

ISSN 0240-8759

# Vie et Milieu

Vol. 35 n° 2 — Juin 1985

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 et du Centre National de la Recherche Scientifique

---

**Abonnements/Subscriptions 1985**

	FRANCE	AUTRES PAYS
Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i> .....	490 F	620 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 1985 :	FRANCE 120 F	ÉTRANGER 140 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, 1985, 35 (2)

### SOMMAIRE — SUMMARY

- Alimentation de *Rutilus alburnoides hellenicus* Stephanidis (Pisces, Cyprinidae) dans le Lac Trichonis, Grèce  
*The feeding of Rutilus alburnoides hellenicus Stephanidis (Pisces, Cyprinidae) in lake Trichonis, Greece.* C. DAOULAS 63
- Application des modèles de distribution d'abondance aux communautés zooplanctoniques. II. Structure du peuplement d'un lac subantarctique.  
*The use of abundance distribution models in the study of zooplankton communities. II. Structure of a subantarctic community.* N. LAIR, M. AMANIEU, T. LAM HOAI et G. LASSERRE 69
- Population dynamics of three brackish water Isopods species (Crustacea) in the Lagoon system of Bages-Sigean (France). II. Life cycles, sexual activity and fecundity.  
J. KOUWENBERG and S. PINKSTER 79
- Pseudanthessius thorelli* (Brady, 1880) (Copepoda, Poecilostomatoidea, Pseudanthessidae) : redescription et présence en Méditerranée.  
*Pseudanthessius thorelli (Brady, 1880) (Copepoda, Poecilostomatoidea, Pseudanthessidae) : redescription and presence in the Mediterranean Sea.* J.H. STOCK et S. WEINBERG 93
- Comparaison des communautés frondicoles des Coléoptères du Cèdre (*Cedrus atlantica* Mannetti) en France (Provence) et au Maroc (Moyen-Atlas).  
*Communities of Crown coleoptera on cedar trees (Cedrus atlantica Manetti) of France (Provence) and of Morocco (Middle Atlas).* M. MOUNA, L. BIGOT et J.P. FABRE 99
- Glugea stephani* Hagenmüller, 1899, Microsporidie parasite du Flet, *Platichthys flesus* (Linné, 1758) du littoral Languedocien. Importance du régime alimentaire de l'hôte dans le cycle saisonnier du parasite.  
*Glugea stephani Hagenmüller, 1899, a microsporidian parasite of the flounder Platichthys flesus (Linné, 1758) from the Languedoc coast line. Significance of the host diet on the seasonal cycle of the parasite.* M. BEKHTI, R. VIANET et G. BOUIX 107
- Preliminary chemical and physical observations during summer 1980, on a silled embayment in the Ionian Sea.  
N. FRILIGOS, A. THEOCHARIS and D. GEORGOPOULOS 115
- Réponses de *Potamopyrgus jenkinsi* (Gastropoda, Hydrobiidae) face à un herbicide, le 2,4,5-T : survie, reproduction et énergie métabolique disponible chez les individus différenciés par un marqueur : le fer.  
*Response of Potamopyrgus jenkinsi (Gastropoda, Hydrobiidae) to the weed-killer, 2,4,5-T : survival reproduction and available metabolic energy of individuals differentiated by an iron marker.* C. CHAISEMARTIN et G. RÉAL 127
- Analyses d'ouvrages — Book reviews. 135



# ALIMENTATION DE *RUTILUS ALBURNOIDES HELLENICUS* STEPHANIDIS (PISCES, CYPRINIDAE) DANS LE LAC TRICHONIS, GRÈCE

*The feeding of Rutilus alburnoides hellenicus Stephanidis  
(Pisces, Cyprinidae) in Lake Trichonis, Greece*

Charalambos DAOULAS

Institute of Oceanographic and  
Fisheries Research,  
16604 Hellinikon, Athens, Greece

POISSONS  
*RUTILUS ALBURNOIDES HELLENICUS*  
ALIMENTATION  
LAC TRICHONIS

**RÉSUMÉ.** — Le régime alimentaire de *R. alburnoides hellenicus* a été examiné durant les années 1978-1979 dans le lac Trichonis (lac oligotrophique). Le rythme de nutrition diminue durant la période de reproduction (mai-juillet) et durant les mois d'hiver (décembre-mars). Le spectre d'alimentation est large et comprend des organismes animaux et végétaux aussi bien que des détritiques. Le plancton est l'élément dominant de l'alimentation. Le pourcentage des aliments d'origine animale est plus important durant la période juillet-février. Celui des aliments d'origine végétale augmente avec la taille de l'animal.

FISHES  
*RUTILUS ALBURNOIDES HELLENICUS*  
FEEDING  
LAKE TRICHONIS

**ABSTRACT.** — The diet of *R. alburnoides hellenicus* was examined during 1978-1979 in the oligotrophic greek Lake Trichonis. Feeding activity declined during reproduction (May-July) and during periods of low temperature (December-March). Feeding spectrum is wide and includes animal and plant organisms, and detritus. Plankton is the main source of food. Animal food contributed significantly to the diet of the fish during March-June and vegetable food during July-February. The proportion of vegetable food seems to increase with body length.

## INTRODUCTION

En Grèce, *Rutilus alburnoides hellenicus* vit uniquement dans les lacs Trichonis et Lyssimachia et dans la rivière Pinios (Economidis, 1973). La bibliographie disponible concerne la diagnose (Stephanidis, 1939) et la biologie de la reproduction (Daoulas, 1984).

L'espèce étudiée, bien que sans valeur commerciale, peut, par son abondance et sa place dans la pyramide alimentaire, jouer un rôle important

comme proie des Poissons carnivores dans le lac Trichonis, ou comme nourriture de Poissons élevés.

La connaissance du comportement alimentaire des Poissons dans les conditions variables du milieu étant un élément important pour l'exploitation orthologique des populations naturelles, les éléments apportés par le présent travail (rythme annuel de nutrition et éthologie alimentaire) peuvent contribuer à la planification de l'exploitation du Trichonis (lac oligotrophe de 97 km<sup>2</sup> de surface, présentant des potentialités de pêche et d'aquaculture).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel provenant du lac Trichonis est récolté par échantillonnages mensuels (mars 1978-février 1979) à l'aide d'une senne (ouverture de la maille du filet 0,8 mm); durée de pêche 15 min. Les pêches sont répétées aux mêmes stations afin que les résultats soient comparables. A partir de chaque pêche, l'échantillon mensuel représentatif est pris par échantillonnage aléatoire et fixé au formol à 7 %.

Un total de 1 365 individus a été récolté (longueur à la fourche ( $L_f$ ), 30-84 mm). Au laboratoire, après suppression du fixateur et de l'humidité excessive, les mesures suivantes ont été effectuées : longueur  $L_f$  en mm, poids brut et net (précision 0.1 g), sexe, poids des gonades (précision 0.1 g), 10-12 écailles ont été prélevées pour estimer l'âge, longueur du tube digestif en mm.

Le contenu du tube digestif de chaque individu a été pesé (précision 0.1 g) après l'enlèvement des tissus, du mucus et de l'humidité excessive avec du papier filtre.

Le pourcentage de chaque type d'aliment a été estimé selon la méthode de recouvrement sur une surface donnée. La surface utilisée a été un disque Pétri divisé en 576 carrés ( $3.3 \times 3.3$  mm); l'examen du pourcentage de contribution alimentaire spécifique a été effectué selon la méthode proposée par Daoulas et Economidis (1984).

L'évaluation du dépôt de graisse dans la partie extérieure du tube digestif a été effectuée selon l'échelle de Prozarovskaja (Nikolsky, 1963). Le coefficient de condition (selon Clark) ainsi que le rapport gonadosomatique ont été calculés d'après Nikolsky (1963) :

$$\text{Coefficient de condition} = \frac{100 \times \text{poids net du corps}}{(L_f)^3 \text{ en cm}}$$

$$\text{Rapport gonado-somatique} = \frac{\text{Poids des gonades} \times 100}{\text{Poids net du corps}}$$

Le degré de similitude nutritionnelle entre les 2 sexes et les individus de différentes tailles a été estimé selon Shorigin (1952). Cette méthode est basée sur les comparaisons entre les pourcentages de contribution alimentaire spécifique des 2 sexes ainsi que des différents groupes de longueur; le degré de similitude nutritionnelle est la somme des plus petits pourcentages de contribution alimentaire pour un sexe ou un groupe de longueur donné. L'indice de réplétion a été exprimé en ‰ : les Poissons dont le tube digestif était vide n'ont pas été retenus (Borutsky *et al.*, 1961).

Les résultats de l'alimentation sont présentés dans des tableaux et des diagrammes cycliques. Le rayon de chaque diagramme représente la fréquence de chaque aliment (f), l'arc, le pourcentage de contribution (N) et le rayon de la périphérie discontinue, la

racine carrée du taux de réplétion (‰) du tube digestif (Borutsky *et al.*, 1961, Hureau 1970).

## RÉSULTATS

Les variations annuelles de l'indice de réplétion sont examinées sans distinction de sexe (Fig. 1A), parce que les valeurs mensuelles moyennes des mâles et des femelles ne diffèrent pas significativement au seuil de 5 %; les plus hautes valeurs de cet indice ont été observées en août (192 ‰), les plus basses en mars (18 ‰). En général, l'indice de réplétion est bas (22-72 ‰) pendant la période de pointe ou de maturité (mai-juillet) et pendant les mois de basses températures (décembre-mars). Le

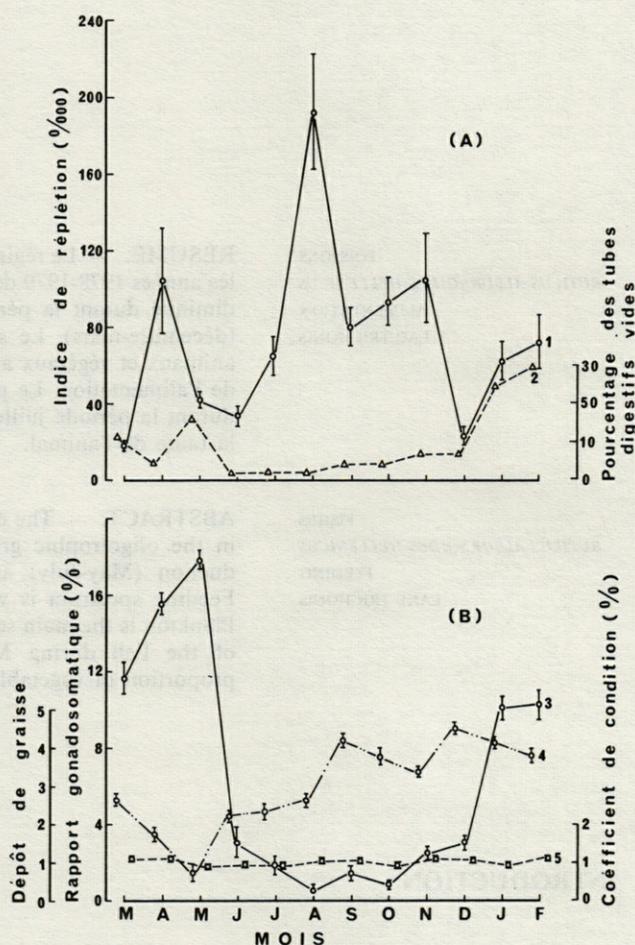


Fig. 1. — Variations mensuelles de l'indice de réplétion (1) et du pourcentage des tubes digestifs vides (2) (A), du rapport gonadosomatique (3), du dépôt de graisse (4) et du coefficient de condition (5) (B), au seuil significatif 95 %, de *R. alburnoides hellenicus* (1978-1979).

Monthly variation of the mean fullness index (1) and percentage of empty alimentary tract (2) (A), gonadosomatic index (3), index of fat richness (4) and condition coefficient (5) (B), with 95 % confidence intervals, of *R. alburnoides hellenicus* (1978-1979).

pourcentage des tubes digestifs vides était plus grand (Fig. 1A) pendant les mois froids (janvier-février) et le début de la période de maturité (mai).

Les dépôts de graisse dans le tube digestif, ainsi que le coefficient de condition (selon Clark) sont en corrélation positive avec l'indice de réplétion des tubes digestifs et en corrélation négative avec le poids des gonades (Fig. 1B).

Il faut noter que le paramètre qui présente la plus grande variabilité est le dépôt de graisse dans le tube digestif.

La comparaison qualitative et quantitative du régime alimentaire des mâles et des femelles a révélé une haute similitude nutritionnelle (84,6-96,2 %). Au

contraire, les Poissons de différentes tailles présentaient une similitude nutritionnelle basse (45,5-64,5 %). Pour ces raisons, la nourriture est examinée selon les classes de taille ( $L_f$  : 30-49 mm, 50-69 mm et 70-89 mm) et sans distinction de sexe. Le spectre de l'alimentation de l'espèce examinée est vaste (Tabl. I,A) il contient des animaux, des plantes et des organismes en décomposition. Les organismes planctoniques du lac représentent la plus grande fréquence dans le régime alimentaire. Les Cladocères, *Daphnia longispina*, *Daphnia hyalina*, *Bosmina longirostris* et *Diaphanosoma brachyurum* sont présents presque tous les mois (f : 8,6-100 %). Les Copépodes, *Cyclops vicinus* et *Cyclops* sp. sont présents plutôt en avril et juin (49,5 % et 50,5 %

Contenus stomacaux	Mois											
	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F
Cyanophyceae						7,4	15,7	10,9				
Chlorophyceae	54,4	46,8	13,1	15,5	77,7	83,9	60,8	47,3	60,0	21,8	49,2	67,2
Bacillariophyceae	61,6	70,3	34,2	21,0	37,8	54,3	39,2	33,9	23,3	13,9	36,5	50,8
Chrysophyceae	14,7	17,1	7,9	8,5	24,4	40,7	45,1	27,3	13,3			
Dinophyceae	7,3	13,5	10,5	4,5	20,0	13,6	17,6	29,8				
<i>Potamogeton lucens</i>	13,0				6,6				0,5			
<i>Sparganium erectum</i>	1,1	4,5		0,5	8,9	9,9	1,9	0,6		1,1	6,3	4,5
Spongillidae		1,8		1,5		1,2	3,9					
<i>Tubifex tubifex</i>	5,1	0,9		0,5								
<i>Dreissena polymorpha</i> (Larvae)				23,0	13,3	7,4	1,9					
Hirudinea				1,0								
<i>Daphnia hyalina</i> et <i>Daphnia longispina</i>	83,6	100,0	100,0	100,0	35,5	8,6		36,3	40,0	21,8	47,6	26,2
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>		31,5	18,4	24,8	17,8		7,8	24,8	18,8	26,8	19,0	
<i>Bosmina longirostris</i>		13,5	15,8	85,5	26,6		25,5	80,6	56,6	75,4	34,9	
<i>Cyclops vicinus</i>	19,8	49,5	7,9	50,5	15,5	2,7	5,9	6,7	1,1	3,3		1,5
Ostracoda				6,5	8,9	7,4	1,9	42,4	14,4	5,6		
<i>Gammarus roeselii</i>	14,1	18,0	5,2	22,0	24,4		3,9	4,2			11,1	1,6
<i>Asellus aquaticus</i>	5,1	1,8									3,1	1,0
Hydrachnellae		9,9	2,6	0,5	4,4	2,5		0,6				4,9
Odonata larvae		1,8	10,5	9,5	6,3							
Ephemeroptera larvae				13,0								
Coleoptera imago			2,7	23,7	1,5							
Diptera larvae	6,7	9,9	7,9	24,0	28,9	11,1	33,3	2,4	15,5	10,6	14,3	21,3
Diptera imago		11,7	15,8	2,5	15,5							
<i>Blennius fluviatilis</i>		2,7					1,9				1,6	
<i>Rutilus rubilio</i> (oeufs)		1,7	44,1									
Détritus	21,4				46,6	88,8	64,7	40,0	56,6	21,8	73,0	54,1
Sable	3,4				15,5	38,3	13,7	0,6	6,6	1,7	44,4	26,2

Tableau 1. — En haut, spectre alimentaire mensuel (% fréquence) de *R. alburnoides hellenicus* (1978-1979). En bas, contribution des différents groupes à l'alimentation de *R. alburnoides hellenicus* (1978-1979).

Above, monthly food spectrum (% frequency) of *R. alburnoides hellenicus* (1978-1979). Below, contribution of the various groups to the feeding of *R. alburnoides hellenicus* (1978-1979).

Contenus stomacaux	Mois											
	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F
Algae et Diatoma	25,1	33,3	16,4	6,6	48,3	68,5	57,4	57,9	50,5	38,3	58,6	72,2
Macrophyta	15,6	1,0		1,1	1,6	1,5	1,0	1,0	0,2	8,2	6,2	1,0
Spongia		0,1		0,1		0,2	0,3					
Oligochaeta	0,5	0,1		0,3								
Hirudinea				0,1								
Bivalvia (Larvae)				1,4	0,8	0,6	1,3					
Cladocera	42,8	45,0	65,5	60,5	18,3	0,4	3,5	29,7	21,1	34,6	10,4	7,1
Copepoda	4,3	6,3	5,1	12,2	2,1	0,1	0,9	0,6	0,1	4,9		1,2
Ostracoda				1,6	1,1	0,3	0,2	7,8	1,9	0,8		
Amphipoda	2,0	2,0	4,1	4,8	3,4		0,8	0,9			0,6	0,3
Isopoda	0,5	0,1	1,2								0,7	0,2
Hydrachnaellae		0,6	0,5	1,2	0,1	0,4		0,1				0,2
Insecta (Larvae et imago)	1,4	3,2	7,2	10,1	7,6	0,9	8,6	0,5	2,1	3,8	1,3	1,1
Pisces		0,1					6,7				1,6	
Oeufs de poissons	1,7	8,2										
Détritus	5,6				16,7	27,1	19,2	2,4	24,1	9,4	20,6	16,7

respectivement), moins les autres mois (1,4-15,8 %). Les Chlorophyceae, *Oedogonium* sp., *Spirogyra* sp., *Zygnema* sp., *Closterium* sp., *Mougeotia* sp. et *Ankistrodesmus* sp., ainsi que les Bacillariophyceae, *Cyclotella trichonidea*, *Melosira* sp., *Symbella* sp. et *Navicula* sp. sont présents tous les mois (13,1-60,8 % et 21,0-70,3 % respectivement), tout comme les Chrysophyceae (*Dinobryon divergens*), les Dinophyceae (*Ceratium hirundinella* et *Peridinium* sp.), et les Cyanophyceae (*Anabaena* sp.). Les pourcentages de contribution des nourritures selon les groupes taxonomiques sont donnés/ Tableau I,B. Les Cladocères sont dominants en mars, juin (42,8-60,5 %), les Algues et les Diatomées en juillet-février (38,3-72,2 %). Il faut signaler que le pourcentage des animaux est maximum en mars-juin (53,7-92,3 %) et celui des plantes en juillet-février (55,9-97,1 %). Les plantes en décomposition (détritiques) sont présentes seulement en mars et juillet (2,4-27,1 %). Le pourcentage des Entomostracés (Cladocères, Copépodes et Ostracodes), des Malacostracés (Amphipodes et Isopodes) et des Insectes (larves et formes adultes) varie de 0,1 à 12,2 %. De même, le pourcentage dans le régime alimentaire des Macrophytes (*Potamogeton lucens* et *Sparganium erectum*) est faible (0,1-15,6 %).

Le pourcentage de contribution (N) et de fréquence des ressources varie avec les différentes classes de taille (Fig. 2) selon la saison d'alimentation du Poisson. De mars à juillet, les Entomostracés dominent dans le régime alimentaire des 3 classes de taille ( $L_f$ : 30-49 mm, 50-69 mm et 70-89 mm), (f : 8,6-100 % et N : 34,3-74,4 %), tandis que, pendant les autres mois, dominent les Algues, les Diatomées, les Macrophytes et les détritiques qui d'ailleurs présentent de hautes valeurs d'indice de réplétion (Fig. 2, trait discontinu). Le pourcentage de contribution des Entomostracés et le pourcentage total de contribution des animaux diminuent avec la taille du Poisson. Cette diminution est plus importante chez les grands individus ( $L_f$ : 70-89 mm) que chez les Poissons de taille moyenne ( $L_f$ : 50-69 mm).

## DISCUSSION

D'après les résultats, les Poissons examinés ne se nourrissent ni des mêmes espèces, ni avec la même intensité pendant toute l'année. L'activité alimentaire du Gardon est ralentie ou accélérée, comme celle de l'espèce voisine *Rutilus rubilio* (Daoulas et Economidis, 1984), par les variations des paramètres physicochimiques et biologiques du lac et par l'état physiologique de l'individu.

Dans le lac Trichonis, les paramètres physicochimiques de l'eau, à l'exception de la température, ne varient guère pendant l'année (Koussouris 1981, Koussouris et Friligos, 1983). L'accélération du

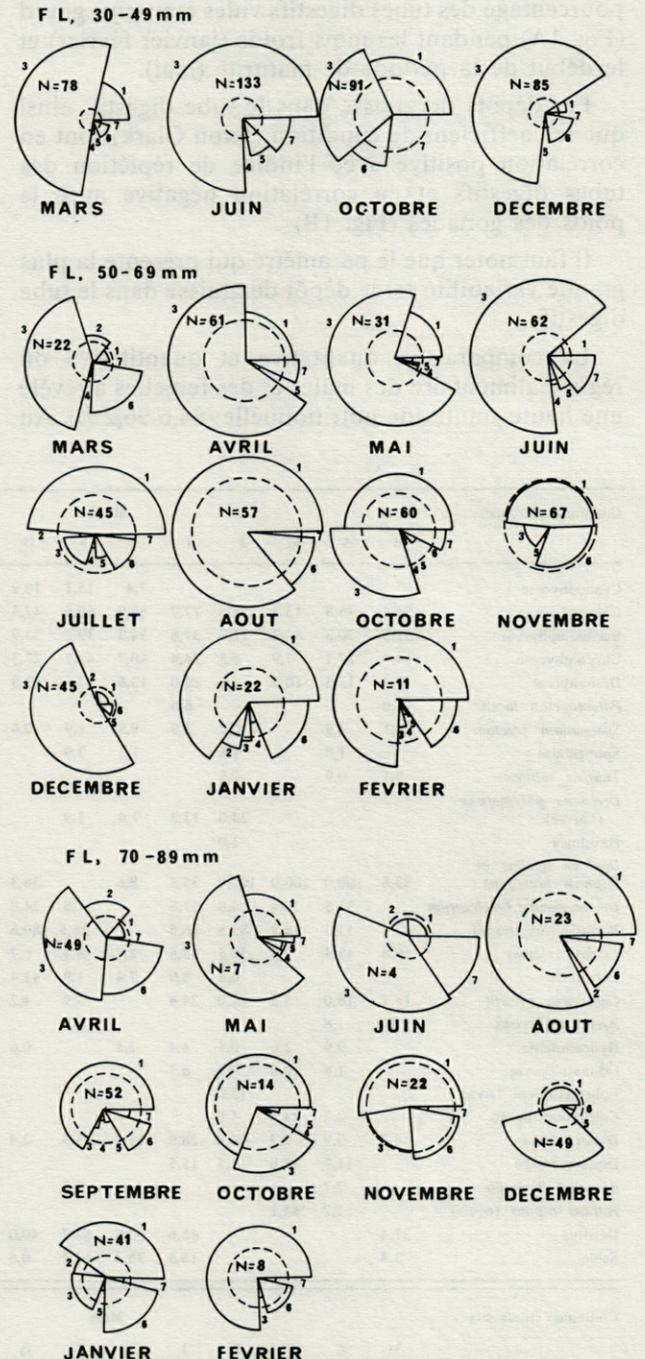


Fig. 2. — Spectre alimentaire de *R. alburnoides hellenicus* durant 1978-1979 pour différents groupes de taille.

*Feeding spectrum of R. alburnoides hellenicus during 1978-1979 for different size groups.* 1, *Algae*; 2, *Macrophyta*; 3, *Entomostraca*; 4, *Malacostraca*; 5, *Insecta*; 6, *Detritus*; 7, *Autres*; *Miscellany*.

rythme de l'alimentation de *R. alburnoides hellenicus*, due à l'augmentation de la température, peut avoir lieu de mi-avril à mi-novembre. L'alimentation est toutefois ralentie de mai à juillet, par la maturité sexuelle de l'espèce (Daoulas, 1984).

Ceci serait dû à la diminution de l'espace ventral, occupé par les produits génitaux, et aux mesures que prend l'espèce pour se protéger de ses prédateurs (*Anguilla anguilla* et *Silurus aristotelis*): différenciation de la structure du stock en petits groupes, limitation de son mouvement dans le lac, migration nyctémérale verticale et occupation le jour du domaine algal dense du fond. Par ailleurs, les espèces du zooplancton, consommées durant cette période, ne donnent pas de hautes valeurs de l'indice de réplétion contrairement aux végétaux dont le poids somatique est plus élevé.

La dominance des organismes animaux ou végétaux dans le régime alimentaire a un caractère saisonnier, fait à relier avec la présence quantitative et qualitative de ces organismes dans le lac. En effet, la quantité de zooplancton y est plus importante de mars à juin (Koussouris, 1981), et celle du phytoplancton de mars à septembre (Koussouris et Friligos, 1983).

Le caractère alimentaire bien que mixte (zoophytophage) est à dominance zoophage car le rapport de la longueur du tube digestif (1) sur la longueur du corps ( $l/L_f$ ) est inférieur à 1 comme chez les Poissons zoophages (Borutsky *et al.*, 1961) pour les 3 classes de tailles examinées (1 : 0,34, 1 : 0,53 et 1 : 0,71 respectivement). La nourriture d'origine végétale, de basse valeur calorique (Ermolin, 1981), joue un rôle secondaire dans le régime alimentaire. Les organismes végétaux contribuent à l'alimentation du Poisson, car l'oligotrophie du lac Trichonis ne favorise pas un grand développement des organismes zooplanctoniques. La biomasse zooplanctonique de ce lac est très faible par rapport aux autres lacs similaires. D'après Koussouris (1981), cette biomasse varie de 7 à 21 mg/m<sup>3</sup>, tandis que dans les lacs oligotrophes de Maggiore (Shuskina, 1966) et de Scandinavie (Taivonen, 1972), la biomasse zooplanctonique est de 1 g/m<sup>3</sup> et 1,2-4,1 g/m<sup>3</sup> respectivement.

L'oligotrophie du lac Trichonis explique le vaste spectre de nutrition observé chez le Gardon. D'après Nikolsky (1965), le spectre de nutrition des Poissons se restreint en présence de conditions de grande abondance de nourriture (sténophagie), tandis qu'il s'élargit dans des conditions nutritionnelles limitées.

L'estimation de l'alimentation des Poissons est de grande importance et son étude dans l'environnement naturel présente certaines difficultés, en raison de l'influence de plusieurs facteurs. D'après Borutsky *et al.* (1961), Nikolsky (1965), etc, l'indice de réplétion, le coefficient de condition, le dépôt de graisse, le degré de croissance somatique, l'abondance de la population et sa biomasse donnent une image indirecte de l'alimentation des Poissons. Dans le cas du Gardon, les valeurs du coefficient de condition et du dépôt de graisse se trouvent à un niveau satisfaisant, sauf en été. De même, l'indice de réplétion présente de hautes valeurs pendant plusieurs mois (Fig. 1A). D'après des observations

personnelles (échantillonnage mensuel mars 1978-février 1979), on estime que cette espèce prédomine dans le lac Trichonis.

*R. alburnoides hellenicus* ne semble pas avoir de problèmes alimentaires dans le lac de Trichonis; en effet, son opportunisme alimentaire lui permet, en cas de pauvreté en zooplancton, de se nourrir d'organismes végétaux, abondants dans le lac Trichonis (Koussouris, 1981) et peu consommés par d'autres Poissons.

En conclusion, l'adaptabilité alimentaire de *R. alburnoides hellenicus*, lui donne un vaste spectre trophique et un régime variable selon les classes de tailles. En outre, l'absence de mortalité par pêche, la ponte discontinue (Daoulas, 1984) et la grande surface du lac, assurent à cette espèce des conditions favorables de développement.

REMERCIEMENTS. — Je remercie mes collègues M<sup>me</sup> I. Siokou-Frangou, MM. P. Panayotidis et J. Satsmadjis pour la traduction française du texte, M. Th. Koussouris pour l'aide qu'il m'a apportée pour la détermination des végétaux. Je remercie également M<sup>me</sup> B. Labropoulou-Marouda pour les illustrations.

## BIBLIOGRAPHIE

- BORUTSKY B., V. ASSMAN, N. BOKOVA, A. CHUCHANOVA, R. FORTUNATOVA, K. KARPEVICH et V. ZHELTEKOVA, 1961. Handbook for the study of the food and feeding of fish under natural conditions. Akademiya Nauk Press, Moskva, 262 p. (in russian).
- DAOULAS C., 1984. Reproductive biology of *Rutilus alburnoides hellenicus* Stephanidis (Pisces, Cyprinidae) in lake Trichonis, Greece. *Praktika 1<sup>st</sup> Congr. Oceanogr. and Fish.*, Athens, (in Press), (in greek).
- DAOULAS C. et P. ECONOMIDIS, 1984. The feeding of *Rutilus rubilio* (Bp.) (Pisces, Cyprinidae) in lake Trichonis, Greece. *Cybius*, 8 (2) : 29-38.
- ECONOMIDIS P., 1973. Catalogue des Poissons de la Grèce. *Hell. Ocean. Limnol.*, 11 : 421-599 (en Grec).
- ERMOLIN V.P., 1981. Quantitative characterization of the feeding of bream *Abramis brama* (L.) in Saratov Reservoir. *Vopr. Ichtyol.*, 19 (6) (119) : 1091-1097 (in russian).
- HUREAU J.C., 1970. Biologie comparée de quelques Poissons Antarctiques (Notothenidae). *Bull. Inst. Océanogr.*, Monaco, 68 (1391) : 1-244.
- KOUSSOURIS T., 1981. Environmental studies of a large deep oligotrophic lake (Lake Trichonis-Western Greece). M. Sc. Dissertation in Environmental Resources Course, Department of Biology, University of Salford, England, 46 p.
- KOUSSOURIS T. et N. FRILIGOS, 1933. Phytoplankton composition in relation to environmental factors in an oligotrophic lake, Greece. *Rev. Intern. Oceanogr. Medic.*, 72 : 55-72.



# APPLICATION DES MODÈLES DE DISTRIBUTION D'ABONDANCE AUX COMMUNAUTÉS ZOOPLANCTONNIQUES II. STRUCTURE DU PEUPLEMENT D'UN LAC SUBANTARCTIQUE

*The use of abundance distribution models  
in the study of zooplankton communities.  
II. Structure of a subantarctic community*

N. LAIR,<sup>1</sup> M. AMANIEU,<sup>2</sup> T. LAM HOAI<sup>2</sup> et G. LASSERRE<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Laboratoire de Zoologie,  
Université de Clermont-Ferrand II,

CNRS, UA 138, B.P. 45, 63 170 Aubière

<sup>2</sup>Laboratoire d'Hydrobiologie, CNRS, UA 694, U.S.T.L.,  
34 060 Montpellier

MODÈLE DE DISTRIBUTION  
ZOOPLANCTON  
LAC  
KERGUELEN

**RÉSUMÉ.** — Le peuplement zooplanctonique du lac Studer 2 situé aux îles Kerguelen analysé en termes de biomasse des unités fonctionnelles est un peuplement équilibré. L'ajustement des modèles de distribution d'abondance aux données permet de mettre en évidence qu'il y a alternance de phénomènes de compétition, associés avec les périodes de ponte (illustrés par le Modèle de Motomura) avec des périodes où l'espace écologique est rempli sans qu'il y ait compétition entre les unités fonctionnelles (illustrées par le modèle de Mac Arthur). Les séquences ainsi réalisées assurent la structuration annuelle de la communauté. Le paramètre  $\gamma$  de Mandelbrot tend vers 1 en période d'activité de croissance alors que la distribution d'abondance du peuplement est la plus simple, illustrant les périodes où la gestion des abondances dans la communauté est optimale.

DISTRIBUTION MODEL  
ZOOPLANKTON  
LAKE  
KERGUELEN

**ABSTRACT.** — The analysis of the zooplankton community of the lake Studer 2 (Kerguelen Islands) with biomass as basis of the functional units shows that it is well balanced. Its organisation is evaluated by comparison between theoretical distribution of Motomura, Preston, Mac Arthur and Mandelbrot's models and observed data. The alternance of egg-laying periods correlated with data fitting Motomura's model, and periods where ecological space is filled and the species are distributed according to Mac Arthur's model, shows existence of competition between functional units. This annual cycle makes the community steady. The  $\gamma$  parameter of Mandelbrot's model tends to 1 in growing activity period, when the community's distribution is simple, corresponding to periods where the management of abundance distribution is at its optimum.

## INTRODUCTION

L'organisation structurale des peuplements peut être interprétée en comparant les distributions d'abondance théoriques prévues par les modèles de distribution les plus couramment utilisés dans la littérature (Ferraris, 1978; Gonzalez, 1979; Amanieu *et al.*, 1981; Amanieu et Lasserre, 1982; Bebars et Lasserre, 1983; Lam Hoai *et al.*, 1983) aux distributions observées. Dans un précédent travail concernant des populations zooplanctoniques dulçaquicoles (Lair, 1983), l'application des modèles de MAC ARTHUR (1957), MOTOMURA (1937), PRESTON, (1948) et MANDELBROT (1958) a permis de mieux comprendre l'organisation et l'évolution de la communauté; aussi dans le présent travail, nous nous proposons de conforter notre opinion selon laquelle la comparaison des distributions théoriques aux données observées est une manière pertinente d'expliquer l'évolution structurale du sous-système zooplancton.

## I. LE MILIEU

Le lac Studer II est situé dans l'archipel des Kerguelen à 50° de latitude Sud et 70° de longitude Est (surface = 21 ha, profondeur 16 m). Ce lac est battu par les vents durant toute l'année; les faibles intensités lumineuses journalières limitent la production primaire. En l'absence de thermocline, il n'y a pas de stratification verticale des organismes et la nourriture algale disponible pour les consommateurs est dispersée dans la masse d'eau sous l'action des vents. Une étude de ce lac a été effectuée de février 1977 à février 1978. Les températures extrêmes relevées durant cette période oscillent entre  $\approx 0^\circ$  et  $8^\circ\text{C}$ , la violence des vents empêchant les eaux d'être prises par la glace. La biomasse algale (mesurée en termes de chlorophylle a) est maximale en mars-avril ( $2,35 \text{ mg/m}^3$ ), puis avec la baisse de la température de l'eau, la quantité de nourriture algale diminue ( $0,3 \text{ mg/m}^3$  en juillet-août) et demeure faible le reste de l'année (Gay, 1981 a).

Dans l'archipel des Kerguelen, on rencontre régulièrement les mêmes zooplanctontes dans des milieux morphométriquement variés (Gay, 1981 b). Les conditions extrêmes de cet environnement exercent une pression sélective vis-à-vis des espèces qu'il peut accueillir. Clarke (1954) a montré que la Richesse spécifique d'un écosystème diminue en fonction de la latitude, pour un habitat de dimensions comparables; il est certain que dans l'hémisphère Sud, où les conditions climatiques sont beaucoup plus rudes qu'à des latitudes comparables de l'hémisphère Nord, la richesse spécifique des milieux de la zone subantarctique va être faible; à cela s'ajoute l'isolement insulaire. C'est ce que l'on

constate au lac Studer 2 où 7 espèces habitent la région pélagique, 2 d'entre elles, peu abondantes étant davantage inféodées à la région littorale et sporadiques. C'est un plancton à Crustacés dominé par le Copépode *Pseudoboeckella volucris*, dont le développement s'étale sur toute l'année, avec une période de ponte de septembre à décembre et par le Cladocère *Daphniopsis studeri* qui présente deux maximums de ponte, l'un en début d'année au moment où la nourriture algale est relativement abondante, l'autre quand la température de l'eau augmente à nouveau; ce second maximum coïncide avec la période de ponte du Copépode (Lair et Gay, sous presse). Les Rotifères sont peu abondants et leur période de reproduction correspond à celle des Crustacés (Lair et Koste, 1984). Ces derniers développent des stratégies étroitement adaptées à cet environnement strict, sous le jeu d'une sélection de type normalisant, avec temps de développement lent, période de ponte étalée, réduction de la fécondité instantanée, stockage de réserves sous forme de pigments; le facteur limitant est la quantité de nourriture, lorsque celle-ci manque et qu'en raison de la température particulièrement basse, les activités métaboliques sont ralenties, ces espèces peuvent changer temporairement d'habitat et rechercher une nourriture benthique (Lair et Gay, sous presse).

Les conditions qui règnent dans ce type d'environnement sévère entraînent une diminution du nombre de niches écologiques; un peuplement faiblement diversifié, composé d'espèces bien adaptées s'installe.

## II. MÉTHODOLOGIE

Le zooplancton a été collecté par traits de filets verticaux au cours de 19 sorties entre le 26 février 1977 et le 11 février 1978. Chaque échantillon moyen est composé de 3 traits de filets verticaux effectués dans la partie centrale du lac et correspond à un volume théorique filtré de  $3 \text{ m}^3$ . Le plancton a été trié et compté avec différenciation des stades de développement des Copépodes, des classes de taille des Cladocères (correspondant aux stades néonate, juvénile et adulte) et des espèces de Rotifères.

Un programme utilisé sur Hewlett Packard 41C mis au point par Lam Hoai *et al.* (1983) a permis de calculer successivement la richesse spécifique (S), la diversité spécifique (H) au moyen de l'indice de diversité de Shannon (1948), l'équitabilité (E, « evenness ») qui permet de rapporter la diversité observée à la diversité maximum, et l'ajustement des 4 modèles de distribution d'abondance, précédemment cités, à nos données. Nous avons convenu (Amanieu, 1981) que le modèle qui s'ajuste le mieux est celui qui conduit aux distributions d'abondances calculées les plus proches des abondances observées. La

distance d'Hellinger est prise comme mesure de proximité. On trouve dans Matusita (1955), puis Gonzalez (1979) les propriétés et la justification du choix de cette distance. Nous nous bornerons à rappeler ici que cette distance (DH) est en pratique mesurée par :

$$D^2 = \sum_i (p_i^{1/2} - \bar{p}_i)^2 \quad \text{avec} \quad p_i = \frac{q_i}{Q} \quad \text{et} \quad \bar{p}_i = \frac{\bar{q}_i}{Q}$$

où  $q_i$  et  $\bar{q}_i$  sont respectivement les abondances observées et calculées,  $Q$  étant la somme des abondances observées dans la distribution.

*Remarques :* Il n'est évidemment pas question là de rejeter tel ou tel modèle comme l'aurait permis l'utilisation de tests statistiques qui ne nous paraissent pas adaptés ici. En effet :

1) Il est très difficile de vérifier la normalité et l'égalité de variances de ces fréquences de distribution, le plus souvent agrégatives.

2) Lorsqu'aucun modèle ne peut être rejeté, il n'y a pas de décision cohérente possible.

La description des modèles et leur signification écologique ainsi que les différentes utilisations dont ils ont été l'objet ont été rapportés précédemment (Amanieu *et al.* 1981, Lair, 1983). Nous avons retenu 4 modèles qui recouvrent un très large spectre de situations écologiques qu'il est raisonnable de retrouver, par hypothèse, dans le site étudié. Dans le contexte écologique décrit ci-dessus, on peut s'attendre — à une structuration de type MOTOMURA, dans la mesure où ce modèle s'adresse à des communautés vivant dans un environnement contraignant, avec une compétition limitée des ressources — ou à une structuration de type MAC ARTHUR, dans la mesure où ce modèle s'adresse à des communautés où vivent peu d'espèces, dans des milieux relativement homogènes et peu étendus. Certaines critiques tendent à montrer que l'hypothèse de la contiguïté exacte et non recouvrante des niches semble une spéculation intellectuelle, mais comme le souligne Daget (1976) Cohen (*in* Daget) a montré que des distributions de MAC ARTHUR ont été observées dans des conditions moins restrictives que celles envisagées par cet auteur.

Contrairement aux modèles de MAC ARTHUR, MOTOMURA et PRESTON qui ont été proposés pour expliquer l'organisation de communautés animales, le modèle MANDELBROT est basé sur la théorie de la communication et sa signification écologique ne paraît pas très claire; aussi nous utiliserons dans une première partie la comparaison des ajustements des modèles de MAC ARTHUR, MOTOMURA et PRESTON aux données recueillies, avant de discuter dans un second temps, de l'intérêt de l'utilisation du modèle de MANDELBROT.

### III. CHOIX DES DONNÉES

La diversité « spécifique » de la communauté est très faible (Fig. 1B) et associée à de faibles équivalences ( $0,20 < H < 1,09$ ). Or une diversité faible caractérise, en principe, un peuplement jeune, à haut pouvoir de multiplication, avec dominance nette d'une ou d'un petit nombre d'espèces, alors qu'une diversité élevée indique une homéostasie plus grande et de ce fait une plus grande maturité du peuplement (Margalef, 1968). On peut se demander, au vu des résultats obtenus, si cette interprétation peut être appliquée sans réserve à ce type de milieu et quelle est, dans ce cas, la valeur de cet indice spécifique au point de vue signification écologique. En outre, nous avons constaté que les résultats des ajustements aux modèles de distribution d'abondance calculés sur la base des effectifs par espèces sont ininterprétables (Fig. 1B), car ils ne correspondent nullement aux observations.

