

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 37 n° 2 — Juin 1987

Périodique d'écologie - Publication trimestrielle

VIE ET MILIEU

Life and Environment

PÉRIODIQUE D'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE
JOURNAL OF GENERAL ECOLOGY

LABORATOIRE ARAGO — UNIVERSITÉ P. et M. CURIE

Vie et Milieu publie des contributions dans les domaines de l'Écologie, 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 M^{me} 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.

Vie et Milieu publishes contributions in the fields of Ecology, Biology and Systematics with emphasis on marine, lagoon and terrestrial milieus. All topics of Oceanography are considered including geological and physical aspects.

The journal is quarterly. Each volume (four fascicles) of ca 400 pages presents original articles, reviews and short papers, in french or english.

Manuscripts are received by Professor Dr. J. SOYER, Editor in Chief, or by Dr. N. COINEAU, Associate Editor (Laboratoire Arago, F. 66650 Banyuls-sur-Mer). Papers are only accepted after review by two anonymous referees.

Membres du Comité scientifique international — *International advisory board*

A. ANGELIER (Toulouse), M. BACESCU (Bucarest), B. BATTAGLIA (Padoue), M. BLANC (Paris), F. BLANC (Marseille), A. BIANCHI (Marseille), J. BLONDEL (Montpellier), C.F. BOUDOURESQUE (Marseille), P. BOUGIS (Paris), P. CHARDY (Nouméa), C. COMBES (Perpignan), C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris), P. DRACH (Paris), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan), J. FOREST (Paris), L. FOULQUIER (Cadarach), R.N. GIBSON (Oban-Argyll), C. HEIP (Gent), R. HESSLER (La Jolla), A. IVANOFF (Paris), G. JACQUES (Banyuls-sur-Mer), W. KÜHNELT (Vienne), M. KUNST (Prague), R. LABAT (Toulouse), M. LAMOTTE (Paris), L. LAUBIER (Paris), P. LUBET (Caen), R. MARGALEF (Barcelone), R.C. NEWELL (Plymouth), M. PAVANS de CECATTY (Lyon), J.M. PERÈS (Marseille), J. POCHON (Paris), S. POULET (Roscoff), P. REY (Toulouse), H. SAINT-GIRONS (Paris), M. VACHON (Paris).

Publié avec le concours financier du Conseil Général des Pyrénées-Orientales
et de l'Institut Français de Recherches pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER)

ABONNEMENTS/SUBSCRIPTIONS 1987

	FRANCE	AUTRES PAYS
Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i>	540 F	692 F

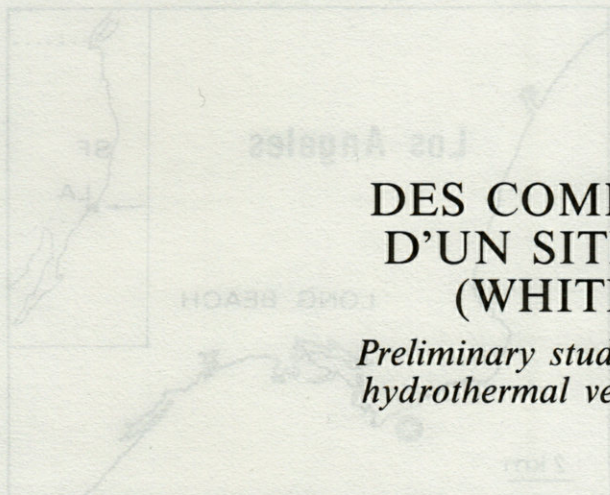
Adresser le paiement à l'ordre de / *Address payment to the order of:*

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*

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



ÉTUDE PRÉLIMINAIRE DES COMMUNAUTÉS BACTÉRIENNES D'UN SITE HYDROTHERMAL CÔTIER (WHITE-POINT, CALIFORNIE, USA)

Preliminary studies of the bacterial community at a coastal hydrothermal vent (White-Point, Southern California, USA)

E. JACQ *, G. GEESEY**, D. PRIEUR*

* Laboratoire de Zoologie, Bactériologie Marine,
Université de Bretagne Occidentale, 29287 Brest Cédex, France

** Department of Microbiology, California State University, Long Beach, CA 90840 USA.

FILAMENT
BACTÉRIE
HYDROTHERMALISME
MIXOTROPHIE

RÉSUMÉ. — L'étude microscopique du tapis filamenteux présent sur le site hydrothermal côtier de White-Point, (Californie, USA) met en évidence la grande variété des types bactériens filamenteux qui le composent. Certains de ces filaments sont à rapprocher de ceux observés sur les sites hydrothermaux profonds, dont ils se distinguent toutefois par de plus grandes dimensions. Ainsi les filaments les plus larges, 76-100 µm, présentent des caractéristiques proches de celles de *Beggiatoa*, si ce n'est qu'ils semblent fixés à un substrat. Les Bactéries isolées à partir de ce tapis filamenteux sont mixotrophes, se développant aussi bien à partir d'un composé soufré, le thiosulfate, que de composés organiques. Les conditions classiques de culture n'ont pas permis un développement des formes filamenteuses et il apparaît que les peuplements mixtes se développent mieux en milieu inorganique que les souches isolées.

FILAMENT
BACTERIA
HYDROTHERMALISM
MIXOTROPHY

ABSTRACT. — Microscopic examination of the filamentous mats that occur around the coastal hydrothermal vent at White-Point (Southern California, USA) reveals the high complexity of the filamentous bacterial communities. Some filaments are like those described from the deep hydrothermal vents, except their biggest size. Indeed, the largest filaments, 76-100 µm, are resembling *Beggiatoa* but they are not fixed on a substratum. The bacterial strains isolated from this site are mixotrophic, and grow on thiosulfate as well as on organic compounds. Common plate and liquid media did not allow cultivation of filamentous bacterial forms. Mixed cultures seemed to grow on inorganic substrates better than did the pure cultures.

INTRODUCTION

Les sites d'hydrothermalisme actifs sont caractérisés par la présence d'abondantes communautés bactériennes chimiolithotrophes qui utilisent comme source d'énergie les composés rejetés par les fluides hydrothermaux (Ruby *et al.*, 1981; Felbeck et Somero, 1982; Stein, 1984; Jannasch, 1985). Une fraction importante de ces communautés bactériennes est constituée de Bactéries sulfo-oxydantes qui

peuvent représenter 79 % des peuplements bactériens (Wirsén *et al.*, 1986). Les Bactéries, libres ou symbiontes d'Invertébrés, réalisent l'oxydation des composés soufrés réduits provenant des fluides hydrothermaux et constituent le premier maillon de la chaîne alimentaire des écosystèmes hydrothermaux profonds (Ruby et Jannasch, 1981; Ruby *et al.*, 1981; Felbeck et Somero, 1982; Fry *et al.*, 1983; Tuttle *et al.*, 1983; Stein, 1984; Jannasch, 1985; Jannasch et Wirsén, 1985).

Sur certains sites profonds, comme celui des Galapagos ou le bassin de Guyamas, une partie de cette communauté bactérienne se présente sous forme de tapis extrêmement denses de Bactéries filamenteuses qui couvrent les surfaces avoisinant les rejets hydrothermaux (Jannasch et Wirsén, 1981; Tuttle, 1985).

Ces Bactéries, proches des genres *Beggiatoa* ou *Thiothrix* (Jannasch et Wirsén, 1987) sont apparemment absentes des surfaces inertes dans d'autres sites (13°N) mais des formes comparables, épibiontes du Polychète *Alvinella pompejana* ont été décrites (Gaill *et al.*, 1987). Malgré l'importante biomasse qu'ils représentent, le métabolisme et le rôle potentiel de ces filaments comme source de nourriture pour les Invertébrés restent mal connus (Tuttle, 1985). En effet, à la difficulté d'accès de ces sites profonds, s'ajoute la difficulté d'obtenir en laboratoire des cultures de ces Bactéries sous forme filamenteuse (Ruby *et al.*, 1981; Tuttle *et al.*, 1983).

Des Bactéries filamenteuses similaires ont été également observées sur un site hydrothermal côtier de la côte sud californienne (Stein, 1984). Le tapis bactérien filamenteux recouvre toute les surfaces dans un rayon d'1 à 2 m autour des rejets hydrothermaux. Ces rejets très proches du rivage (100 à 200 m) émergent à une profondeur inférieure à 15 m et sont donc accessibles en plongée autonome. Ces sites constituent donc une zone d'étude privilégiée, pour une meilleure compréhension de la structure et du fonctionnement de ces communautés bactériennes particulières.

Les résultats préliminaires obtenus au cours d'une mission effectuée en 1985 font l'objet de cet article.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les prélèvements ont été réalisés en plongée autonome en zone subtidale sur le site hydrothermal côtier de White Point, Californie, U.S.A. (fig. 1). Les échantillons de filaments bactériens ont été obtenus par grattage de substrats rocheux et de coquilles d'Invertébrés (principalement un Gastéropode, *Norrisia norrisii*), puis placés dans des sachets stériles. De plus, en vue d'étudier la zone de fixation de ces filaments sur les substrats, des fractions d'Algues également colonisées par ces Bactéries ont été découpées.

Dès le retour sur la plage, une partie des échantillons a été préfixée dans une solution tampon : 0,067 M de tampon cacodylate, NaCl 4 %, rouge de Ruthenium 0,015 %, glutaraldehyde 0,5 %, puis définitivement fixée dans une solution à 5 % de glutaraldehyde.

Les observations microscopiques directes ont été effectuées en microscopie à contraste de phase et à épifluorescence selon la méthode décrite par Geesey

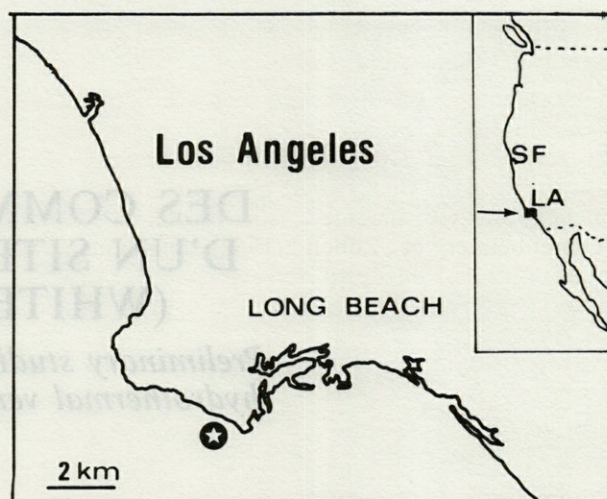


Fig. 1. — Localisation du site hydrothermal côtier de White-Point. SF : San Francisco, LA : Los Angeles (33. 42'50"N, 118. 19'00"W).

Location of the coastal hydrothermal vent — White-Point.

et al., (1978). Dans ce cas, la concentration finale d'acridine orange préparée dans un tampon phosphate 0,1 M est de 0,01 %.

Les échantillons destinés à la microscopie électronique à transmission sont placés 3 heures dans une solution de tétraoxyde d'osmium à 2 % préparée dans du tampon phosphate, puis déshydratés dans des solutions de 2-hydroxyéthyl méthacrylate (GMA) dans de l'eau distillée, de concentrations croissantes (30, 50, 70, 80, 90, 95, et 100 %). Entre chaque bain, 5 rinçages de 10 minutes sont réalisés dans la solution tampon. L'imprégnation des échantillons ainsi déshydratés s'effectue dans un premier temps dans une solution 1 : 1 GMA et résine (SPURR, 1969) puis dans la résine à 100 % à 20 ° C pendant 2 heures. Les échantillons sont alors transférés dans de la résine fraîche et polymérisés à 70 ° C pendant 8 heures. Les coupes fines sont réalisées avec un ultramicrotome LKB, colorées à l'acétate d'uranyl (1 %) et au citrate de plomb (1 %), puis observées au microscope électronique Siemens 1A ou RCA. EMU 4.

Les granules de sulfure ont été déterminés selon la méthode de Skeiman modifiée par Strohl et Larkin (1978). Afin d'obtenir des cultures de ces communautés bactériennes, des échantillons de filaments bactériens ont été inoculés dans les milieux décrits par Adair et Gunderson (1969; milieu AG, pH = 7,5) et Tuttle *et al.*, milieu TB, pH = 5 et pH = 7). Ces milieux liquides permettent la croissance des bactéries sulfo-oxydantes (à partir de thiosulfate) et ne contiennent pas de matière organique. Les échantillons ont été incubés 21 jours à 15 ° C (température *in situ*) sous agitation constante. L'évolution des peuplements bactériens est suivie en mesurant périodiquement l'évolution du pH (Ruby *et al.*, 1981). Après 3 semaines d'incubation, les

échantillons ont été repiqués sur un milieu gélosé en vue d'isoler des souches pures.

Les souches obtenues ont été réinoculées en milieu liquide et leur croissance estimée par l'étude des variations de pH, et de la concentration en thiosulfate. Afin de vérifier leur autotrophie, ces souches ont été inoculées sur le milieu 2216E d'Oppenheimer et Zobell (1952), classiquement utilisé pour les Bactéries hétérotrophes du milieu marin.

RÉSULTATS

Observations microscopiques des peuplements bactériens

Les échantillons obtenus par grattage d'une surface présentent une grande variété de types bactériens (morphologie et dimensions), principalement en ce qui concerne les formes filamenteuses (planche Ia). La microscopie électronique à transmission permet de confirmer la nature procaryotique de ces filaments et d'en distinguer plusieurs types. Certains sont caractérisés par la présence de vacuoles claires aux électrons (pl. Ic et pl. Id), tandis que d'autres sont entourés d'une gaine exopolymérique colonisée par des cellules bactériennes de petite taille (pl. Ib). L'absence de septum et la présence de nombreux granules denses aux électrons à l'intérieur et à la périphérie de la cellule ont été notées chez d'autres filaments (pl. Ie).

Les filaments observés les plus fréquemment ont un diamètre de 10 à 20 μm et ils contiennent des granules de soufre, principalement concentrés dans la partie distale du filament (pl. IIa et b).

La zone de fixation de ces filaments a été étudiée à partir de la surface algale. Les filaments sont fixés par une de leurs extrémités, perpendiculairement au substrat (pl. IIa). Le mode de fixation n'a pu être observé avec précision, mais la zone de contact algue-filament est caractérisée par une accumulation de particules détritiques et de cellules bactériennes (pl. IIc et d).

Des filaments de plus grande taille, dont le diamètre varie de 76 à 100 μm sont également observés dans ce tapis filamenteux (pl. IIIa). Ce type filamenteux, visible à l'œil nu, est constitué de cellules plus larges que hautes et de dimensions 76-100 \times 20-25 μm . Ces cellules contiennent de nombreuses inclusions de soufre mises en évidence sur la planche IIIb. En microscopie électronique on constate que les inclusions intracellulaires sont principalement concentrées à la périphérie de la cellule près de la membrane cytoplasmique (pl. IIIc). Parmi ces structures intracellulaires, aucune ne correspond à celles présentes dans les cellules photosynthétiques.

L'absence d'une gaine exopolymérique ne permet pas à une microflore associée de se développer au contact de ces filaments.

Cultures en milieu liquide

Deux échantillons du tapis filamenteux, présentant un aspect différent *in situ*, ont été mis en culture dans les milieux liquides TB (pH = 5 et pH = 7) et AG (pH = 7,5). Le premier (1) correspondait à un tapis filamenteux dense, hétérogène et en touffe tandis qu'au niveau du deuxième (2), les filaments étaient individualisés. La figure 2a représente l'évolution du pH pour ces échantillons (les variations de pH des tubes témoins sont toujours restées inférieures à 0,5 unité pH). Au cours de l'incubation, d'importantes variations de pH sont observées correspondant soit à une alcalinisation (échantillon 1) soit à une acidification (échantillon 2). Ainsi le pH

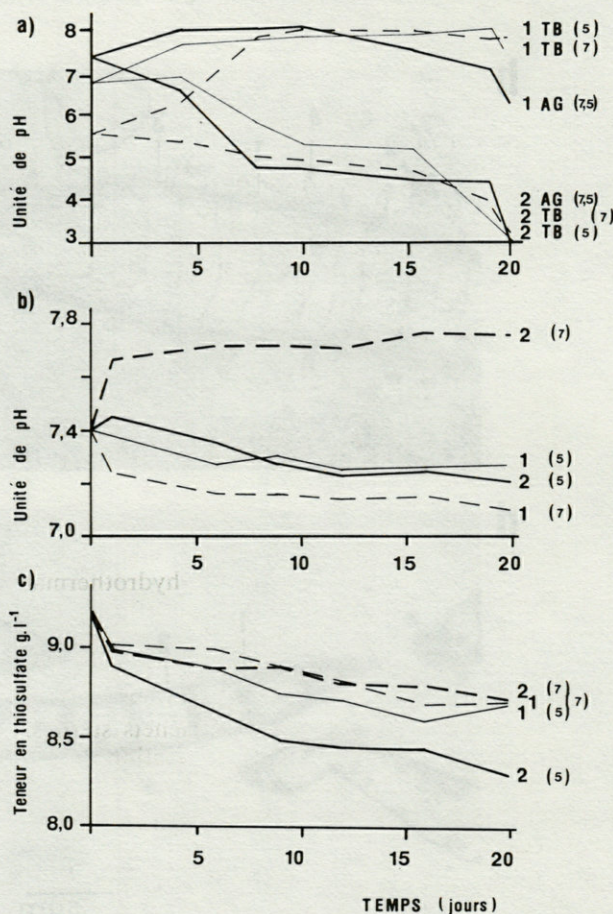
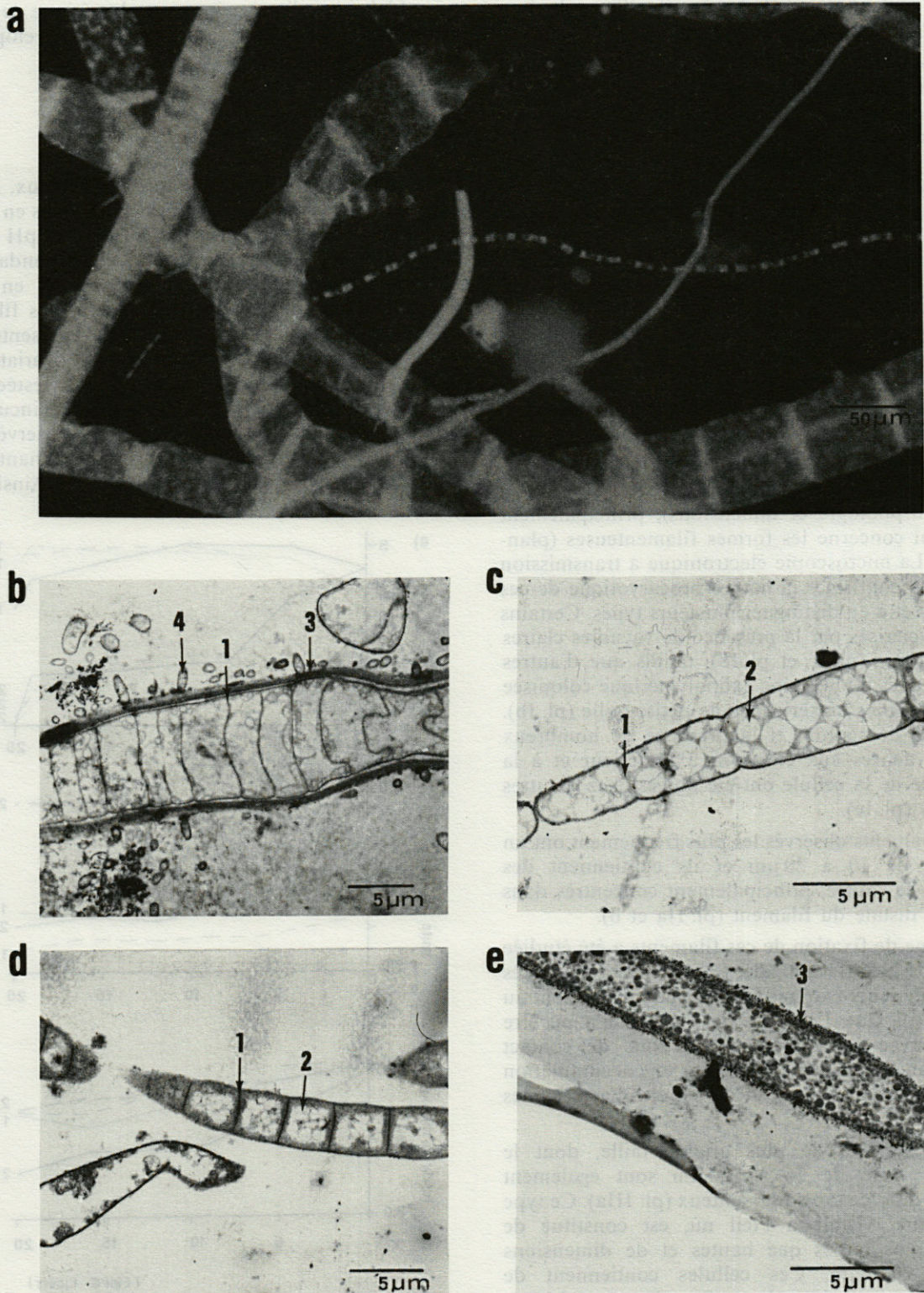


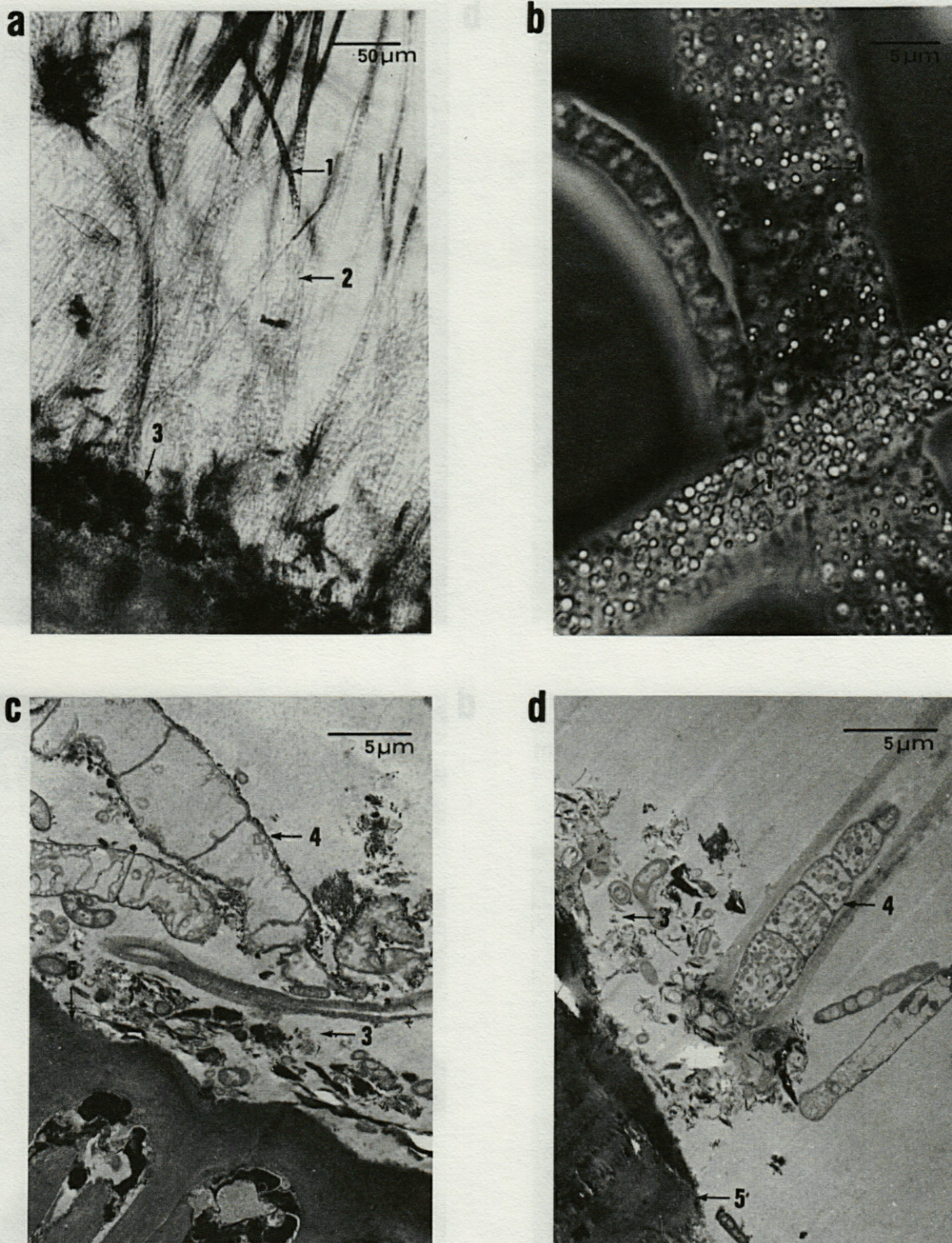
Fig. 2. — Evolution du pH et de la concentration en thiosulfate; a, pH, cultures mixtes; b, pH, cultures pures; c, Thiosulfate, cultures pures. — milieu AG, pH = 7,5; - - - milieu TB, pH = 7; - · - · - milieu TB, pH = 5).

Variation of pH and thiosulfate concentration; a, pH mixed cultures; b, pH, pure cultures; c, Thiosulfate, pure cultures. (— AG medium, pH = 7,5; - - - TB medium, pH = 7; - · - · - TB medium, pH = 5).



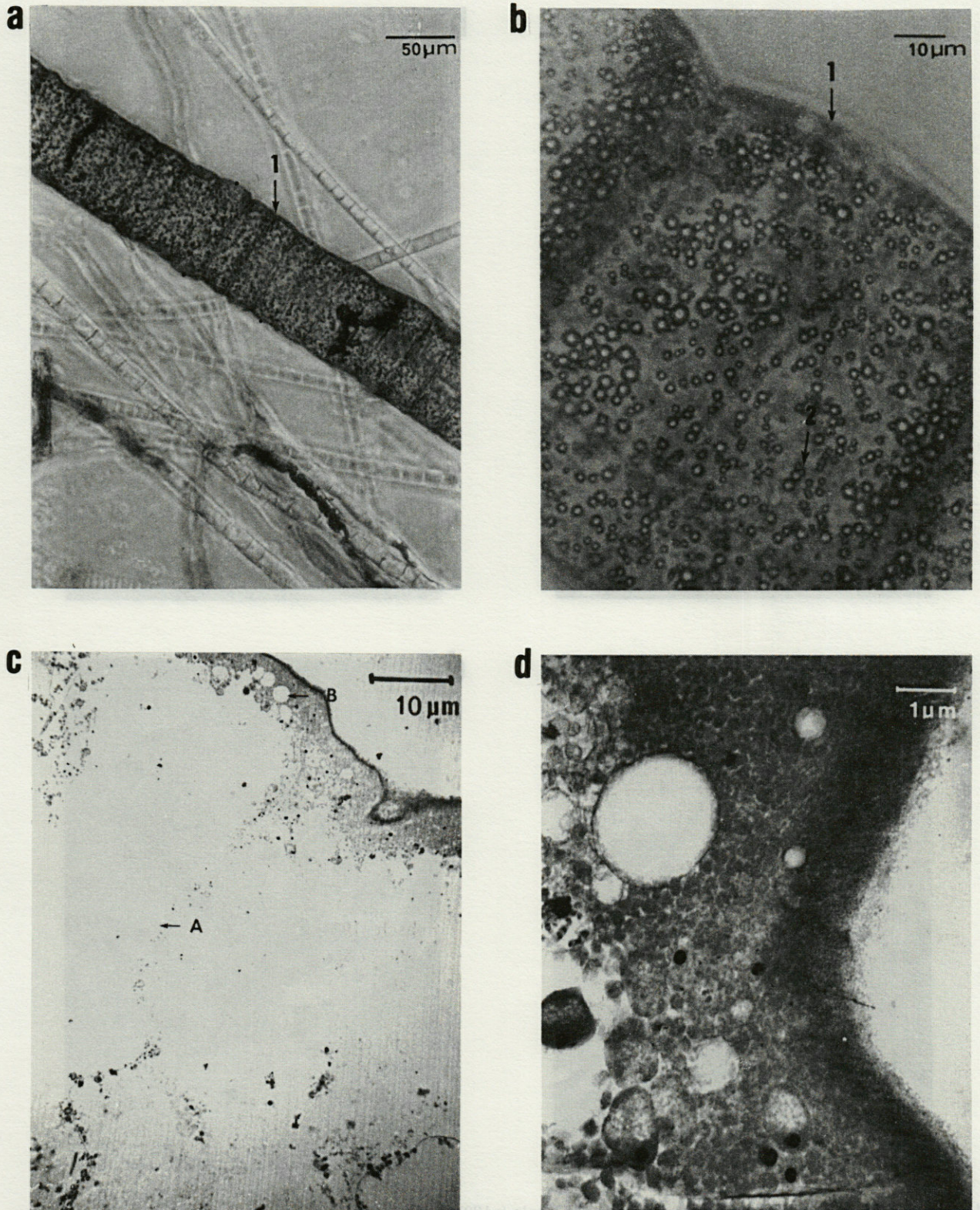
Pl. I. — a, diversité des peuplements filamenteux en microscopie à épifluorescence (x 100); b,c,d,e, différents types bactériens filamenteux en microscopie à transmission; 1, Septum; 2, inclusion claire aux électrons; 3, gaine exopolymérique; 4, bactérie associée.

a, diversity of filamentous communities observed by epifluorescence microscopy (x 100); b,c,d,e, some filamentous forms examined by the transmission electron microscopy; 1, Septum; 2, electron transparent vacuole; 3, exopolymeric layer; 4, associated bacterium.



Pl. II. — a, filaments bactériens fixés sur une surface algale (x100); b, filaments bactériens observés en contraste de phase (x 400); c,d, zone de fixation des communautés bactériennes sur la surface de l'algue (MET); 1, granules de soufre; 2, absence de granules de soufre; 3, zone de fixation; 4, filament fixé; 5, paroi de l'algue.

a, filaments bacteria attached to an algal surface (x 100); b, bacterial filament examined by a phase contrast microscopy (x 400); c,d, area of attachment of the bacterial communities to the algal surface (TEM); 1, sulfur granules; 2, absence of sulfur granules; 3, attachment area; 4, attached filament; 5, algal membrane.



Pl. III. — a, observation des grands filaments en contraste de phase (x100); b, observation des grands filaments en contraste de phase (x400); c,d, observation des grands filaments en microscopie électronique à transmission; 1, cellules individuelles; 2, inclusion de soufre; A, septum; B, inclusion périphérique.

a, the larger filaments observed by phase contrast microscopy (x100); b, the larger filaments observed by phase contrast microscopy (x400); c, d, examination of larger filaments with a transmission electron microscopy; 1, individual cell; 2, sulfur granules; A, septum; B, inclusion at the cell periphery.

des milieux de culture de l'échantillon 2 (TB, pH = 7 et AG, pH = 7,5) peut chuter jusqu'à une valeur voisine de 3. Les augmentations de pH observées dans le cas du premier échantillon sont d'amplitude plus limitée, si ce n'est avec le milieu TB, pH = 5. Si aucun développement filamenteux n'a été observé dans ces cultures, l'adhésion d'une partie des cellules sur la paroi des tubes de culture a été constatée (Fig. 2a).

14 souches cultivées sur ces différents milieux de culture et provenant des échantillons 1 et 2 ont été isolées et purifiées. Les variations de pH obtenues dans le milieu de culture (TB, pH = 7) pour 4 d'entre elles, représentant les différentes origines, sont très faibles pendant les 3 semaines d'incubation (inférieures à une demi unité de pH) (Fig. 2b). Cependant, les concentrations en thiosulfate diminuent régulièrement pour les différentes souches testées (Fig. 2c). Aucune des souches isolées ne présente, en culture, de forme filamenteuse.

