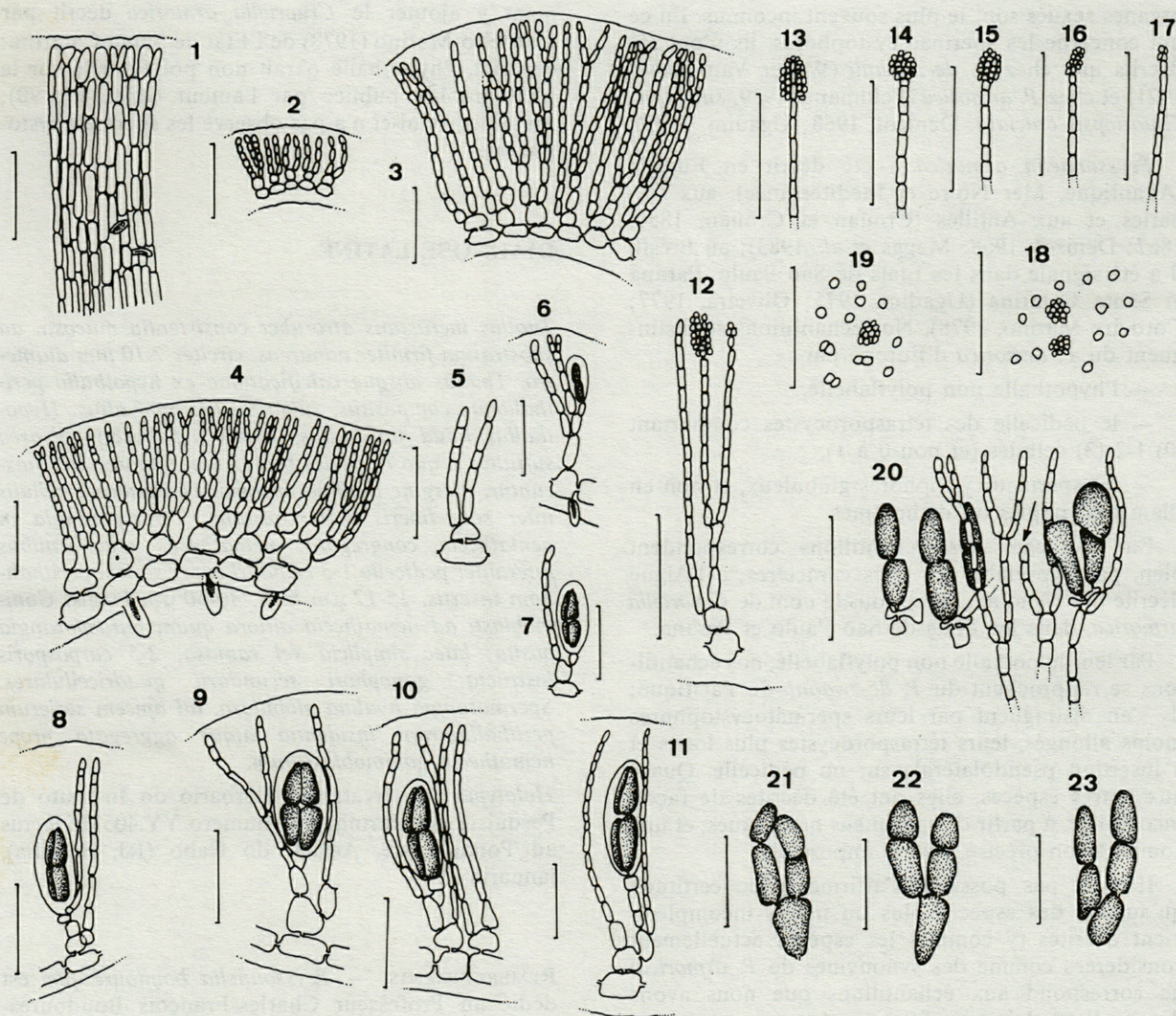


Fig. 1. — *Peyssonnelia boudouresquei* sp. nov. (les figures 2 et 4 ont été réalisées à partir de matériel décalcifié). 1 : hypothalle vu de dessous, à plat; deux rhizoïdes sont visibles (YY.4054F); 2 : coupe radiale d'un thalle jeune (YY.4053F); 3 et 4 : coupes radiales d'un thalle adulte (YY.4056L); 5 : détail d'un segment (YY.4054F); 6 : tétrasporocyste jeune (YY.4053F); 7 : tétrasporocyste mûr (YY.4053F); 8, 9, 10, 11 : tétrasporocystes mûrs (YY.4056L); 12, 13, 14, 15, 16, 17 : spermatocystophores vus sur des coupes radiales (13 : coupe optique longitudinale; 16 et 17 jeunes spermatocystophores); 18 : spermatocystophores vus par dessus (YY.4053F); 19 : spermatocystophores vu par dessus (YY.4056L); 20 : gonophore auxiliaire (flèche), filament de jonction et gonimoblastes (YY.4056L); 21, 22, 23 : gonimoblastes (YY.4054F).

Peyssonnelia boudouresquei sp. nov. (Fig. 2 and 4 from decalcified material). 1 : underneath view of hypothallus, with rhizoids (YY.4054F); 2 : radial section of a young thallus (YY.4053F); 3 and 4 : radial sections of well-developed thalli (YY.4056L); 5 : detail of a segment (YY.4054F); 6 : young tetrasporocyst (YY.4053F); 7 : mature tetrasporocysts (YY.4053F); 8, 9, 10, 11 : mature tetrasporocysts (YY.4056L); 12; 13; 14; 15; 16; 17 : radial sections with spermatocystophora (13 : optical section; 16 and 17 : young spermatocystophora); 18 : spermatocystophora seen from above (YY.4053F); 19 : spermatocystophora seen from above (YY.4056L); 20 : auxiliary gonophorum (arrow) connecting filaments and gonimoblasts (YY.4056L); 21, 22, 23 : gonimoblasts (YY.4054F).

sonnelia maris-rubris (Rayss et Dor) comb. nov. (Rayss et Dor, 1963, p. 31-36, Fig. 7-8, sub. nom. *Cruoriopsis maris-rubris*), = *Cruoriella maris-rubris* (Rayss et Dor) Denizot; *Peyssonnelia de-zwaanii* (Weber van Bosse) comb. nov. (Weber Van Bosse, 1921, p. 267, Pl. 8, Fig. 1, sub. nom. *Cruoriopsis de-zwaanii*), = *Cruoriella de-zwaanii* (Weber van Bosse) Denizot.

Mentionnons également un *Peyssonnelia* sp. (*Peyssonnelia* sp. 3) décrit par Marcot *et al.* (1976) en Turquie, à hypothalle polyflabellé et à files périthalliennes non soudées et fréquemment terminées par de longs poils hyalins.

La plupart de ces espèces n'ont pas été décrites selon les critères modernes d'étude de *Peyssonnelia* (Boudouresque et Denizot, 1975); de plus, leurs

organes sexuels sont le plus souvent inconnus. En ce qui concerne les spermatocystophores, ils n'ont été décrits que chez *P. de-zwaanii* (Weber Van Bosse, 1921) et chez *P. armorica* (Feldmann, 1939, *sub. nom. Cruoriopsis cruciata*; Denizot, 1968; Ugadim, 1975).

Peyssonnelia armorica a été décrit en Europe (Atlantique, Mer Noire et Méditerranée), aux Canaries et aux Antilles (Crouan et Crouan, 1859, 1867; Denizot, 1968; Maggs *et al.*, 1983); au Brésil, il a été signalé dans les Etats de Sao Paulo, Parana et Santa Catarina (Ugadim, 1975; Oliveira, 1977; Cordeiro-Marino, 1978). Nos échantillons se distinguent du *P. armorica* d'Europe par :

- l'hypothalle non polyflabellé,
- le pédicelle des tétrasporocystes comportant (0) 1-2 (3) cellules (et non 0 à 1),
- les spermatocystophores globuleux, et non en filaments simples ou dichotomes.

En revanche, nos échantillons correspondent bien, par l'ensemble de leurs caractères, à l'Algue décrite par Ugadim (1975), sous le nom de *Cruoriella armorica*, dans les Etats de Sao Paulo et Parana.

Par leur hypothalle non polyflabellé, nos échantillons se rapprochent du *P. de-zwaanii* du Pacifique; ils s'en distinguent par leurs spermatocystophores moins allongés, leurs tétrasporocystes plus longs et à insertion pseudolatérale sur un pédicelle. Quant aux autres espèces, elles ont été décrites de façon incomplète, à partir de spécimens non sexués, et une comparaison précise s'avère impossible.

Il n'est pas possible d'affirmer avec certitude qu'aucune des espèces plus ou moins incomplètement décrites (y compris les espèces actuellement considérées comme des synonymes de *P. armorica*) ne correspond aux échantillons que nous avons décrits. Il est clair, toutefois, que dans un genre aussi complexe que le genre *Peyssonnelia*, où les appareils végétatifs sont souvent monotones, on ne peut guère compléter les descriptions *princeps* lorsque les types sont incomplets et mal conservés et *a fortiori*, on ne saurait les compléter qu'avec prudence à partir de nouveaux échantillons dont l'identité avec un type incomplet serait tout à fait hypothétique. Nous remarquerons à ce propos que la description de *P. armorica* d'Europe s'appuie sur l'addition d'observations partielles réalisées par divers auteurs sur des populations d'origine diverse, et qu'il ne peut être exclu que cette description recouvre plus d'une espèce. Dans ces conditions, il nous paraît préférable de considérer nos échantillons, décrits selon un protocole précis et à partir d'un matériel complet (tétrasporocystes, gonimoblastes et spermatocystes), comme une espèce nouvelle : *P. boudouresquei* sp. nov.

Nous considérons que l'Algue décrite des Etats de Sao Paulo et Parana par Ugadim (1975), sous le nom de *Cruoriella armorica*, appartient au *P. boudouresquei* sp. nov.; il est possible que l'on puisse égale-

ment y ajouter le *Cruoriella armorica* décrit par Cordeiro-Marino (1978) de l'Etat de Santa Catarina; en effet, l'hypothalle paraît non polyflabellé sur la photographie publiée par l'auteur (*ibid.*, Fig. 90); toutefois, celui-ci n'a pas observé les spermatocystophores.

DIAGNOSE LATINE

Thallus incrustans atroruber consistentia mucosa, ad substratum firmiter adhrens, circiter 7-10 mm diametro. Thallus absque calcificatione ex hypothallo perithalloque compositus, vulgo 90-135 mm altus. Hypothallus haud flabellatus, strato hypobasali calcareo suffultus e quo rhizoides breves unicellularesque enascuntur, margine thallino oppositi. Perithallus e cellulis inter sese liberis 8-16 constans. Tetrasporangia in nemathecia congregata; nematheciiis cruciformibus lateraliter pedicello 1-3 cellulari super seriem perithalinam insertis, 15-17 μ m latis, 40-60 μ m longis. Gonimoblasti ad nemathecia altiora quam tetrasporangia posita; haec simplicia vel ramosa, 2-5 carposporis instructa; gonophori secundarii quadricellulares. Spermatangia hyalina globulosa, ad apicem serierum perithallarum insidentia atque aggregata prope nemathecia gonimoblastorum.

Holotypus : asservatus in Herbario do Instituto de Pesquisas da Marinha sub numero YY.4053F, lectus ad Ponta Leste, Arraial do Cabo (RJ, Brasilia), januario 1984.

REMERCIEMENTS. — *Peyssonnelia boudouresquei* est dédié au Professeur Charles-François Boudouresque, Directeur du Laboratoire d'Ecologie du Benthos et de Biologie végétale marine, Université de Luminy (Aix-Marseille II), France. J'exprime ici ma gratitude à M. Boudouresque pour ses conseils et encouragements tout au long de ce travail et au Dr. Carlos T. Rizzini, Jardin Botanique à Rio de Janeiro, pour la traduction de la diagnose en latin. Je tiens également à remercier le Directeur de l'Institut de Recherches de la Marine, Amiral Victor Aberico De Boisson Morais, pour avoir facilité le séjour du Prof. Boudouresque dans notre Laboratoire. Enfin, ma reconnaissance va à Carlos Augusto Dos Santos pour son aide précieuse sur le terrain.

Cette étude a été partiellement financée par le Conseil National de Recherches du Brésil (CNPq, contrat n° 302326/76).

RÉFÉRENCES

- BOUDOURESQUE C.F. et M. DENIZOT, 1973. Note préliminaire sur les *Peyssonnelia* de Méditerranée et sur la valeur des critères spécifiques utilisés. *Bull. Soc. phycol. Fr.*, **18** : 1-7.
- BOUDOURESQUE C.F. et M. DENIZOT, 1975. Révision du genre *Peyssonnelia* (Rhodophyta) en Méditerranée. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, **35** : 7-92.
- CORDEIRO-MARINO M., 1978. Rodofíceas bentônicas marinhas do Estado de Santa Catarina. *Rickia*, **7** : 1-243.
- CROUAN H.L. et P.M. CROUAN, 1859. Notice sur quelques espèces et genres nouveaux d'algues marines de la rade de Brest. *Ann. Sci. nat., Bot.*, sér. 4, **12** : 288-292, pl. h.t. 22.
- CROUAN H.L. et P.M. CROUAN, 1867. Florule du Finistère. F. Klincksieck édit., Paris, : i-x, 1-262, 32 pl. h.t.
- DENIZOT M., 1968. Les algues Floridées encroûtantes (à l'exclusion des Corallinacées). Impr. pers. auteur, Paris : 1-310.
- FELDMANN J., 1939. Les algues marines de la côte des Albères. 4. Rhodophycées (Bangiales, Némalionales, Cryptonémiales). *Rev. algol.*, **11** (3-4) : 247-330.
- MAGGS C.A., M.T. FREEMHAINN et M.D. GUIRY, 1983. A study of marine algae of subtidal cliffs in Lough Hyne (Ire), Co. Cork. *Proc. roy. irish Acad.*, **83** (20B) : 251-266.
- MARCOT J., C.F. BOUDOURESQUE et S. CIRIK, 1976. Sur les Peyssonneliacées des côtes occidentales de Turquie. *Bitki*, **3** (3) : 223-260.
- OLIVEIRA-FILHO E.C. De, 1977. *Algas marinhas bentônicas do Brasil*. Tese livre-Docência, Univ. Sao Paulo, Bras., 1-407.
- RAYSS T. et I. DOR, 1963. Nouvelle contribution à la connaissance des algues marines de la Mer Rouge. *Sea Fish. Res. Stat., Bull.*, **43** : 11-42.
- SEGAWA S., 1941. New or noteworthy algae from Izu. *Sci. Pap. Inst. algol. Res., Fac. Sci. Hokkaido Univ., Jap.*, **2** (2) : 251-271, pl. h.t. 55-58.
- UGADIM Y., 1975. Algas marinhas bentônicas do litoral sul do Estado de Sao Paulo e do litoral do Estado do Parana. III-Divisao Rhodophyta (2) Cryptonemiales, Gigartinales e Rhodymeniales. *Bol. Bot., Univ. Sao Paulo*, **3** : 115-163.
- WEBER VAN BOSSE A., 1921. Liste des algues du Siboga. II-Rhodophyceae. *Siboga Exped.*, **59** (B) : 185-313.