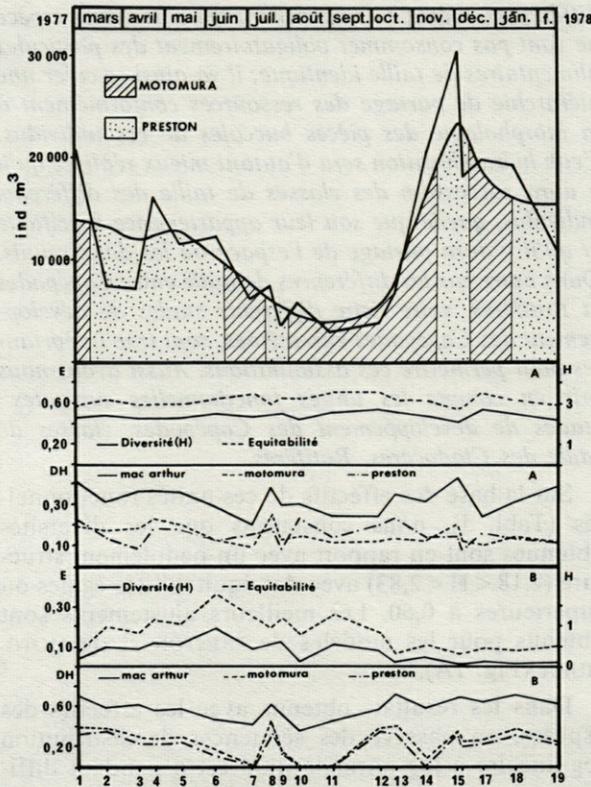
*En fait, l'utilisation de la méthode des modèles de distribution d'abondance exige que l'on choisisse raisonnablement les unités fonctionnelles dont on mesure l'abondance. Lorsque les espèces communautaires ont des tailles ou des activités comparables, on peut assimiler les espèces à ces unités. Les besoins énergétiques associés aux dépenses de croissance, reproduction, maintenance, déplacement pour la recherche de nourriture ou du partenaire etc., varient selon la masse et l'âge des individus et le sexe (ces derniers paramètres sont particulièrement variables chez les Crustacés planctoniques). De plus des individus filtreurs de tailles différentes, même s'ils appartiennent à la même espèce ne vont pas consommer obligatoirement des particules alimentaires de taille identique; il va ainsi se créer une hiérarchie de partage des ressources conformément à la morphologie des pièces buccales de ces individus. Cette hiérarchisation sera d'autant mieux réalisée qu'il y aura succession des classes de taille des différents individus, quelle que soit leur appartenance spécifique et qu'il y aura partage de l'espace ou les deux réunis. Dans notre cas les différences de taille entre Copépodes et Rotifères, voire entre différents stades de développement des Copépodes eux-mêmes, sont trop importantes pour permettre ces assimilations. Aussi avons-nous pris en compte les unités fonctionnelles suivantes : stades de développement des Copépodes, classes de taille des Cladocères, Rotifères.*

Sur la base des effectifs de ces unités fonctionnelles (Tabl. I), nous constatons que les diversités obtenues sont en rapport avec un peuplement structuré ( $2,18 < H < 2,83$ ) avec des équivalences égales ou supérieures à 0,60. Les meilleurs ajustements sont obtenus pour les modèles de PRESTON et de MOTOMURA (Fig. 1A).

Dans les résultats obtenus avec les effectifs des espèces, on observe des séquences de distribution log-linéaire à log-normale qu'il est cependant diffi-

Tabl. I. — Effectifs des unités fonctionnelles (ind/m<sup>3</sup>)  
Functional units in numbers

N° d'échantillon	Date	<i>Pseudoboeckella volucris</i>											Rotifères						
		mâles	femelles	copépodites					nauplii		<i>Daphniopsis</i>				Alona	Pleuroxus	Notholca	Filinia	Keratella
				5	4	3	2	1	4+5+6	1+2+3	classe 3	classe 2	classe 1						
1	26 Février	337	418	5580	6790	6140	1320	480	370	30	32	171	193	42	42	0	14	24	
2	19 Mars	378	332	3320	1570	1150	180	60	0	0	75	53	58	30	24	0	138	196	
3	12 Avril	470	618	3630	1530	530	80	40	16	0	121	190	72	70	24	0	6	40	
4	24 Avril	686	640	6510	5500	1160	240	100	30	0	162	241	157	30	52	0	772	98	
5	14 Mai	652	766	4000	4460	620	160	20	22	0	128	275	237	52	58	0	224	22	
6	9 Juin	996	632	3740	4230	360	100	20	50	0	209	223	280	36	70	0	1412	86	
7	7 Juillet	904	818	1710	2050	140	50	0	0	0	64	132	247	0	0	0	24	0	
8	21 Juillet	692	644	2320	2880	240	80	6	40	70	43	107	109	76	64	12	126	36	
9	28 Juillet	280	320	930	1370	170	40	6	10	30	46	99	147	0	0	6	58	18	
10	11 Août	852	732	1820	1820	220	40	0	0	6	37	51	51	0	0	0	0	40	
11	6 Septembre	480	356	860	760	80	18	0	30	30	117	97	29	0	0	0	24	18	
12	11 Octobre	738	402	900	840	90	6	0	90	400	64	36	10	0	0	30	30	40	
13	23 Octobre	1172	1930	570	590	40	30	50	590	1780	75	32	17	12	6	0	18	6	
14	11 Novembre	2824	2270	1360	190	50	40	1050	3000	9000	540	178	70	0	0	0	30	12	
15	8 Décembre	344	90	320	100	800	3190	7440	3660	14630	94	192	94	0	0	40	126	40	
16	12 Décembre	424	98	380	130	520	1880	3900	8720	1920	87	169	30	0	0	6	36	12	
17	27 Décembre	830	214	1050	1000	4100	6460	1090	3070	1500	102	263	24	0	0	36	126	12	
18	18 Janvier	800	390	1660	1750	7890	2760	1720	830	110	118	232	40	24	0	18	12	18	
19	11 Février	170	30	760	2570	4610	1240	940	40	30	36	159	28	24	80	0	6	0	



cile de mettre en relation avec les événements marquant l'évolution annuelle de la communauté.

Dans la mesure où l'on accorde la même importance à des organismes de tailles aussi variées, l'interprétation que l'on peut donner de ces résultats paraît quelque peu tronquer la réalité : dans le lac Studer, si *P. volucris* domine en nombre, *D. studeri* a une taille supérieure à celle du Copépode, aussi avons-nous choisi d'exploiter les résultats exprimés en biomasse des unités fonctionnelles (Tabl. II), le rôle des effectifs étant secondaire si l'on se place du point de vue transferts d'énergie. Dans ce cas, les Rotifères et les Cladocères littoraux ne jouent qu'un faible rôle car ils représentent une très faible part de la biomasse.

Fig. 1. — Evolution annuelle des effectifs, de la diversité (H) et de l'équitabilité (E). Mesure de l'ajustement au modèle théorique de Motomura, de Preston et de Mac Arthur par la distance d'Hellinger (DH) calculé avec les effectifs des espèces (A) et avec les effectifs des unités fonctionnelles (B).

Annual evolution of numbers of individuals, diversity (H) and evenness (E); criteria of fitness (DH) for different theoretical models of Motomura, Preston and Mac Arthur with species data (A) and functional unit data (B).

Tabl. II. — Biomasses des unités fonctionnelles (mg/m<sup>3</sup>, poids frais)  
*Functional units in biomasses (wet weight)*

N° d'échantillon	Date	<i>Pseudoboeckella volucris</i>											Rotifères					
		mâles	femelles	copépodites					nauplii		<i>Daphniopsis</i>			<i>Alona</i>	<i>Pleuroxus</i>	<i>Notholca</i>	<i>Filinia</i>	<i>Keratella</i>
				5	4	3	2	1	4+5+6	1+2+3	classe 3	classe 2	classe 1					
1	26/2/77	49,80	50,10	518,40	408,30	248,10	28,70	5,6	0,90	0,01	11,30	33,90	15,10	1,13	1,26	0	0,001	0,020
2	19/3	55,90	49,10	308,40	94,40	46,50	3,90	0,69	0	0	3,40	10,50	35,40	0,81	0,72	0	0,011	0,018
3	12/4	56,40	91,40	337,20	92,0	21,40	1,70	0,46	0,03	0	4,20	37,70	51,10	1,89	0,72	0	0,0002	0,003
4	24/4	82,30	94,60	604,80	330,70	46,90	5,20	1,10	0,07	0	9,20	47,80	76,50	0,81	1,56	0	0,061	0,009
5	14/5	78,20	113,30	371,60	268,20	25,05	3,50	0,23	0,05	0	13,90	54,60	60,40	1,40	1,74	0	0,017	0,002
6	9/6	119,50	93,50	347,40	254,30	14,50	2,10	0,23	0,12	0	16,40	44,30	98,70	0,97	2,10	0	0,112	0,007
7	7/7	108,00	121,00	158,90	123,30	5,70	1,10	0	0	0	14,40	26,20	30,20	0	0	0	0,001	0
8	21/7	83,04	95,20	215,50	173,20	9,70	1,70	0,07	0,17	0,03	6,40	21,20	20,30	2,05	1,92	0,001	0,010	0,003
9	28/7	33,60	47,30	86,40	82,40	6,90	0,90	0,07	0,07	0,01	8,60	19,70	21,70	0	0	0,0006	0,004	0,0016
10	11/8	102,20	108,30	169,10	109,40	8,90	0,90	0	0	0	3,00	10,10	17,40	0	0	0	0	0
11	6/9	57,60	52,70	33,40	70,60	3,20	0,20	0	0,07	0,01	1,70	19,30	55,20	0	0	0	0,002	0,001
12	11/10	88,60	59,50	83,60	50,50	3,60	0,12	0	0,18	0,18	0,60	7,10	30,20	0	0	0,003	0,002	0,003
13	23/10	140,60	285,40	52,90	35,50	1,60	0,60	0,60	1,40	0,80	1,00	6,40	35,40	0,32	0,18	0	0,001	0,005
14	11/11	338,90	335,70	126,30	11,40	2,00	0,80	12,20	7,10	4,10	4,10	35,30	254,90	0	0	0	0,002	0,001
15	8/12	41,30	13,10	19,70	6,0	32,30	69,40	86,40	8,70	6,60	5,50	38,10	44,40	0	0	0,004	0,010	0,003
16	12/12	50,90	14,50	35,30	7,80	21,00	40,90	45,30	20,70	0,90	1,80	33,50	41,10	0	0	0,0006	0,002	0,001
17	27/12	99,60	31,70	97,50	60,0	165,70	140,00	12,70	7,30	0,70	1,40	52,20	48,20	0	0	0,003	0,001	0,001
18	18/1/78	96,00	57,70	154,20	105,20	318,80	60,10	20,00	2,00	0,05	2,30	46,10	55,70	0,64	0	0,002	0,0009	0,001
19	11/2	20,40	4,40	70,60	154,00	186,30	27,00	11,00	0,09	0	1,60	31,60	17,00	0,64	2,40	0	0,0002	0

Tabl. III. — Paramètres calculés à partir des biomasses des unités fonctionnelles (S=nombre d'unités fonctionnelles, Q=biomasse totale, H=diversité, E=équitabilité, m=constante de Motomura, m'=constante de Preston,  $\gamma$  et  $\beta$ : paramètres du modèle de Mandelbrot).

*Model parameters fitted on functional unit biomass (S=number of functional units, Q=biomass, H=diversity, E=evenness, m= Motomura's constant, m' : Preston's constant,  $\gamma$  and  $\beta$  : Mandelbrot's parameters.*

N° échantillon	Date	S	Q	H	E	m	m'	$\gamma$	$\beta$	Distance de Hellinger			
										Mac.	Moto.	Prest.	Mand.
1	26/2	16	1372	2,27	0,57	0,46	0,29	1,56	0,77	0,45	<u>0,20</u>	0,29	0,34
2	19/3	14	609	2,27	0,59	0,49	0,43	1,90	0,43	0,39	0,21	0,27	<u>0,20</u>
3	12/4	15	696	2,33	0,59	0,41	0,26	1,84	0,49	0,41	0,29	0,41	<u>0,24</u>
4	24/4	15	1301	2,24	0,57	0,47	0,37	1,75	0,53	0,43	<u>0,18</u>	0,29	0,25
5	14/5	15	992	2,44	0,62	0,44	0,30	1,57	0,80	0,39	<u>0,25</u>	0,42	0,30
6	9/6	15	994	2,49	0,63	0,48	0,38	1,53	0,91	0,38	<u>0,23</u>	0,40	0,33
7	7/7	10	589	2,53	<u>0,76</u>	0,37	0,39	<u>1,32</u>	1,49	<u>0,23</u>	0,46	0,56	0,33
8	21/7	17	630	2,40	0,58	0,46	0,27	1,51	0,92	0,46	<u>0,23</u>	0,45	0,37
9	28/7	15	307	2,60	<u>0,66</u>	0,39	0,24	<u>1,43</u>	1,23	<u>0,38</u>	0,40	0,59	0,39
10	11/8	10	529	2,35	<u>0,70</u>	0,38	0,42	<u>1,40</u>	1,16	<u>0,28</u>	0,39	0,49	0,35
11	6/9	13	293	2,59	<u>0,70</u>	0,36	0,25	<u>1,32</u>	1,66	<u>0,37</u>	0,52	0,66	0,44
12	11/10	14	324	2,42	0,63	0,39	0,27	1,39	1,28	0,43	<u>0,40</u>	0,57	0,45
13	23/10	16	562	1,99	0,49	0,50	0,36	1,80	0,44	0,53	<u>0,10</u>	0,23	0,27
14	11/11	14	1132	2,29	0,60	0,42	0,29	1,43	1,08	0,42	<u>0,31</u>	0,51	0,41
15	8/12	15	371	3,11	<u>0,79</u>	0,50	0,42	1,35	1,78	<u>0,19</u>	0,42	0,55	0,28
16	12/12	15	313	3,22	<u>0,82</u>	0,45	0,31	<u>1,22</u>	2,04	<u>0,24</u>	0,60	0,73	0,37
17	27/12	15	717	2,96	<u>0,75</u>	0,41	0,26	<u>1,35</u>	1,75	<u>0,26</u>	0,51	0,66	0,34
18	18/1	16	918	2,79	0,69	0,41	0,23	1,56	0,97	0,33	0,42	0,57	<u>0,29</u>
19	11/2	14	527	2,49	0,65	0,47	0,37	1,54	0,86	0,32	<u>0,23</u>	0,40	0,27

#### IV. ANALYSE DE LA STRUCTURE DU PEUPEMENT

L'utilisation des biomasses (Tabl. II) permet de rendre compte de l'organisation de la communauté zooplanctonique du lac Studer 2 (Tabl. III). L'indice de SHANNON, qui a l'avantage d'être indépendant de la taille de l'échantillon et d'être applicable à des mesures de biomasses, permet de mettre en évidence la stabilité de ce peuplement dont la diversité fluctue autour de 2,5 bits de févr. à début oct.; à la diminution de sa valeur qui se produit en fin de phase de développement des populations composées essentiellement d'adultes, succède une augmentation temporaire de la diversité au moment où s'amorcent les nouvelles générations estivales (nov.-déc.), puis cet indice diminue progressivement sans atteindre toutefois des valeurs faibles (Fig. 2). La diversité (sur la base du modèle « bâton brisé ») que peut atteindre cette communauté zooplanctonique devrait être de 3,56 selon Lloyd et Ghelardy (1964) avec une régularité de 0,90. La plus grande diversité obtenue pour nos échantillons atteint 3,22 et l'équitabilité correspondante est de 0,82 — donc proche de l'équitabilité théorique.

L'équitabilité permet de suivre plus finement l'évolution du peuplement, elle augmente au moment où la première génération de Cladocères s'amorce et où la biomasse des Copépodes augmente

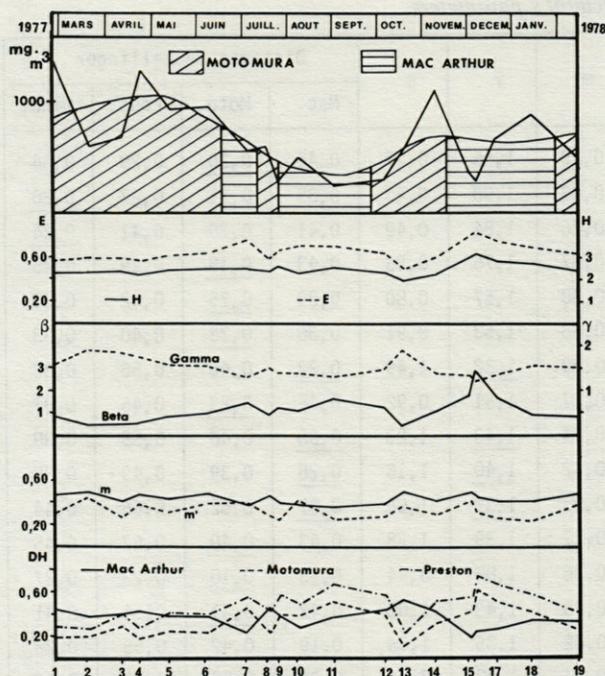


Fig. 2. — Evolution annuelle de la biomasse ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) et des paramètres principaux figurés dans le tableau III.  
Annual evolution of the biomass and of principal parameters reported in table III.

à la faveur de la première poussée phytoplanctonique (avril) elle diminue alors que le peuplement régresse (oct.) puis atteint sa valeur maximale lorsque les générations de l'année suivante se forment. La recherche d'un ajustement des modèles de distribution a permis d'aboutir à des résultats très différents de ceux obtenus à partir des effectifs. En effet, nous observons des alternances de distribution arithmétiques (ajustement du modèle de MAC ARTHUR) et log-linéaires (ajustement du modèle de MOTOMURA), l'ensemble de ces résultats étant, comme nous allons le voir, en parfaite cohésion avec la réalité écologique :

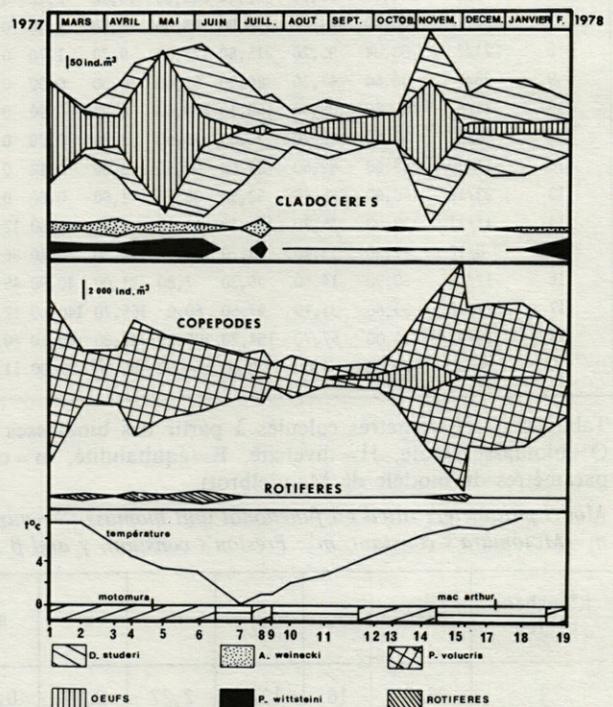


Fig. 3. — Evolution annuelle de la communauté zooplanctonique (d'après Lair et Gay, sous presse)  
Annual evolution of the community of zooplankton (Lair and Gay, in press).

• Au début de l'étude, le milieu est pauvre en nourriture, la fin de l'été austral se traduit par une baisse de la température de l'eau. Après une diminution de la biomasse, la poussée phytoplanctonique d'avril se traduit rapidement au niveau de la communauté zooplanctonique par une utilisation de l'énergie disponible à des dépenses de croissance (développement des copépodites 3, 4 et 5 de *P. Volucris*) et de reproduction (périodes de ponte de *D. studei* et de *F. terminalis kergueleniensis*). C'est le premier maximum de biomasse des Crustacés et le maximum de développement des Rotifères. Une séquence de distribution log-linéaire est observée durant cette période qui s'étale de mars à juin. L'ajustement du modèle de MOTOMURA aux données illustre l'organisation du peuplement dont la main-

tenance est centrée autour de la nourriture disponible; dans la mesure où celle-ci est dispersée dans la masse d'eau, les phénomènes de compétition sont limités autour de cette ressource rencontrée en quantités limitées (Fig. 3).

- Ce développement entraîne un épuisement de la nourriture disponible (alors que la température de l'eau est minimale); la multiplication des Algues est limitée par le faible flux d'énergie lumineuse qui pénètre dans ces lacs au-dessus desquels le soleil brille en moyenne une heure par jour. Il est probable, comme nous l'avons exposé dans un travail précédent qu'une partie de la communauté tend vers un habitat benthique : ce qui se traduit par une baisse des effectifs.

L'ajustement du modèle de MAC ARTHUR aux données de début juillet, permet de penser que l'espace écologique est effectivement saturé.

- L'ajustement du modèle de MOTOMURA observé fin juillet correspond à un bref effort de ponte de quelques *D. studeri* et de quelques *P. volucris*. Avec l'installation du printemps austral, alors que la température de l'eau augmente, en oct.-nov. on assiste à une importante augmentation de la densité de Crustacés, et — contrairement à ce que nous avons observé en région tempérée où les espèces maximisent leur effort de reproduction en alternance (Lair, 1984) — les Crustacés assurent simultanément leurs pontes, alors que la biomasse algale demeure faible : on retrouve une structure de type log-linéaire, témoignant des compétitions qui se produisent à cette époque.

- En déc., la chute des valeurs de biomasse succède à la période de ponte des 2 Crustacés pélagiques, accompagnée d'une importante mortalité d'adultes. Mais c'est l'été austral et les jeunes générations se développent activement : les stades naupliens et copépodites, les jeunes Cladocères envahissent le

milieu, alors que la ponte de *D. studeri* continue avec toutefois une intensité moindre. L'équité est forte et l'on assiste à une nouvelle stabilisation des communautés qui se traduit par une autre distribution arithmétique des unités fonctionnelles.

- Le développement des nouvelles générations est amorcé et l'on retrouve en février, comme l'année précédente une structure de type MOTOMURA.

## V. GESTION DE LA COMMUNAUTÉ ZOOPLANCTONIQUE : UTILISATION DU MODÈLE DE MANDELBROT

C'est Frontier (1976) qui a proposé d'utiliser la représentation graphique log-log du modèle de MANDELBROT pour visualiser les stades de la succession écologique définie par Margalef (1957). Mais comme nous l'avons souligné précédemment on ne saurait parler de succession écologique zooplanctonique à l'échelle annuelle, dans des milieux lacustres non récemment mis en eau ou non perturbés.

A partir des unités fonctionnelles exprimées en biomasse, les diagrammes log-log illustrent le fait que le milieu évolue entre un stade 2 et un stade 3 tout au long de l'année (Fig. 4). La communauté arrive à maturité en plein hiver (stade 2), à l'époque où les derniers stades copépodites croissent lentement et où, probablement, la population tend vers un habitat benthique. Elle évolue vers un stade 3 avant la deuxième période de ponte, mais l'augmentation de température stimule la reproduction et l'on passe rapidement à un stade 2 en nov.-déc. Puis l'on assiste à l'amorce d'un stade 3 qui suit cette période maximum de ponte; c'est l'été austral, le développement des jeunes est accéléré et l'on retrouve des stades intermédiaires.

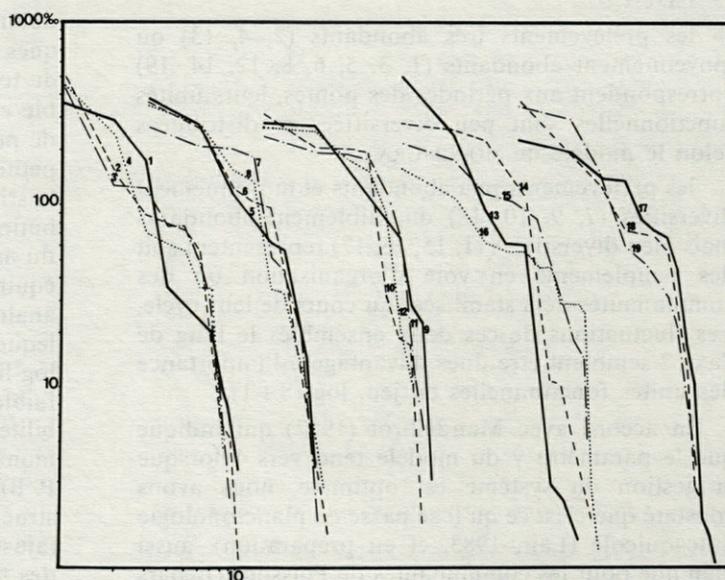


Fig. 4. — Evolution des diagrammes rang fréquences portant sur les biomasses des unités fonctionnelles.

Evolution of rank frequency diagrams computed with biomass of functional units.

Mais si l'on examine la distribution des populations à laquelle il a été fait référence au paragraphe précédent, la deuxième période de ponte succède à une phase de croissance qui, bien que ralentie en raison de la baisse de la température de l'eau, est difficilement assimilable à une phase évolutive de vieillissement de ce sous-système; il en est de même après la ponte.

Les ajustements du modèle de MANDELBROT aux unités fonctionnelles, exprimées en biomasses sont bons en mars-avril et en fin d'année (les DH obtenues sont cependant proches des DH du modèle de MOTOMURA en début d'année 1977 et proches du modèle de MAC ARTHUR en janvier 1978); mais la distance de HELLINGER est toujours supérieure à la distance minimum obtenue pour les modèles de MOTOMURA et de MAC ARTHUR (Tableau III). Il apparaît donc que l'ajustement du modèle de MANDELBROT aux données correspondant aux unités fonctionnelles de cette communauté zooplanctonique, permet de penser que ce n'est pas le modèle le plus pertinent pour en décrire les changements de structure. Nous avons observé précédemment ce fait au cours d'une étude du zooplancton de lacs de la région tempérée.

Par contre, notre attention avait été retenue par la signification que l'on peut accorder aux paramètres  $\gamma$  et  $\beta$  du modèle de MANDELBROT. La liaison entre H, E,  $\beta$  et  $\gamma$  signalée précédemment (Lair, 1983) est confirmée par l'analyse en composantes principales de la matrice des corrélations calculées entre les paramètres (Tabl. III). En effet, dans le plan principal constitué par les 2 premiers axes, réunissant 70 % des variances impliquées (Fig. 5)  $\gamma$  se projette à proximité du paramètre d'abondance de la distribution  $\log(Q+1)$  et  $\beta$  à proximité de celle des paramètres de diversité, H et E.

Les prélèvements projetés dans le même plan (Fig. 5) permettent de dégager 2 ensembles le long de l'axe 1 :

— les prélèvements très abondants (2, 4, 13) ou moyennement abondants (1, 3, 5, 6, 8, 12, 14, 19) correspondent aux périodes des pontes, leurs unités fonctionnelles sont peu diversifiées et distribuées selon le modèle de MOTOMURA.

— les prélèvements peu abondants et moyennement diversifiés (7, 9, 10, 18) ou faiblement abondants mais bien diversifiés (11, 15, 16, 17) représentent soit des peuplements en voie d'organisation ou des communautés déjà stabilisées au cours de leur cycle. Les fluctuations de ces deux ensembles le long de l'axe 2 semblent être dues davantage à l'importance des unités fonctionnelles en jeu,  $\log(S+1)$ .

En accord avec Mandelbrot (1957) qui indique que le paramètre  $\gamma$  du modèle tend vers 1 lorsque la gestion du système est optimale, nous avons constaté que c'est ce qu'il se passe en planctologie dulçaquicole (Lair, 1983, et en préparation), aussi bien que pour les communautés de Poissons (Bebars

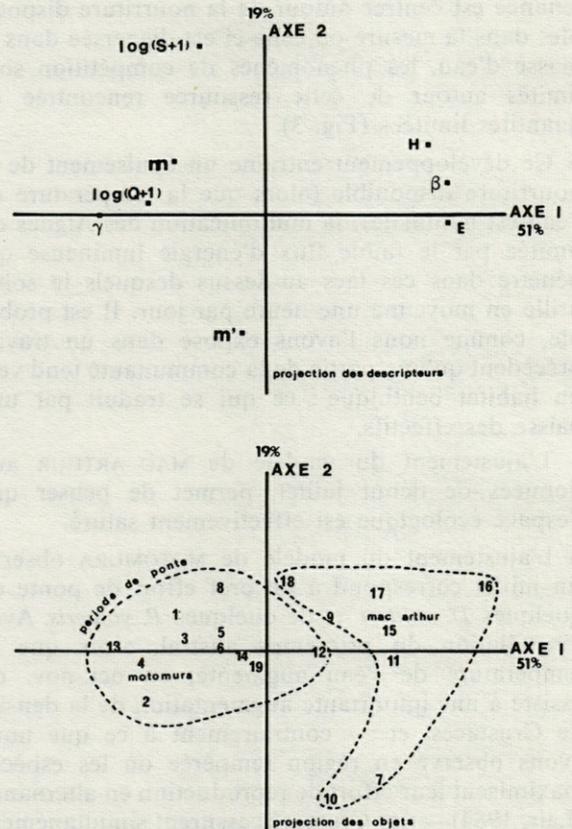


Fig. 5. — Analyse en composantes principales : corrélations entre les paramètres (Tabl. III) et les axes principaux.

*Principal component analysis : correlations between parameters (Tabl. III) and principal axes.*

et Lasserre, 1982). Dans le lac Studer, la plus petite valeur du paramètre  $\gamma$  est atteinte le 12.12.1977 (Tabl. III) alors qu'E et  $\gamma$  prennent leurs valeurs les plus fortes, au moment où la communauté est en phase de croissance et où par conséquent la productivité augmente (alors que les activités métaboliques sont accélérées, en relation avec l'augmentation de température du milieu). Une situation comparable est observée le 7.7.1977 après la première phase de ponte. Ce qui est remarquable, c'est que les plus petites valeurs de  $\gamma$  correspondent aux périodes où la structure de peuplement est la plus simple (distribution arithmétique) : à chaque meilleur ajustement du modèle de MAC ARTHUR, correspondent une forte équitabilité et un  $\gamma$  inférieur à 1,5. Une situation analogue est observée au lac Pavin (Lair, 1983) dans lequel la communauté évolue d'une distribution log-linéaire à une distribution log-normale : la plus faible valeur de  $\gamma$  (correspondant à une forte équitabilité et à une forte valeur de  $\beta$ ) est obtenue au moment où la productivité (mesurée par le rapport P/B) est maximum, mais aussi au moment où la structure de la communauté est la plus simple (ajustement du modèle de MOTOMURA aux biomasses des unités fonctionnelles). Des observations similai-

res ont également été faites pour d'autres communautés planctoniques (Lair, en préparation).

## CONCLUSION

L'application des modèles de distribution d'abondance de MAC ARTHUR, MOTOMURA et PRESTON a permis de mettre en évidence la simplicité d'organisation de la communauté zooplanctonique du lac Studer, qui évolue d'un mode arithmétique (illustré par les ajustements du modèle de MAC ARTHUR) à un mode loglinéaire (illustré par les ajustements du modèle de MOTOMURA).

Frontier (1977) souligne que lorsqu'on échantillonne un mélange de biocénoses, les espèces récoltées sont réparties selon une distribution de MAC ARTHUR (cela peut être le cas lorsqu'en milieu stratifié et hétérogène une partie seulement de la population est échantillonnée) : mais ce n'est certainement pas le cas de cette communauté dans laquelle nous avons suivi le développement régulier et cohérent des espèces (Lair et Gay, sous presse). Amanieu *et al.* (1981) ont d'ailleurs souligné l'intérêt d'utilisation d'un tel modèle.

Mais il est vrai que selon le jeu de données auxquelles les modèles sont ajustés, les résultats diffèrent totalement. Nous avons pu le mettre en évidence, tant pour les communautés vivant dans un lac méso-oligotrophe de la zone tempérée (Lair, 1983) que pour le peuplement de ce lac, soumis aux conditions d'un environnement sévère, et ne recevant à aucun moment une énergie suffisante pour se maintenir sous forme de structures complexes. L'étude de la structure des effectifs des espèces est arbitraire : un taxon ne pouvant être considéré en tant que tel dans la communauté et une même espèce pouvant changer de stratégie de vie selon son stade de développement (Lair, 1984).

Les unités fonctionnelles exprimées en effectifs (définies selon un critère de taille étroitement lié à l'utilisation des ressources disponibles) ont une distribution relativement complexe, les alternances de structures log-linéaire à log-normale témoignant de phénomènes de compétition diffuse, alors que les stratégies de vie tendent à montrer que les espèces, en maximisant à la même période leurs efforts de croissance et de reproduction, ne paraissent pas affectées par des phénomènes de compétition et de prédation. De plus, le modèle de MANDELBROT semble indiquer une bonne gestion communautaire le 11.10.1977 ( $\gamma \rightarrow 1$ ) alors que la communauté a son effectif minimum.

Nous avons donc choisi de ne considérer que la distribution des biomasses de ces unités fonctionnelles, la contribution d'un stade nauplien au transfert d'énergie dans le réseau trophique n'étant pas la même que celle d'un Copépode adulte, le code

d'information est transmis à une échelle plus proche de la réalité écologique, les relations s'établissant entre les biomasses des unités fonctionnelles.

Un argument en faveur du choix que nous avons fait est tiré de l'enseignement apporté par l'observation des variations du paramètre  $\gamma$  du modèle de MANDELBROT qui, comme c'est le cas pour la théorie des communications paraît un bon critère de gestion; il s'établit en effet une gestion des échanges entre les biomasses des différentes unités fonctionnelles (assimilées aux différents joueurs au sens des jeux de la théorie des communications), le message de gestion optimum est enregistré lorsque  $\gamma$  tend vers 1. C'est alors que la structure du peuplement est simple, les dépenses énergétiques paraissant utilisées pour maximiser la productivité de la communauté (comme observé dans le lac Pavin) et non pour lutter contre des phénomènes de compétition qu'ils soient simples (comme c'est le cas ici) ou diffus (comme c'est le cas au lac Pavin de niveau trophique supérieur).

Nous avons déjà discuté, dans la première partie de nos études (Lair, 1983) de la pertinence d'utiliser les modèles de distribution d'abondance pour expliquer la structure des communautés zooplanctoniques, le modèle de MOTOMURA paraissant le mieux adapté à ces communautés. Les résultats exposés ici, suggèrent que ces communautés tendent à s'organiser selon des structures les plus simples possibles, et nécessitant un minimum d'énergie pour être maintenues, l'enseignement que l'on peut tirer du modèle de MANDELBROT étant lié essentiellement à la gestion de ce sous-système.

L'analyse exposée ici démontre la souplesse d'adaptation des espèces, leurs propriétés homéostatiques leur permettant de revenir à des structures simples, selon le processus de « feed-back loop » décrit par Margalef (1967). Le sous-système zooplancton du lac Studer est un peuplement équilibré dans lequel les phénomènes de compétition lorsqu'ils existent, sont généralement limités à l'utilisation d'une ressource. En période de ponte, les modifications métaboliques augmentent les besoins énergétiques, et l'ajustement du modèle de MOTOMURA aux données illustre la compétition qui s'établit entre unités fonctionnelles alors que la densité de la population augmente. En alternance avec ces périodes de ponte et de croissance, on observe des séquences de distribution de type MAC ARTHUR, quand la densité de la communauté diminue et que celle-ci assure davantage ses besoins de maintenance.

Dans ce lac subantarctique, il se produit des changements collectifs entre les unités fonctionnelles exprimées en biomasses, organisées selon les mécanismes postulés par les modèles qui ont permis ainsi d'en reconstituer l'histoire. Comme en témoignent les valeurs prises par les différents indices, le peuplement paraît bien structuré face aux conditions

sévères qui règnent dans ce secteur des terres australes, les phénomènes de compétition alternant selon des séquences plus ou moins longues, avec des périodes où la compétition est nulle.

## BIBLIOGRAPHIE

- AMANIEU M., P.L. GONZALEZ et O. GUÉLORGET, 1981. Critères de choix d'un modèle de distribution d'abondances. Application à des communautés animales en écologie benthique. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, 2 (3) : 265-286.
- AMANIEU M. et G. LASSERRE, 1982. Organisation et évolution des peuplements lagunaires. *Oceanol. acta*, n° sp. : 201-213.
- DEBARS M.I. et G. LASSERRE, 1983. Analyse des captures des pêcheries marines et lagunaires d'Égypte de 1962 à 1976, en liaison avec la construction du haut barrage. Assouan achevé en 1969. *Oceanol. Acta*, 6 (4) : 417-426.
- CLARKE G.L., 1954. Elements of ecology. Wiley, New-York.
- DAGET J., 1976. Les modèles mathématiques en écologie. Collection d'écologie, 8, Masson.
- FERRARIS J., 1978. Signification et choix des modèles de distribution d'abondance des communautés biologiques plurispécifiques. Application à la macrofaune benthique d'un étang littoral et au plancton d'un bassin expérimental. Rapport d'Ingénieur USTL Montpellier, 1-82.
- FRONTIER S., 1976. Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes. *J. Rech. Océanogr.*, 1 (3) : 35-48.
- FRONTIER S., 1977. Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Ecol.*, 8 (4) : 445-464.
- GAY C., 1981 a. Ecologie du zooplancton d'eau douce des îles Kerguelen I. Caractéristiques du milieu et inventaire des entomostracés. *C.N.F.R.A.*, 47 : 43-57.
- GAY C., 1981 b. Ecologie du zooplancton d'eau douce des îles Kerguelen II. Le lac Studer : physicochimie, chlorophylle et biomasse zooplanctonique. *C.N.F.R.A.*, 47 : 59-74.
- GONZALEZ P.L., 1979. Contribution au choix des modèles de distribution d'abondances. D.E.A. Math. pures et appliquées, U.S.T.L., 67 p.
- LAIR N., 1983. Abundance distribution models : application to zooplankton communities. Organisation of the lake Pavin community. *Ann. Stat. Biol. Besse-en-Chandesse*, 17 : 23-32.
- LAIR N., 1984. Adaptive strategies of planktonic crustaceans in oligotrophic lakes of the temperature zone. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 1019-1023.
- LAIR N., GAY C. (sous presse). Ecologie du zooplancton d'eau douce des îles Kerguelen III. Le lac Studer. Dynamique des populations. Cycles de développement de *Pseudoboeckella volucris* et *Daphniopsis studeri*. *C.N.F.R.A.*
- LAIR N., KOSTE W., 1984. The rotifer fauna and population dynamics of lake Studer 2 (Kerguelen archipelago) with description of *Filinia terminalis kerguelensis* n. ssp. and a new record of *Keratella sancta* Russel, 1944. *Hydrobiologia*, 108 : 57-64.
- LAM HOAI T., M. AMANIEU et G. LASSERRE, 1983. Une procédure intégrée pour l'étude des distributions d'abondance en écologie. *Ann. Stat. Biol. Besse-en-Chandesse*, 17 : 1-22.
- LAM HOAI T., M. AMANIEU et G. LASSERRE, 1984 b. Distributions d'abondance du zooplancton d'un écosystème lagunaire méditerranéen : la lagune de la Sarrazine. *Acta Oecologica*, 5 (3) : 301-305.
- LAM HOAI T., M. AMANIEU et G. LASSERRE 1984 c. Note sur l'ajustement du modèle de distribution d'abondances de Mandelbrot par la méthode des moindres carrés non-linéaires. *Acta Oecologica*, 5 (2) : 159-167.
- LLOYD M., R.J. GHELARDI, 1964. A table for calculating the equitability component of species diversity. *J. Anim. Ecol.*, 33 : 217-226.
- MAC ARTHUR R.H., 1957. On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 43 : 293-295.
- MANDELBROT B., 1953. Contribution à la théorie mathématique des communications. Thèse, Univ. Paris, Publ. Inst. Stat. Univ. Paris, 2 (1/2) : 121 p.
- MARGALEF R., 1957. La teoria de la informacion en ecologia. *Mem. Real. Acad. Cien. Artes Barcelona*, 32 (13) : 373-449.
- MARGALEF R., 1958. Mode of evolution of species in relation to their places in ecological succession. *XVth Internat. Congress Zool. London* : 787-789.
- MARGALEF R., 1967. The food web in the pelagic environment. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 15 : 548-559.
- MARGALEF R., 1968. Perspectives in Ecological Theory. Univ. Chicago Press.
- MATUSITA T., 1955. Decision rules based on the distance for the problem of fit, two samples and estimation. *Ann. inst. Statistic. math. Tokyo*, 26.
- MOTOMURA I., 1947. Further notes on the law of geometrical progression of the population density in animal association (english summary). *Seiri Seitai*, 1 : 55-60.
- PRESTON F.V., 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology*, 29 : 254-283.
- SHANNON C.E., 1948. A mathematical theory of communications. *Bell. System technical Journal*, 27 : 379-423, 623-656.

Reçu le 16 novembre 1984, received November 16, 1984.  
 Accepté le 14 juin 1985, accepted June 14, 1985.

POPULATION DYNAMICS  
OF THREE BRACKISH WATER ISOPODS SPECIES  
(CRUSTACEA)  
IN THE LAGOON SYSTEM OF BAGES-SIGEAN  
(FRANCE)  
II. LIFE CYCLES, SEXUAL ACTIVITY  
AND FECUNDITY

J. KOUWENBERG and S. PINKSTER

Institute of Taxonomic Zoology,  
University of Amsterdam,  
The Netherlands

ISOPODES  
DYNAMIQUE DES POPULATIONS  
SEX RATIO  
ACTIVITE SEXUELLE  
ETANG SAUMATRE

RÉSUMÉ. — 1. Dans ce second article d'une série de trois sur la dynamique des populations de *Idotea baltica*, *I. granulosa* et *Sphaeroma hookeri*, le sex-ratio, l'activité sexuelle et la structure des populations sont pris en considération. 2. Le sex-ratio (nombre de mâles/nombre de femelles) est toujours supérieur pour *I. granulosa* que pour *I. baltica*, des valeurs maximales étant trouvées au printemps et en début de l'été. Le sex-ratio de *S. hookeri* est toujours fort bas. 3. L'activité sexuelle (femelles ovigères/femelles ovigères + non ovigères  $\times$  100 %) est globalement identique pour les trois espèces; elle n'est pas réglée par la température mais par les modifications saisonnières de la longueur de la journée. 4. L'activité sexuelle est considérablement influencée par la salinité, cette influence étant différente pour les deux espèces d'*Idotea*. 5. La distribution dans l'étang des différentes classes de taille n'est pas homogène : dans les stations à eau peu profonde on trouve beaucoup de juvéniles et d'adultes jeunes, tandis que les adultes de grande taille dominent dans les stations à eau profonde. 6. Le nombre d'œufs par femelle change pendant l'année. Pour *I. granulosa* ces changements sont plus importants que pour *I. baltica*, produisant un nombre d'embryons plus élevé pendant l'hiver. Il existe une corrélation linéaire entre le nombre d'œufs et la longueur totale de l'animal. 7. Pendant le développement, le nombre d'œufs reste constant.