Afin de tester leur potentialité hétérotrophe, des repiquages ont été réalisés sur le milieu 2216E. Toutes les souches testées ont la capacité de se développer sur ce milieu.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Les tapis filamenteux blanchâtres, constitués de Bactéries filamenteuses, observés sur le site de White-Point, présentent des ressemblances avec ceux décrits sur certains sites hydrothermaux profonds (Jannasch et Wirsen, 1981). En plus, des similitudes macroscopiques, certaines Bactéries filamenteuses semblent communes aux sites côtiers et profonds. C'est en particulier le cas des 2 types dominants du site de White-Point, l'un en raison de sa densité, l'autre en raison de ses dimensions et qui peuvent être rapprochées des filaments décrits par Jannasch et Taylor (1984) sur le site des Galapagos. Les bactéries filamenteuses de 10 à 20 μm de diamètre, peuvent correspondre au genre *Thiotrix* en raison de la structure de leur paroi cellulaire, de la présence d'une gaine exopolymérique et de l'orientation de leur fixation vis-à-vis du substrat (Larkin, 1980). Elles se différencient par contre du genre *Leucothrix* par la présence de granules de soufre intracellulaires et de la gaine exopolymérique (Larkin et Strohl, 1983). Elles se rapprochent donc des formes décrites sur le site des Galapagos, mais possèdent des dimensions supérieures, 10-20 μm contre 2 μm (Jannasch et Taylor, 1984). De même, les caractéristiques des grands filaments permettent leur rapprochement avec les Bactéries associées au genre *Beggiatoa* par Jannasch et Taylor (1984). Toutefois, *Beggiatoa* est selon Laedbetter (1974), une forme filamenteuse non fixée, ce qui semble en contradiction avec les observations réalisées sur le site.

Le mode de fixation des filaments bactériens sur le substrat n'a pas été clairement observé. Toutefois, sur le site étudié, les courants de fond sont importants et le maintien de la couverture filamenteuse nécessite une forte cohésion. Les sécrétions extracellulaires présentes au niveau de certains filaments mais aussi de cellules isolées pourraient, en partie, être responsables de l'adhésion des bactéries sur le substrat, et entre les différentes Bactéries elles-mêmes. En effet, les exopolymères sont responsables de nombreuses fixations bactériennes en milieu marin (Geesey, 1982).

Ni les cultures mixtes d'enrichissement ni celles de souches pures ne présentent de formes filamenteuses, en conditions expérimentales. Plusieurs hypothèses peuvent être proposées pour expliquer ce changement d'aspect des peuplements bactériens. Il est vraisemblable que les associations interspécifiques jouent un rôle important comme le démontre la différence dans l'amplitude de variations du pH observée entre les cultures mixtes et les cultures de souches pures. Mais il semble aussi que les conditions expérimentales peuvent agir. En effet, Jannasch et Taylor (1984) étudiant le développement de peuplements bactériens filamenteux, en milieu côtier, démontrent que l'addition d'ammonium à des concentrations supérieures à celles du milieu naturel favorise la croissance des formes unicellulaires (bâtonnet, cocci et vibrions) au détriment des formes filamenteuses. L'apport d'un support adéquat dans le milieu de culture liquide pourrait également favoriser la fixation des Bactéries et leur développement sous forme filamenteuse.

L'oxydation des composés soufrés, libératrice d'énergie, est importante pour les Bactéries présentes sur les sites hydrothermaux des grandes profondeurs (Jannasch et Wirsen, 1979). Les produits finaux de ce processus d'oxydation sont variables et entraînent soit une acidification (production d' H_2SO_4) soit une alcalinisation des milieux de culture (Tuttle et Jannasch, 1972). L'utilisation du thiosulfate sur le site hydrothermal côtier est similaire à celle observée par Tuttle et Jannasch (1972) en milieu marin pour les bactéries sulfo-oxydantes. Tuttle (1985), assimile les Bactéries des sites hydrothermaux profonds qui réalisent cette oxydation en libérant des composés acides à des chimioautotrophes strictes. Ceci diffère des résultats obtenus sur le site de White-Point, pour lequel les 14 souches étudiées se développent aussi bien en milieu minéral (TB ou AG) qu'en milieu contenant de la matière organique et sont donc plutôt mixotrophes. Ces différentes capacités métaboliques leur permettent d'utiliser à la fois les composés soufrés provenant du fluide hydrothermal et les substances organiques présentes dans l'écosystème littoral.

Le site côtier de White-Point, par sa proximité du rivage et la faible profondeur des rejets hydrothermaux, constitue une zone d'étude particulièrement intéressante. En effet, il est possible d'y étudier les

conditions nécessaires au développement des formes bactériennes filamenteuses mais aussi d'analyser la composition des composés exopolymériques capables d'assurer la cohésion de ce tapis filamenteux. Cependant, bien que des Invertébrés vivants sur le site de White-Point soient extérieurement colonisés par ces filaments bactériens, il ne semble pas qu'il existe sur ce site d'associations Bactéries-Invertébrés comparables à celles des sites profonds. Néanmoins, il est vraisemblable que d'autres rejets hydrothermaux existent sur la côte pacifique des USA et du Mexique et qu'ils puissent fournir de nouveaux modèles d'interactions Bactéries-Invertébrés.

REMERCIEMENTS : Ce travail a été financé par une bourse du Ministère des Relations Extérieures.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAIR F.W. & GUNDERSON K., 1969. Chemoautotrophic sulfur bacteria in the marine environment. I. Isolation, cultivation and distribution. *Can J. Microbiol.*, 15 : 345-353.
- FELBECK H. & SOMERO G.N., 1982. Primary production in deep sea hydrothermal vent organisms : roles of sulfide-oxidizing bacteria. *Trends in Bioch. Sci.*, 7 (6) : 201-204.
- FRY B., GEST H. & HAYES J.M., 1983. Sulfur isotopic compositions of deep sea hydrothermal vent animals. *Nature*, 306 (3) : 51-52.
- GAILL F., DESBRUYERES D., PRIEUR D. et ALAYSE-DANET A.M., 1986. Les relations d'une polychète avec ses bactéries épibiontes (*Alvinella pompejana*) des sources hydrothermales profondes. Gerbam, Deuxième Colloque International de Bactériologie marine. CNRS, IFREMER, Actes de Colloques, 3 : 401-406.
- GEESEY G.G., MUTCH R., COSTERTON J.W. & GREEN R.B., 1978. Sessile bacteria : an important component of the microbial population in small mountain streams. *Limnol. Oceanogr.*, 23 : 1214-1223.
- GEESEY G.G., 1982. Microbial exopolymers : ecological and economic considerations, *A.S.M. News*, 48 (1) : 9-14.
- JANNASCH H.W. & WIRSEN C.O., 1979. Chemosynthetic primary production at East Pacific sea floor spreading centers. *Bioscience*, 29 : 592-598.
- JANNASCH H.W. & WIRSEN, 1981. Morphological survey of microbial mats near deep-sea thermal vents. *Appl. Environ. Microbiol.*, 41 (2) : 528-537.
- JANNASCH H.W. & TAYLOR C.D., 1984. Deep sea microbiology. *Ann. Rev. Microbiol.*, 41 : 528-538.
- JANNASCH H.W., 1985. The chemosynthetic support of life and the microbial diversity at deep-sea hydrothermal vents. *Proc. R. Soc. Lond.*, 225 : 277-297.
- JANNASCH H.W. & WIRSEN C.O., 1985. The biochemical versatility of chemosynthetic bacteria at deep-sea hydrothermal vents. *Biol. Soc. Wash Bull.*, 6 : 325-334.
- JANNASCH H.W., WIRSEN C.O., NELSON D.C. & ROBERTSON L.A., 1985. *Thiomicrospira crunogena* sp. nov., a colorless, sulfur-oxidizing bacterium from a deep-sea hydrothermal vent. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 35 (4) : 422-424.
- LARKIN J.M., 1980. Isolation of *Thiothrix* in pure culture and observations of a filamentous epiphyte on *Thiothrix*. *Cur. Microbiol.*, 4 : 155-158.
- LARKIN J.M. & STROHL W.R., 1983. *Beggiatoa*, *Thiothrix* and *Thioploca*. *Ann. Rev. Microbiol.*, 37 : 341-367.
- LAEDBETTER E.R., 1974. Order II. Cytophagales *Nowen novum* — in « Bergey's manual of determinative bacteriology », 8th edition. R.E. BUCHANAN 8, N.E. GIBBONS. Ed. the William 8; Williams Company/Baltimore. 99-116.
- OPPENHEIMER C.H. & ZOBELL C.E., 1952. The growth and viability of sixty three species of marine bacteria as influenced by hydrostatic pressure. *J. Mar. Res.*, 11 : 10-18.
- RAU G.H. & HEDGES J.I., 1978. Carbon 13 depletion in a hydrothermal vent mussel suggestion of a chemosynthetic food source. *Science*, 203 : 648-649.
- RUBY E.G., WIRSEN C.O. & JANNASCH H.W., 1981. Chemolithotrophic sulfur-oxidizing bacteria from the Galapagos rift hydrothermal vents. *Appl. Environ. Microbiol.*, 42 (2) : 317-324.
- RUBY E.G. & JANNASCH H.W., 1982. Physiological characteristics of *Thiomicrospira* sp. Strain L-12 isolated from deep-sea hydrothermal vents. *J. Bacteriol.*, 149 (1) : 161-165.
- SPURR A.R., 1969. A low viscosity epoxy resin embedding for electron microscopy. *J. Ultrastruct.*, 26 : 31-43.
- STEIN J.L., 1984. Subtidal gastropods consume sulfur-oxidizing bacteria : Evidence from coastal hydrothermal vents. *Science*, 223 : 696-698.
- STROHL W.R., LARKIN J.M., 1978. Enumeration, isolation, and characterization of *Beggiatoa* from freshwater sediments. *Appl. Environ. Microbiol.* 36 : 755-770.
- TUTTLE J.H. & JANNASCH H.W., 1972. Occurrence and types of *Thiobacillus* like bacteria in the sea. *Limnol. Oceanogr.*, 17 : 532-543.
- TUTTLE J.H., WIRSEN C.O. & JANNASCH H.W., 1983. Microbial activities in the emitted hydrothermal waters of the Galapagos rift vents. *Mar. Biol.*, 73 : 293-299.
- TUTTLE J.H., 1985. The role of sulfur-oxidizing bacteria at deep-sea hydrothermal vents. *Biol. Soc. Wash. Bull.*, 6 : 335-343.
- WIRSEN C.O., TUTTLE J.H. & JANNASCH H.W., 1986. Activities of sulfur-oxidizing bacteria at the 21 ° N East Pacific rise vent site. *Mar. Biol.*, 92 : 449-456.

CARACTÉRISATION DES PEUPELEMENTS MACROZOOBENTHIQUES DE L'ESTUAIRE DE LA LOIRE

*Characterization of the Loire estuary
macrozoobenthic assemblages*

B. ROBINEAU

*Laboratoire de Biologie Marine,
Faculté des Sciences, 2, rue de la Houssinière,
44072 Nantes Cedex 03, France*

ESTUAIRE
MACROZOOBENTHOS
RICHESSE ET STRUCTURE
STRATÉGIE ADAPTATIVE

RÉSUMÉ. — L'estuaire de la Loire est étudié du point de vue de la répartition macrozoobenthique. Une analyse des correspondances, les indices de richesse et de structure des peuplements conduisent à la détermination de noyaux spécifiques assimilés à des communautés ou faciès, s'ordonnant selon le gradient de salinité. Comparable à d'autres estuaires européens, cette caractérisation des peuplements se résout à des stratégies adaptatives spécifiques modélisables.

ESTUARY
MACROZOOBENTHOS
RICHNESS AND STRUCTURE
ADAPTATIVE STRATEGY

ABSTRACT. — A survey of the Loire estuary was carried out in order to describe the macrozoobenthos distribution. Along the salinity gradient, correspondence analysis, indices of richness and structure assemblages define "specific nodes" as communities or facies. Specific adaptative strategies can be compared with the pattern population characterizations of other european estuaries.

1. INTRODUCTION

Depuis une dizaine d'années, l'estuaire de la Loire, classé parmi les plus grands estuaires français, a fait l'objet de nombreux aménagements ayant pour conséquence la modification de son hydrologie et de sa sédimentologie. Le creusement du chenal de navigation a en effet provoqué une réorientation des courants, une remontée du front salin et une redistribution des sédiments à partir des dépôts de dragages (Mougani, 1982).

Ferronière (1899), Marchand (1972, 1978), Robineau et Marchand (1984) ont contribué à l'acquisition des connaissances de base utiles à cette étude dont le but est la caractérisation actuelle des peuplements macrozoobenthiques de l'estuaire. Divers indices de richesse et structure ainsi qu'une méthode d'analyse factorielle aideront à définir les unités spécifiques et à les cartographier, en relation avec les facteurs principaux du milieu.

La comparaison de ces résultats avec ceux des autres estuaires européens mettra en évidence l'intérêt d'une telle modélisation de l'organisation macrozoobenthique estuarienne.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les modalités d'échantillonnage ont été établies selon le compromis objectifs-contraintes défini par Frontier (1983).

Le plan d'échantillonnage choisi, de type aléatoire simple, couvre l'ensemble de l'estuaire en 87 stations exploitées en avril 1981 et septembre 1982.

Les prélèvements ont été effectués à la drague Charcot-Picard, dont la maniabilité dans ce type de milieu compense les problèmes de quantification qu'elle pose par ailleurs (à condition de considérer les résultats comme des estimateurs et non comme des valeurs réelles).

Sur les 10 à 30 l de sédiments dragués, 0,5 l sont conservés pour l'étude de la granulométrie et de la teneur en matière organique. Le restant du volume est mesuré et tamisé sur maille de 1 mm de côté.

Les sédiments séchés, tamisés, sont classés en 4 catégories, selon leur teneur en particules fines (FF), ($\varnothing < 63 \mu\text{m}$) :

- sables propres : $\text{FF} < 10\%$
- sables vaseux : $10\% \leq \text{FF} < 40\%$
- vases sableuses : $40\% \leq \text{FF} < 75\%$
- vases : $75\% \leq \text{FF}$

La matière organique des sédiments, exprimée en pourcentage, est obtenue par calcination, à 600°C pendant 2 h 30.

Différentes méthodes sont choisies pour l'étude des peuplements macrozoobenthiques.

La matrice espèce stations est décrite par une analyse des correspondances car selon Dajet (1979), Legendre et Legendre (1984), cette analyse convient aux tableaux de comptage contenant beaucoup de valeurs nulles. La dispersion des valeurs conduit à la transformation des fréquences en $\text{Log}(x + 1)$.

Les indices de diversité (H), équitabilité (E), d'importance-valeur et de fidélité — dont les formules sont données dans Dajet (op. cit.) et Le Moal (1981) — complètent la caractérisation des peuplements de l'estuaire.

3. PRÉSENTATION DU MILIEU

L'estuaire de la Loire se situe entre Nantes (PK = 54) et St-Nazaire (PK = 0), latitude $47^\circ 17' \text{N}$. Il se divise en une partie externe largement ouverte au milieu marin et une partie interne, en amont de St-Nazaire, comprenant trois secteurs morphologiques et trois domaines halins presque superposés en conditions moyennes de débit fluvial (fig. 1A). Celui-ci, ainsi que la courantologie, la salinité et la turbidité définissent les conditions hydrologiques de l'estuaire qui sont donc très fluctuantes bien que le débit fluvial marque saisonnièrement des crues et des étiages.

La salinité varie de plus en plus vers l'aval : par exemple, à St-Nazaire de 0 ‰ à 30 ‰, au Pellerin (PK = 38), de 0 ‰ à 2,5 ‰.

La turbidité constitue un système permanent de décantation-redispersion avec formation d'un bouchon vaseux et de crème de vase dont l'importance et l'emplacement dépendent des conditions hydrologiques.

Du point de vue sédimentaire, en amont de Cordemais et de Paimbœuf (PK = 25), quelques zones sédimentaires étroites subsistent entre les enrochements des berges et le chenal de navigation. Ce sont pour l'essentiel des vases avec quelques exceptions comme le banc de Pipy (PK = 19).

Entre Paimbœuf (PK = 12) et Cordemais (PK = 25), les vases sableuses et les vases sont prépondérantes et même en extension depuis les travaux d'aménagement de l'estuaire, au détriment des zones sableuses. L'ensemble reste cependant en mosaïque, chaque aire caractéristique étant peu étendue.

Enfin, l'estuaire externe est au contraire à dominante sableuse, les sédiments variant entre les sables grossiers et les sables fins vaseux. Ces derniers résultent de l'influence de l'estuaire interne qui reflue, par charriage et suspension, de fortes quantités de particules fines.

Les teneurs en matière organique (MO), exprimées en pourcentage se classent en 3 groupes formés sur l'histogramme des valeurs de ce paramètre :

- $\text{MO} < 5\%$
- $5\% \leq \text{MO} < 12\%$
- $12\% \leq \text{MO}$

Ceci correspond respectivement, d'après Hily (1984), aux sédiments normaux, déséquilibrés à pollués, et très pollués.

Les taux de matière organique les plus faibles concernent les sédiments sableux, d'autant moins riches qu'ils sont grossiers ou soumis à un fort hydrodynamisme.

Dans le secteur amont, les sédiments recouvrent toutes les catégories, selon l'hydrodynamisme et les pollutions.

Dans le secteur de transition, les teneurs dominantes sont comprises entre 5 et 12 %. Les sables vaseux sont pauvres, au contraire des zones d'accumulation des sédiments fins ou des zones soumises à une pollution.

Dans l'estuaire externe, la frange côtière très enrichie (très polluée) contraste avec le reste du secteur (normal).

L'estuaire de la Loire se caractérise donc par des conditions hydro-sédimentaires complexes, très fluctuantes, évolutives et de plus sujettes à pollutions, organiques et/ou minérales.

4. RÉSULTATS

4.1. Analyse des correspondances

Sur le total des stations, 27 sont azoïques. Il reste donc 60 stations qui sont mises en correspondance avec les 32 taxons recensés, assimilés pour plus de commodité d'usage à des espèces (Tabl. I).

Dans le plan des 3 premiers facteurs, mais 2 seulement sont présentés ici (axes 1 et 2), le nuage des points apparaît en forme de parabole, les points se succédant progressivement les uns aux autres (fig. 1B).

Ils forment un CONTINUUM arqué le long de l'axe 1. Cette organisation caractéristique est nom-

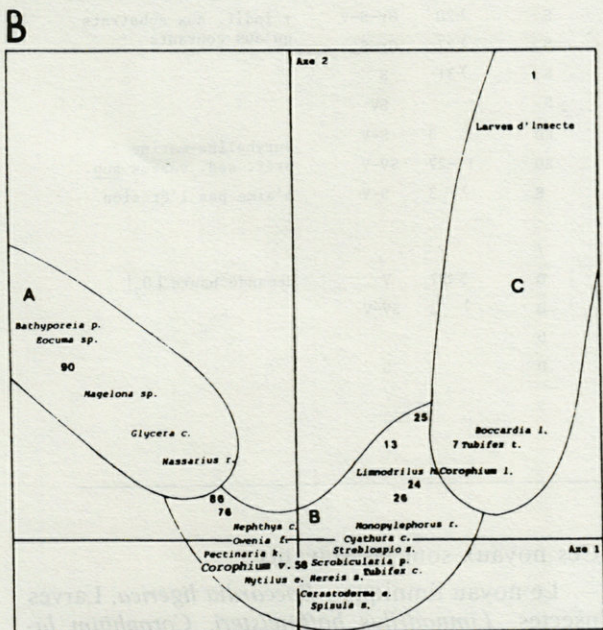
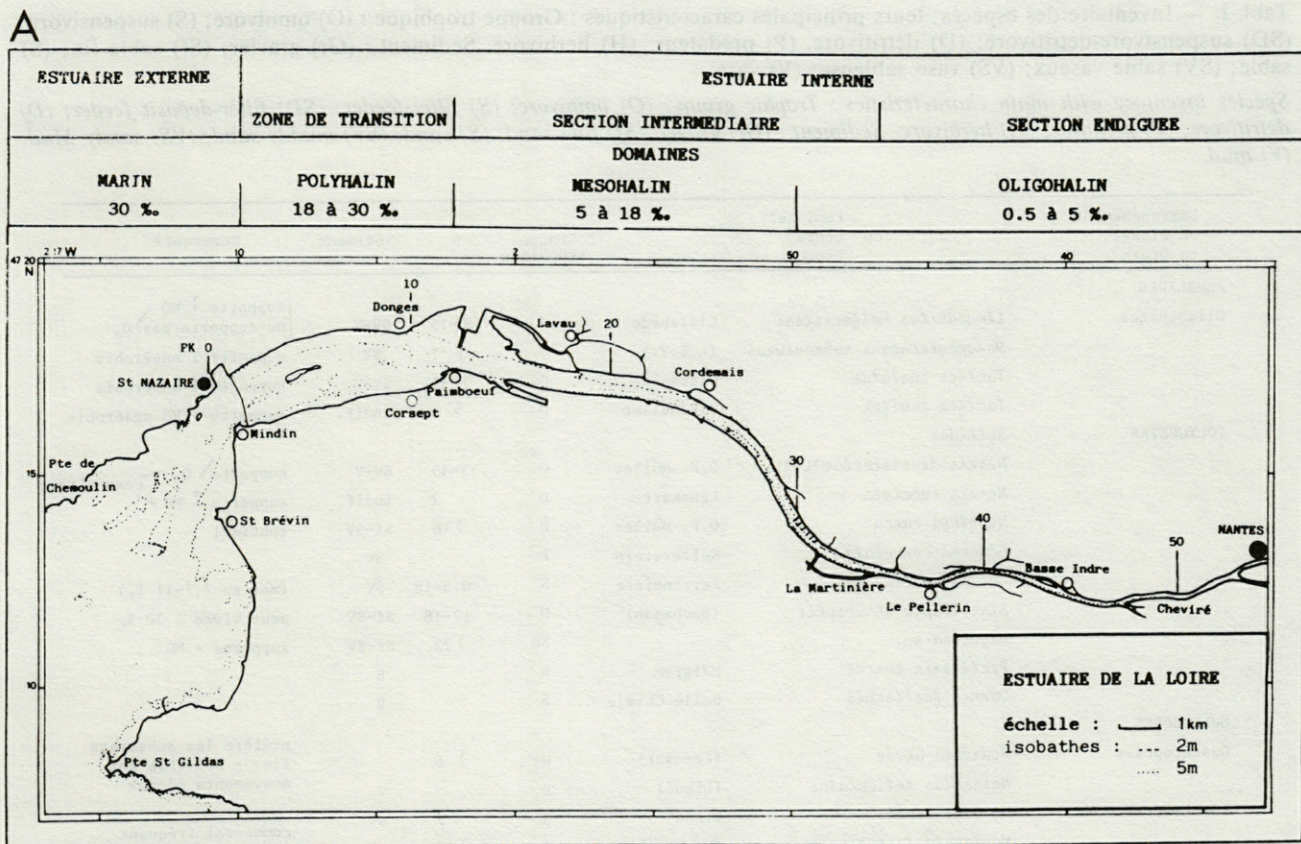


Fig. 1. — A, Estuaire de la Loire : secteurs morphologiques, domaines halins, points kilométriques. B, Analyse Factorielle des Correspondances sur 32 espèces et 60 stations.

A, The Loire estuary : morphological boundaries, salinity domains, kilometric points.

B, Correspondence analysis for 32 species and 60 stations.

mée EFFET GUTTMAN. Dans ce cas, selon la théorie, 3 ensembles sont étroitement corrélés.

On peut individualiser ces ensembles en fonction de la biologie connue des espèces et des contributions absolues aux axes des points.

Sachant cela, mais en suivant le continuum des points, on trouve donc, de la gauche vers la droite,

les espèces d'origine marine, les espèces d'estuaire et les espèces d'origine limnique. Le groupe central est subdivisible selon ses affinités avec les autres groupes.

Ainsi de part et d'autre des espèces caractéristiques saumâtres, on distingue les espèces saumâtres à tendance marine et les espèces saumâtres à tendance limnique.

Tabl. I. — Inventaire des espèces; leurs principales caractéristiques : Groupe trophique : (O) omnivore; (S) suspensivore; (SD) suspensivore-détritivore; (D) détritivore. (P) prédateur; (H) herbivore. Sédiment : (Gr) gravier; (Sf) sable fin; (S) sable; (SV) sable vaseux; (VS) vase sableuse; (V) vase.

Species inventory with main characteristics : Trophic group : (O) omnivore; (S) filter-feeder; (SD) filter-deposit feeder; (D) detritivore; (P) predator; (H) herbivore. Sediment : (Gr) gravel; (Sf) fine sand; (S) sand; (SV) muddy sand; (VS) sandy Mud; (V) mud.

Embranchement ou Classe ou Ordre	Famille ou Genre Espèce	Groupe trophique	S ‰	Sédiment	Remarques	
ANNELIDES						
Oligochètes	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	Clarapède	0	0-15	SV-V	[supporte † MO ne supporte pas O ₂
	<i>Monophylephorus rubroniveus</i>	(L.E.V.)	0	0 ?	SV	
	<i>Tubifex costatus</i>	Clarapède	0	1-35	SV-V	supporte l'anaérobie
	<i>Tubifex tubifex</i>	O.F.Müller	0	> 8	indif.	supporte † MO anaérobie
POLYCHETES						
Syllidae						
	<i>Nereis diversicolor</i>	O.F. Müller	0	5-35	SV-V	supporte O ₂ ← compétiteur
	<i>Nereis succinea</i>	Leuckart	D	2	indif.	supporte † MO
	<i>Nephtys caeca</i>	O.F. Müller	P	> 18	Sf-SV	subtidal
	<i>Glycera convoluta</i>	Kefferstein	P		SV	
	<i>Boccardia ligerica</i>	Ferronniere	S	0.5-18	SV	(max en 7,7-11 ‰)
	<i>Streblospio shrubsolii</i>	(Buchanan)	D	12-18	Sf-SV	peut vivre à 30 ‰
	<i>Magelona sp.</i>		SD	> 23	Sf-SV	supporte + MO
	<i>Pectinaria koreni</i>	Malgrem	S		S	
	<i>Owenia fusiformis</i>	Delle Chiaje	S		V	
MOLLUSQUES						
Gastéropodes						
	<i>Hydrobia ulvae</i>	(Pennant)	H	> 6		préfère les substrats fins - sensible aux mouvements d'eaux
	<i>Nassarius reticulatus</i>	(Linné)	P		V	
Lamellibranches						
	<i>Mytilus edulis</i>	Linné	S	7	SV	commensal fréquent d' <i>Echinocardium cordatum</i>
	<i>Montacuta ferruginosa</i>	(Montagu)	S	> 30	S	
	<i>Cerastoderma edule</i>	Linné	S	> 20	Gr-S-V	+ indif. aux substrats qu'aux courants
	<i>Spisula solida</i>	(Linné)	S	> 27	Gr-S	
	<i>Donax vittatus</i>	(Da Costa)	S	> 31	S	
	<i>Tellina sp. (tenuis-fabula ?)</i>		S		SV	
	<i>Macoma balthica</i>	(Linné)	SD	> 3	S-V	euryhaline-marine
	<i>Scrobicularia plana</i>	(Da Costa)	SD	11-27	SV-V	préf. séd. vaseux sup.
	<i>Mya arenaria</i>	Linné	S	> 3	S-V	n'aime pas l'érosion
CRUSTACES						
Cumacés						
	<i>Eocuma sp.</i>		/			
Isopodes						
	<i>Cyathura carinata</i>	(Kroyer)	O	5-27	V	demande haute [O ₂]
Amphipodes						
	<i>Corophium volutator</i>	(Pallas)	D	> 2	SV-V	
	<i>Corophium lacustris</i>	(Vanhoffen)	D			
	<i>Bathyporeia pelagica</i>	(Bate)	D		S	
INSECTES						
Diptères						
	Larves indéterminées				V	

Les points-stations ont une distribution identique à celle des points-espèces. Leurs caractéristiques édaphiques n'expliquent pas du tout leur répartition.

Tout conduit à dire que l'axe 1 est celui de la salinité.

C'est le facteur déterminant de la répartition spatiale des espèces qui se regroupent donc en 5 noyaux spécifiques. Ce sont des groupes d'espèces de mêmes affinités. Parmi celles-ci, quelques unes sont fortement représentatives et donc indicatrices. Les autres sont accompagnatrices et plus ou moins fidèles à leur groupe.

Ces noyaux sont les suivants :

— Le noyau limnique : *Boccardia ligerica*, Larves d'Insectes, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Corophium lacustris*.

— Le noyau saumâtre se subdivise 2 fois :

• noyau saumâtre à tendance limnique : *Corophium volutator*, *Macoma balthica*, *Nereis diversicolor*

• noyau saumâtre typique ; *Corophium volutator*, *Limnodrilus hoffmeisteri*

• noyau saumâtre à tendance marine : *Corophium volutator*, *Cerastoderma edule*.

— Le noyau marin : *Donax vittatus*, *Bathyporeia pelagica*.

La notion de catégorie limnique, saumâtre, marine résulte de la combinaison après A.F.C. des espèces et du milieu (sédiments, secteurs halins) concrétisé par les stations de prélèvement

4.2. Richesse spécifique (S), abondance (A), diversité (H), équitabilité (E)

Les indices S, A, H, E, qui sont toujours utilisés ici comme des estimateurs, sont calculés par noyau spécifique (Tabl. II). A corrigé est calculé en omettant les espèces qui pullulent accidentellement. E est estimé en complément de H.

Le nombre moyen d'espèces par « noyau » est faible (inférieur ou égal à 5) mais augmente progressivement vers le milieu marin.

Les abondances varient énormément quand toutes les espèces sont prises en compte. Cependant, en données corrigées, les fluctuations sont moindres et révèlent un maximum en catégorie à tendance marine. Les écarts-types restent presque toujours (sauf dans le noyau limnique) supérieurs à la moyenne ce qui indique une répartition en agrégats des individus (par rapport à l'échelle d'échantillonnage).

Les indices de diversité et d'équitabilité sont faibles. Leur maximum concerne la catégorie à tendance limnique :

En résumé :

- La catégorie limnique est le siège de proliférations monospécifiques les plus intenses.
- La catégorie à tendance limnique est la plus diversifiée et la mieux équilibrée.
- La catégorie saumâtre est la plus densément peuplée.

— La catégorie à tendance marine est très proche de la catégorie saumâtre (un peu plus d'espèces, moins d'individus).

— La catégorie marine est la plus riche spécifiquement.

On distingue donc selon le gradient positif de salinité :

- un enrichissement en nombre d'espèces;
- des maxima d'abondance, diversité, équitabilité en catégorie saumâtre (au sens large).

4.3. Abondance (A), importance-value (IV), fidélité (F)

Seules les espèces les plus caractéristiques et présentes dans plusieurs peuplements sont représentées. Les profils spécifiques à travers l'estuaire, le long du gradient de salinité sont ainsi illustrées (Fig. 2).

Bien que les larves d'Insectes ne soient pas « leader » du noyau limnique, elles sont essentiellement fidèles à ce peuplement, n'apparaissant ailleurs qu'en faible proportion, dans le noyau saumâtre à tendance limnique.

Limnodrilus h. se répartit plus équitablement entre les 3 premiers groupes d'espèces et quelques individus sont trouvés dans le noyau saumâtre à tendance marine. C'est l'espèce répartie sur un nombre maximal de noyaux spécifiques (4) en ayant pour origine le peuplement limnique.

Nereis d. présente le même genre de spectre que les larves d'Insectes, mais il est centré sur le noyau saumâtre à tendance limnique.

Mya a. caractérise le peuplement saumâtre à tendance marine. Cette espèce apparaît aussi dans les 2 groupes précédents, comme *Macoma b.*, *Scrobicularia p.*, *Hydrobia u.* et *Nereis s.*

Tabl. II. — Caractéristiques générales des noyaux spécifiques : Richesse spécifique (S), Abondance (A), Diversité (H), Équitabilité (E) (le tableau I explicite les initiales des espèces citées).

General characteristics of the specific nodum : specific richness (S), Abundance (A), Diversity (H), Evenness (E) (Table I shows species initials used here).