Reçu le 4-6-1984; accepté le 10-10-1984;
received June 4, 1984; accepted October 10, 1984.

LIONORUS CARAPINUS
(GOODE ET BEAN, 1883) (PISCES, MACROURIDAE)
ET *SYNAPTURA LUSITANICA* CAPELLO, 1868
(PISCES, SOLEIDAE) EN MÉDITERRANÉE

Lionurus carapinus (Goode and Bean, 1883)
(Pisces, Macrouridae) and *Synaptura lusitanica* Capello,
1868 (Pisces, Soleidae) in the Mediterranean Sea

J. MATALLANAS

Departamento de Zoología, Universida
Autónoma de Barcelona, Bellaterra,
Barcelona, Espagne

POISSONS
LIONORUS CARAPINUS
SYNAPTURA LUSITANICA
MÉDITERRANÉE

RÉSUMÉ. — *Lionurus carapinus* est connue dans l'Atlantique nord, de l'Equateur à 50°N. La capture d'un exemplaire de cette espèce à Blanes (NE de l'Espagne), étend son aire de distribution à la Méditerranée. Les caractères morphométriques et méristiques du spécimen Méditerranéen, comparés à ceux de Marshall et Iwamoto, sont indiqués. *Synaptura lusitanica* est retrouvé en Méditerranée : Tarragone et Malgrat (Mer Catalane).

FISHES
LIONORUS CARAPINUS
SYNAPTURA LUSITANICA
MEDITERRANEAN

ABSTRACT. — *Lionurus carapinus* had been mentioned solely in the North Atlantic, from the equator to 50°N. The capture of one specimen of this species in Blanes (NE Spain) allows its distribution area to be extended to the Mediterranean. The morphometric and meristic characters of the specimen mentioned, in comparison with the proportions and counts indicated by Marshall and Iwamoto, is given. *Synaptura lusitanica* is rediscovered in Mediterranean, in Tarragona and Malgrat (Catalan Sea).

Lionurus carapinus est, d'après Marshall (1973) et Marshall & Iwamoto (1973), une espèce benthopélagique qui vit dans l'Atlantique Nord entre 50°N et l'Equateur. La plupart des spécimens de cette espèce ont été capturés entre 1400 et 2800 m, mais ils peuvent atteindre au moins 5610 m de profondeur. Fraser-Brunner (1935) la signale sur le talus SW d'Irlande entre 210 et 290 brasses. L'examen de photographies sous-marines, réalisées à 2600 m en Nouvelle-Ecosse, révèle que 3/4 des Poissons appartiennent aux genres *Lionurus* et *Chalinura* (Marshall, 1965). Cohen (1976) indique que *L. carapinus* est une des espèces les plus abondantes aux abords du « rech » Hudson (USA) entre 1700 et 2800 m. Nous partageons l'opinion de Geistdoerfer (1975) selon laquelle la répartition géographique de *L. carapinus*

demeure en grande partie inconnue étant donnée la profondeur à laquelle il vit.

Geistdoerfer (1978) donne la liste des contenus stomacaux de 5 spécimens récoltés entre 1770 et 3520 m, au cours de la campagne Noratlante du N.O. « Jean Charcot » (Geistdoerfer *et al.*, 1970). Ce Poisson se nourrit de Polychètes, Copépodes, Amphipodes, Isopodes et Mysidacés. Selon Haedrich et Polloni (1977), *L. carapinus* se nourrit surtout d'invertébrés benthiques, il sélectionne l'Ophiuridé *Ophiura ljunmani* et le régime alimentaire ne varie pas sensiblement avec la taille des individus.

Le spécimen méditerranéen a été capturé le 29/IV/83 par le chalutier « Peret » à Blanes (NE de l'Espagne) entre 630 et 680 m de profondeur. Ses caractéristiques, exceptée la distance interorbitaire,

Tabl. I. — *Lionorus carapinus*; données méristiques (A) et morphométriques, en % de la longueur de la tête (B) de l'exemplaire étudié. C, données morphométriques, en %, de Marshall et Iwamoto.

Lionorus carapinus; measurements and counts (A) and morphometric characters, as % of head length, of the specimen examined; C, morphometrics, as percentages, from Marshall and Iwamoto.

	A	B	C
Longueur totale	185		
Longueur céphalique	34		26,5 - 62,0
Distance préorbitaire	11	32,3	32 - 35
Distance à la première dorsale	40	117,6	117 - 128
Distance à la deuxième dorsale	60	176,6	189 - 219
Longueur préanale	53	155,8	161 - 175
Diamètre orbitaire	8	23,5	19,4 - 22,5
Distance interorbitaire	9,5	27,9	30,7 - 39,4
Longueur du prémaxillaire	10	29,4	27,3 - 32,7
Longueur de la mandibule	13	38,2	37 - 46,9
Longueur du barbillon	5	14,7	8 - 15
Hauteur du corps à l'origine de la première dorsale	23,5	69,1	74,6 - 87,0
Longueur du deuxième rayon de la première dorsale	31	91,1	
Rayons :			
Première dorsale	11		10 - 11
Pectorale (gauche/droite)	19/19		17 - 20
Ventrale (gauche/droite)	9/7		9 - 11
Branchiospines internes du 1er arc branchial	9		8 - 11

plus réduite pour l'exemplaire catalan, sont conformes à celles indiquées par Goode & Bean (1896) dans la description originale de l'espèce. Les principaux caractères méristiques et morphométriques de l'exemplaire étudié sont similaires, même au niveau de la distance interorbitaire, aux données de Marshall & Iwamoto (*op. cit.*). Il faut remarquer cependant que la distance à la deuxième dorsale, la distance préanale et la hauteur maximum, sont proportionnellement plus grandes dans les spécimens observés par Marshall & Iwamoto.

La coloration du spécimen de Méditerranée est grise, plus foncée dans les nageoires. La région céphalique, exception faite du museau, et la région abdominale, sont bleuâtres; les membranes branchiostègues sont noires.

Jusqu'à présent, *L. carapinus* n'avait pas été signalé en Méditerranée. La faible profondeur de capture de notre spécimen est probablement due à sa petite taille. En effet, les Macrouridae gagnent des profondeurs plus importantes à mesure qu'ils se développent (Marshall, 1965). Haedrich & Polloni (*op. cit.*) indiquent que les grands spécimens, dont la plupart sont des femelles, vivent à des profondeurs plus grandes.

Synaptura lusitanica se trouve, d'après Torchio (1973), dans l'Atlantique Oriental du Portugal au Congo et en Méditerranée (où il fut signalé, pour la première et unique fois à Vinaroz par Lozano Rey, 1960). Dans les collections du « Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid », il ne figure aucun spécimen de cette espèce. La capture de deux exemplaires, de 226 et 228 mm de longueur totale respectivement, à Tarragone (6/V/78) et à Malgrat, près de Barcelone, (19/VIII/83) au trémail entre 5-10 m, confirme sa présence dans la Méditerranée.

BIBLIOGRAPHIE

- COHEN D.M., 1976. Observations from a submersible on abyssal fish populations in the vicinity of Hudson Canyon. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **40** (3-4) : 547;
- FRASER-BRUNNER A., 1935. New or rare fishes from the Irish Atlantic slope. *Proc. R. Ir. Acad.*, **42** (B-9) : 319-326; fig. 1-5.
- GEISTDOERFER P., 1978. Ecologie alimentaire des Macrouridae. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **42** (3) : 177-260.
- GEISTDOERFER P., J.C. HUREAU et M. RANNOU, 1970. Liste préliminaire des espèces de poissons de profondeur récoltées au cours de la campagne Noratlante du N.O. « Jean Charct » en Atlantique Nord (août-octobre, 1969). *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, 2^e sér., **42** (6) : 1177-1185.
- GOODE G.B. et T.H. BEAN, 1896. Oceanic Ichthyology. *Smithson. Contrib. Knowl.*, 30 and Spec. Bull. U.S. natn. Mus., 1895 (1896) and *Mem. Mus. comp. Zool. Harv.*, 1 (Test) : 35 : 1-553; 2 (Atlas) : 23 : 1-26, 123 pl., 417 fig.
- HAEDRICH R.L. et P.T. POLLONI, 1977. A contribution to the life history of a small rattailfish, *Coryphaenoides carapinus*. *Bull. South Cal. Acad. Sci.*, **75** (2) : 202-211.
- LOZANO REY L., 1960. Peces Fisoclistos. Tercera Parte. Subseries Torácicos (Ordenes Equeneiformes y Gobiiformes), Pediculados y Asimétricos. *Mems. R. Acad. Cienc. exact. fis. nat.*, Madrid, ser. Cienc. Nat., **14** : 613 pp.
- MARSHALL N.B., 1965. Systematic and biological studies on the Macrourid fishes (Anacanthini, Teleostei). *Deep Sea Res.*, **12** : 299-322.
- MARSHALL N.B., 1973. Family Macrouridae. In Check-list of the fishes of the north-eastern Atlantic and of the Mediterranean (Hureau, J.C. & Monod, Th., eds.) : 287-299. Unesco, Paris.
- MARSHALL N.B. et I. IWAMOTO, 1973. Family Macrouridae. In Fishes of the Western North Atlantic. *Mem. Sears Found. Mar. Res.*, New Haven, **1** (6) : 496-665, 53 fig.
- TORCHIO M., 1973. Soleidae. In Check-list of the fishes of the north-eastern Atlantic and of the Mediterranean, (Hureau J.C. & Monod, eds) : 62-624, Unesco, Paris.

Reçu le 17 juin 1983; received June 17, 1983;
accepté le 8 juin 1984; accepted for printing June 8, 1984.

RYTHMES ET RATIONS ALIMENTAIRES DES JUVÉNILES DE DEUX ESPÈCES DE PLEURONECTIFORMES DE MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE

*Feeding periodicity and rations of the juveniles
of two species of Western Mediterranean Pleuronectiforms*

L. TITO DE MORAIS

Université P. et M. Curie,
UA 117 CNRS, Laboratoire Arago,
66650 Banyuls-sur-Mer (France)

PLEURONECTIFORMES
RYTHMES ALIMENTAIRES
RATIONS ALIMENTAIRES

RÉSUMÉ. — Les rythmes alimentaires de deux espèces de Pleuronectiformes (*Buglossidium luteum* et *Arnoglossus thori*) de la baie de Banyuls-sur-Mer (Méditerranée Occidentale) sont étudiés. Les résultats ont permis de calculer les rations alimentaires quotidiennes selon la méthode de Bajkov (1935) et de les comparer aux valeurs obtenues en utilisant les équations du métabolisme. Les deux méthodes donnent des résultats proches pour *B. luteum*. Ils varient de 1 à 2 pour *A. thori*, ce qui conduit à s'interroger sur l'adéquation de ces méthodes pour cette dernière espèce. En hiver, *B. luteum* ralentit fortement son métabolisme et ses rations alimentaires sont alors très réduites. Le métabolisme et les rations alimentaires d'*A. thori* restent en revanche élevés en période hivernale.

PLEURONECTIFORMS
FREQUENCY OF FEEDING
ALIMENTARY RATIOS

ABSTRACT. — The author studied diurnal changes in stomach contents and estimated the frequency of feeding from known digestion rates of *Buglossidium luteum* and *Arnoglossus thori* in the Banyuls-sur-Mer-Bay (Western Mediterranean). The daily alimentary rations were calculated according to Bajkov's method (1935). These values were compared with the predictions obtained using metabolic equations previously established. The results were similar for *B. luteum*, but for *A. thori* the values from Bajkov's method were half those obtained using the metabolic equations. Metabolism and rations in winter were low for *B. luteum*. In contrast, *A. thori* still had high metabolism and rations in winter.

INTRODUCTION

La baie de Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales, France), et particulièrement la zone des sables fins bien calibrés, a fait l'objet de nombreux travaux. Les recherches les plus récentes visent à définir et à quantifier les réseaux trophiques de ce biotope homogène, notamment au niveau des prédateurs potentiels comme les juvéniles de Poissons benthiques. Dans cette zone, les espèces susceptibles d'être

capturées au chalut et présentes en quantités significatives, sont le Gobie (*D. quadrimaculatus*) (Villiers, 1979) et les Pleuronectiformes (*Buglossidium luteum*, *Arnoglossus thori* et *A. laterna*) (Morais, 1983). La plupart des recherches sur ce dernier groupe portent sur des espèces d'intérêt commercial dans des zones à marnage important (Edwards et Steele, 1968 et Edwards *et al.*, 1970 : Plies et Limandes; Lockwood, 1980 et 1984 : Plies; Frame, 1972 : *Pseudopleuronectes americanus*; Kuipers, 1977 : Plies; ...). En revanche, les espèces citées ici, de peu d'importance

commerciale vu leur faible taille maximum, ont été relativement peu étudiées. Quelques rares travaux concernent exclusivement l'une ou l'autre de ces espèces (Piccinetti, 1971 : *B. luteum*; Deniel, 1975 ; *A. thori*; Nottage et Perkins, 1978 : *B. luteum*).

La prédation de la méiofaune par ces juvéniles (Morais et Bodiou, 1984), la croissance et le métabolisme (Morais, sous presse) et enfin les vitesses de transit stomacal (Morais, en prép.) ont déjà été étudiés. Dans cet article nous étudions les rythmes alimentaires, ce qui permet de calculer les rations alimentaires quotidiennes par la méthode de Bajkov (1935). Ces rations sont alors comparées à celles calculées à partir des équations métaboliques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le sédiment de la zone des prélèvement (3°08'E, 42°29'N, par 20 m de profondeur) est formé de sables fins bien calibrés (médiane des grains : 120 µm). Cette zone appartient à la communauté de la macrofaune à « *Spisula subtruncata* » (Guille, 1970) qui correspond à la communauté de la méiofaune à « *Halectinosoma herdmanni* et *Harpacticus flexus* » (Soyer, 1971; Guille et Soyer, 1974).