ISOPODS  
POPULATION DYNAMICS  
SEX RATIO  
SEXUAL ACTIVITY  
BRACKISH LAGOON

ABSTRACT. — 1. In this second of three articles about the population dynamics of *Idotea baltica*, *I. granulosa* and *Sphaeroma hookeri*, the sex ratio, sexual activity, composition of the population and egg production are treated. 2. The sex ratio (no. of males/no. of females) of *I. granulosa* is higher than that of *I. baltica*. Peaks are found in spring and early summer. The sex ratio of *S. hookeri* is always low; 3. The sexual activity (no. of ovigerous females/total number of females  $\times$  100 %) of the three species has basically the same pattern. It is not regulated by temperature but by changes in the day length during the year. 4. Sexual activity is strongly influenced by salinity. The pattern is different for the two *Idotea* species. 5. The size classes are not evenly distributed throughout the lagoon system. At shallow stations many juveniles and young adults are found. At deeper stations the larger animals prevail. 6. The main number of eggs per ovigerous female changes during the year. The pattern of *I. granulosa* is more erratic than that of *I. baltica*, resulting in a higher number of embryo's per female during the winter months. A linear correlation exists between the mean number of eggs and the total body length. 7. No loss of eggs is found during development.

## INTRODUCTION

From Feb. 1982 to the end of May 1983 we studied the population dynamics of three free-swimming isopod species *Idotea baltica* (Pallas, 1772), (most probably we were dealing with the subspecies *I. baltica stagnea* Tinturier Hamelin, 1960, the most common subspecies in the brackish lagoons along the French Mediterranean coast. However, some doubt remains about its identity since the animals attain greater lengths than is common for this subspecies. Moreover, in larger animals the shape of the pleotelson, which is discriminative for the various subspecies is intermediate between the subspecies *I. b. baltica* and *I.*

*b. stagnea* (Tinturier Hamelin, 1960). Since it was not our aim to do a taxonomical study, we thought it wise to use just the specific name *I. baltica* (Pallas, 1772), *Idotea granulosa* (Rathke, 1834) and *Sphaeroma hookeri* (Leach, 1814) in the lagoon system of Bages-Sigean, France. In part I (General aspects and Distribution) an extensive review is given of the study area and physical factors which is summarized here (Kouwenberg & Pinkster, 1985).

The lagoon system of Bages-Sigean is one of the brackish water lagoons along the French Mediterranean shores between Marseille and the French-Spanish border. It is about 14 km long, on average about 2.5 km wide and never deeper than 2.80 m. Its main freshwater influx comes from the river Berre in the S.W. and some small rivulets in the N.E. In the S.E. there is a narrow connection with the Mediterranean through the "Grau de Port-la-Nouvelle". Because of this a salinity gradient exists from the N. to the S.E. (Fig. 1). The most important climatic factors are the winds viz. the "Cers" or "Tramontane", a gale from the N.W. that blows for more than 200 days per year and the "Marin" which also blows quite powerfully from S.S.E. for about 20 % of the year. Together with solar irradiation they cause considerable and rapid changes in environmental conditions. The vegetation is dominated by *Zostera marina*, *Z. nana*, *Ulva lactuca* and *Gracilaria*

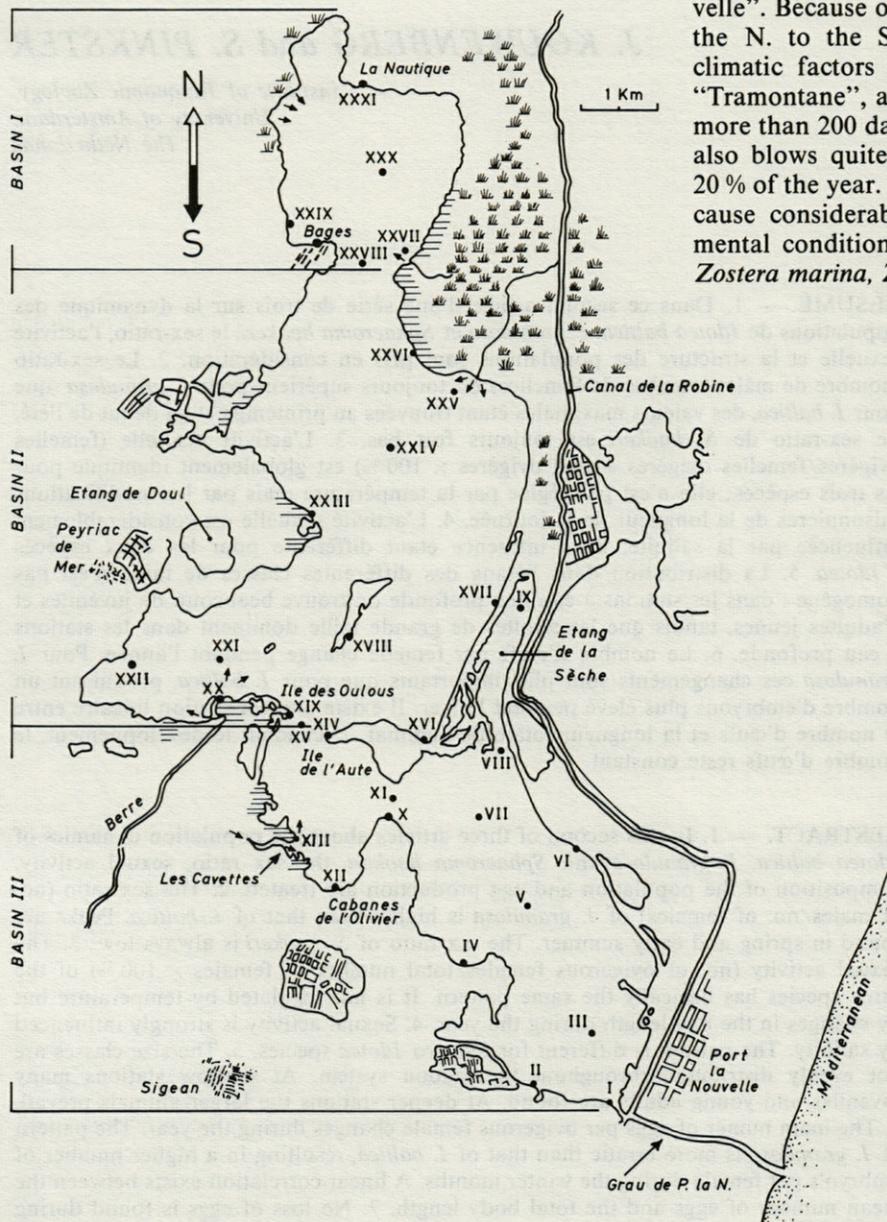


Fig. 1. — Map of the Etang de Bages-Sigean and its surroundings. The roman numerals indicate the sampling stations. Arrows indicate the influx of freshwater (From Janssen *et al.*, 1979).

species but varies with salinity, depth and substrate. In this part further factors that influence the population dynamics of the three species are presented, such as sex ratio, sexual activity, length composition and egg-production and development. Emphasis is given to the two *Idotea* species, in order to get a deeper insight into the smaller differences that exist between these closely related species. In this way we hope to answer the question posed in part I how it is possible that these two species, that apparently have the same life-cycle, use the same resources and occupy the same "niche", can coexist without clearly visible competition.

## II. MATERIALS AND METHODS

In part I an extensive review is given which is summarized here. Samples of about 100 specimens were taken at 31 Stations distributed over the lagoon (Fig. 1) at intervals of about two weeks during the period from Feb. 1982 to May 1983 (For details about sampling techniques and micro-habitats see Kouwenberg & Pinkster, 1985 (in press)). The animals were killed with a ca 4% formaldehyde solution and afterwards transferred to 70% ethanol to which some drops of glycerine had been added. In the laboratory they were identified to specific level and subdivided into males, (ovigerous) females and juveniles.

At six Stations we measured the length of every individual, counted the number of eggs per ovigerous female and noted the stage of development of the eggs. We noted 5 different stages :

Stage I, a round, not differentiated globule.

Stage II, a multicellular, almost round globule, cleft in the middle.

Stage III, elongated, more or less comma-shaped form.

Stage IV, eyes visible, beginning of segmentation.

Stage V, segmentation clearly visible, most extremities are formed, but the 7th segment still not developed.

Stages I, III and V at least are real stages, stages II and IV are less clear, based on arbitrarily established external criteria (see Fig. 2).

## III. RESULTS

### III.1. Sex ratio

The sex ratio is defined as the number of males divided by the number of females. In Fig. 3A the sex ratio of *I. baltica*, *I. granulosa* and *S. hookeri* for the sampling period are illustrated.

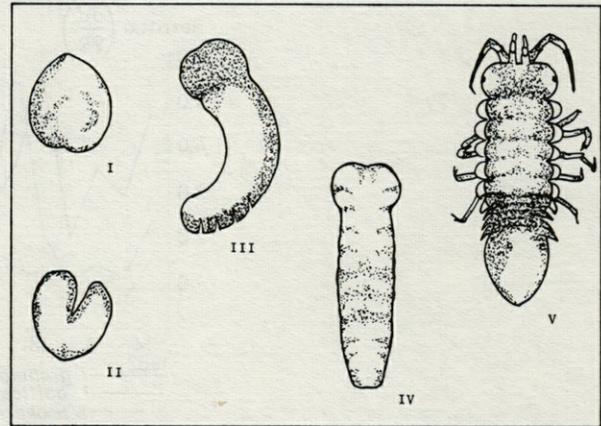


Fig. 2. — Schematic drawings of the five developmental stages of the eggs of the *Idotea* species.

When comparing the curves of the *Idotea* species it is clear that the curve of *I. granulosa* is generally higher than that of *I. baltica* showing a maximum of 5.8 in May and a second one of 5.4 at the beginning of August. At the end of August there is a sharp decline down to a minimum of ca. 1.0 in September, followed by a slight increase to values around 2 during the rest of the year.

Except for a short period in May the sex ratio of *I. baltica* is considerably lower than that of *I. granulosa*. From May onwards there is a gradual decline to values around 1 in Sept. and the rest of the year. The sharp decline in the sex ratio for both species in May/June corresponds with the disappearance of the larger males from the population before the summer (see also Fig. 4). The sex ratio of *S. hookeri* is always much lower than that of the *Idotea* species and hardly shows any peaks. In spring and summer values around 1.0 are normal; in August the values drop below 0.5 and remain so for the rest of the year.

### III.2. Sexual activity

Sexual activity is defined as number of ovigerous females/total number of females  $\times$  100%. It is meant as a measure for the reproductive activity of the three species in the course of the year and their responses to changes in abiotic factors such as temperature, salinity and day length.

Fig. 4A gives an overall view of the sexual activity of the three species throughout the sampling period in the whole lagoon system. From March to July 1982 the pattern of the three species is identical, all showing a high activity oscillating between 70% and 90%. In summer a decline can be observed in all three species followed by a rise at the end of the winter period. However, differences can be observed in the periods in which these changes occur.

Sexual activity of *I. baltica* gradually decreases from 90% at the end of July to about 10% at the

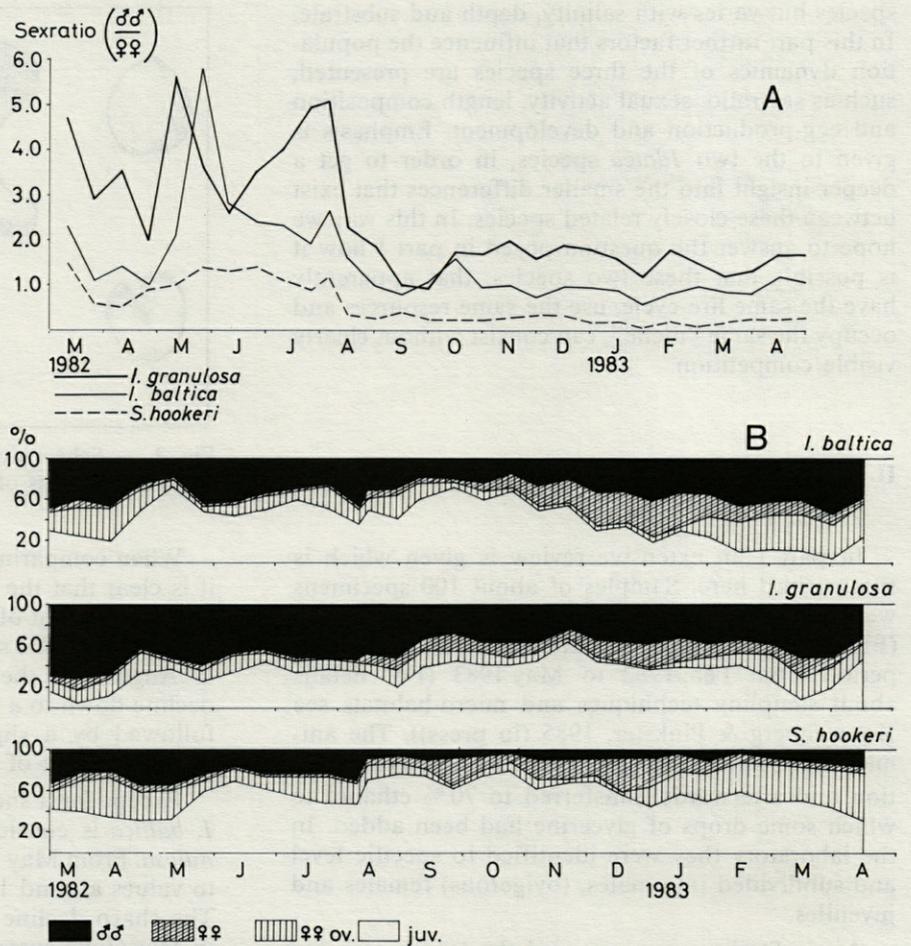


Fig. 3. — A, The sex ratio of *I. granulosa*, *I. baltica* and *S. hookeri* during the period of investigation expressed as  $\sigma\sigma/\text{♀♀}$ . B, composition of the populations of *I. baltica*, *I. granulosa* and *S. hookeri* from March 1982 to April 1983 in the whole lagoon system.

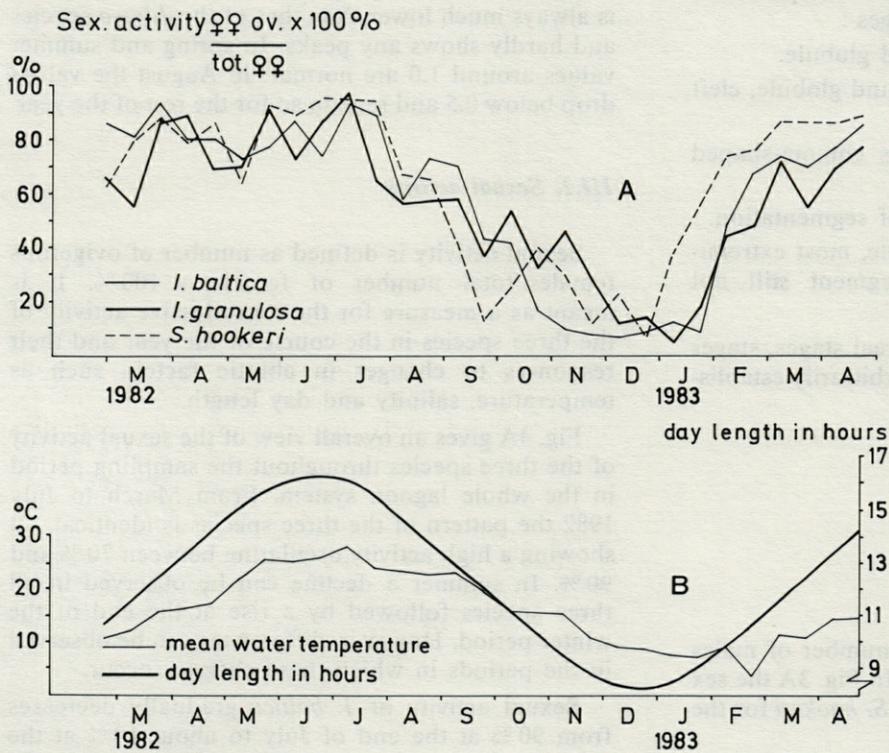


Fig. 4. — A, Sexual activity of *I. granulosa*, *I. baltica* and *S. hookeri* from March 1982 to April 1983 in the whole lagoon system. B, Changes in mean water temperature and day length during the period of investigation.

end of October. It stays at this low level until the end of January (viz. a minimum period of 3 months) followed by a steep increase until 70% at the beginning of March.

### III.3. Relation between sex ratio, composition of the population and sexual activity

The peaks in the sex ratio at the beginning of May for *I. granulosa* and at the end of May for *I. baltica* correspond with the sudden and mass disappearance of females from the population after the first sharp increase of juveniles in spring (Fig. 3B) resulting in a preponderance of males in both species. Likewise, it can be seen that from May to August the populations of both *Idotea* species consist for the greater part of males and juveniles. This period corresponds with the period of highest sexual activity (Fig. 4A) which can easily be explained; the enormous surplus of males makes (pre)copulation almost inevitable.

In August, when the sex ratio decreases we likewise see a sharp decline in the sexual activity and a strong increase in the number of non-ovigerous females. This can possibly be explained by the hypothesis that above a certain critical temperature only females are born (see also Bulnheim, 1972; Kouwenberg & Pinkster, 1985 (in press)), thus reducing the relative preponderance of the males and consequently the chance for a successful copulation. The increase of the sexual activity in the winter (simultaneously with the increase in day length) however is not coupled with an increase in the percentage of males; the sex ratio stays at a constant level from October onwards.

### III.4. Influence of temperature on sex ratio

In the coldest months of the winter the sexual activity sharply increases (Fig. 4A). Females of both *I. baltica* and *I. granulosa* which become ovigerous in this period most probably keep these eggs in the marsupium until March/April when the first peak in juveniles is observed (Fig. 3B). These juveniles will be sexually mature in May/June. In this same period peaks in sex ratio occur (viz. more males than females) suggesting that the first batch of juveniles, born at low temperatures mainly consists of males (a phenomenon well known from other Crustacea, Kinne, 1952; Janssen *et al.*, 1979).

*Sphaeroma hookeri* does not show a pronounced peak, but a rather long period (from April to the beginning of August) when the sex ratio is relatively high. When comparing Figure 3A (sex ratio) and Figure 4B (a.o. water temperature) it can be seen that in all species the sex ratio already drops (middle of August) before the water temperature starts to decrease (second half of September). In all three

species the sex ratio stays at a more or less stable level although water temperatures continue to decrease.

### III.5. Sexual activity in relation to water temperature and day length

Comparing the yearly changes in water temperature and the mean sexual activity throughout the lagoon (Figs. 4A and 4B) it can be observed that at a maximal water temperature in the summer months all three species show maximal sexual activity. When water temperature decreases (beginning of July) sexual activity also starts to decrease.

On the other hand, however, we observe the highest increase in sexual activity in the months with the lowest temperature (Dec., Jan., and Feb.). In Dec. 1982, Jan. and Febr. 1983 at mean water temperatures of 9, 7 and 3.8°C, respectively, the sexual activity increases from 10% to 48%, 67% and 76% for *I. granulosa*, *I. baltica* and *S. hookeri* respectively. After this period the increase in sexual activity continues at relatively low water temperatures. So, in summer and autumn a positive correlation seems to exist between sexual activity and water temperature but in winter there is no correlation at all. In Figure 4B we also figured the yearly variation in day length. When comparing Figs. 4A and 4B a positive correlation can be observed throughout the year. When the day length decreases, sexual activity simultaneously decreases in all three species. Likewise, as soon as the day length increases at the end of December, the sexual activity rapidly increases as well. It seems as if the increase in day length has a triggering effect on the sexual activity in all three species. No correlation with other environmental factors or primary production of the algae (Mercier, 1973) has been observed.

### III.6. Relation between sexual activity and salinity

In Figures 5A, B and C, we figure the sexual activity of the three species in parts of the lagoon with different salinity regimes (see Part I), viz. Stations I, II, III, IV, V and VI in the southern Basin with relatively high and stable salinities; Stations XV, XVI, XVII, XVIII and XXIII in the middle Basin with relatively intermediate, stable salinities and Stations XX, XXV and XXVII with relatively low, instable salinities because of freshwater influx..

In the southern Basin with the highest salinities the sexual activity of both *I. baltica* and *S. hookeri* are minimal except during a short period in February (and March). On the contrary, the sexual activity of *I. granulosa* is usually high except for the winter period.

In the middle Basin with intermediate salinities all three species show a rather high sexual activity

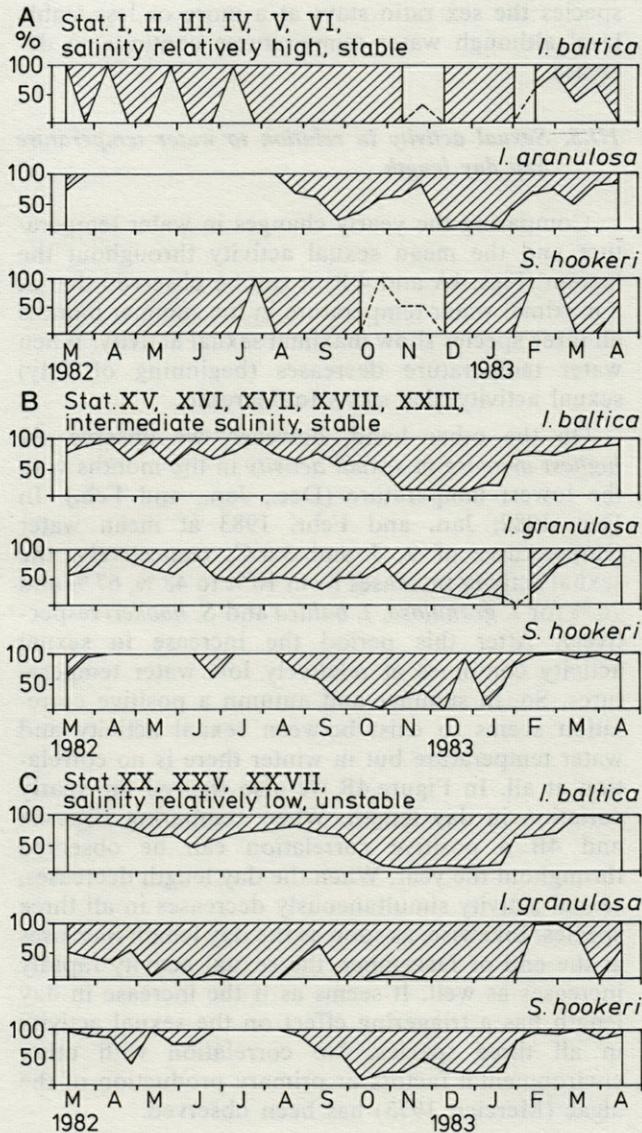


Fig. 5. — Sexual activity of *I. baltica*, *I. granulosa* and *S. hookeri* at different salinities : A, at Stations with relatively high, stable salinities. B, at Stations with intermediate, stable salinities. C, at Stations with relatively low, unstable salinities.

(although for *I. granulosa* it is generally a little lower than for the other two species).

At Stations with freshwater influx and consequently low and instable salinities the situation is completely contrary to that in the southern Basin; high sexual activities for *I. baltica* and *S. hookeri* and minimal sexual activity for *I. granulosa* except for the same short period in the winter months. For all three species the period with minimal activity is rather long.

At all salinities the three species show a decrease in early autumn, a minimum in the winter months and a sharp increase at the turning of the year, a pattern identical to that observed in the over all picture (Fig. 4A).

#### IV. POPULATION COMPOSITION OF *I. BALTICA* AND *I. GRANULOSA*

In Figures 6-8 we illustrated the population composition of *I. baltica* and *I. granulosa* expressed as size classes at 5 Stations which differ in environmental characteristics, as can also be seen in the composition of the populations. Only the most striking features will be mentioned here.

— *Station XV*, l'Aute-Oulous (Fig. 6A), a relatively deep Station with a relatively high, stable salinity. Until Sept. 1982 the pattern for both species is identical. The percentage of juveniles is low. From May to August larger males > 15 mm and females (10-15 mm) are absent. After Sept. *I. granulosa* has more males in the largest size class than *I. baltica*, whereas the latter species has more females in the 5-10 mm size class than *I. granulosa*.

— *Station XIX*, Ile des Oulous (Fig. 6B), a shallow, sheltered Station with a relatively low, instable salinity. Many juveniles are found, especially from Oct. 1982 to Apr. 1983 in *I. granulosa* and from June to Apr. for *I. baltica*. Likewise, many young adults in the 5-10 mm size class are found throughout the year. Males in the 10-15 mm size class are found in small quantities and only during the periods March/Apr. 1982 and Feb./March 1983. This Station seems to function as a nursery for the whole lagoon.

— *Station XXI*, Ile de Soulier (Fig. 7C), with a stable, intermediate salinity and largely varying depth. Peaks of juveniles are found from April to July and from Sept. to Nov. Most of the females belong to the 5-10 mm size class; in *I. baltica* the percentage of this size class is higher than in *I. granulosa*.

— *Station XXV*, St. Louis (Fig. 7D), a shallow Station with freshwater influx and changing salinity. Many juveniles are found from Apr. to Dec. The peak in juveniles for *I. granulosa* is earlier in the year than that of *I. baltica*. Throughout the year *I. baltica* has a higher percentage of females. Most adults belong to the 5-10 mm size class. Animals of the larger size classes (10-15 mm and > 15 mm) disappear before the onset of summer.

— *Station XXXI*, la Nautique (Fig. 8E), a shallow Station with a relatively low, instable salinity. Many juveniles are found, especially from Oct. to Feb.. Throughout the sampling period juveniles and adults of the smallest size Class (5-10 mm) prevail. Larger animals are only found occasionally. (Compare Station XIX);

**Conclusions :** at all stations males from the largest size class (> 15 mm) are absent from early summer until Feb./March of the next year. At shallow stations juveniles and young adults prevail; both the

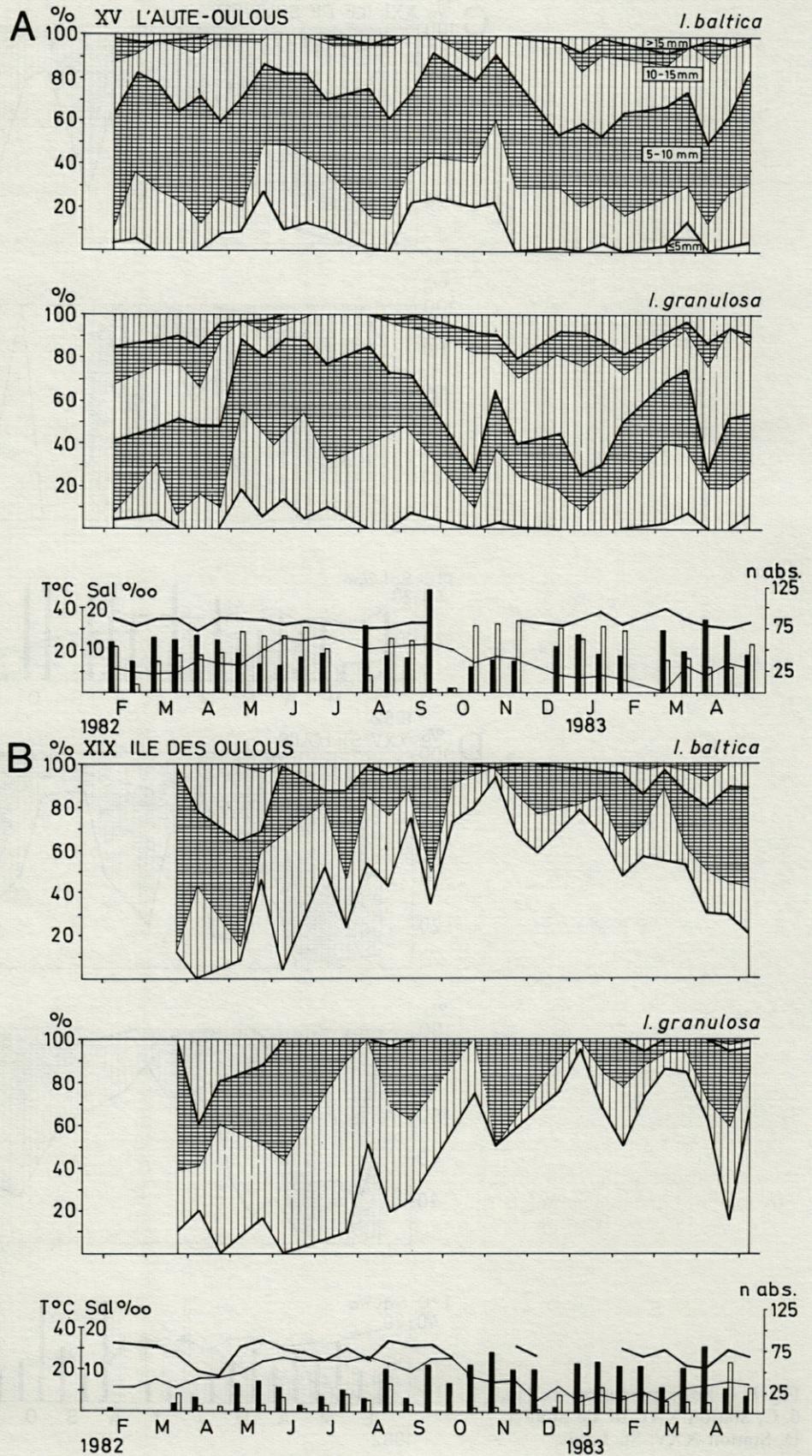


Fig. 6. — The composition of the populations of *I. baltica* and *I. granulosa* expressed as size classes at Stations with different environmental conditions. In the bottom part of the figures the numbers investigated of *I. baltica* (black bars) and *I. granulosa* (white bars), the salinity and the water temperature are illustrated for every sampling period. A, Station XV, l'Auté-Oulous. B, Station XIX, Ile des Oulous.

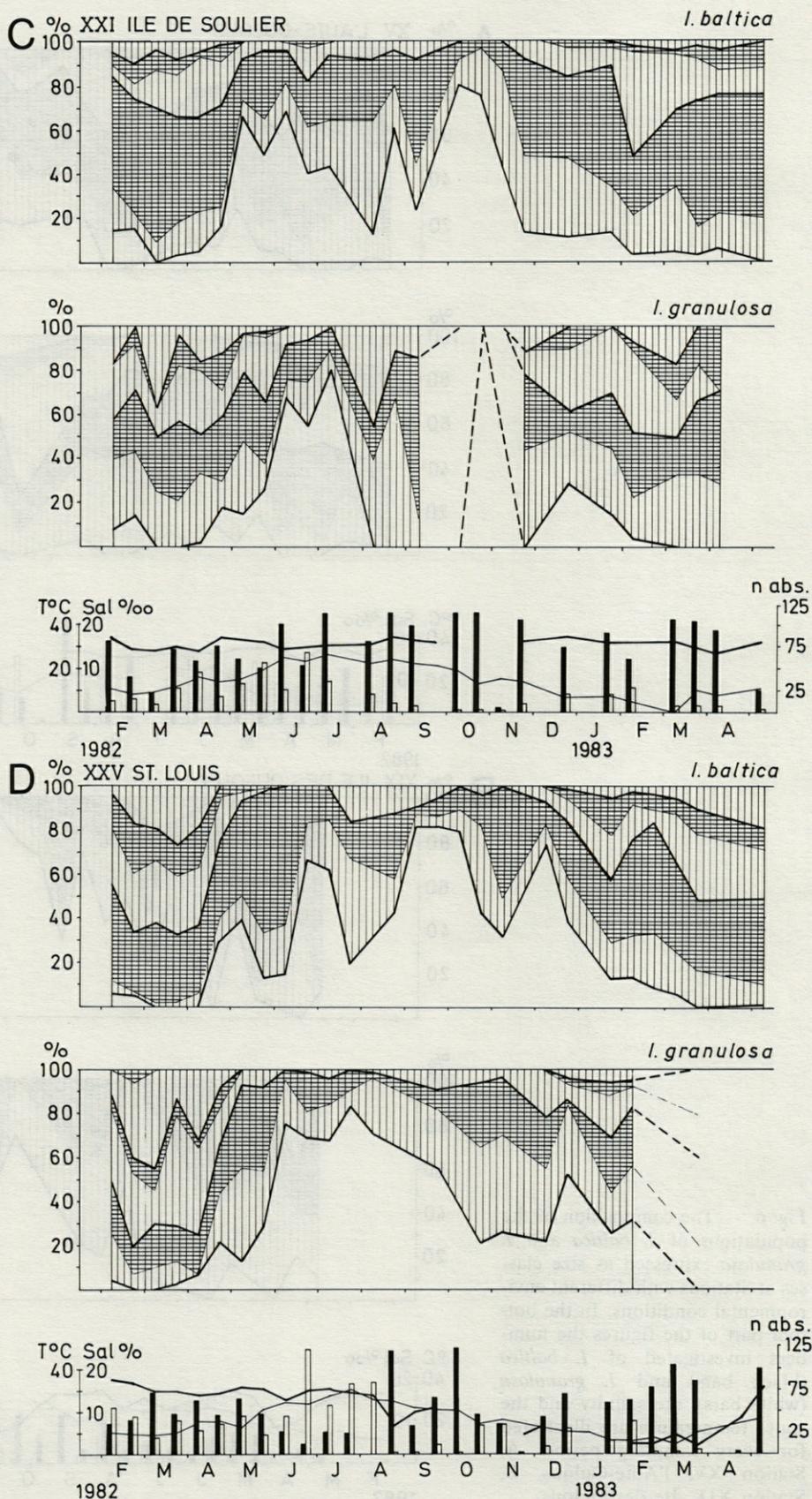


Fig. 7. — For explanation see Fig. 6. C, Station XXI, Ile de Soulier, D, Station XXV, St. Louis.

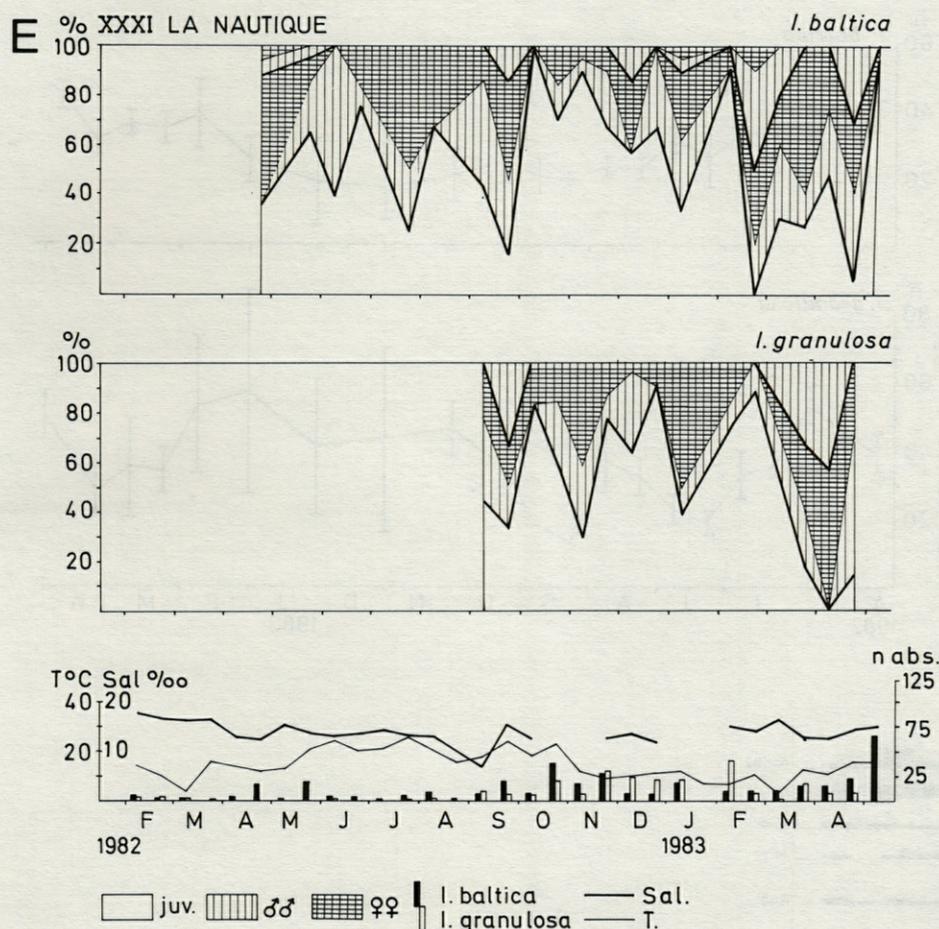


Fig. 8. — For explanation see Fig. 6. E, Station XXXI, La Nautique.

larger males and females disappear before the summer, they most probably migrate to the deeper parts of the lagoon (see also Kouwenberg & Pinkster, 1985, V and VI.3). Throughout the year females are smaller than the males. Females larger than 15 mm are never found. In *I. baltica* the percentage of females is always higher than in *I. granulosa*.

## V. EGGS PRODUCTION

*V.1.* The mean number of eggs per female of *I. baltica* and *I. granulosa* produced during the period of investigation and taken from 6 Stations in different parts of the lagoon, is illustrated in Figure 9A. It can be seen that the mean number of eggs of *I. baltica* is more stable than that of *I. granulosa*.

*V.1.1. I. baltica* : in spring 1982 the mean number of eggs is relatively high (35-40) and then slowly decreases until Sept. This corresponds with the changes in population composition (see IV). It stays at about the same low level until the end of Dec. From then on, it gradually increases until Feb. 1983 whereupon it stays more or less at the same level

during the following months. The 95 % confidence limit is largest in winter when mean number are low, and relatively narrow in spring and summer when mean numbers are higher. This is probably caused by the small number of ovigerous females participating in reproduction during winter. A direct influence of temperature cannot be demonstrated.

*V.1.2. I. granulosa* : The mean number of eggs per female shows a more erratic pattern than in *I. baltica*. It seems as if a temperature influence is present. In April and May a high mean number of eggs is present. When temperatures rise at the end of May the mean number of eggs decreases (under 20) whereas in Oct., when temperatures drop, the number of eggs increases to around 50 in Jan./Feb.. Janssen *et al.*, 1979 found the same relationship in *Gammarus aequicauda* and *G. insensibilis*. The 95 % confidence limits are highest when the mean values are high (in winter) and low at low mean values. This is most probably caused by the higher number of size classes, participating in reproduction, during the winter. The annual mean is higher than in *I. baltica*.

*V.2.* The relationship between the number of eggs (n) and the length of the ovigerous females of both

Fig. 9. — The mean number of eggs per ovigerous female per sampling period of *I. baltica* and *I. granulosa* at six Stations. The vertical bars indicate the — 95% confidence limits. The  $\bar{n}$ 's indicate the annual mean.

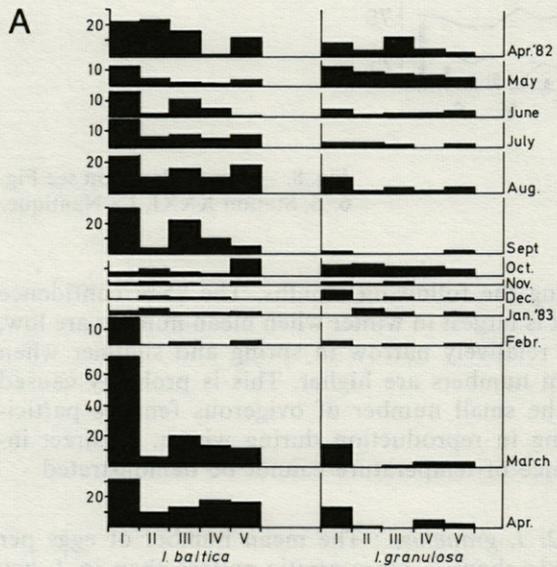
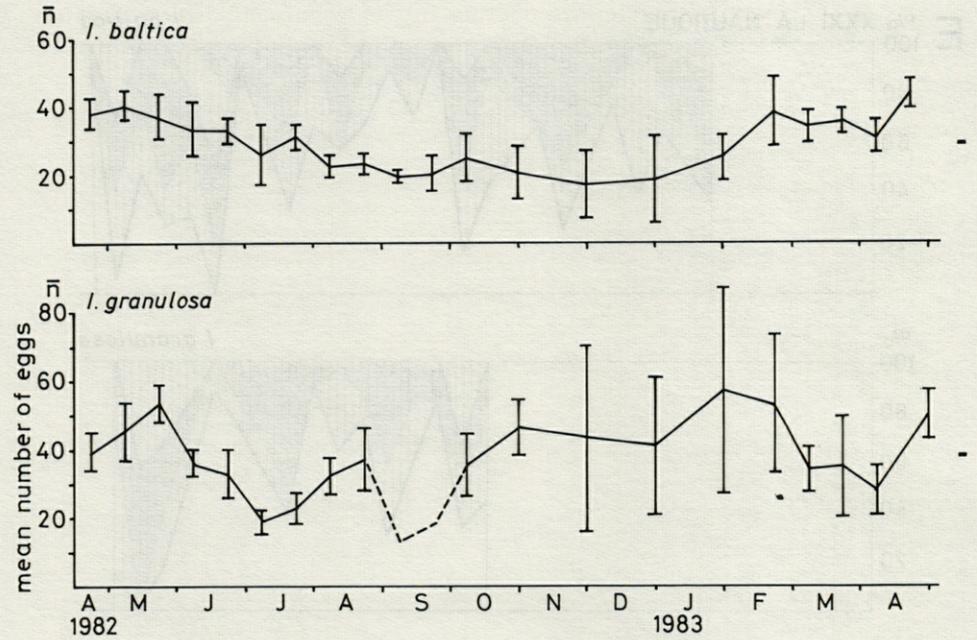
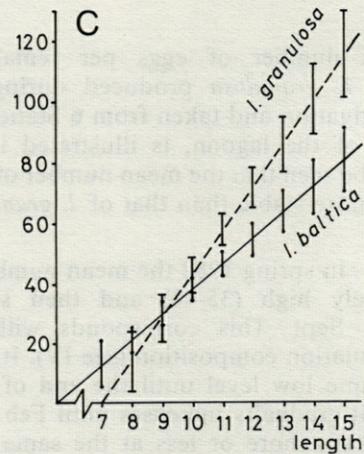
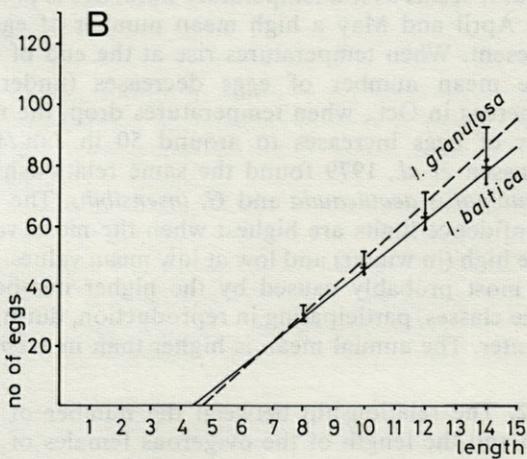


Fig. 10. — A, Proportional distribution of the five developmental stages during the period of investigation for *I. baltica* (left) and *I. granulosa* (right). B, correlation between the mean number of eggs per ovigerous female ( $\bar{n}$ ) and the mean body length ( $\bar{l}$ ) of *I. baltica* and *I. granulosa* at six Stations. Overall (yearly) situation C, do.— Situation during the winter months.



species is presented in Figure 10B. During the 15 months we measured the total length and counted the number of eggs of all ovigerous females at the 6 Stations. It is seen that a linear correlation exists between the length of the ovigerous females and the number of eggs. The number of eggs increases with length. The regression lines can be expressed as  $y = 8.09x - 35.18$   $r = 0.69$  ( $n = 605$ ) for *I. baltica* and  $y = 9.22x - 43.33$   $r = 0.7$  ( $n = 209$ ) for *I. granulosa*. As can be seen from the 95% confidence limits (see Sokal & Rohlf, 1981), these figures do not differ significantly. However, when we look at the winter situation (Fig. 10C), the figures are quite different. At lengths up to about 9 mm *I. baltica* bears more eggs than *I. granulosa* but at greater lengths the number of eggs is much higher in *I. granulosa*. The regression lines can be expressed as  $y = 8.54x - 46.76$   $r = 0.68$  ( $n = 37$ ) for *I. baltica* and  $y = 14.32x - 100.75$   $r = 0.89$  ( $n = 26$ ) for *I. granulosa*. A linear relationship between the animal size and the mean number of eggs has already been described for *I. baltica* by Salemaa, 1979. It is also known in many other Crustacea (see Janssen *et al.*, 1979).