Noyau	Espèce dominante en densité	S max/st	\bar{S}	\bar{A}	\bar{A} corrigé	H	E
limnique	B.l.	3	1.5 + 0.84	7968 + 19364	697 + 156	0.54	0.25
à tendance limnique	Mb.Nd	10	4.00 + 2.58	413 + 575	413 + 575	2.78	0.48
saumâtre	Cv	7	3.78 + 2.58	4279 + 10901	1113 + 1333	1.71	0.31
à tendance marine	Cv-Ce	8	4.17 + 2.55	2639 + 523	1098 + 1935	2.30	0.38
marin	Dv	8	5.00 + 3.00	699 + 760	699 + 760	2.30	0.32

0 %
↓
35 %

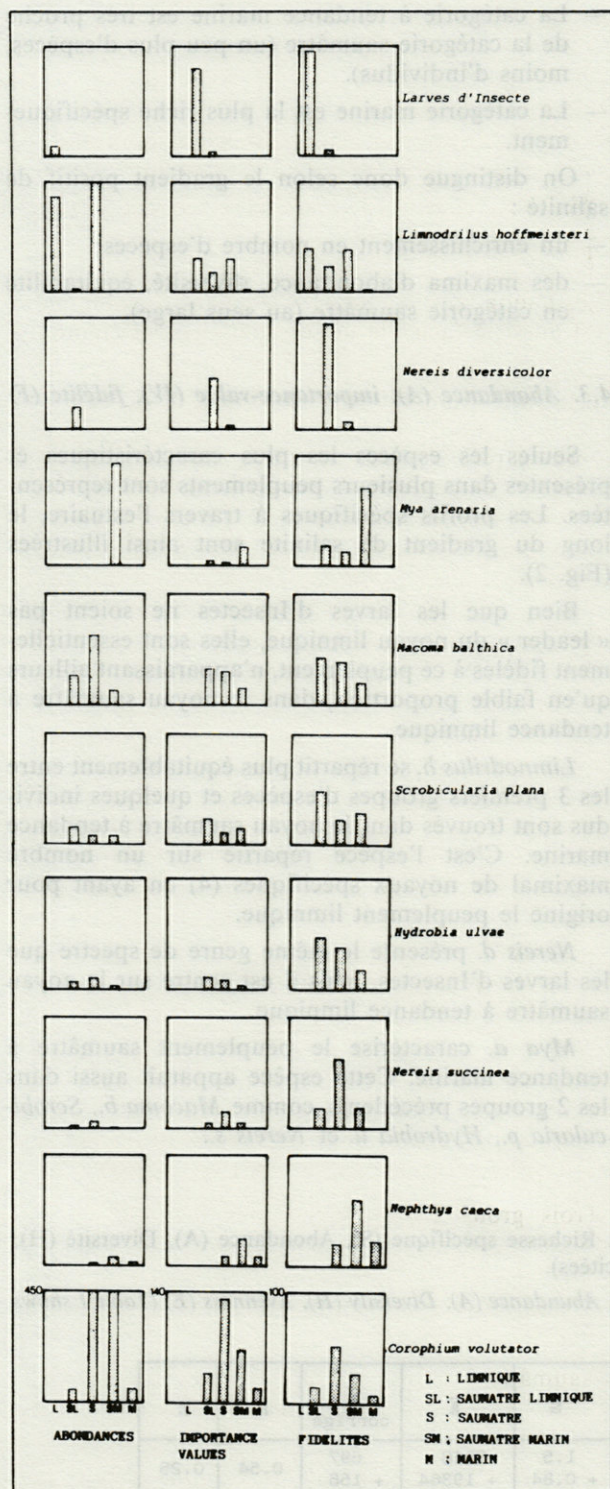


Fig. 2. — Comparaison par espèce entre noyaux spécifiques à l'aide des indices : abondance (ind/m²), importance-value et fidélité. (L = Limnique; SL = Saumâtre limnique; S = Saumâtre; SM = Saumâtre marin; M = marin).

Species comparison between specific nodum, with indices of abundance (ind/m²), importance value and fidelity. (L = Limnic; SL = Limnic brackish; S = Brackish; SM = Marine brackish; M = Marine).

Macoma b. et *Hydrobia u.* suivent la même évolution bien que les abondances et importance-values de *Hydrobia u.* soient beaucoup moins élevées. Leur préférendum est le noyau saumâtre-limnique.

Scrobicularia p. lui aussi montre un pic dans ce groupe, mais diminue plus sensiblement en milieu saumâtre typique.

Nereis s. est nettement centré sur ce noyau saumâtre quoique présent en petit nombre dans les groupes voisins.

Nephthys c. suit la même évolution avec un décalage vers le peuplement marin.

Enfin, *Corophium v.* est largement fidèle aux peuplements saumâtres et marin avec un optimum en milieu saumâtre typique. Il possède une gamme de répartition aussi large que *Limnodrilus h.* mais celle-ci est décalée vers le milieu marin.

En conséquence, les espèces principales ont un spectre étroit, souvent monomodal, avec des densités fortes (exemple : *Boccardia l.* non représentée ici). Ce sont des espèces spécialisées.

Viennent ensuite les espèces plus tolérantes et moins dominantes, exemple : *Macoma b.*. Leur spectre est plus large, parfois pluri-modal.

Enfin, les espèces indifférentes se développent dans la plupart des peuplements (*Limnodrilus h.*, *Corophium v.*) avec leur optimum là où elles sont le moins concurrencées par les espèces spécialisées. Ce sont les espèces qui ont le plus d'importance dans ce milieu benthique estuarien.

5. DISCUSSION

Il est nécessaire de souligner que les problèmes rencontrés dans l'analyse factorielle sur ce genre de données, particulières au milieu estuarien, proviennent de la rareté de certaines espèces et de la pauvreté spécifique de certaines stations. Ces points contribuent essentiellement aux axes principaux et gênent donc la définition des facteurs primordiaux.

Cependant, malgré ces imperfections, il apparaît que les espèces recensées et les stations de prélèvements se répartissent suivant le gradient de salinité, tous les autres facteurs explicatifs restant confondus et étroitement dépendants du premier.

Il est, par ailleurs, impossible de distinguer l'influence directe des facteurs édaphiques. La raison en est que d'une part, leur qualité et leur répartition sont elles-mêmes conséquentes de l'hydrodynamisme local (dont la salinité est en quelque sorte un paramètre représentatif) et d'autre part, que les espèces rencontrées sont pour la plupart tolérantes à leurs variations.

Les indices de richesse et de structure des peuplements confirment la détermination des noyaux spécifiques le long du gradient halin. Cependant, ils sont plus ou moins différenciables selon le degré de fidélité de leurs espèces non dominantes. Il y a en effet continuité biologique, les peuplements individualisés correspondant à des gradients successifs majeurs le long d'un continuum physico-chimique (Hily, 1976) — la salinité —.

Ainsi, les noyaux spécifiques des catégories limnique et marine se distinguent plus nettement que celui des catégories saumâtres liées entre elles.

Ces trois noyaux peuvent être cependant assimilés, par commodité, à des communautés :

- à *Boccardia ligERICA* et larves d'Insectes,
- à *Corophium volutator*,
- à *Donax vittatus* et *Bathyporeia pelagica*.

Par contre, les trois noyaux spécifiques saumâtres à *Corophium volutator* peuvent être reconsidérés sous la forme de faciès :

- Faciès à *Nereis diversicolor*, *Macoma balthica*,
- Faciès à *Macoma balthica*, *Limnodrilus hoffmeisteri*,
- Faciès à *Cerastoderma edule*.

Thorson (1957) précise dans sa définition de la communauté à *Macoma balthica* que "increasing amounts of silt lead to dominance of *Arenicola* and *Corophium* and often *Scrobicularia plana*".

Il s'agirait donc ici, de la communauté à *Macoma balthica* qui occuperait le milieu saumâtre bien qu'*Arenicola marina* soit absent ou très rare (cette espèce a été observée plus tard en faible densité au niveau du banc de Bilho).

Soit donc, le tableau III et la figure 3, qui, il faut le rappeler, ne sont qu'une image instantanée et biaisée de l'estuaire en perpétuelle évolution.

En milieu limnique, ce sont les perturbations exogènes et non les habitudes alimentaires qui provoquent l'exclusion de la plupart des espèces. En effet, il y a cohabitation des suspensivores, déposivores, omnivores.

Les espèces très adaptées à ces conditions extrêmes de salinité ne rencontrent que peu de compétiteurs et deviennent donc très prolifiques, maximisant l'abondance (*Boccardia ligERICA*, *Corophium lacustris*, *Limnodrilus hoffmeisteri*).

Cela contribue à provoquer la disparition des populations entières ou réduire au minimum les espèces sensibles. C'est en partie pourquoi, en amont, les zones azoïques sont si importantes.

En milieu saumâtre, une sorte d'équilibre s'établit. Les conditions du milieu très fluctuantes sont influencées aussi bien par le fleuve que par la mer.

Il en résulte une diversité supérieure à celle de la communauté précédente : des espèces d'origines opposées s'y rencontrent. De même, l'importance-value montre que les espèces établissent entre elles

des rapports d'équilibre. De ce fait, les dominances éventuelles sont moins marquées et l'abondance devient plus limitée.

D'un point de vue trophique, 3 types alimentaires sont pratiquement représentés en égale importance : les suspensivores, les déposivores, les omnivores.

Des différences cependant caractérisent chaque faciès.

Faciès saumâtre limnique : la diversité est la plus forte, l'abondance chute, les omnivores dominent. C'est aussi le faciès le moins spatialement étendu.

Faciès saumâtre typique : l'abondance est supérieure, mais la fidélité des espèces à ce groupe est minimale. Cette partie de l'estuaire dominante en superficie, représente tout-à-fait la zone de rencontre où se fait la succession des espèces antagonistes provenant du milieu marin et du milieu fluvial. Ici, se sont les suspensivores qui sont les plus abondants.

Faciès saumâtre marin : le nombre d'espèces augmente au détriment des densités. L'importance-value montre, ici surtout, une bonne répartition entre les espèces qui appartiennent principalement au groupe des suspensivores.

En milieu marin, les espèces rencontrées sont nouvelles, se rapprochant beaucoup plus de la communauté marine que de celle des estuaires, sauf *Corophium volutator* toujours présent. La richesse spécifique augmente mais l'abondance diminue et pour la première fois, le groupe trophique des prédateurs domine largement.

Ces résultats correspondent tout-à-fait aux travaux de Den Hartog (1971) et Wolff (1973) qui ont travaillé sur les estuaires du Rhin et du Scheldt (Pays-Bas).

Sous de proches latitudes, Michaelis (1981) a déterminé que la salinité est le principal facteur jouant sur la répartition de la faune des estuaires Ems et Weser (Mer des Wadden).

Trois groupes paucispécifiques mais riches en individus se succèdent le long de ces estuaires :

- limnique à *Tubifex costatus*, *Paranais litoralis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Monopylephorus irroratus* (S = 2.5);
- saumâtre limnique à *Tubifex costatus*, *Paranais litoralis*, *Assimineia grayana*, *Sphaeroma rugicauda* (S = 3.7);
- saumâtre typique à *Tubifex costatus*, *Nereis diversicolor*, *Corophium volutator* (S = 3.6);
- saumâtre marin à *Nereis diversicolor*, *Macoma balthica*, *Corophium volutator*, *Heteromastus filiformis*, *Mya arenaria*, *Corophium arenarium*, *Nephtys hombergii*, *Arenicola marina* (S = 6.2).
- marin.

Desprez (1981) et Desprez *et al.* (1983) ont montré par contre que l'estuaire de la Seine (France) est faunistiquement régi par de nombreux facteurs

Tabl. III. — Assimilation des noyaux spécifiques à des peuplements (communautés ou faciès) : leurs caractéristiques générales (le tableau I explicite les initiales des espèces citées).

Classification of specific nodum as communities or facies : their general characteristics (Table I shows species initials used here).

Catégorie	Communauté	Faciès	Secteur	Sédiment	Nombre d'espèces	Abondance	Diversité
limnique	<i>Boccardia ligERICA</i> + Larves d'Insectes		oligohalin	vases	très	très variable	très
			mésohalin	vases	faible	espèces proliférantes	faible
saumâtre	<i>(Macoma balthica)</i> <i>Corophium</i> <i>volutator</i>	<i>Nereis diversicolor</i>	mésohalin	.sables	↓	faible	faible
		<i>Macoma balthica</i>	polyhalin	.vases .vases sableuses			
		<i>Macoma balthica</i>	polyhalin	tous		très variable	faible
		<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	externe	types		à forte	
<i>Cerastoderma edule</i>	polyhalin externe	tous types	moyenne	faible			
marine	<i>Donax vittatus</i> <i>Bathyporeia pelagica</i>		externe	sables vases sableuses	faible	faible	faible

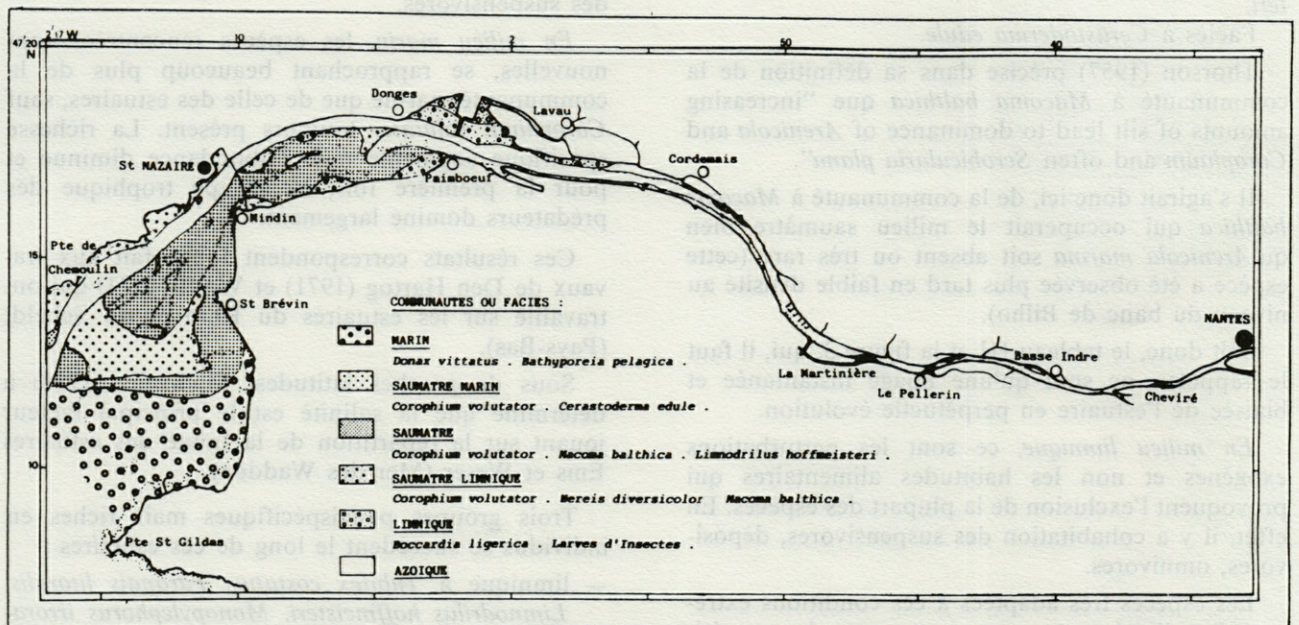


Fig. 3. — Répartition spatiale dans l'estuaire de la Loire des communautés ou faciès déterminés d'après A.F.C., selon le gradient halin.

Spatial distribution of the Loire estuary communities or facies ordinated by C.A. along the salinity gradient.

étroitement liés, dont dans l'ordre : le pourcentage de fines, le degré de saturation en eau du sédiment, la salinité et enfin la dissymétrie de la répartition des carbonates.

L'estuaire de la Seine serait ainsi plus proche des peuplements marins, sous l'influence directe des facteurs édaphiques. Cependant, l'auteur classe les espèces en trois entités qui rejoignent celles de la Loire :

- peuplement estuarien supérieur à *Tubifex costatus*, *Manayunkia aesturiana* ($S = 8$, $N = 10\ 000$ ind/m², $H = 1$);
- peuplement estuarien inférieur à *Bathyporeia pilosa*, *Corophium volutator*, *Macoma balthica* ($S = 31$, $N = 2\ 400$ ind/m², $H = 1.7$);
- peuplement marin à *Bathyporeia sarsi*, *Urothoe brevicornis* ($S = 47$, $N = 300$ ind/m², $H = 1.9$).

Plus au sud, enfin, Elkaim (1976, 1977) signale dans l'estuaire du Bou Regreg (Maroc) l'importance relative du facteur salinité parmi les conditions édaphiques, hydrodynamiques, etc... Il distingue, en effet :

- des peuplements saumâtres typiques à *Corophium volutator*; *Corophium orientale*; *Scrobicularia plana*; *Cerastoderma edule*;
- une unité marine à *Donax* — *Eocuma*.

De même qu'en Loire, cet auteur constate l'imbrication des groupes spécifiques mais aussi le comportement individualiste des espèces.

Par conséquent, la caractéristique commune de ces estuaires à large gamme de salinité (> 20‰), pourtant tous originaux, est le gradient de distribution spécifique en qualité, quantité, diversité qui s'établit parallèlement au gradient halin (Fig. 4A).

Qualitativement, les communautés et faciès se succèdent.

Quantitativement, la richesse spécifique reste toujours faible et fluctuante. L'abondance suit globalement un gradient inverse à celui de la salinité, avec cependant quelques nuances puisque le milieu saumâtre typique est aussi très favorable à l'accroissement des effectifs du benthos. La diversité enfin croît comme le gradient halin avec pourtant un maximum en saumâtre limnique et des valeurs

toujours faibles, indiquant le déséquilibre des peuplements.

La modélisation des aires de répartition spécifiques (Fig. 4B) conduit au classement des espèces principales selon leur tolérance aux variations de la salinité, qui constitue leur stratégie adaptative. Les espèces à large spatialité supportent des conditions variées de ce facteur. Elles sont euryèces et s'opposent aux sténoèces. Elles se subdivisent en :

- *sténoèces sensibles* (elles disparaîtront très vite en cas de variation de la salinité) : *Cerastoderma edule*, *Donax vittatus*, *Bathyporeia pelagica*;
- *sténoèces opportunistes* (elles prolifèrent dans des conditions de salinité extrêmes) : *Boccardia ligERICA*;
- *euryèces tolérantes* (elles sont stimulées par les fluctuations de la salinité et ce sont les plus nombreuses en estuaire) : *Nereis diversicolor*, *Nereis succinea*, *Hydrobia ulvae*, *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana*, *Mya arenaria*, *Nephtys caeca*, *Cyathura carinata*;
- *euryèces indifférentes* (leurs abondances varient peu en fonction du gradient halin) : *Corophium volutator*, *Limnodrilus hoffmeisteri*.

Il faut noter la prédominance, parmi les espèces principales, des euryèces et plus particulièrement des

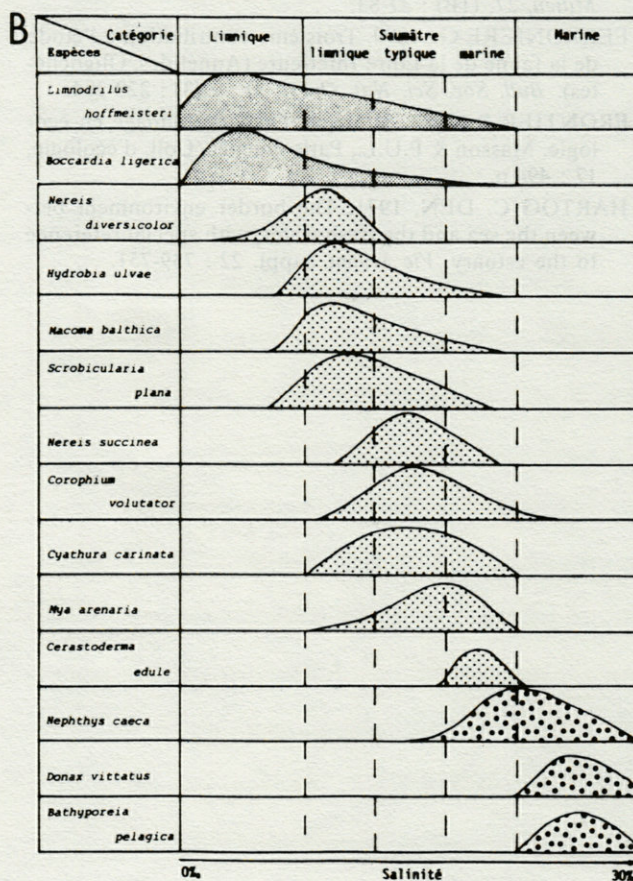
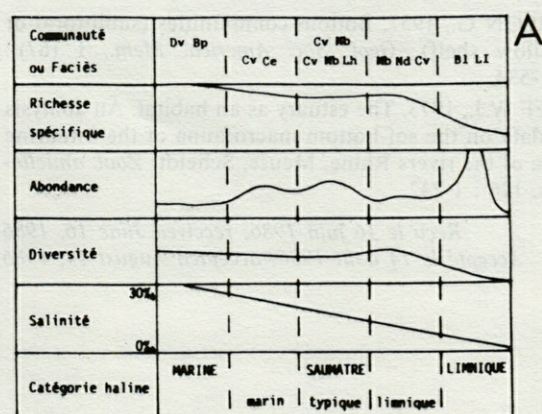


Fig. 4. — A, Réponse du macrozoobenthos au gradient de salinité (Le tableau I explicite les initiales des espèces citées).

B, Stratégie adaptative spécifique en fonction du gradient halin.

A, Macrozoobenthos responses to salinity gradient (Table I shows species initials used here).

B, Specific adaptative strategy in relation to the salinity gradient.

tolérantes, ce qui constitue bien entendu la caractéristique de tout milieu estuarien.

REMERCIEMENTS : Je remercie vivement M^{me} Marchand et M. Glémarec pour l'accueil et l'attention qu'ils ont bien voulu me témoigner, ainsi que M. F. Lardeux pour son aide dans le traitement informatique des données.

BIBLIOGRAPHIE

- DAJET J., 1979. Les modèles mathématiques en écologie. Collection d'écologie. Masson ed. : 172 p.
- DESPREZ M., 1981. Etude du macrozoobenthos intertidal de l'estuaire de la Seine. Thèse Doct. 3^e cycle, Univ. de Rouen : 186 p.
- DESPREZ M., BRULARD J.F., DUPONT J.P., SIMON S., SYLVAND B. et DUVAL P., 1983. Etude des biofaciès intertidaux de l'estuaire de la Seine. *C.R. Acad. Sc.*, 296 : 521-526.
- ELKAIM B., 1977. Bionomie et écologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg. I. — Unités indicatrices infralittorales. *Vie Milieu*, 26 (1B) : 107-169.
- ELKAIM B., 1978. Bionomie et écologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg. II. — Unités indicatrices supralittorales ou en position supralittorale. *Vie Milieu*, 27, (1B) : 27-83.
- FERRONIERE G., 1899. Troisième contribution à l'étude de la faune de la Loire Inférieure (Annélides, Oligochètes). *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest. Fr.*, 9 (3) : 229-294.
- FRONTIER S., 1983. Stratégie d'échantillonnage en écologie. Masson & P.U.L., Paris-Québec, Coll. d'écologie, 17 : 494 p.
- HARTOG C. DEN, 1971. The border environment between the sea and the fresh water, with special reference to the estuary. *Vie Milieu*, suppl. 22 : 739-751.
- HILY C., 1976. Ecologie benthique des pertuis charentais. Thèse Doct. 3^e cycle Océanologie biologique, Univ. Brest : 236 p.
- HILY C., 1984. Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hyper-trophiques de la rade de Brest (vol. I). Thèse Doct. Etat. Univ. Brest : 359 p.
- LEGENDRE L. et LEGENDRE P., 1984. Ecologie numérique. 1. — Le traitement multiple des données écologiques. 2. — La structure des données écologiques. 2nd ed., Masson & P.U.L., Paris-Québec : 260 p. et 335 p.
- LE MOAL Y., 1981. Ecologie dynamique des plages touchées par la marée noire de l'Amoco Cadiz. Thèse Doct. 3^e cycle. Univ. Brest : 131 p.
- MARCHAND J., 1972. Bionomie benthique de l'estuaire de la Loire. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 36 (1) : 47-67.
- MARCHAND J., 1978. Contribution à l'étude des écosystèmes estuariens. 1977 : état de la faune benthique et des relations trophiques de l'estuaire de la Loire en cours d'aménagement. Colloques Internationaux du CNRS, n° 587. Second Colloque Franco-japonais de géographie « Ville et Ports » : 445-462.
- MICHAELIS H., 1981. Intertidal benthic animal communities of the Estuaries of the rivers Ems and Weser. *Mar. Zool.*, 4 : 158-188.
- MOUGANI B., 1982. Redistribution des sédiments consécutive à des travaux d'aménagement : dépôt de dragage sur le banc de Bilho dans l'estuaire de la Loire. Thèse Doct. 3^e cycle. Univ. Nantes, Géologie : 143 p.
- ROBINEAU B. ET MARCHAND J., 1984. Distribution des communautés macrozoobenthiques des substrats meubles de l'estuaire interne de la Loire (France). *J. Rech. Oceanogr.*, 9 (4) : 146-149.
- THORSON G., 1957. Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). *Geol. Soc. America. Mem.*, 1 (67) : 461-534.
- WOLFF W.J., 1973. The estuary as an habitat. An analysis of data on the soft bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse, Scheldt. *Zool. andelingen*, 126 : 1-242.

Reçu le 16 juin 1986; received June 16, 1986

Accepté le 14 août 1986; accepted August 14, 1986

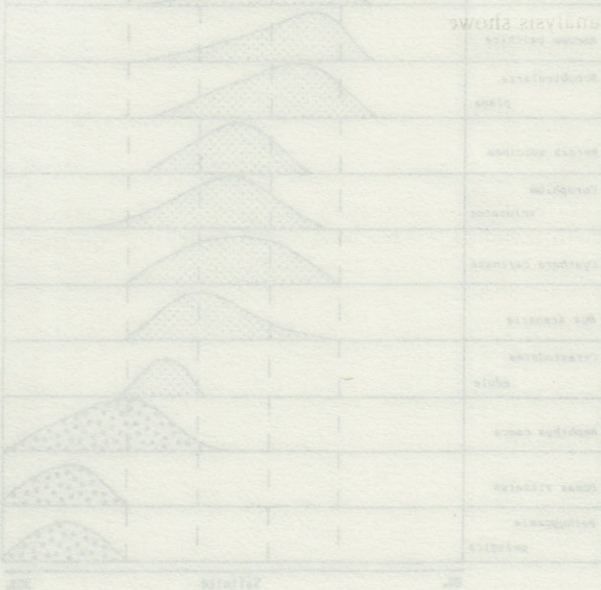


Fig. 1. — A réponse des macrozoobenthos au gradient de salinité (le tableau I expose les indices des espèces).
 B. Stratégie adaptative spécifique en fonction du gradient salin.
 A. Macrozoobenthos réponses to salinity gradient (Table I shows species indices used here).
 B. Specific adaptive strategy in relation to the salinity gradient.

THE FOOD OF HAKE (*MERLUCCIUS MERLUCCIUS*) IN GREEK SEAS

C. PAPACONSTANTINOU and E. CARAGITSOU

National Centre for Marine Research,
Athens, 16604 Greece

RÉGIME ALIMENTAIRE
CONTENUS STOMACaux
INDICE DE SIMILITUDE
MERLU
GOLFE DE CORINTHE
GOLFE DU PATRAIKOS
MER IONIENNE

RÉSUMÉ. — Cette étude concerne les contenus stomacaux de 1290 Merlus de 40-380 mm de long, pêchés dans trois secteurs de la côte ouest de Grèce (Golfs du Patraikos et de Corinthe, Mer Ionienne), pendant quatre saisons. Les proies les plus fréquentes sont les Euphausiacés. Les Mysidacés constituent la proie la plus importante dans le golfe du Patraikos et la Mer Ionienne et les Poissons dans le golfe de Corinthe. Jusqu'à l'âge d'un an, les Merlus se nourrissent d'Euphausiacés et de Mysidacés, puis de Décapodes et de Céphalopodes. Les grands Merlus consomment du Poisson toute l'année, mais sa variété augmente en automne. Les proportions des proies, leur fréquence et l'indice de similitude sont comparés. Cette analyse a montré que le Merlu se nourrit souvent avec le même type de proie. Ceci indique une grande sélectivité, bien que la proportion de certaines proies varie parfois de façon significative.

FEEDING HABITS
STOMACH CONTENT
DIET OVERLAP
HAKE
CORINTHIAN GULF
PATRAIKOS GULF
IONIAN SEA

ABSTRACT. — The stomach content of 1290 hake (40-380 mm total length) in three sea areas along the west coast of Greece (Patraikos, Corinthian Gulf and Ionian Sea) were studied over four seasons. Euphausiids were the most important prey in terms of frequency over the whole study area. Mysids were the most important prey in the Patraikos Gulf and the Ionian Sea and fish in the Corinthian Gulf. Hake young-of-the-year in all areas fed on euphausiids and mysids. There was a decline in the importance of the latter coupled with increased importance of decapods and cephalopods with advancing age. Larger hake consumed fish year round, its variety increased in autumn. Dietary proportions, as frequency of occurrence, were compared using the overlap index. This analysis showed that hake often fed on the same types of prey. This indicates a great selectivity, although the proportion of specific items sometimes varies significantly.

INTRODUCTION

With the increasing interest in multispecies fishery management and total ecosystem management, it is essential to understand the role of fish predators within the ecosystem. Because hake (*Merluccius merluccius*) is among the most abundant fish predators in the Mediterranean Sea, a quantification of the predator-prey relationships in this species could be expected to be indicative of the absolute role played by the predators in this area. As part of this, it is necessary to determine feeding habits. Evidently, food is one of the important factors regulating

or at least affecting such features as abundance, growth, migration etc., and any information on this subject will therefore contribute to the knowledge needed for optim management of hake stocks. The literature on the food of hake in the Mediterranean Sea and elsewhere is scarce. Food habits of hake have been investigated by Karlovac (1959) and Zupanovic (1968) in the Adriatic Sea and by Caragitsou and Tsimenidis (1977) in the Saronikos Gulf (Aegean Sea).

Hake is a very common and one of the best food-fishes in Greek Seas; it has a high commercial value and its annual catch, during the last five years

(1980-85) was approximately 1500 tn*. This paper, the first in a series of reports on aspects of fish productivity in the Patraikos and Corinthian Gulfs and the Ionian Sea, deals with a quantitative and qualitative determination of the food and the feeding relationship of hake, based on analysis of stomach contents. On the other hand, it attempts to assess the predator-prey relationships between hake and other fishable stock.

MATERIAL AND METHODS

A general fishing survey of the study area (Fig. 1A) was conducted since June 1983. From June 1983 to September 1984, year round trawl samples were taken at collecting stations, at approximately three month intervals with a 425 HP commercial trawling vessel. A 60 m trawl, with 28 mm stretch mesh bag, was used to make 30-45 min hauls at each station.

Food was investigated in 735 fishes from the Patraikos, 250 fishes from the Corinthian Gulf, and 304 fishes from the Ionian Sea. The length frequency composition of the fish examined is given in Fig. 1B.

Hake were fixed live in 6% formalin immediately after capture. The fish were processed promptly after collection. Processing included measurement and weighing to the nearest 1 mm and 0.1 g respectively and gut removal, prior to which both ends of the stomach were tied off. The diet of the fish was investigated by the usual method: the guts of the specimens were dissected and their contents examined on a flat dish at low magnification using a dissection microscope.

The stomach contents were identified to the species level where possible but most items were identifiable only at the generic level. After identification they were weighed to the nearest 0.01 g. Data from stomach content analyses were used in three ways. The food items of the major systematic groups were calculated as percentage of the total number of all identified food items (Cn) and the weight of all food (Cw) as well as of frequency of occurrence in relation to the number of stomachs containing food (f). These three methods all contained biases which limit the usefulness of any one method (Windel, 1971). In addition the proportion of specimens which did not feed (in %) was calculated. It is true that the percent-of-total-number (Cn) tends to overemphasize the importance of numerous small organisms (e.g. mysids, euphausiids) and to underemphasize that of less numerous larger organisms (e.g. fish). The percent-wet-weight (Cw) method biases the data in the opposite direction because it produces high values for large food items that may be eaten in very small numbers by only a few fish. Percentage of occurrence values (F) were also calcu-

lated but they varied from Cn values only in very small samples (one to three fishes); in such samples, percentage occurrence values often gave misleading results, high values being recorded in the presence of single food items.