Les juvéniles de Poissons ont été capturés au cours de cycles nyctéméraux de 24 heures à l'aide d'un microchalut à perche d'un mètre d'ouverture (Labat, 1977), en février et en juin 1982. Immédiatement après leur capture, les Poissons ont été fixés au formol 10 % pour stopper les processus digestifs. Après dissection sous loupe binoculaire, les carcasses et les contenus stomacaux des Poissons ont été séchés pendant 24 h à 60° et pesés au 1/100^e pour les premières et au 1/1000^e de mg pour les seconds en utilisant une microbalance électronique Cahn. Pour chaque prélèvement nous avons calculé le coefficient de vacuité (C.V.) défini comme le pourcentage des estomacs vides par rapport au nombre d'estomacs examinés et le coefficient de réplétion (C.R.) des estomacs contenant de la nourriture. Le C.R. est la moyenne des rapports des poids secs des contenus stomacaux multipliés par 100 sur les poids secs des Poissons.

La continuité ou non du rythme alimentaire a été testée en soumettant les valeurs moyennes des C.R. de chaque cycle à un test F de Snedecor (1956) d'analyse de covariance (voir aussi Jenkins et Green, 1977), sous l'hypothèse nulle d'égalité des moyennes. Les calculs ont été réalisés selon Frontier (1980) et les valeurs de Flim sont données par Arkin et Colton (1950).

Afin d'estimer les rations quotidiennes, nous avons recherché les valeurs les plus élevées des C.R. chez *B. luteum* et chez *A. thori* pendant les cycles de 24 h. Puis ces valeurs ont été utilisées dans la formule de Bajkov (1935) que nous avons modifiée comme suit : $RQ = A \times Da/t$ où RQ + ration quotidienne (mg), A = moyenne des poids secs des contenus stomacaux au moment du maximum des C.R. (mg), Da = durée des phases d'activité nutritionnelle (heures), t = nombre d'heures nécessaires pour que la quantité de nourriture A passe de l'estomac dans l'intestin.

La quantité t est déterminée en utilisant les équations suivantes (Morais, 1983) :

$$\begin{aligned} B. luteum \text{ en février : } \sqrt{A} &= 1,258 - 0,104 T \\ &\text{en juin : } \sqrt{A} = 1,029 - 0,304 T \end{aligned}$$

(Poissons du groupe O)

$$\sqrt{A} = 1,992 - 0,512 T$$

(Poissons du groupe I),

$$\begin{aligned} A. thori \text{ en février : } \sqrt{A} &= 0,979 - 0,130 T \\ &\text{en juin : } \sqrt{A} = 1,000 + 0,146 T, \end{aligned}$$

avec T : durée d'évacuation stomacale en heures.

Les équivalents caloriques (en J/mg de PS avec cendres) des contenus stomacaux ont été déterminés avec un calorimètre Phillipson (Phillipson, 1964) calibré avec de l'acide benzoïque.

RÉSULTATS

Les figures 1 et 2 indiquent les valeurs des C.V. et des C.R. Les résultats sont indiqués aussi pour *Arnoglossus laterna*, espèce voisine d'*A. thori* mais plus rare sur les fonds de 20 m.

Les C.R. de *Buglossidium luteum* sont significativement différents (à 1 %) au cours des 24 h., en juin (F = 23,39 pour 13/153 dl) comme en février (F = 5,30 pour 5/68 dl). Pour *Arnoglossus thori* ils ne sont jamais significativement différents (à 5 % et 1 %) au cours des 24 h. (F = 0,25 pour 23/5 dl en juin; F = 0,71 pour 22/13 dl en février). Ces résultats permettent d'estimer les durées de l'activité nutritionnelle pour *B. luteum*, soit environ 14,5 h. en février et 17,5 h. en juin (la durée Da est comptée du premier au dernier pic de CR, voir figure 2). En revanche chez *A. thori*, on ne peut pas mettre en évidence des arrêts de l'activité nutritionnelle. Nous admettons donc une activité continue pour cette espèce.

Les rations quotidiennes de *Buglossidium luteum* et d'*Arnoglossus thori* calculées suivant la méthode de Bajkov (1935) sont indiquées dans le tableau I.

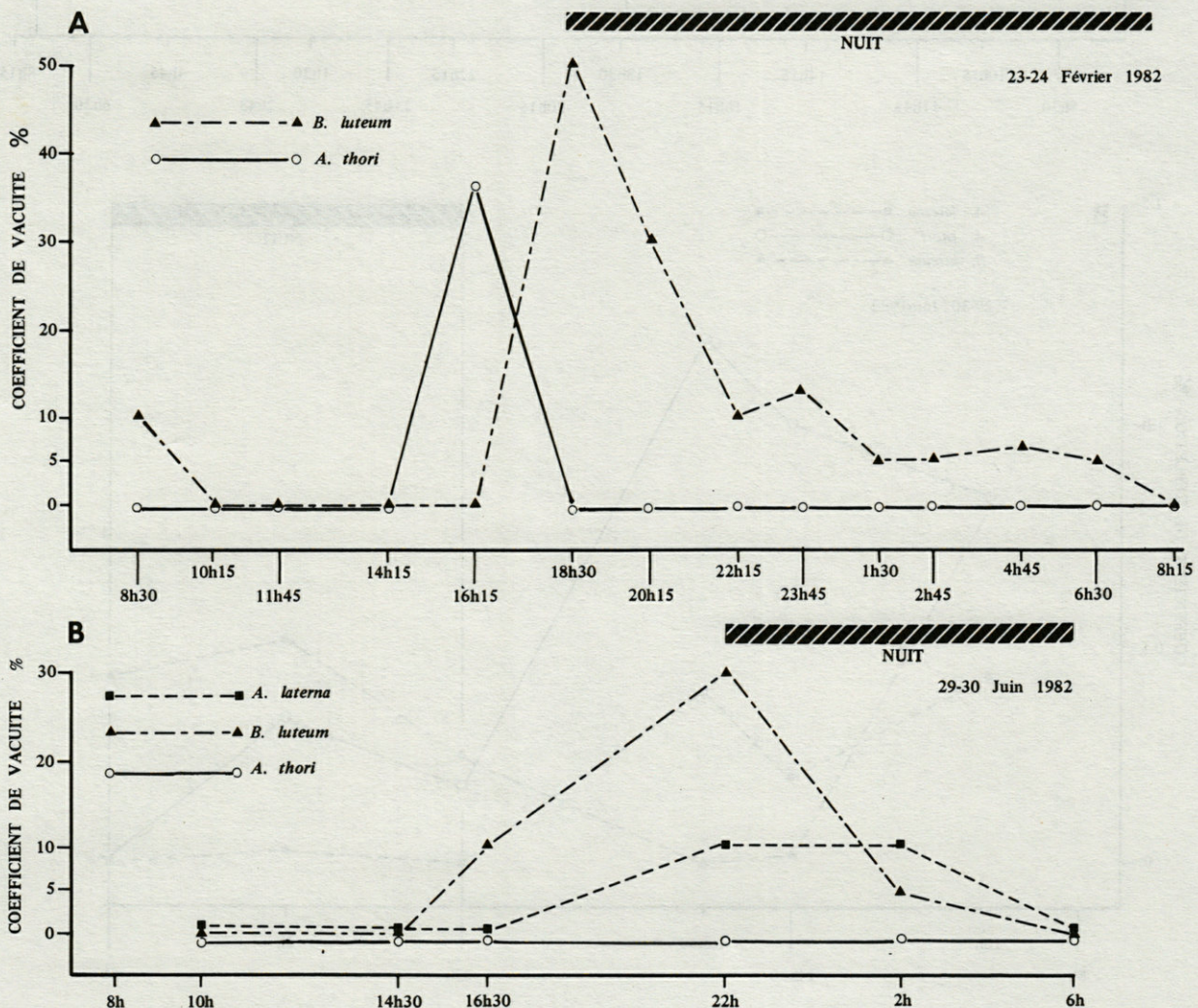
Fig. 1. — Coefficients de vacuité (en %) à différentes heures chez *Buglossidium luteum* et *Arnoglossus thori* par 20 m de profondeur. A, les 23-24 février 1982; B, les 29-30 juin 1982.

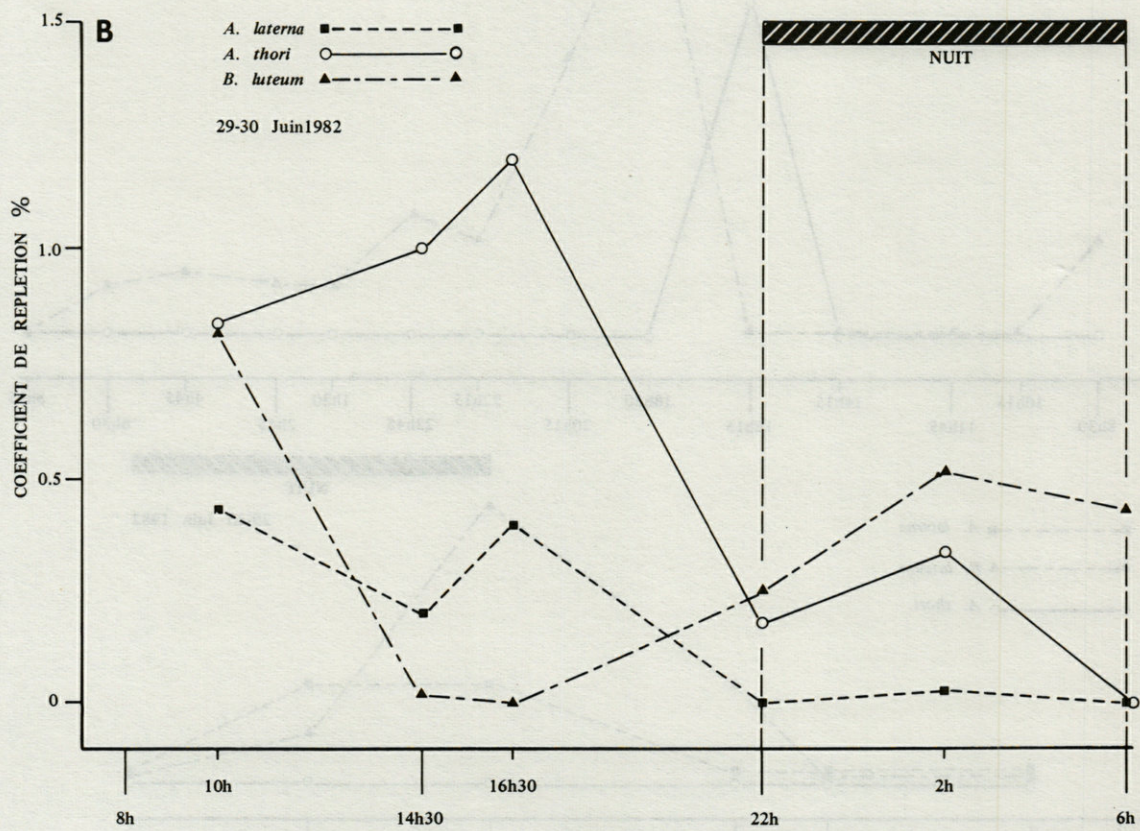
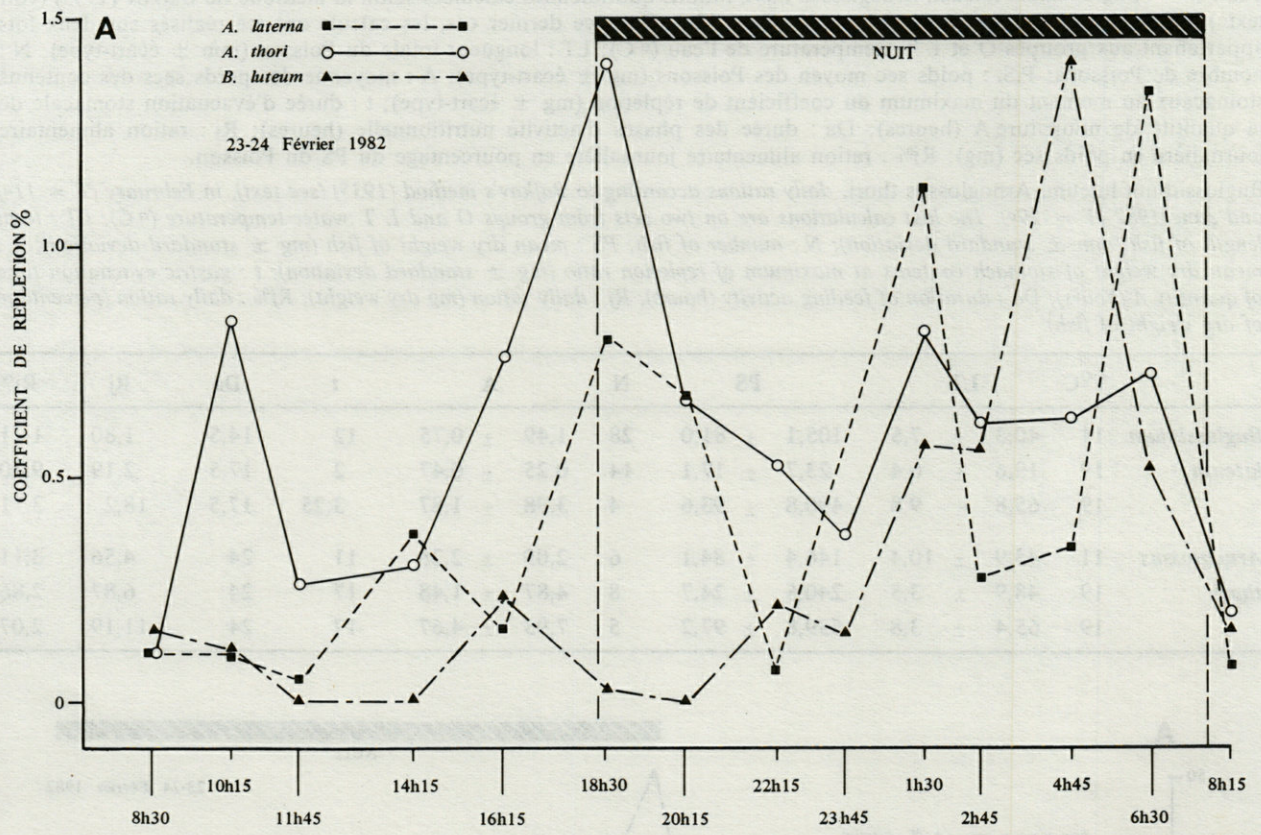
Vacuity ratios in % at different times in *Buglossidium luteum* and *Arnoglossus thori* at 20 m depth; A, on February 23-24, 1982; B, on June 29-30, 1982.