V.3. Developmental stages of the eggs, relative abundance of these stages and mean number of eggs per stage.

V.3.1. During the development in the marsupium eggs pass through different stages as explained in Section II. As a rule, all eggs in the brood-pouch of a single female are in the same developmental stage. Some stages are frequently found, others are rare. In Figure 10A we figured the total number of females (from the 6 stations) with embryos, separated in the various stages throughout the period of investigation for *I. baltica* (left) and *I. granulosa* (right). It can be seen that stage I is most frequently found in both species, except from Oct. to Jan., (viz. the period with minimal sexual activity, compare Figure 4A. Stages II and IV are rarely found. When we assume that the chance of coming across a certain stage increases with the duration of this stage, it is obvious that those stages that are often found last longer than those that are rarely met with, so we may assume that stages I, III, and V last longer than stages II and IV (see also Discussion).

At the six stations we found fewer females of *I. granulosa* than of *I. baltica* and consequently fewer ovigerous females (see Fig. 3A, sex ratio), but still the same tendency can be observed. In spite of the smaller number of ovigerous females of *I. granulosa* the annual mean number of eggs per female is higher than in *I. baltica* (see Fig. 9A).

In Oct., Nov. and Dec. stage I is more frequently found in *I. granulosa* than in *I. baltica* suggesting that the minimum in sexual activity in the former is not as low as in the latter. When looking at the

composition of the population throughout the year and the percentage of juveniles (Fig. 3B) the same tendency can be observed.

V.3.2. In Figure 11 the mean number of eggs per stage is illustrated. For this figure we only used females from the size class 8.0-9.0 mm, in order to avoid eventual differences between the size classes. It can be seen that in both species there is only a very slight decrease in the number of eggs during development. This means that the loss of embryos during the whole development is limited, and there is consequently a limited waste of reproductive energy.

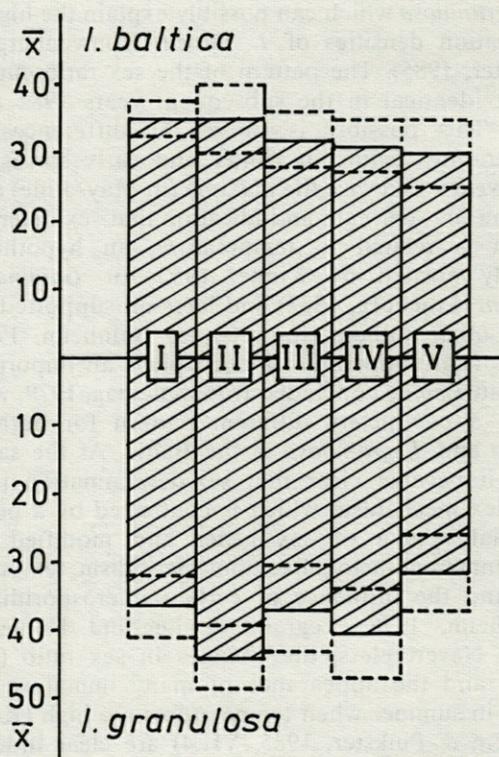


Fig. 11. — Mean number of eggs of the five developmental stages as found in ovigerous females of size class 8.0 mm for *I. baltica* (top) and *I. granulosa*. The — 95% confidence limits are indicated by dotted lines.

Janssen *et al.*, 1979 found an important decrease in the mean number of eggs during the development in *Gammarus aequicauda* and *G. insensibilis*. A high mean number of eggs for *Gammarus* therefore cannot be considered a reliable measure for the fecundity (reproductive capacity) without taking into account the developmental stage of the eggs. For the *Idotea* species the situation is different. The annual mean number of eggs per ovigerous female of *I. granulosa* is higher than that of *I. baltica* (Fig. 9). Since there is a negligible loss of eggs during development we may conclude that the fecundity of females of *I. granulosa* is higher than those of *I. baltica*.

## VI. DISCUSSION

**VI.1.** In sections IV and V we only investigated the details for *I. baltica* and *I. granulosa*. This was done since it already appeared from the previous investigations (Kouwenberg & Pinkster, 1985) that *S. hookeri* does not have much in common with the *Idotea* species and clearly occupies another niche.

**VI.2.** Throughout the year *I. granulosa* has a higher sex ratio than *I. baltica*, viz. populations with more males than females. The populations of *I. baltica* usually have more females than males as compared to *I. granulosa* which can possibly explain the higher population densities of *I. baltica* (Kouwenberg & Pinkster, 1985). The pattern of the sex ratio curves is not identical in the subsequent years 1982 and 1983. This possibly is caused by differences in temperature regime in winter and early spring of these years. Likewise the maxima (in May/June) and minima (in Sept.) are an indication that sex determination is related to temperature, an hypothesis already posited by Kinne, 1952 for *Gammarus duebeni* (Liljeborg, 1852) and later on supported by many other authors (for refs. see Bulnheim, 1972, 1978). That temperature indeed plays an important role can also be concluded from Salemaa, 1979, who found a completely different pattern for both *I. baltica* and *I. granulosa* in the Baltic. At the same time, it became clear that sex-determination is a complex mechanism which is controlled by a poly-factorial system of sex genes and modified by environmental factors like photoperiodism, temperature and the influence of certain microsporidians (Bulnheim, 1978; Legrand & Legrand Hamelin, 1975). Nevertheless, the changes in sex ratio (see III.1.) and the appearance of many immature females in summer when temperatures are high (Kouwenberg & Pinkster, 1985, VII.4) are clear indications that temperature plays an important role in sex determination. From the yearly temperature curves it seems probable that the critical temperature lies around 15 °C.

**VI.3.** When temperatures drop in autumn and early winter the sexual activity of *I. granulosa* remains at a higher level than that of *I. baltica* and *S. hookeri* for a long period, thus supporting one of the conclusions from Kouwenberg & Pinkster, 1985 that *I. granulosa* is better equipped to cope with long term declines in temperatures than the other two isopods. (see also VI.6.)

**VI.4.** The most important factor regulating the sexual activity is the (increase in) day length. As soon as the days are lengthening, the sexual activity

increases, even when temperatures are still decreasing and the productivity of the algae is going to its minimum (Mercier, 1973). It seems a logical adaptation to this instable environment where important differences can be found in the climatological conditions from year to year. The only stable factor is the yearly change in day length. In using these changes as a «Zeitgeber», the species can be assured that the first batch of juveniles will be released (March/April) when primary production of the algae is increasing to a maximum and plenty of food will be available for the juveniles. Temperature is a modifying factor since it influences the development of the eggs and the algae. So after a cold winter, the first batch of juveniles will be released in a later period (In laboratory experiments we determined the development-time of the eggs of both *I. baltica* and *I. granulosa* at 7, 15 and 25 °C. The eggs of *I. granulosa* developed a little faster than those of *I. baltica*. (8 and 25 days versus 10 and 30 days at 7 and 25 °C respectively). The results of these experiments will be treated in a third article about the Isopods in the lagoon of Bages-Sigean).

This same increase in sexual activity, before the sea-temperature reaches its minimum is reported by Healy & O'Neill, 1984, for populations from South-East Ireland.

**VI.5.** At all stations the largest size class (> 15 mm) disappears from the population before the summer, indicating that the overwintering generation from the previous year has died. From this time on, we found a reverse relationship between size and temperature: high temperatures correspond with relatively smaller animals and vice versa, which is similar to the findings of Naylor, 1955 for *I. emarginata*. In summer the larger (reproducing) males and females are only found at the deeper stations. At the shallow stations juveniles and non-reproducing males and females prevail. We therefore assume a migration from the adults to the deeper, and more stable zones of the lagoon. This agrees with the findings of Salemaa, 1979, who found a vertical zonation of the various size classes of *Idotea* species in the northern Baltic. As we already pointed out (Kouwenberg & Pinkster, 1985) *I. granulosa* is more often found in the deeper, more saline parts than *I. baltica*, nevertheless in both species a vertical zonation of the size classes can be observed.

**VI.6.** When looking at the relationship between body size and number of eggs important differences can be observed between the *Idotea* species. When we compare the yearly pattern (Fig. 10 B), no (statistical) differences can be observed. However, when looking at the winter situation (Fig. 10 C) important differences are found; females of *I. granulosa* (from 9 mm on) produce more eggs than females of

*I. baltica*, resulting in a higher percentage of juveniles in early spring. This is in agreement with the observation in V.1. (Fig. 9), that the mean number of eggs per female is more erratic in *I. granulosa* than in *I. baltica*, resulting in a higher number of eggs per female during the winter months. This again is an indication that *I. granulosa* is better equipped with long term declines in temperature than *I. baltica*. (see also VI.3.)

VI.7. In summer the mean number of eggs per female is lower than in winter; the confidence limits are relatively small. In winter the mean number of eggs is high, and the confidence limits large. Because of the high energy requirements during a short period in the summer (especially for the high oxygen uptake at higher temperatures) females consequently have less energy left for producing a high number of eggs. In winter more size classes occur together, resulting in a higher mean number of eggs and large confidence limits. Larger females produce more eggs than smaller ones, but likewise females in winter produce more eggs than females of the same size in summer. This is probably because the energy requirements are lower than in summer (lower swimming activity, high oxygen saturation level, lower O<sub>2</sub>-uptake at low temperatures and longer egg-development time), so more energy can be used for the egg production, resulting in a higher number of eggs. This also explains the differences between the populations from the Baltic (Salemaa, 1979) and those from the lagoon (see VI.8.).

VI.8. In both *Idotea* species a linear relation can be observed between the number of eggs and the body length. The same was found by Salemaa for *Idotea baltica* in the Baltic, although the number of eggs at a given body length was much higher in the population from the Baltic than in those from the populations investigated here. This can possibly be explained by the differences in temperature regime between the Baltic and the shallow lagoons along the Mediterranean coast (see also VI.7.)

VI.9. In summer females are generally smaller than in winter as well as the number of eggs per female. However in summer the development time of the eggs is very short (see VI.4.). Likewise we observed that in spring and early summer a high percentage of females is carrying eggs (Fig. 3 B) and that the population-densities reach their maximum in summer (Kouwenberg & Pinkster, 1985, IV.1.). We therefore must conclude that a great number of cohorts is produced in spring and summer although the number of eggs per cohort is lower than in winter.

VI.10. The differences observed in the duration of the various developmental stages of the eggs can be explained by differences in the number of cleavages per stage. In stages I, III and V more cleavages will be necessary than in the arbitrarily established stages II and IV. Most probably, more stages exist than the ones which can be seen with a simple stereo-microscope.

VI.11. Howes, 1939 found a reduction of the number of eggs during development in *I. viridis* (= *I. chelipes*). The same was observed by Salemaa, 1979 for *I. baltica* in the Baltic and by Janssen *et al.*, 1979 for *Gammarus* species in the lagoon system of Bages-Sigean. Naylor, 1955 however, did not observe such a loss of eggs for *I. neglecta*, a situation comparable to that in *I. baltica* and *I. granulosa* as was found in this study. From stages I to IV hardly any loss is observed. (Fig. 11)

VI.12. Especially in winter, quite a few females were found with eggs in stage V, but also with large numbers of round globules under the marsupium which resembled stage I. Howes, 1939 found some females with eggs in different stages of development, but Naylor, 1955 never found females except with eggs in only one stage of development. We think that the globules we found under the marsupium are unfertilized eggs that come to development in winter when copulation (mating) is at a minimum. However, in order to draw further conclusions more research is necessary into the reproductive cycle and embryology of these Isopod species.

## REFERENCES

- BULNHEIM H.P., 1972. On sex-determining factors in some euryhaline *Gammarus* species. In 5th European Marine Biology Symposium. Ed. B. Battaglia. Piccin, Padova, 115-130.
- BULNHEIM H.P., 1978. Interaction between genetic, external and parasitic factors in sex determination of the crustacean amphipod *Gammarus duebeni*. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, **31** : 1-33.
- HEALY B. & M. O'NEILL, 1984. The life cycle and population dynamics of *Idotea pelagica* and *I. granulosa* (Isopoda : Valvifera) in South-East Ireland. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **64** : 21-33.
- HOWES N.H., 1939. Observations on the biology and postembryonic development of *Idotea viridis* (Slabber) (Isopoda, Valvifera), from New England Creek, South-East Essex. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **23** : 279-310.
- JANSSEN H., M. SCHEEPMAKER, M. VAN COUWELAAR & S. PINKSTER, 1979. Biology and distribution of *Gammarus aequicauda* and *G. insensibilis* (Crustacea, Amphipoda) in the lagoon system of Bages-Sigean (France). *Bijdr. Dierk.*, **49** (1) : 42-70.

KINNE O., 1952. Zum Lebenszyklus van *Gammarus duebeni* Lilj. nebst einigen Bemerkungen zur Biologie von *Gammarus zaddachi* Sexton subsp. *zaddachi* Spooner. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 1 : 187-203.

KOUWENBERG J. & S. PINKSTER, 1985. Population dynamics of three brackish water isopod species (Crustacea) in the lagoon system of Bages-Sigean (France). *Vie Milieu* 34 (4) : 229-240.

LEGRAND J.J. & E. LEGRAND-HAMELIN, 1975. Déterminisme de l'intersexualité et de la monogénie chez les Crustacés Isopodes. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 39, Suppl., 443-461.

MERCIER A., 1973. Etude écologique de la végétation du complexe lagunaire de Bages-Sigean. Biomasse et production primaire des Macrophytes. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Paris VI, Biologie végétale.

NAYLOR E., 1955. The life cycle of the isopod *Idotea emarginata* (Fabricius). *J. anim. Ecol.*, 24 (2) : 270-281.

SALEMAA H., 1979. Ecology of *Idotea* species (Isopoda) in the northern Baltic. *Ophelia*, 18 (1) : 133-150.

SOKAL R.R. & F.J. ROHLF, 1981. Biometry. The principles and practice of statistics in Biological research. W.H. Freeman & Comp., San Francisco.

TINTURIER-HAMELIN E., 1963. Polychromatisme et détermination génétique du sexe chez l'espèce polytypique *Idotea Balthica* (Isopode Valvifère). *Cah. Biol. Mar.*, 4 : 473-591.

Reçu le 3 septembre 1984; received September 3, 1984.  
 Accepté le 6 novembre 1984; accepted November 6, 1984.

**PSEUDANTHESSIUS THORELLI (BRADY, 1880)  
(COPEPODA, POECILOSTOMATOIDEA,  
PSEUDANTHESSIDAE) :  
REDESCRIPTION ET PRÉSENCE EN MÉDITERRANÉE**

*Pseudanthessius thorelli* (Brady, 1880)  
(Copepoda, Poecilostomatoidea, Pseudanthessidae) :  
*redescription and presence in the Mediterranean Sea*

Jan H. STOCK et Steven WEINBERG

Institut de Zoologie Taxonomique  
Université d'Amsterdam, B.P. 20125  
1000 HC Amsterdam, Pays-Bas

PSEUDANTHESSIUS THORELLI  
PS. GRACILIS  
CLADOCORA CESPITOSA  
COPEPODA POECILOSTOMATOIDEA  
MÉDITERRANÉE

RÉSUMÉ. — *Pseudanthessius thorelli*, espèce assez fréquente dans la Mer du Nord, a été trouvée pour la première fois en Méditerranée. Il provient de lavages du Madréporaire *Cladocora cespitosa*, récolté entre 20 et 25 mètres dans les environs de Banyuls. *Ps. thorelli* est voisine de *Ps. gracilis* Claus, 1889, surtout par ses caractères taxonomiques de valeur générique, mais s'en distingue nettement au niveau spécifique.

PSEUDANTHESSIUS THORELLI  
PS. GRACILIS  
CLADOCORA CESPITOSA  
COPEPODA POECILOSTOMATOIDEA  
MEDITERRANEAN SEA

ABSTRACT. — *Pseudanthessius thorelli*, a rather frequently recorded species in the North Sea, has been found for the first time in the Mediterranean Sea. It has been obtained in washings of the coral, *Cladocora cespitosa*, collected at depths of 20-25 metres near Banyuls. *Ps. thorelli* is related to *Ps. gracilis* Claus, 1889, in particular by characters of generic value, but they are clearly distinct at the species level.

## INTRODUCTION

*Pseudanthessius thorelli* fut mentionné pour la première fois, sous le nom de *Lichomolgus Thorellii*, par Brady & Robertson, en 1876, qui signalent l'espèce, sans la moindre description (donc comme nomen nudum) dans des dragages effectués au large de Marsden, de Hawthorn et de la Baie de Robin Hood (dans la Mer du Nord, entre Newcastle-upon-Tyne et Scarborough, Angleterre), par 20 à 35 brasses de profondeur.

La description formelle a été publiée par Brady (1880), dans sa fameuse monographie sur les Copépodes des îles Britanniques. Les 9 figures de cette œuvre permettent bien de reconnaître l'espèce, même après un siècle. Elle semble être assez commune, Humes & Stock, 1973 : 341, en énumèrent

11 citations entre 1880 et 1973, toutes des eaux Britanniques, sauf une provenant de la Suède. Une seule citation dans un check-list de Graeffe (1900 : 41) témoigne de l'existence de l'espèce en Méditerranée (à Trieste), mais cet auteur ne l'a pas observée lui-même et la mentionne dans la synonymie de *Pseudanthessius gracilis* Claus, 1889, ce qui est certainement injustifiable (*vide infra*).

Malgré les citations fréquentes, l'espèce ne fut jamais redécrite ou réillustrée de façon plus détaillée pendant le siècle suivant sa description originale.

Son hôte est resté également incertain, on l'a trouvé à la fois libre entre les résidus de dragages, dans la cavité palléale du Bivalve *Pecten* (ou *Chlamys*, ou *Aequipecten*) *opercularis*, ou sur l'Astéride *Asterias rubens*. Le premier auteur de cette note a examiné des centaines d'exemplaires de *Pecten*

*opercularis*, provenant de la Baie de Morlaix, Finistère, sans rencontrer un seul *Ps. thorelli*. Par contre, un Copépode superficiellement similaire (avec des rames caudales très allongées), *Modiolicola inermis* Canu, 1892, est commun dans ce Mollusque. Il n'est pas exclu que les citations de *Ps. thorelli* de Pectinidae s'appliquent en réalité à cette espèce. Nos prospections systématiques, dans la Mer du Nord comme dans la Manche, du second hôte signalé dans la littérature, *Asterias*, n'ont jamais révélé d'exemplaires de *Ps. thorelli*, et nous considérons donc cet hôte comme accidentel.

Par contre, l'un de nous (S.W.) a trouvé un nombre assez important d'exemplaires dans l'eau de lavage de colonies du Madréporaire *Cladocora cespitosa* (Linné), récolté en plongée au large de Cap Oullestreil, près de Banyuls, par 20 à 25 m de profondeur. Ces exemplaires nous permettent de fournir une description et des figures modernes des deux sexes et d'établir de façon certaine sa présence en Méditerranée.

#### *Pseudanthessius thorelli* (Brady, 1880)

Notes descriptives. — Longueur (sans soies furcales) de 1,2 à 1,3 mm (♀, Fig. 1) ou de 0,90 à 0,95 mm (♂, Fig. 2). Somite génital (♀) en forme d'un cône tronqué et renversé (Fig. 3); légèrement en arrière de la zone la plus large, s'insère la 6<sup>e</sup> paire de pattes; elle a la forme d'un bâtonnet court, sans articulation basale, armé d'une soie longue et d'une épine courte (Fig. 5). Il y a 3 (♀) ou 4 (♂) somites post-génitaux; le somite anal est 2 fois plus long que le segment pré-anal, et 1,4 fois plus long que large; il porte une rangée de petites spinules sur son bord postérieur (♀, ♂). Les urosomites 2, 3 et 4 (♂) portent également une telle rangée de spinules. Les 6<sup>e</sup> pattes (♂) (Fig. 6) sont représentées par un processus spiniforme et 2 soies.

Rame furcale de 12 à 13 fois plus longue que large (Figs. 3, 4).

Antenne antérieure (Fig. 9) sans dimorphisme sexuel appréciable; seulement une soie, sur l'article basal, de longueur extraordinaire. Aesthetes sur les articles 5, 6 et 7. Armature des articles 3, 12, 4, 4, 5+1A, 2+1A, 8+2A. Rostre (Fig. 8) en forme de bec d'oiseau, comme chez *Hermannella*.

Antenne postérieure (Fig. 14): article 2 le plus long; article 4 plus de 3 fois plus long que large, armé de 4 éléments articulés (« griffes sétiformes ») et de 3 soies.

Mandibule (Fig. 10) pratiquement sans fouet distal; bord convexe inerme, abstraction faite d'une écaille basilaire peu prononcée; bord concave avec courte rangée de 8 spinules environ.

La maxille antérieure (Fig. 11) est un simple lobe digitiforme, avec 1 soie proximale et 3 soies distales.

Maxille postérieure (Fig. 12) avec article basal inerme. Fouet principal de morphologie très spé-

cialisée: la partie proximale porte sur son bord médian 3 dents fortes; sur son bord interne une spinule courte et une spinule effilée; la partie distale est très fine, rétrécie, filiforme. Sur la partie basale s'insèrent en plus un fouet auxiliaire, unilatéralement denticulé, une soie robuste, unilatéralement ciliée, et une sétule minuscule.

Lèvre (Fig. 13) bilobée, à échancrure médiane très profonde.

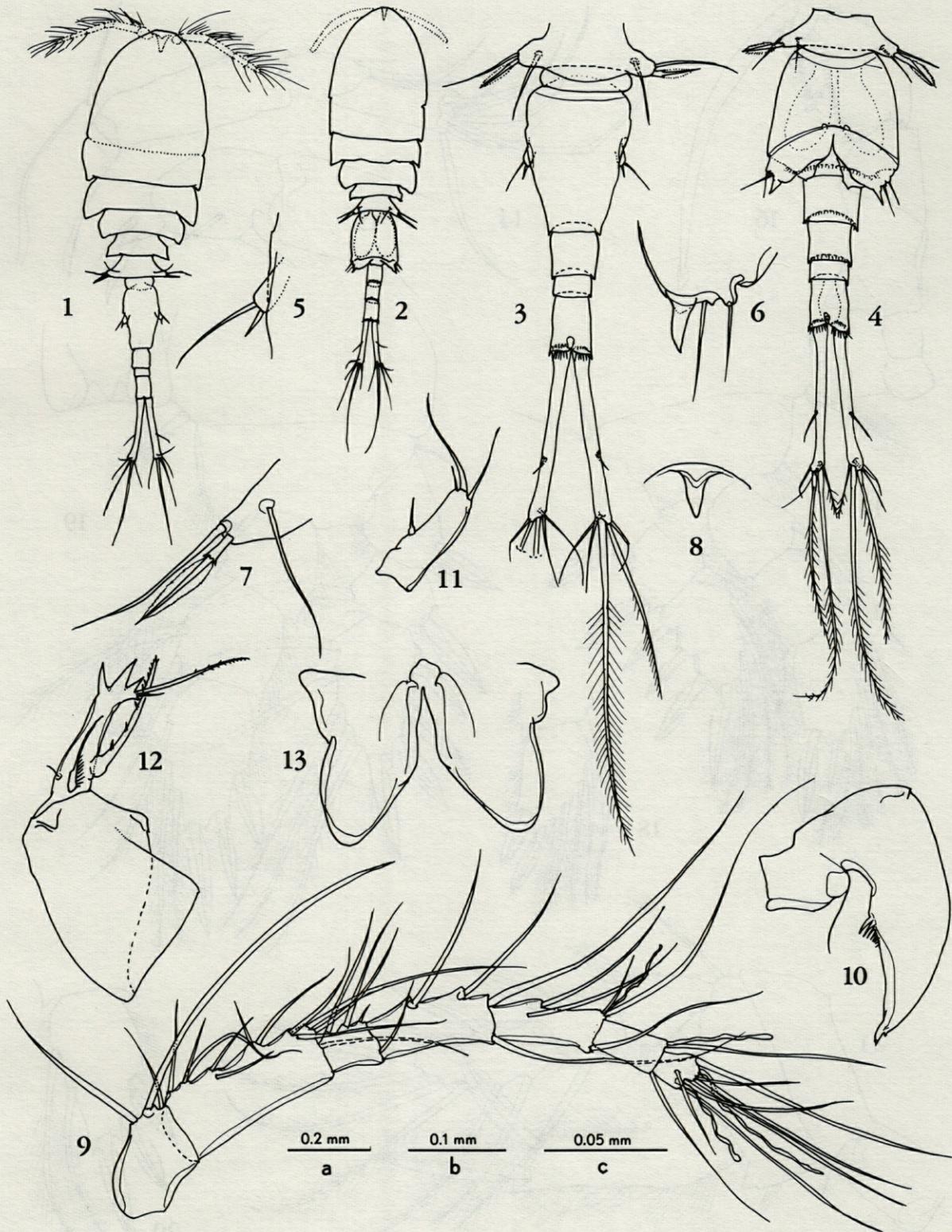
Maxillipède sexuellement dimorphe. Celui de la femelle (Fig. 15) avec un article basal inerme, un 2<sup>e</sup> article orné d'une épine renversée et une soie, et un 3<sup>e</sup> article en forme de griffe effilée, portant 2 épines. Chez le mâle (Fig. 16), l'article basal est également inerme, le 2<sup>e</sup> article porte 2 rangées de spinules et 2 épines plus fortes; le 3<sup>e</sup> article est petit et inerme; la griffe terminale, légèrement courbe, porte 1 épine et 1 sétule près de sa base, et se termine en une petite lame membraneuse.

Pattes thoraciques 1 à 4 biramées; rames des pattes 1 à 3 triarticulées, exopodite de la 4<sup>e</sup> patte également triarticulé, mais endopodite uniarticulé (Figs. 17, 19, 20, 21). Dimorphisme sexuel limité au 3<sup>e</sup> article de l'endopodite de P1 (♀ avec 5 soies + 1 épine, processus spiniformes courts; ♂ avec 4 soies + 2 épines, processus spiniformes un peu plus longs, Fig. 18). P3 identique à P2 sauf l'armature du 3<sup>e</sup> article de l'endopodite (P2 avec 3 soies + 3 épines; P3 avec 2 soies et 3 épines). L'endopodite de P4 atteint le milieu de l'article 3 de l'exopodite; son bord latéral est pourvu d'une échancrure nette.

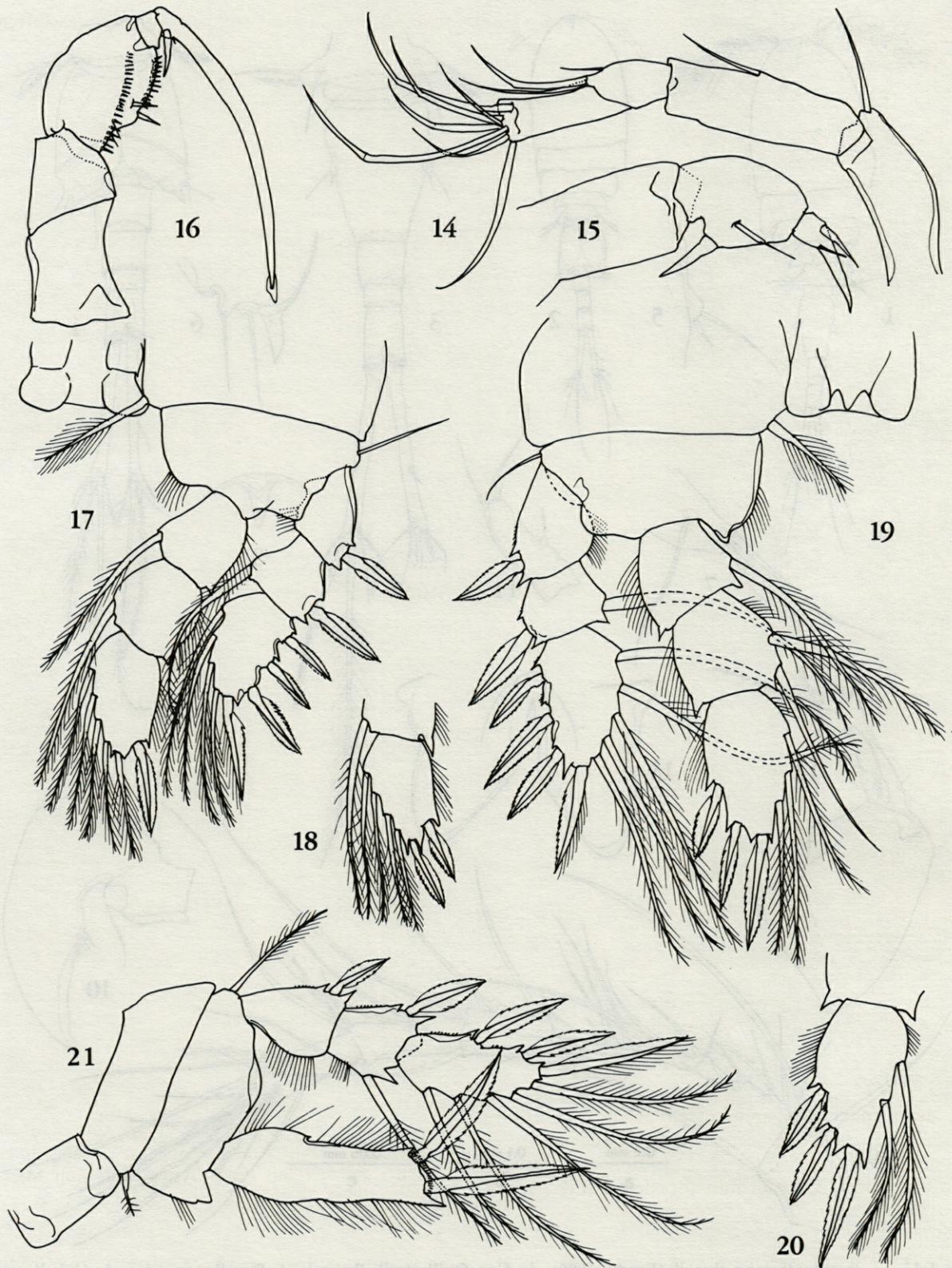
P5 (Fig. 7) est soudé au premier urosomite, donc sans article libre; l'ensemble (♀, ♂) porte une longue soie basilaire plus une épine foliacée et une soie distales.

**Remarques.** — Le genre *Pseudanthessius*, dans l'état où il se trouve actuellement, est un ensemble assez hétérogène (Humes & Stock, 1973 : 336). *Ps. thorelli* se range, par sa morphologie, avec l'espèce-type de *Pseudanthessius*, *Ps. gracilis* Claus, 1889, dans un groupement plus restreint, qu'on pourrait appeler *Pseudanthessius* s. str., caractérisé par la nature de l'armature terminale de l'antenne postérieure (4 griffes minces + 3 soies), la structure de la mandibule (sans fouet distal, faible écaille basilaire) et de la maxille postérieure (avec fouet auxiliaire), l'absence de dimorphisme sexuel dans l'antenne antérieure et un dimorphisme très léger dans les pattes thoraciques.

Une synonymie entre *Ps. gracilis* et *Ps. thorelli*, envisagée par certains auteurs, n'est pas justifiée du tout: il existe de nombreuses différences qui démontrent leur indépendance au niveau spécifique. Ces différences portent sur l'élongation des rames caudales (< de 10 fois plus longues que larges chez *gracilis*, au moins 12 fois chez *thorelli*), le degré d'allongement des griffes de l'antenne postérieure

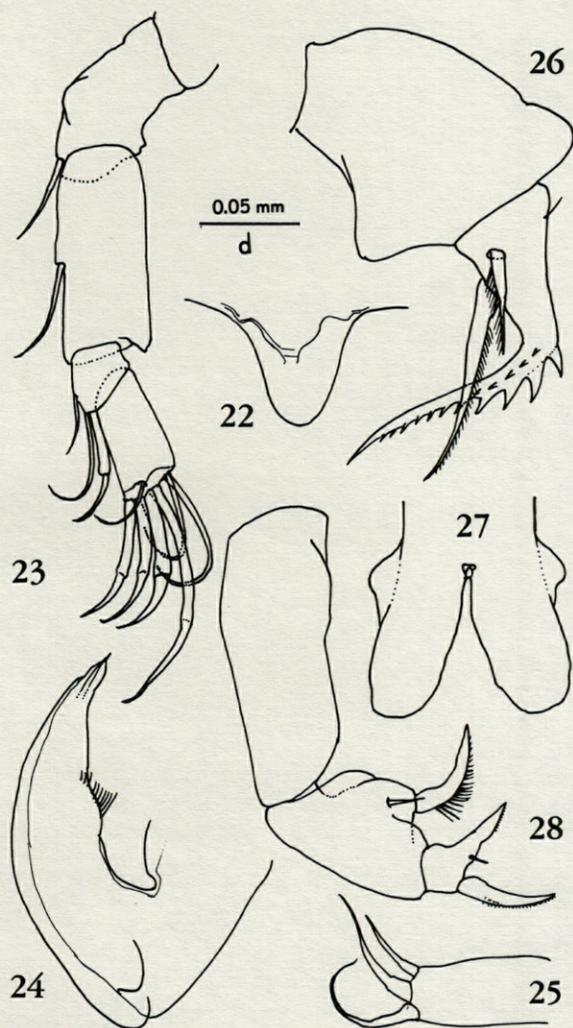


Figs. 1-13. — *Pseudanthessius thorelli* (Brady, 1880), du Cap Ouillestreil, Banyuls. 1, femelle, vue dorsale (échelle a); 2, mâle, vue dorsale (a); 3, urosome, ♀, vue ventrale (b); 4, urosome, ♂, vue ventrale (b); 5, sixième patte, ♀ (c); 6, sixième patte, ♂ (c); 7, cinquième patte, ♀ (c); 8, rostre, ♀, vue ventrale (b); 9, antenne antérieure, ♀ (c); 10, mandibule, ♀ (c); 11, maxille antérieure, ♀ (c); 12, maxille postérieure, ♀ (c); 13, lèvre, ♀ (c).  
*Pseudanthessius thorelli* (Brady, 1880), from Cape Ouillestreil, Banyuls. 1, female, dorsal view (scale a); 2, male, dorsal view (a); 3, urosome, ♀, ventral view (b); 4, urosome, ♂, ventral view (b); 5, sixth leg, ♀ (c); 6, sixth leg, ♂ (c); 7, fifth leg, ♀ (c); 8, rostrum, ♀, ventral view (b); 9, anterior antenna, ♀ (c); 10, mandible, ♀ (c); 11, anterior maxilla, ♀ (c); 12, posterior maxilla, ♀ (c); 13, labrum, ♀ (c).



Figs. 14-21. *Pseudanthessius thorelli* (Brady, 1880), du Cap Ouillestreil, Banyuls. 14, antenne postérieure, ♀ ; 15, maxillipède, ♀ ; 16, maxillipède, ♂ ; 17, première patte, ♀ ; 18, troisième article de l'endopodite de la première patte, ♂ ; 19, deuxième patte, ♀ ; 20, troisième article de l'endopodite de la troisième patte, ♀ ; 21, quatrième patte, ♀. Echelle c pour toutes les figures (échelle sur la planche précédente).

*Pseudanthessius thorelli* (Brady, 1880), from Cape Ouillestreil, Banyuls. 14, posterior antenna, ♀ ; 15, maxilliped, ♀, 16, maxilliped, ♂ ; 17, first leg, ♀ ; 18, third segment of endopodite of first leg, ♂ ; 19, second leg, ♀ ; 20, third segment of endopodite of third leg, ♀ ; 21, fourth leg, ♀. All to scale c (scale on previous plate).



Figs. 22-28. *Pseudanthessius gracilis* Claus, 1889, ♀, de Roscoff. 22, rostre (échelle d); 23, antenne postérieure (d); 24 mandibule (c); 25, maxille antérieure (c); 26, maxille postérieure (c); 27 lèvre (d); 28, maxillipède (c). (Echelle c sur la première planche).

*Pseudanthessius gracilis* Claus, 1889, ♀, from Roscoff. 22, rostrum (scale d); 23, posterior antenna (d); 24, mandible (c); 25, anterior maxilla (c); 26, posterior maxilla (c); 27, labrum (d); 28, maxilliped (c). (Scale c on the first plate).

(comparer les Figs. 14 et 23), la différenciation du fouet de la maxille postérieure en partie basilaire robuste et partie distale effilée chez *thorelli* (non-différencié chez *gracilis*, cf. Figs. 12 et 26), l'armature fine des articles 2 et 3 du maxillipède ♀ (Figs. 15 et 28), la forme du rostre (pointue chez *thorelli*, linguiforme chez *gracilis*, Figs. 8 et 22), etc. La planche 93 de l'ouvrage de Sars, 1917, et quelques illustrations de *Ps. gracilis* incorporées dans la

présente note, permettront d'apprécier ces différences.

Une autre espèce qui nous semble très proche de *Ps. thorelli* est *Ps. concinnus* Thompson & Scott, 1903, provenant de Sri Lanka. Malheureusement, cette forme n'est que très incomplètement connue. Elle ressemble à *Ps. thorelli* par l'allongement extrême des rames caudales et par la structure du fouet des maxilles postérieures. Pour autant qu'on puisse juger des figures des auteurs écossais, *Ps. concinnus* se distingue par la longueur du somite anal (aussi long que large), l'absence d'une soie très allongée sur l'article basal de l'antenne antérieure, la position (plus en arrière) de P6 sur le somite génital de la femelle, l'armature de l'endopodite de P4 (les 2 éléments spiniformes de *Ps. thorelli* sont remplacés par une épine et une soie chez *concinnus*). La plupart de ces différences pourraient être dues à des erreurs d'observation, plutôt que de correspondre à la réalité.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BRADY G.S., 1880. A monograph of the free and semi-parasitic Copepoda of the British Isles. 3 : 1-83, pls. 83-93. Ray Society, London.
- BRADY G.S. & D. ROBERTSON, 1876. Report on dredging off the coast of Durham and North Yorkshire in 1874. Rep. 45th Meeting Brit. Ass. Advancem. Sci., for 1875 : 185-197.
- CLAUS C., 1889. Ueber neue oder wenig bekannte halb-parasitische Copepoden, insbesondere der Lichomolgiden- und Ascomyzontiden-Gruppe. *Arb. zool. Inst. Univ. Wien*, 8 (3) : 1-44, pls. 1-7.
- GRAEFFE E., 1900. Uebersicht der Fauna des Golfes von Triest, nebst Notizen über Vorkommen, Lebensweise, Erscheinungs- und Laichzeit der einzelnen Arten. *Arb. zool. Inst. Univ. Wien*, 13 (1) : 33-80.
- HUMES A.G. & J.H. STOCK, 1973. A revision of the family Lichomolgidae Kossmann, 1877, cyclopoid copepods mainly associated with marine invertebrates. *Smiths. Contr. Zool.*, 127 : i-v, 1-368.
- SARS G.O., 1917. An account on the Crustacea of Norway, 6. Copepoda Cyclopoida, pt. 11-12 : 141-172, pls. 81-96.
- THOMPSON I.C. & A. SCOTT, 1903. Report of the Copepoda collected by Professor Herdman, at Ceylon, in 1902. Rep. Govt. Ceylon Pearl Oyster Fish. Gulf Manaar, Suppl. Rep., 7 : 227-307, pls. 1-20.

Reçu le 20 février 1985; received, February 20, 1985  
 Accepté le 27 mars 1985; accepted March 27, 1985



COMPARAISON  
DES COMMUNAUTÉS FRONDICOLES  
DES COLÉOPTÈRES DU CÈDRE  
(*CEDRUS ATLANTICA* MANETTI)  
EN FRANCE (PROVENCE)  
ET AU MAROC (MOYEN-ATLAS)

*Communities of Crown coleoptera on cedar trees  
Cedrus atlantica Manetti of France (Provence) and of Morocco (Middle Atlas)*

M. MOUNA\*, L. BIGOT\*\* et J.P. FABRE\*\*\*

\*Institut scientifique, Service de Zoologie et Ecologie,  
Charia Ibn Batouta, B.P. 703 Rabat, Maroc

\*\*Laboratoire de Biologie animale (Ecologie)  
Faculté des Sciences Saint-Jérôme,  
13397 Marseille Cedex 13, France

\*\*\*Station de Zoologie forestière, INRA,  
avenue Vivaldi, 84000 Avignon, France

ECOLOGIE  
COMMUNAUTÉS FRONDICOLES  
COLÉOPTÈRES  
PROVENCE  
MOYEN-ATLAS

**RÉSUMÉ.** — Les auteurs étudient deux peuplements de Coléoptères frondicoles sur Cèdre, d'une part sur le Petit Lubéron et sur le Mont-Ventoux (France, Provence) et d'autre part dans la région d'Ifrane-Michliffen (Maroc, Moyen-Atlas). L'inventaire est beaucoup plus important au Maroc avec 107 espèces, pour 63 espèces en Provence. Le Cèdre spontané du Maroc semble porter des espèces originales; le Cèdre introduit de la Provence réunit des espèces provenant des essences environnantes. Des variations de composition et de structure se manifestent au niveau des stations et des strates. Le peuplement marocain du Cèdre a une dominance d'espèces lusitaniennes; celui du Cèdre provençal est à dominance d'espèces eurosibériennes.