A percentage similarity index is employed to compare diets within and between regions, seasons and age classes. Bloom (1981) and Wallace (1981) discussed the relative merits of various indices, and the following one has been selected on the basis of their comparisons (Zaret and Rand, 1971).

$$CI = \frac{2 \sum_{i=1}^s X_i Y_i}{\sum_{i=1}^s X_i^2 + \sum_{i=1}^s Y_i^2}$$

where s is the total number of diet groups; x_i, y_i are the Cn values (table 1,2,3) of comparable items in species X and Y. The indices are multiplied by 100, so that they range from 0 to 100. Any value greater than 60 is accepted as showing significant similarity (Zaret and Rand, 1971).

RESULTS

A total of 1290 specimens of hake was examined, of which 32.5% from the Patraikos Gulf, 49.5% from the Corinthian Gulf and about 52.0% from the Ionian Sea had empty stomachs. As used here, food refers to stomach contents, disregarding actual or potential nutritive value. The food was found predominantly in the stomachs, whilst that in the intestine was well digested. Table I indicates the diet of hake in the study area, with f the percentage of stomachs containing food (occurrence), Cn and Cw the percentage of the total number and weight of prey items, respectively.

The animals usually consumed by hake in the study area were euphausiids, mysids, decapods and fishes. On the basis of numbers, euphausiids formed the major portion and accounted for 54-89.0% of all food items. They occurred in 25-50% of all fishes examined, but accounted for only 2.6-14.3% of the weight of food eaten. Mysids contributed 9-24 and 19-38% as food items by numbers and occurrence respectively in the Patraikos Gulf and the Ionian Sea, whilst they did not contribute to the diet of hake in the Corinthian Gulf. Fishes contributed 33.0% by number and occurred in 64.2% of the stomachs in the latter area, whilst, in the Patraikos Gulf, they accounted for 14.0% by number and 24.7% by occurrence and, in the Ionian Sea, 1.4% and 35.3% respectively. Decapods contributed 0.5 to 11.5% and 2.5 to 9.0% as food items by numerical and occurrence methods. Ostracods, isopods, gammarids, brachyura and algae were the least abundant.

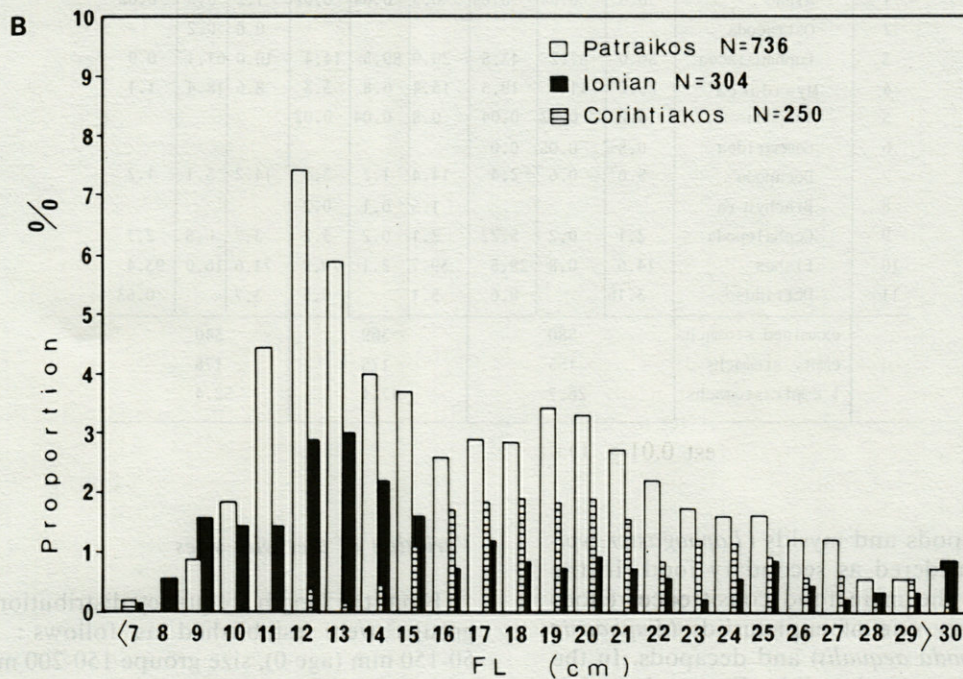
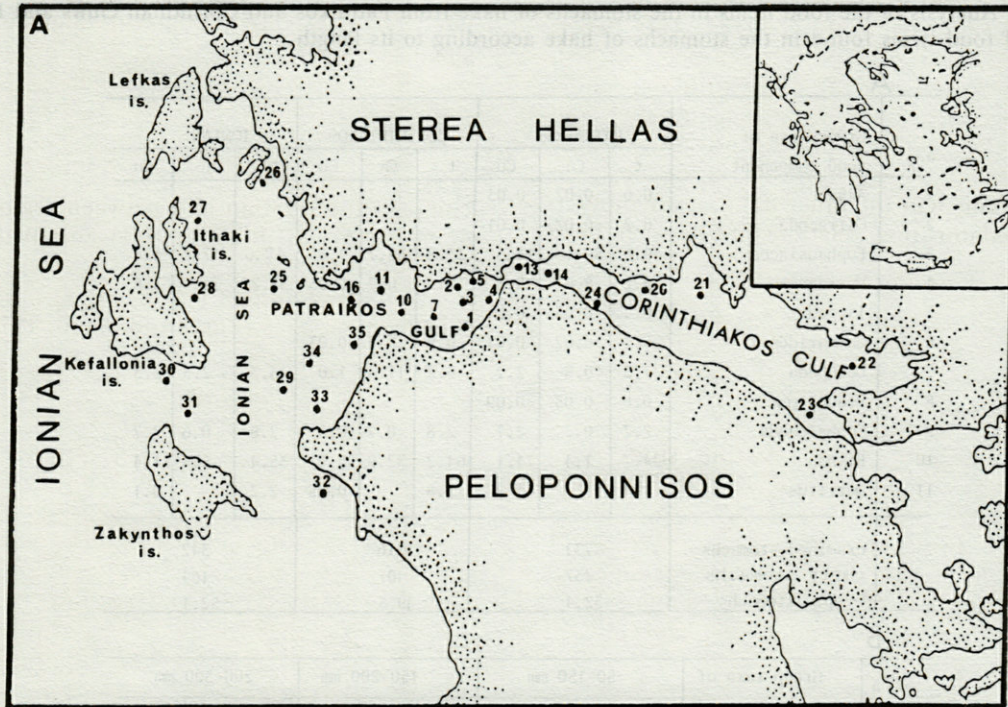


Fig. 1. — A, Map of the Patraikos and Corinthian Gulfs and the Ionian Sea with the sampling stations; B, Length-frequency distribution of hake caught in the Patraikos and Corinthian gulfs and the Ionian Sea from June 1983 to September 1984.

The large difference between feeding of hake on a Cn and Cw basis is explained by the fact that, although hake frequently ingests small invertebrates, such as crustaceans and euphausiids, these are relatively less important on a total weight basis than cephalopods and fishes. In general these compari-

sons indicate that hake often feeds on the same type of prey, although the proportion of specific items sometimes varies significantly.

Thus, in the order of significance, euphausiids (*Thysanopoda aequalis* and *Thysanopoda* sp.) and fishes were the main diet of hake from the Patraikos

Table I. — A, Analysis of the food items in the stomachs of hake from Patraikos and Corinthian Gulfs and Ionian Sea; B, Analysis of food items found in the stomachs of hake according to its length.

A		PATRAIKOS			CORINTHIAKOS			IONIAN		
a/a	Group taxa of food component	t	Cn	Cu	t	Cn	Cu	t	Cn	Cu
1	Algae	0.6	0.02	0.03						
2	Ostracoda	0.2	0.02	0.01						
3	Euphausiacea	49.6	89.1	14.3	24.8	53.7	2.6	40.0	67.2	4.8
4	Mysidacea	19.2	8.6	5.3	0.9	0.7	0.03	38.2	24.0	3.6
5	Isopoda	0.4	0.03	0.01						
6	Gammaridea	0.2	0.02	0.01	0.9	0.7	0.03			
7	Decapoda	7.5	0.5	2.2	9.2	11.4	1.0	16.3	2.5	2.3
8	Brachyura	0.6	0.05	0.09						
9	Cephalopoda	2.2	0.2	2.7	2.8	0.7	0.3	2.8	0.6	7.7
10	Fishes	24.7	1.4	74.1	64.2	32.9	96.0	35.4	5.4	81.4
11	Detritus	4.7		1.2	1.8		0.05	2.2		0.1
	examined stomachs	731			216			342		
	empty stomachs	257			107			164		
	% empty stomachs	32.4			49.5			52.1		

B		50-150 mm			150-200 mm			200-300 mm		
a/a	Group taxa of food component	f	Cn	Cu	f	Cn	Cu	f	Cn	Cu
1	Algae	0.5	0.04	0.04	0.5	0.04	0.02	1.2	0.5	0.02
2	Ostracoda							0.6	0.2	-
3	Euphausiacea	56.0	87.2	43.5	29.9	89.5	14.4	10.0	61.1	0.9
4	Mysidacea	29.2	11.2	19.3	13.4	6.8	3.3	8.6	18.4	1.1
5	Isopoda	0.2	0.02	0.04	0.5	0.04	0.02			
6	Gammaridea	0.5	0.05	0.07						
7	Decapoda	5.6	0.6	2.4	14.4	1.2	3.5	14.2	3.1	1.2
8	Brachyura				1.5	0.1	0.2			
9	Cephalopoda	2.1	0.2	5.22	2.1	0.2	3.2	3.7	0.8	2.7
10	Fishes	14.6	0.8	28.5	39.7	2.1	79.9	71.6	16.0	93.4
11	Detritus	3.16		0.6	5.1		0.5	3.7		0.63
	examined stomachs	580			369			340		
	empty stomachs	155			175			178		
	% empty stomachs	26.7			47.4			52.4		

Gulf, while decapods and mysids (*Lophogaster typicus*) may be considered as secondary food. In the Corinthian Gulf the main food consisted of fishes and the secondary one of euphausiids (*Euphausia krohni*, *Thysanopoda aequalis*) and decapods. In the Ionian Sea, however, euphausiids (*Euphausia krohni*, *Thysanopoda aequalis*), mysids (*Lophogaster typicus*, mysid larvae), and fishes were the main food with decapods of secondary importance. Among the fishes the most numerous individuals identified in the stomachs belonged to the species: *Callionymus maculatus*, *Engraulis engrasicholus*, *Spicara flexuosa*, *Spicara smaris*, *Lepidotrigla cavillone*, *Citharus linguatula*, *Sardina pilchardus*, *Trachurus sp.*, *Merluccius merluccius* and *Myctophidae*.

Variation of diet with sizes

From the length frequency distribution, three size groups were established as follows: size group 50-150 mm (age 0), size group 150-200 mm (age 0,1) and size group 200-300 mm (age group I-III). The percentage representation of each food by the numerical and occurrence methods in the total diet of each size category was calculated. Several distinct trends were discernible (Table II).

Little variation was found in the food composition of different size groups of hake. The longer individuals contained essentially the same type of food organisms, but in different proportions. The only notable difference was that fishes were consumed more by the longer fish. There was also a

Table II. — A, Analysis of taxa occurring in the diet of hake populations during the seasons of the year; B, Similarity indices for the diets of the hake subdivided into size classes of those caught within different seasons in the Corinthian and Patraikos Gulfs and the Ionian Sea.

A		Winter			Spring			Summer			Fall		
		t	C _n	C _u	t	C _n	C _u	t	C _n	C _u	t	C _n	C _u
a/a	Group taxa of food component												
1	Algae				1.8	0.4	0.1	0.7	0.4	0.3	0.5	0.04	-
2	Ostracoda										0.2	0.02	-
3	Euphausiacea	40.4	76.7	5.2	15.6	47.9	6.2	20.3	79.2	5.7	52.6	95.6	11.5
4	Mysidacea	10.1	4.9	0.7	48.6	48.4	16.8	39.2	13.1	3.4	10.5	1.6	0.8
5	Isopoda										0.5	0.04	-
6	Gammaridea	2.0	0.7	0.04									
7	Decapoda	13.1	4.1	1.06	11.0	1.6	3.7	9.8	1.7	2.5	8.6	0.6	1.4
8	Brachyura							2.1	0.4	0.3			
9	Cephalopoda	5.0	1.1	6.7	2.7	0.09	0.6	2.1	0.4	3.3	1.9	0.2	2.4
10	Fishes	47.5	12.4	86.2	23.8	1.6	72.4	36.4	4.1	84.2	30.2	2.0	82.9
11	Detritus	4.0		0.06	1.8		0.1	4.2		0.4	4.0		1.0
	Examined stomachs	176			184			250			679		
	Empty stomachs	77			75			107			249		
	% empty stomachs	43.8			40.8			42.8			36.7		

B		No of fish	code										
				2	3	4	5	6	7	8	9	10	
size class (mm)	50-150	425	1	100	92	100	80	95	98	76	99	99	
"	150-200	194	2		91	100	80	94	98	73	99	100	
"	200-300	162	3			91	91	98	96	86	95	88	
sea area	Patraikos	494	4				80	94	98	74	99	99	
"	Corinthiakos	109	5					83	90	61	84	79	
"	Ionian	178	5						95	90	98	91	
season	Winter	99	7							73	99	97	
"	Spring	109	8								80	68	
"	Summer	143	9									97	
"	Fall	430	10										

decline in the importance of euphausiids and mysids coupled with increased importance of decapods and cephalopods with increasing length. The lowest percentage of mysids was observed in hake between 150-200 mm. It is of interest that the total percent age of food items (C_n) of euphausiids and mysids was almost stable for the young-of-the-year hake, fluctuating only from 96 to 98 %.

As hake increased in size, the importance of fishes in the diet gradually increased, until they became virtually dominant in the diet (C_n = 16,0) of individuals between 200-300 mm. The total frequency of occurrence of fishes eaten by the oldest group (71,6 %) was about twice (39,7 %) that consumed by the middle, and five times (14,6 %) that consumed by the youngest age. This increase in the proportion of fish prey was accompanied by an increase in the mean weight of stomach content as

a percentage of body weight (Table I,B). Thus, on the average, the stomachs of large fish contained more food as a percentage of body weight than the stomachs of small fish. Fish between 250-300 mm showed a diversity of fish prey ranging in length from 5.0 to 9.0 cm (10 taxa represented), whereas fewer taxa were recovered from smaller fish. In conclusion, differences in food habits with size appear to be largely a function of the actual size of the mouth rather than of selectivity.

Seasonal variation

Little seasonal variation in food habits within the study area was noted. Table II,A shows the seasonal variation in diet of hake as a percentage of occurrence and in total number and weight of items; from

this table it is evident that, during fall, the variety of organisms that hake fed upon was greatest.

Animal food was dominated in almost all seasons by euphausiids, mysids, decapods and fish. Euphausiids (*Thysanopoda aequalis*, *Thysanopoda* sp., *Euphausia* sp. and *Stylocheiron* sp.) were consumed heavily from fall to winter and in limited amounts at other seasons (*Euphausia krohni*, *Thysanopoda* sp.). Mysids with the species *Leptomysis mediterranea* and *Lophogaster typicus*, of which the last appears to be the most important played a considerable part in the diet during spring and summer ($f = 39.0-49.9\%$). Decapods and cephalopods were present primarily during winter and secondarily during spring, but items have not been found to be important in the food habits of hake during the rest of the year.

Considering the high frequency of occurrence ($f = 24.0-47.5\%$) and the percentage weight of food items ($Cw = 72.4-86.2\%$) fish were the main food of hake the whole year round. The percentage composition of fish prey declined abruptly from winter ($Cn = 12.4\%$) to spring ($Cn = 1.6\%$) and then rose slowly in summer ($Cn = 4.1\%$).

Overlap and feeding habits

From the examination of the relative proportions of items in the diets of hake in the study area throughout the year two generalisations can be made; (a) the number of species eaten was not large and those extensively utilized were relatively few, and (b) although the same few species were repeatedly taken by hake, their respective proportions in the diet were different.

The second point is demonstrated when the relative proportions of different prey of hake of different areas, age classes and seasons are compared. The similarity of diet between the above variables was calculated using the similarity index. Table II,B presents the results of the calculated (cl) values for all possible combinations of categories; however, we examined the results of overlap across each of the size classes, areas and seasons individually since they are physically meaningful.

It is clear from (cl) values, in Table II,B, that the proportion of different prey-species taken by the hake are similar for all study variables, as in all comparisons (cl) exceeds 60. Although all the (cl) values for pairs of related variables show that the examined parameters are significantly similar, it is observed that the values of some similarity indices are relatively lower, fluctuating from 60 to 80.

Table II,B indicates that the lowest similarity indices (> 80) were found for the pair of related parameters with the code numbers 7/8 and 8/10 (winter-spring, spring-fall). A relatively low similarity was found between the Corinthian and the

Patraikos Gulfs (cl = 80), the Corinthian Gulf and the Ionian Sea (cl = 83), and spring and summer (cl = 80). The lower contribution of euphausiids to the hake diet in spring, as compared with summer, combined with the higher presence of mysids, accounts for the low similarity of the diet between spring and summer. The predominance of fish in the hake diet in the Corinthian Gulf, euphausiids in the Patraikos Gulf and mysids in the Ionian Sea, seems to be the main reason for the disparity in the studied area. The relatively high similarity between the different size groups (cl = 91-100), on the other hand, suggests that size plays an insignificant role in the diet of hake, especially between size classes 50-150 and 150-200 mm.

This comparison of diets emphasises the above two conclusions, namely that relatively few major food groups are used by predators and that the main differences between diets are caused by different degrees of utilization of the same group rather than feeding on entirely different groups. Thus the major types of food consumed by hake did not change throughout the year, although their relative importance changed. For example, euphausiids were important the whole year round ($Cn = 77-97\%$) except spring ($Cn = 48.0\%$). Seasonal and geographical variations in the proportion of food taken reduce the similarity of the diets.

DISCUSSION

Few detailed reports are available for hake feeding habits in the Mediterranean Sea. The results obtained from this study on the food spectrum in the Patraikos and Corinthian Gulfs and the Ionian sea agree with those of Karlovac (1959) for the Adriatic Sea and Caragitsou and Tsimenidis (1977) for the Saronikos Gulf. All authors report distinct size-related differences in hake food habits; the young fishes feed almost exclusively on crustaceans and the large ones on fishes.

Hake appears to be primarily a benthopelagic feeder from recruitment to the adult stage during all seasons of the year and throughout the Patraikos and Corinthian Gulfs and Ionian Sea. The occurrence of vertically migrating or mesopelagic animals, such as euphausiids, shrimps, squids, in the diet of hake is not unexpected, because these animals may migrate close to the bottom during the day (Pechenik and Troyanovskii, 1970).

The number of empty stomachs was high and varied according to the area (32.4-52.1%), the season (36.7-43.8%) and the size (26.7-52.4%). In the Patraikos Gulf the percentage of empty stomachs was considerably lower than in the Corinthian Gulf and the Ionian Sea (Table I). The large proportion of empty stomachs in the last two areas might reflect

a scarcity of food supply, while the small proportion in the Patraikos Gulf was attributed to the abundance of young-of-the-year, which feed almost exclusively on crustaceans ($f = 77.0$; $C_n = 99.1\%$).

The absence of a seasonal cycle in food intake in the study area except for a slight increase during spawning time in winter as suggested by the empty stomachs contrasts with most available information in the literature, where it is generally stated that feeding is reduced during spawning. In the present case, lack of this reduction is attributed to the size distribution of the fish, none of which exceeded 30.0 cm, which is reported as the first maturity size for hake in Greek seas (Tsimenidis *et al.*, 1976; Tsimenidis and Papaconstantinou, 1983).

The presence of empty stomachs was generally higher when compared with other areas such as the Saronikos Gulf (Caragitsou and Tsimenidis, 1977), where it ranged from 5.0 to 11.0% and in summer exceeded 41.0%. The percentage of empty stomachs has been used by Rae (1967) as a relative index of feeding rate in a study of geographical, seasonal and diet variations. However, it is known that hake brought to the surface sometimes regurgitate. It is possible that the difference in depth when the catches are hauled will contribute to the regurgitation rate. The actual number of empty stomachs in a sample can therefore be expected to depend on depth, but possibly also on the amount of fish in the catch. Thus conclusions based upon empty stomachs, without special evaluation of this problem cannot be regarded as very reliable for hake.

The overlap of diet was calculated to examine differences in prey species among seasons, areas and sizes. The considerable dietary overlap of hake in the study area raises the difficult problem of interspecific competition. Although the high occurrence of similar food items in the stomach contents of hake suggests competition, it was also necessary to consider if the demand of the hake for these food items in the study was in excess of supply. The analysis of stomachs showed less than 50% of the stomachs examined were more than half filled with food organisms. This indicates a rather limited supply of food organisms, which leads to increased overall competition for food in the hake population of the

study area. The full evaluation of this requires consideration of factors such as the numbers of feeding habits of the fish predators and the distribution and abundance of the invertebrate prey, but this lies beyond the scope of the present study.

REFERENCES

- BLOOM S.A., 1981. Similarity indices in community studies: potential pitfalls. *Mar. Biol. Prog. Ser.*, 5: 125-128.
- CARAGITSOU E. and N. TSIMENIDIS, 1977. The food of hake (*Merluccius merluccius*) in the Saronikos Gulf. *Thalassographica*, 1 (3): 232-244 (in Greek).
- KARLOVAC O., 1959. La nourriture du merlu (*Merluccius merluccius* L.) de la mer Adriatique. *Proc. gen. Fish. Coun. Medit.*, 5 (45): 333-339.
- PECHENIK L.N. and F.M. TROYANOVSKII, 1970. Trawling resources on the North Atlantic continental slope, 65 p. (Israel Program for Scientific Translations).
- RAE B.B., 1967. The food of cod in the North sea and on the west of Scotland grounds. *Mar. Res.*, 1: 1-68.
- TSIMENIDIS N., C. PAPACONSTANTINO and Ch. DAULAS, 1978. Age and growth studies of the hake (*Merluccius merluccius*) in the Saronikos and Thermaikos Gulf. *Thalassographica*, 2 (1): 27-56 (in Greek).
- TSIMENIDIS N. and C. PAPACONSTANTINO, 1985. A preliminary study of the fecundity of the hake (*Merluccius merluccius*) in the Greek Seas. *Inv. Pesq.*, 49 (1): 55-59.
- WINDEL J.T., 1971. Food analysis and rate of digestion. 197-203 in W.E. Ricker, editor. Methods for assessment of fish production in fresh-waters. International Biological Programme, Handbook 3, Blackwell, Oxford, England.
- WALLACE R.K., 1981. An assessment of diet-overlap indexes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 110: 72-76.
- ZARET T.M. and A.S. RAND, 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, 52: 336-342.
- ZUPANOVIC S., 1968. Study of hake (*Merluccius merluccius*) biology and population dynamics in the Central Adriatic. FAO, *St. Rev. gen. Fish. Coun. Medit.*, 32, 24 p.

Reçu le 18 octobre 1985; received October 18, 1985
 Accepté le 15 janvier 1986; accepted January 15, 1986

TYPES OF BOTTOMS AND BENTHIC CNIDARIA FROM THE TRAWLING GROUNDS (LITTORAL AND BATHYAL) OFF CATALONIA (NE SPAIN)

J.M. GILI¹, J.D. ROS² and F. PAGÈS²

¹ Institut de ciències del Mar
Pg. Nacional, s/n.
08003 Barcelona, Spain

² Departament d'Ecologia, Facultat de Biologia.
Universitat de Barcelona
Avda Diagonal, 645. 08028 Barcelona, Spain

BENTHIC CNIDARIA
DISTRIBUTION
ECOLOGY
WESTERN MEDITERRANEAN
BENTHOS
TRAWL FISHING BOTTOMS

ABSTRACT. — From trawling hauls carried out along the Catalan (NE Spain) shelf, the faunistic composition and the distribution of benthic Cnidaria have been studied, and the bottom communities mapped. 49 species of Cnidaria were collected from hauls made between 5 and 870 m of depth; the most frequent species are those related with muddy-sandy bottoms. Three distinct ecological groups were found by means of principal components and principal coordinates analysis: Anthozoan species widely distributed and frequent in sandy and midddy bottoms; Hydrozoan species locally abundant on sandy and gravelly bottoms; Anthozoan species on sandy and gravelly bottoms. All the species show a high adaptability to the bottom type and to the perturbing effect of trawling, reflected both in their macroanatomical features and in their trophic habits. A bionomic map has been drawn of the prospected bottoms, based on macrofauna composition and relative abundance, and six different types of benthic communities have been distinguished.

CNIDAIRES BENTHIQUES
DISTRIBUTION
ÉCOLOGIE
BENTHOS
MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE
FONDS A CHALUTAGE

RÉSUMÉ. — A partir de pêches au chalut réalisées le long du plateau continental de la Catalogne espagnole, on a étudié la composition faunistique et la distribution des espèces de Cnidaires benthiques, et on a cartographié les communautés benthiques. On a collecté 49 espèces de Cnidaires provenant de chalutages effectués entre 5 et 870 m de profondeur; les espèces les plus fréquentes sont celles liées aux fonds sablo-vaseux. Trois groupes écologiques ont été décelés, au moyen de l'analyse des données en composantes principales et en coordonnées principales: espèces d'Anthozoaires largement répandues et fréquentes sur des fonds sablo-vaseux; espèces d'Hydrozoaires localement abondantes (faciès) sur des fonds sableux et de graviers, et espèces d'Anthozoaires sur des fonds de sables et graviers. Toutes ces espèces montrent une haute faculté d'adaptation à la nature du fond et à l'effet perturbateur du chalutage, ce qui se traduit soit dans les caractéristiques macroanatomiques, soit dans les coutumes alimentaires. On a réalisé une carte bionomique à partir des données de composition et abondance relative de la macrofaune, et on a distingué six types différents de communautés benthiques.

INTRODUCTION

The Catalan continental shelf is one of the areas more intensely exploited by commercial trawl fishing in the Western Mediterranean. This fishing activity has increased very much in the last decades, in contrast with the scarce biological and bionomic knowledge of the bottoms over which the trawl gear acts (Bas *et al.*, 1955; Oliver, 1961, 1968a, 1968b; Guille, 1970; Desbruyères *et al.*, 1972-73; Got, 1973; Serra, 1976), either this knowledge is considered in absolute terms or by comparison to that from the bottoms nearest to the coast, mainly those on hard substrates (Ros *et al.*, 1984, 1985).

With the purpose of knowing better the benthic organisms, mainly those of the macrofauna, both of fishing and of merely biological interest, the Institut de Ciències del Mar of Barcelona sponsored, from June 1981 till January 1983, the AQUDE campaigns (Bas, 1984). During these, all the Catalan coastal area was sampled by means of conventional fishing boats. These campaigns had only one precedent in

the area : the oceanographical campaigns carried out by the Institut d'Estudis Catalans (Maluquer, 1916) at the beginning of this century.

In the present report the results are given of a faunistic and autecological study of the assemblages of benthic Cnidaria of the Catalan continental shelf, from the samples collected during the AQUDE campaigns; also, a preliminary attempt is made to establish the bionomy of the prospected bottoms, as a reference frame to the Cnidaria taxocoenoses. Other taxonomical groups are now being studied from the same samples of the AQUDE campaigns : crustaceans (Castellón & Abelló, 1983), molluscs (Ros *et al.*, in press), fishes (Martín *et al.*, in press), etc.

MATERIAL AND METHODS

The studied samples come from all the Catalan continental shelf, from 5 to 870 m in depth, and were

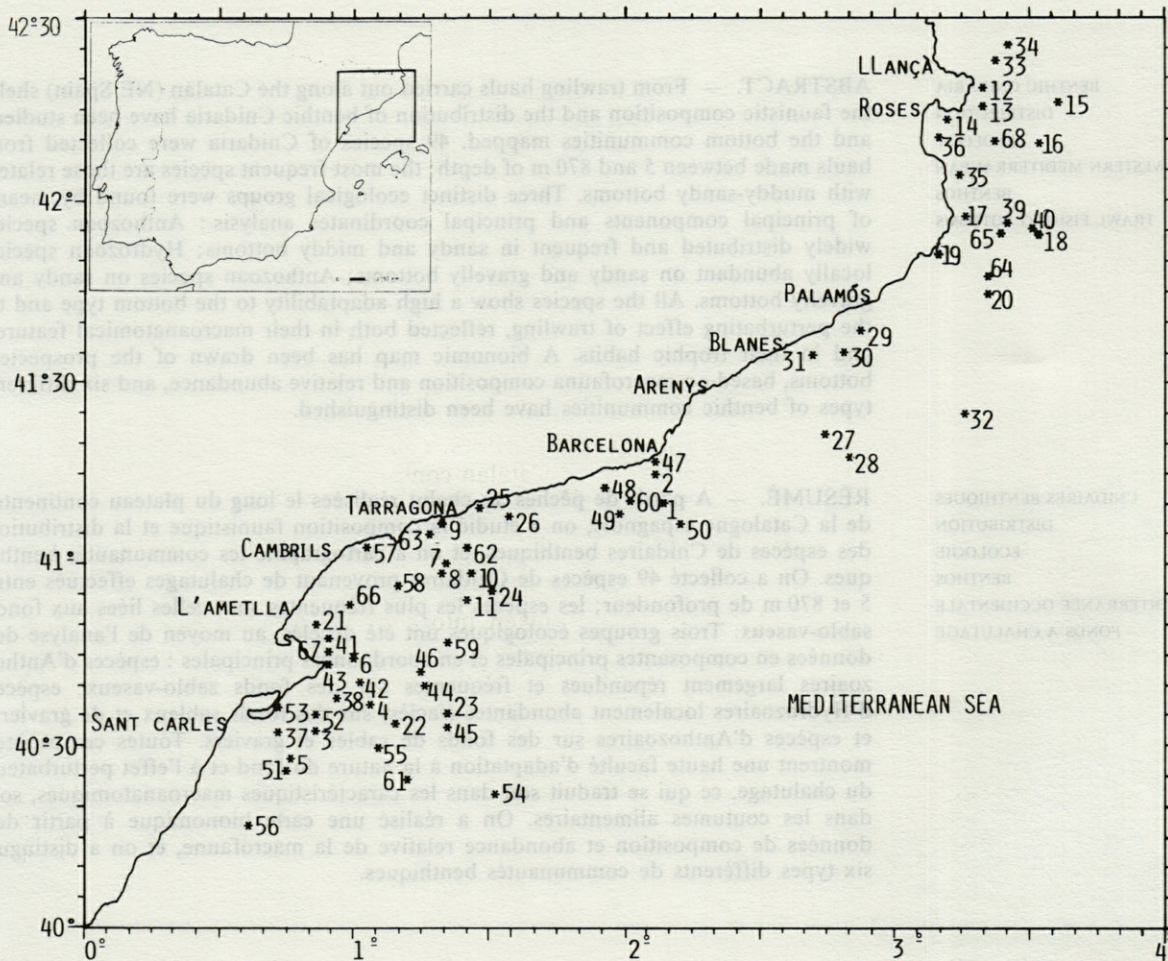


Fig. 1. Distribution of the sampling stations (see Table I for their features). Some other samples, not shown, do not gave Cnidarians; their macrofauna data have nevertheless been used for the drawing of the bionomic map (see text).

collected from June 1981 to January 1983 (Fig. 1; Table I). From a total of 185 samples obtained, there were Cnidarians only in 68; nevertheless, it should be emphasized that nearly all the remaining samples were never separated nor preserved (Camp, personal communication). The kind of sampling carried out makes difficult the quantitative evaluation of these samples, thus both the data and the results should be regarded as semiquantitative or qualitative.

The samples were obtained through the habitual procedures of trawl fishing (Bas *et al.*, 1955; Bas, 1984), with hauls lasting for an hour approximately. Each haul represents a sample of ca. 2 km² of sea bottom; in the whole, the prospected area is estimated between 111 and 185 km² of bottoms of the Catalan continental shelf, approximately extending between 40°15'-43°30' N and 0°30'-3°45' E.

In order to objectivize the distribution process of species and samples in the studied area, both were submitted to an analysis of principal components based on the analysis of discrete variables (Legendre & Legendre, 1979; Cuadras, 1981a, 1981b). Due to the difficulty in quantifying the samples, only those species appearing two or more times in the sampling set were chosen; the observed values were then adjusted to semiquantitative ones by the logarithmic transformation of the initial data (number of individuals or colonies), followed by the rounding of the obtained values up to the immediately superior entire number.