Tabl. I. — *Buglossidium luteum*, *Arnoglossus thori*, rations quotidiennes calculées selon la méthode de Bajkov (1935) (voir texte), en février (T = 11°) et en juin 1982 (T = 19°). Dans ce dernier cas, les calculs ont été réalisés sur deux lots appartenant aux groupes O et I. T : température de l'eau (° C); LT : longueur totale du Poisson (mm ± écart-type); N : nombre de Poissons; P.S. : poids sec moyen des Poissons (mg ± écart-type); A : moyenne des poids secs des contenus stomacaux au moment du maximum du coefficient de réplétion (mg ± écart-type); t : durée d'évacuation stomacale de la quantité de nourriture A (heures); Da : durée des phases d'activité nutritionnelle (heures); Rj : ration alimentaire journalière en poids sec (mg); Rj% : ration alimentaire journalière en pourcentage du PS du Poisson.

Buglossidium luteum, *Arnoglossus thori*, daily rations according to Bajkov's method (1935) (see text), in February (T = 11°) and June 1982 (T = 19°). The last calculations are on two sets from groups O and I. T : water temperature (° C); LT : total length of fish (mm ± standard deviation); N : number of fish; PS : mean dry weight of fish (mg ± standard deviation); A : mean dry weight of stomach contents at maximum of repletion ratio (mg ± standard deviation); t : gastric evacuation time of quantity A (hours); Da : duration of feeding activity (hours); Rj : daily ration (mg dry weight); Rj% : daily ration (percentage of dry weight of fish).

	T°C	LT	PS	N	A	t	Da	Rj	Rj%
<i>Buglossidium luteum</i>	11	40,3 ± 7,5	105,1 ± 81,0	28	1,49 ± 0,75	12	14,5	1,80	1,71
	19	19,6 ± 6,4	23,7 ± 17,1	14	0,25 ± 0,47	2	17,5	2,19	9,20
	19	65,8 ± 9,8	490,8 ± 93,6	4	3,98 ± 1,87	3,25	17,5	18,2	3,71
<i>Arnoglossus thori</i>	11	43,9 ± 10,4	146,4 ± 84,1	6	2,09 ± 2,28	11	24	4,56	3,11
	19	48,9 ± 3,5	240,5 ± 24,7	8	4,87 ± 1,48	17	24	6,87	2,86
	19	65,4 ± 3,8	539,8 ± 97,2	5	7,93 ± 4,67	17	24	11,19	2,07





Les équivalents caloriques des contenus stomacaux étaient de 17,03 J/mg en juin et de 16,52 J/mg en février pour *Buglossidium luteum*; de 15,49 J/mg en juin et de 15,45 J/mg en février pour *Arnoglossus thori*. Ces valeurs nous ont permis de calculer les rations alimentaires quotidiennes à partir des équations métaboliques obtenues précédemment (Morais, 1983; Morais et Bodiou, 1984) (Tabl. II).

Tabl. II. — *Buglossidium luteum*, *Arnoglossus thori*, rations quotidiennes calculées à partir des équations du métabolisme (Morais, 1983; Morais et Bodiou, 1984). A 19 °C les calculs ont été réalisés sur deux lots appartenant aux groupes O et I. PS : poids sec moyen des Poissons (mg); Rj : ration journalière (mg de poids sec); Rj% : ration journalière en % du poids sec du Poisson.

Buglossidium luteum, *Arnoglossus thori*, daily rations computed from the metabolic equations (Morais, 1983; Morais and Bodiou, 1984). At 19 °C, calculations are on two sets from groups O and I. Ps : mean dry weight of fish (mg); Rj : daily ration (mg dry weight); Rj% : daily ration (percentage of dry weight of fish).

	T°C	PS	Rj	Rj%
<i>Buglossidium luteum</i>	11	194,68	3,50	1,80
	19	49,08	3,62	7,36
	19	402,97	22,57	5,60
<i>Arnoglossus thori</i>	11	153,14	9,02	5,89
	19	679,10	35,72	5,28

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Chez *Buglossidium luteum* l'activité liée à la prise de nourriture apparaît discontinue et se situe surtout pendant la nuit et le début de la matinée. Cette activité nocturne plus importante pour les Soléidés est admise par certains auteurs (voir De Groot, 1969). Elle se traduit au niveau des captures au chalut par une baisse des prises diurnes au moment où les Soléidés s'enfoncent au repos dans le sédiment (De Groot, 1969, 1971). *Arnoglossus thori* se nourrirait régulièrement sur les 24 h, en été comme en hiver avec peut-être un pic vers 16-18 h qui correspond au maximum du C.R. Mais il est possible que l'absence de variations significatives des C.R. chez *A. thori* ne doive pas être interprétée comme impliquant une continuité de l'activité nutritionnelle.

D'autant que les travaux de De Groot (1969, 1971) ont montré que les Bothidés sont en général des « chasseurs à vue » présentant une activité essentiellement diurne. Certains facteurs peuvent être responsables de cette contradiction : (a) le nombre de poissons capturés à chaque prélèvement est peut-être insuffisant; (b) l'intervalle entre les prélèvements peut être insuffisant (Elliot et Persson, 1978); (c) une espèce avec une digestion et une évacuation stomacale lente peut en effet se nourrir à des périodes restreintes et définies mais présenter toujours des estomacs remplis (Jenkins et Green, 1977). Ce dernier point ne devrait cependant pas s'appliquer aux juvéniles de *A. thori* dont le taux d'évacuation stomacal apparaît élevé (Morais, 1983; et voir revue par Fange et Grove, 1979).

Les rations alimentaires quotidiennes relevées par Lockwood (1980) sur des plies (*Pleuronectes platessa*) du Yorkshire allaient de 14,6 % du P.S. (pour des plies de 25 à 29 mm de L.T.) à 0,2 % du P.S. (L.T. entre 60 et 64 mm). Nos données se situent dans les mêmes ordres de grandeur et plus généralement, elles sont comparables aux valeurs couramment rencontrées dans la littérature (Brett, 1979; Ricker, 1979). Pour *Buglossidium luteum*, les rations journalières (en % du P.S. du poisson) sont analogues quel que soit le mode de calcul (Tabl. I et II). Pour *Arnoglossus thori* en revanche, les rations calculées à partir des équations du métabolisme sont environ deux fois supérieures aux valeurs obtenues en prenant en considération les rythmes alimentaires (Tabl. I et II). Les imprécisions inhérentes à la méthode de Bajkov (1935) portent surtout (a) sur la durée des phases d'activité (pour *A. thori* nous l'avons cependant estimée à 24 h, soit la durée maximum) et (b) sur la durée de l'évacuation stomacale. Dans ce dernier cas la méthode de détermination de la vitesse de transit stomacal (qui consiste à sacrifier à intervalles réguliers des poissons capturés ensemble au moment du maximum de C.R. et maintenus en jeûne) a peut-être conduit à une sous-estimation. En effet *A. thori* a toujours présenté une agitation plus importante que *B. luteum* au cours des expériences (Morais, 1983). Parallèlement, les estimations obtenues par les équations du métabolisme font intervenir un facteur 2 de correction pour l'extrapolation laboratoire/*in-situ* (voir Winberg, 1956; Mac Kinnon, 1973). Cette approximation est peut-être inadaptée pour *A. thori*. En tout état de cause, de telles différences sont courantes dans la littérature (voir Worobec, 1984) et en l'absence d'autres données expérimentales il est difficile de trancher entre les deux méthodes.

Fig. 2. — Coefficients de réplétion en % à différentes heures chez *Buglossidium luteum*, *Arnoglossus thori* et *A. laterna* par 20 m de profondeur; A, les 23-24 février 1982; B, les 29-30 juin 1982.

Repletion ratios in % at different time in *Buglossidium luteum*, *Arnoglossus thori* and *A. laterna* at 20 m depth; A, on February 23-24, 1982; B, on June 29-30, 1982.

La température et la taille des proies sont les principaux facteurs affectant les taux de digestion et d'évacuation stomacale qui conditionnent le retour de l'appétit (Grove *et al.*, 1978; Fange et Grove, 1979; Durbin et Durbin, 1980; Grove et Crawford, 1980; Jobling et Wandsvik, 1983). Le métabolisme, le taux de digestion et les rations alimentaires sont réduits en hiver chez *Buglossidium luteum*. Chez *Arnoglossus thori* les rations alimentaires restent voisines à 11° et à 19°. *B. luteum* montre donc une plus grande sensibilité à la température, alors que *A. thori* présente une relative adaptation. Ces résultats confirment les résultats antérieurs obtenus sur la croissance et le métabolisme (Morais, 1983).

REMERCIEMENTS. Je remercie M^{me} A. Tito de Morais pour sa collaboration à ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- ARKIN H. et R.R. COLTON, 1950. Tables for statisticians. New York, Barnes and Noble, Inc. : 152 p.
- BAJKOV A.D., 1935. How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **65** : 288-289.
- BRETT J.R., 1979. Environmental factors and growth. In : Fish physiology. Vol. 8, Bioenergetics and growth. Hoar W.S., D.J. Randall, and J.R. Brett, eds. New York, Academic Press : 599-677.
- DE GROOT S.J., 1969. Digestive system and sensorial factors in relation to the feeding behaviour of flatfish (Pleuronectiformes). *J. Cons. (Cons. int. Explor. Mer)*, **32** : 385-395.
- DE GROOT S.J., 1971. On the interrelationships between morphology of the alimentary tract, food and feeding behaviour in flatfishes (Pisces : Pleuronectiformes). *Neth. J. Sea Res.*, **5** : 121-196.
- DENIEL C., 1975. Régimes alimentaires d'*Arnoglossus thori* (Kyle) et d'*Arnoglossus imperialis* (Raf.) (Téléostéens — Bothidae) en baie de Douarnenez. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **39** : 105-116.
- DURBIN E.A. et A.G. Durbin, 1980. Some factors affecting gastric evacuation rates in fishes. *Int. Counc. Explor. Sea*, C.M., 1980/L : 59.
- EDWARDS, R.R.C., J.H. STEELE, 1968. The ecology of O-group plaice and common dabs in Loch Ewe. I Population and food. *J. Exp. mar. Biol. Ecol.*, **2** (3) : 215-238.
- EDWARDS, R.R.C., J.H. STEELE et A. TREVALLION, 1970. The ecology of O-group plaice and common dabs in Loch Ewe. III Prey-predator experiments with plaice, *J. Exp. mar. Biol. Ecol.*, **4** (2) : 156-173.
- ELLIOT J.M. et L. PERSSON, 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. *J. Anim. Ecol.*, **47** : 977-991.
- FANGE R. et D. GROVE, 1979. Digestion. In : Fish physiology. Vol. 8, Bioenergetics and growth. Hoar W.S., D.J. Randall et J.R. Brett, Eds., New York, Academic Press : 162-260.
- FRAME D.W., 1972. Biology of winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* (Walbaum) : feeding habits, metabolism and food utilization. *Diss. Abstr. Int.*, **32B** (12) : 7150.
- FRONTIER S., 1980. Méthode statistique. Paris, Masson : 246 p.
- JENKINS B.W. et J.M. GREEN, 1977. A critique of field methodology for determining fish feeding periodicity. *Envir. Biol. Fishes*, **1** : 209-214.
- JOBLING M. et A. WANDSWICK, 1983. An investigation of factors controlling food intake in Arctic Charr, *Salvelinus alpinus* L. *J. Fish Biol.*, **23** : 397-404.
- GROVE D.J. et C. CRAWFORD, 1980. Correlation between digestion rate and feeding frequency in the stomachless teleost *Blennius pholis* L. *J. Fish Biol.*, **16** : 235-247.
- GROVE D.J., L. LOZOIDES et J. NOTT, 1978. Satiation amount, frequency of feeding and gastric emptying rate in *Salmo gairdneri*. *J. Fish Biol.*, **12** : 507-516.
- GUILLE A., 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II : Les communautés de la macrofaune. *Vie Milieu*, **21** (B) : 149-280.
- GUILLE A. et J. SOYER, 1974. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. 8 : Macrofaune et méiofaune, rapports quantitatifs et biocénotiques. *Vie Milieu*, **24** (B) : 301-320.
- KUIPERS B., 1977. On the ecology of juvenile plaice (*P. platessa*) on a tidal flat in Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, **11** : 56-91.
- LABAT J.P., 1977. Ecologie de *Crangon crangon* dans le complexe lagunaire de Bages — Sigean. Thèse 3^e cycle, Univ. P. M. Curie, Paris : 105 p.
- LOCKWOOD S.J., 1980. The daily food intake of O-group plaice (*Pleuronectes platessa* L.) under natural conditions. *J. Cons. (Cons. int. Explor. Mer)* : **39** (2) : 154-159.
- LOCKWOOD, S.J., 1984. The daily food intake of O-group plaice (*Pleuronectes platessa* L.) under natural conditions : changes with size and season. *J. Cons. (Cons. int. Explor. Mer)*, **41** (2) : 181-193.
- MAC KINNON J.C., 1973. Metabolism and its relationship with growth of American plaice (*Hippoglossoides platessa*) Fabr. *J. Exp. mar. Biol. Ecol.*, **11** : 297-310.
- MORAIS L. Tito De, 1983. Etude de la nutrition et de ses aspects énergétiques chez des formes juvéniles de Pleuronectiformes. Thèse 3^e cycle, Univ. P. M. Curie : 171 p.
- MORAIS L. Tito De. Gastric evacuation of juveniles of two flatfish from a Western Mediterranean Bay (en préparation).
- MORAIS L. Tito De. Growth and respiration of two Pleuronectiform juveniles from a Western Mediterranean Bay. *J. Fish Biol.*, (sous presse).
- MORAIS L. Tito De et J.Y. BODIQU, 1984. Predation on meiofauna by fish juveniles in a Mediterranean flatfish nursery ground. *Mar. Biol.*, **82** : 209-215.
- NOTTAGE A.S. et E.J. PERKINS, 1978. An investigation of the populations of the solennette (*Buglossidium luteum*) and the swimming crab (genus : *Macropipus*) in the Solway Firth. *Sci. Rep. Cumbria Sea Fish. Comm.*, **78** (5) : 1-10.
- PHILLIPSON J., 1964. A miniature bomb calorimeter for small biological samples. *Oikos*, **15** : 130-139.
- PICCINETTI C., 1971. Données préliminaires sur la *Solea lutea* (Risso) de l'Adriatique moyenne. *Rapp. P.-v. Réun. Comm. int. Explor. Sci. Mer Méditerr.*, Monaco, **20** : 477-480.