ECOLOGY  
CROWN COMMUNITIES  
COLEOPTERA  
PROVENCE  
MIDDLE ATLAS

**ABSTRACT.** — The authors study two communities of crown Coleoptera on cedar trees (*Cedrus atlantica* Manetti) of France (Provence) and of Morocco (Middle Atlas). The survey of the investigated community lists 63 species in Provence and 107 species in the Middle Atlas. The natural cedar tree of Morocco has an original community; the cedar tree of Provence receives species from neighbouring forest communities. Variations of composition and structure are observed in different stations and levels. There is an increase of eurosiberian species in Provence and of lusitanian ones in the Middle Atlas.

## I. INTRODUCTION

Le Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti) est une espèce forestière spontanée en Afrique du Nord (Maroc, Algérie). D'après les analyses polliniques, le Cèdre disparaît de la région du sud-est français au

cours du Pléistocène moyen (A. Pons, *ab ora*); réintroduit au nord du bassin méditerranéen il y a plus d'un siècle, cette essence constitue des boisements importants en France et dans d'autres pays (Italie, Espagne, Bulgarie...). Son extension est due principalement à ses faibles exigences (elle supporte le calcaire), la bonne qualité de son bois et la relative résistance de ses peuplements aux incendies.

La faune du Cèdre constitue un domaine pratiquement inexploré si ce n'est quelques travaux déjà anciens effectués au Maroc : De Joannis 1921, De Peyerimhoff 1933. A l'exception des travaux en cours sur les ravageurs du Cèdre en France, il n'existe que quelques études fragmentaires sur les Insectes nuisibles : Balachowsky 1954, 1969; Leclant et Remaudière 1969; Covassi et Binazzi 1975.

Dans le cadre d'un D.E.A. (Mouna, 1980) puis d'une thèse de spécialité (Mouna, 1982), nous avons étudié en France, puis au Maroc, les peuplements des Insectes de la partie aérienne du Cèdre. L'objet de cette note est de comparer dans ces deux régions, l'une située au Nord, l'autre au Sud de la zone circum-méditerranéenne, la communauté frondicole du Cèdre en se limitant aux Coléoptères (situation des stations : Tabl. I).

Tabl. I. — Situation des stations étudiées.  
*Location of the studied samples.*

Nom de la localité et Référence utilisée dans le texte	Altitude en mètres	Coordonnées géographiques en centigrades	
		Longitude	Latitude
Ventoux St Estève (V 1)	625	583 Est	4902 Nord
Ventoux Rolland (V 2)	820	584 Est	4903 Nord
Ventoux Mauvallat (V 3)	1025	583 Est	4904 Nord
Ventoux (V 4)	1140	584 Est	4905 Nord
Lubéron crête (L)	720	578 Est	4866 Nord
Ras-Al-Ma (S)	1650	559 Ouest	3714 Nord
Azrou (Z)	1800	570 Ouest	3704 Nord
Aïn Kahla (K)	1950	574 Ouest	3689 Nord

## II. MATÉRIELS ET MÉTHODES

### 2.1. Technique de récolte

Nous avons utilisé la technique classique du « parapluie japonais » ou « nappe de chasse » qui consiste à battre les branches sur un mètre à partir de leur extrémité, au-dessus d'une toile de dimension connue (1,20 × 0,80). Le battage a été effectué par la même personne, et l'échantillon standardisé (au moins pour le Maroc) par le nombre de coups successifs, déterminé par une étude préalable. La récupération de la faune se fait à l'aspirateur à bouche pour les espèces fragiles et peu chitinisées, à la pince souple pour les espèces rigides. Les premières sont tuées à l'éther acétique, les secondes sont noyées dans l'alcool.

### 2.2. Caractéristiques des stations

#### 2.2.1. Petit Lubéron (Vaucluse, France)

Le massif du Petit Lubéron constitue la partie la plus occidentale de la chaîne du Lubéron, qui

s'étend d'Ouest en Est, parallèlement au cours de la basse Durance.

C'est un anticlinal datant des plissements Pyrénéo-Provençaux (Peyronne, 1959). Il est essentiellement formé par les terrains crétacés inférieurs. Le sol est calcaire, bien fissuré, avec une structure convenant bien au Cèdre (Toth, 1976).

Le climat du Lubéron s'intègre dans le climat méditerranéen général à influence maritime.

La cédraie du Petit Lubéron, créée au siècle dernier, se mélange, selon les localités, au Chêne Vert et au Buis à une altitude moyenne de 650 à 700 m.

Nous avons effectué des prélèvements de faune sur Cèdre pendant les mois de décembre 1979, mars, avril et mai 1980.

#### 2.2.2. Mont-Ventoux (Vaucluse, France)

Le Mont-Ventoux se dresse brusquement au Nord-Est de la plaine fertile qu'arrosent à la fois la Durance et le Rhône.

Géologiquement, le massif du Ventoux appartient aux formations secondaires et doit son relief à l'existence de plissements nombreux et complexes (Chiardola-Sabouret, 1977).

Le climat de cette montagne s'élevant jusqu'à 2 000 m d'altitude est assez varié : il y a étagement des climats depuis le climat méditerranéen jusqu'au climat des régions alpines (De Carmantrand, 1954-1956).

Nous avons effectué, au Mont Ventoux, une étude sur un transect altitudinal en flanc Sud-Ouest, depuis la limite inférieure du Cèdre (600 m) jusqu'à sa limite supérieure (1 140 m). Le Cèdre est l'essence dominante, mais on le trouve quelquefois en mélange avec le Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait), le Chêne Blanc (*Quercus pubescens* Willd), le Pin Noir (*Pinus nigra* Arn. *nigricans* Host var. *austriaca* Novak), le Pin à crochets (*Pinus uncinata* Ramond in D.C.).

#### 2.2.3. Maroc (Moyen-Atlas)

Le Moyen-Atlas est une chaîne alpine d'orientation Nord-Est Sud-Ouest qui forme avec le Haut Atlas une grande diagonale à peu près rectiligne.

Formé au cours des mouvements tertiaires atlastiques, le Moyen-Atlas est constitué pour la plus grande partie par des calcaires et calcaires dolomitiques du Jurassique inférieur (Lias). La chaîne a connu d'énormes bouleversements volcaniques au Quaternaire; il en résulte des sols favorables au Cèdre.

Le Cèdre se rencontre, dans le Moyen-Atlas, dans les étages bio-climatiques humides et subhumides. Il est mélangé, dans ce massif, au Chêne Vert (*Quercus ilex* L.) (qui l'accompagne dans presque toutes les localités) et, selon l'altitude, au Chêne zeen (*Quer-*

*cus faginea* Lam.), au Pin maritime et au Génévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.).

Nous avons réalisé des prélèvements de faune, sur Cèdre, dans trois stations différentes au point de vue altitudinal, climatique et floristique. Les stations de Ras-Al-Ma (S : 1 650 m) et de Azrou (Z : 1 800 m) appartiennent à l'étage bioclimatique humide et froid et se placent dans la cédraie basse tempérée; la station d'Aïn Kahla (K : 1 950 m) appartient à l'étage bioclimatique subhumide froid et se place dans la cédraie moyenne (Pujos, 1966).

L'échantillonnage a été réalisé mensuellement du mois d'avril au mois d'octobre 1981 (le reste de l'année, les stations sont enneigées). Les prélèvements sont effectués à deux niveaux (strates) de l'arbre : 1-2 m (échantillonnage debout au sol) et 2-6 m (échantillonnage sur une échelle).

### 2.3. Techniques de calculs

La comparaison est basée sur la présence-absence des espèces dans les peuplements considérés 2 à 2, à l'aide du coefficient coenotique de Jaccard, dont la formule est :

$$Q_{1,2} = \frac{S_{1,2}}{S_1 + S_2 - S_{1,2}} \times 100$$

$S_1$  : nombre d'espèces propres au peuplement 1,  $S_2$  : nombre d'espèces propres au peuplement 2,  $S_{1,2}$  : nombre d'espèces communes aux peuplements 1 et 2.

Nous avons interprété les matrices de similitude, obtenues en calculant ce coefficient, par la méthode classique du dendrogramme en utilisant l'algorithme de Lance et Williams (1967) (*in* Daget, 1976). La formule de l'algorithme est :

$$C_{k,ij} = x (C_{kj} + C_{ki}) + BC_{ij}$$

$ij$  : premier groupe déjà formé des deux observations  $i$  et  $j$  auxquelles correspond dans la matrice de similitude le coefficient de corrélation le plus élevé,  $k$  : observation quelconque,  $x$  et  $B$  : constantes ( $x = 0,625$  et  $B = -0,25$ ).

## III. RÉSULTATS ET DISCUSSION

### 3.1. Répertoire faunistique et commentaire

#### 3.1.1. Répertoire faunistique

En France (Provence), nous avons prélevé 63 espèces de Coléoptères appartenant à 21 familles (Tabl. II). Au Maroc (Moyen-Atlas), nous avons pu recenser 107 espèces de Coléoptères classées en 24 familles (Tabl. III).

#### 3.1.2. Commentaire

A partir des données bibliographiques sur le mode de vie des espèces recensées nous avons constaté que :

- En France, aucune des espèces n'est inféodée au Cèdre.

- Au Maroc, en revanche, certaines des espèces capturées semblent propres au Cèdre : *Amauronia longula* (Col. Dasytidae), *Labidostomis rubripennis* (Col. Chrysomelidae), *Anthaxia pleuralis* et *A. ludovicae* (Col. Buprestidae), *Scythropus warioni* et *Brachyderes caudatus* (Col. Curculionidae).

Ceci indique que le Cèdre, dans son pays d'origine, héberge une faune qui lui est propre. Par contre la cédraie dans les pays d'introduction n'est pas accompagnée par la faune qui lui est attachée, mais héberge diverses espèces d'Insectes trouvées en place sur d'autres essences. Cependant des ravageurs, en provenance des cédraies spontanées d'Afrique du Nord, ont déjà envahi le Cèdre de Provence : il s'agit de deux Pucerons et d'une Tordeuse qui, dans leur nouveau milieu et en l'absence d'ennemi naturel, commettent des dégâts appréciables (Fabre, 1976 a et b).

### 3.2. Comparaison des peuplements frondicoles d'Insectes du Cèdre en France et au Maroc

Nous avons pris en considération tous les Insectes prélevés sur Cèdre afin de travailler dans les mêmes conditions dans les deux pays.

#### 3.2.1. France

Les coefficients sont faibles (Tabl. IVA, Fig. 1 A) : les différences sont marquées entre les placettes.

La différence est assez bien marquée entre les deux peuplements d'Insectes du Mont Ventoux et du Petit Lubéron (Fig. 1 A).

Au Mont Ventoux, il y a plus de concordance entre les deux prélèvements effectués à 1 000 m et 1 140 m d'altitude ( $V_3$  et  $V_4$ ) (Fig. 1 A). Ensuite c'est le niveau 600 m ( $V_1$ ) qui se joint au premier groupe formé; enfin c'est le niveau 800 m ( $V_2$ ). Il résulte de cette observation que, au plan faunistique,  $V_1$  (600 m) est plus proche de  $V_3$ - $V_4$  (1 000-1 140 m) que de  $V_2$  (800 m).

En réalité la particularité observée pour  $V_2$  semble correspondre à une plus grande hétérogénéité du peuplement de Cèdre qui, à cet endroit, est en mélange avec la végétation spontanée dans de plus fortes proportions. Une autre caractéristique particulière de cette station tient au fait qu'elle est composée d'arbres beaucoup plus âgés.

La différence des deux massifs, relativement bien isolés par des bassins et par des plateaux, s'explique

Tabl. II. — Répertoire des Coléoptères relevés sur Cèdre en France (Provence) : L, Lubéron; V, Mont-Ventoux.  
*Catalogue of the sampled coleoptera on cedar tree in France.*

**Lebiidae**

*Philorhizus notatus* Steph. L

**Oxytelidae**

*Phyllocrepa floralis* Payk. L

**Tachyporidae**

*Tachyporus pusillus* Grav. V  
*Bolitobius exoletus* Erichs. L

**Cantharidae**

*Malthodes maurus* Cast. L  
*Rhagonycha lignosa* Müll. V

**Malachiidae**

*Dasytes tristiculus* Muls. V  
*Malachius aeneus* L. V  
*Haplocnemus virens* Suffr. V  
*Dasytes flavipes* Ol. V  
*Sphinginus lobatus* Ol. VL  
*Attalus analis* Panz. V

**Elateridae**

*Limonium minutus* L. L  
*Limonium parvulus* Panz. LV  
*Cardiophorus rufipes* Goeze L  
*Cardiophorus biguttatus* Ol. L  
*Ampedus praeustus* F. V

**Nitidulidae**

*Micruria melanocephala* Marsh. L

**Cryptophagidae**

*Atomaria ruficornis* Mannh. V  
*Micrambe vini* Panz. L

**Lathridiidae**

*Corticarina truncatella* Mannh. L

**Coccinellidae**

*Harmonia quadripunctata* L. VL  
*Rhizobius litura* F. V.L.  
*Scymnus auritus* Thunb. VL  
*Adalia decempunctata* L. VL  
*Exochomus quadripustulatus* Lin. VL  
*Synharmonia lyncea* Ol. V  
*Adalia decempunctata bimaculata* Pontopp. L  
*Paramysia oblongoguttata* L. L  
*Chilocorus bipustulatus* L. L  
*Anaitis ocellata* L. L  
*Adonia variegata* Goeze L  
*Exochomus quadripustulatus floralis* Mots. L

**Anobiidae**

*Ernobius pini* Sturm-Sch. L

**Ptinidae**

*Ptinus irroratus* Kiesw. L  
*Ptinus latro* F. L

**Anthicidae**

*Anthicus constrictus* Curt. L

**Mordellidae**

*Anaspis mulsanti* Bris. L  
*Anaspis varians* Muls. V

**Alleculidae**

*Omophlus lepturoides* F. L  
*Gonodera luperus ferrugineus* F. V

**Scarabaeidae**

*Amphimallon solstitialis* L. L

**Cerambycidae**

*Gracilia minuta* F. V

**Chrysomelidae**

*Longitarsus aeneus* Kutsh. VL  
*Cryptocephalus marginellus* Ol. V  
*Luperus alpinus* Deshr. L  
*Galerucella luteola* Müll. L

**Bruchidae**

*Spermophagus sericeus* Geoffr. VL  
*Bruchidius imbricornis* Panz. VL  
*Bruchidius varius* Oliv. L

**Curculionidae**

*Apion tubiferum* Gyll. L  
*Brachyderes incanus* L. L  
*Rhynchaenus erythropus* Germ. VL  
*Cionellus gibbifrons* Ksw. L  
*Phyllobius roboretanus* Gyll. VL  
*Polydrusus marginatus* Steph. VL  
*Peritelus sphaeroïdes* Germ. VL  
*Curculio abietis* L. V  
*Ceuthorrhynchus* sp. L

**Scolytidae**

*Ips erosus* Wall. L  
*Ips proximus* Eich. L  
*Scolytus pygmaeus* F. V

Tabl. III. — Répertoire des Coléoptères relevés sur Cèdre au Maroc (Moyen-Atlas) : S, Ras-Alma; Z, Azrou; K, Aïn Kahla; F, Ifrane; C, col du Zad; T, région d'Itzer; M, Michlifén.  
*Catalogue of the sampled coleoptera on cedar tree in Morocco (Middle Atlas).*

**Lebiidae**

*Microlestes angusteforcipatus* Ant. S, Z, K.  
*Microlestes* sp. S.  
*Philorhizus bifasciatus* Dej. S, Z, K.  
*Lebia trimaculata* Villers Z.

**Oxytelidae**

*Platystethus oxytelinus* Fauv. S, Z, K.

*Platystethus cornutus* Grav. S.

**Staphylinidae**

*Ocyopus sericeus* Mots. S.  
*Xantholinus linearis* Ol. S, Z.

**Tachyporidae**

*Tachyporus hypnorum* F. S, Z, K.  
*Tachyporus nitidulus* F. S, Z, K.

**Aleocharidae***Atheta atramentaria* Gyll. S.**Cantharidae***Rhagonycha querceti* Kiesw. S, K.**Malachiidae***Malachius atlasticus* Esc. S, K, C.*Hypebaeus albifrons* F. K.*Attalus reductus* Pic. S.*Colotes javeti rufithorax* Duv. S.

Gen. sp.

**Dasytidae***Lobonyx gracilis* Rtt. S, Z.*Lobonyx aeneus* F. K.*Amauronia longula* Desbri. S, Z, K.**Elateridae***Cardiophorus melampus* Ill. S, Z.*Cardiophorus* sp. S, Z.*Cardiophorus beduinus* Buyss. C.**Throscidae***Throscus elateroides* Heer. K.**Buprestidae***Anthaxia salicis* F. S.*Anthaxia pleuralis* Fairm. S, Z, K.*Anthaxia ludoviccae* Ab. S, Z, K.**Dermestidae***Anthrenus pimpinella* F. Z.*Anthrenus exilis* Muls. S, Z.**Nitidulidae***Meligethes villosus* Bris. S.*Epurea latipes* Grouv. Z.**Cryptophagidae***Atomaria ruficornis* Marsch. K.*Atomaria barbara* Rtt. S.

Gen. sp.

**Phalacridae***Olibrus affinis* Strm. S, Z, K.*Olibrus bicolor* F. Z.*Olibrus pygmaeus* Sturm. S, Z, K.*Olibrus bedeli* Guilleb. S.*Olibrus aenescens* Rüst. Z.*Phalacrus coruscus* Panz. S, Z, K.**Lathridiidae***Corticarina fulvipes* Com. Z.*Enicmus minutus* L. S.**Coccinellidae***Exochomus anchorifer* All. Z, K.*Exochomus quadripustulatus floralis* Mots. M.*Paramysia oblongoguttata* L. S, Z, K.*Scymnus punctillum* Ws. Z, Z, K.*Scymnus apetzi* Muls. Z.*Scymnus pallidivestis* Muls. S, Z, K.*Scymnus kiesewetteri* Muls. S.*Synharmonia lyncea* Ol. Z.*Pharoscymnus setulosus* Chev. Z.*Coccinella septempunctata* \* L. S, Z.*Adonia variegata* Goeze F.*Chilocorus bipustulatus* L. Z.*Novius cruentatus algericus* Crotch. S, Z, K.**Anobiidae***Gastralus* sp. S, Z, K.**Scaptiidae***Trotomma* sp. S, K.**Scarabaeidae***Aphodius melanostictus* Schm. S, Z.*Polyphylla fullo* L. Z.**Chrysomelidae***Longitarsus* sp. S, Z, K.*Aphthona euphorbiae* Schrank. S, Z, K.*Phyllotreta nigripes* F. Z, K.*Phyllotreta consobrina* Curt. Z.*Luperus nigritarsis* Joan. S, Z, K.*Luperus pardoii* Cod. K.*Labidostomis rubripennis* Luc. S, Z, K, F, C.*Psylliodes cuprea* Koch. S, Z, K.*Chaetocnema tibialis* Ill. Z.*Gynandrophthalma gratiosa* Luc. Z.*Cryptocephalus rufipes* Gze S, K.*Cryptocephalus fulvus* Gze S.*Cryptocephalus blandulus* Har. S.*Pachybrachis* sp. S.*Chrysomela gypsophilae* Küst. Z.*Lachnaea hirta* F. C.F.*Lachnaea lucidipennis* Peyerh. Z.*Ochrosis ventralis* Ill. S, Z, K.**Bruchidae***Bruchidius tibialis* Boh. S, Z.*Bruchidius foveolatus* Gyll. S, Z, K.*Bruchidius lividimanus* Gyll. S, Z, K.*Bruchidius murinus* Boh. Z.*Bruchidius varius* Ol. Z.**Curculionidae***Sitona humeralis* Steph. Z.*Sitona puncticollis* Steph. K.*Sitona lineatus* L. S, Z.*Sitona crinitus* Ol. S, Z, K.*Scythropus warioni* Mars. S, Z, K.*Apion aeneum* F. S, Z, K.*Apion detritum* Rey. S, Z, K.*Apion frumentarium* Payk. S, Z.*Apion radiolus* Kirby Z.*Apion pisi* F. F.*Smicronyx reichi* Gyll. Z.*Tychius pusillus* Germ. S, K.*Tychius tibialis comptus* Tourn. Z.*Larinus afer* Gyll. T.*Magdalis* sp. T.*Ceuthorrhynchus aubei* Boh. S, K.*Ceuthorrhynchus geographicus* Gze S, Z.*Ceuthorrhynchus contractus* Marsh. S, Z.*Ceuthorrhynchus* sp. Z.*Brachyderes caudatus* Hust. K.*Phytonomus variabilis* Hust. K.

Gen. sp. S.

**Scolytidae***Cryphalus numidicus* Eichh. Z.*Xyleborus saxeseni* Ratz. K.

\* KOVAR (1977), a signalé d'Afrique du Nord avec mention « Maroc », une espèce nouvelle, *Coccinella algerica*, confondu jusqu'ici avec *C. septempunctata*.

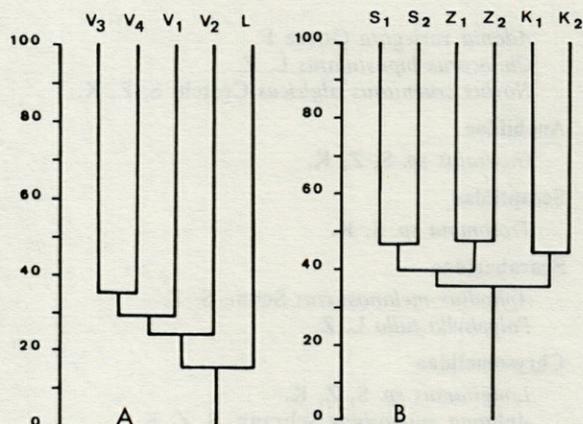


Fig. 1. — A, Dendrogramme interprétatif de la matrice de similitude (Tabl. IV A) pour les stations de France; B, dendrogramme de la matrice de similitude (Tabl. IV B) pour les stations du Maroc.

Dendrogram of the correspondence matrix A, for the french samples (Table IV A), B, for the Morocco samples (Table IV B).

par le caractère plus montagnard du Mont Ventoux. De là, on peut supposer que les conditions climatiques liées à la topographie et à l'altitude interviennent pour individualiser un peuplement à l'échelle d'un massif forestier même dans le cas de massifs proches géographiquement comme c'est le cas ici du Lubéron et du Ventoux.

Tabl. IV. — A, Matrice de similitude pour les différentes stations étudiées en France; B, matrice de similitude pour les différentes stations étudiées au Maroc.

Correspondence matrix for the studied stations: A, in France, B, in Morocco.

A		V <sub>1</sub>	V <sub>2</sub>	V <sub>3</sub>	V <sub>4</sub>	L	
	L	22,581	18,182	21,875	16,364		
	V <sub>4</sub>	25,714	22,222	35,294			
	V <sub>3</sub>	34,884	27,027				
	V <sub>2</sub>	28,571					
	V <sub>1</sub>						
B		SI	SII	ZI	ZII	KI	KII
	KII	38,75	41,25	40,244	36,047	44,776	
	KI	41,463	45,679	37,931	37,079		
	ZII	46,237	40,816	47,368			
	ZI	44,086	38,776				
	SII	46,667					
	SI						

### 3.2.2. Maroc

Ici encore les coefficients de corrélation sont faibles (Tabl. IV B et Fig. 1 B), quoique plus élevés

que ceux obtenus en France. Des différences existent entre les stations et les strates étudiées sur le plan faunistique.

Les 3 groupes de strates formées, S<sub>I</sub>-S<sub>II</sub>, Z<sub>I</sub>-Z<sub>II</sub> et K<sub>I</sub>-K<sub>II</sub>, correspondent aux stations étudiées, donc il y a individualisation des stations sur le plan faunistique. On constate (Fig. 2) qu'à l'échelle des trois stations, il y a rapprochement entre Ras-Al-Ma (S) et Azrou (Z) pour former un groupe, Aïn Kahla (K) restant à part. Cette séparation est due probablement aux bioclimats régnant dans les deux groupes de stations (cf. 1.2.), à leur isolement dans l'espace et à l'altitude différente.

La différence entre les basses strates et les hautes strates est due au fait que :

— les espèces prélevées dans la basse strate des 3 stations sont surtout des espèces de plantes basses : *Meligethes villosus*, *Ceuthorrhynchus geographicus*, *C. contractus*, *Olibrus pygmaeus*...

— les espèces rencontrées dans la haute strate des 3 stations sont surtout des espèces d'arbres et d'arbustes : *Anthaxia salicis*, *Bruchidius lividimanus*, *Xyleborus saxeseni*, *Cryphalus numidicus*.

L'individualisation des stations sur le plan faunistique est due à leur altitude différente :

— les espèces propres à la station Ras-Al-Ma sont en général des espèces de basse altitude : *Cryptocephalus fulvus*, *Olibrus bedeli*, *Atomaria barbara*...

— les espèces prélevées uniquement dans la station Azrou sont des espèces d'altitude moyenne : *Corticaria fulvipes*, *Smicronyx reichi*, *Chaetocnema tibialis*...

— les espèces recensées uniquement de la station Aïn Kahla sont des espèces de haute altitude : *Hypebaeus albifrons*, *Sitona puncticollis*, *Phytonomus variabilis*...

Il y a des espèces en commun entre les 3 stations ou entre 2 stations seulement : ce sont en général des espèces à large répartition.

### 3.3. Chronologie comparée à l'échelle paléarctique des Coléoptères prélevés sur Cèdre en France et au Maroc

Dans le but de montrer l'origine de la faune récoltée sur le Cèdre dans les cédraies artificielles de Provence et naturelles du Moyen Atlas nous allons présenter les spectres biogéographiques des peuplements. Pour cela, nous avons établi, pour chaque espèce, sa répartition à l'échelle paléarctique et nous avons séparé les espèces en :

— paléarctiques (ou euro-sibériennes), réparties en Europe, Asie septentrionale et Afrique du Nord.

— atlanto-méditerranéennes (ou lusitaniennes), réparties surtout dans les territoires de Méditerranée occidentale mais pouvant s'étendre vers l'Europe et l'Asie Mineure.

— méditerranéo-asiatiques (ou pontiques) distribuées en Asie Mineure, mais dont les éléments les

plus plastiques peuvent s'étendre jusque dans la région de la Méditerranée occidentale.

En France, pour un nombre total de 63 espèces de Coléoptères, nous avons les pourcentages suivants :

— paléarctiques .....	72,58 %
— atlanto-méditerranéennes.....	16,13 %
— méditerranéo-asiatiques .....	11,29 %

Au Maroc, pour un nombre total d'espèces de Coléoptères de 107 nous avons les pourcentages suivants :

— atlanto-méditerranéennes.....	47,37 %
— paléarctiques .....	36,84 %
— méditerranéo-asiatiques .....	15,79 %

Nous constatons (Fig. 2 (A)) que les spectres établis pour la France montrent une dominance des espèces paléarctiques. La cédraie réintroduite après disparition au cours des glaciations quaternaires voit se reconstituer une zoocoénose frondicole à partir de la communauté implantée sur les essences frontalières de son environnement.

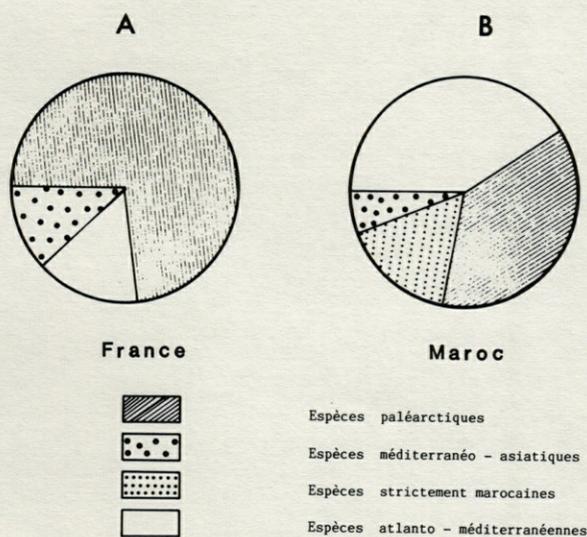


Fig. 2. — Spectre biogéographique des Coléoptères récoltés sur Cèdre en France et au Maroc au cours de la présente étude.

*Biogeographical spectrum of the sampled coleoptera on cedar tree in France and in Morocco during this study.*

Au Maroc, les spectres (Fig. 2 (B)) montrent une dominance des espèces atlanto-méditerranéennes. Il est normal que ces éléments, dont le centre de dispersion est proche du territoire marocain (s'il ne s'y trouve pas englobé en partie), domine la faune d'une essence spontanée dans le pays.

### 3.4. Discussion

De cette première étude biocoenotique, il apparaît que le Cèdre porte un peuplement d'Insectes Coléoptères réunissant des espèces qui proviennent

des essences de l'environnement forestier. Cette constatation a déjà été faite par d'autres auteurs, en particulier Balachowski en 1969. Ceci est valable aussi bien pour le Cèdre en cédraies naturelles qu'en cédraies d'introduction.

Dans ce dernier cas, on peut assister à la prolifération sur Cèdre d'une — ou de plusieurs — populations dangereuses pour cette essence.

Au Maroc, dans son pays d'origine, le Cèdre héberge un ensemble d'espèces qui lui est propre. Parmi ces espèces, certaines peuvent proliférer et provoquer des dégâts importants.

De tels faits se sont déjà vérifiés en France pour des Insectes n'appartenant pas aux Coléoptères et qui constituent les principaux ravageurs du Cèdre dans ce pays.

Une voie de lutte consiste alors à tenter de rétablir l'équilibre en faveur de l'arbre en introduisant du pays d'origine les ennemis naturels (parasites ou prédateurs) du ravageur. Ainsi, pour limiter les pullulations du Puceron du Cèdre de l'Atlas *Cedrobium laportei* Rem., on a acclimaté en France son parasite spécifique *Pauesia cedrobii* Sary et Leclant à partir du Moyen Atlas (Fabre et Rabasse, 1985).

Il est également indispensable de procéder à une étude des ravageurs potentiels dans l'aire du Cèdre. Ce programme est en cours actuellement en France avec des recherches sur la Tordeuse du Cèdre *Epinothia cedricida* Diak. qui fait des dégâts dans les massifs du Lubéron et du Ventoux (Fabre, 1976 a) et risque de se porter dans les reboisements — jusque-là indemnes — effectués à grande échelle depuis une quinzaine d'années dans le sud-est de la France. De même est abordée l'étude de la Tordeuse *Acleris undulana* Wals., nouvellement découverte au Maroc, connue pour ses dégâts en Turquie : cette Tordeuse représente un danger potentiel très important pour les cédraies circum-méditerranéennes (Fabre et Mouna 1983).

### BIBLIOGRAPHIE

- BALACHOWSKI A.S., 1954. Etude comparative des cochenilles du cèdre au Liban et en Afrique du Nord. *Rev. Path. vég. Ent. agr. France*, 33 (2) : 108-114.
- BALACHOWSKI A.S., 1969. Les scolytes du cèdre dans le Nord de l'Afrique. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 5 (3), 647-655.
- CHIARDOLA-SABOURET F., 1977. Le peuplement des insectes Coléoptères des pelouses dans le Mont Ventoux (Vaucluse). Thèse Marseille : 1-113.
- COVASSI M. e A. BINAZZI, 1975. Note corologica e morfologica sulla *Cinara cedri* Mjm. in Italia. (Homoptera, Lachnidae). *Redia*, 55 : 331-344, 1974-1975.
- DAGET J., 1976. Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris : 1-172.
- DE CARMANTRAND, 1954-1956. Le Mont Ventoux. *Bull. Soc. forest. Franche Comté et Prov. Est*, 27 : 345-362.

DE JOANNIS J., 1921. Les chenilles des cones de cèdre. *Bull. Stat. Rech. forest. Afr. N.*, 1 (6) : 187-199.

DE PEYERIMHOFF P., 1933. Les coléoptères attachés aux conifères dans le Nord de l'Afrique. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 102 : 359-412.

FABRE J.P., 1976 a. Extension du cèdre et risques d'attaques d'insectes. *R.F.F.*, 28 (4) : 261-269.

FABRE J.P., 1976 b. Sur la présence en France de *Cinara cedri* (Mimeur), puceron nuisible au cèdre. *C.R. Acad. Agr. France* : 771-775.

FABRE J.P. et M. MOUNA, 1983. Sur la présence au Maroc d'une tordeuse *Acleris undulana* Wals (*Lepidoptera Tortricidae*) grave ravageur des cèdres : *Cedrus atlantica* Manetti, *Cedrus libani* Barrel. *C.R. Acad. Agr. France* : 642-647.

FABRE J.P. et J.M. RABASSE, 1985. Introduction dans le Sud-Est de la France d'un parasite : *Pauesia cedrobei* Stary et Leclant (*Hymenoptera Aphidiidae*) du puceron : *Cedrobium laportei* Remaudière (*Homoptera Aphididae*) du cèdre de l'Atlas : *Cedrus atlantica* Mannetti (en préparation).

LANCE G.N. et W.T. WILLIAMS, 1967. A general theory of classificatory sorting strategies. I. Hierarchical systems. *Comp. J.*, 9 : 373-380.

LECLANT F. et J. REMAUDIÈRE, 1969. Sur la biologie d'*Epinotia cedricida* Diak., grave ravageur du cèdre en France (Lep. Tortricidae). *Ann. Soc. Ent. Fr.*, 5 (2), 397-405.

MOUNA M., 1980. Premières données sur les Arthropodes frondicoles du cèdre. D.E.A., Marseille : 1-49.

MOUNA M., 1982. Recherches écologiques sur le peuplement frondicole des insectes du cèdre (*Cedrus atlantica* Man) dans le Moyen Atlas marocain. Thèse spécialité, Marseille : 1-121.

PEYRONNE J.C., 1959. Etude phytosociologique du Petit Lubéron. D.E.S., Marseille, Fac. Sciences, 1-71.

PUJOS A., 1966. Les milieux de la cédraie marocaine. Etude d'une classification des cédraies du Moyen Atlas et du Rif, en fonction des facteurs du sol et du climat et de la régénération naturelle actuelle dans ces peuplements. *Ann. Rech. Forest. du Maroc*, 8, rapport 1964 : 1-283.

TOTH J., 1976. Contribution à l'étude de la fructification et de la régénération naturelle du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* MAN.) dans le Sud de la France. Thèse Marseille : 1-136.

Reçu le 18 janvier 1985; received January 18, 1985  
 Accepté le 22 mars 1985; accepted March 22, 1985

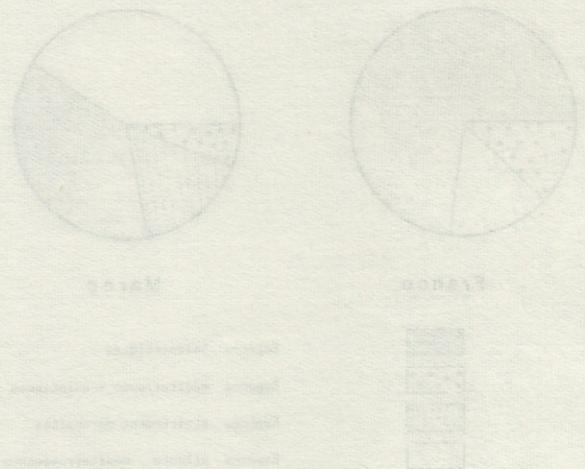


Fig. 1. Répartition géographique des espèces de cèdres en France et au Maroc au cours de la présente étude.

La France est représentée par (a) et le Maroc par (b). Les espèces de cèdres sont : Cedrus atlantica (à rayures), Cedrus libani (à points), Cedrus deodora (à carreaux).

Le tableau ci-dessous résume les données de répartition :

Spèce	France (a)	Maroc (b)
<i>Cedrus atlantica</i>	Majoritaire	Majoritaire
<i>Cedrus libani</i>	Moins de 10%	Moins de 10%
<i>Cedrus deodora</i>	0%	Moins de 10%

**GLUGEA STEPHANI (HAGENMÜLLER, 1899)  
MICROSPORIDIE PARASITE  
DU FLET *PLATICHTHYS FLESUS* (LINNÉ, 1758)  
DU LITTORAL LANGUEDOCIEN.  
IMPORTANCE DU RÉGIME ALIMENTAIRE  
DE L'HÔTE DANS LE CYCLE SAISONNIER  
DU PARASITE**

*Glugea stephani* (Hagenmüller, 1899), a microsporidian parasite  
of the flounder *Platichthys flesus* (Linné, 1758)  
from the Languedoc coast line.  
Significance of the host diet on the seasonal cycle  
of the parasite

**M. BEKHTI, R. VIANET et G. BOUIX**  
Laboratoire d'Ichthyologie et de Parasitologie Générale,  
Université des Sciences et Techniques du Languedoc,  
place Eugène Bataillon, 34 060 Montpellier cedex

GLUGEA STEPHANI  
MICROSPORIDIE  
FLET  
RÉGIME ALIMENTAIRE  
CYCLE SAISONNIER

**RÉSUMÉ.** — Sur le littoral languedocien, *Glugea stephani* parasite le Flet *Platichthys flesus*. La microsporidiose se développe essentiellement chez les individus ayant effectué leur premier frai, lors du retour dans les étangs côtiers en avril et mai. Une étude détaillée du régime alimentaire des Flets au cours de leurs déplacements permet d'établir une corrélation entre le cycle saisonnier de *Glugea stephani* et le comportement nutritionnel de l'hôte. L'infestation s'effectue probablement à la faveur de l'activité trophique accrue des Poissons, consécutive à la période de sous-alimentation occasionnée par le frai en mer.

GLUGEA STEPHANI  
MICROSPORIDIA  
FLOUNDER  
DIET  
SEASONAL CYCLE

**ABSTRACT.** — *Glugea stephani* is a parasite of the flounder *Platichthys flesus* along the Languedoc coast. The microsporidiosis affects especially the fishes having spawned for the first time, when they return to the lagoons during April and May. A complete study of the flounder's diet during migrations shows the relationships between the seasonal cycle of *Glugea stephani* and the feeding behaviour of its host. Infection may be promoted by the increased trophic activity of the fishes that follows the underfeeding during the spawning period at sea.

*Glugea stephani* est une Microsporidie décrite par Hagenmüller (1899) sur le Flet : *Platichthys flesus* de l'estuaire du Rhône. Elle a, depuis, été retrouvée dans plusieurs régions du monde et sur de nombreux Pleuronectiformes : *Pleuronectes platessa* (Johnstone, 1901 et Woodcock, 1904), *Pleuronectes limanda* (Reichenow, 1929), *Pseudopleuronectes americanus* et

*Limanda ferruginea* (Fantham, Porter et Richardson, 1941; Stunkard et Lux, 1965; Weidner, 1976 et Takvorian et Cali, 1981), *Platichthys stellatus* et *Parophrys vetulus* (Wellings, Ashley et Arn, 1969; Jensen et Wellings, 1972; Olson et Pratt, 1973 et Olson, 1976 et 1981). Elle forme des xénomes blanchâtres, d'environ un millimètre de diamètre,

dans le tissu conjonctif intestinal, des coeca pyloriques au rectum compris.

Nous avons retrouvé *Glugea stephani* sur la côte languedocienne, exclusivement sur les Flets (Bekhti, 1984). Après une étude pathologique et immunologique (Bekhti et Bouix, 1984), nous avons entrepris d'étudier le cycle biologique de la Microsporidie, en considérant plus particulièrement l'évolution saisonnière, le régime alimentaire de l'hôte et les modalités d'infestation.

## MATÉRIEL ET TECHNIQUES

L'hôte *Platichthys flesus* (Linné, 1758) provient de la Mer Méditerranée (Grau-du-Roi et Sète) d'une part, des lagunes côtières (région de Palavas) d'autre part. Les organes envahis par *Glugea stephani* sont conservés, fixés et inclus en vue d'un examen histologique.

Afin d'évaluer l'intensité du parasitisme et la prévalence, les Poissons parasités et les Poissons « sains » sont comptabilisés. La taille, le poids et le sexe sont notés.

Parallèlement à l'examen parasitologique, le tube digestif de chaque Poisson est prélevé pour étude de son contenu, afin de déterminer le régime alimentaire de l'hôte. Le traitement fait appel à des calculs statistiques simples (moyenne, variance, écart-type, pourcentage) et l'analyse du régime alimentaire est basée sur la méthode mixte, avec référence à la clé de Geistdoerfer (1975) pour la classification des proies.

## RÉSULTATS

### Cycle et aspects éco-biologiques de la microsporidiose à *Glugea stephani*

#### Taux de parasitisme

Le taux global de parasitisme est obtenu à partir de l'ensemble de la population sans distinction du milieu, mer ou étang (Tabl. I)

#### Cycle parasitaire

Les comptages et les observations histologiques conduisent aux résultats suivants :

— janvier à mars 1982 : tous les individus mâles et femelles parasités présentent des kystes avec réaction tissulaire de l'hôte, donc âgés.

— mai à juin 1982 : sur 11 individus microsporidés, 6 sont porteurs de kystes jeunes.

— juillet à août 1982 : les kystes sont en début de réaction tissulaire ou en voie de destruction.

— septembre 1982 à avril 1983 : tous les Flets parasités présentent des kystes en fin de destruction.

— mai 1983 : le seul individu parasité présente 3 xénomes avec des stades jeunes (mérogonie).

Le cycle présente donc deux phases, la première de mai à juin ne correspondant qu'à des kystes jeunes, la seconde de juillet à avril (de l'année suivante) à des kystes mûrs en réaction ou en fin de destruction. On peut raisonnablement en conclure que la contamination a lieu en avril-mai, chaque année.