For the qualitative study, the data matrix in values of presence-absence has been used, calculating Jaccard's similarity index (Margalef, 1974). The type of analysis used, that of principal coordinates, seems to be one of the more suitable ones for this kind of data (Cuadras, 1981a; Romero, 1981; Romero & Gili, 1983). It maximizes the resolution in the spatial representation at a reduced dimension and enables to discriminate easily between little differences in species distribution. Only the two first axes have been represented, being the most significant ones.

The analysis used for the quantitative study, principal components multivariate analysis, produces distances comparable to those obtained with the above procedure. These distances are identical when the same factorial matrix is used (Cuadras, 1981a, 1981b). In the study we have started with the matrix of covariances between species and the three first axes have been represented. The interpretation of the factors explained by each axis has been done intuitively at first, by observing the inventories and its characteristics. In addition, and aiming at the suppression of any subjectivity in this interpretation, a simple method has been applied: the samples have been arranged according to their coordinate values, separately for each axis, from the highest positive value to the highest negative one. From the whole of the 68 samples, the first 20 in each end of this

ordination have been selected, and the percentage of these corresponding to each factor has been calculated. Significant percentages (50 %) of samples of a particular characteristic therefore support the previous meaning intuitively given to each axis. The considered factors are: depth (100 m, 100-300 m, 300 m), substrate (mud, muddy sand, sand, gravel), geographic setting (the sampled area has been divided in six zones of similar extent), and species number (as a rough or indirect index of species richness).

To draw the map of the communities, three different sources of information have been taken into account: a) the information from authors who previously studied some region in the area (Desbruyères *et al.*, 1972-73; Ros, 1975); b) the composition and distribution of bottoms according to the fishing maps in which substrate nature is specifically indicated (Bas *et al.*, 1955; Oliver, 1961, 1968a, 1968b); c) the study of the macrofauna collected in the benthos samples of the AQUDE campaigns, either qualitative or semiquantitative ones (abundance or relative frequency), and either in the samples with Cnidaria or in the remaining ones. The procedure followed was to place all the previous information on a bathymetric map, and afterwards to confirm or redrawn the boundaries of the communities defined from the macrofauna data.

The Cnidaria species obtained in this study are fully described in a separate monography (Gili, 1986).

RESULTS

A. Types of bottoms

The sea bottoms of the upper stretches of the Catalan continental shelf are mainly formed by soft substrates of detritic origin. The bottom nature varies according to the geographical area where the sediment settles; river runoff, storm regime and semideep coastal currents are the main factors to be taken into consideration (Pérès, 1982b, 1985). The bottom nature reflects a mixture of terrigenous materials (clay, sands and silts) in the areas nearest to the coast, and of silts and/or muds in the deepest ones (Desbruyères *et al.*, 1972-73; Got, 1973). Bottoms of organogenic origin are not rare, specially those corresponding to the so-called coralligenous (hard substrates) and coastal detritic (soft substrates).

The sand input decreases gradually with depth, although the occurrence of turbidity currents can modify this pattern (Serra, 1976, 1981). This serial distribution of bottoms is in outline, and gives little information of biological interest by itself (Oliver,

TABLE I

Haul	Date	Depth, m			Latitude	Longitude	Trawling Area	Bottom	Dominant Macrofauna species		
		Min	Max	Med							
1	30.06.81	238	293	265	41° 9'9"	2° 6'1"	Barcelona	F-A	Astr.	Bris.	
2	30.06.81	73	82	77	41°14'4"	2° 7'0"	Barcelona	F-A	Micr.	Vere.	Sube.
3	07.07.81	18	20	19	40°35'0"	0°49'6"	Sant Carles	F	Anse.	Ante.	Astr.
4	07.07.81	77	80	78	40°37'0"	1° 4'2"	Sant Carles	F	Hyal.	Astr.	Stic.
5	07.07.81	56	97	78	40°27'6"	0°46'2"	Sant Carles	F	Scap.	Spat.	Hyal.
6	07.07.81	26	37	31	40°30'2"	0°42'2"	Sant Carles	F	Anse.	Ante.	Astr.
7	14.07.81	165	176	170	40°59'0"	1°21'0"	Tarragona	F	Astr.	Alcy.	Vere.
8	14.07.81	86	91	89	41° 1'0"	1°18'5"	Tarragona	F	Ophi.	Mure.	Alcy.
9	14.07.81	52	59	56	41° 6'0"	1°20'5"	Tarragona	F	Spha.	Micr.	Phal.
10	15.07.81	315	363	339	40°57'0"	1°26'5"	Tarragona	F	Cass.	Micr.	Thec.
11	15.07.81	388	748	568	40°53'5"	1°25'0"	Tarragona	F	Holo.	Bris.	
12	20.07.81	77	88	83	42°17'6"	3°19'4"	Roses	F-A	Micr.	Alcy.	Pter.
13	20.07.81	110	117	114	42°14'6"	3°21'2"	Roses	F-A	Call.	Micr.	Cali.
14	21.07.81	48	60	54	42°12'6"	3°12'6"	Roses	F-A	Micr.	Pter.	Atri.
15	16.09.81	180	260	220	42°15'4"	3°36'5"	Roses	F-A	Ophi.	Cucu.	Micr.
16	16.09.81	136	192	164	42° 8'0"	3°32'8"	Roses	C	Alcy.	Epiz.	
17	27.07.81	174	220	197	41°56'1"	3°16'2"	Palamós	F-A	Astr.	Luna.	Micro.
18	27.07.81	270	748	509	41°53'6"	3°33'0"	Palamós	F-A	Astr.	Thec.	
19	27.07.81	66	95	80	41°50'0"	3°10'0"	Palamós	F-A	Phal.	Spir.	
20	28.07.81	162	169	165	41°43'7"	3°21'8"	Palamós	F-A	Astr.	Luna.	Micr.
21	20.10.81	26	55	40	40°49'8"	0°50'8"	L'Ametlla	F	Vere.	Ostr.	Astr.
22	21.10.81	220	282	251	40°33'0"	1°21'6"	L'Ametlla	F-A	Astr.	Micr.	
23	21.10.81	121	128	124	40°34'0"	1°20'5"	L'Ametlla	F-A	Scap.	Ante.	Micr.
24	03.11.81	439	476	458	40°56'0"	1°30'5"	Tarragona	F	Holo.	Bris.	
25	04.11.81	35	40	38	41° 9'0"	1°28'5"	Tarragona	F	Call.	Micr.	Vere.
26	04.11.81	66	77	72	41° 7'5"	1°35'0"	Tarragona	C	Micr.	Mure.	
27	10.11.81	443	594	518	41°20'6"	2°46'0"	Arenys	F	Astr.	Ante.	Call.
28	10.11.81	651	769	710	41°17'0"	2°50'6"	Arenys	F	Call.	Penn.	Adam.
29	17.11.81	77	91	84	41°37'6"	2°53'6"	Blanes	A	Micr.	Thec.	Call.
30	17.11.81	91	119	105	41°35'7"	2°48'2"	Blanes	F-A	Alcy.	Micr.	Thec.
31	17.11.81	77	80	78	41°33'4"	2°42'0"	Blanes	F-A	Alcy.	Micr.	Thec.
32	18.11.81	564	580	572	41°24'2"	3°17'2"	Blanes	F	Call.	Astr.	
33	24.11.81	183	366	274	42°32'9"	3°24'5"	Llançà	F-A	Ante.	Scap.	Echi.
34	24.11.81	91	135	113	42°25'0"	3°25'0"	Llançà	F-A	Ante.	Anom.	Echi.
35	12.01.82	62	91	76	42° 2'8"	3°15'8"	Roses	F-A	Alcy.	Thec.	Astr.
36	12.01.82	33	33	33	42° 9'6"	3°10'3"	Roses	F-A	Ostr.	Serp.	
37	26.01.82	16	22	19	40°32'3"	0°43'6"	Sant Carles	F	Atri.	Mure.	Pect.
38	26.01.82	62	62	62	40°37'0"	0°52'2"	Sant Carles	F	Vere.	Pter.	Alcy.
39	02.02.82	320	338	329	41°55'2"	3°26'5"	Palamós	F	Astr.	Thec.	
40	02.02.82	549	871	710	41°54'2"	3°31'2"	Palamós	F	Astr.	Thec.	
41	09.02.82	35	66	50	41°46'8"	0°54'0"	L'Ametlla	F	Phil.	Bris.	Vere.
42	09.02.82	68	75	72	40°39'5"	1° 2'1"	L'Ametlla	F-A	Phil.	Casi.	Vere.
43	09.02.82	9	11	10	40°44'4"	0°54'2"	L'Ametlla	F	Micr.	Phil.	Thec.
44	10.02.82	112	117	114	40°39'0"	1°16'0"	L'Ametlla	F-A	Astr.	Call.	Nati.
45	10.02.82	121	190	156	40°34'0"	1°19'8"	L'Ametlla	F-A	Astr.	Call.	Nati.
46	10.02.82	99	112	106	40°41'0"	1°15'0"	L'Ametlla	F-A	Astr.	Bris.	
47	20.04.82	24	29	26	41°17'0"	2° 6'5"	Barcelona	F-A	Micr.	Vere.	
48	20.04.82	35	40	38	41°11'6"	1°56'4"	Barcelona	A	Vere.	Sube.	Micr.
49	20.04.82	165	174	170	41° 8'0"	2° 0'0"	Barcelona	A	Vere.	Sube.	Micr.
50	21.04.82	605	641	623	41° 6'4"	2°12'8"	Barcelona	F	Astr.	Bris.	
51	04.05.82	62	71	66	40°25'5"	0°45'5"	Sant Carles	F	Apor.	Vere.	Alcy.
52	04.05.82	24	27	26	40°34'3"	0°50'0"	Sant Carles	F	Apor.	Vere.	Alcy.
53	04.05.82	3	6	4	40°35'5"	0°43'7"	Sant Carles	F	Astr.	Apor.	
54	05.05.82	329	587	458	40°21'0"	1°32'0"	Sant Carles	F-A	Astr.	Scap.	Micr.
55	05.05.82	115	146	130	40°29'0"	1° 5'5"	Sant Carles	F-A	Scap.	Astr.	
56	05.05.82	86	89	88	40°16'0"	0°37'0"	Sant Carles	F-A	Scap.	Ante.	
57	11.05.82	46	57	52	41° 2'5"	1° 4'0"	Cambrils	F	Vere.	Epiz.	
58	11.05.82	101	119	110	40°55'2"	1°10'4"	Cambrils	F-A	Vere.	Bris.	Thec.
59	11.05.82	165	192	178	40°46'5"	1°20'8"	Barcelona	F-A	Vere.	Thec.	
60	08.07.82	73	80	76	41°11'0"	2° 2'1"	Barcelona	A	Vere.	Sube.	Micr.
61	14.07.82	150	165	158	40°20'0"	1°16'6"	Sant Carles	F	Serp.	Scap.	Stic.
62	21.07.82	146	166	156	41° 2'4"	1°26'2"	Tarragona	F	Thec.	Cass.	
63	21.07.82	61	65	63	41° 5'0"	1°17'0"	Tarragona	A	Ophi.	Mure.	Alcy.
64	28.07.82	165	167	166	41°46'3"	3°21'4"	Palamós	F-A	Echi.	Atri.	Thec.
65	28.07.82	421	732	576	41°54'0"	3°25'1"	Palamós	F	Astr.	Thec.	
66	26.10.82	46	53	50	40°51'2"	0°53'0"	L'Ametlla	F	Vere.	Thec.	Pter.
67	26.10.82	9	13	11	40°44'1"	0°54'0"	L'Ametlla	F-A	Vere.	Ophi.	Pter.
68	12.01.83	119	122	120	42° 9'2"	3°23'8"	Roses	F	Atri.	Phal.	Alcy.

1961, 1968a, 1968b), although recent sedimentological campaigns have elucidated the nature of the inorganic substrate (Serra, 1976). This is the reason why the biological and faunistic reference information by force must be obtained from general reports on adjacent areas in the Western Mediterranean Sea (Picard, 1956; Pérès & Picard, 1964; Blanc, 1966; Pérès, 1982b, 1985; etc.), and also from the few local reports available, some of them specifically centered on benthic bionomy (Guille 1965; Desbruyères *et al.*, 1972-73), but others dealing only superficially with this subject (Rubió, 1971; Ros, 1975).

The bionomic communities we have differentiated do not show a clear bathymetric zonation: muddy bottoms which are over 100 m in depth in the northern region of the studied coast happen to be at less than 20 m in depth in the southern area (Fig. 2). Although it is to be expected that sedimentation will depend in a great extent on the continental shelf slope, important changes in the distribution of sediments have been found that do not exactly match the bathymetric gradient (e.g., presence of fine mud bottoms in shallow areas). A principal component analysis using the sample data gives a comparable result.

Grosso modo, six communities have been differentiated according to both substrate nature and their associated macrofauna species, as collected during the AQUDE campaigns. These communities (in fact, macrocommunities), are more general than those described by other authors in similar situations (Pérès, 1982b, 1985), in the sense that they lump together a set of communities or facies difficult to separate because of both the type of sampling (see above) and the extreme exploitation of the prospected bottoms, which makes them very uniform and degraded. An attempt is made to assimilate these broad communities to the classical, well established ones, but the above mentioned hindrances must be taken into account. These communities are:

1) **Communities on coastal sands and gravels.** They are mainly soft, coarse to middle-grained bottoms

located near beach zones, down to the first 50 m in depth. These are quite unstable bottoms, with a reduced but specialized macrofauna, whose species burrow into the substrate, excavate only superficially in it or, less frequently, move about on it. The most common species are: *Chamaelea gallina*, *Spisula subtruncata*, *Murex trunculus*, *Turritella communis*, *Aporrhais pes-pelecani*, *Liocarcinus vernalis*, *Lumbriconereis impatiens*, *Bunodactis verrucosa* and *Anseropoda membranacea*. These communities are an heterogeneous mixture of the well sorted sand and surface sand assemblages, the unstable soft bottoms and the coastal detritic assemblage on sands (Pérès, 1982b).

2) **Coastal detritic community.** Up to 100 m in depth. In it dominates what can be termed fragmented hard substrate: small blocks, calcareous debris and concretions, all brought about from nearby areas (e.g., coralligenous bottoms). A great part of this material is formed by living organisms, stuck or not to the blocks, whereas the remainder is made up by organisms well adapted to a high instability and able to modify continuously its settlement. The most representative species in these bottoms are: *Veretillum cynomorium*, *Lophogorgia sarmentosa*, *Hyalinoecia bilineata*, *Suberites domuncula* (with *Pagurus arrosor*), *Maja verrucosa*, *Bonellia viridis*, *Microcosmus sabatieri* and *Ophiothrix fragilis*. This community is in fact a mixture of the coastal detritic as described by Pérès (1982b; see also Gili, 1984) and of the platform coralligenous (Pérès, 1982b; Ros *et al.*, 1985).

3) **Seagrasses meadows.** Species such as *Posidonia oceanica* and *Zostera marina* form dense meadows in some areas of the sampled bottoms, making up a suitable environment to many other species. They are extensively studied communities at low and middle depths (Pérès, 1982a, 1982b; Boudouresque & Meinesz, 1982; Ballesteros *et al.*, 1984; Ros *et al.*, 1985; etc.). The fishing trawling activity brings about an important disturbative effect on them.

Table I. — Main features of the trawling hauls. Latitude and longitude are those of the beginning of the haul. The meanings of the letters for the type of substrate are: F, communities on muddy bottoms; F-A, communities on muddy sandy bottoms; A, communities on sandy and gravelly bottoms; C, communities on coastal detritic bottoms. The meanings of the abbreviations for the dominant macrofauna species are: Adam, *Adamsia palliata* (Bohadsch); Alcy, *Alcyonium palmatum* Pallas; Anom, *Anomia ephippium* (Linné); Anse, *Anseropoda membranacea* (Link); Ante, *Antedon mediterranea* (Lamarck); Apor, *Aporrhais pes-pelecani* (Linné); Astr, *Astropecten irregularis* (Linck); Atri, *Atrina pectinata* (Linné); Bris, *Brissopsis lyrifera* (Forbes); Call, *Calliactis parasitica* (Couch); Cali, *Calliostoma granulatum* (Born); Cass, *Cassidaria echinophora* (Linné); Cucu, *Cucumaria* sp.; Echi, *Echinus acutus* Lamarck; Epiz, *Epizoanthus incrustans* (Duben & Koren); Holo, *Holothuria tubulosa* Gmelin; Hyal, *Hyalinoecia bilineata* Baird; Luna, *Lunatia fusca* (Blainville); Micr, *Microcosmus sabatieri* Roule; Mure, *Murex brandaris* Linné; Nati, *Naticarius hebraeus* (Martyn); Ophi, *Ophidiaster ophidianus* Lamarck; Ostr, *Ostrea edulis* Linné; Pect, *Pecten jacobaeus* Linné; Penn, *Pennatula phosphorea* Linné; Phal, *Phallusia mamillata* (Cuvier); Phil, *Philine aperta* (Linné); Pter, *Pteroides griseum* (Bohadsch); Scap, *Scaphander lignarius* (Linné); Serp, *Serpula* sp.; Spat, *Spatangus purpureus* O. F. Müller; Spha, *Sphaerechinus granularis* Lamarck; Spir, *Spirographis spallanzani* Viviani; Stic, *Stichopus regalis* Cuvier; Sube, *Suberites domuncula* (Olivier) Nardo; Thec, *Thecocarpaceus myriophyllum* (Linné); Vere, *Veretillum cynomorium* (Pallas).

4) **Muddy sands community.** It corresponds to very extended bottoms in the studied area, between 50 and 300 m in depth. They are more frequent in the northern region, where river inputs are less constant, than in the southern one; besides, in this northern area the faunistic composition shows many local variations. The substrate results from an irregular deposition of muds, which mix together with the original sand; this gives to the faunistic assemblage a fluctuating composition. The more abundant species are: *Pennatula phosphorea*, *Pteroides griseum*, *Alcyonium palmatum*, *Antedon mediterranea*, *Eunicella verrucosa*, *Scaphander lignarius*, *Lunatia fusca*, *Squilla mantis*, *Liocarcinus depurator*, *Astropecten irregularis*, *Ophiura texturata* and *Echinus acutus*. This community is a mixture of the shelf-edge detritic assemblage, the coastal detritic and the terrigenous mud-shelf assemblage (Pérès, 1982b, 1985).

5) **Shelf mud community.** Extensively distributed bottoms, specially in littoral areas, near river mouths. Although being affected by continental runoff, they reach up to 1 000 m in depth. Substrate uniformity (muddy nature) is general, but the lower species diversity as compared with the bordering communities is reflected in the presence of a high number of local variations, in the form of dominance facies. The most frequent species, living on the mud or semiburied in it, are: *Stichopus regalis*, *Cidaris cidaris*, *Brissopsis lyrifera*, *Amphiura filiformis*, *Astropecten irregularis*, *Nephrops norvegica*, *Aphrodite aculeata*, *Cassidaria echinophora*, *Nucula sulcata* and *Paraonis gracilis*. This community corresponds clearly to the terrigenous mud-shelf assemblage of Pérès (1982b, 1985).

6) **Bathyal mud community.** These are very uniform bottoms both because of its structure and its faunistic composition (the more important variations occur near the abundant submarine canyons). They extend from the end of the continental shelf up to the bathyal plain. The muddy substrate is of different nature from that of the shelf: being more fine-grained, it is more compact and anoxic. The species diversity is consequently much lower. The more frequent species are: *Isidella elongata*, *Virgularia mirabilis*, *Aphrodite pallida*, *Aristeus antennatus*, *Dendrophyllia ramea*, *Gryphus vitreus* and *Munida perarmata*. This is the bathyal mud assemblage of Pérès (1982b, 1985).

B. Benthic Cnidaria

In the whole of the studied samples a total of 54 Cnidaria species has been identified: 25 Hydrozoa and 29 Anthozoa (Table II). The numbers of individuals or colonies appearing in this table are very low, as correspond to the extreme degradation of these intensely exploited fishing grounds. Nearly all the collected species belong to the macrofauna (epifauna) that some authors consider companion in the soft and detritic bottoms of the continental shelf (Pérès, 1982b); there are also species considered as characteristic or frequent, which can define some of the typical facies in these bottoms (Pérès & Picard, 1964; Pérès, 1982b, 1985; Fredj & Laubier, 1985).

Among Hydrozoans, the dominant species are those able to develop erect colonies arising from swinging and flattened hydrorhizae (*Eudendrium rameum* and *Halecium halecinum*); from polysiphonic hydrocauli nailed as a rachis into the substrate (*Thecocarpus myriophyllum* and *Aglaophenia acacia*); or forming flattened net-like hydrorhizae that give stability to the hydrocauli set making up the colony (*Nemertesia antennina*).

Other Hydrozoan species are epibiont on the above mentioned ones, either occasionally (*Laomedea flexuosa*, *Obelia bicuspidata*) or commonly (*Lafoea dumosa*, *Clytia hemisphaerica*). Other species, as *Sertularella gayi* and *S. polyzonias*, show different strategies according to depth; they are epibiont forms of Gorgonacea and other organisms in shallow bottoms, and large and many-branched colonies growing on swinging hydrorhizae when in deep muddy bottoms.

In the bottoms with sands and gravels nearest to the coast, the apparent species richness is lower. There, the best represented species are those able to grow on small blocks and other substrates (algae and tunics of sea-squirts), their distribution being thus more random (*Eudendrium racemosum*, *Aglaophenia octodonta*, *Antenella secundaria*, *Obelia dichotoma*, etc.).

The Anthozoan species are very representative of the macrofauna of these communities (Pérès & Picard, 1964; Picard, 1965; etc.), in contrast with those collected on rocky bottoms near to the studied ones (Gili, 1982), which are very different from a qualitative point of view. All the species show a high

Fig. 2. — Map of the studied area with the distribution of the types of bottoms considered. 1, shelf mud bottoms; 2, muddy sands bottoms; 3, bottoms of coastal influence (in which rock, sands, gravels and seagrasses meadows down to the 50 m in depth are included; the heterogeneity of these bottoms makes impossible their representation on a map at this scale); 4, coastal detritic bottoms; 5, sand and gravel coastal bottoms; 6, seagrasses meadows; 7, bathyal mud bottoms. Original scale, 1 : 1,000,000. Isobaths are in meters.

Table II. — List of collected species and origin. The number of individuals or colonies of each species is given and, between brackets, the sample number (see Table I).

Class Hydrozoa	<i>Eunicella verrucosa</i> (Pallas 1766) 12(14), 6(28), 4(47), 2(48)
Order Thecata	<i>Eunicella singularis</i> (Esper 1791) 1(14), 1(68)
<i>Hydractinia echinata</i> (Fleming 1828) 1(9), 10(17), 1(18), 1(19), 2(22), 6(27), 1(31), 1(51), 1(65)	<i>Isidella elongata</i> (Esper 1758) 2(11), 1(14), 1(54), 1(61)
<i>Eudendrium racemosum</i> (Cavolini 1758) 2(3), 2(8), 1(12), 4(38)	<i>Lophogorgia sarmentosa</i> (Esper 1791) 5(7), 4(15), 1(40), 1(63), 1(68)
<i>Eudendrium rameum</i> Pallas 1766 180(13), 12(26)	Order Pennatulacea
Order Thecata	<i>Kophobelemnon stelliferum</i> (Müller 1776) 1 colony on muddy bottoms, fishing grounds off Blanes, 400-500 m depth. Sample location unprecise
<i>Phialella quadrata</i> Forbes, 1848 80(26)	<i>Virgularia mirabilis</i> (Müller 1776) 1(34)
<i>Halecium halecinum</i> (Linné 1758) 36 colonies on muddy bottoms, fishing grounds off Vilanova, 50 m depth. Sample location unprecise.	<i>Funiculina quadrangularis</i> (Pallas 1766) 2(4), 4(23), 5(48), 2(50), 1(54), 3(56)
<i>Lafoea fruticosa</i> (M. Sars 1851) 10(20), 6(55)	<i>Pennatula phosphorea</i> Linné 1758 1(4), 4(15), 1(21), 20(34), 2(47), 1(56), 1(66)
<i>Laomedea calceolifera</i> (Hincks 1871) 3(32)	<i>Veretillum cynomorium</i> (Pallas 1765) 5(7), 3(14), 4(15), 16(21), 2(25), 32(38), 3(41), 2(43), 25(48), 10(49), 5(51), 4(57), 3(58), 2(63), 1(66), 35(67), 1(68)
<i>Laomedea flexuosa</i> Alder 1856 10(3)	<i>Pteroides griseum</i> (Bohadsch 1761) 12(5), 1(6), 4(15), 20(17), 1(37), 7(46), 1(56), 1(66)
<i>Laomedea loveni</i> Allman 1864 180(68)	<i>Cavernularia pusilla</i> (Philippi 1835) 2(17)
<i>Clytia hemisphaerica</i> (Linné 1767) 20(3)	Order Antipatharia
<i>Obelia bicuspidata</i> Clarke 1875 220(68)	<i>Parantipathes larix</i> (Esper 1788) 1 colony on muddy and sandy bottoms, fishing grounds of Blanes canyon, 400-500 m depth. Sample location unprecise
<i>Obelia dichotoma</i> (Linné 1758) 3(3), 15(9), 1(12), 40(68)	Subclass Hexacorallia
<i>Antenna secundaria</i> (Gmelin 1791) 4(38)	Order Actiniaria
<i>Halopteris catharina</i> (Johnston 1833) 25(68)	<i>Mesacmaea mitchelli</i> (Gosse 1853) 2(51)
<i>Nemertesia antennina</i> (Linné 1758) 1(1), 2(3), 6(12), 450(13), 10(14), 12(23), 30(27), 36(28), 36(54), 6(55), 1(57), 1(58), 1(59), 18(62), 35(65), 1(66), 1(67)	<i>Actinauge richardi</i> (Marion 1882) 16(37)
<i>Nemertesia ramosa</i> Lamouroux 1816 10(3), 6(4), 2(8), 2(9), 1(10), 15(12), 120(13), 8(15), 48(27), 30(28), 8(44), 21(51), 5(53), 16(55), 30(62), 1(65), 2(68)	<i>Hormatia coronata</i> (Gosse 1858) 3(2), 6(9), 40(17), 9(19), 12(27), 90(34)
<i>Schizotracha frutescens</i> (Ellis & Solander 1786) 1(4), 30(13), 6(45), 4(62)	<i>Adamsia carcinopados</i> (Otto, 1835) 93(13)
<i>Thecocarpus distans</i> (Allman 1877) 3(4)	<i>Calliactis parasitica</i> (Couch 1838) 5(1), 2(4), 4(8), 6(9), 2(10), 99(13), 2(14), 16(15), 14(16), 160(17), 6(18), 2(22), 8(24), 4(25), 12(27), 220(30), 8(21), 4(38), 1(39), 2(42), 4(44), 4(49), 2(51), 4(52), 4(54), 1(55), 3(64)
<i>Thecocarpus myriophyllum</i> (Linné 1758) 8(3), 1(4), 3(12), 60(13), 10(17), 1(18), 4(20), 24(23), 30(30), 2(40), 10(42), 28(44), 7(46), 2(64), 2(65), 1(68)	<i>Bunodactis verrucosa</i> (Pennant 1777) 50(17), 2(21), 4(23), 16(37)
<i>Aglaophenia acacia</i> Allman 1883 10(62), 1(65)	Order Zoantharia
<i>Aglaophenia elongata</i> Meneghini 1845 1(3), 4(10), 10(62)	<i>Epizoanthus arenaceus</i> (Delle Chiaje 1836) 3(14), 8(26)
<i>Aglaophenia octodonta</i> (Heller 1868) 5(8)	<i>Epizoanthus incrustans</i> (Duben & Koren 1847) 1(14), 9(16), 20(17), 35(23), 20(47)
<i>Sertularella gaudichaudi</i> (Lamouroux 1824) 2(55)	<i>Epizoanthus mediterraneus</i> Carlgren 1935 1(3), 12(5), 10(6), 50(7), 1(9), 10(17), 12(21), 100(23), 2(33), 350(36), 42(38), 5(51), 163(52), 8(57), 1(63), 1(66)
<i>Sertularella gayi</i> (Lamouroux 1821) 1(12), 60(13), 4(23), 4(54), 5(55), 2(62), 2(68)	<i>Epizoanthus paguricola</i> (Roule 1900) 10(3), 10(7), 6(33)
<i>Sertularella polyzonias</i> (Linné 1758) 5(12), 24(23), 10(38), 3(52), 3(53), 7(55), 5(62)	Order Ceriantharia
Class Anthozoa	<i>Pachycerianthus solitarius</i> Andres 1880 1(53)
Subclass Octocorallia	Order Scleractinia
Order Alcyonacea	<i>Caryophyllia smithi</i> Stokes & Broderip 1828 2(32), 72(23), 306(29), 1(55)
<i>Alcyonium palmatum</i> Pallas 1766 8(1), 7(4), 12(5), 1(6), 2(7), 2(9), 13(13), 15(14), 98(15), 14(16), 40(17), 3(18), 1(21), 4(23), 2(25), 30(30), 30(35), 12(36), 2(38), 1(41), 12(42), 16(44), 3(45), 7(46), 22(47), 2(48), 2(49), 7(51), 1(54), 1(60), 1(63), 2(67), 3(68)	<i>Madrepora oculata</i> Linné 1758 3 colonies on muddy and sandy bottoms, fishing grounds of Blanes canyon, 400-500 m depth. Sample location unprecise
<i>Paralcyonium spinulosum</i> (Delle Chiaje 1822) 1(19), 1(25), 2(38)	<i>Dendrophyllia ramea</i> (Linné 1758) 3 colonies on muddy and sandy bottoms, fishing grounds off Blanes, 80-200 m depth. Sample location unprecise
Order Gorgonacea	
<i>Eunicella cavolinii</i> (Koch 1887) 3 colonies on rocky bottoms, fishing grounds off Barcelona, 80-90 m depth. Sample location unprecise	

adaptability to soft substrates, as can be seen by both the development of anatomical structures (e.g., the basal, sterile rachis-like areas in Pennatulacea) and the ability to stick in the substrate and swing on it (of Actiniaria and Zoantharia). Other species prefer hard substrates because of the rigidity of their skeletons (Gorgonaria and Madreporaria), and grow on rocky bottoms covered by a sediment film they can escape from by means of their erect colonies.

In contrast to coastal hard bottoms, in these deeper ones the Pennatulacea and Zoantharia, as well as some Actiniaria, *Alcyonium palmatum* and *Eunicella singularis*, are the dominant groups and species. It is important to emphasize the strategy nearly all the Zoantharia follow: they grow on Gastropod shells carried by Pagurid Crustacea. The two more commonest Actiniaria species, *Calliactis parasitica* and *Hormatia coronata*, adopt the same strategy. In some species this phenomenon is carried further away: the gastropod shell is suppressed and a substitution carcinoecium is formed (*Epizoanthus paguricola*).

In sandy coastal areas, besides some of the dominant species such as *Alcyonium palmatum*, a group of species common to shallower areas, with apparent low diversity and a very heterogeneous distribution of their individuals or colonies, can be found. *Eunicella verrucosa* and *Lophogorgia sarmen-tosa* are the erect forms, while *Bunodactis verrucosa* and *Epizoanthus arenaceus* stick into the substrate.

In depths over 400 m, on the above mentioned rocky substrates, the apparent richness is low; the distribution pattern is quite like the previous case, but the erect species are exclusive. There, the "prairies" of *Isidella elongata* and *Funiculina quadrangularis* develop, together with some enclaves of deep corals such as *Dendrophyllia ramea* and also sporadic colonies of *Parantipathes larix*.

Broadly speaking, the set of the most frequent species (Table II), composed by the large Hydrozoa, the Pennatulacea, Zoantharia and some Actiniaria, is the usual of the taxocoenosis of these Western Mediterranean bottoms, on the bathymetric fringe between 50 and 250 m in depth dominated by detritic sand and mud.