- RICKER W.E., 1979. Growth rates and models. *In* : Fish physiology. Vol. 8 : Bioenergetics and growth, Hoar, W.S., W.S. Randall et J.R. Brett, eds. New York, Academic Press : 678-744.
- SNEDECOR G.W., 1956. Statistical methods. Ames, Iowa, 5 th. Edition, Iowa State College : 537 p.
- SOYER J., 1971. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. V : Densités et biomasses du méiobenthos. *Vie Milieu*, **22** (B) : 351-424.
- VILLIERS L., 1979. Contribution à l'étude de la nutrition et de ses aspects énergétiques chez des formes juvéniles de *Deltentosteus quadrimaculatus* (Valenciennes) (Pisces : Gobiidae). Thèse 3^e cycle, Univ. P. M. Curie, Paris : 175 p.
- WINBERG G.G., 1956. Rate of metabolism and the food requirements of fishes. *Fish. Res. Board Can. (Trans. Ser.)*, n°194 : 202 p.
- WOROBEC M.N., 1984. Field estimates of the daily ration of winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus* (Walbaum), in a Southern New England salt pond. *J. Exp. mar. Biol. Ecol.*, **17** : 183-196.

Reçu le 23 octobre 1984; received October 23, 1984;
accepté le 26 novembre 1984; accepted for printing, November 1984.

FEEDING ECOLOGY OF LITTORAL GOBIID AND BLENNIOID FISHES OF THE BANYULS AREA (MEDITERRANEAN SEA) II. PREY SELECTION AND SIZE PREFERENCE

C. DIETER ZANDER and JOACHIM BERG

Zoologisches Institut und Museum,
Universität Hamburg, Martin Luther King Platz 3,
D-2000 Hamburg 13, GFR

GOBIIDÉS
BLENNIOIDEI
MÉDITERRANÉE
SÉLECTION DES PROIES
COÉVOLUTION

RÉSUMÉ. — Quatre espèces de Gobiidae et trois de Blenniidae ont été récoltées dans quatre biotopes différents par la nature du fond, à Banyuls-sur-Mer (France). La nourriture potentiellement disponible et le contenu digestif ont été analysés en termes d'abondance, de fréquence et de taille des proies proposées et ingérées. La préférence pour les différentes sources trophiques dépend principalement de l'abondance de proies de taille adéquate. Généralement, les Poissons montrent une préférence nette pour les proies de forte taille, plutôt que pour celles de taille moyenne. Les jeunes et les adultes de *Gobius auratus* se nourrissent des organismes de taille presque identique d'une proie donnée, de sorte que la compétition intraspécifique peut être exclue. Les espèces de Poissons étudiées manifestent une préférence assez précise dans l'échelle de taille du méiobenthos et du macrobenthos, ce qui implique des différences importantes de prélèvement de la biomasse. Les résultats obtenus pourraient caractériser une voie possible de coévolution parmi les communautés de Poissons.

GOBIIDAE
BLENNIOIDEI
MEDITERRANEAN SEA
PREY SELECTION
SIZE PREFERENCE
COEVOLUTION

ABSTRACT. — Samples of four gobiid and three blennioid species were collected in four habitats off Banyuls-sur-Mer/France that differ in the nature of bottoms. The potentially available food and the gut contents were analyzed in terms of abundance, frequency, and size of offered and ingested prey. Preference of distinct food components depends mainly on the abundance of suitable sized prey in the supply. Generally, the fish reveal clear preferences for larger than for prey of average size. Young as well as adult *Gobius auratus* feed on organisms of almost equal size within a given prey component, therefore intraspecific competition can be excluded. The investigated fish species regularly show a rather precise position on the size scale of supplied meio- and macrofauna, which means drastic differences of biomass intake. The obtained results may characterize a conceivable way of coevolution within fish communities.

INTRODUCTION

The coexistence of species in the ecosystem is enabled by separation into different ecological niches. This separation avoids competition among non-specialized predators on the same trophic level. It is to expect that coexisting fish clearly differ in the choice of kind and size of their respective food.

The results of part I (Zander, 1982) confirmed this statement, as only one fish species was specialized on a main food component, the other five showed a very mixed diet. A further result of part I was that the ingested food of benthic fish mainly reflects the composition of the benthos. However, within a habitat, the difference among the diets of most fish species became evident by calculating the niche overlap (Colwell & Fuytuma, 1971).

A third result of the above mentioned paper is the lack of some prey organisms in the food spectrum of fish, e.g. nematodes, ostracods, turbellarians, or echinoderm larvae (Zander, 1982). This indicates a selection of distinct prey organisms by avoiding those which have defense mechanisms or may be of unsuitable size to the predator.

In June 1979 another set of underwater investigations was carried out in Banyuls-sur-Mer on the French Mediterranean coast. Small-sized fish species from four habitats were caught and analyzed with regards to food uptake. The species investigated were the gobiids *Pomatoschistus bathi* Miller, 1982, *Gobius auratus* Risso, 1810, *Buenia jeffreysi* (Günther, 1867), *Deltentosteus quadrimaculatus* (Val., 1837), the tripterygiid *Tripterygion delaisi xanthosoma* Zander & Heymer, 1970, and the blenniids *Parablennius rouxi* (Cocco, 1833) and *Parablennius gattorugine* (Brünnich, 1768).

Former investigations by Gibson (1968), Heymer & Zander (1975), Bodiou & Villiers (1979), Zander (1982) regarded qualitative and quantitative aspects of the ingested food found in the gut of these species. A further step is made in the present investigation, which will emphasize the relations between prey supply and ingested food. Therefore, these examinations have three aims :

1. Elaboration of the selection of distinct food components by different fish species;
2. Elaboration of the preference of distinct sizes of prey by different fish species;
3. Improvement of weight analyses from the gut content by calculation of size-weight correlations of the most important components.

These investigations are thought to be helpful for more detailed analyses of the trophic dimension of ecological niches, regarding small-sized fish.

MATERIAL AND METHODS

All samples were taken by SCUBA diving from four habitats off Banyuls-sur-Mer in June 1979 which were described by Zander (1982). The sampled fish and their habitats are listed in Table I.

All fish were caught with small hand nets. Benthos was sampled by removing the layer of the sediment 2 cm deep. The phyton was scratched from an area of 0.01 m² with a diving knife and collected in plastic bags. All samples were fixed in 4% formaldehyde immediately at the end of the diving operation.

The organisms of the phytal and benthic samples were grouped according to taxonomic units (e.g. gammarids, harpacticoids, polychaetes), counted, measured and dried for weighing. Length measure-

Table I. — Habitats and fish species under investigation from the Ile Grosse (Banyuls-sur-Mer) including means of total length and dry weight.

Mark	Habitat		Species	Fish			
	Type of bottom	Depth (m)		n	TL ± S.D. (mm)	DW (mg)	
A	Gravel	6-7	<i>Pomatoschistus bathi</i>	25	32.1	1.0	45.1
			<i>Gobius auratus</i>	14	55.5	10.2	366.5
B	Sand	10-11	<i>Deltentosteus quadrimaculatus</i>	32	28.1	2.8	25.2
			<i>Buenia jeffreysi</i>	8	39.5	1.9	106.7
C-1	Phytal/rock (steep wall)	12-14	<i>Gobius auratus</i>	13	59.8	13.2	415.6
			<i>Tripterygion delaisi xanthosoma</i>	18	59.8	9.9	432.4
			<i>Parablennius rouxi</i>	11	57.0	4.8	301.5
			<i>Parablennius gattorugine</i>	4	133.3	25.0	8418.9
C-2	Phytal/sand	14	<i>Pomatoschistus bathi</i>	6	31.2	1.2	39.5

ments of food particles were carried out using Berg's « microsize » device (Berg, 1979). It allows to determine the length of curled objects in a stereomicroscope by following it with a light pen, mixed into the view field by a drawing mirror. For calculating size-weight correlations, the measured objects were dried for 24 hours at 60°C and weighed on a microscale to the nearest 0.1 µg.

The abundance of the potentially available food was evaluated from the phyton or sediment samples by presenting the relation of all components in %. These values as well as the percentages of abundance and frequency of the ingested food are presented by graphs, proposed by Lemmetyinen & Mankii (1975). Selectivity is calculated with Shorygin's index altered by Berg (1979) :

$$Sel = \lg \frac{\% N_i \text{ in the ingested food}}{\% N_i \text{ in the potentially available food}}$$

where % N_i = numerical percentage of food component i. Fullness is calculated with Hureau's « indice de réplétion » Ir :

$$Ir = \frac{\text{weight of ingested food} \cdot 100}{\text{weight of fish}} \%$$

RESULTS

1. Size range of fish (Fig. 1)

The *P. bathi* specimens from habitat A were insignificantly larger than those of habitat C-2 (Table I). The two *G. auratus* populations seem to be similar in having peaks in the 51-55 mm groups. Newly found in 1979 was the goby *B. jeffreysi* of which only ripe females were caught. This result indicates this species to be a genuine small-sized one. On the sand bottom (habitat B) exclusively juveniles of *D. quadrimaculatus* were present. The *P. rouxi* specimen measured 46-63 mm. Only four male of *P. gattorugine* were caught, measuring 162, 146,

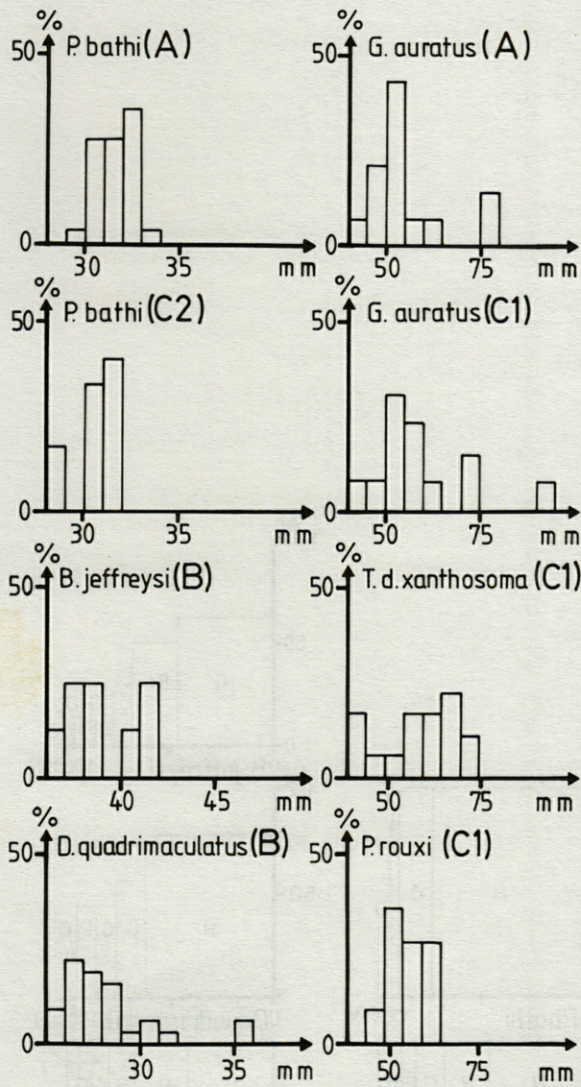


Fig. 1. — Size variability of eight fish species or populations, respectively, from Banyuls-sur-Mer. In parentheses: Mark of habitat (cf. Table I).

134 and 101 mm. Thus, among the 1979 samples no considerable differences in size to former results (Heymer & Zander, 1975; Zander, 1982) were found.

2. Fullness indices (Fig. 2)

Regarding the fullness indices (IR) *P. bathi* from the gravel bottom (A) were less nourished than those from the phytal-sand bottom (C-2). The reverse is valid for *G. auratus* where the IR of the population from the gravel bottom is clearly larger than that of the gobies from the phytal rocks (C-1). Very low IR were found in *T. d. xanthosoma*. This species displays significantly different feeding behaviour between the sexes, as the territorial males fed on less than females. The indices of *P. rouxi* were very high (mean 4.1). The same is true for *P. gattorugine*, where

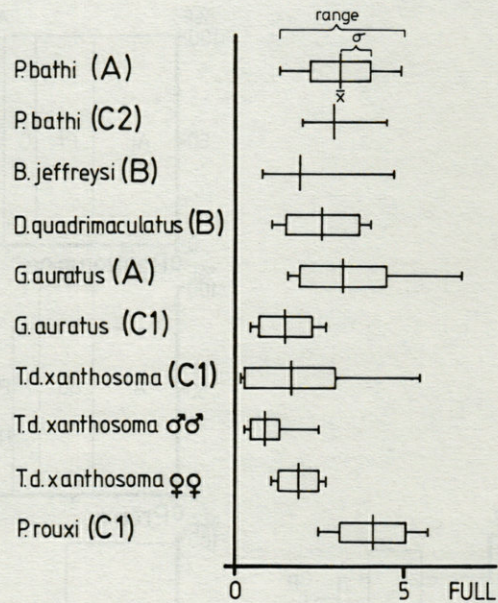


Fig. 2. — Miller graphs of fullness indices found in eight fish species, populations, or sexes, respectively, from Banyuls-sur-Mer. \bar{x} = mean, σ = standard deviation.

the indices range from 5.3 to 8.1. The guts of *B. jeffreysi* were moderately (mean 1.9), but less filled than those of *D. quadrimaculatus* from the same habitat (mean 2.6). Thus, with exception of *P. bathi* these results correspond to those found formerly (Heymer & Zander, 1975; Zander, 1982).

3. Abundance and frequency of available and ingested prey (Fig. 3)

In the benthos samples, harpacticoids and nematodes dominated by number, as was expected. Harpacticoids were most abundant in the gravel bottom (A), nematodes in the sand bottoms (B, C-2). Polychaetes also represent an important part in the sand bottoms (11-32%), whereas in the gravel bottom, larger crustaceans such as isopods and gammarids make up a third of all numbers. Harpacticoids and polychaetes together have a share of 75% in the phytal sample from the shadowy wall (C-1), larger crustacean playing only a minor role there.