Basés également sur le seul taux de parasitisme, des résultats divers ont été enregistrés. Pour Stunkard et Lux (1965), il ne semble pas y avoir de corrélation entre le parasitisme par *Glugea stephani* et le cycle saisonnier ou sexuel de *Pseudopleuronectes americanus*. Par contre, Berrebi et Bouix (1980) pour *Glugea atherinae* chez l'Atherine, Delisle (1972) et Chen et Power (1972) pour *Glugea hertwigi* chez l'Eperlan, notent un cycle saisonnier de la microsporidiose.

#### Taux de parasitisme et taille de l'hôte

Les longueurs totales des hôtes sont classées suivant une progression arithmétique de raison 20 mm. La prévalence est calculée pour chaque classe de taille. Le sexe n'ayant pas d'influence sur le parasitisme, mâles et femelles sont regroupés dans un même tableau.

Trois phases peuvent être distinguées :

*Première phase* (Fig. 1, A) : sur les Poissons n'atteignant pas 180 mm. et âgés de moins d'un an (l'âge peut être déterminé par une relation entre la longueur totale et l'état des otolithes — Vianet, com-

Tabl. I. — Effectif mensuel des Flets sains et parasités par *Glugea stephani*.  
Monthly population of uninfected and parasitized by *Glugea stephani* flounders.

Période	1982												1983					Total		
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M	A	M		J	
♀	disséqués	41	17	20	2	53	84	73	178	36	8	35	62	27	27	11	6	1	2	689
	parasités	1	2	6	0	4	0	1	1	0	2	1	0	12	11	2	0	0	1	44
♂	disséqués	13	17	7	2	61	35	72	129	42	6	34	71	14	36	6	2	3	0	550
	parasités	0	2	5	0	6	1	2	0	0	0	2	1	6	15	2	1	1	0	44

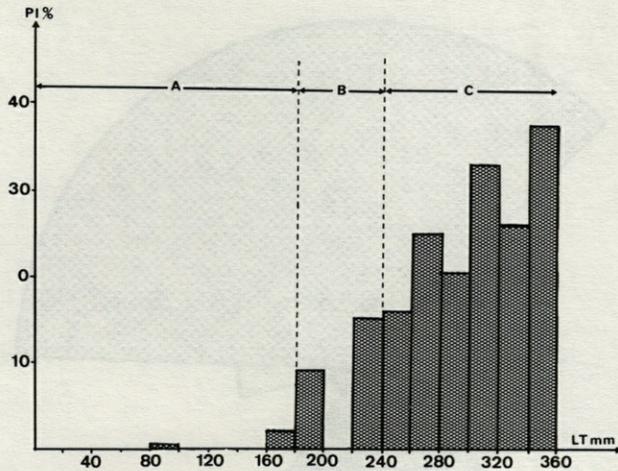


Fig. 1. — Taux de parasitisme à *Glugea stephani* (Pi % = pourcentage d'individus parasités) en fonction de la taille du Poisson hôte (LT mm).

*Rate of parasitism with Glugea stephani (Pi % = percentage of infested specimens) according to the size of fish host, (LT mm).*

munication personnelle —), le parasitisme est très faible, voire nul. Le plus petit individu parasité est une femelle juvénile de 89 mm de longueur, pêchée le 29 juillet 1982 en étang; elle présente un kyste en début de réaction tissulaire. La présence d'un tel kyste ne permet pas de déterminer le lieu de contamination: en mer au stade alevin ou en étang après la pénétration.

**Deuxième phase** (Fig. 1, B): elle correspond aux individus de plus d'un an (180 à 240 mm de longueur). Parmi les 16 individus parasités, 7 présentent des kystes avec de jeunes stades ( $\sigma = 192, 193, 227$  et  $228$  mm,  $\varnothing = 223, 224$  et  $231$  mm). Ils ont été pêchés aux mois de mai et juin en étang après leur première ponte en mer, en février-mars. Cette infestation très récente montre que la contamination s'est faite en étang. Ces individus épuisés et affamés par le frai et la migration seraient plus vulnérables. Les individus ayant des kystes en voie de destruction sont interprétés comme des individus infestés au début de leur première année, c'est-à-dire encore juvéniles.

**Troisième phase** (Fig. 1, C): les individus mesurent plus de 240 mm et sont âgés de 2 ans et plus. Tous les individus parasités présentent de vieux kystes en cours de réaction ou en fin de destruction. Le taux de parasitisme élevé dans ce groupe peut être expliqué par le fait que les Flets de plus de 2 ans ont une croissance individuelle très variable. Il y a alors regroupement dans une même classe de taille d'individus appartenant à des classes d'âge différentes qui ont pu être parasités au cours des premiers mois de leur vie ou à l'âge d'un an et plus.

## Conclusion

Le parasitisme à *Glugea stephani* semble constituer un parasitisme de faiblesse, affectant notamment les individus après leur première ponte, l'infestation ayant lieu en lagune entre avril et mai. Les gros Flets de plus de 260 mm de longueur ne se contaminent pas une seconde fois (ils ne présentent que des xénomes très âgés ou en voie de destruction). Plusieurs d'entre eux arrivent à se débarrasser de la Microsporidie (autoguérison), seuls les individus très atteints conservant définitivement leurs kystes.

## Considérations écobiologiques sur le Flet en région languedocienne; son régime alimentaire

### Faits écobiologiques

Le Flet *Platichthys flesus* (Linné, 1758) est le seul Pleuronectiforme hébergeant la Microsporidie dans la région languedocienne.

Le Flet est présent sur toutes les côtes européennes, depuis la Mer Blanche jusqu'en Mer Noire en passant par l'Atlantique et la Méditerranée. Cette vaste répartition géographique et le polymorphisme qu'elle engendre, ont conduit à considérer plusieurs unités subsppécifiques (Berg, 1932; Norman, 1934; Tortonese, 1971). C'est un Poisson qui fréquente aussi bien les eaux saumâtres ou marines que les eaux douces; il est généralement abondant dans les embouchures des fleuves et à leur voisinage, le plus souvent couché sur les fonds sableux ou sablo-vaseux. Ce comportement ne l'empêche pas d'effectuer des déplacements qui, au moment des migrations, sont très importants (plusieurs kilomètres). Ces migrations sont de deux ordres:

— *migration sexuelle*, dès le mois de décembre, à partir des zones diluées (saumâtres) ou des fleuves vers la mer.

— *migration trophique* printanière, en avril et mai, qui concerne les géniteurs de retour des aires de ponte et les juvéniles qui participent au recrutement en Poissons des eaux littorales et intérieures.

La ponte a lieu en mer pendant l'hiver, le maximum de pontes étant observé en février et mars. L'échantillon marin est essentiellement constitué par les géniteurs, celui des étangs littoraux par des adultes « hors-reproduction » et des juvéniles.

### Régime alimentaire

#### Régime global

Se référant à la classification de Geistdoerfer (1975), le régime global est le suivant:

— proies principales préférentielles: Annélides Polychètes,

- proies principales occasionnelles : Amphipodes, Oligochètes,
- proies secondaires : Crustacés Décapodes,
- proies complémentaires : Poissons, Gastéropodes, Lamellibranches.

Les valeurs des différents indices définissant la composition du régime alimentaire chez le Flet sont regroupées dans le Tableau II.

Tabl. II. — Valeurs des différents indices définissant la composition du régime alimentaire chez le Flet du littoral languedocien. Sur 1298 individus examinés, de plus de 120 mm de long, seuls 89 présentent de la nourriture dans leur estomac et font l'objet des comptages de cette étude (Tabl. II et III, Fig. 3 et 4).

*Values of various indexes giving the diet content of the flounder of the Languedoc coast line.*

Item	f(%)	Cn(%)	Cp(%)	Q
Annélides Polychètes	64	39,5	56,1	2 215,95
Oligochètes	5,6	27,2	7,7	209,44
Gastéropodes	1,4	4,97	0,19	0,94
Lamellibranches	7,09	1,6	5,57	8,91
Amphipodes	29	33,7	11,4	384,18
Décapodes	11	5,8	14,5	84,1
Isopodes	2,7	0,32	0,1	0,032
Poissons	11,1	1,77	4,66	8,248
Débris végétaux + sédiments + indéterm.	23,6	2,7	4,96	13,39

Dans le tableau :

— Coefficient d'occurrence  $f = \frac{N_i}{N} \times 100$

où  $N_i$  est le nombre d'estomacs contenant l'item (ordre ou classe)

$N$  est le nombre total d'estomacs examinés

— Pourcentage en nombre de chaque item

$C_n = \frac{N'_i}{N'} \times 100$  où  $N'_i$  est le nombre d'individus de chaque item,  $N'$  est le nombre total des proies

— Pourcentage en poids de chaque item

$C_p = \frac{P_i}{P} \times 100$  où  $P_i$  est le poids de l'item,

$P$  est le poids total de toutes les proies

— Coefficient alimentaire  $Q = C_n \times C_p$

Il faut remarquer la relative importance des débris végétaux et des sédiments au niveau de l'occurrence. La composition du régime alimentaire est donnée graphiquement par la figure 2. Celle-ci confirme clairement que les Annélides Polychètes constituent la « proie dominante ».

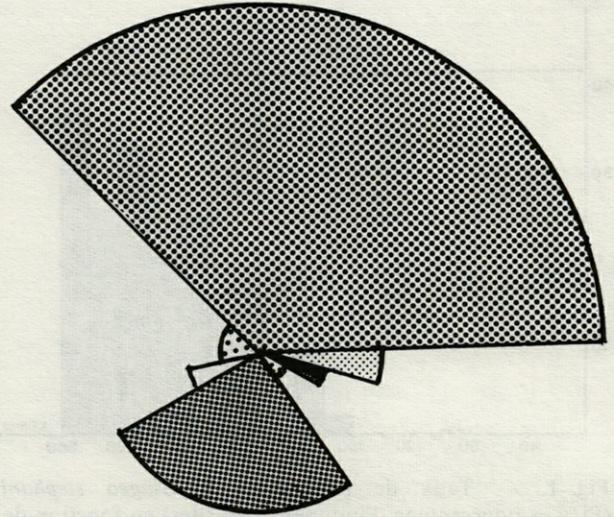


Fig. 2. — Régime alimentaire du Flet *Platichthys flesus* sur le littoral languedocien (les symboles sont les mêmes que sur la figure 4). Le rayon est proportionnel au coefficient d'occurrence  $f$ , l'angle d'ouverture au pourcentage en nombre  $C_n$ .

*Diet of the flounder Platichthys flesus from the Languedoc coast line (symbols are the same as on the figure 4) the radius is proportional to the rate of occurrence, the angle of opening to percentage of number  $C_n$ .*

#### Variations spatiale et mensuelle

D'après la clé de Geistdoerfer (1975), on obtient le tableau suivant :

#### CHEZ LES ♂

#### CHEZ LES ♀

#### PROIES PRINCIPALES

##### Préférentielles

Annélides Polychètes Errantes    Annélides Polychètes Errantes  
Crustacés Amphipodes                Crustacés Décapodes

##### Occasionnelles

Crustacés Amphipodes  
Annélides Oligochètes

#### PROIES SECONDAIRES

##### Fréquentes

Poissons

##### Accessoires

Mollusques Lamellibranches

#### PROIES COMPLÉMENTAIRES

Mollusques Gastéropodes    Annélides Polychètes Sédentaires  
Annélides Oligochètes        Crustacés Isopodes  
Crustacés Décapodes

#### EN PHASE LAGUNAIRE

CHEZ LES ♂	CHEZ LES ♀
PROIES PRINCIPALES	
<i>Préférentielles</i>	
Mollusques Lamellibranches	Annélides Polychètes Errantes Crustacés Amphipodes
<i>Occasionnelles</i>	
Annélides Polychètes Errantes	
PROIES SECONDAIRES	
<i>Fréquentes</i>	
Crustacés Décapodes	Crustacés Décapodes
PROIES COMPLÉMENTAIRES	
Poissons Crustacés Isopodes Annélides Polychètes sédentaires	
EN PHASE MARINE	

Il existe un changement remarquable du régime alimentaire des étangs vers la mer se caractérisant par une diminution du nombre de taxons. Les femelles adoptent un régime plus diversifié que celui des mâles où Crustacés Décapodes et Annélides Polychètes Errantes priment.

*Aspects du comportement alimentaire*

Les variations mensuelles du coefficient de vacuité V ( $V\% = \text{nombre d'estomacs vides} / \text{nombre d'estomacs examinés} \times 100$ ) donnent des indications sur l'activité trophique des Poissons. C'est ainsi que chez le Flet, on note une nette diminution de V à partir de février chez les femelles et en avril chez les mâles dans les étangs (Fig. 3). Les individus composant les échantillons à cette époque de l'année sont à la fois des géniteurs de retour des frayères en mer et des juvéniles qui ont probablement séjourné dans les lagunes pendant l'hiver. Pendant la même période, en mer, V est à un niveau élevé (plus de 90%). Il est donc fréquent de trouver des Flets à jeun au moment de la récolte, sauf à la fin de l'hiver et au début du printemps où les individus montrent une activité alimentaire nettement plus intense. Il y a certainement une baisse de l'activité trophique du Flet en mer pendant la ponte, en effet le coefficient de vacuité est toujours supérieur à celui des Flets capturés au même moment en étang (Fig. 3).

L'indice de réplétion, Ir ( $Ir\% = \text{poids du contenu stomacal} / \text{poids du poisson} \times 100$ ) fluctue avec une grande amplitude d'un individu à l'autre. En février, cet indice prend une valeur minimale égale à 0,2% et une valeur maximale égale à 5% (Fig. 3A). En été et au printemps, les valeurs de cet indice sont

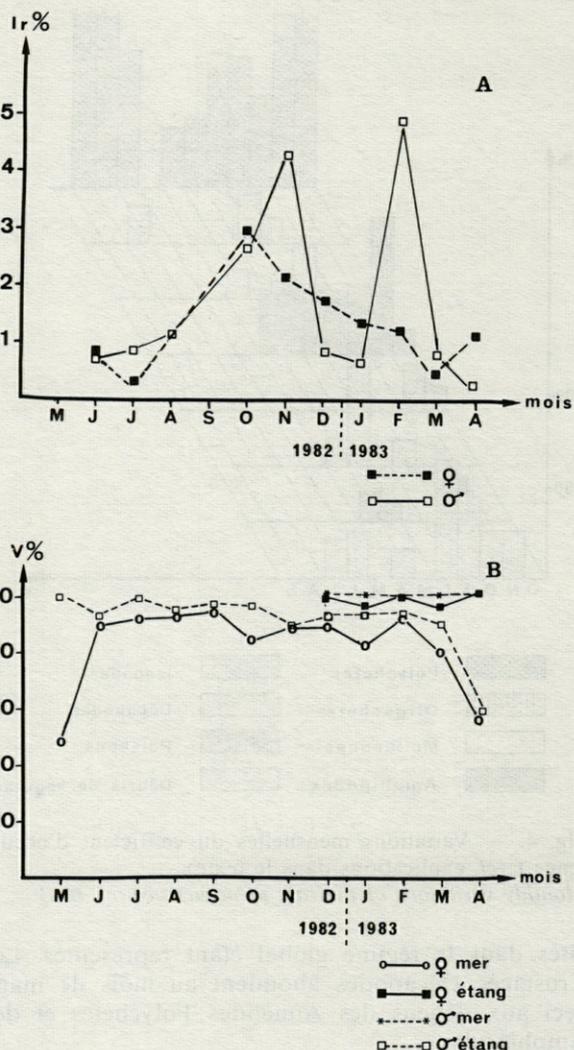


Fig. 3. — A, variations mensuelles de l'indice de réplétion Ir%; B, variations mensuelles du coefficient de vacuité V%. (cf. explications dans le texte).  
A, monthly variations of repletive index Ir%; B, monthly variations of coefficient of vacuity V% (cf. text).

relativement faibles et groupées. En automne et en hiver, par contre, elles sont maximales et la dispersion est très grande.

Le coefficient d'occurrence f indique la fréquence relative de chaque item dans le régime. L'analyse de l'évolution de ce coefficient au cours des divers mois de l'année permet de voir si la composition du régime, telle qu'elle a été définie précédemment, est constante ou sujette à des variations.

Si les différents tracés des variations du coefficient d'occurrence de chaque item sont superposés, une variation saisonnière est très nette (Fig. 4)

— en automne, les Annélides Polychètes Errantes sont la proie dominante, on trouve ensuite les Amphipodes et Isopodes.

— en hiver et au début du printemps, la composition du régime est plus diversifiée, tous les items

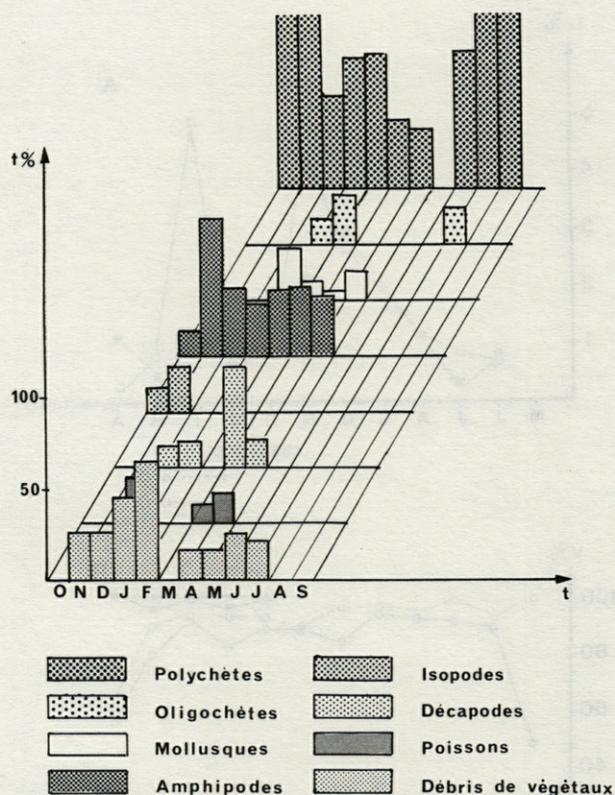


Fig. 4. — Variations mensuelles du coefficient d'occurrence  $f$  (cf. explications dans le texte).

Monthly variations of the rate of occurrence (cf. text)

cités dans le régime global étant représentés. Les Crustacés Décapodes abondent au mois de mars, ceci aux dépens des Annélides Polychètes et des Amphipodes.

— au printemps et en été, le régime alimentaire est essentiellement constitué d'Annélides Polychètes Errantes. Les autres groupes (Crustacés) sont totalement absents des contenus stomacaux.

Ainsi le pourcentage en nombre de chaque item par rapport au nombre total des proies (indice  $C_u$ ) varie en fonction des saisons. De l'automne au printemps, il y a augmentation du nombre de Crustacés (Amphipodes et Décapodes) et diminution très sensible des Annélides Polychètes qui constituent, au contraire, les composants exclusifs du régime en été (Tabl. III).

### Conclusion

Il existe une apparente contradiction entre les valeurs du coefficient de vacuité et de l'indice de réplétion. Chez les individus en phase lagunaire, lorsque le coefficient de vacuité diminue, l'indice de réplétion diminue, ce qui paraît contradictoire à première vue. Le phénomène est particulièrement net en mars-avril. Cette apparente contradiction s'explique par le fait qu'à cette époque de l'année, les Flets se nourrissent souvent mais toujours par

Tabl. III. — Variations saisonnières de l'indice  $C_n$  des Flets pêchés en étangs ( $C_n$  = nombre d'individus de chaque item/nombre total de proies  $\times 100$ ).

Seasonal variations of the indexes  $C_n$  of flounders collected fished from the lagoon.

	Printemps		Été		Automne		Hiver	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
Annélides								
Polychètes errantes	100	34	100	100	55	66	12	16
Polychètes sédentaires		25						
Oligochètes							1	54
Mollusques								
Lamellibranches								1
Gastéropodes								3
Crustacés								
Isopodes						2		2
Amphipodes		22		40	17	83	17	
Décapodes		19		5	2	1	2	
Poissons						13		13
Nombre d'estomacs examinés	6	18	3	6	5	6	8	20

petite quantité (en masse). A cette époque, les échantillons sont composés de juvéniles et de géniteurs en post-ponte.

En automne au contraire, les Flets se nourrissent moins souvent, la charge alimentaire étant alors importante. En dépit de telles variations, les Annélides Polychètes restent la proie préférentielle dans le régime alimentaire des Flets du littoral languedocien.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

### Corrélation entre le régime alimentaire du Flet et la microsporidiose à *Glugea stephani*

Les Annélides Polychètes et les Crustacés Amphipodes sont des espèces dominantes de l'épifaune benthique; leur présence très fréquente, mêlés à des sédiments, dans les contenus stomacaux de *Platichthys flesus*, est surtout liée à l'écologie de ce Poisson qui vit la plupart du temps au contact du substrat. Il effectue d'importants déplacements avant et après la période de reproduction durant laquelle les géniteurs quittent momentanément les eaux littorales pour la mer.

L'optimum en nombre et en diversité des proies est atteint aux mois de février, mars et avril. A cette époque de l'année, les géniteurs retrouvent les eaux continentales où ils montrent une activité trophique accrue et manifestent peu de sélection au niveau de la capture des proies (grande diversité). Pratiquement à la même époque, se produit la contamination des Flets par *Glugea stephani*. Nous pouvons alors mettre en corrélation le phénomène de transmission du parasite et plusieurs facteurs inhérents au Poisson :

- physiologiques (maturité sexuelle)
- comportementaux (activité trophique)
- climatiques (élévation de la température)

### Essais d'interprétation

Parmi les facteurs éco-biologiques de l'hôte, la maturité constitue un facteur primordial favorisant la microsporidiose à *Glugea stephani*, comme le confirme l'étude du parasitisme en fonction de la taille des Flets : la microsporidiose se rencontre chez les individus de plus de 160 mm et en période de post-ponte (86 individus parasités sur 477 examinés). Chez les Poissons de taille inférieure, la microsporidiose est rare (1 individu parasité sur 764 examinés). Chez un autre Poisson littoral : l'Athérine *Atherina boyeri*, la microsporidiose à *Glugea atherinae* et la ponte sont également corrélées. La ponte s'échelonne d'avril à juillet (Kohler, 1974) et l'infestation a lieu tout de suite après, dès Juillet (Berrebi et Bouix, 1980).

Les proies ingérées en grand nombre après la ponte par les géniteurs jouent-elles un rôle dans la transmission des *Glugea*? Des infestations expérimentales ont été réalisées avec des spores de *Glugea stephani*, selon des modalités différentes (Bekhti, 1984) :

- infestation directe avec introduction de spores, par voie orale, à l'aide d'une seringue. Les résultats ont toujours été négatifs.
- infestation à l'aide d'un support de même nature, autrement dit des fragments de tissu de Flet parasité, donc contenant des spores. Des résultats positifs ont été enregistrés, le passage direct de Flet à Flet est possible.
- infestation à l'aide d'un support de nature différente, autrement dit une proie interposée, c'est-à-dire des *Nereis* (Annélides Polychètes), au préalable injectées de spores provenant de kystes mûrs. La probabilité de réussite de cette dernière série d'expériences est très forte (plus de 90 %).

Une conclusion à ce niveau est prématurée car, dans d'autres ichthyomicrosporidioses, des infestations ont été réussies suivant diverses techniques :

- inoculation de spores par voie orale ou mises en suspension dans l'eau (Berrebi, 1978; Olson, 1976; Dykova et Lom, 1980; Scarborough et Weidner, 1979).
- injections sous-cutanées, intramusculaires et intrapéritonéales (Takahashi et Egusa, 1978; Dykova et Lom, 1980; Matthews et Matthews, 1980).
- infestations par support interposé (Stunkard et Lux, 1965; Delisle, 1969; Weidner, 1973). Weidner (1973) met en évidence la possibilité d'un développement de *Glugea stephani* et *Glugea hertwigi* dans le tissu musculaire d'un Amphipode (Gammare), 2 semaines après ingestion de spores. L'auteur considère le Crustacé comme un hôte normal du parasite.

Chez le Flet, les infestations expérimentales réussissent lorsque les xénomes à *Glugea stephani* sont laissés intacts dans le tissu hôte administré à un individu sain ou lorsque ces mêmes kystes sont d'abord injectés dans une proie (en l'occurrence *Nereis*) qui sera consommée par un individu sain.

Entre ces modalités extrêmes, il faut retenir l'importance des éléments intermédiaires introduits et faisant partie de la chaîne alimentaire des Poissons hôtes. Pour transmettre expérimentalement des Microsporidies chez les Poissons, il est très souvent fait appel à des organismes du phytoplancton ou du zooplancton.

### Conclusion

Dans la nature, la modalité exacte de la contamination des Flets par *Glugea stephani* n'est pas connue. Il est possible que cette contamination soit réalisée par ingestion de spores avec les sédiments, ces derniers étant quantitativement importants dans les contenus stomacaux, aussi bien que par ingestion de proies ayant « avalé » des spores avec des fragments de cadavres de Flets parasités. Cette dernière possibilité semble la plus réelle si l'on se réfère à la forte probabilité de réussite des expériences faites par l'intermédiaire de « proies-vecteurs ». Chez le Flet, toutes les proies ingérées par les géniteurs au retour de la ponte sont suspectes : Annélides Polychètes Errantes, Oligochètes, Amphipodes, Isopodes et Décapodes, Gastéropodes ou Lamellibranches, tous plus ou moins des détritivores de l'épibenthos. L'observation de xénomes à *Glugea stephani* dans l'une de ces proies accrédiètera la notion de « vecteur de concentration » qui reste à prouver.

### BIBLIOGRAPHIE

- BEKHTI M., 1984. Contribution à l'étude des microsporidioses des Poissons des côtes méditerranéennes. Les genres *Loma* et *Glugea*. Biologie et relations hôte-parasite. Thèse U.S.T.L., Montpellier : 1-208.
- BEKHTI M. et G. BOUIX, 1984. Sur l'évolution des xénomes et le double rôle des polynucléaires neutrophiles dans la microsporidiose à *Glugea stephani* (Hagenmüller, 1899) chez le Flet *Platichthys flesus* (Linné, 1758). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, (sous presse).
- BEKHTI M., B. ROMESTAND et G. BOUIX, 1984. Influence of *Glugea stephani* (Hagenmüller, 1899) (Microsporidia) on some haematological constants in the fish host *Platichthys flesus* (Linné, 1758). *J. Fish Dis.*, (sous presse).
- BERG L.S., 1932. Révision des formes de *Pleuronectes flesus*. *Notas Res. Int. Esp. Océanogr.*, Madrid, 58 : 1-7.
- BERREBI P., 1978. Contribution à l'étude biologique des zones saumâtres du littoral méditerranéen français. Biologie d'une Microsporidie *Glugea atherinae* n.sp.

- parasite de l'Atherine *Atherina boyeri* Risso, 1810 (Poisson Téléostéen) des étangs côtiers. Thèse U.S.T.L., Montpellier : 1-196.
- BERREBI P. et G. BOUIX, 1978. Premières observations sur une microsporidiose de l'Atherine des étangs languedociens, *Atherina boyeri* Risso, 1810 (Poisson Téléostéen). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, **53** : 1-20.
- BERREBI P. et G. BOUIX, 1980. *Glugea atherinae* Berrebi, 1979, Microsporidie parasite de l'Atherine *Atherina boyeri* Risso, 1810 des étangs côtiers méditerranéens. Evolution saisonnière et répartition géographique. *Vie Milieu*, **30** (3/4) : 253-262.
- DELISLE C.E., 1969. Bimonthly progress of a non lethal infection by *Glugea hertwigi* in young-of-the-year smelt *Osmerus eperlanus mordax*. *Can. J. Zool.*, **47** : 871-876.
- DELISLE C.E., 1972. Variations mensuelles de *Glugea hertwigi* (Sporozoa Microsporida) chez différents tissus et organes de l'Eperlan adulte dulcicole et conséquences de cette infection sur une mortalité massive annuelle de ce Poisson. *Can. J. Zool.*, **50** : 1589-1600.
- DYKOVA I. et J. LOM, 1980. Tissue reactions to microsporidian infections in fish. *J. Fish. Dis.*, **3** : 265-283.
- FANTHAM H.B., A. PORTER et L.R. RICHARDSON, 1941. Some Microsporidia found in certain fishes and insects in eastern Canada. *Parasitol.*, **33** : 186-208.
- GEISTDOERFER P., 1975. Ecologie alimentaire des Macrouridae — Téléostéens Gadiformes. Thèse Univ. Paris VI, Paris : 1-315.
- HAGENMÜLLER M., 1899. Sur une nouvelle Myxosporidie *Nosema stephani*, parasite de *Flesus passer* Moreau. *C.R. hebd. Séanc. Ac. Sc.*, Paris, **129** : 836-839.
- JENSEN H.M. et S.R. WELLINGS, 1972. Development of the polar filament - polaroplast complex in a microsporidian parasite. *J. Protozool.*, **19** : 297-305.
- JOHNSTONE J., 1901. Note on a sporozoan parasite of the plaice *Pleuronectes platessa*. *Trans. Liverpool Biol. Soc.*, **15** : 184-187.
- KOHLER A., 1974. Régime alimentaire des Poissons des étangs littoraux. Données préliminaires sur l'Atherine de l'étang du Prévost (Palavas, Hérault). D.E.A., U.S.T.L., Montpellier : 1-40.
- MATTHEWS R.A. et B.F. MATTHEWS, 1980. Cell and tissue reactions of turbot *Scophthalmus maximus* (L.) to *Tetramicra brevifilum* gen. n., sp.n. (Microspora). *J. Fish Dis.*, **3** : 495-515.
- NORMAN J.R., 1934. A systematic monograph of the flat fishes (Heterosomata). *Brit. Mus., Hist. Nat.*, **1** : 1-459.
- OLSON R.E., 1976. Laboratory and field studies on *Glugea stephani* (Hagenmüller) a microsporidian parasite of Pleuronectid flat fishes. *J. Protozool.*, **23** : 158-164.
- OLSON R.E., 1981. Effects of low temperature on the development of the Microsporidian *Glugea stephani* in english sole *Parophrys vetulus*. *J. Wildlife Dis.*, **17** : 559-562.
- OLSON R.E. et I. PRATT, 1973. Parasites as indicators of english sole (*Parophrys vetulus*) nursery grounds. *Trans. Am. Fish Soc.*, **102** : 405-411.
- REICHENOV E., 1929. Zur frage der Malariaresistenz bei Niegern. *Arch. Schiffs. - u. Tropenhyg.*, **33** : 3.
- SCARBOROUGH A. et E. WEIDNER, 1979. Field and laboratory studies of *Glugea hertwigi* (Microsporida) in the rainbow smelt *Osmerus mordax*. *Biol. Bull.*, **157** : 334-343.
- STUNKARD H.W. et E. LUX, 1965. A microsporidian infection of the digestive tract of the winter *Pseudopleuronectes americanus*. *Biol. Bull.*, **129** : 371-387.
- TAKAHASHI S. et S. EGUSA, 1978. Studies on *Glugea* infection in the Ayu *Plecoglossi altivelis*. IV — Artificial infection by spore injection. *Fish Pathol.*, **12** : 255-259.
- TAKVORIAN P.M. et A. CALI, 1981. The occurrence of *Glugea stephani* (Hagenmüller, 1899) in american winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* (Walbaum) from the New-York-New Jersey bay lower complex. *J. Fish. Biol.*, **18** : 491-501.
- TORTONESE E., 1971. I pesci pleuronectiformi della coste romane del Mar Nero in relazione dalle forme affini viventi nel Mediterraneo. *Ann. Mus. Civ. St. Nat.*, Giacomo Doria, **78** : 322-352.
- VIANET R., 1985. Le Flet du golfe du Lion, *Platichthys flesus* Linné 1758. Systématique, Ecobiologie, Pêche. Thèse U.S.T.L., Montpellier : 1-315.
- WEIDNER E., 1973. Studies of microsporidian disease transmission in winter flounder and smelt. *Biol. Bull.*, **145** : 459.
- WEIDNER E., 1976. Ultrastructure of the peripheral zone of a *Glugea* induced xenoma. *J. Protozool.*, **23** : 234-238.
- WELLING S.R., L.E. ASHLEY et C.E. MAC ARN, 1969. Microsporidian infection of english sole *Parophrys vetulus*. *J. Fish Res. Bd. Can.*, **26** : 2215-2218.
- WOODCOCK H.M., 1904. On myxosporidia in flat-fish. *Trans. Liverpool Biol. Soc.*, **18** : 126-141.

Reçu le 24 janvier 1985; received January 24, 1985

Accepté le 23 avril 1985; accepted April 23, 1985

# PRELIMINARY CHEMICAL AND PHYSICAL OBSERVATIONS DURING SUMMER 1980 ON A SILLED EMBAYMENT IN THE IONIAN SEA

N. FRILIGOS, A. THEOCHARIS and D. GEORGOPOULOS

*Institute of Oceanographic and Fisheries Research  
GR 166 04, Helliniko, Greece*

SELS NUTRITIFS  
SALINITÉ  
OXYGÈNE DISSOUS  
GOLFE DE PATRAS

**RÉSUMÉ.** — Le golfe de Patras communique à l'ouest avec la mer Ionienne et à l'est, avec le golfe de Corinthe, par le détroit de Rio; le canal de Corinthe relie le golfe de Corinthe à la mer Egée. Les résultats de mesures de température, salinité,  $\sigma_t$ , oxygène dissous et sels nutritifs dans le golfe de Patras sont exposés. L'utilisation d'images thermiques à l'infra-rouge complète ces données. Les échantillons proviennent de 35 stations relevées lors d'une campagne effectuée en août 1980. D'après les caractéristiques T-S, les masses d'eau de la mer Ionienne et celles du golfe de Corinthe sont différenciées. L'eau du golfe de Patras est un mélange des deux et subit en outre l'apport des rivières. L'eau de la mer Ionienne est plus chaude et plus salée que celle des golfes intérieurs. Les eaux sont un peu sursaturées en oxygène de 0 à 50 m; au-delà, il y a une diminution progressive d'oxygène, due à la décomposition de matières organiques. La distribution des sels nutritifs apparaît normale pour la Méditerranée. Dans la zone euphotique, les sels nutritifs sont presque épuisés par leur absorption par le phytoplancton, en particulier le nitrate. Les rapports  $\Sigma N : P$  et  $Si : P$  par atome accusent des variations importantes avec la profondeur. L'oxydation de la matière organique cause un enrichissement en phosphate réactif, nitrate et silicate entre la thermocline et le fond de la mer. Les bassins de Patras et de Corinthe semblent se comporter comme des pièges de sels nutritifs.

NUTRIENTS  
SALINITY  
DISSOLVED OXYGEN  
GULF OF PATRAS

**ABSTRACT.** — The Gulf of Patras is a silled embayment opening into the Ionian Sea on the west, and through the straits of Rio into the Gulf of Corinth, on the east. The latter communicates through the Corinth canal with the Aegean Sea. Results of measurements of temperature, salinity,  $\sigma_t$ , dissolved oxygen and nutrients in the Gulf of Patras are reported here. Also thermal infrared imageries were used. Samples were selected out of 35 stations during one cruise in August 1980. On the basis of the T-S properties, two water masses were distinguished: the Ionian water and the Corinth Gulf water. The Patras Gulf water is a mixture of Ionian and Corinth waters, and it is also influenced by runoff water from rivers. The Ionian water is warmer and more saline than that of the inner Gulfs. The waters are slightly supersaturated with oxygen from 0 to 50 meters; a gradient of oxygen depletion occurs below 50 meters, where organic material is decomposed. The observed distribution of nutrients can be considered a normal pattern for Mediterranean waters. In the euphotic zone, nutrients are practically depleted by the phytoplankton uptake, especially nitrate. The  $\Sigma N : P$  and  $Si : P$  ratios by atoms are characterized by a wide variability with depth. The oxidation of organic material induces a progressive enrichment in reactive phosphate, nitrate and silicate at depths from just beneath the thermocline to the bottom. The Patras and Corinth basins act as nutrient traps.

## I. INTRODUCTION

A peculiar aspect of the chemistry of the Mediterranean Sea is the relatively low content of dissolved nutrients. This phenomenon is connected with the negative budget between the exchange zone at the Gibraltar sill and the gain through river runoff and land drainage. The paucity of available data in this field together with the variability of the environmental conditions among various basins hinders the evaluation of the weight of these phenomena in the different zones of this sea. Although data presented by McGill (1965) and Miller *et al.* (1970) serve as a useful background for many research purposes, there is a definite need for more detailed knowledge obtained through seasonal surveys.

This paper presents some results obtained from measurements of temperature, salinity, dissolved oxygen and nutrients in the Gulf of Patras during August 1980. The study of these characteristics parameters in the Patras Gulf is of importance, not only because it fills a gap in our knowledge about these hydrological and trophic features, but also for

the characterisation of the basin which is probably influenced by the influx of different water masses.

## DESCRIPTION OF THE AREA

The Gulf of Patras is situated in Western Greece between the mainland and the Peloponnesus peninsula (Fig. 1). It is a shallow marine embayment linking the deep Gulf of Corinth with the Ionian Sea. At the east end, the Rio Straits lead to the Gulf of Corinth.

High mountains drop steeply into the northeastern part of the Gulf. The Evinos river delta and the Messolongi lagoon lie on the northwestern side of the Gulf. The Acheloos river lies on the northwestern side and the streams Pirros and Glafkos enter on the south side of the Gulf.

Freshwater from the river system is the result of seasonal response to rainfall, with its maximum in winter (Fig. 2 A; Karapiperis, 1974). River runoff is significant since two main rivers discharge into the area (Acheloos, Evinos). Of these, the rivers Acheloos (Catchment area 4 118 km<sup>2</sup>), and Evinos

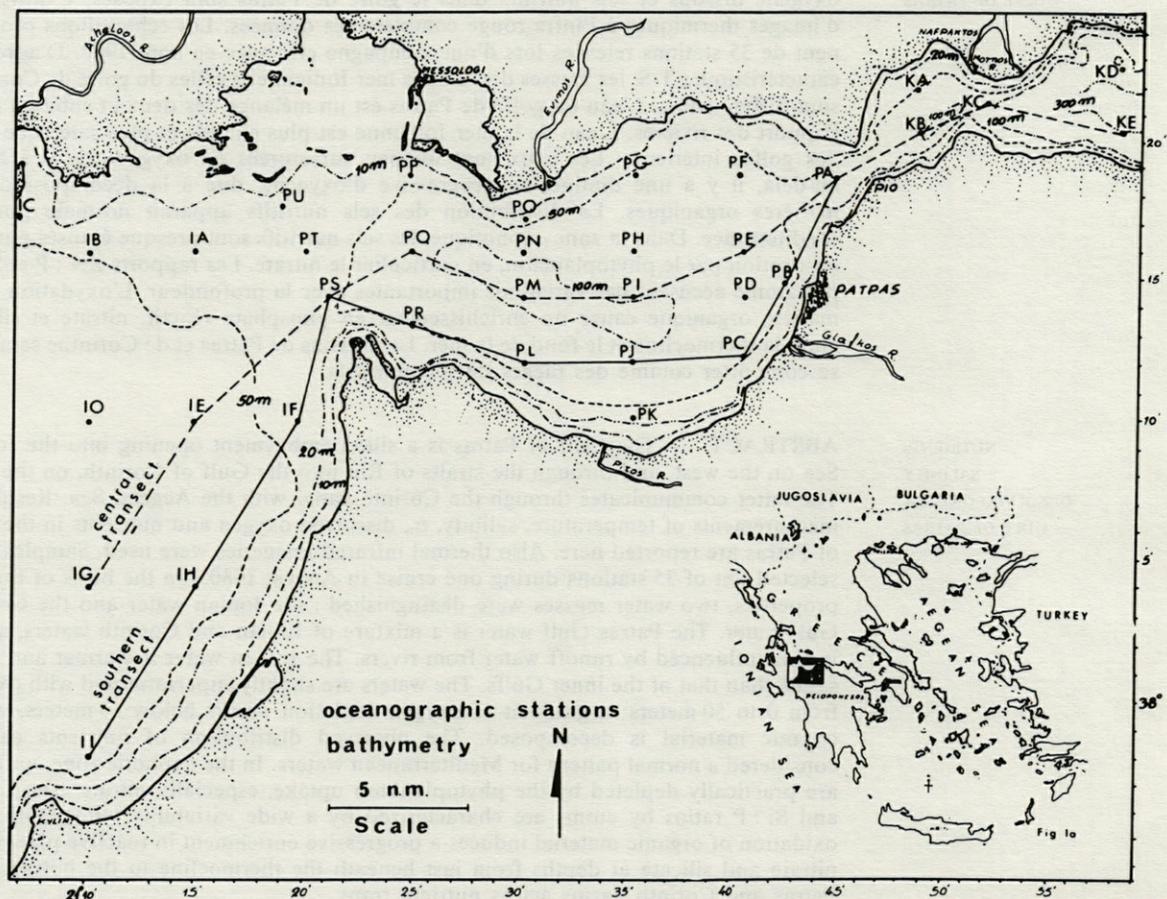


Fig. 1. — Map of the area under study (stations and bathymetry).