Both types of statistical analysis used give an explained variance rather low: 30.3% in the quantitative analysis (with 12.9, 9.4 and 8.0% in the three first axes). The fact that a clear gradient is not found to stand out one or another of the different factors responsible for the Cnidarian species distribution, confirms the homogeneity and the sparse distribution of the studied populations.

Besides, the analysis using presence data does not consider abundance an essential factor. The first axis separates species according to the nature of the substrate, and segregates lightly the more frequent species on sandy bottoms (positive values) from the ones more frequent on muddy bottoms (negative

values). The broad occurrence of the muddy sandy bottoms places the commonest species on the middle zone of the analysis space (Fig. 3). The second axis discriminates in relation to depth: the species whose distribution is more superficial appear with positive values, and the deeper ones with negative values. However, the wide distribution in depth of the different kinds of bottoms (Fig. 2) makes this factor not be paramount in explaining the distribution of a great part of species. In any case, this does not happen when species as *Isidella elongata*, whose distribution is more linked to depth, are taken into account.

As a whole, a group of species is clearly both more frequent and characteristic of the taxocoenosis in the continental shelf. This group is basically made up by large and middle size Anthozoa that not always are together but nevertheless are very common in sandy-muddy bottoms between 50 and 300 m in depth (Fig. 3, A). This group clearly belongs to the terrigenous mud-shelf assemblage of Pérès (1982b, 1985), and to our muddy sands community (see above).

Both factors altogether, depth and substrate, cluster the Hydrozoa at one side of the coordinate plane defined by the analysis axes (Fig. 3, B). They are widely distributed species, not quite frequent as a whole, and at the same time more casual; they are more abundant in the terrigenous mud-shelf assemblage of Pérès (1982b, 1985) and our shelf mud community (see above).

A third group of species (Fig. 3, C), whose allotment is more difficult because they present few individuals along all the sampling, corresponds to detrital and sandy bottoms (our communities 1 and 2, and, in part, the coastal detritic assemblage of Pérès, 1982b, 1985).

All that has been said above is confirmed by the analysis from quantitative data. In it, the explained variance by each axis is slightly higher, but the first one takes mainly into account the starting information, that is, species frequency. Thus, this axis puts apart the most abundant species and, at the same time, of more local distribution (although this circumstance be casual in the whole of the sample spectrum), from those more broadly distributed, but with a lesser number of individuals. Depth is reflected along the second axis, but somewhat blurry. Just like in the above analysis, the substrate is the most obvious factor in explaining the species distribution, in particular in the more specialized and localized taxa. The substrate as a factor (defined by the third axis, whose explained variance is somewhat lower than that of the second axis, or depth), together with dominance or frequency, represent in the analysis two groups similar to those obtained from the qualitative analysis (Fig. 4). On the one hand, the commonest and widely distributed Anthozoa, which form a compact cluster of species characteristic of the taxocoenosis in these bottoms

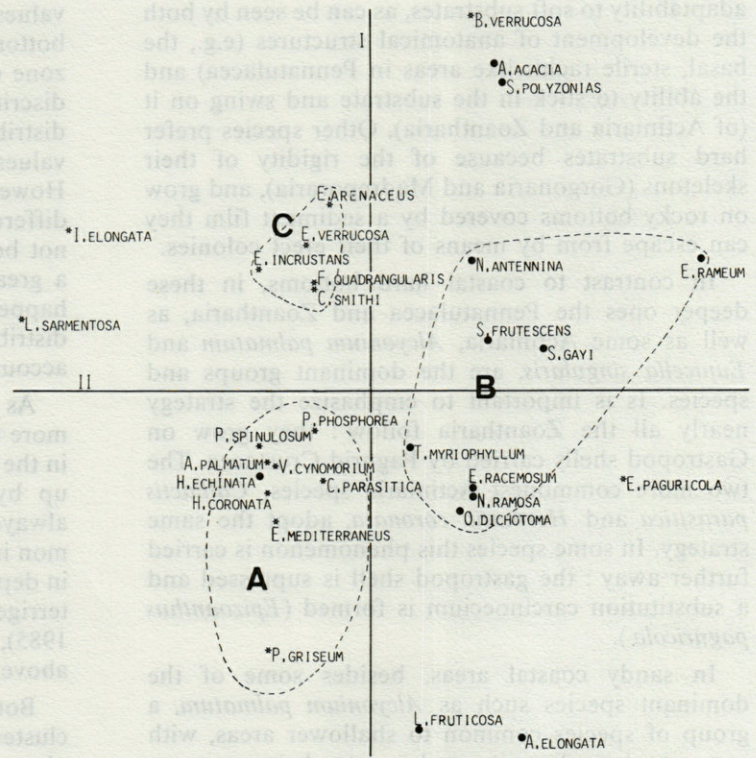


Fig. 3. — Representation of the first two axes in the principal coordinate analysis. Dots : Hydrozoa species; asterisks : Anthozoa. The enclosed groups are : A, Anthozoa on sandy and muddy bottoms (broadly distributed species on the whole of the continental shelf); B, locally abundant Hydrozoa, mainly on gravelly and sandy bottoms; C, Anthozoa on sandy and gravelly bottoms.

(Figs. 4A, A and 4B, A), and, on the other, the Hydrozoans (Figs. 4A and 4B). The latter are less frequent in the sampling, but when collected they yield a high amount of colonies. A third group is also formed by the species having a higher frequency in sandy and gravelly bottoms (Figs. 4A, C and 4B, C).

In this analysis, depth is a factor confusing somewhat the species distribution. Some of these species, such as *Veretillum cynomorium* and *Pennatula phosphorea*, are kept apart from the group of characteristic species because, they present some specimens at higher depths than the remainder, but they cannot be considered as habitual in these deeper bottoms.

The scale change in one dimension (axis I) between the qualitative and the quantitative analysis above causes the less frequent species in the first analysis to move away from the ones that in the whole make the group more characteristic in these bottoms (Figs. 3 and 4).

DISCUSSION

The sampling system used, trawl fishing, acts on the macrofauna (the mesh diameter of the trawl net is over 0.5 cm), and in addition selects the epifauna

and also the endofauna which settles in the first centimeters of the sediment, but not the one burrowing more deeply. This type of sampling is unusual in biological oceanography, and it affects greatly the spectrum of collected species (Eleftheriou & Holme, 1984). So, the obtained data are only comparable, at the level of distribution of great associations and communities of the macrofauna, to those obtained by other authors also as a result of qualitative observations or semiquantitative sampling.

The set of collected species includes neither those that live completely buried into the sediment (infauna, endofauna) nor those of small size, such as *Eloactis mazeli*, highly representative of these bottoms (Pères, 1982b). The type of sampling is responsible for these exclusions.

Although the description, using phytosociological techniques, of the communities on soft and detritic coastal bottoms conveys to a static and sometimes superficial approach of them, the results thus obtained are a valuable contribution as a starting point for subsequent structural and dynamic studies. In addition to plants, the micro- and meiofauna organisms, like the endobiont macrofauna, all intimately linked to the substrate nature, have been the groups traditionally chosen for such approaches (Pères & Picard, 1964; Sanders & Hessler, 1969; Thiel, 1975; Pères, 1982b; etc.). That is why the role of the epifauna has remained a secondary one (as companion fauna), its presence depending very often on

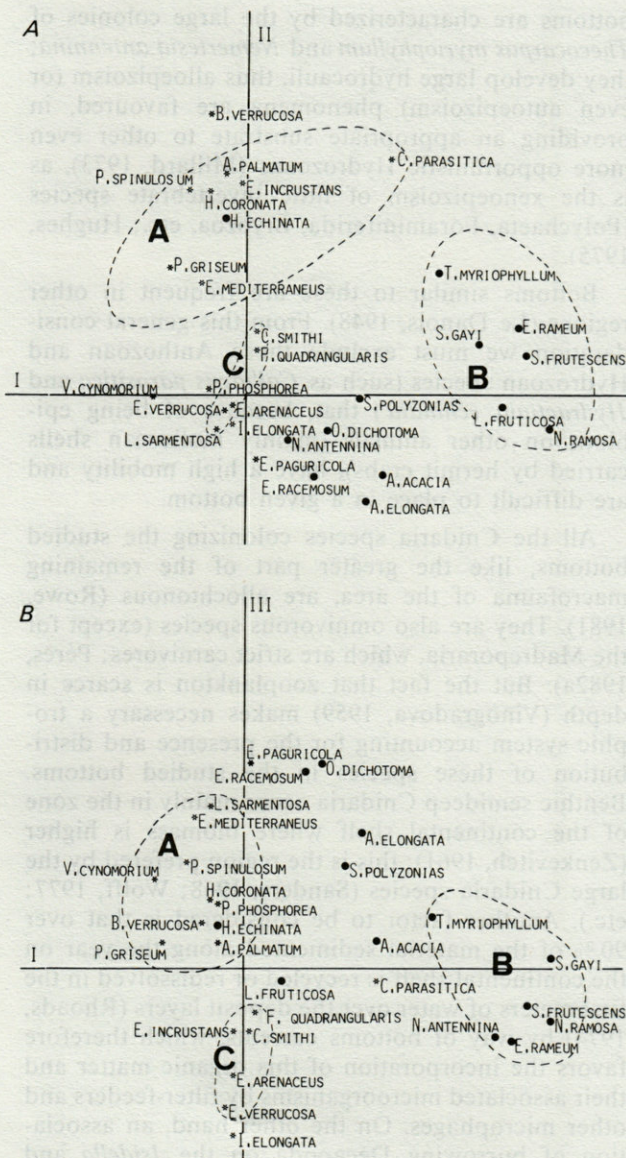


Fig. 4. — A, représentation of the first two axes in the principal component analysis. Symbols and groups as in Fig. 2. B, Representation of axes I and III in the principal component analysis. Symbols and groups as in Fig. 2.

fortuitous and local phenomena; the opposite situation is true when dealing with hard substrata (Pérès & Picard, 1964; Pérès, 1982b; Ros *et al.*, 1984, 1985; Gili & Ros, 1985b; etc.). It follows that the ecological role of Cnidaria, as well as that of other groups of the macrofauna, is not well known in such bottoms.

Therefore, our aim has been focused on the study of the behaviour of the Cnidaria taxocoenosis in these littoral and bathyal communities. The obtained information has been limited by three factors: the selective sampling method; the lack of any previous study of such a magnitude along the Catalan (or Mediterranean Iberian) coasts — which compels to

compare our results with those of more general studies on the fauna of these bottoms —; and the need to appeal to very specific studies on the biology of some of the collected species, in order to generalize on other faunistic, repartition and bionomic aspects.

It must be emphasized, in relation to the abundance of some species, that they are also considered abundant and frequent on the detritic bottoms of the Mediterranean continental shelf (Picard, 1965; Pérès, 1982a) and in those of the North Atlantic Ocean (Holme, 1966; Glémarec, 1969). This is the case with *Veretillum cynomorium*, *Pennatula phosphorea* and *Pteroides griseum*, which are characteristic of coastal bottoms of detritic origin with muddy sand (Pérès, 1985). Some of our data agree with those obtained in areas very close to (or included within) the studied one (Guille, 1965, 1970; Desbruyères *et al.*, 1972-73), in the sense that some Anthozoans belong to the most representative macrofauna of the semi-deep bottoms of the continental shelf.

The studied bottoms show a rather continuous, gradient like seriation of subcommunities and adjacent communities (on the basis of the considered taxocoenosis). This was to be hoped, both because of the soft bottoms general, rather homogeneous features, and also of the characteristics of these bottoms in particular: they are subjected to trawl fishing, sometimes and in some places very intensely, which in some way further uniformizes the communities. However, some of the collected species could come to form facies because of their local abundance. Among them we can mention the Hydrozoans facies or bottoms (characterized by *Nemertesia antennina*, *Theocarpus myriophyllum* and *Schizotricta frutescens*), which have been observed in some other areas of the Western Mediterranean (Picard, 1965; Pérès, 1982b, 1985) and even in the North Atlantic (Buchanan, 1963).

The deeper Pennatulacean and Gorgoniarian bottoms are also considered usual or frequent in the mediterranean (Picard, 1965) and in the North Atlantic (Bay of Biscay: Glémarec, 1973; other areas: Le Danois, 1948), or even along the Senegal coast, in West Africa (Longhurst, 1958). Curiously enough, in this last paper a very similar association to the one found by us in the Catalan coasts is described. It is formed by the commonest Anthozoan species (see Figs. 3 and 4): *Veretillum cynomorium*, *Pennatula phosphorea*, *Pteroides griseum* and *Alcyonium palmatum*. On the other hand, the so-called deep coral bottoms in the Mediterranean (Carpine, 1970; Pérès, 1982b, 1985) have only been sampled during the AQUDE campaigns at the deep trawling grounds off Blanes.

The greater part of the collected species shows preference for the middle region of the shelf and species richness decreases gradually according to depth. It is a region where the continental slope is

less steep, the continental sedimentary input steadier and the environmental stability is thought to be higher than that of the surrounding areas. The conjunction of these three factors could explain why Cnidarian species show preference for this horizontal strip going from 50 to 250 m in depth (Sanders, 1968; Sanders & Hessler, 1969; Thiel, 1975; Wolff, 1977; Pérès, 1975; etc.). In so wide an area of colonization, more important than depth or substrate nature is the entry of the necessary food the paramount factor among all those mentioned (Thiel, 1975). This could explain why the samples coming from shallower areas located near major river outflows (as the Ebro river delta shelf) present a higher species richness than the corresponding upper coastal areas.

The use of quantitative data in the statistical analysis allows to better observe the species distribution, in spite of the big size of the sampled area and of the relative uniformity of the bottom. This is revealed by a more obvious clustering of the species in the spatial representation when the two more significant factors, frequency and substrate, are considered (Fig. 4). In addition, the first factor can also segregate the most opportunistic and pioneer species from the more perennial ones or better adapted to the substrate in which they live (see below).

With regard to substrate, it is to be expected that sandy and muddy bottoms at middle depths show an intermediate situation between the superficial sandy and silty-muddy bottoms and the deeper, muddy ones. This situation can be understood as an attribute of the higher stability of these intermediate bottoms as opposed to the more littoral ones, with regard to the turnover rate of deposits and to the hydrodynamism influence. These intermediate bottoms are in turn less stable than the deeper ones, but they benefit from a more regular entry of nourishment in the form of organic matter. In these bottoms the highest dominance of the taxocoenosis species better adapted to soft bottoms is to be found. Mainly Alcyonaria and Pennatulacea are the best represented groups. In addition, their species show a higher stability of their own, as a long life and high biomass reveal. On the contrary, another group of species is more opportunistic in what concerns its distribution, and can be found in less precise situations and places along the studied area. Such species possess a small biomass and a short life, as happens with many Hydrozoans. Because of their opportunistic and pioneering character they can build up large circumstantial populations.

Both types of analysis clearly segregate the Hydrozoa (dots in Figs. 3 and 4) from the Anthozoa (asterisks in Figs. 3 and 4), as a further evidence of the differing ecological strategies in these groups. (See additional considerations on *r* and *K* strategies in Cnidarians in Gili & Ros, 1985a). The Hydrozoan

bottoms are characterized by the large colonies of *Thecocarpus myriophyllum* and *Nemertesia antennina*; they develop large hydrocauli, thus alloepizoism (or even autoepizoism) phenomena are favoured, in providing an appropriate substrate to other even more opportunistic Hydrozoans (Millard, 1973), as is the xenoepizoism of little invertebrate species (Polychaeta, Foraminiferida, Bryozoa, etc.; Hughes, 1975).

Bottoms similar to these are frequent in other regions (Le Danois, 1948). From this general consideration we must exclude those Anthozoan and Hydrozoan species (such as *Calliactis parasitica* and *Hydractinia echinata*) that, because of being epibiont on other animals (mainly molluscan shells carried by hermit crabs), have a high mobility and are difficult to place in a given bottom.

All the Cnidaria species colonizing the studied bottoms, like the greater part of the remaining macrofauna of the area, are allochthonous (Rowe, 1981). They are also omnivorous species (except for the Madreporaria, which are strict carnivores; Pérès, 1982a). But the fact that zooplankton is scarce in depth (Vinogradova, 1959) makes necessary a trophic system accounting for the presence and distribution of these species in the studied bottoms. Benthic semideep Cnidaria occur mainly in the zone of the continental shelf where biomass is higher (Zenkevitch, 1961); this is the region preferred by the large Cnidaria species (Sanders, 1968; Wolff, 1977; etc.). Another factor to be considered is that over 90% of the material sedimented along the year on the continental shelf is recycled or redissolved in the first meters of water over the deposit layers (Rhoads, 1974) by way of bottoms currents, which therefore favors the incorporation of this organic matter and their associated microorganisms by filter-feeders and other microphages. On the other hand, an association of burrowing Decapoda on the *Isidella* and *Funiculina* bottoms has been observed (Vaissière & Fredj, 1964; Fredj & Laubier, 1985); these Crustaceans dig constantly up the bottom and resuspend the deposited material. The same authors have observed small vertical currents on *Kophobelemnion* bottoms, at a lesser depth.

Therefore, it is to be expected that in bottoms in which the input of food resources is enough, Coelenterate species can settle, although such trophic entry does not allow high densities, because such organic matter is not quite energy-rich (Wangersky, 1978) and its supply, in any case, is discontinuous. This fact is counterbalanced by a reduced number of predators (or, at least, of known predators) of the species colonizing these bottoms.

To sum up, it is to be expected that although a gradual decrease can happen in the number of species from the littoral zone to the end of the continental shelf, in this middle zone between 50 and 200 m several Cnidarian populations, diverse

and well established, settle. Their species, although not representative of the whole benthic community, are significative in the sense they show the strategies of sessile macrofauna with a high degree of specificity and specialization.

The bottoms where the studied communities settle are intensively and increasingly exploited, because in them the commercial species more prized nowadays can be found. This intensive fishing means that the recovery of these bottoms is more difficult every day. There are no reliable faunistic or quantitative data of any previous time which can be compared with those obtained by us for the studied area. But studies in similar areas by French authors (Picard, 1965; etc.) make us to think on a dramatic decrease of the fauna colonizing such bottoms.

Not only the fishing grounds become impoverished and the replacement of some less resistant species (*K*-strategists) by others (opportunistic, *r*-strategists; Margalef, 1974; Ros, 1976) is favoured, but also the effect of fishing on those bottoms can change their dynamics in unsuspected ways. When, for example, the *Isidella* colonies are torn up by trawl nets, the eggs of Cephalopods and Squalids are damaged and lost, together with other epibiont organisms. Adult Cephalopods and Squalids are common predators of the Crustacea of commercial interest, like the red shrimp (Vayssière & Fredj, 1964; Fredj & Laubier, 1985); their elimination can provoke a momentary overpopulation of these Crustacean Decapoda.

ACKNOWLEDGMENTS. — Jordi Camp was in charge of the benthic fauna program of the AQUDE campaigns; we thank him his interest in giving us the samples and all his information and suggestions. Pere Lluís Colomer and Antoni García helped in the early stages of species separation. The contribution of Joaquim Murillo to the statistical analysis of data was essential. Dr. Ramon Margalef read the original and made valuable comments.

REFERENCES

- BALLESTEROS E., GARCIA A., LOBO A. & ROMERO J. 1984. L'alguer de *Posidonia oceanica* de les illes Medes. In: Els sistemes naturals de les Illes Medes (J.D. Ros, I. Olivella & J.M. Gili, eds.). Arxius de la Secció de Ciències, 73 : 739-759. IEC. Barcelona.
- BAS C., 1984. Evolución de la degradación de comunidades explotadas : análisis dinámico de modelos multiespecíficos en la pesquería mediterránea. Memoir. Research project CAICYT. Mimeo.
- BAS C., MORALES E. & RUBIÓ M., 1955. La pesca en España. I. Cataluña. Instituto de Investigaciones Pesqueras. Barcelona.
- BLANC J.J., 1968. Sedimentary geology of the Mediterranean Sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 6 : 377-454.
- BOUDOURESQUE C.F. & MEINESZ A., 1982. Découverte de l'herbier de Posidonie. *Cah. Parc nat. Port-Cros*, 4 : 1-79.
- BUCHANAN J.B., 1963. The bottom fauna communities and their sediment relationships off the coast of Northumberland. *Oikos*, 14 : 154-175.
- CARPINE C., 1970. Ecologie de l'étage bathyal dans la Méditerranée occidentale. *Mem. Inst. océanogr. Monaco*, 2 : 1-146.
- CASTELLÓN A. & ABELLÓ P., 1983. Bathymetric distribution of some Reptantia Decapoda in the Catalan area (Spain). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 28 (3) : 291-294.
- CUADRAS C., 1981a. Mètodes de representació de dades i la seva aplicació a la biologia. *Col. I. Soc. Cat. Biol.*, 12 : 95-133.
- CUADRAS C., 1981b. Mètodos de analisis multivariante. Eunibar. Barcelona.
- DESBROYÈRES D., GUILLE A. & RAMOS J., 1972-73. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane espagnole. *Vie Milieu*, 23 (2-B) : 335-363.
- ELEFThERIOU A. & HOLME H.N., 1984. Macrofauna techniques. In: Methods for the study of marine benthos (N.A. Holme & A.D. Mc Intyre, eds.) : 140-216. Blackwell. Oxford.
- FREDJ, G. & LAUBIER L., 1985. The deep Mediterranean benthos. In: Mediterranean marine ecosystems (M. Moraitou-Apostolopoulou & V. Kiortsis, eds.) : 109-145. Plenum. New York.
- GILI J.M., 1982. Estudio bionómico y ecológico de los cnidarios bentónicos de las islas Medes (Girona). *Oecol. aquatica*, 5 : 105-124.
- GILI J.M., 1984. El detritic costaner de les illes Medes. In: Els sistemes naturals de les illes Medes (J.D. Ros, I. Olivella & J.M. Gili, eds.). Arxius de la Secció de Ciències, 73 : 761-766. IEC. Baecelona.
- GILI J.M., 1986. Estudio sistemático y faunístico de los cnidarios de la costa catalana. Ph. D. Thesis. Autonomous University of Barcelona.
- GILI J.M. & ROMERO J., 1983. Estudio de la distribución de los cnidarios bentónicos mediante el método de coordenadas principales. *Misc. Zool.*, 7 : 35-41.
- GILI J.M. & ROS J.D., 1985a. Estudio cuantitativo de tres poblaciones circalitorales de cnidarios bentónicos. *Inv. Pesq.*, 49 (3) : 323-352.
- GILI J.M. & ROS J.D., 1985b. Study and cartography of the benthic communities of the Medes Islands (NE Spain). *PSZN. I. Mar. Ecol.*, 6 (3) : 219-238.
- GLÉMAREC M., 1973. The benthic communities of the European North Atlantic continental shelf. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 11 : 262-289.
- GOTH, 1973. Etude des corrélations tectonique-sédimentation au cours de l'histoire quaternaire du Précontinent Pyrénéo-Catalan. Thèse d'Etat. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- GUILLE A., 1965. Exploration en soucoupe plongeante Cousteau de l'entrée nord-est de la baie de Rosas (Espagne). *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 65 (1357) : 1-12.
- GUILLE A., 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II. Les communautés de la macrofaune. *Vie Milieu*, 21 (1-B) : 149-280.

- HOLME N.A., 1966. The bottom fauna of the English Channel. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 46 : 401-493.
- HUGHES R.G., 1975. The distribution of epizoites on the hydroid *Nemertesia antennina* (L.). *Ibid.*, 55 : 275-294.
- LE DANOIS E., 1948. Les profondeurs de la mer. Payot. Paris.
- LEGENDRE L. & LEGENDRE P., 1979. Ecologie numérique 2. La structure des données écologiques. Masson. Paris.
- LONGHURST A.R., 1958. An ecological survey of the West African marine benthos. *Col. Off. Fish. Publ. London*, 11 : 1-102.
- MALUQUER J., 1916. Treballs oceanogràfics a la costa de l'Empordà. *Treb. Junta Ciènc. Nat. Barcelona*, 1916 : 221-261.
- MARGALEF R., 1974. *Ecología*. Omega. Barcelona.
- MARTÍN P., SÁNCHEZ P. & ROEL B. in press. Análisis de datos de pescas de arrastre relizadas en el litoral catalán. *Segundas Jornadas ictiología Ibérica*. Barcelona.
- MILLARD N.A.H., 1973. Auto-epizoism in South African hydroids. *Publ. Seto mar. Biol. Lab.*, 20 : 23-34.
- OLIVER P., 1961. Carta de pesca de Cataluña. I. Desde el paralelo de cabo Bear a Palamós. *Trab. Inst. Esp. Oceanogr.*, 30 : 1-9.
- OLIVER P., 1968a. Carta de pesca de Cataluña. II. Desde Cabo San Sebastián a Barcelona. *Ibid.*, 35 : 1-11.
- OLIVER P., 1968b. Carta de pesca de Cataluña. III. Desde Barcelona a cabo Tortosa. *Ibid.*, 36 : 1-11.
- PÉRÈS J.M., 1982a. Structure and dynamics of assemblages in the benthos. *In* : Marine Ecology. V. Ocean Management. I (O. Kinne, Ed.) : 119-186. John Wiley. Chichester.
- PÉRÈS J.M., 1982b. Major benthic assemblages. *In* : *Ibid.* : 373-522. John Wiley. Chichester.
- PÉRÈS J.M., 1985. History of the Mediterranean biota and the colonization of the depths. *In* : Western Mediterranean (R. Margalef, ed.) : 198-232. Pergamon Press. Oxford.
- PÉRÈS J.M. & PICARD J., 1964. Nouveau manuel de biomie benthique de la mer Méditerranée. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 31 (47) : 1-137.
- PICARD J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocénoses marines de substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Ibid.*, 52 : 3-160.
- RHOADS D.L., 1974. Organism-sediment relations on the muddy sea floor. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 12 : 263-300.
- ROMERO J., 1981. Empleo de métodos numéricos en la tipificación de comunidades algales. *Oecol. aquatica*, 5 : 21-34.
- ROS J.D., 1975. Opisthobranchios (*Gastropoda* : *Euthyneura*) de las costas ibéricas. *Inv. Pesq.*, 39 (2) : 269-372.
- ROS J.D., 1976. Problemàtica de la fauna de les aigües marines. Peixos i Invertebrats marins. *In* : Natura, ús o abús? Llibre Blanc de la Gestió de la Natura als Països Catalans. (R. Folch, ed.) : 194-198-229-230. Barcino. Barcelona.
- ROS J.D., OLIVELLA I. & GILI, J.M. (Eds.), 1984. Els sistemes naturals de les illes Medes. Arxius de la Secció de Ciències, 73. Institut d'Estudis Catalans. Barcelona.
- ROS J.D., ROMERO J., BALLESTEROS E. & GILI J.M., 1985. Diving in a deep blue sea : the benthos. *In* : Western Mediterranean (R. Margalef, ed.) : 233-295. Pergamon Press. Oxford.
- ROS J.D., GILI J.M. & PAGÈS, F. in press. Moluscos semiprofundos de la plataforma continental catalana. *Inv. Pesq.*
- ROWE G.T., 1981. The deep-sea ecosystem. *In* : Analysis of marine ecosystems (A.R. Longhurst, ed.) : 235-267. Academic Press. London.
- RUBIÓ M. 1971. Contribución al estudio de la fauna bentónica del litoral de Blanes. Res. tesis doctoral. Univ. Barcelona.
- SANDERS H.L., 1968. Marine benthic diversity : A comparative study. *Amer. Natur.*, 102 : 243-282.
- SANDERS H.L. & HESSLER R.R., 1969. Ecology of the deep-sea benthos. *Science*, 163 : 1419-1424.
- SERRA J., 1976. Le précontinent catalan entre le cap Begur et Arenys de Mar (Espagne) : structure et sédimentation récente. Thèse d'Etat, Université de Perpignan.
- SERRA J., 1981. Els canyons submarins del marge continental català. *Treb. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 9 : 63-67.
- THIEL H., 1975. The size structure of the deep-sea benthos. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 60 (5) : 575-606.
- VAISSIÈRE R. & FREDJ G., 1964. Contributions à l'étude bionomique de la Méditerranée occidentale (Côte du Var et les Alpes maritimes-côte occidentale de Corse). 5. Etude photographique préliminaire de l'étage bathyal dans la région de Saint-Tropez (ensemble A). *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 64 (1323) : 1-70.
- VINOGRADOVA N.G., 1959. The zoogeographical distribution of the deep-water bottom fauna in the abyssal zone in the ocean. *Deep Sea Res.*, 5 : 205-208.
- WANGERSKY P.J., 1978. Production of dissolved organic matter. *In* : Marine Ecology. IV. Dynamics (O. Kinne, ed.) : 115-220. John Wiley. Chichester.
- WOLFF T., 1977. Diversity and faunal composition of the deep-sea benthos. *Nature*, 267 : 780-785.
- ZENKEVITCH L., 1961. Certain qualitative characteristics of the pelagic and bottom life of the ocean. *In* : Oceanology (M. Sears, ed.). Amer. Ass. Adv. Sci., 67 : 323-336.

Reçu le 14 janvier 1986; received January 14, 1986

Accepté le 3 mars 1986; accepted March 3, 1986

DIETS OF RAINBOW TROUT (*SALMO GAIRDNERI*) IN A THERMALLY CONSTANT STREAM

Gad DEGANI (*), H.J. BROMLEY (**), R. ORTAL (**),
Y. NETZER (*), N. HARARI (**)

(*) MIGAL, Galilee Technological Centre, Kiryat Shmona, 10200 Israël

(**) Department of Zoology, Hebrew University of Jerusalem, Israël

CONTENUS STOMACaux
INVERTÉBRÉS
TRUITES
RIVIÈRES

RÉSUMÉ. — Nous avons étudié les contenus stomacaux de 75 truites « arc-en-ciel » (*Salmo gairdneri*) capturées dans la rivière Dan (Nord de l'Israël) dont la température de l'eau se maintient entre 15 et 16° toute l'année. Longueur des Poissons examinés : 13 à 40 cm. Les principaux groupes ayant servi de proie sont : Amphipodes (73 % du total des aliments récupérés), Epheméroptères (9 %), Trichoptères (5 %), Diptères (3,5 %) et Gastéropodes (5 %). Les groupes d'Invertébrés trouvés dans l'estomac des Truites, comme par exemple *Gammarus sp.*, Trichoptera variaient tout au long de l'année.

STOMACH CONTENTS
INVERTEBRATES
RAINBOW TROUT
STREAM

ABSTRACT. — An examination was made of the stomach contents of 75 individuals of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) caught in the Dan River, northern Israel, where the water temperature is 15-16 °C year around. The fish examined were between 13 and 40 cm in length. The major groups of prey animals found were : Amphipoda (73 % of total food items recovered), Ephemeroptera (9 %), Trichoptera (5 %), Diptera (3.5 %) and Gastropoda (5 %). The invertebrate groups found in the trout stomachs, for example *Gammarus sp.*, Trichoptera, varied during the year.

INTRODUCTION

This paper describes feeding by rainbow trout (*Salmo gairdneri*), on benthic and drifting invertebrates in a thermally stable ecosystem, the Dan River in Northern Israel. The Dan River is characterized by very constant temperatures of 15-16 °C throughout the year (Degani and Mendelsohn, 1979), and high values of dissolved oxygen ranging between 5.6-7.4 ppm. (Degani *et al.*, 1985).

Many works have studied the relationship between fish and their prey e.g. Ringler, 1979, English 1983; Knapp and Solter, 1983; Kwain, 1983; Ringler and Brodowski 1983; Sigler *et al.*, 1983; Ringler and Brodowski (1983) pointed out that analyses of the role of fish predation in a stream community structure have largely been based on lentic or marine systems. Allan (1978) has considered the influence

of trout predation on the ecology and evolution of stream invertebrates, and several studies have dealt with foraging by trout on drifting prey both in the field (e.g. Metz 1974; Griffith 1974; Allan 1982) and under laboratory conditions (Ringler 1979; Wankowski 1979). These studies have shown the importance of the prey size in governing diet selection. Ringler and Brodowski (1983) also indicated that the role of prey density, on the other hand, seems to have received less attention, particularly with regard to the relationship between food consumption and prey density. Ivlev (1961) concluded that fish feeding was largely dependent on the concentration and distribution of prey.

The object of the present study was to describe predation by rainbow trout during the whole year in a stable ecosystem. This work will later be compared to on-going studies of drifting and benthic fauna in the same ecosystem.