Regarding the kinds of ingested food, this investigation generally confirms former studies (Heymer & Zander, 1975; Zander, 1982). *P. bathi* and *D. quadrimaculatus* mainly fed on harpacticoids as did *G. auratus*, but in less numbers. In *T. d. xanthosoma*, eggs were only fed on by two males in such high numbers that this component displaced harpacticoids. *B. jeffreysi* mainly preyed on corophiids and brachyuran decapods, whereas the two blennies are characteristic periphyton feeders, algae and porifers or balanids represent the main part of their diet (66 or 67%). Remarkably, polychaetes, although abun-

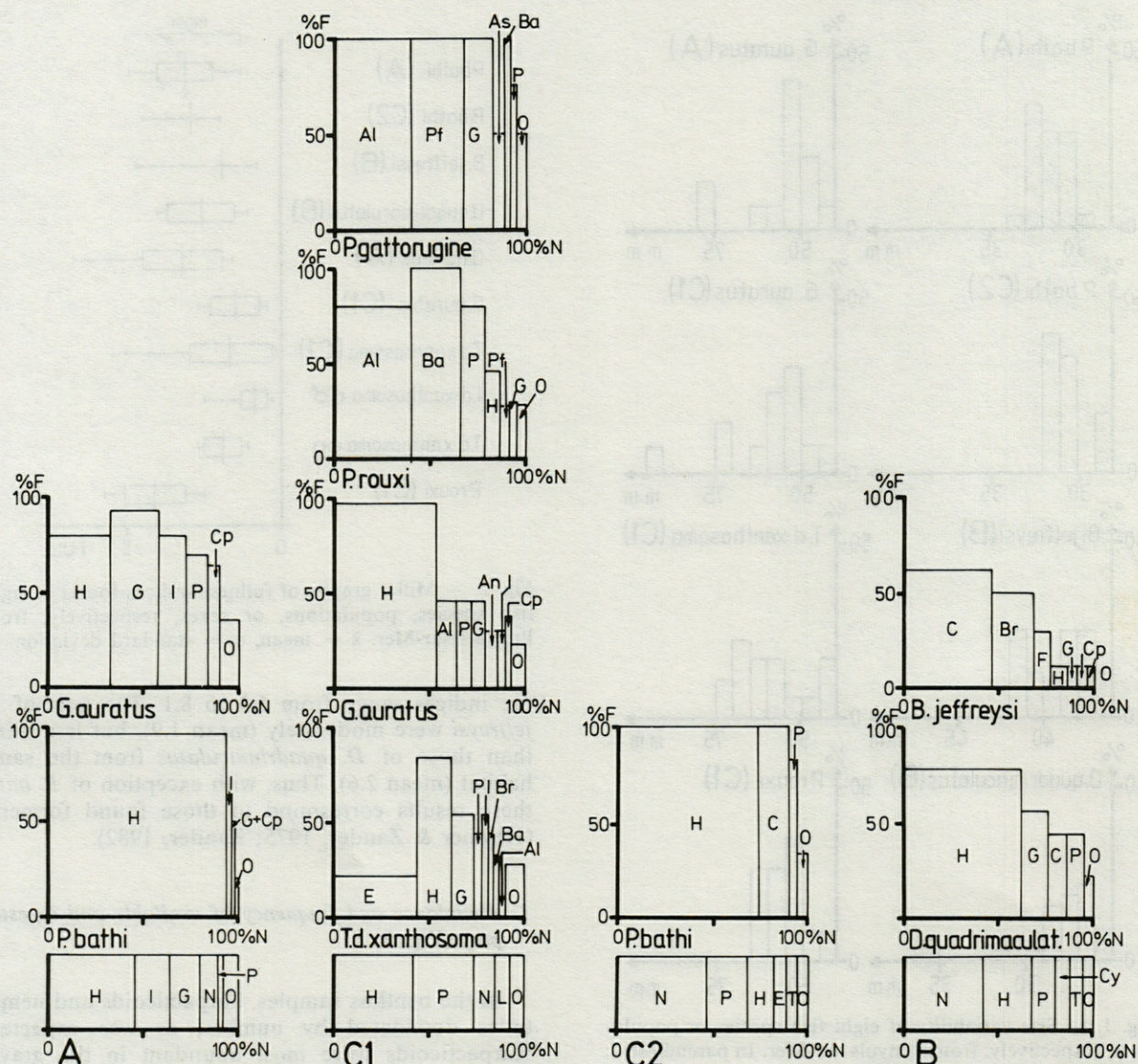


Fig. 3. — Graphs of the analyses of offered and ingested food of nine fish species or populations, respectively, from Banyuls-sur-Mer. The columns are arranged in regard to the four habitats. Food supply (lowest row) is illustrated by abundance only, food uptake by abundance (x-axis) as well as frequency of occurrence (y-axis). Food items: Al = Algae, An = Anisopods, As = Ascidian, Ba = Balanids, Br = Brachyuran decapods, C = Corophiids, Cp = Caprellids, Cy = Cypris larvae, E = Eggs, F = Fish, G = Gammarids, H = Harpacticoids, I = Isopods, L = Bivalves, N = Nematodes, O = Others, P = Polychaetes, Pf = Sponges, T = Turbellarian.

dant in the benthos and phyton samples, were ingested only by *G. auratus* and *P. rouxi* in considerable numbers. Gammarids, however, which are less abundant in the respective habitats, play an important role in the food spectrum of *G. auratus*, *P. gattorugine*, *T. d. xanthosoma* and *D. quadrimaculatus*. These results will be stressed by the selectivity index (see below).

4. Selection of food by fish (Fig. 4)

Fig. 4 illustrates the selectivity indices of all investigated fish species or populations, respectively. Only *P. bathi* and *D. quadrimaculatus* clearly preferred harpacticoids which were the most abundant meiofaunal prey. In 8 out of 9 cases gammarids were the most preferred component. This is demonstrated by *D. quadrimaculatus*, *B. jeffreysi*, *P. gattorugine* and *bathi* from the phytal-sand bottom. Corophiids were avoided totally by *T. d. xanthosoma* and *P. rouxi*.

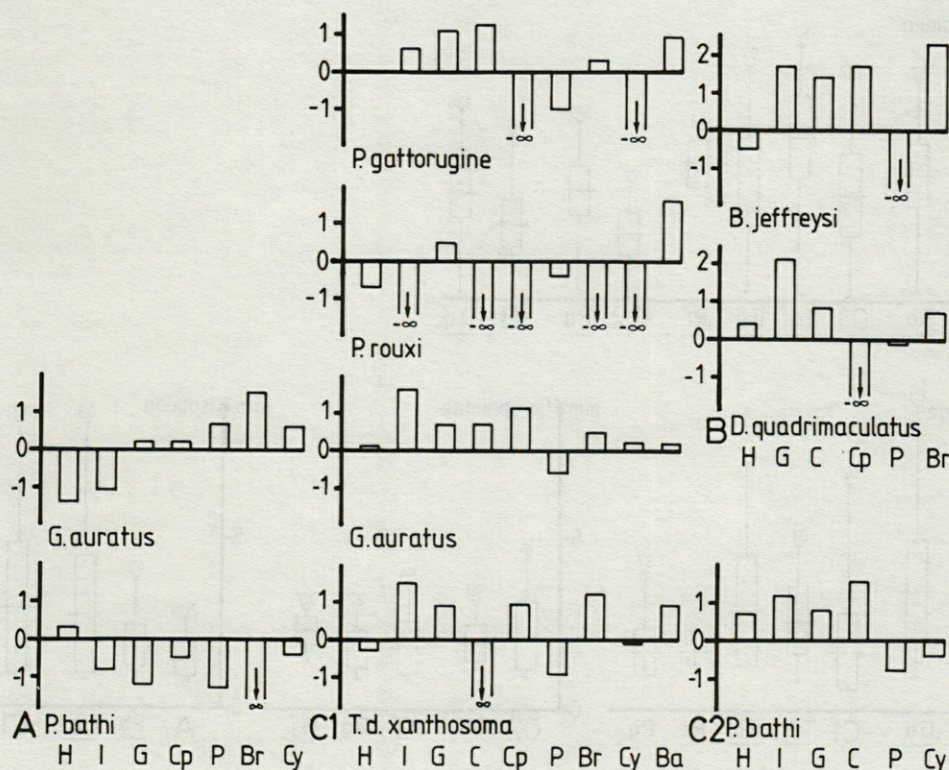


Fig. 4. — Selectivity indices of nine fish species or populations from Banyuls-sur-Mer, the origins of which is marked by the habitats (cf. Table I). Positive values mean preference, negative ones avoidance; $-\infty$ means total avoidance. Food items : cf. Fig. 3.

Caprellids were preferred by *G. auratus*, *T. d. xanthosoma*, *B. jeffreysi*, but totally avoided by *P. rouxi*, *P. gattorugine* and *D. quadrimaculatus*. *P. bathi* and *G. auratus* from the phytal wall/ bottom, *T. d. xanthosoma* and *P. gattorugine* preferred isopods which were not fed on by *P. rouxi*. Polychaetes were avoided in 8 out of 9 cases, totally by *B. jeffreysi*, although this component was relatively abundant in the phytal and psammon samples. Brachyuran decapods appeared to be a rather stressed food as only two (*P. bathi*, *P. rouxi*) of 8 species or populations totally refused this component.

Differences of food uptake found between the populations of *P. bathi* and *G. auratus* depended to a great extent on the respective abundances in the food supply. Isopods were avoided on the gravel bottom (A) where they were abundant, but were preferred on the sand bottoms (B, C-2) where they were less frequent. The same situation is valid for gammarids as is evident by the selectivity indices of *P. bathi*. In contrast, polychaetes were preferred by *G. auratus* on the gravel bottom where this component was less abundant, but avoided in the phytal wall where it was highly abundant (cf. Fig. 3).

5. Size preference by fish (Fig. 5)

In this analysis only those six food components were regarded which were ingested in greater num-

bers by the fish : Harpacticoids, gammarids, copepods, isopods, caprellids, and polychaetes. The mean sizes and standard deviations of the components from the benthic samples were compared with those ingested by the fish. Significance of differences is calculated with the aid of Pätou's (1943) t-test.

Regarding the mean size of harpacticoids, samples from the phytal wall (C-1) exceed the other three from the gravel or sand bottoms. These differences were at least significant at the 5% level (Table IIa). Also, harpacticoids selected by fish were significantly larger than in all supplies which were tested. Larger fish such as *G. auratus* or *T. d. xanthosoma* fed on larger harpacticoids than the smaller *P. bathi* or *D. quadrimaculatus*. The size selection of different *G. auratus* or *P. bathi* populations was similar, e.g. comparing *P. bathi* with *D. quadrimaculatus* (Table IIb).

Gammarids from the gravel bottom and the phytal wall were nearly equal in size (Table IIa). *G. auratus* from the gravel bottom selected significantly larger gammarids than the supply mean. The same was true for *T. d. xanthosoma* from the phytal wall. On the other hand, specimens ingested by *P. bathi* or *P. gattorugine* did not differ in size from those of the supply. Mean sizes of gammarids in the guts of the two *G. auratus* populations were very similar. This is also true when *P. bathi* and *D. quadrimaculatus* are compared (Table IIb).

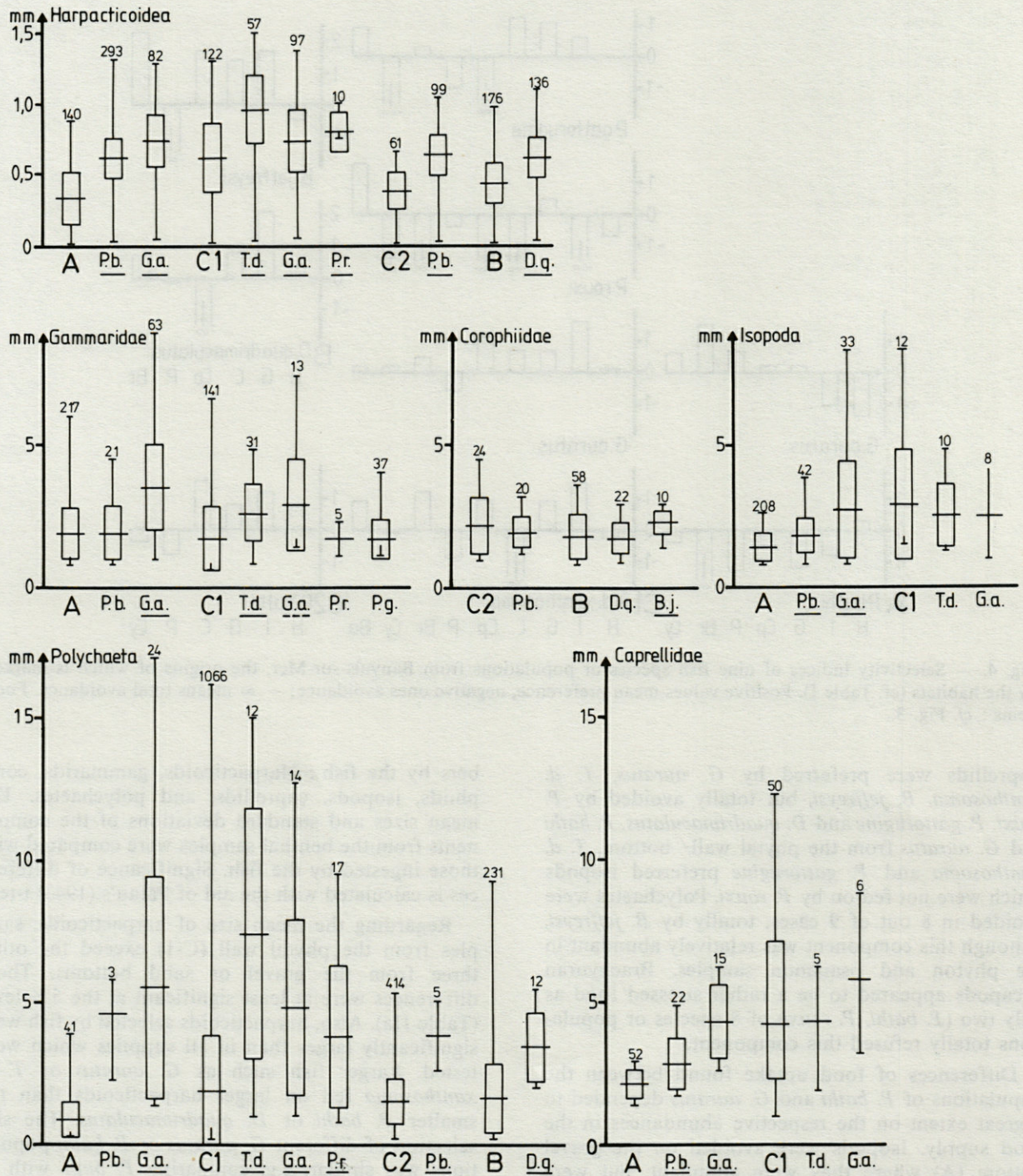


Fig. 5. — Miller graphs of size ranges of offered (marked by habitats) and food ingested by nine fish species or populations, respectively, from Banyuls-sur-Mer. Fish species : B.j. = *Buenia jeffreysi*, D.q. = *Deltentosteus quadrimaculatus*, G.a. = *Gobius auratus*, P.b. = *Pomatoschistus bathi*, P.g. = *Parablennius gattorugine*, P.r. = *Parablennius rouxi*, T.d. = *Tripterygion delaisi xanthosoma*. Where the mean size of ingested prey differs significantly from that of the offered, the sign of fish species are marked by solid (1 %) or broken lines (5 % level). Figures = numbers of food items.