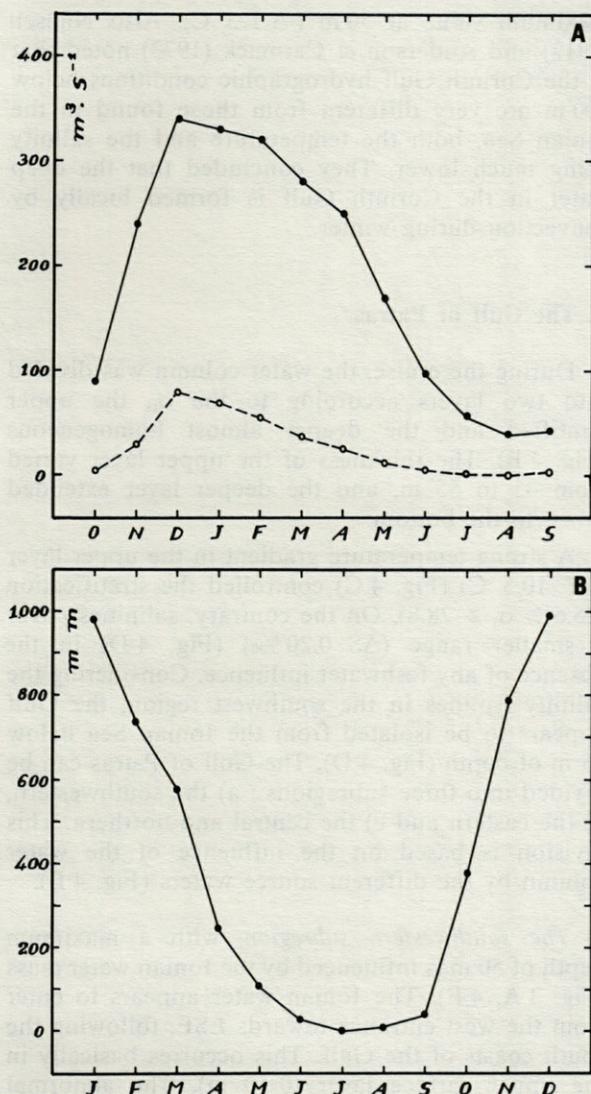


Fig. 2. —A, mean monthly precipitation (mm), adapted from Karapiperis (1974); B, mean monthly discharge rate ( $\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ ) adapted from Therianos (1974); ● Acheloos; ○ Evinos.

(Catchment area  $635 \text{ km}^2$ ), with mean annual discharges of,  $188 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$  and  $27.6 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$  respectively, (Therianos, 1974), are the most important elements with regard to water supply for both rivers the annual variations in the mean monthly discharge of the rivers Acheloos and Evinos are gradual and similarly distributed throughout the year (Fig. 2B). The amount of freshwater supplied from the streams Pirros and Glafkos is considerably lower and, although there is no information on the annual variations of their discharges, it is believed that they follow the trend of the rivers Acheloos and Evinos.

The city of Patras with a population of about 200 000 is situated on the east side of the Gulf. All the domestic effluents are discharged untreated into the Gulf. It is the biggest urban area in the Patraikos and with a busy port. The industrial area is situated along the southern coast.

## MATERIALS AND METHODS

The bathymetry and station locations for the summer cruise are shown in Fig. 1. Samples of water were collected from 1, 10, 20, 30, 50, 100, 200, 250, 300 m depth using N.I.O. water samplers. Temperatures at individual depths were determined by reversing thermometers attached to N.I.O. bottles, considered accurate to  $\pm 0.02 \text{ }^\circ\text{C}$ . Water samples were drawn from the N.I.O. bottles into glass bottles for salinity analyses, these were made after sea cruise on a digital inductively coupled salinometer against standard sea water, estimated accurate to  $\pm 0.01 \text{ } \text{‰}$ . A secchi disc was used for transparency measurements. Dissolved oxygen analysis was made aboard ship and samples for nutrients were taken and frozen for later analysis with a Technicon Autoanalyser. Methods used for dissolved oxygen and nutrients were those described by Friligos (1982).

For the correction of errors the method used was that of Satsmadjis (1978), who reported that the average coefficient of variation of the four standards covering the whole range of concentrations were: ammonia 7%, phosphate 5%, silicate 7%, nitrite 3% and nitrate 7%.

In addition to the *in situ* measurements two satellite thermal images, 9-8-1980, 14 h 24 min U.T. orbit 9397 and 10-8-1980 14 h 12 min U.T. orbit 9411, from satellite TIROS-N obtained by Advanced Very High resolution Radiometer (AVHRR) were studied. Digital data provided by the Centre de Météorologie Spatiale (Lannion, France) are processed by the Centre de Télédétection et d'Analyse des Milieux Naturels (Sophia Antipolis, France) (Albuisson, 1976). The dates of the *in situ* measurements, 8-13/8/80, coincide with the dates at which the studied thermal images were obtained.

## RESULTS AND DISCUSSION

### A. The water masses

The area under study extends beyond the Gulf of Patras, to the Gulf of Corinth to the east and to the Ionian Sea to the west, for reference purposes (Fig. 1). On the T/S plane (Figs. 3 AB) two water masses can be distinguished: 1) The Ionian and 2) The Corinthian. This distinction is based mostly on salinity distribution. The characteristics of the water column in the Gulf of Patras are influenced by the two above-mentioned water masses and the freshwater inflow.

### 1. Ionian water mass

In the Ionian region under study, the bottom has a smooth relief descending towards the south. Its maximum depth is 80 m. Horizontal and vertical distribution of temperature, salinity and  $\sigma_t$  are presented in Figure 4. On the northern side, Acheeloos fresh-water dispersed to SE and affected greatly the salinity of the surface layer in a large area in which low values (35.5 to 38.0 ‰) are observed. A strong temperature gradient, which is observed from surface to bottom (26.9-15.5 °C, controlled the stratification in the whole column ( $\sigma_t$  ranged between 25.5 to 28.8).

### 2. Corinthian water mass

The limited zone visited in the Gulf of Corinth, is the deepest part of the whole area under study, with a maximum depth of 320 m. Horizontal and vertical distribution of temperature, salinity and  $\sigma_t$  are presented in Figure 4. The Mornos river delta, which lies on the northern side, does not affect the surrounding area because only very small quantities of fresh water reach the coasts. A strong temperature gradient (26.5-15.0 °C) is observed in the layer of 0-60 m, while the vertical distribution of salinity in the stratified layer shows a variation from 38.3 to 38.5 ‰. The vertical distribution of temperature and salinity shows lower values than those of the Ionian water column at the respective depths. On the T-S diagram (Fig. 3A), comparison between the physical characteristics of the Corinthian and Ionian water columns shows that there is a larger difference in salinity in the upper layers ( $\Delta S$  0.50 ‰), which decreases with increasing depth ( $\Delta S$  0.13 ‰ at 50 m), but the difference in temperature attains its

maximum value at 50 m ( $\Delta T$  3° C). Also Nielsen (1912) and Anderson & Carmack (1973) noted that in the Corinth Gulf hydrographic conditions below 100 m are very different from those found in the Ionian Sea, both the temperature and the salinity being much lower. They concluded that the deep water in the Corinth Gulf is formed locally by convection during winter.

### 3. The Gulf of Patras

During the cruise, the water column was divided into two layers according to the  $\sigma_t$ , the upper stratified and the deeper almost homogeneous (Fig. 4 B). The thickness of the upper layer varied from 45 to 55 m, and the deeper layer extended down to the bottom.

A strong temperature gradient in the upper layer ( $\Delta T$  10.5 °C) (Fig. 4 C) controlled the stratification ( $25.6 \geq \sigma_t \geq 28.8$ ). On the contrary, salinities cover a smaller range ( $\Delta S$  0.20 ‰) (Fig. 4 D) in the absence of any freshwater influence. Considering the salinity isolines in the southwest region, the Gulf appears to be isolated from the Ionian Sea below 15 m of depth (Fig. 4 D). The Gulf of Patras can be divided into three subregions: a) the southwestern, b) the eastern and c) the central and northern. This division is based on the influence of the water column by the different source waters (Fig. 4 E).

a) *The southwestern subregion*, with a maximum depth of 50 m is influenced by the Ionian water mass (Fig. 3 A, 4 E). The Ionian water appears to enter from the west entrance towards ESE, following the south coasts of the Gulf. This occurs basically in the upper surface layer (0-10 m). The abnormal vertical distribution of the salinity (range

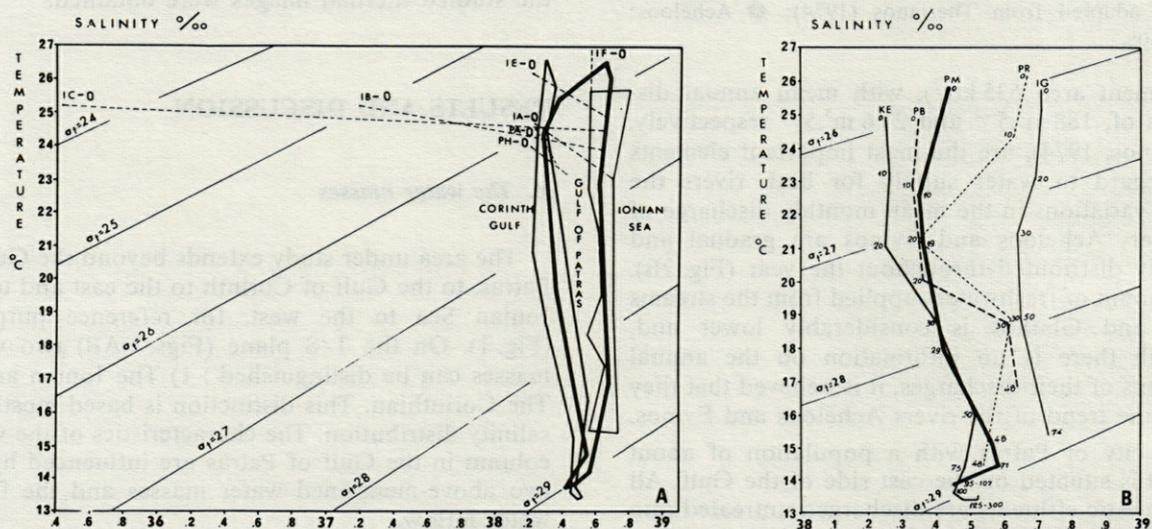


Fig. 3. — A, T-S diagram showing the masses of the area; B, T-S diagram showing the water masses of representative stations.

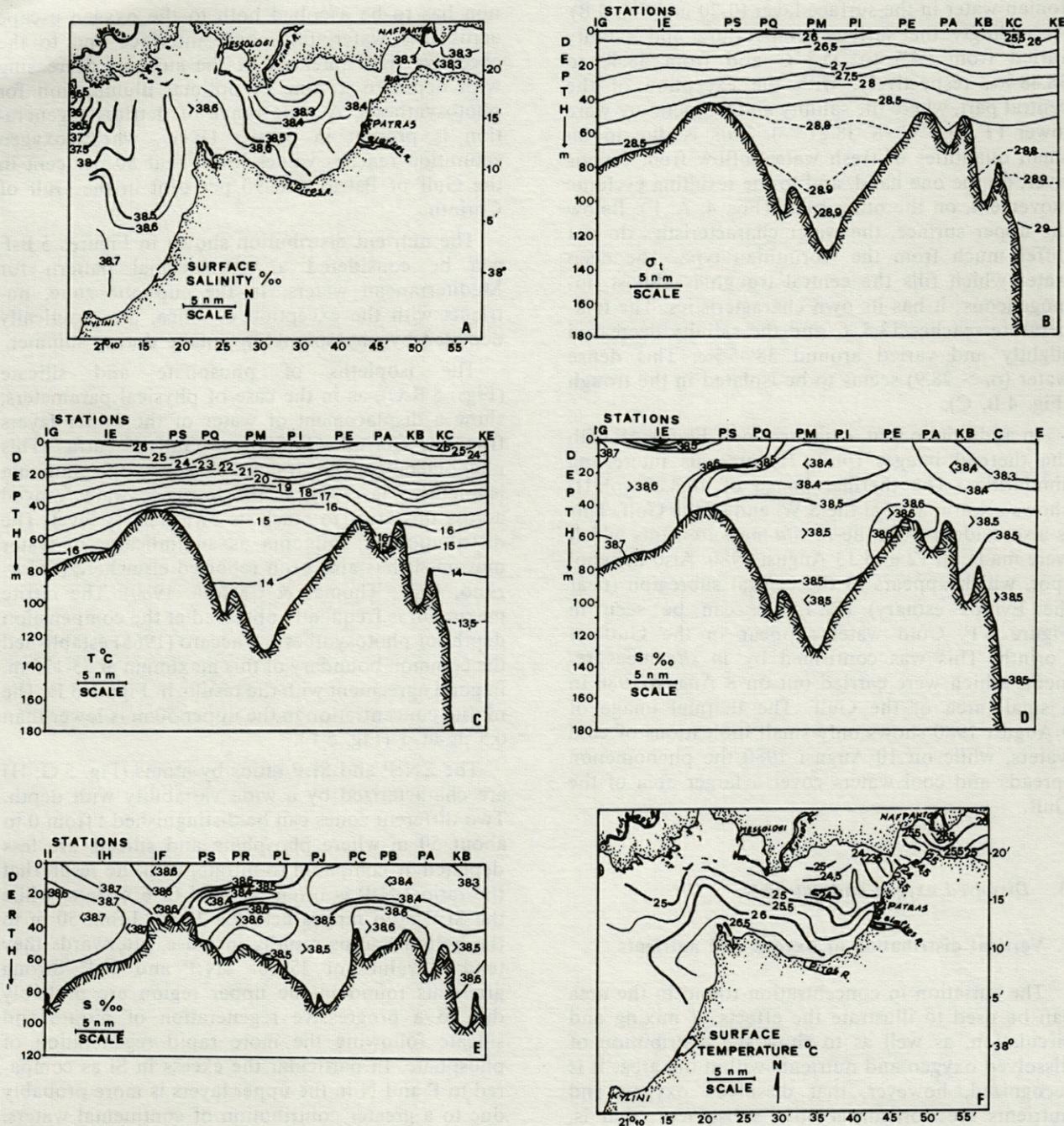


Fig. 4. — A, Horizontal distribution of salinity (‰) at the surface. B, Vertical distribution of  $\sigma_t$  along a central transect. C, Vertical distribution of temperature (°C) along a central transect. D, Vertical distribution of salinity (‰) along a central transect. E, Vertical distribution of salinity (‰) along a southern transect. F, Horizontal distribution of temperature (°C) at the surface.

38.30-38.70 ‰) shows the influence of both water masses in the different layers.

b) *The eastern subregion* is influenced by the Corinthian water in the upper layers (0-30 m). This influence extends towards SW. Continuous changes of the surface temperature on both sides of the Straits of Rion and along the SE coasts of the Gulf are observed (Fig. 4 F). This occurred because cooler

water from a lower layer reaches the surface, as shown by the rising isotherms (Fig. 4 C). Thus, there is a minimum temperature value (23.4 °C) near the Straits of Rio.

c) *The central and northern subregion*, which is the deepest part of the Gulf, is influenced by the two water masses. The structure of the water column is almost a mixture of 50% Corinthian and 50%

Ionian water in the surface layer (0-20 m) (Fig. 3 B). Accordingly the surface temperature and salinity varied from 24.5 to 25.8 °C and from 38.40 to 38.48 ‰, respectively, with the exception of the central part, where the salinity and temperature were lower (T 23.9 °C, S 38.21 ‰). This is due to the small quantities of fresh water inflow from Evinos river, on the one hand, and to the resulting cyclonic movement, on the other hand (Fig. 4, A, F). Below the upper surface, the water characteristics do not differ much from the Corinthian type. The deep water which fills the central trough is almost homogeneous; it has its own characteristics. The temperature reaches 13.5 °C and the salinity decreased slightly and varied around 38.45 ‰. This dense water ( $\sigma_t > 28.9$ ) seems to be isolated in the trough (Fig. 4 B, C).

In addition to that, comparison of Figure 4F with the thermal images (pl. I, II) presents interesting similarities. The thermal image of 10.8.80 (pl. II) shows a warm area at the S.W. end of the Gulf. This is also evident from the *in situ* measurements which were made on 12 and 13 August 1980. Also the cool spot, which appears in the central subregion (near the Evinos estuary) (Pl. I, II), can be seen in Figure 4F. Cold waters appear in the Gulf of Corinth. This was confirmed by *in situ* measurements which were carried out on 8 August 1980 in a small area of the Gulf. The thermal image of 9 August 1980 shows only small indications of cold waters, while on 10 August 1980 the phenomenon spreads and cool waters cover a larger area of the Gulf.

## B. Dissolved oxygen and nutrients

### 1. Vertical distribution of oxygen and nutrients

The variation in concentration found in the area can be used to illustrate the effects of mixing and circulation, as well as to show the distribution of dissolved oxygen and nutrients within the area. It is recognized, however, that dissolved oxygen and nutrients are non-conservative substances; that is, they are subject to a variety of physical, chemical and biological processes that alter their concentrations. At present, little is known about the rates at which these various processes actually occur in the Gulf.

During the summer of 1980, the Secchi depth in the examined area was 15-20 m, so that the compensation depth must have been 30-40 m (Parsons and Takahashi, 1973).

Figure 5 A shows the percent oxygen distribution. Waters are always oversaturated in the photic layer, the maximum oxygen saturation, as high as 100 per cent, generally lying in the subsurface water, especially in the Ionian Sea. This well-known phenome-

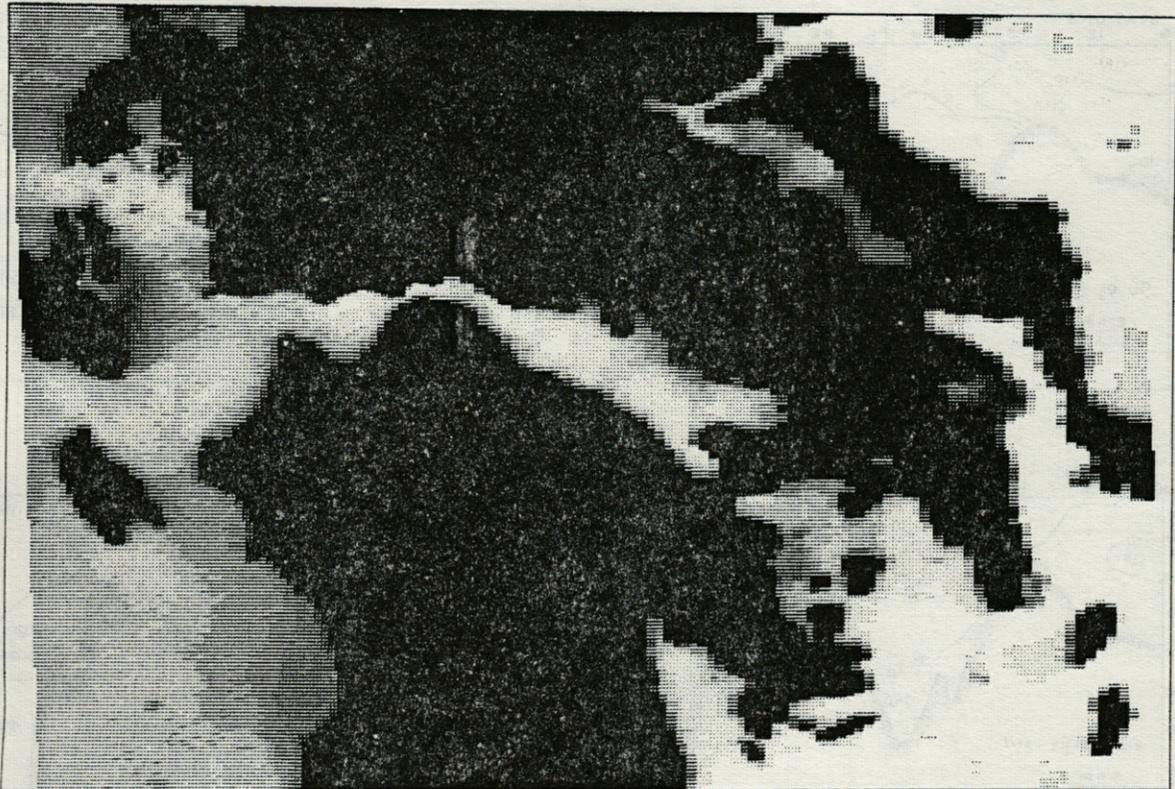
non has to be ascribed both to the oxygen escape across the water-atmosphere interface and to the excessive light intensity at the surface, decreasing with depth to a zone of optimal illumination for photosynthesis. A wide range of detritus regeneration is present in deeper layers, where oxygen saturation reaches values lower than 80 per cent in the Gulf of Patras and 90 per cent in the Gulf of Corinth.

The nutrient distribution shown in Figures 5 B-F can be considered a very normal pattern for Mediterranean waters. In the euphotic zone, nutrients with the exception of silica, are practically depleted by phytoplankton uptake during summer.

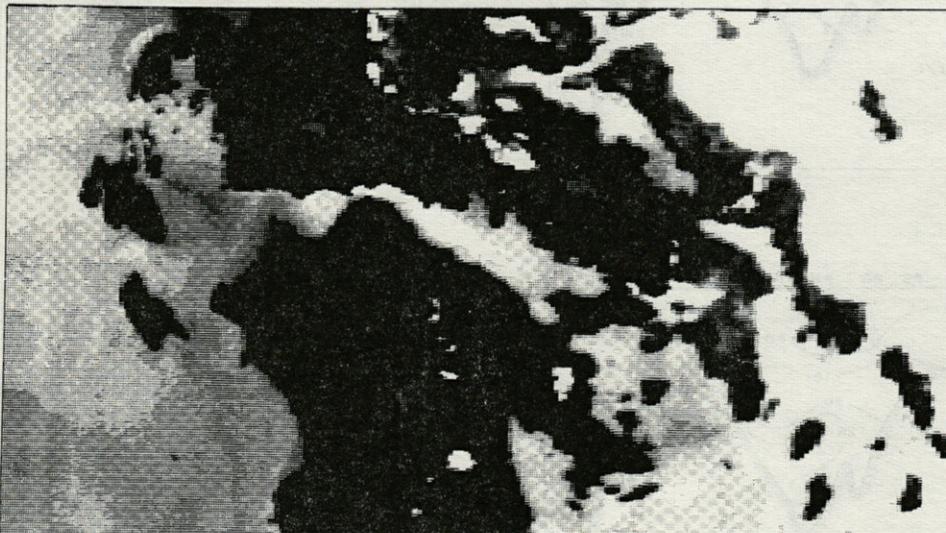
The isopleths of phosphate and silicate (Figs. 5 B-C), as in the case of physical parameters, show a displacement of water of the upper layers from the Corinth Gulf to the Gulf of Patras. This phenomenon is shown more clearly by the ammonia isopleths (Fig. 5 D), as the intrusive water moved across this layer to reach its own density level. The distribution of ammonia as an indicator of water movement has also been reported elsewhere (Solozano, 1977; Thomas & Carsola, 1980). The nitrite maximum is frequently observed at the compensation depth for photosynthesis. Vaccaro (1965) established the common boundary of this maximum at 75-125 m, in good agreement with the results in Figure 5 E. The nitrate concentration in the upper 50 m is lower than 0.5  $\mu\text{g-at/l}$  (Fig. 5 F).

The  $\Sigma\text{N:P}$  and  $\text{Si:P}$  ratios by atoms (Fig. 5 G, H) are characterized by a wide variability with depth. Two different zones can be distinguished: from 0 to about 50 m where phosphate and silicate are less depleted as compared to nitrate, with the result that the ratio  $\Sigma\text{N:P}$  is often reduced to 6 or less, while the  $\text{Si:P}$  ratio ranges between 10-15. From 50 m to the bottom, ratios rapidly increase, afterwards they tend to values of 25 for  $\Sigma\text{N:P}$  and  $\text{Si:P}$ . Strong gradients found in the upper region are probably due to a progressive regeneration of nitrate and silicate following the more rapid regeneration of phosphate. In particular the excess in Si as compared to P and N in the upper layers is more probably due to a greater contribution of continental waters. The majority of the Greek rivers present high mean silicate levels (Frigilos, 1977) as do most European rivers (Livingstone, 1963).

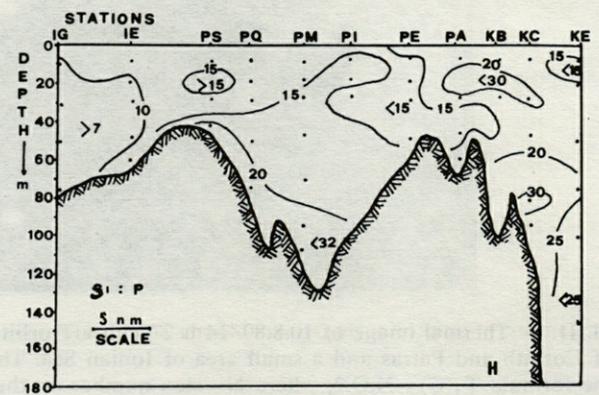
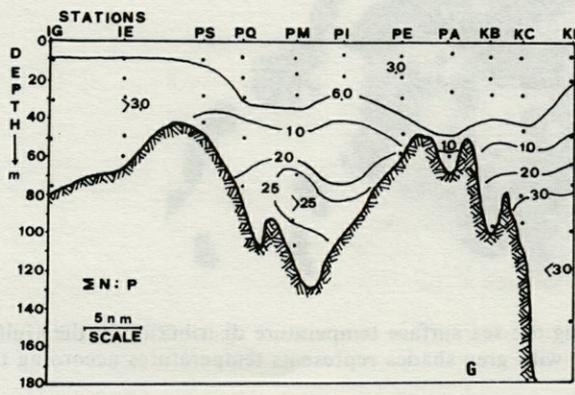
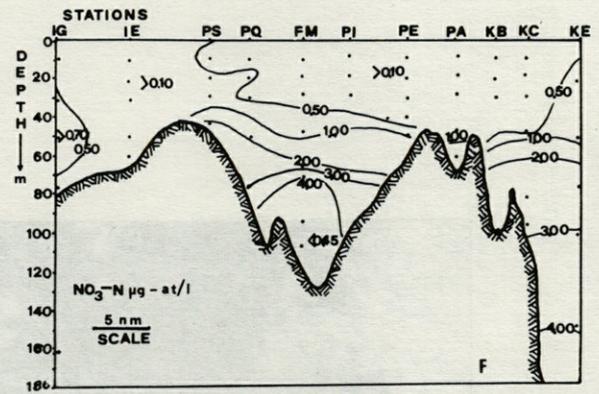
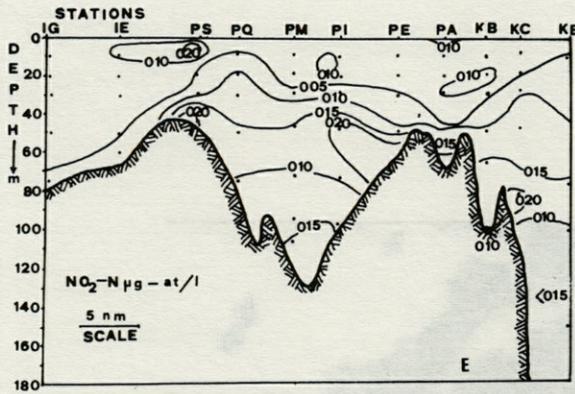
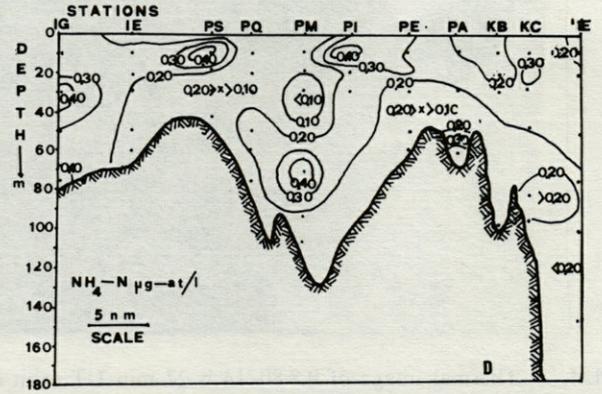
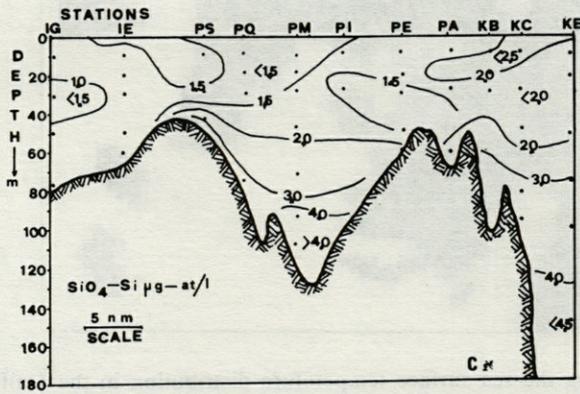
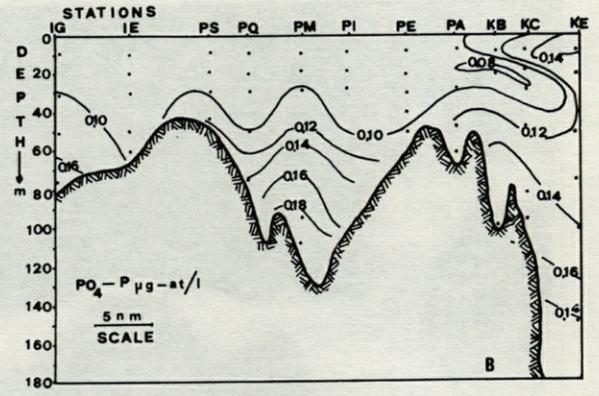
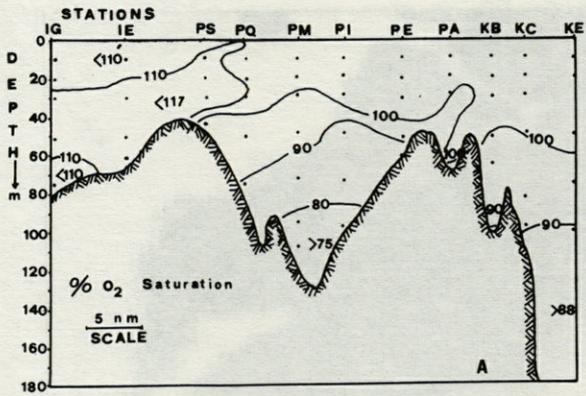
In order to obtain an indication of the standing crop in the Patraikos Gulf, we consider the surface values of chlorophyll *a*, range between 0.03-0.10  $\text{mg/m}^3$ , that is to say similar values with the assumed baseline. A mean of 0.08  $\text{mg}$  chlorophyll *a* per  $\text{m}^3$  in the surface zone can be considered as a baseline in the surrounding Aegean Sea (Frigilos, 1977; Gabrielides & Theocharis, 1978; Frigilos, 1981). The oxidation of organic material induces a rapid increase in the nutrient concentration in the layer just below the thermocline, and the enrichment



Pl. I. — Thermal image of 9.8.80/14 h 27 min UT orbit showing the sea surface temperature distribution in the Gulfs of Corinth and Patras and a small area of Ionian Sea. The scale with grey shades represents temperatures according to the formula  $T(^{\circ}\text{C}) = N \cdot 0.2$ , where  $N$  = step number on the scale.



Pl. II. — Thermal image of 10.8.80/14 h 27 min UT orbit showing the sea surface temperature distribution in the Gulfs of Corinth and Patras and a small area of Ionian Sea. The scale with grey shades represents temperatures according to the formula  $T(^{\circ}\text{C}) = N \cdot 0.2$ , where  $N$  = step number on the scale.



of reactive silicate, phosphate and nitrate increases progressively in deeper waters. Concentration of silicate was about 2  $\mu\text{g-at/l}$  inside the Gulfs, whereas at the same depth (50 m) in the Ionian Sea the silicate concentration was only about 1  $\mu\text{g-at/l}$ . The nitrate concentration at 50 m depth inside the Gulfs was 1.5  $\mu\text{g-at/l}$  compared with 0.5  $\mu\text{g-at/l}$  at the same depth outside. These comparisons suggest a greater than two fold accumulation of the products of organic decomposition in the deep waters of the inner Gulfs. The Gulfs of Patras and Corinth act as week nutrient traps, because of the bathymetry that restricts deep exchange with the Ionian Sea.

**2. Comparison of the nutrient content in the Gulf of Patras with the rest of the Mediterranean**

In order to estimate the extent of pollution in the Patras Gulf, a comparison with previous data collected in different coastal and offshore waters of the Mediterranean may be useful.

Tables I and II show the results of some previous investigations carried out in various areas of the Mediterranean Sea.

The lowest values of nutrients were observed in the open waters of the Aegean Sea. Also, Thomsen (1931), McGill (1965) and Friligos (1980) have presented data in the southern regions of all basins and show increasing concentrations to the west. However, Thomsen noted that « although the

Tabl. I. — Surface concentration ranges of nutrients in some Mediterranean areas.

Area	Date	NO <sub>3</sub> -N $\mu\text{g-at/l}$	PO <sub>4</sub> -P $\mu\text{g-at/l}$	SiO <sub>4</sub> -Si $\mu\text{g-at/l}$	Depth m	Ref.
Bocche di Bonifacio Barcelona (Western Mediterranean)	March 21-23 1970	0-5.5	0-0.4	0.5-6.1	10	Cruzado & Kelley, 1973
North Sicilian coast Calabria (Tyrrhenian Sea)	May 1958	0.5-6.8	0.03-0.4	-	2	Faganelli, 1961
Cagliari Gulf-Cape Ferrat ; Cape Bon-Trapani (Central Mediterranean)	May 1958	0.2-6.8	0.1-0.4	-	2	Faganelli, 1961
Pozzuoli Gulf (Tyrrhenian Sea)	March 25-26 1970	0.07-3.6	-	2.5-6.1	0	Macchi, 1972
Central coast of Lebanon (Eastern Mediterranean)	1973-1974	1.2-41.0	0.9-6.4	-	0	Taslakian & Hardy, 1976
Shelf waters of Alexandria (Eastern Mediterranean)	1969-1970	0.5-1.0	0.05-0.20	1.0-7.0	0	Morcos & El-Rayis, 1973
Adriatic Sea	1971-1973	0.5-4.0	0.05-0.20	-	0	Cescon & Scarazzato 1979
Mediterranean Sea (open sea)	1960-1963	< 0.7	< 0.2	< 2.1	0	McGill, 1965

Tabl. II. — Concentration ranges of nutrients in some Aegean areas.

Area	Date	NO <sub>3</sub> -N $\mu\text{g-at/l}$	PO <sub>4</sub> -P $\mu\text{g-at/l}$	SiO <sub>4</sub> -Si $\mu\text{g-at/l}$	Depth m	Ref.
Upper Thessaloniki Bay	1975-1976	0.4-3.5	0.3-1.0	1.0-5.0	0-30	Friligos, 1977
Upper Saronikos Gulf	1973-1976	0.5-2.3	0.1-0.7	0.8-4.0	0-100	Friligos, 1982
Elefsis Bay	1973-1976	1.0-6.4	0.2-1.6	1.5-10.0	0-33	Friligos, 1981
Petalion Gulf	1970-1971	0.04-0.32	0-0.15	0.45-2.25	0-80	Becakos-Kontos, 1977
Pagassitikos Gulf	1975-1976	0.36-2.10	0.06-0.11	-	0-100	Gabrielides, 1978
Aegean Sea (open sea)	March 24-29 1980	0.12-1.02	0.07-0.09	0.90-1.59	0-730	Friligos, 1981

Fig. 5. — A, Vertical distribution of % O<sub>2</sub> saturation along a central transect. B, Vertical distribution of phosphate (in  $\mu\text{g-at/l}$ ) along a central transect. C, Vertical distribution of silicate (in  $\mu\text{g-at/l}$ ) along a central transect. D, Vertical distribution of ammonia (in  $\mu\text{g-at/l}$ ) along a central transect. E, Vertical distribution of nitrite (in  $\mu\text{g-at/l}$ ) along a central transect. F, Vertical distribution of nitrate (in  $\mu\text{g-at/l}$ ) along a central transect. G, Vertical distribution of  $\Sigma\text{N:P}$  ratio by atoms along a central transect. H, Vertical distribution of Si:P ratio by atoms along a central transect.

quantity of nitrate and phosphate increases considerably as we go from the eastern part of the Mediterranean to the western, yet the quantity of phosphate and nitrate even in the westernmost is less than at the same depths in the oceanic regions». Otherwise, Redfield (1958) pointed out a sixfold difference between the phosphate level of the eastern Mediterranean and that for the Atlantic.

As for nutrient values within coastal regions of Aegean waters (Table II), the Petalion Gulf shows the same nutrient values as in baseline Aegean waters. The Pagassitikos Gulf has only slightly greater concentrations of nutrients than those of the Aegean Sea. The results in Thessaloniki Bay, upper Saronikos Gulf and Elefsis Bay, the most industrialized areas in Greece, show an enrichment in all nutrients.

The comparison of the data collected during this investigation (Fig. 5, B, C, F) with the values reported in Tables I and II, shows that the nutrient values in the upper water column between 0 and 40 m were lower indicating a situation typical of the oligotrophic Mediterranean waters. On the contrary the nutrient values were higher in the water column below 40 m with a tendency to eutrophication.

## CONCLUSIONS

1. The Gulf of Patras is characterized as an area where mixing processes take place. Temperature is the primary density controlling variable. More saline water enters from the Ionian Sea, while less saline water comes from the Gulf of Corinth. The dense water which fills the central trough of the Gulf of Patras seems to be isolated.

2. The nutrient content in the Gulf of Patras was similar to that in oligotrophic waters from 0 to 40 m deep, while a slight eutrophication occurred in deeper waters. The accumulation of nutrients are not larger because of the low standing crop and nutrient concentration in the surface layers.

ACKNOWLEDGEMENTS. We would like to thank E. Chatzigeorgiou for his valuable assistance in the collection of the samples, and Miss M. Chilakea for the typing of this paper.

## REFERENCES

- ANDERSON J.J. and E.C. CARMACK, 1973. Some physical and chemical properties in the Gulf of Corinth. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 1 : 195-202.
- ALBUISSON M., 1976. Traitement des thermographies des satellites NOAA. Rapport CNEXO : 75-1516.
- BEACOS-KONTOS T., 1977. Primary production and environmental factors in an oligotrophic biome in the Aegean Sea. *Mar. Biol.*, 42 : 93-98.
- CESCON B. and P. SCARAZZATO, 1979. Hydrological features of the Adriatic Sea during winter and spring. Chemical observations. *Boll. Geof. Teor. et Appl.*, 21 (81) : 14-37.
- CRUZADO A. and J.C. KELLEY, 1973. Continuous measurements of nutrient concentrations and phytoplankton density in the surface water of the Western Mediterranean, Winter 1970. *Thalassia Jugosl.*, 9 : 19-24.
- FAGANELLI A., 1961. Primi risultati relativi alla concentrazione dei sali nutritivi nelle acque del mare Mediterraneo centrale e mari adiacenti. *Archo. Oceanogr. Limnol.*, 12 : 191-209.
- FRILIGOS N., 1977. Seasonal variations of nutrients salts (N, P, Si) dissolved oxygen and Chlorophyll-a in Thermaikos Gulf (1975-76). *Thalassia Jugosl.*, 13 : 327-342.
- FRILIGOS N., 1980. Nutrient in Greek waters. *Journées Etud. Pollutions*, 5 : 1025-1034.
- FRILIGOS N., 1981 a. Enrichment by inorganic nutrients and oxygen utilization rates in Elefsis Bay (1973-1976). *Mar. Pollut. Bull.*, 12 : 431-436.
- FRILIGOS N., 1981 b. Distribution of nutrient salts in the Aegean Sea (March, 1980). *Thalassia Jugosl.*, 17 : 131-134.
- FRILIGOS N., 1982 a. Some consequences of the decomposition of organic matter in the Elefsis Bay, an anoxic basin. *Mar. Pollut. Bull.*, 13 : 103-106.
- FRILIGOS N., 1982 b. Enrichment of inorganic nutrients in the inner Saronikos Gulf. *Mar. Poll. Bull.*, 13 (5) : 154-158.
- GABRIELIDES G., 1978. Some chemical aspects of Pagassitikos Gulf, Greece. *Rev. Inter. Océan. Méd.*, 51-52 : 25-33.
- GABRIELIDES G. and A. THEOCHARIS, 1978. Physical and chemical characteristics of Pagassitikos Gulf, Greece. *Thalassographica*, 2 (2) : 135-154.
- LIVINGSTONE, D.A. 1963. Chemical composition of rivers and lakes. Data of geochemistry (6th edition). Geol. Surves Progressional Papers 44-G M. Feeisher (Editor), United States Government Printins Office, Washington 12 pp.
- MACCHI G., 1972. Fisica e chimica delle acque. Rilievi effettuati nell'area flegrea nel 1970-1971. *Quad. Ric. Sci.*, 83 : 88-112.
- McGILL D., 1965. The relative supplies of phosphate, nitrate and silicate in the Mediterranean Sea. *Rapp. Comm. int. Mer. Médit.*, 18 : 737-744.
- MILLER A.R., P. TCHERNIA, H. CHARNOK and D.A. McGILL, 1970. Mediterranean Sea Atlas, Woods Hole Oceanographic Institution, Atlas series, 3.
- MORCOS S.A. and O.A. EL-RAYIS, 1973. The Levantine intermediate water, oxygen, and nutrients off Alexandria. *Thalassia Jugosl.*, 9 : 13-18.
- NIELSEN J.N., 1912. Hydrography of the Mediterranean and adjacent waters. *Rep. Dan. Oceanogr. Exped. Mediterr.*, 1 : 79-101.
- PARSONS I. and M. TAKAHASCHI, 1973. Biological oceanographic processes. New York, Pergamon Press : 78-88.
- REDFIELD A.C., 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *Amer. Sci.*, 46 : 205-221.

- RICHARDS F.A., 1965. Anoxic basins and fjords. In *Chemical Oceanography* (Riley, J.P. and Skirrow G. (Ed.)), 611-45, New York, Academic Press.
- SATSMADJIS J., 1978. The simultaneous determination of nutrients by autoanalyser in Greek Coastal waters. *Thalassographica*, **2** : 173-189.
- SOLORZANO L., 1977. Chemical investigations of loch Etive, Scotland. I. Inorganic nutrients and pigments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **29** : 45-64.
- TASLAKIAN M.J. and J.T. HARDY, 1976. Sewage and nutrient enrichment and phytoplankton ecology along the central coast of Lebanon. *Mar. Biol.*, **38** : 315-325.
- THERIANOS A.D., 1973. The geographical distribution of river water supply in Greece (in Greek). *Bull. Geol. Soc. Greece*, **11** : 28-58.
- THOMAS W.H. and A.J. CAROLA, 1980. Ammonium input to the sea via large sewage outfalls, part 1 : Tracing sewage in southern California waters. *Mar. Environm. Res.*, **3** : 277-289.
- THOMSEN H., 1931. Nitrate and phosphate contents of Mediterranean water. *Rep. Danish Oceanogr. Exped.*, 1908-1910, **3**, 14 pp.
- VACCARO R.F., 1965. Inorganic nitrogen in sea water. In *Chemical Oceanography*, (Riley, J.P. and Skirrow G. (Ed.)), 365-408, New York, Academic Press.