MATERIAL AND METHODS

The flow of the Dan river starts abruptly from a large spring and within a distance of 100 m attains a mean flow rate of $8 \text{ m}^3 \text{ S}^{-1}$ total phosphates ($40 \mu\text{l}$, conductivity : $340 \mu\text{mho}$, pH : 7.6-7.9). The river flows for a distance of approximately 2.5 km before splitting into a series of 5 branches (Degani *et al.*, 1985). The station for trout collection was about 1.5 km below the spring and 300 m from trout farms. In this area the river is about 40 m wide and the depth varies between 0.5-2 m. Rainbow trout (*Salmo gairdneri*) are an introduced species thought to reproduce in the river.

Trout were collected for feeding studies using $10 \text{ m} \times 3 \text{ m}$ gill nets with a graduated mesh size of 1-2 cm. The nets were usually set by 0800 and emptied at 1200.

Trout stomachs were removed in the field and placed first into formalin and then 70 percent alcohol for laboratory analysis. Faunal identifications were made in the Inland Water Environmental Service (IES) laboratory in Jerusalem.

The fish were measured and the sex was determined in most cases.

RESULTS

The length distribution of the rainbow trout (*Salmo gairdneri*) whose stomachs were analysed is shown in Fig. 1,A. A wide range of food organisms was found in the trout stomachs (Table I). No clear difference in feeding habits were found between the smallest (13 cm) and the largest ($> 40 \text{ cm}$) of the fish examined, since in all size groups, representatives of all the major groups of prey animals were recovered i.e., Amphipoda, Ephemeroptera, Trichoptera, Diptera and Gastropoda. The sizes of these prey items, however, were not analyzed.

Of these groups, the most commonly eaten food was *Gammarus pseudosyriacus*, a very commonly occurring benthic animal. *Gammarus* was present in the stomachs of 66 out of the total of 75 fish examined, and a total, 3,702 individuals (73 % of total food items) were recovered (Table I). *Gammarus* sp. were eaten by trout all year round. Peak numbers of *Gammarus* were found in the trout stomachs, between January to March and between October to November (Fig. 1,Ba).

The second most commonly eaten food were ephemeropterans, mainly nymphs and adults of *Baetis* spp. These mayflies were present in 47 fish, i.e., about 2/3 of the total and representing 9 % of total food items (Table I). The greatest number of ephemeropterans were found in trout stomachs in

September, although a single fish caught in April contained 48 mayflies (Fig. 1,Bb).

The third most commonly eaten invertebrate group was trichopteran larvae, pupae and emerging adults, being present in 50 trout stomachs (about 2/3 of the fish examined), totalling 5 % of the diet (Table I). Of these, the great majority were *Hydropsyche* (Table I). The greatest number of Trichoptera were

Table I. — Food items recovered from stomachs of 75 trout caught in the Dan River : A, adult; P, pupa; L, larva; N, nymph.

Taxon		Total number recovered	Percentage of total	
Amphipoda	- <i>Gammarus pseudosyriacus</i>	3 702	73.12	
Ephemeroptera	- Baetidae	N	374	7.39
		A	67	1.32
	- Oligoneuriidae	N	1	0.02
	- Heptageniidae	N	4	0.08
	- Unidentified	A	29	0.57
Trichoptera	- Hydropsychidae	L+A+P	143	2.82
		P	57	1.13
	- Rhyacophilidae		2	0.04
	- Unidentified	A+P	70	1.38
Diptera	- Chironomidae	L	6	0.12
		P	7	0.14
		A	2	0.04
	- Muscidae	P	1	0.02
	- Simuliidae	L	53	1.05
		P	18	0.36
		A	43	0.91
	- Tabanidae	L	4	0.08
	- Tipulidae	L+A	9	0.18
	- Unidentified	P+A	31	0.61
Gastropoda	- <i>Melanopsis</i>		32	0.63
	- <i>Theodoxus</i>		138	2.73
	- <i>Valvata</i>		5	0.1
	- <i>Bithynia</i>		96	1.90
	- Unidentified		4	0.08
Coleoptera	- Elmidae (<i>Growellinus</i>)	L	1	0.02
	- Hydraenidae	A	1	0.02
	- Gyrinidae	L	1	0.02
	- Hydrophilidae	L+A	2	0.04
	- Dryopidae	A	2	0.04
	- Terrestrial	A	3	0.06
Hemiptera	- Notonectidae		1	0.02
	- Terrestrial		2	0.04
Odonata		N	1	0.04
Lepidoptera		L	1	0.04
Terrestrial	- Arthropoda		27	0.53
	- Spider		14	0.28
Orthoptera	- Grasshopper		1	0.02
Dermoptera	- Earwig		1	0.02
Unidentified	- Insecta		8	0.16

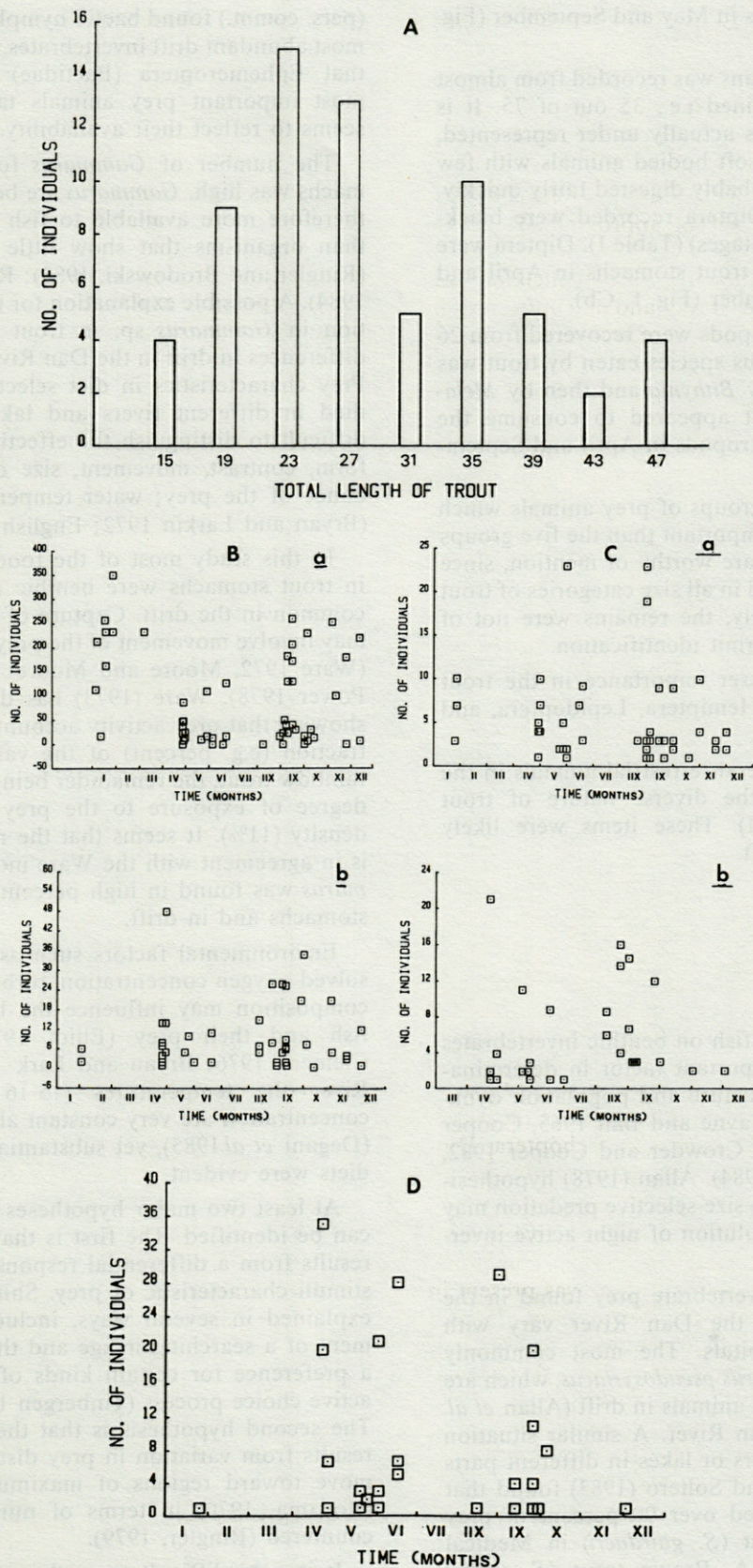


Fig. 1. — A, The length (cm) of fish in the Dan River; B, Number of *Gammarus* sp. (a) and Ephemeroptera (b) found in the trout stomachs during the year; C, Trichoptera (a) and Diptera (b) found in trout stomachs; D, Number of Gastropoda found in the trout stomachs during the year.

found in trout stomachs in May and September (Fig. 1, Ca).

A total of 173 dipterans was recorded from almost half of the fish, examined i.e., 35 out of 75. It is likely that this group is actually under represented, since they are mainly soft bodied animals with few hard parts, and are probably digested fairly quickly. The majority of the Diptera recorded were black-flies, *Simulium* sp. (all stages) (Table I). Diptera were most numerous in the trout stomachs in April and from August to September (Fig. 1, Cb).

A total of 275 gastropods were recovered from 26 fish. The most numerous species eaten by trout was *Theodoxus*, followed by *Bithynia* and then by *Melanoopsis* (Table I). Trout appeared to consume the greatest number of gastropods in April and September (Fig. 1, D).

Amongst the other groups of prey animals which were numerically less important than the five groups mentioned above, fish are worthy of mention, since fish remains were found in all size categories of trout examined. Unfortunately, the remains were not of sufficient quality to permit identification.

Insect groups of lesser importance in the trout diet were Coleoptera, Hemiptera, Lepidoptera, and Odonata (Table I).

The presence of several terrestrial animals in the diet seems to prove the diverse nature of trout feeding habits (Table I). These items were likely taken from surface drift.

DISCUSSION

Selective feeding by fish on benthic invertebrates is recognized as an important factor in determinations of community structure and population dynamics of the benthos (Hayne and Ball 1965, Cooper 1965, Van Dolah 1978, Crowder and Cooper 1982, Newman and Waters 1984). Allan (1978) hypothesized that pressure due to size-selective predation may have resulted in the evolution of night active invertebrate drift.

It seems that the invertebrate prey found in the stomachs of trout in the Dan River vary with availability in the habitats. The most commonly taken food was *Gammarus pseudosyracus*, which are also the most important animals in drift (Allan *et al.* pers. comm.) in the Dan River. A similar situation was found in other rivers or lakes in different parts of the world. Knapp and Soltero (1983) found that *Daphnia pulex* comprised over 90 percent of prey taken by rainbow trout (*S. gairdneri*) in Medical Lake, Washington, USA. Brown trout (*S. trutta*) appeared to alter sites (depth), searched in response to prey density, and electivity was greatest when prey density was high (Ringler 1979). Allan *et al.*

(pers. comm.) found baetid nymphs to be the second most abundant drift invertebrates. Thus, our findings that Ephemeroptera (Baetidae) were the second most important prey animals taken by the trout seems to reflect their availability.

The number of *Gammarus* found in trout stomachs was high. *Gammarus* are benthic animals and therefore more available to fish in drift situations than organisms that show little tendency to drift (Ringler and Brodowski, 1983); Ringler 1975; Allan 1984). A possible explanation for the annual fluctuation in *Gammarus* sp. in trout diets may be the differences in drift in the Dan River during the year. Prey characteristics in diet selection has been studied in different rivers and lakes, but it is very difficult to distinguish the effective parameters e.g. form, contrast, movement, size distribution, abundance of the prey; water temperature and current (Bryan and Larkin 1972; English 1983).

In this study most of the food organisms found in trout stomachs were benthic animals which are common in the drift. Capture of benthic organisms may involve movement of the prey over the substrate (Ware 1972, Moore and Moore 1976, Rimmer and Power 1978). Ware (1973) has developed a model showing that prey activity accounted for the greatest fraction (e.g. percent) of the variation in diets of rainbow trout, the remainder being accounted for by degree of exposure to the prey (16%), and prey density (11%). It seems that the result of our study is in agreement with the Ware model because *Gammarus* was found in high percentages both in trout stomachs and in drift.

Environmental factors such as temperature, dissolved oxygen concentration, turbidity and substrate composition may influence the behaviour of both fish and their prey (Elliot 1972; Randolph and Clemens 1976; Bryan and Lark 1972). In the Dan River the temperatures (15-16 °C) and oxygen concentration are very constant all through the year (Degani *et al.* 1985), yet substantial changes in trout diets were evident.

At least two major hypotheses for prey selection can be identified. The first is that the selected diet results from a differential response by predators to stimuli characteristic of prey. Shifts in diet may be explained in several ways, including the development of a searching image and the development of a preference for certain kinds of prey through an active choice process (Tinbergen 1960; Krebs 1973). The second hypothesis is that the selection of diet results from variation in prey distribution. The fish move toward regions of maximum "profitability" (Royama, 1970) in terms of number of prey encountered (Ringler, 1979).

It is very difficult to explain the results of our study according to these hypotheses, but it seems that our results are mostly in agreement with the second hypothesis. The organisms in the Dan River

are not distributed equally. In some areas of the river there are more Gastropoda than Amphipoda, especially at very low depths of water. At other sites in deeper water there are more Amphipoda (unpublished observations). The results of our study show that Amphipoda (*Gammarus*) is the most commonly eaten food by trout, which indicates a definite diet selection if the trout are browsing on the bottom, but could be related to availability in the drift.

In the Dan river there is a very strong current, and for this reason it is very difficult to monitor samples of invertebrates. Our results suggest however, that the percentage of available prey is not uniform during the whole year. For example, the highest number of *Gammarus* were found in trout stomachs between January to March and October to November. The greatest number of Ephemeroptera were found in trout stomachs in April and September and the highest percentage of Gastropoda was eaten by trout in April, May and July. It is possible that there is a fluctuation in invertebrate population densities in the Dan River, despite its remarkably stable thermal regime. Future work will examine this possibility in addition to testing the hypothesis that rates of growth, biomass and production in the Dan River exceed those in thermally variable streams of a similar size.

REFERENCES

- ALLAN, J.D., 1978. Trout predation and the size composition of stream drift. *Limnol. Oceanogr.*, 23 : 1231-1237.
- ALLAN J.D., 1981. Determinants of diet of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in a mountain stream. *Can. J. Fish Aquatic. Sci.*, 38 : 184-192.
- ALLAN J.D., 1984. The size composition of invertebrate drift in a Rocky Mountain stream. *Oikos*, 43 : 68-76.
- BRYAN J.E. & P.A. LARKIN, 1972. Food specialization by individual trout. *J. Fish Res. Bd. Can.*, 29 : 1615-1624.
- COOPER W.E., 1965. Dynamics and production of a natural population of fresh water Amphipoda, *Hyaella azteca*. *Ecol. Monographs*, 35 : 377-394.
- CROWDER L.B., and W.E. COOPER, 1982. Habitats structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. *Ecology*, 63 : 1802-1813.
- DEGANI G. and MENDELSON H., 1979. The food of *Salamandra salamandra* tadpoles in Israel in different habitats. *Proc. Xth. Sci. Conf. Israel Ecol. Soc.* : 19C-45C.
- DEGANI G., HERBST G.N., BERMAN T., NETZER I. and R. ORTAL, 1985. The relationship between physiological factors and algal colonization rates in the Dan River, northern Israel (Submitted for publication).
- ELLIOT J.M., 1972. Rates of gastric evacuation in brown trout *Salmo trutta* L. *Freshwater Biol.*, 2 : 1-18.
- ENGLISH K.K., 1983. Predator-prey relationship for juvenile chinook salmon. *Onchorhynchis tshawytscha*, feeding on zooplankton in "in situ" enclosures. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40 : 287-297.
- HAYNE D.W. and R.C., BALL., 1956. Benthic productivity as influenced by fish predation. *Limnol. Oceanogr.*, 1 : 162-175.
- KNAPP S.M. & R.A. SOLTETR, 1983. Trout-zooplankton relationship in Medical Lake, WA following restoration by aluminium sulphate treatment. *J. Freshwater Ecol.*, 2 : 1-11.
- KREBS J.R., 1973. Behavioural aspects of predation, p. 72.-111. In P.P.G. Bateson and P.H. Keopfer (ed) Perspectives in ethology, New York, Plenum Press, N.Y. 336 p.
- KWAIN W.H., 1983. Downstream migration, population size and feeding of juvenile rainbow trout. *J. Great Lakes Res.*, 9 : 52-59.
- MOORE J.W. & J.A. MOORE, 1976. The basis of food selection in flounders, *Platichthys flesus* (L.) in the Severn estuary. *J. Fish Biol.*, 9 : 139-156.
- NEWMAN R.M. and T.F. WATERS, 1984. Size-selective predation on *Gammarus pseudolimnaeus* by trout and sculpins. *Ecol.*, 15 : 1535-1545.
- RANDALPH K.N. & H.P. CLEMENS, 1976. Some factors influencing the feeding behaviour of channel catfish in culture ponds. *Trans. Amer. Fish Soc.*, 105 : 718-724.
- RIMMER D.M. & G. POWER, 1978. Feeding response of Atlantic salmon (*Salmo salar*) alevins in flowing and still water. *J. Fish Bd. Can.*, 35 : 329-332.
- RINGLER N.H., 1979. Prey selection by drift-feeding brown trout (*Salmo trutta*). *J. Fish Res. Board. Can.*, 36 : 392-403.
- RINGLER N.H. & D.F. BRODOWSKI, 1983. Functional responses of brown trout (*Salmo trutta* L.) to invertebrate drift. *J. Freshwat. Ecol.*, 2 : 45-57.
- ROYAMA T., 1970. Factors governing the hunting behavior and selection of food by the great tit (*Parus major* L.). *J. Anim. Ecol.*, 39 : 619-669.
- SIGLER W.F., T.W. HELM, P.A. KUCERA, S. VIGG & G.W. WORKMANN, 1983. Life history of the lahontan cut-throat trout, *Salmo clarki hensha* Wi, in pyramid lake, Nevada. *Great Basin Nature*, 43 : 1-29.
- TINBERGEN L., 1960. The natural control of insects in pine woods. *Arch. Neerl. Zool.*, 13 : 265-343.
- VAN DOLAH R.F., 1978. Factors regulating the distribution and population dynamics of the Amphipoda. *Ecol. Monog.*, 48 : 191-217.
- WARE D.M., 1972. Predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*) : the influence of hunger, prey density and prey size. *J. Fish Res. Bd. Can.*, 29 : 1193-1201.

Reçu le 20 mars 1986; received March 20, 1986

Accepté le 10 septembre 1986; accepted September 10, 1986

POPULATION DYNAMICS OF BRACKISH ISOPOD SPECIES (CRUSTACEA) IN THE LAGOON SYSTEM OF BAGES-SIGEAN (FRANCE)

III. Reproductive rates of *Idotea baltica* and *Idotea granulosa*

J. KOUWENBERG, S. TAN, B. SNOEK and S. PINKSTER

Institute of Taxonomic Zoology, University of Amsterdam, P.O. Box 20125,
1000 HC Amsterdam, Pays-Bas

ISOPODES
DYNAMIQUE DES POPULATIONS
TAUX DE REPRODUCTION
ETANG SAUMÂTRE

RÉSUMÉ. — Dans cette 3^e partie de l'étude concernant la dynamique des populations de quelques espèces d'Isopodes, des recherches ont été effectuées sur le terrain et au laboratoire. Contrairement aux études précédentes au cours desquelles 31 stations ont été étudiées, le nombre des stations a été limité à 6. *I. baltica* domine dans 2 de ces stations, *I. granulosa* dans 2 autres tandis que dans les 2 dernières, les espèces sont présentes en proportion plus ou moins égale. Les prélèvements ont été effectués toutes les semaines. Une série d'expériences a été faite au laboratoire : à 25 °C, le temps de développement des embryons est le même pour les deux espèces; à des températures plus basses, les embryons de *I. granulosa* se développent plus rapidement que ceux de l'autre espèce. Nous avons déterminé à nouveau la relation entre le nombre d'œufs par femelle ovigère et la longueur totale de l'animal. Des différences frappantes entre les 2 espèces sont mises en évidence. Sur l'année entière nous n'avons pas trouvé de différences entre les 2 espèces, mais une analyse plus approfondie démontre qu'en été *I. baltica* produit un nombre plus élevé d'embryons que *I. granulosa*, alors qu'en hiver, la situation s'inverse. Le nombre d'œufs reste constant pour 3 classes de taille au cours du développement. Nous introduisons le concept du taux de reproduction pour mesurer la productivité. Le taux de reproduction est défini par le nombre d'œufs produits au m² par jour. Il montre des différences considérables, d'une part entre les stations, d'autre part entre les espèces et les différentes périodes de l'année. Avec le taux de reproduction et les données présentées dans les parties I et II de cette étude, nous expliquons la dynamique des populations de 2 espèces d'*Idotea*. Il n'existe donc pas de compétition entre ces 2 espèces.

ISOPODS
POPULATION DYNAMICS
REPRODUCTIVE RATES
BRACKISH LAGOON

ABSTRACT. — In this third paper on the population dynamics of Isopods in a brackish lagoon, field studies and laboratory experiments were done with *Idotea baltica* and *Idotea granulosa*. Compared with the previous studies the number of stations was limited from 31 to 6. In two of these *I. baltica* is dominant, in two others *I. granulosa* prevails, while in the two remaining stations both species occur in almost equal numbers. The samples were taken once a week. In the laboratory a series of experiments were run to determine the egg development time of both species at three different temperatures. In laboratory conditions it was shown that at 25 °C the development time of the eggs is identical for both species. At lower temperatures however, the eggs of *I. granulosa* develop considerably faster than those of *I. baltica*. The relation between body-length and the number of eggs per ovigerous female was determined for both species. The overall yearly pattern is identical for both species but a more detailed study revealed that in summer *I. baltica* produces more eggs at

a given body length than *I. granulosa* while in winter the situation reversed. In 3 different size classes it is shown that no significant loss of eggs occurred during development. The concept reproductive rate is introduced as a measure for reproductive output. It is defined as the number of eggs produced per day per m² (for both species). The reproductive rate shows considerable differences between stations as well as between the two species in different periods of the year. With the reproductive rate and the data presented in part I and II of this study we explain the population dynamics of the two *Idotea* species. In the light of these results we conclude that no competition takes place between the two species.

I. INTRODUCTION

From Febr. 1982 till the end of May 1983 the population dynamics of three isopod species *Idotea baltica* (Pallas, 1772), *I. granulosa* (Rathke, 1834) and *Sphaeroma hookeri* (Leach, 1814) were studied at 31 localities. The main reason for doing so was the observation that in many localities the three species could coexist apparently without competition whilst in other localities no more than one or two are found (Kouwenberg & Pinkster, 1984, 1985). It became clear that many small differences exist between the two *Idotea* species, that apparently have the same type of life cycle, use the same resources, occupy the same "niche" and coexist without obvious competition. Differences are found in distribution pattern, salinity tolerance, reproduction cycle, sex ratio and sexual activity. For this third part we studied the relation between the composition of the population, the reproductive rate and the biotic and abiotic environment and its consequences for our ideas about the coexistence of the two *Idotea* species. Special emphasis was given to the reproductive output of the two species in the various parts of the lagoon. Since reproduction is temperature dependant we determined the development time of the eggs for both species at three different temperatures.

II. MATERIAL AND METHODS

II.1. Field studies

From June 1983 till December 1983, we sampled once a week at 6 stations in the lagoon with a dip-net as described by Kouwenberg & Pinkster, 1984. These 6 stations have been selected from the stations in our previous studies because of the species composition viz. 2 stations (I and III) with a relatively high salinity in which *I. granulosa* is dominant, 2 with a relatively low salinity (X and XVIII) in which *I. baltica* is dominant and 2 stations in which the 2 *Idotea* species are found in about equal numbers. An important criterium in selecting these stations, apart from the species composition, was the consideration that the stations had to be attainable at all weather conditions. It was our aim to collect at least a

hundred animals per weekly sample; if this appeared to be impossible because of low population densities we sampled up to a maximum of ca 20 m² (Kouwenberg & Pinkster, 1984). The specimens were killed at the spot with a 4% formaldehyde solution and in the laboratory transferred to 70% aethanol to which a drop of glycerine had been added. Every single ovigerous female was preserved separately in a small tube to prevent eventual loss of eggs. In the laboratory the animals were identified to specific level and subdivided into males, (ovigerous) females and juveniles. Unlike in earlier studies we also noted the number of adult females with well developed oostegites but without eggs (empty females). We measured the length of every individual, counted the number of eggs per ovigerous female and noted the stage of development of the eggs (for criteria see Kouwenberg & Pinkster, 1985). The data thus obtained have been analyzed with a linear regression program, described by Spiegel (1975). During every sampling water temperature, conductivity, pH and oxygen saturation were measured.

II.2. Laboratory experiments

Since reproduction is temperature dependant we determined the development time of the eggs of the two *Idotea* species. In the field laboratory at Bellevue-Sigean three large basins were installed in which the water could be kept at ca. 7.5°, 15° and 25°C respectively with the aid of two different types of thermostats. In every basin a series of smaller basins of 20 × 20 × 10 cm were placed in which females of the two *Idotea* species were kept. Some pebbles were added to every basin as a hiding place for the animals and optimal aeration was guaranteed by constant circulation of air. The animals were fed with *Gracilaria* sp. and *Zostera nana* which are common weeds in the lagoon. The water in the basins corresponded with lagoon water from Station X. It was kept at a constant salinity by adding deionised water to replace losses by evaporation. Once a week the pH was measured; it remained constant at about 8. At regular intervals the water was renewed. With the aid of this set up we could follow the development of the eggs by carefully removing one or more of the eggs from the marsupium of a live, non anaesthetized female every two

or three days, and after having studied it with a stereomicroscope, replacing it in the marsupium. To study the development time of the eggs at the three different temperatures, the basins were checked daily on the occurrence of newly born juveniles.

To determine the relationship between the development time of the eggs and water temperature we at first tried to fertilize "empty" females with well developed oostegites in the laboratory by bringing them together with adult reproducing males (obtained by separating precopulations). However, fertilization of empty females only succeeded at 25 °C with 7 specimens. The development of the eggs was followed every day and we observed that at 25 °C, after 3 days, all eggs were at stage 1 (changing to 2) which appeared to be about 20% of the total development time at that given temperature. Therefore, for the experiments at 7.5°, 15° and 25 °C we always used freshly collected ovigerous females with eggs in stage 1. The animals were collected in the end of September and the beginning of October. They were always acclimatized to the new situation during about 6 hours. The time between the start of the experiments and the hatching of the eggs was later multiplied with a factor 1.25 in order to calculate the complete development time between ovoposition and hatching. The experiments were run simultaneously from the end of September 1983 till the end of November 1983. For *I. baltica* a total of 17, 18 and 34 females was used at 7.5°, 15 and 25 °C respectively. For *I. granulosa* these numbers were 25, 26 and 37.

II.3. Reproductive rate

From the data obtained from the field and those from the laboratory we tried to calculate the reproductive rate. It is defined as: $RR_t = E/D_t$ in which RR_t = reproductive rate at a given temperature E = number of ov. ♀♀ per m² x mean number of eggs per ov. ♀♀.

D_t = egg development time at given temperature.

For both species the E can be calculated from the estimated population density, the composition of the population at a given locality (Kouwenberg & Pinkster, 1984, this paper), the sex ratio and sexual activity (Kouwenber & Pinkster, 1985). The mean number of eggs per female can be calculated from the mean length of these ovigerous females and Fig. 3 A-C.D can be derived from Fig. 5. In Table I the data thus obtained are presented for the two stations (I and III) in which *I. granulosa* is dominant, the two stations (X and XVIII) in which *I. baltica* is dominant and the two stations (XIV and XIX) in which the 2 species occur in almost equal numbers throughout the year.

III. RESULTS

III.1. Composition of *Idotea* populations

The species composition of the populations at the 6 stations was determined every week during the sampling period and plotted together with the measured physical and chemical characteristics in order to visualize eventual correlation. Such was done for the whole *Idotea* population as well as for each of the Stations. For the sake of shortness we only present the illustrations for one typical *I. granulosa* Station (Fig. 1, station) and one typical *I. baltica* Station (Fig. 2, station X).

In this study females are subdivided in 1) ovigerous females, 2) females with well developed oostegites but without eggs ("empty females") and 3) females without completely developed oostegites (class 3 in Figs. 1 & 2) in order to find eventual correlations between any of the changing factors and reproduction. It can be seen from Figs. 1 and 2 that the percentage of empty females sharply increases when water temperatures are high. Apparently ovoposition stops (in both species) at temperatures above 25 °C. The same phenomenon was observed at the other 4 Stations (Figs. not presented here; can be obtained from the authors).

III.2. Egg production

The relationship between the number of eggs and the length of the ovigerous females of both species is presented in Fig. 3C, together with results from our earlier study (Figs. 3 A, B). These figures in so far correspond that a linear correlation is shown between the length of the ovigerous females and the number of eggs. However, some interesting differences can be observed when we compare Figs. 3 A, B and C. For the overall, yearly situation (Fig. 3A) Kouwenberg & Pinkster, 1985 did not find significant differences between the two species. 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*. When looking at the winter situation however (material collected from the end of Dec. till the beginning of March) important differences can be observed, showing a higher number of eggs per female in *I. granulosa* at lengths greater than 9 mm. 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*. During the present study, in which we studied the ovigerous females from July till the end of October (summer situation) the inverse was found: at lengths greater than 7.3 mm females of *I. baltica* bear more eggs than females of *I. granulosa*. The regression lines can be expressed as $y = 9.74x - 43.95$ $r = 0.75$ ($n = 242$) for *I. baltica*

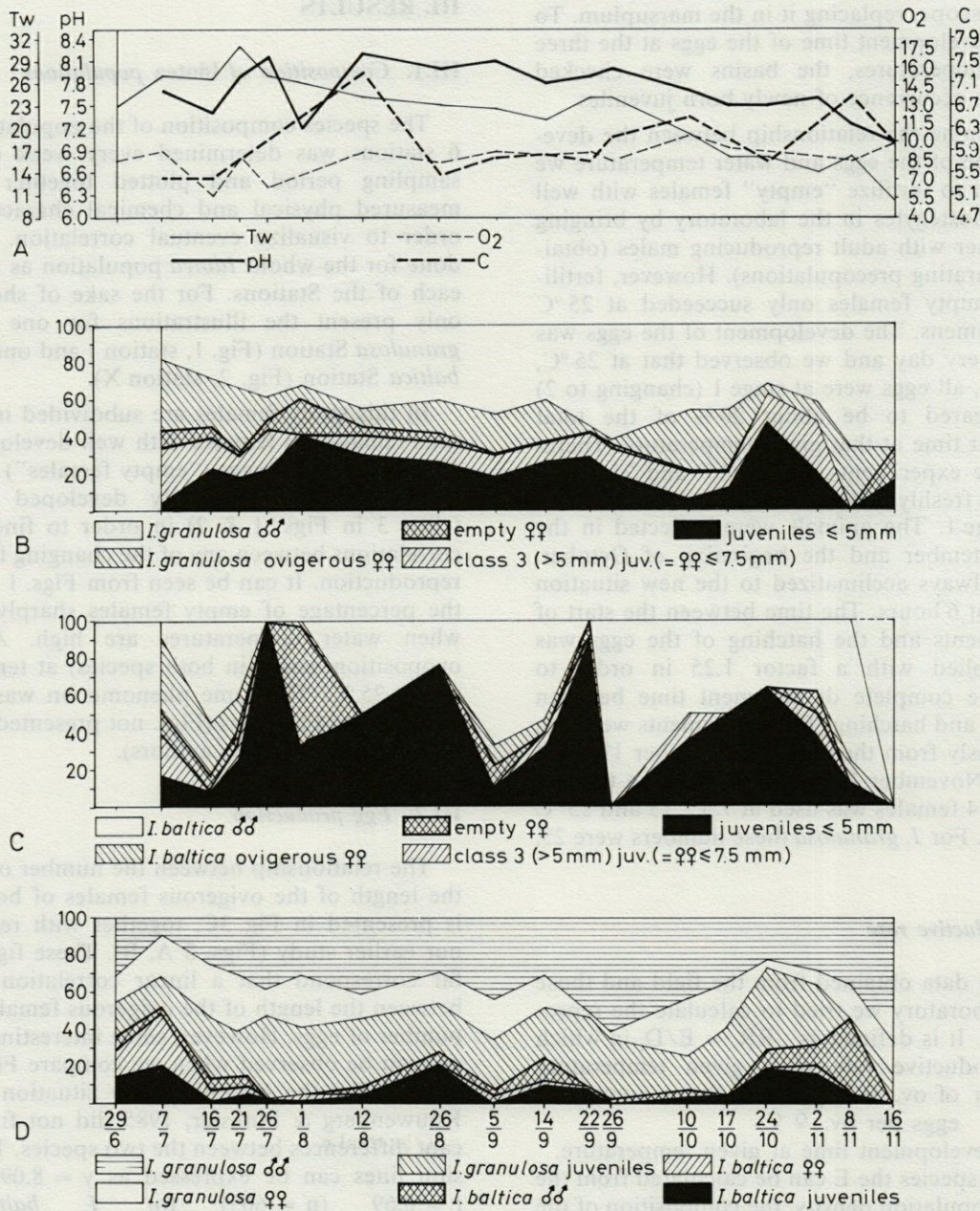


Fig. 1. — Example of a Station (I) where *Idotea granulosa* is the dominant species; A, environmental factors measured during the period of investigation; B, composition of the *I. granulosa* part of the total population; C, composition of the *I. baltica* part of the total population; D, composition of the total *Idotea* population.