No differences of corophiid mean sizes in the samples of the sand bottoms were found. *B. jeffreysi* was the only fish which selected the larger corophiids from the supply.

As isopods found in the gravel bottom are small,

even the tiny *P. bathi* preyed on significantly larger specimens than the mean supply. *G. auratus* fed on still larger sized ones. For. *T. d. xanthosoma* from the phytal wall, no differences were found to those individuals which were offered (Table IIa).

Table II. — a (above) : significance regarding differences of supplied prey organisms in four habitats. In brackets : 5 % level; b (below) : coincidences regarding mean sizes of prey organisms ingested by different fish populations.

Habitat/component	C-1	C-2	B
A Gammaridae	(+)		
Harpacticoidea	+	(+)	+
Isopoda	+		
Caprellidae	+		
Polychaeta	+	+	+
C-1 Harpacticoidea		+	+
Polychaeta			(+)
C-2 Harpacticoidea			(+)
Isopoda			(+)
Fish population	C-1 <i>G. auratus</i>	C-2 <i>P. bathi</i>	B <i>D. quadrimaculatus</i>
A <i>G. auratus</i>	Harpacticoidea Isopoda Caprellidae Gammaridae Polychaeta		
A <i>P. bathi</i>		Harpacticoidea	Harpacticoidea Gammaridae
C-2 <i>P. bathi</i>		(same fish)	Harpacticoidea Polychaeta

Regarding caprellids the same situation as in isopods is found (Table IIa). Thus, *P. bathi* and especially *G. auratus* from the gravel bottom fed on specimens significantly larger than the supply mean.

Polychaetes were smallest in the gravel bottom and their mean size is significantly different from those of other habitats (Table IIa). Generally all fish species selected polychaetes which were larger than the mean of the respective benthal samples. The largest specimens were ingested by *G. auratus* and *T. d. xanthosoma* (means 7.4, 5.5 and 4.8 mm), the smallest by *D. quadrimaculatus* (mean 3.4 mm). No significant differences in size selection were found

between the two *G. auratus* populations or between *P. bathi* and *D. quadrimaculatus* (Table IIb).

When *G. auratus* of different size classes are analyzed, unexpectedly the ingested gammarids are of similar size in all specimens. Young gobies (< 50 mm), as well as older ones (71-80 mm) fed on gammarids which differ only from 3.3. to 3.6 mm in mean size.

6. Size-weight correlations of gammarids and harpacticoids (Table III)

As the food found in the gut of fish does not reflect the true dry weights of respective organisms (Berg, 1979), it is better to calculate these from the food supplies. Thus, size-weight correlations were made regarding gammarids and harpacticoids from the gravel bottom. They follow the equation

$$Y = A \cdot X^B,$$

where X = size, Y = dry weight, A = 3.705 (gammarids) or 10.141 (harpacticoids), and B = 2.892 (gammarids) or 2.622 (harpacticoids). These calculations may be transferred to each ingested prey specimen if its size can be measured. Thus, the total dry weights ingested by a fish population is calculated by summing the single weights. The mean dry weights obtained by this method are compiled in Table III. Considering these values, it will become evident that formerly used methods of estimating biomass ingested by fish are less correct. Comparing the mean weights of ingested and available food, deviations of as much as 175 % regarding gammarids, and only 30 to 69 % regarding harpacticoids appear (Table III). If, however, the mean size of all ingested individuals of a food item is converted to

Table III. — Compilation of data concerning the size-weight correlations of gammarids and harpacticoids : means of ingested prey and available prey; weight calculation by mean length of ingested prey; fullness caused by gammarids or harpacticoids only.

Prey	Habitat	Fish species	Mean DW ingested (µg)	N	Mean DW available (µg)	% of ingested	Mean size converted to DW (µg)	% of ingested	Fullness by food item (%)	
Gammarids	A	<i>P. bathi</i>	44.4	21	77.7	175	25.2	57	0.08	
		<i>G. auratus</i>	213.4	63	77.7	36	137.6	65	0.26	
	B	<i>D. quadrimaculatus</i>	38.3	30	—	—	31.7	83	0.14	
		C-1	<i>G. auratus</i>	139.8	13	53.6	38	81.4	58	0.03
			<i>T. d. xanthosoma</i>	87.5	31	53.6	61	59.4	68	0.04
			<i>P. rouxi</i>	48.0	5	53.6	112	17.2	36	0.01
			<i>P. gattorugine</i>	28.1	37	53.6	94	17.2	61	0.003
Harpacticoids	A	<i>P. bathi</i>	3.1	2003	1.8	58	2.9	92	0.56	
		<i>G. auratus</i>	5.0	82	1.8	36	4.4	88	0.01	
	B	<i>D. quadrimaculatus</i>	3.3	136	3.0	40	2.9	89	0.05	
		C-1	<i>G. auratus</i>	5.6	97	3.9	69	4.8	85	0.01
			<i>T. d. xanthosoma</i>	10.2	57	3.9	38	9.1	89	0.01
			<i>P. rouxi</i>	6.2	10	3.9	63	5.7	91	0.002
	C-2	<i>P. bathi</i>	3.4	99	1.0	30	3.2	93	0.14	

the respective values of dry weight, the errors are less, especially in harpacticoids (Table III).

Regarding the total biomass calculated after the method of summing the single converted dry weights of ingested harpacticoids or gammarids, their relation to the fish biomass gives the components part of the fullness index. Thus, gammarids turned out to be an important biomass supply in *G. auratus* from the gravel ground and in *D. quadrimaculatus*, but a very insignificant one in *P. rouxi* and *P. gattorugine*. Very high biomasses of harpacticoids are preyed on by *P. bathi* but only very low ones by *P. rouxi* (Table III).

DISCUSSION

The most important result of this study is the selection of different sized food components by syntopic living fish. Apart from the preference of distinct components, this means a clear discrimination of the trophic dimension of niches. Part I of these studies (Zander, 1982) has already suggested this after calculation of niche overlap.

All fish investigated in the present study are actively foraging species which formerly were assumed to feed on opportunistically, meaning that the numbers of suitably sized prey in the supply is the main factor involved in food selection (Werner, 1974; Moore & Moore, 1976). Generally, the predator follows two strategies in order to gain optimal profit: 1. Maximizing ingested energy by feeding on as large organisms as possible (Ivlev, 1961; Kislalioglu & Gibson, 1976b); 2. minimizing own energy loss during the search for food, i.e. decreased handling time (Schöner, 1971; Kislalioglu & Gibson, 1976a). Both strategies together are performed by the small-sized fish from Banyuls.

Disregarding the two *Parablennius* species which fed on more than 50% periphyton, it is evident that larger fish generally selected macrofauna, e.g. amphipods or isopods, smaller fish species meiofauna, especially harpacticoids. *G. auratus* from the phytal wall is an exception having 54% harpacticoids, although the selectivity index of this component was very low (Fig. 4).

The fullness index is another suitable indicator for a sufficient supply of macrofauna. This becomes evident when the two *P. bathi* populations from the gravel bottom without, and from the phytal sand bottom with a supply of corophiids are compared. The clear differences in fullness of the two *G. auratus* populations may be influenced in the same way, i.e. an insufficient macrofauna supply of suitable size in the phytal wall. This is stressed by the positive selectivity index of all macrofauna components, with the exception of polychaetes,

which are protected in the sediment or in tubes. Therefore, *G. auratus* from the phytal wall follow the strategy of minimizing the handling time by ingesting high numbers of rich harpacticoid supply. This may be in accordance with results of Kislalioglu & Gibson (1976a) which indicate that increasing hunger decreases the handling time.

Regarding selection among the size ranges of distinct components, the situation is not as clear as in the selection of food items. The results of Berg (1979) indicate a preference for polychaete larvae larger than the mean of the supply by the plankton foraging *Gobiusculus flavescens*, but a coincidence in mean size of offered and ingested calanoids or cladocerans.

The stomach contents of the fish from Banyuls reveal clear preference for larger than mean sized prey. This rule is valid with the exception of the smallest fish species of this investigation, i.e. *P. bathi* and *D. quadrimaculatus*, when preying on the macrofauna such as gammarids or corophiids. On the other hand, the very slender caprellids and polychaetes surpass the mean sizes of the supply when ingested by the small gobies. Thus, size selection depends not only to the total length but also to the body shape of the prey organisms.

As gammarids of nearly equal size are fed on by small as well as large *G. auratus* it is probable that stimuli have to surpass a visual threshold. This assumption is not in accordance with the behaviour of *Spinachia spinachia* which forages size-correlated (Kislalioglu & Gibson, 1976b). An intraspecific competition within the *G. auratus* populations, in the sense of Grossman (1980), therefore can be excluded.

The species in a community undergo a coevolution which is essentially caused by competition for food (Zander & Heymer, 1977). This competition is directed not only to the kind of prey (Zander, 1979, 1980; Edlund & Magnhagen, 1981) but also to the sizes of distinct organisms (Werner & Hall, 1974; Schmitt & Coyer, 1983). If the strategy of prey energy maximizing is the object of competition, the dominant fish species will gain the optimal-sized prey. Not in every case will this be the largest species (Stephens *et al.*, 1970). The fish from Banyuls regularly show a clear position on the size scale of supplied meio- as well as macrofauna. These differences cause drastic consequences in regard to the biomass uptake: Harpacticoids ingested by *G. auratus* in the phytal wall weigh only half of those fed on by *T. d. xanthosoma* although the size difference is only 0.22 mm. A gammarid from the gravel bottom fed on by *G. auratus* is 6 times heavier than one ingested by *P. bathi*, but not quite double in length.

Differences in fish populations from different habitats may be caused by the respective mean sizes of the supply, which depends on the structure of the

bottoms and kind of communities. Thus, prey size preference among small-sized fish of Banyuls may depend mainly on the mean sizes of available prey, shape of prey and competition of predators. The importance of these results lies in a possible process of coevolution in the way that prey selection may be genetically fixed by the strain of competition (Zander, 1984). The coincidences of prey size in different *P. bathi* or *G. auratus* populations support this assumption.

ACKNOWLEDGEMENTS. We wish to thank Prof. Dr. J. Soyer who provided facilities at the Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer; Elke Kölln-Möckelmann for examination of the benthos samples; Monika Hänel for drawing of the graphs; Dr. D. Bürkel for revising the English. The Deutsche Forschungsgemeinschaft supported us by a travel grant (Za 44/5).

LITERATURE

- BERG J., 1979. Discussion of methods of investigating the food of fishes, with reference to a preliminary study of the food of *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae). *Mar. Biol.*, **50** : 263-273.
- BODIOU J.Y. and L. VILLIERS, 1979. La prédation de la méiofaune par les formes juvéniles de *Deltentosteus quadrimaculatus* (Teleostei, Gobiidae). *Vie Milieu*, **29** (AB) : 143-156.
- COLLWELL R.K. and D.J. FUYTUMA, 1971. On the measurements of niche breadth and overlap. *Ecology*, **52** : 567-576.
- EDLUND A.-M. and C. MAGNHAGEN, 1981. Food segregation and consumption suppression in two coexisting fishes, *Pomatoschistus minutus* and *P. microps* : an experimental demonstration of competition. *Oikos*, **36** : 23-27.
- GIBSON R.N., 1968. The food and feeding relationships of littoral fish in the Banyuls region. *Vie Milieu*, **19** (A) : 447-456.
- GROSSMAN G.D., 1980. Ecological aspects of ontogenetic shifts in prey size utilization in the bay goby (Pisces : Gobiidae). *Oecologia*, **47** : 233-238.
- HEYMER A. and C.D. ZANDER, 1975. Morphologische und ökologische Untersuchungen an *Blennius rouxi* Cocco, 1833 (Pisces, Perciformes, Blenniidae). *Vie Milieu*, **25** (A) : 311-333.
- IVLEV V.S., 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes. Yale University Press, New Haven, 302 pp.
- KISLALIOGLU M. and R.N. GIBSON, 1976a. Prey 'handling time' and its importance in food selection by the 15-spined stickleback, *Spinachia spinachia* (L.). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **25** : 115-158.
- KISLALIOGLU M. and R.N. GIBSON, 1976b. Some factors governing prey selection by the 15-spined stickleback, *Spinachia spinachia* (L.). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **25** : 159-169.
- LEMMETYINEN R. and J. MANKKI, 1975. The three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in the food chains of the northern Baltic. *Merentutkimuslait. Julk.*, **239** : 155-161.
- MOORE J.W. and I.A. MOORE, 1976. The basis of food selection in some estuarine fishes. Eels, *Anguilla anguilla* (L.), whiting, *Merlangius merlangus* (L.), sprat, *Sprattus sprattus* (L.) and stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *J. Fish Biol.*, **9** : 375-390.
- PÄTAU K., 1943. Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen (eine neue t-Tafel). *Biol. Zbl.*, **63** : 152-168.
- SCHMITT R.J. and J.A. COYER, 1983. Variation in surfperch diets between allopatry and sympatry : circumstantial evidence for competition. *Oecologia*, **58** : 402-410.
- SCHOENER T.W., 1971. Theory of feeding strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **2** : 369-404.
- STEPHENS J.S., R.K. JOHNSON, G.S. KEY and J.E. MC COSKER, 1970. The comparative ecology of three sympatric species of California blennies of the genus *Hypsoblennius* Gill (Teleostomi, Blenniidae). *Ecol. Monogr.*, **40** : 213-233.
- WERNER E.E. and D.J. HALL, 1976. Niche shifts in sunfishes : Experimental evidence and significance. *Science*, **191** : 404-406.
- ZANDER C.D., 1979. On the biology and food of small-sized fish from the north and Baltic Sea area. II. Investigation of a shallow stony ground off Møn, Denmark. *Ophelia*, **18** : 179-190.
- ZANDER C.D., 1980. Morphological and ecological investigations on sympatric *Lipophrys* species (Blenniidae, Pisces). *Helgoländer Meeresunters.*, **34** : 91-110.
- ZANDER C.D., 1982. Feeding ecology of littoral gobiid and blennioid fish of the Banyuls area (Mediterranean Sea). I. Main food and trophic dimension of niche and ecotope. *Vie Milieu*, **32** : 1-10.
- ZANDER C.D., 1984. Ökologische Faktoren und Regression. Fortschritte in der zool. Syst. Evolut.-forsch., **3** : 101-114.
- ZANDER C.D. and A. HEYMER, 1977. Analysis of ecological equivalents among littoral fish. In *Biology of Benthic Organisms*. Ed. B.F. Keegan, P.O. Ceidigh and P.J.S. Boaden. Pergamon Press. Oxford-New York, 621-630.