*Reçu le 30 novembre 1984; Received November 30, 1984*  
*Accepté le 26 mars 1985; Accepted March 26, 1985*



RÉPONSES DE *POTAMOPYRGUS JENKINSI*  
(GASTROPODA-HYDROBIIDAE)  
FACE À UN HERBICIDE LE 2,4,5-T  
Survie, reproduction  
et énergie métabolique disponible  
chez les individus différenciées  
par un marqueur : le fer

*Response of Potamopyrgus jenkinsi (Gastropoda, Hydrobiidae)  
to the weed-killer 2,4,5-T :  
survival reproduction and available metabolic energy  
of individuals differentiated by an iron marker*

C. CHAISEMARTIN \* et G. REAL \*\*

\* Laboratoire de Biologie expérimentale (Hydrobiologie),  
U.E.R. des Sciences, LA CNRS 040 138, 87060 Limoges Cedex

\*\* Institut Universitaire de Biologie marine de Bordeaux I,  
2, rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon

GASTÉROPODES  
ECOTOXICOLOGIE  
HERBICIDE  
ÉNERGIE ADÉNYLIQUE

RÉSUMÉ. — Les concentrations létales ( $CL_{50}$ , 96 h =  $116,8 \pm 12,4$  mg/l) et sublétales ( $CL_{16}$ , 96 h =  $54,6 \pm 9,7$ ) du 2,4,5-T sont déterminées chez un Prosobranch euryèce *Potamopyrgus jenkinsi*. La significativité de deux types d'indices : production des jeunes et charge énergétique adénylique est comparée. La charge énergétique adénylique se révèle un meilleur indicateur des altérations du métabolisme dans la période de résistance, prélétales. Le groupe des individus à test noir, marqués chimiquement par le fer subit les plus profondes perturbations.

GASTROPODA  
ECOTOXICOLOGY  
WEED-KILLER  
ADENYLIC ENERGY

ABSTRACT. — The lethal ( $CL_{50}$ , 96 h =  $116,8 \pm 12,4$  mg/l) and sublethal concentrations ( $CL_{16}$ , 96 h =  $54,6 \pm 9,7$ ) of 2,4,5-T are determined on a Prosobranch *Potamopyrgus jenkinsi*. Two types of factors are tested : recruitment and energetic load; the latter provides a better indicator deficiency at a sublethal level and in a group of individuals that appeared to be loaded with iron.

## INTRODUCTION

L'expression de la toxicité des micro-polluants vis-à-vis d'une espèce aquatique « cible » dépend, en grande partie des concentrations réelles au niveau des organismes. Elle est couramment illustrée par la  $CL_{50}$ , 96 h expérimentale. Liée à une forte mortalité, cette toxicité aiguë ne préjuge pas des effets à long terme. Nous préférons la recherche des effets sub-

létaux capables d'altérer le comportement (locomotion, dérive) ou le fonctionnement physiologique (reproduction, troubles du métabolisme). Ce type d'étude permet de mieux connaître la capacité d'acceptation du milieu aquatique et de préciser les concentrations supportables, sans trop de dommage, pour les organismes.

Le présent travail s'inscrit dans le thème général de nos recherches sur les indicateurs biologiques de

pollution et sur la destruction par les biocides, du capital nutritif des eaux courantes. Il passe par la connaissance, grâce à des tests dynamiques de létalité menés sur 96 h (CL<sub>10</sub> et CL<sub>50</sub>) des concentrations sublétales sur les organismes représentant les principaux maillons des chaînes trophiques. Il vise à mettre en évidence de nouveaux paramètres capables d'illustrer une toxicité sublétale par des tests à long terme (40 jours), tests sur le comportement et la locomotion, enfin sur l'altération de la fonction de reproduction.

La recherche d'un niveau de toxicité sublétale est menée sur une population de *Potamopyrgus jenkinsi* (E.A. Smith, 1889) selon 3 types d'indices : 1) établissement des fourchettes des principales valeurs : concentrations-durées d'exposition dans la traduction de la toxicité directe et à long terme; 2) analyse des altérations du potentiel de reproduction; 3) apport de données sur la signification d'un indice biochimique caractérisant l'état physiologique global des individus témoins et expérimentalement contaminés.

Existe-t-il une relation entre les valeurs des concentrations sublétales déterminées par les courbes de la dérive obtenues au Laboratoire, celles des concentrations capables de déprimer le potentiel reproducteur d'une part et celles de la charge énergétique adénylique représentant l'énergie métabolique disponible stockée par des Hydrobiidae soumis à des concentrations analogues d'herbicide, de 24 h à plusieurs semaines de l'autre ?

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 1. Choix d'une population de *P. jenkinsi* dans un cours d'eau du pourtour du Bassin d'Arcachon : station d'Andernos (ruisseau du Betey)

La station où nous avons prélevé les échantillons d'eau et de population de *P. jenkinsi* répond à l'affluence des eaux courantes de la région des Landes. L'eau est peu minéralisée (16 °F de dureté), mais riche en fer dissous et particulaire (320 mg/l Fe total). Répartition, biologie et profil écologique de *P. jenkinsi* sont bien établis (Amanieu, 1962; Husson et Pages, 1962-63; Real, 1970-71; Lucas, 1965).

Euryhaline, eurytherme, détritivore et ovovipare parthénogénétique, l'espèce est assez cosmopolite dans les vasières et les peuplements ripicoles. De tendance grégaire, les déplacements individuels spontanés sont de faible amplitude sur les substrats fermés sablo-vaseux, les végétaux morts et les épaves.

### 2. Débroussaillant et tests de toxicité retenus

Le 2, 4, 5-T (C<sub>8</sub>H<sub>5</sub>Cl<sub>3</sub>) ou trichlorophénoxyacétique appartient à la famille chimique des aryloxyacides ou phytohormones. Ce composé possède des propriétés phytocides, largement utilisées dans l'entretien chimique des berges des cours d'eau (Durtartre, 1981). Liposoluble et chimiquement stable, il est démontré que cet herbicide rémanent a des conséquences toxiques en milieu aquatique. Il nous semble intéressant d'étudier ses effets sur un détritivore qui utilise largement le film diatomique (*Melosira* et *Synedra*) de la couverture biologique de l'habitat. Des prédateurs (écrevisses américaines) risquent de concentrer ce produit et il semble utile d'en évaluer les risques secondaires.

Le produit commercial testé, d'utilisation courante comme herbicide des champs de maïs, contient 770 g/l d'équivalent acide du 2, 4, 5-T et se présente sous forme d'ester amylique (Sylvoxone 850 Sopra).

Les tests de toxicité semi-dynamiques, à court et long terme, utilisent un dispositif expérimental unique déjà décrit (Chaisemartin, 1977). Il assure à la fois une circulation du bain testé dans 4 canaux constitués par des demi-tubes de PVC de 6 cm de diamètre intérieur réunissant 2 cuves distantes de 1 m, grâce à une micro-pompe Rotax immergée dans la cuve basse et le renouvellement du bain à l'aide du goutte-à-goutte d'un vase de Mariotte branché sur la cuve réservoir amont. L'ensemble est immergé dans un bain thermostaté à 15 ± 0,5 °C et recouvert d'une gaze de 20 µm de maille, maintenant la pénombre et une humidité saturante à la surface des tubes de dérive. Une bonne oxygénation est assurée par un bullage d'air comprimé dans la cuve amont : l'oxygène dissous est mesuré régulièrement dans la cuve aval à l'aide d'une sonde de Clark. De même, le pH est surveillé de façon à s'assurer que l'introduction du polluant ne modifie pas de façon significative le pH de l'eau.

Chaque unité, tube de dérive et cuves, représente 2 l de bain et reçoit 50 individus, choisis parmi les plus grands, alimentés par la couverture détritique de petits cailloux prélevés *in situ*. Les cailloux sont renouvelés tous les 3 jours afin de limiter, ou d'éliminer, le jeûne qui pourrait se répercuter sur l'ensemble du métabolisme et la capacité de reproduction. Dans de telles conditions, nous n'avons pas observé les individus sortir du bain courant pour gagner les parties émergées des parois et des cailloux.

Toutes les conditions expérimentales sont identiques : eau des bains dureté totale : 12,6 mg/l de CaCO<sub>3</sub>; Ca<sup>++</sup> : 4,48 mg/l; Mg<sup>++</sup> : 0,9 mg/l; HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> : 12,8 mg/l; Cu<sup>++</sup> : 0,010 mg/l; Zn<sup>++</sup> : 0,020 mg/l. PH : 7,2; O<sub>2</sub> dissous maintenu à saturation; acclimatation à 15 ± 1 °C pendant 10 jours avant de subir un test de pollution. Seule varie,

d'une série à l'autre, la concentration du 2, 4, 5-T introduit : de 38,6 à 154 mg/l dans la recherche d'une toxicité directe.

L'exploitation des données repose sur la méthode des probits : sachant que la probabilité de survie à une concentration donnée suit une loi binomiale, nous pouvons linéariser la courbe de Gauss correspondante en utilisant une échelle probit (Mouzat, 1980).

Dans l'expression des altérations du comportement et de la locomotion, l'indice de dérive :

$$I_d = \frac{N}{V}$$

N représentant le nombre des individus rassemblés à proximité de la sortie des canaux; V = flux d'eau, est mesuré après une durée de traitement à l'herbicide et comparé à la variation nyctémérale normale, très faible, des individus témoins.

L'impact sur la reproduction est envisagé après différentes durées de tests à des concentrations sublétales. Au 10<sup>e</sup> j d'exposition, après avoir enlevé les adultes, nous comptons, sur la face interne quadrillée des demi-tubes, les jeunes libérés durant cette période.

Les expériences ont été conduites à l'automne. En effet, Réal, 1971, observe qu'il n'y a pas, en fonction des saisons, d'interruption totale de la ponte, mais les fluctuations d'abondance sont très grandes. Nous avons travaillé sur des groupes de poids très homogènes : de 15 à 17 mg de masse fraîche individuelle. Le rapport taille/ponte montre que les individus les plus grands donnent les pontes les plus abondantes. Le recrutement de référence chez les témoins se situe, dans les présentes conditions, de 60 à 70 jeunes par lot de 10 individus, aux termes d'une période d'observation de 40 jours.

L'indice adénylique permet de repérer un seuil à partir duquel le métabolisme est perturbé, mais sans mortalité immédiate, avec possibilité de retour à la normale si l'agent altérateur est supprimé (Ivanovici, 1979). L'énergie métabolique stockée et mobilisable par un individu peut s'exprimer par la charge énergétique adénylique définie à partir des concentrations en nucléotides adényliques. L'indice adénylique, défini par le rapport :

$$\frac{\text{ATP} + 1/2 \text{ADP}}{\text{ATP} + \text{ADP} + \text{AMP}}$$

varie par définition de 0 (pool adénylique sous forme d'AMP) à 1 (pool sous forme d'ATP). Cette valeur est située près de 0,8 pour les organismes pluricellulaires; 0,7 pour des conditions optimales répondant à un organisme en « bon état physiologique ». Les valeurs passent à 0,5 quand les conditions sont limitantes. Ces valeurs sont inférieures à 0,5 en conditions sublétales, plus ou moins irréversibles.

Pour réaliser une mesure correcte des nucléotides, il est essentiel de bloquer toutes les réactions enzymatiques catalysant la dégradation ou la genèse des adénosines phosphates. Les *Potamopyrgus* (pool de 1,5 g frais) sont plongés entiers, dès leur prélèvement, dans l'azote liquide, puis placés à - 80 °C, ce qui permet un bon maintien des nucléotides. Les tests sont enlevés au moment de l'extraction, puis les animaux sont broyés et les nucléotides extraits en milieu acide. Une neutralisation ultérieure permet une bonne conservation des nucléotides dans les extraits bruts.

### PROTOCOLE DE LA DÉTERMINATION DE LA CHARGE ÉNERGÉTIQUE ADÉNYLIQUE (résumé)

*Potamopyrgus jenkinsi* (750 mg frais)  
— conservation à - 80 °C — Broyage

Extraction du broyat dans 5 ml d'acide perchlorique à 6 % = libération des trois nucléotides de façon similaire par rupture des parois cellulaires.

Le broyat est placé au contact de 5 ml d'acide perchlorique pendant 30 mn à - 4 °C, après homogénéisation au Polytron — neutralisation du surnageant à pH = 7 par K<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> à 0,5 M — Centrifugation pendant 10 mn à 10 000 t/mn

#### Dosage des protéines

— *Le culot est remis en suspension par 10 ml de NaOH 1 N en vue d'un dosage des protéines par la méthode du biuret.*

Après neutralisation, le précipité de KC10<sub>4</sub> est éliminé par une autre centrifugation 10 mn à 10 000 t/m. Les extraits sont conservés à - 20°.

#### Dosage des nucléotides

● Pyruvate — kinase et myokinase

— *Les enzymes sont présentées en suspension dans NH<sub>4</sub>(SO<sub>4</sub>). A chaque dosage une quantité suffisante est centrifugée et le culot est repris dans le milieu réactionnel.*

	tris 0,5 M : 5 ml
K <sub>2</sub> SO <sub>4</sub> 0,5 M	: 1,875 ml
MgSO <sub>4</sub> 7 H <sub>2</sub> O 0,1 M	: 2,5 ml
EDTA 0,770 M	: 0,2 ml
q.s.p.	= 50 ml eau bidistillée

SOLUTION S : elle est préparée extemporanément en introduisant 25  $\mu$ l de PEP à 1 mg dans 500  $\mu$ l, dans 1 ml de la solution précédente.

• Luciférine — luciférase

— Obtenue en KIT, nous ajoutons 5 ml d'eau bidistillée au lyophilysat. A l'instant du dosage, cette solution mère est diluée à 1/5 par du dithiothréitol  $2 \times 10^{-3}$  M, lequel stabilise l'enzyme pendant la durée de la réaction.

Solution étalon d'A.T.P.

La solution mère à  $10^{-3}$ M est conservée au congélateur à  $-20^{\circ}$  C. Une dilution est obtenue au moment du dosage.

Dosage des échantillons

— Dans les microfuges contenant les milieux réactionnels et l'extrait à doser la solution de luciférine-luciférase est ajoutée au moment du dosage.

Le scintillateur liquide (PACKARD TRI-CARB) « minute » les opérations : la lecture est déclenchée avant la décroissance du pic du signal lumineux. Un chronomètre est déclenché au temps  $t = 0$ ; 50  $\mu$ l de luciférine-luciférase sont injectées au temps  $t = 10$  s. La microfuge est placée en position de lecture par le compteur et l'enregistrement de la lecture n'est déclenché qu'au temps  $t = 50$  secondes. Les photons émis au cours de la réaction sont traduits en coups par minute. Chaque nucléotide de chaque extrait est mesuré 3 fois.

La concentration correspondante en ATP total est déterminée sur la courbe étalon à partir de la moyenne des trois mesures effectuées.

## RÉSULTATS

Le Tableau I résume de façon synthétique l'ensemble des résultats concernant les effets létaux et sublétaux du 2, 4, 5-T sur *P. jenkinsi*.

### 1. Etude de la toxicité aiguë du 2, 4, 5-T au cours de tests dynamiques de 96 h; zone des concentrations létales

La toxicité directe du 2, 4, 5-T est étudiée en réalisant des tests dynamiques de 96 h, à 6 concentrations : 38,5; 61,5; 84,5; 107,5; 130,5 et 154 mg/l d'herbicide, concentrations distribuées et maintenues en 2 séries, chacune comprenant 3 tubes contaminés et un témoin.

La recherche d'un seuil de létalité débutante, visualisé par la  $CL_{16}$ , 96 h, ou concentration létale

Tabl. I. — Valeurs des indices de réponses de *P. jenkinsi* face à des concentrations sublétales de 2, 4, 5-T. 1, dérive dans un flux de 2, 4, 5-T à 11,5 mg/l, exprimée en pourcentage de la valeur de dérive enregistrée chez les témoins; 2, abaissement du pouvoir reproducteur, exprimé en pourcentage de la valeur du recrutement chez les témoins. Les individus contaminés sont maintenus à la concentration de 5 mg/l de 2, 4, 5-T. La durée de l'expérience dans les deux cas, est de 40 jours.

Value of the indices of the answer of *P. jenkinsi* in front of sublethal concentrations of 2, 4, 5-T. 1, derive in a flux of 2, 4, 5-T at 11,5 mg/l, expressed in percentage of recruitment value of witness sample. Contamination is maintained at 5 mg/l of 2, 4, 5-T. Experimental duration, in the two instances, is of 40 days.

I, 1

N. individus	n expr.	10 jours	20 jours	40 jours
300	6	16 $\pm$ 4	68 $\pm$ 6	100

I, 2

N. individus	n expr.	10 jours	20 jours	30 jours	40 jours
50	1	86	51	28	16
50	2	117	92	81	86
50	3	91	46	17	0
50	4	94	109	90	84
50	5	98	90	93	86
50	6	87	39	10	0

pour 16 % des individus mis en expérience, permet de fixer la concentration sub-létale utilisée pour des tests à long terme, soit : 5 mg/l. A cette concentration, si la durée du test est augmentée, des effets dommageables pour les organismes apparaissent.

Certes, la variabilité de la  $CL_{16}$ , 96 h est très grande. Liée au problème de l'hétérogénéité d'une population naturelle, elle exprime aussi la réponse des individus les plus fragiles. Ces derniers réguleraient moins leur métabolisme quand ils sont soumis à des nuisances.

### 2. Etude de la toxicité chronique du 2, 4, 5-T au cours de tests dynamiques de 40 jours, sous une vitesse de courant de 5 cm/s

2.1. Effets comportementaux : entrée en compte de la variation inter-individuelle sur l'altération de la dérive : définition d'une zone de résistance.

Les valeurs moyennes ( $\pm$  intervalles de confiance à 0,05) illustrent bien, par rapport au tube témoin, l'accroissement progressif de la dérive sous l'action d'un flux d'herbicide, à la concentration de 11,5 mg/l.

La mortalité enregistrée au 40<sup>e</sup> j n'est pas significativement différente de celle des témoins. La concentration testée est 10 fois inférieure à la  $CL_{50}$ , 96 h.

2.2. Abaissement des potentialités de la reproduction : définition d'une fourchette de concentrations désignée zone de tolérance.

Dans cette série expérimentale, les paramètres abiotiques des tests sont rigoureusement identiques et la charge des bains en herbicide est maintenue à 5 mg/l. Par contre, nous avons réuni dans les tubes 2, 4, et 5 les individus issus des écotopes les plus stagnicoles. Tous ces individus présentent une couche conchyolinique à dominante brune. Dans ces 3 tubes, nous n'observons pas de modification nette, pendant une période de 10 j, dans la libération des jeunes, qui puisse paraître consécutive à l'action nette de l'herbicide.

Dans les 3 autres tubes (1, 3 et 6), les *P. jenkinsi*, exposés pendant 40 jours à un flux de 5 mg/l de 2, 4, 5-T se trouvent très affaiblis en fin de test et en grande majorité rassemblés fortuitement près de la cuve aval. La survie est identique à celle des témoins, c'est-à-dire totale, mais il n'y a pas de reproduction. Dans ces tubes, tous les individus présentent une couche conchyolinique très noire.

### 3. Variation de la charge énergétique adénylique chez *P. jenkinsi* soumis à des effets polluants dans différentes conditions de concentrations et durées

Les paramètres biochimiques (ATP, ADP, AMP, protéines) ont été mesurés séparément sur les pools des survivants aux 2 groupes de tests : toxicité aiguë et toxicité chronique. Les résultats groupés (Tabl. II) peuvent s'interpréter comme suit :

3.1. A la fin du test de toxicité aiguë, à 96 h, il n'y a pas de modification significative de la valeur moyenne de la charge énergétique adénylique quelle que soit la concentration de 2, 4, 5-T utilisée.

Tabl. II. — Variations de la charge énergétique adénylique et des nucléotides. Les valeurs des concentrations sont exprimées en moles/mg de protéines; 1, après 96 h d'action de 38,5 et 84,5 mg/l de 2, 4, 5-T; 2, après 40 jours d'action à 5 mg/l de 2, 4, 5-T; T<sub>1</sub> : témoins à test brun; T<sub>2</sub> : témoins à test noir.

*Variations of the adenylic energizing charge and the nucleotides. Values of the concentrations expressed in moles by mg of proteins; 1, after 96 h of action at 38,5 and 84,5 mg/l, 2, after 40 days of action at 5 mg/l; T<sub>1</sub> : witness sample with a brown shell; T<sub>2</sub> : witness sample with a black shell.*

II, 1				
	charge énergétique	ATP	ADP	AMP
témoins = 100				
T <sub>1</sub> (50) + T <sub>2</sub> (50)	0,69	2,2	1,7	0,5
C   = 38,5	0,73	2,1	1,4	0,3
C   = 84,5	0,73	1,7	1,3	0,2
II, 2				
témoins = T <sub>1</sub>	0,66	1,3	1,8	0,2
témoins = T <sub>2</sub>	0,65	1,4	1,8	0,6
T <sub>1</sub> +   5	0,50	0,9	0,6	0,9
T <sub>2</sub> +   5	0,26	0,58	0,07	1,72

L'étude des nucléotides séparément montre que la légère augmentation de la charge énergétique adénylique est essentiellement due à une chute de la concentration en ADP.

3.2. Pendant l'étude sur la déplétion du potentiel reproducteur, les lots homogènes de *P. jenkinsi* ont été maintenus pendant 40 j en conditions de test à des concentrations sublétales très inférieures à la CL<sub>16</sub>, 96 h, de façon à assurer une survie maximale, en fait totale, pendant toute la durée de l'expérience. Au terme de celle-ci les mesures de charge énergétique adénylique sont effectuées sur la totalité des individus testés dans un tube (50 individus exposés à un flux de 5 mg/l de 2, 4, 5-T, 40 jours). Certes, des variations notables des valeurs par lots de la charge énergétique adénylique interviennent. L'ajustement n'en est pas moins réalisé par une disparition progressive de l'AMP.

L'examen par lots des concentrations de nucléotides traduit la différence dans le comportement métabolique d'animaux à haute, ou faible, valeur de charge. L'évolution des concentrations de nucléotides laisse supposer que 2 types de comportements apparaissent. Une partie de la population, celle présentant une couche conchyolinique très noire, paraît inapte à maintenir son niveau métabolique. Ces deux cas de figures peuvent se résumer comme suit :

— dans les 3 lots des tubes 2, 4 et 5, les individus semblent maintenir leur teneur en ATP et ADP au dépens de la teneur en AMP. La charge énergétique adénylique est normale et les individus sont vraisemblablement bien armés pour tolérer, puis résister, à des perturbations de leur milieu de vie.

— dans les lots des tubes 1, 3 et 6, les animaux semblent avoir épuisé leur teneur en ATP et ADP et stocké de l'AMP. Le niveau de la charge énergétique adénylique est très bas.

Rappelons ici que la charge énergétique est un indice biochimique indépendant du niveau évolutif des organismes considérés. Les conditions de mesure sont identiques pour les différents groupes zoologiques. Ce n'est pas le cas de diverses mesures de fonctionnement de systèmes enzymatiques qui sont également utilisés pour tester l'état métabolique des animaux perturbés.

Il apparaît que la charge énergétique adénylique peut être utilisée pour contrôler le métabolisme de certains animaux dans des milieux perturbés. En effet, des concentrations létales et sublétales sont capables de modifier la charge énergétique adénylique, en présence de 2, 4, 5-T chez un Gastéropode Prosobranch Hydrobiidae. Chez les témoins, en milieu naturel non contaminé, le contrôle du métabolisme peut se traduire par une valeur de la charge énergétique adénylique moyenne : les réponses différentes des animaux contaminés sont exprimées par le rapport des adénosines phosphates.

4. Bioaccumulation globale du fer et différenciation préliminaire de la population en 2 lots d'individus : moyennement sensible au 2, 4, 5-T (test brun) et très sensible (test noir)

L'identification de 2 stocks dans une population peut faire appel à la reconnaissance des différentes expressions d'un polymorphisme morphométrique ou d'une empreinte chimique. Nous pensons que certains métaux peuvent contribuer à ce marquage, notamment ceux qui ne sont plus régulés.

Ces métaux sont accumulés à partir des formes solubles mais aussi à partir des formes adsorbées sur les sédiments ou piégés dans la couverture biologique algale, couverture plus ou moins ingérée par *P. jenkinsi*.

La recherche et la quantification des principaux métaux sont conduites par spectrométrie d'absorption atomique. Le tableau III présente les valeurs moyennes et écart-types calculés sur les deux groupes de *P. jenkinsi*. Ces valeurs mettent en évidence des différences que nous pouvons considérer a priori comme significatives ou non et qui devraient être explicitées par une analyse de variance, certes, à partir d'un plus grand nombre d'échantillons.

Dans le Tableau III, les métaux les plus discriminants sont classés par ordre d'importance décroissante. L'analyse de variance permet de tester les différences entre les deux types de réponses différenciant le lot des individus à test brun de celui des individus à test noir, soit respectivement : pas de déplétion du potentiel de recrutement et charge énergétique adénylique normale d'une part, absence de recrutement et charge énergétique adénylique très faible de l'autre. L'effet discriminant est faiblement significatif pour les éléments :  $\text{Ca}^{++}$ ,  $\text{Mg}^{++}$ ,  $\text{F}^-$  et  $\text{Cr}^{+IV}$  mais significatif à 1 % d'erreur près pour les métaux lourds Cu, Pb et Fe avec des valeurs très élevées du coefficient de FISCHER.

## CONCLUSION

La présente étude confirme la capacité d'expression d'un test biochimique chez un Gastéropode Prosobranch cosmopolite lorsque la survie des adultes n'est pas directement affectée mais où le maintien de la population serait à plus ou moins brève échéance compromis.

Dans les conditions de notre expérimentation, il semble que l'impact hydrobiologique d'un traitement des berges d'un cours d'eau par le 2, 4, 5-T serait très dommageable, particulièrement pour un organisme ripicole, tel *P. jenkinsi*.

Le passage par la voie directe (tégumentaire) et digestive, la distribution du 2, 4, 5-T dans l'organisme, son élimination, sont en relation directe avec la toxicité de l'herbicide et ses variations souvent très importantes suivant les conditions du milieu (température, agents complexants...).

Certes, il nous faudrait utiliser pour ces tests un plus grand nombre d'animaux, afin d'effectuer un suivi régulier au cours du test. Des dosages chimiques au niveau de *P. jenkinsi* permettraient de vérifier la présence ou l'absence du polluant. A moyen et long terme, l'évolution du potentiel de la reproduction nous semble un indice convaincant de subléthalité.

Parallèlement, la charge énergétique adénylique se révèle être un bon indicateur des perturbations métaboliques dans un état subléthal, au sein d'une population.

Une accumulation importante de fer, colloïdal ou particulière, au niveau tégumentaire est susceptible d'altérer le métabolisme respiratoire et d'inhiber l'accumulation des réserves organiques facilement mobilisables. Boutet et coll., observent que l'écrevisse en survie, lorsqu'elle est fortement contaminée par le fer, n'accumule plus de réserves, d'où la valeur très faible du taux de croissance à la mue, crise physiologique fatale.

Tabl. III. — Valeurs des concentrations moyennes des métaux lourds, en  $\mu\text{g/g}$  de poids sec; accompagnées de  $\pm 20$ . Les objets sont définis comme suit :  $T_1$  : témoins à test brun;  $T_2$  : témoins à test noir;  $C_1$  : contamination moyenne (40 jours à 5 mg/l de 2, 4, 5-T);  $C_2$  : contamination massive (40 jours à 38,5 mg/l de 2, 4, 5-T).

Middle concentrations of heavy metals, in  $\mu\text{g/g}$  of fry weight accompanied by the type-discard.

Eléments	Fer	Plomb	Cuivre	Chrome	Fluorures	Magnésium	Calcium
Lots							
$T_1$ N = 75	1150 $\pm$ 78	6,7 $\pm$ 0,54	110,2 $\pm$ 11,9	20,9 $\pm$ 2,4	4,4 $\pm$ 0,56	110 $\pm$ 16	82200 $\pm$ 1360
$T_2$ N = 75	1820 $\pm$ 93	6,2 $\pm$ 0,72	97,6 $\pm$ 13,3	24,3 $\pm$ 1,9	7,1 $\pm$ 0,71	102 $\pm$ 19	78640 $\pm$ 1510
$C_1$ N = 75	1098 $\pm$ 86	7,32 $\pm$ 0,62	101,8 $\pm$ 12,3	17,6 $\pm$ 3,1	4,12 $\pm$ 0,72	97 $\pm$ 18	80960 $\pm$ 1680
$C_2$ N = 75	5680 $\pm$ 410	9,9 $\pm$ 1,1	123,4 $\pm$ 13,1	19,6 $\pm$ 2,8	4,82 $\pm$ 1,08	116 $\pm$ 19	77800 $\pm$ 1510

Les Auteurs expriment leurs vifs remerciements à M. J. Boisseau, Directeur et à M. C. Cazaux, Sous-Directeur de l'I.B.M.B. (Bordeaux I).

## BIBLIOGRAPHIE

- AMANIEU M., 1962. Note sur l'écologie et la répartition dans la région d'Arcachon de *Potamopyrgus jenkinsi* (E.A. Smith). *P.V. Soc. Linn. Bordeaux*, **99** : 1-8.
- CHAISEMARTIN C., 1977. Aspects de l'éthotoxicologie chez les Invertébrés aquatiques : modèles de réponses chez les Astacidae et les Limneidae face à différents ions. Act. 102<sup>e</sup> Congr. Nat. Soc. Sav., 1977, **1** : 411-422, Paris, Bibliothèque nationale.
- DUTARTRE A., 1981. Entretien d'un secteur aménagé de la Leze (Haute-Garonne). Etat initial — Impacts immédiats. Etude n° 5, CEMAGREF QEPP Bordeaux, ATEEP, 108 p.
- HUSSON R. et J. PAGES, 1964. Présence du Gastéropode Prosobranche *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith) en Côte-d'Or. *Bull. Sci. Bourgogne*, **22** : 65-67.
- IVANOVICI A.M., 1978. Adenylate energy charge : a potential value as tool for rapid determination of toxicity effects. Proceeding of the fish annual Aquatic toxicity Workshop, Hamilton Ontario.
- LUCAS A., 1965. Nouvelles données sur la distribution en France d'*Hydrobia jenkinsi* (E.A. Smith) Hydrobiidae, Gastéropodes. *J. Conch.*, Paris, **105** : 40-48.
- MOUZAT L., 1980. Recherches écotoxicocinétiques chez *Lymnaea limosa* L. face aux micropolluants minéraux (Cu et Fe) mobilisés à partir de l'eau et de la chaîne trophique. Thèse Doct. Sc. Nat., Univ. Limoges, 405 p.
- RÉAL G., 1970. Variations morphologiques du test, écologie, cycle de la reproduction et biométrie d'un Gastéropode récent pour l'Europe *Potamopyrgus jenkinsi* (E.S. Smith, 1889). Mémoire E.P.H.E. ronéotypé, 142 p.
- RÉAL G., 1971. Ecologie et cycle de la ponte dans la région d'Arcachon (Gironde) de *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith, 1889) Gastéropode Hydrobiidae. *Haliotis*, **1** : 49-50.
- RÉAL G., 1973. Polymorphisme du test de *Potamopyrgus jenkinsi* (E.A. Smith, 1889) en milieu saumâtre ou lacustre. *Malacologia*, **14** : 313-319.
- TRIPP M.R., 1983. Effect of organophosphates pesticides on adults oysters *Crassostrea virginica*. *Pollution and Physiology of marine organisms*, **38** : 225-237.
- BOUTET C., VIDAUD A. et C. CHAISEMARTIN, 1974. Niveaux de concentration et impact du fer sur la séquence métabolique chez *Orconectes limosus* (Astacidae). *C.R. Soc. Biol.*, **168** : 331-337.

Reçu le 15 novembre 1984; received November 15, 1984  
 Accepté le 20 février 1985; accepted February 20, 1985



## ANALYSES D'OUVRAGES BOOK REVIEWS

GERLACH S. (1981). — Marine Pollution. Springer Heidelberg + New York, 218 pp. + 91 Fig. DM 58

---

Le danger d'une pollution marine de plus en plus catastrophique a incité l'auteur à résumer la situation actuelle dans le monde sous forme d'un livre. En 1968 a été créé le GESAMP — *Group of Experts on the Scientific Aspects of Marine Pollution*. Ce groupe de travail a inventorié 500 substances dangereuses, souvent transportées par voie maritime et classées selon leur toxicité. Ces substances sont non seulement polluantes pour l'eau de mer, mais aussi assimilées par des organismes végétaux et animaux et stockées là d'une manière concentrée, puis à travers les différentes chaînes alimentaires elles touchent enfin l'Homme en tant que consommateur terminal.

Selon un rapport de 1977, chaque année plus de 6 millions de tonnes de pétrole sont jetées à la mer ! Avons-nous changé quelque chose depuis ?

Mais un danger peut-être plus grave encore représente la pollution par les métaux lourds ! Cf. FOERSTER et MULLER (1978), *Métaux lourds dans les eaux des rivières et lacs, indice de la dégradation de l'environnement*, 225 p., Analyse in *Bull. d'Ecologie*, 12, 123-124 (1981).

Malgré l'énorme effort entrepris pour améliorer la situation, il faut dire cependant que la pollution continue par ce qu'on pourrait appeler « les sans scrupules ». Tout ce que nous faisons actuellement pour diminuer la pollution dans le monde n'aura aucune influence positive sur la vie dans la mer dans les prochaines 30 années, tant la pollution a déjà pris le dessus. Les Editions Springer ont l'énorme mérite de participer à cet effort en éditant en anglais et en allemand des ouvrages à ce sujet et dont la distribution mondiale aide à prendre conscience. Cf. également FOERSTNER et WITTMANN (1981), *Metal Pollution in the Aquatic Environment*, 486 p., avec dans ce livre une bibliographie de plus de 2 000 références, puis ROSS (1980), *Opportunities and Uses of the Ocean*, 320 p.

La discorde humaine nous conduit au paradoxe ; les uns veulent sauver notre environnement pendant que les autres continuent à le polluer ! Je sais, nous

parlons de la paix tous les jours et jamais autant de guerres et d'agressions n'ont ébranlé l'Humanité.

Mais, sur un point nous devrions être d'accord : *de ne plus jamais polluer ce qui constitue sans nul doute la ressource la plus importante pour la vie — LA MER !*

Armin HEYMER

GODAN D. (1983). — Pest Slugs and Snails, Biology and Control. Springer Heidelberg + New York, 445 p. + 172 fig. DM 196,-

Traduction de : Schadschnecken und ihre Bekämpfung. Eugen Ulmer, Stuttgart (1979), 467 p. + 128 fig. DM 118,-

---

Selon les estimations récentes, il existe environ 50 000 espèces de Mollusques vivants, mais de nombreuses espèces nuisibles ne sont pas toujours prises en considération à leur juste valeur. Le commerce et le trafic international ont très largement contribué à la dispersion d'un très grand nombre de Mollusques, en particulier les espèces nuisibles pour les aliments de l'Homme. Ce groupe d'animaux est largement traité, mais parmi les Gastéropodes amphibies et aquatiques, un très grand nombre d'espèces phytophages ou des hôtes intermédiaires des vers parasites jouent un rôle important dans la médecine humaine et animale. De nombreux Mollusques sont des indicateurs pour la pollution chimique et nous fournissent des renseignements précieux pour la recherche expérimentale.

Ce livre veut être un traité, en particulier pour la recherche appliquée ; mais il apporte également des informations précieuses sur la Biologie, la Physiologie et le Comportement, dans la mesure où ces informations peuvent contribuer efficacement à la lutte contre les espèces nuisibles.

La bibliographie est importante, plus de 1 500 titres (p. 387-451) et davantage dans l'édition anglaise plus récente (p. 357-421). Ce livre est d'une grande valeur pour l'Ecologie appliquée et l'hygiène alimentaire de l'Homme.

Armin HEYMER

EDLIN H. & M. NIMMO (1983). — *Bildatlas der Baume, Merkmale und Biologie, Nutzung und Verwendung, Ökologie des Waldes*. BLV München, 255 p + 357 fig. DM 58,-

L'image de l'arbre est représentative pour notre paysage depuis le grand nord jusqu'aux tropiques et l'arbre constitue la base même de l'écosystème de la forêt. En dehors de la forêt, l'arbre constitue souvent quelque chose de particulier, un symbole mythique dans de nombreuses cultures ou tout simplement une présence de vie comme naguère l'arbre du Ténéra !

Les forêts ont une importance immense et capitale pour l'humanité au service de la purification de l'air, pour l'équilibre des réserves d'eau ou encore la protection vis-à-vis de l'érosion des sols. Les forêts ont non seulement une fonction d'assistance publique ou de simple prospérité; elles fournissent également la matière brute la plus belle et la plus propre, le bois, sans lequel notre vie n'est pratiquement plus imaginable. La thématique autour de l'arbre se trouve aujourd'hui au centre de l'intérêt et les forêts comme écosystèmes naturels et économiques subissent actuellement des agressions polluantes et des exploitations qui aboutiront tôt ou tard à une mise en question de leur existence. L'Homme est aujourd'hui le seul responsable de l'équilibre écologique tout entier sur notre globe et la destruction des écosystèmes conduit irrémédiablement vers une menace de l'existence de l'espèce humaine.

Le présent livre nous informe d'une manière globale sur la vie des arbres et des forêts, non seulement dans les régions paléarctiques, mais aussi dans les forêts tropicales, subtropicales et sur les particularités des formations forestières australiennes.

La présentation des différentes espèces et groupes d'espèces se fait d'une manière systématique et 800 figures et photos en couleur viennent à l'appui de cette partie descriptive et très instructive.

Pour la détermination précise, feuilles et inflorescences sont décrites en détail pour de nombreuses espèces, permettant de découvrir ce monde fantastique des arbres et des forêts.

Armin HEYMER

GRZIMEK B. (1980). — « Einsatz für Afrika — Neue Erlebnisse mit Wildtieren » (En mission pour l'Afrique — Nouvelles aventures avec les animaux sauvages). Kindler Verlag München, 260 p. avec 149 photos en couleurs. Prix : DM 68,-

Comme dans tous ses livres, Bernhard Grzimek réussit, à travers son récit vivant, à informer, à attirer l'attention sur des problèmes urgents, car derrière l'aventure se cache toujours un grand engagement et une démarche scientifique sérieuse qui n'a rien de commun avec le tourisme « safari », qu'il s'agisse de l'étude de comportements encore inconnus d'animaux entre eux ou vis-à-vis de l'Homme, d'une action de sauvetage spectaculaire ou encore de mesures de protection de l'équilibre écologique, indispensables du point de vue de l'écologiste, mais peu populaires aux yeux des « amis des bêtes ». L'Afrique est aujourd'hui le seul continent sur lequel vivent encore des quantités importantes d'animaux sauvages. L'attitude des Africains vis-à-vis de ces animaux revêt donc une importance capitale pour les responsables de la protection de la nature et finalement pour l'humanité toute entière.

Les 16 chapitres de ce livre passionnant donnent un aperçu des activités multiples de l'auteur en faveur de la protection de la nature en Afrique. Notons au passage que, selon lui, les français n'auraient guère le goût de la sauvegarde de la nature. Or, le grand nombre de réserves excellentes dans les pays francophones d'Afrique sont là pour prouver le contraire.

Armin HEYMER

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<sup>er</sup> 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.

## VIE ET MILIEU, 1985, 35 (2)

### SOMMAIRE — SUMMARY

Alimentation de <i>Rutilus alburnoides hellenicus</i> Stephanidis (Pisces, Cyprinidae) dans le Lac Trichonis, Grèce <i>The feeding of Rutilus alburnoides hellenicus Stephanidis (Pisces, Cyprinidae) in lake Trichonis, Greece.</i>	C. DAOULAS	63
Application des modèles de distribution d'abondance aux communautés zooplanctoniques. II. Structure du peuplement d'un lac subantarctique. <i>The use of abundance distribution models in the study of zooplankton communities. II. Structure of a subantarctic community.</i>	N. LAIR, M. AMANIEU, T. LAM HOAI et G. LASSERRE	69
Population dynamics of three brackish water Isopods species (Crustacea) in the Lagoon system of Bages-Sigean (France). II. Life cycles, sexual activity and fecundity. <i>Pseudanthessius thorelli (Brady, 1880) (Copepoda, Poecilostomatoidea, Pseudanthessidae) : redescription et présence en Méditerranée.</i>	J. KOUWENBERG and S. PINKSTER	79
<i>Pseudanthessius thorelli (Brady, 1880) (Copepoda, Poecilostomatoidea, Pseudanthessidae) : redescription and presence in the Mediterranean Sea.</i>	J.H. STOCK et S. WEINBERG	93
Comparaison des communautés frondicoles des Coléoptères du Cèdre ( <i>Cedrus atlantica</i> Mannetti) en France (Provence) et au Maroc (Moyen-Atlas). <i>Communities of Crown coleoptera on cedar trees (Cedrus atlantica Manetti) of France (Provence) and of Morocco (Middle Atlas).</i>	M. MOUNA, L. BIGOT et J.P. FABRE	99
<i>Glugea stephani</i> Hagenmüller, 1899, Microsporidie parasite du Flet, <i>Platichthys flesus</i> (Linné, 1758) du littoral Languedocien. Importance du régime alimentaire de l'hôte dans le cycle saisonnier du parasite. <i>Glugea stephani Hagenmüller, 1899, a microsporidian parasite of the flounder Platichthys flesus (Linné, 1758) from the Languedoc coast line. Significance of the host diet on the seasonal cycle of the parasite.</i>	M. BEKHTI, R. VIANET et G. BOUIX	107
Preliminary chemical and physical observations during summer 1980, on a silled embayment in the Ionian Sea. <i>N. FRILIGOS, A. THEOCHARIS and D. GEORGOPOULOS</i>		115
Réponses de <i>Potamopyrgus jenkinsi</i> (Gastropoda, Hydrobiidae) face à un herbicide, le 2,4,5-T : survie, reproduction et énergie métabolique disponible chez les individus différenciés par un marqueur : le fer. <i>Response of Potamopyrgus jenkinsi (Gastropoda, Hydrobiidae) to the weed-killer, 2,4,5-T : survival reproduction and available metabolic energy of individuals differentiated by an iron marker.</i>	C. CHAISEMARTIN et G. RÉAL	127
Analyses d'ouvrages — <i>Book reviews.</i>		135