Reçu le 27 août 1984; received on August 27, 1984;
 accepté le 20 octobre 1984; accepted for printing
 on October 20, 1984.

ANALYSES D'OUVRAGES BOOK REVIEWS

BURGHARDT G.M. and M. BEKOFF, 1978. *The Development of Behavior, Comparative and Evolutionary Aspects*. Garland STPM Press, New York, 429 p., US \$ 32.50.

Ceci est le premier livre traitant d'une manière approfondie l'étude comparée de l'ontogenèse du comportement; 20 contributions résument les résultats les plus récents dans ce domaine. Les auteurs arrivent à la conclusion qu'il serait souhaitable de favoriser les recherches sur des animaux autres que Mammifères ou Oiseaux.

Les sujets traités sont les suivants : Development and Evolution of Behavior in Mollusks with Emphasis on Changes in Stereotypy; — A Neuroethological Approach to the Study of the Ontogeny of Coordinated Behavior; — Acoustic Communication in Crickets, Physiological Analysis of Auditory Pathways; — The Development of Behavior in *Drosophila*; — In Search of the Precocial Ant; — Ontogeny of Behavior in Fishes, a Survey and Suggestions; — Evolution of Parental Care in Frogs; — Behavioral Ontogeny in Reptils, Whence, Whither and Why; — A Field Study of the Development of Behavior in Adélie Penguins, Univariate and Numerical Taxonomic Approaches; — Laboratory Investigations of Imprinting; — Aspects of Learning in the Ontogeny of Bird Song, Where, From Whom, When, How Many, Which and How Accurately?; — Social Experience and Primate Cognitive Development; — Infant Independence in Yellow Baboons; — Genes, Environment and Development of Temperament in Young Human Twins; — The Development of Sex Differences in Human Behavior, Cultural Impositions or a Convergence of Evolved Response-Tendencies and Cultural Adaptations?; — *Mus musicus*: The Developmental Orchestration of Selected Movement Patterns in Mice; — The Ontogeny of Ultrasound Production in Rodents; — Social Play, Structure, Function and the Evolution of a Cooperative Social Behavior; — Evolutionary Biological Models of Animal Play Behavior; — Ontogeny of Tool Use by Non Human Animals.

Il est à noter que l'Ethologie de l'Homme n'a pas été négligée et l'auteur doit en être félicité.

Armin HEYMER

KUHLMAN D. "Das lebende Riff" édition Landbuch Verlag GmbH, 1984. B.P. 160, 3000 Hannover 1, R.D.A.

On peut compter par bibliothèques entières les livres concernant les récifs de Coraux, en France ou ailleurs, mais d'habitude ces travaux décrivent seulement certains aspects de ce fameux écosystème marin ou seulement certaines zones récifales. Or, « Le récif vivant » de Kühlman — volume de 186 pages, format 24 × 80, admirablement illustré — répond à la plupart des questions que soulève ce biotope océanique complexe et très ancien.

L'auteur, naturaliste plongeur, passionné et infatigable, doublé d'un photographe de grand talent, connaissant bien la vie des Coraux, a eu un contact direct avec les plus importants récifs coralliens du monde entier. Il nous présente cette vie merveilleuse dans 150 photos couleurs, dont les images ne sont pas muettes, mais dotées d'explications diverses, de noms scientifiques, de lieux de provenance, etc...

Sans même s'en apercevoir, le lecteur est initié à tous les « mystères » de cette « vie sous-marine fantastique », selon l'expression de l'auteur et de cet écosystème unique, qui occupe à lui seul 1 : 23 000 000 km² de la ceinture tropicale de l'océan mondial : le développement, la croissance, la structure et la construction des récifs, les facteurs du milieu (courants, soleil, température, etc.), le métabolisme du calcium, leur nutrition spéciale et autres problèmes de physiologie ou leurs ennemis.

L'auteur met aussi en relief leur importance actuelle et pour l'histoire de la Terre, le tout exposé avec une haute compétence en 58 pages, illustrées par 80 photos en noir et blanc et des croquis explicitants ces problèmes.

Le succès de ce livre fut tel que, dès sa parution (1984) il est traduit en Anglais par Arco — New-York, sous le titre "The living Reefs".

Dr. Doc. M. BACESCU, Roumanie

ANALYSES D'OUVRAGES BOOK REVIEWS

Klein, D. "Das Ich und die Welt" (The Self and the World)
Verlag Cotta, 1984, P.B. 160, 3000 Hannover, F.R.G.

On peut compter sur différents auteurs les livres concernant les écrits de C. Klein, en France en particulier, mais il est intéressant de constater que dans certains espaces de ce dernier existent des livres qui ne sont pas traduits. Or, « le moi vivant » de Klein, qui a été révisé en 1967, contient 24 x 50 illustrations illustrées et traduit à la fin de la question des soins de soins médicaux complètes et les autres.

L'œuvre de Klein est présentée de manière claire et double à un chapitre de la grande œuvre. Klein a écrit de nombreux livres et en a écrit de nombreux autres. Il a écrit de nombreux livres et en a écrit de nombreux autres. Il a écrit de nombreux livres et en a écrit de nombreux autres.

Le livre « le moi vivant » de Klein est un livre qui est très intéressant. Il est très intéressant de lire les livres de Klein, car ils sont très intéressants. Ils sont très intéressants et ils sont très intéressants.

Le livre « le moi vivant » de Klein est un livre qui est très intéressant. Il est très intéressant de lire les livres de Klein, car ils sont très intéressants. Ils sont très intéressants et ils sont très intéressants.

Borchard, G.M. and M. Borchard, 1978. The Book
of the World. Cambridge, Mass. Harvard University Press.
P.B. 32.50.

Le livre « le moi vivant » de Klein est un livre qui est très intéressant. Il est très intéressant de lire les livres de Klein, car ils sont très intéressants. Ils sont très intéressants et ils sont très intéressants.

Le livre « le moi vivant » de Klein est un livre qui est très intéressant. Il est très intéressant de lire les livres de Klein, car ils sont très intéressants. Ils sont très intéressants et ils sont très intéressants.

Le livre « le moi vivant » de Klein est un livre qui est très intéressant. Il est très intéressant de lire les livres de Klein, car ils sont très intéressants. Ils sont très intéressants et ils sont très intéressants.

Directeur gérant de la publication : J. SOYER

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays.

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Les auteurs sont priés de se conformer aux indications suivantes :

TEXTE

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne sur le recto seulement de feuilles numérotées (ne pas excéder 20 pages) sont présentés en trois jeux complets, sous leur forme définitive.

Le titre du manuscrit doit être le plus court possible; il est suivi du prénom et du nom de l'auteur (ou de chacun des auteurs) ainsi que de l'adresse (ou des adresses) du Laboratoire dans lequel a été effectué le travail.

Chaque manuscrit comportera :

- un résumé en français de 15 lignes maximum figurant en début d'article, suivi de sa traduction en anglais,
- des mots clés français et anglais (6 au maximum) permettant un traitement rapide par les revues analytiques,
- un titre abrégé pour haut de page (60 signes et espaces au plus),
- la traduction anglaise du titre de l'article,
- une liste hors texte des légendes des illustrations et leur traduction en anglais,
- une liste hors texte des légendes des tableaux numérotés en chiffres romains et traduites en anglais.

Les noms d'auteurs figurent en capitale ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques (genres, espèces, sous-espèces) en italiques ou soulignés d'un seul trait.

Les références bibliographiques des auteurs cités dans le texte sont regroupées à la fin du manuscrit dans l'ordre alphabétique des noms d'auteur; elles doivent être conformes aux modèles suivants :

GRIFFITHS C.L., and J.A. KING, 1979. Some relationships between size, food availability and energy balance in the Ribbed Mussel *Aulacomya ater*. *Mar. Biol.*, **51** (2) : 141-150.

EAGLE R.A. and P.A. HARDIMAN, 1977. Some observations on the relative Abundance of species in a benthic community. In *Biology of Benthic Organisms*. Edited by B.F. Keegan, P.O. Ceidigh and P.J.S. Boaden. Pergamon Press, Oxford-New York, 197-208.

Le titre des périodiques doit être abrégé d'après les règles internationales (World list of Scientific Periodicals).

Les notes infrapaginales et les remerciements seront aussi brefs que possible.

ILLUSTRATIONS

Les figures au trait doivent être soigneusement exécutées à l'encre de chine sur papier calque assez fort, bristol, carte à gratter, papier millimétré bleu. Il est exigé des lettres et chiffres « transfert » par caractères autocollants (de préférence « Futura ») pour le lettrage et la numérotation, dont la taille tient compte de la réduction à supporter. Les figures sont regroupées au maximum en planches dont la justification pleine page est $17 \times 24,35$ cm une fois réduites (penser à retrancher la légende de ces dimensions); largeur d'une colonne : 8,1 cm. Méthode des « rectangles homologues » pour la réduction : tracer les diagonales d'un rectangle de $17/24,35$ cm, les prolonger; tout rectangle admettant ces prolongements comme diagonales correspondra à la justification après réduction. Indiquer le numéro d'ordre des figures en chiffres arabes et le nom de l'auteur au crayon bleu au recto ou au dos. Ne pas inscrire de légende sur les illustrations.

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

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

ÉPREUVES ET TIRÉS À PART

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

25 tirés à part par article sont offerts. Les exemplaires supplémentaires, facturés directement par l'imprimeur doivent être commandés dès réception de l'imprimé spécial joint aux épreuves.

SOMMAIRE — SUMMARY

Carbon budget for a high energy surf zone	A. McLACHLAN and G. BATE	67
Comparative study of Mercury and Cadmium exposure in a freshwater fish (<i>Brachydanio rerio</i>); histological microanalysis of Cd-induced mineral concretions	Ph. DELAMARRE and M. TRUCHET	79
The embryonic development of the Octopus <i>Scaevargus unicirrhus</i> (Mollusca, Cephalopoda). Additional data and discussion	S. von BOLETZKY	87
Composition et fluctuations des peuplements de Cladocères dans deux lacs-tourbières du Massif Central (France)		
<i>Composition and fluctuations of Cladoceran communities in two Peat-Bogs of the Massif Central (France)</i>	A.J. FRANCEZ	95
Étude comparative entre les peuplements de Barbeaux des Barrages de Bermejales et Cubillas (Granada, Espagne)		
<i>Comparative study of the barbel stocks in the reservoirs of Bermejales and Cubillas (Granada, Spain)</i>	J. LUCENA	105
Les populations de Civelles d' <i>Anguilla anguilla</i> L. en migration dans l'estuaire de la Gironde (France)		
<i>Migrating glass-eel populations (Anguilla anguilla L.) in the Gironde estuary (France)</i>	I. CANTRELLE	109
<i>Hymenolepis claudevaucheri</i> n. sp. (Cestoda : Hymenolepididae), premier Helminthe connu chez le plus petit Mammifère vivant, <i>Suncus etruscus</i> (Savi, 1822) (Insectivora : Soricidae). Révision critique des Cyclophyllidae décrits chez <i>Suncus murinus</i> (Linnaeus, 1766)		
<i>Hymenolepis claudevaucheri</i> n. sp. (Cestoda : Hymenolepididae), first record of a helminth in the smallest known living mammal, <i>Suncus etruscus</i> (Savi, 1822) (Insectivora : Soricidae). Critical revision of the Cyclophyllidae described in <i>Suncus murinus</i> (Linnaeus, 1766)	S. MAS-COMA, R. FONS, M.T. GALAN-PUCHADES et M.A. VALERO	117
Le phytobenthos de la frange infralittorale dans le port de Port-Vendres (Pyrénées-Orientales, France). Deuxième partie		
<i>The phytobenthos of the infralittoral fringe in the Port-Vendres harbour (Pyrénées-Orientales, France). Second part</i>	J. MARCOT-COQUEUGNIOT, C.F. BOUDOURESQUE et T. BELSHER	127
Flore marine de la région de Cabo Frio (Brésil). 4. Sur une espèce nouvelle du genre <i>Peyssonnelia</i> (Cryptonémiales : Rhodophyta)		
<i>Marine flora of Cabo Frio (Brazil). 4. On a new species of Peyssonnelia (Cryptonemiales : Rhodophyta)</i>	Y. YONESHIGUE	133
<i>Lionorus carapinus</i> (Goode et Bean, 1883) (Pisces, Macrouridae) et <i>Synaptura lusitanica</i> Capello, 1868 (Pisces, Soleidae) en Méditerranée		
<i>Lionorus carapinus</i> (Goode and Bean, 1883) (Pisces, Macrouridae) and <i>Synaptura lusitanica</i> Capello, 1868 (Pisces, Soleidae) in the Mediterranean Sea	J. MATALANAS	139
Rythmes et rations alimentaires des juvéniles de deux espèces de Pleuronectiformes de Méditerranée occidentale.		
<i>Feeding periodicity and rations of the juveniles of two species of Western Mediterranean Pleuronectiforms</i>	L. TITO DE MORAIS	141
Feeding ecology of littoral Gobbid and Blennioid fishes of the Banyuls area (Mediterranean Sea). II. Prey selection and size preference	C. DIETER ZANDER and JOACHIM BERG	149
Analyses d'ouvrages / Book reviews.		159