Fig. 3. — Correlation between the mean number of eggs per ovigerous female and the body length of *I. baltica* and *I. granulosa* at six Stations; A, overall (yearly) situation; B, situation during the winter months; C, situation during summer and autumn. The bars indicate the 95% confidence limits.

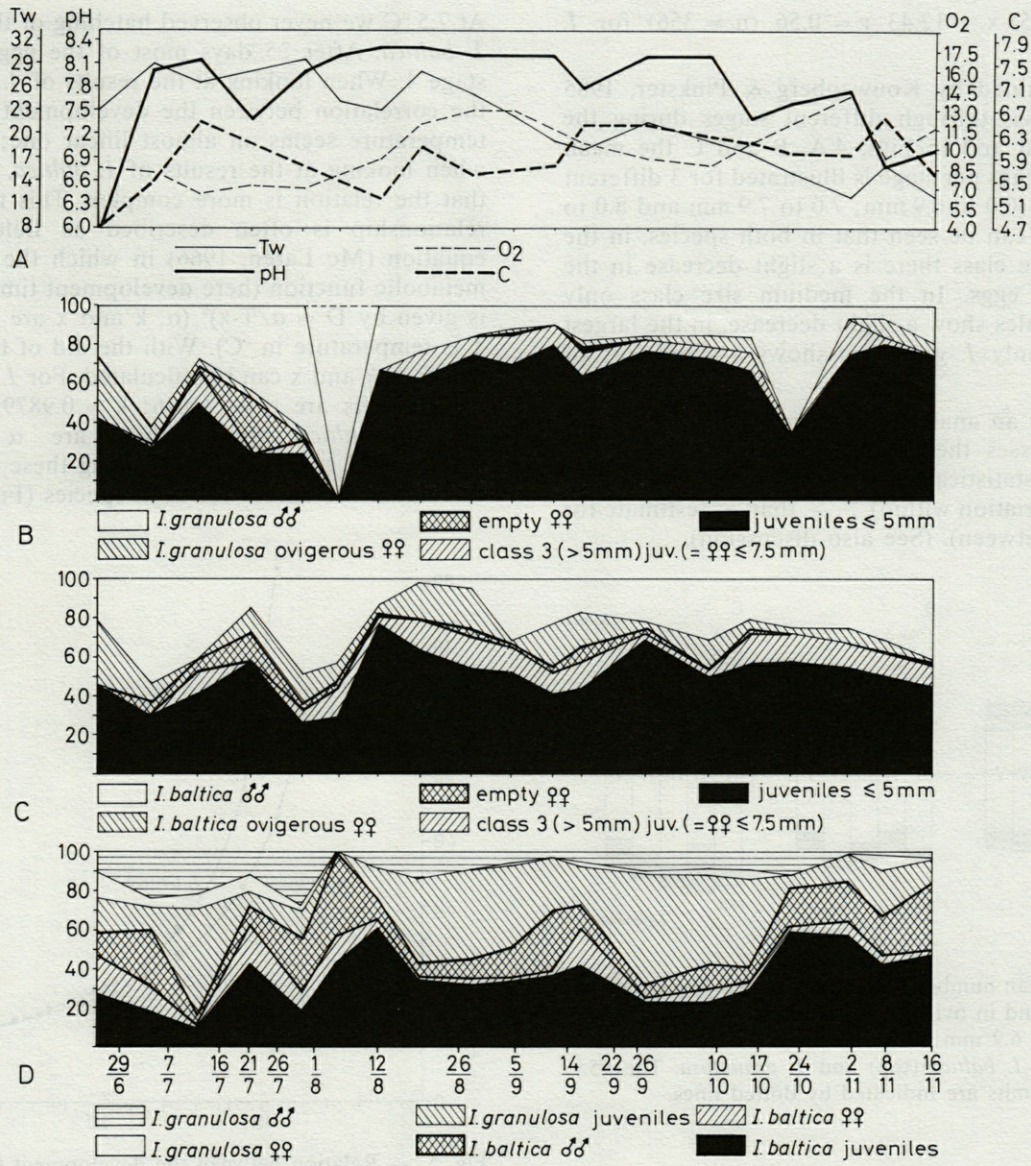
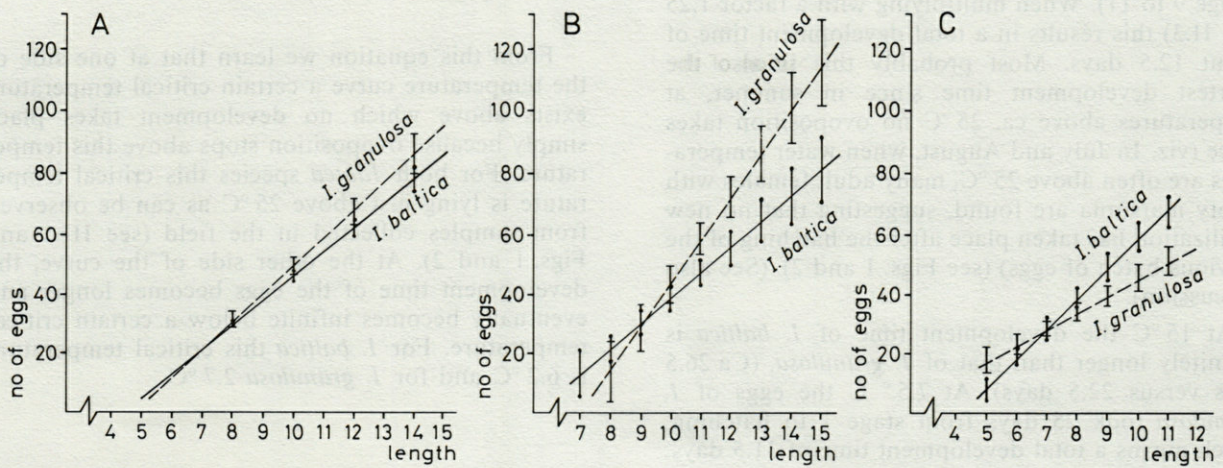


Fig. 2. — Example of a Station (X) where *Idotea baltica* is the dominant species; A, environmental factors measured during the period of investigation; B, composition of the *I. granulosa* part of the total population; C, composition of the *I. baltica* part of the total population; D, composition of the total *Idotea* population.



and $y = 5.53x - 12.43$ $r = 0.56$ ($n = 356$) for *I. granulosa*.

As explained by Kouwenberg & Pinkster, 1985 the eggs pass through different stages during the development and in Figs. 4 A, B and C the mean number of eggs per stage is illustrated for 3 different size classes (6.0 to 6.9 mm; 7.0 to 7.9 mm and 8.0 to 8.9 mm). It can be seen that in both species, in the smallest size class there is a slight decrease in the number of eggs. In the medium size class only *baltica* females show a slight decrease, in the largest size class only *I. granulosa* shows a slight loss of embryos.

However an analysis of variance showed that in all size classes the slight loss of embryos is not significant statistically. In all cases the S_w^2 (= estimate for variation within) \gg than S_b^2 (estimate for variation between). (See also discussion).

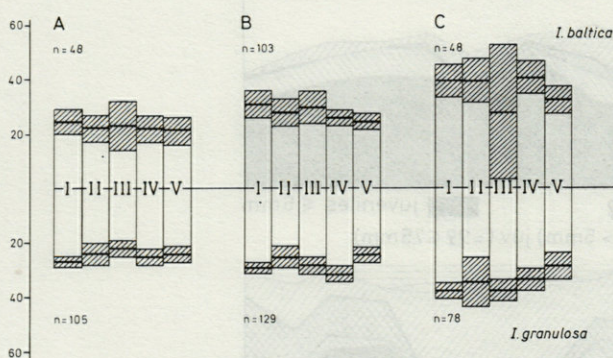


Fig. 4. — Mean number of eggs of the five developmental stages as found in ovigerous females of three size classes (A = 6.0 – 6.9 mm; B = 7.0 – 7.9 mm; C = 8.0 – 8.9 mm) for *I. baltica* (top) and *I. granulosa*. The 95% confidence limits are indicated by dotted lines.

III.3. Laboratory experiments

At 25 °C in both species the development time of the eggs from stage 1 to hatching was about 10 days (range 9 to 11). When multiplying with a factor 1.25 (see II.3) this results in a total development time of about 12.5 days. Most probably this is also the shortest development time since in summer, at temperatures above ca. 25 °C no ovoposition takes place (viz. In July and August, when water temperatures are often above 25 °C, many adult females with empty marsupia are found, suggesting that no new fertilization has taken place after the hatching of the previous batch of eggs) (see Figs. 1 and 2). (See also Discussion).

At 15 °C the development time of *I. baltica* is definitely longer than that of *I. granulosa*, (Ca 26.5 days versus 22.5 days). At 7.5 °C the eggs of *I. granulosa* took 25 days from stage 1 to hatching, which means a total development time of 31.5 days.

At 7.5 °C we never observed hatching of the eggs of *I. baltica*. After 25 days most of the eggs were in stage 4. When looking at the results of *I. granulosa* the correlation between the development time and temperature seems an almost linear one; however, when looking at the results of *I. baltica*, it is clear that the relation is more complex. This theoretical relationship is often described as Bělehrádeks's equation (Mc Laren, 1966) in which the rate of a metabolic function (here development time in days) is given by $D = \alpha/(T-x)^k$ (α , k and x are constants, T is temperature in °C). With the aid of the known values α , k and x can be calculated. For *I. granulosa* these values are $\alpha = 268.46$; $k = 0.9879$; $x = 2.7$. For *I. baltica* these values are $\alpha = 228.12$; $k = 0.98987$ and $x = 6.2$. By using these values we calculated the curves for both species (Fig. 5).

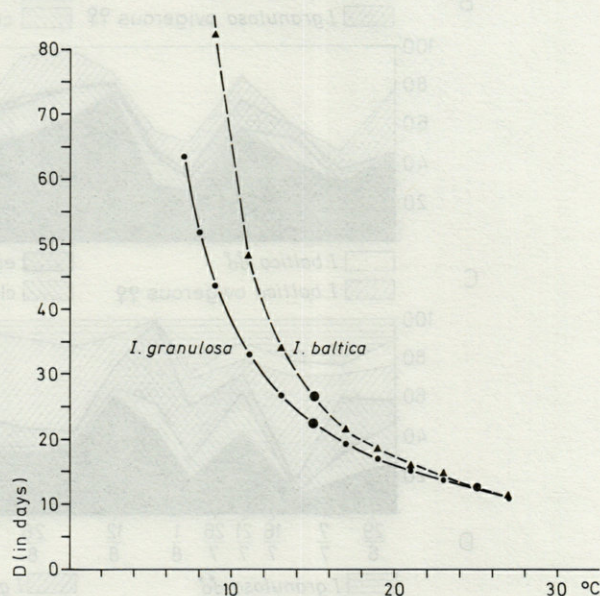


Fig. 5. — Relation between the development time of the eggs and water temperature for *I. baltica* and *I. granulosa* calculated with Bělehrádeks's equation. Large dots are values measured in the laboratory. Small dots and triangles are calculated values for *I. granulosa* and *I. baltica* respectively.

From this equation we learn that at one side of the temperature curve a certain critical temperature exists above which no development takes place simply because ovoposition stops above this temperature. For both *Idotea* species this critical temperature is lying just above 25 °C as can be observed from samples collected in the field (see III.1 and Figs. 1 and 2). At the other side of the curve, the development time of the eggs becomes longer and eventually becomes infinite below a certain critical temperature. For *I. baltica* this critical temperature is 6.2 °C and for *I. granulosa* 2.7 °C.

III.4. Reproductive rate

When combining the data obtained from the field and those from the laboratory experiments we can calculate the reproductive rate of the two species in the various months (Table I). It can be seen that at typical *granulosa* Stations the reproductive rate is much higher than that of *I. baltica*. At Stations where *I. baltica* is dominant the reproductive output of this species is likewise higher than that of *I. granulosa*. The differences however are less pronounced than at the typical *I. granulosa* Stations. At Stations where both species are in equilibrium the reproductive rate over the total period is about equal for both species. In all Stations a decrease in reproductive rate can be observed in (October and) November. In *I. granulosa* this decline seems less steep than in *I. baltica*.

IV. DISCUSSION

IV.1. In July and August many females with well developed oostegites but without any eggs ("empty females") are found in the populations of both species. During this period water temperatures are at a maximum (often above 25 °C). From these

observations we must conclude that at these high summer temperatures no oviposition (or possibly fertilization) can take place. Strong & Daborn, 1979 pointed out that at temperatures above 25 °C ovigerous females have a very high O₂-consumption. At the same temperatures the O₂-consumption of juveniles is relatively low. However, at 25 °C the O₂-concentration is very low and females need a lot of energy for sufficient O₂-uptake. Most probably there is no energy left for reproduction.

In both species the percentage of juveniles comes to a maximum in July/August and remains at a high level until the end of the year except for a short decline in September. Most probably this decline is caused by the presence of "empty" females in the preceding months (Kouwenberg & Pinkster, 1984, Fig. 7).

IV.2. Kouwenberg & Pinkster, 1985 described the various development stages of the eggs and concluded that no loss of eggs took place during development. This observation was valid when combining the data of all females of one size class throughout the year. In this study we separated three different size classes of ovigerous females and again studied the development of the various stages. Like in the previous study no statistically significant loss of embryos was observed (for our calculations we left

Table I. — Data used to calculate the reproductive rate (RR) of *I. baltica* and *I. granulosa* at two stations (I and III) in which *I. granulosa* is dominant, two stations (X and XVIII) in which *I. baltica* is dominant and two stations in which the two species occur in ca. equal numbers throughout the year, pd/m² = population density per m²; SR = sex ratio; SA = sexual activity (number of ovigerous females/total number of females); \bar{l} = mean length of the ovigerous females; mean no of eggs = mean number eggs at a given temperature derived from Fig. 3; \bar{t} = mean water temperature during a month (measured during day time); D = egg development time in days at a given temperature as derived from Fig. 5; RR = Reproductive Rate during a month.

	pd/m ²		adults /m ²		SR		SA		ovig.♀/m ²		\bar{l}		mean n. eggs		\bar{t}		D		RR	
	B	G	B	G	B	G	B	G	B	G	B	G	B	G	B	G	B	G	B	G
Stations I and III																				
July	23	177	15	149	1.2	1.4	72	41	5	25	8.2	8.2	32	32	27.5	12	12	13	67	
Aug.	31	469	9	338	--	1.7	--	52	--	65	7.8		29	26.0	12	12	--	157		
Sept.	38	608	21	444	1.8	1.8	--	49	--	77	7.7		28	22.5	15	14	--	154		
Oct.	62	838	17	595	4.0	1.2	--	48	--	130	8.1		31	17.5	21	18	--	224		
Nov.	54	707	17	488	1.7	2.2	--	41	--	62	8.6		34	12.5	29	27	--	136		
Stations X and XVIII																				
July	446	62	281	35	1.9	2.8	51	51	49	5	8.2	8.2	32	32	27.5	12	12	131	13	
Aug.	446	69	223	43	1.6	1.8	36	59	31	9	8.1	7.8	31	29	26.0	12	12	80	22	
Sept.	300	185	180	107	2.0	2.0	37	30	22	11	7.9	7.7	30	28	22.5	15	14	44	22	
Oct.	400	200	196	116	1.6	2.3	35	48	26	17	8.0	8.1	30	31	17.5	21	18	37	29	
Nov.	471	161	272	92	2.2	1.3	21	92	18	37	8.2	8.6	32	34	12.5	34	27	17	27	
Stations XIV and XIX																				
July	85	23	68	14	1.8	3.0	55	50	13	2	8.2	8.2	32	32	27.5	12	12	35	5	
Aug.	131	100	86	86	1.4	3.3	58	69	23	14	8.1	7.8	31	29	26.0	12	12	59	34	
Sept.	646	669	375	555	2.2	2.1	53	48	62	86	7.9	7.7	30	28	22.5	15	14	133	172	
Oct.	423	308	241	249	2.2	1.5	37	36	28	36	8.0	8.1	30	31	17.5	21	18	40	62	
Nov.	769	161	346	109	1.4	1.7	39	26	56	10	8.2	8.6	32	34	12.5	34	27	52	57	

out Stage V; this was done since embryos of this stage are already able to leave and reenter the brood-pouch, so the number counted is not a good indication of the real number of embryos present). Our results are in agreement with those of Naylor, 1955 but unlike the situation found by Howes, 1939 and Salemaa, 1979; 1986. Possibly these differences can be explained by the different definitions of the various stages and the influence of the last stage on the final results. As explained above embryos of the last stage leave the brood-pouch at irregular intervals and the number of embryos counted does not (always) give a good impression of the real number of embryos. Moreover, the climatic factors in the studies of Salemaa and Howes were quite different from those in the lagoon of Bages-Sigean.

IV.3. Throughout the period of investigation the relative abundance of the various developmental stages was checked weekly. The percentages of the various stages remained constant during the whole period (Kouwenberg & Pinkster, 1985). From this we may conclude that ovoposition of the various females is not synchronous by any periodicity (like lunar or tidal periodicity) as is often observed in marine plants and animals (Dieleman, 1979; Klapow, 1976; Preece, 1971; Williams, 1979). The most important factor influencing sexual activity and thus reproduction seems to be the day-length (Kouwenberg & Pinkster, 1985; Salemaa, 1986; Healy & O'Neill, 1984).

IV.4. During the period of investigation we always found a number of mature but empty females, on the average about 25 % of the total number of ovigerous females. In our laboratory experiments we found that at 25 °C females that have just released a batch of juveniles, and are directly fertilized after the following moult, have eggs in stage I after 2 to 3 days. At this temperature the development time from stage I till hatching is 10 days. When combining these data, we must conclude that in the field situation most females are fertilized directly after releasing the previous batch of juveniles and that reproduction is continuous from the early spring (when day lengths increase) till the onset of winter (except for a short period in summer when water temperatures are too high).

IV.5. In this study we found that at 25 °C both *I. granulosa* and *I. baltica* need 12.5 days for the development of the eggs. At 15 °C we found 22.5 days for *I. granulosa* and 26.5 for *I. baltica*. The results at ca. 7.5 °C found during these experiments are probably not representative as can be explained as follows: the animals were collected with eggs in stage I at temperatures of about 15 °C and afterwards transferred to water of ca. 7.5 °C. Moreover it proved to be very difficult to keep the water in the experimental basins at 7.5 °C because of climatic conditions. When air temperatures were as high as

25 to 30 °C the temperature in the experimental basins at 7.5 °C often rose with some degrees. Since the egg development time is the mean of all temperatures during development we must assume that the time found (for *I. granulosa*) is too short (at 15 and 25 °C temperatures could be kept constant). With the aid of Bělehrádek's equation we calculated ca. 56 days for *I. granulosa* and ca. 120 days for *I. baltica* at 7.5 °C. At 9 °C we calculated 43 days and 82 days respectively.

These values are higher than those found for other species: Naylor (1955) found 30 days at 9 °C for *I. emarginata* and Sheader (1977) found 34 days at 8-9 °C for *I. pelagica*. In this light we must consider that the climatic conditions in the Mediterranean area are quite different from those in temperate and boreal zones; we may assume that the populations of *I. baltica* and *I. granulosa* have not the same response to temperature than northern species that live in much cooler conditions.

IV.6. Another important factor that can be derived from Fig. 5 is the difference between the two species in the temperature at which the development time becomes infinite. For *I. granulosa* this critical temperature is 2.7 °C and for *I. baltica* 6.2 °C. This means that the reproduction of *I. baltica* stops earlier in the winter season and starts later than in *I. granulosa*.

IV.7. As we showed in III.2 and Fig. 3 the relation between the relative length and the number of eggs per ovigerous female is not constant throughout the year. When looking at the overall, yearly situation no difference can be found between the two species. However, important differences between the winter and summer situation can be found, especially in *I. granulosa*. The consequences of this phenomenon are very important: during the summer months, when water temperatures are high, *I. baltica* can produce more eggs. At these temperatures the development time of the embryos is (almost) as short as in *I. granulosa* which means that the total reproductive output of *I. baltica* is higher than in the other species.

In winter time the situation is just the opposite: *I. granulosa* produces more eggs than *I. baltica* and the development time at low temperatures is much shorter than in the other species. Consequently, the reproductive rate of *I. granulosa* is much higher than that of *I. baltica* in winter. These results are in agreement with those of Salemaa, 1986 who observed important differences in the number of embryos in *I. granulosa* females in different parts of the year in populations from the Irish sea. The high reproductive output of *I. baltica* in summer was also observed by Strong & Daborn, 1979. They mention *I. baltica* the species with the highest fecundity within the genus.

These phenomena have great influence on the compositions of the populations as can be seen in

Kouwenberg & Pinkster, 1985, fig. 3B. From February on *I. granulosa* produces more and earlier juveniles than *I. baltica* with an equal percentage of ovigerous females.

IV.8. The results of this mechanism are intensified by differences in sexual activity as is shown by Kouwenberg & Pinkster, 1985, Fig. 3. From September onward the sexual activity of *I. baltica* is lower than that of *I. granulosa* resulting in a lower percentage of ovigerous females in *I. baltica* from the beginning of October till the end of January. Likewise in winter and early spring the percentage of juveniles of *I. baltica* is lower than in *I. granulosa*. During the summer months the situation is reversed: the percentage of juveniles is higher in *I. baltica* than in the other species (Kouwenberg & Pinkster, 1985: V, Fig. 7).

IV.9. As we have seen in IV and Table I the reproductive rate decreases towards the end of the year. This decline is more pronounced in *I. baltica* which can easily be explained by the observations discussed in IV.7 and IV.8. As a result the population density is deminishing throughout the lagoon. For *I. granulosa* this decline is less sharp than for *I. baltica* enabling this species to reinvade those parts of the lagoon from which it was expelled during the summer months. At the other hand *I. baltica* has to abandon some of the stations in the southernmost, more saline part of the lagoon. (Kouwenberg & Pinkster, 1984, Fig. 5).

V. In part I of this series of three papers Kouwenberg & Pinkster, (1984) posed the question how it was possible that two closely related species *I. baltica* and *I. granulosa* that apparently have the same life cycle, use the same resources and occupy the same niche can coexist without an obvious competition. During the present study we have come to the conclusion that no strong interaction exists between the two *Idotea* species, based on the following observations:

V.I. A positive correlation exists between salinity and the occurrence of *I. baltica* (Kouwenberg & Pinkster, 1984) which means that *I. baltica* can tolerate lower salinities than *I. granulosa* (see also Salemaa, 1979; Hørlyck, 1973). This difference in salinity tolerance is the onset of a spatial separation of the two species in which *I. baltica* is dominant in the relatively fresh northern parts of the lagoon and *I. granulosa* in the more saline southern parts. Since salinities are changing irregularly throughout the year, depending on factors like temperature, pluviosity and direction of the wind (N.W. versus S.S.E.) this spatial separation is not complete. Brusca & Wallerstein (1979) and Wallerstein & Brusca (1982) suggest that distribution patterns of Idoteid isopods are to a major extent the results of biological factors like fish predation and the occur-

rence of suitable algal substrata. We do not think that these factors play an important role in the lagoon of Bages-Sigean: 1). Suitable substratum occurs plentifully throughout the lagoon and 2). The fish population (mainly consisting of eels (*Anguilla anguilla* L.) and grey mullet (*Mugil ramada* Risso)) is at a minimum during the winter months because of migration to the sea (pers. communications of local fishermen; Lecomte-Finiger & Bruslé, 1984), viz. the same period when the population densities of the two isopod species are at its minimum.

V.2. The most important differences between the two species are found in their reactions to changes in temperature. Although the pattern of the life cycles are basically identical, small but important differences are found in sex ratio, sexual activity, number of eggs per ovigerous female at a given temperature and development time of the embryos at a given temperature.

V.3. These differences result in important differences in reproductive rate in the various parts of the year. So, in summer when temperatures are high, *I. baltica* produces more offspring and builds greater population densities than *I. granulosa* enabling this species to invade the more saline southern parts of the lagoon. Towards the end of the year, the situation changes to the advantage of *I. granulosa* and this species can gradually restore its position. Since this phenomena happen every year, none of the two species is likely to expell the other from this type of habitat.

ACKNOWLEDGEMENTS AND RESPONSABILITIES — The authors are greatly indebted to the Director and staff of the Laboratoire Arago at Banyuls-sur-Mer, France, for placing the Field Station Bellevue at Sigean at their disposition, as well as many other facilities so essential for carrying out this type of work. Special thanks are due to Dr. C. Razouls and Dr. H. Boutière for their personal interest, moral support and assistance in often difficult situations. We also thank Drs. H. ten Napel, the Captain, of the dept. of Mathematics and Statistics of the University of Amsterdam for his assistance in treating statistical data. The projet forms part of the Master Degree program of Julia Kouwenberg, Shuhui Tan and Bert Snoek. Most of the field-and laboratory work, described in this paper, was carried out by S. Tan and B. Snoek. The final manuscript was prepared by J. Kouwenberg and S. Pinkster who combined the results of S. Tan and B. Snoek with the results of earlier studies.

REFERENCES

- BRUSCA C.B. & B.R. WALLERSTEIN, 1979. Zoogeographic patterns of Idoteid isopods in the northeast pacific with a review of shallow water zoogeography of the area. *Bull. Biol. Soc. Wash.*, 3 : 67-105.
- DIELEMAN J., 1979. Swimming Rhythms, Migration and Breeding Cycles in the Estuarine Amphipods *Gammarus chevreuxi* and *Gammarus zaddachi*, in: Cyclic phenomena in marine Plants and Animals (eds. E. Naylor & R.G. Hartnoll), Pergamon Press, Oxford : 415-422.
- HEALY B. & M.O'NEILL, 1984. The life cycle and population dynamics of *Idotea pelagica* and *Idotea granulosa* (Isopoda, Valvifera) in South-East Ireland, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 64 : 21-33.
- HØRLYCK V., 1973. The osmoregulatory ability in three species of the genus *Idotea* (Isopoda, Crustacea). *Ophelia*, 12 : 129-149.
- 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.
- KLAPOW L.A., 1976. Lunar and tidal rhythms of an intertidal crustacean, in: Biological Rhythms in the marine Environment (ed. P.J. Decoursey), University of South Carolina Press, Columbia.
- KOUWENBERG J. & S. PINKSTER, 1984. Population dynamics of three brackish water isopod species (Crustacea) in the lagoon system of Bages-Sigean (France). General aspects and distribution. *Vie Milieu*, 34 (4) : 229-240.
- KOUWENBERG J. & S. PINKSTER, 1985. Id. — Part II. Life cycles, sexual activity and fecundity. *Vie Milieu*, 35 (2) : 79-92.
- LECOMTE-FINIGER R. & J. BRUSLÉ, 1984. L'Anguille anguilla anguilla des lagunes du Languedoc-Roussillon : Intérêt biologique et valeur halieutique. *Vie Milieu*, 34 (4) : 185-195.
- Mc. LAREN I.A., 1966. Predicting the development rate of Copepod eggs. *Biol. Bull.*, 131 (3) : 457-469.
- NAYLOR E., 1955. The life cycle of the Isopod *Idotea emarginata* (Fabricius). *J. anim. Ecol.*, 24 (2) : 270-281.
- PREECE G.S., 1971. The swimming rhythm of *Bathyporeia pilosa* (Crustacea : Amphipoda), *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 51 : 777-791.
- SALEMAA H., 1979. Ecology of *Idotea* ssp. (Isopoda) in the northern Baltic. *Ophelia*, 18 (1) : 133-150.
- SALEMAA H., 1986. Breeding biology and Microhabitat Utilization of the intertidal Isopod *Idotea granulosa* Rathke, in the Irish Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 22 : 335-355.
- SHEADER M., 1977. The breeding biology of *Idotea pelagica* (Isopoda : Valvifera) with notes on the occurrence and biology of its parasite *Clypeoniscus hanseni* (Isopoda : Epicaridea). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 57 : 659-647.
- SPIEGEL M.R., 1975. Schaum's outline of Theory and problems of probability and statistics. McGraw-Hill Book Company, New York, London.
- STRONG K.W. & G.R. DABORN, 1979. Growth and Energy utilisation of the intertidal Isopod *Idotea baltica* (Pallas) Crustacea : Isopoda). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 41 : 101-123.
- WALLERSTEIN B.R. & R.C. BRUSCA, 1982. Fish Predation : a preliminary study of its role in the zoogeography and evolution of shallow water idoteid isopods (Crustacea : Isopoda : Idoteidae). *J. Biogeogr.*, 9 : 135-150.
- WILLIAMS J.A., 1979. A semi-lunar rhythm of locomotor activity and synchronous moult in the sand beach amphipod *Talitrus saltator*, in: Cyclic Phenomena in Marine Plants and Animals (eds. E. Naylor & R.G. Hartnoll), Pergamon Press, Oxford : 407-414.

Reçu le 3 mars 1986; received March 3, 1986

Accepté le 27 août 1986; accepted August 27, 1986

EOLEPTESTHERIA TICINENSIS
(BALSAMO-CRIVELLI, 1859)
CONCHOSTRACÉ NOUVEAU POUR LA FRANCE
(CRUSTACEA, BRANCHIOPODA, CONCHOSTRACA)

Addition to the French Fauna : Eoleptestheria ticinensis
(Balsamo-Crivelli, 1859), (Crustacea, Branchiopoda, Conchostraca)

Alain THIERY (*) et Didier PONT (**)

(*) Laboratoire de Biologie Animale, hydrobiologie,
Faculté des Sciences, 33, rue Louis Pasteur, 84000 Avignon, France

(**) Laboratoire d'Hydrobiologie, Université de Provence,
Saint-Charles, Marseille, France

EOLEPTESTHERIA TICINENSIS
CONCHOSTRACA
CRUSTACÉ
CAMARGUE
FRANCE
DISSÉMINATION
RÉPARTITION

RÉSUMÉ. — *Eoleptestheria ticinensis* (Balsamo-Crivelli, 1859), Crustacé Branchiopode Conchostracé d'eau douce, est signalé pour la première fois en France. Sa présence en Camargue ainsi que dans d'autres zones humides d'Europe méridionale (Espagne, Italie, Yougoslavie) est discutée et mise en relation avec les courants migratoires de l'avifaune aquatique. La possibilité d'une dissémination des œufs par l'intermédiaire d'échanges commerciaux de semences et de plants de riz entre pays voisins est également envisagée.

EOLEPTESTHERIA TICINENSIS
CONCHOSTRACA
CRUSTACEA
CAMARGUE
FRANCE
DISSEMINATION
DISTRIBUTION

ABSTRACT. — *Eoleptestheria ticinensis* (Balsamo-Crivelli, 1859), a fresh-water Crustacean (Branchiopoda, Conchostraca), has been reported for the first time in France. Its presence in the Camargue as well as in other humid zones of Southern Europe (Spain, Italy, Yugoslavia) is discussed along with its relations to the migratory routes of bird fauna. The role of man as an agent of Crustacean dispersal via the spread of useful plants (rice) is also pointed out.

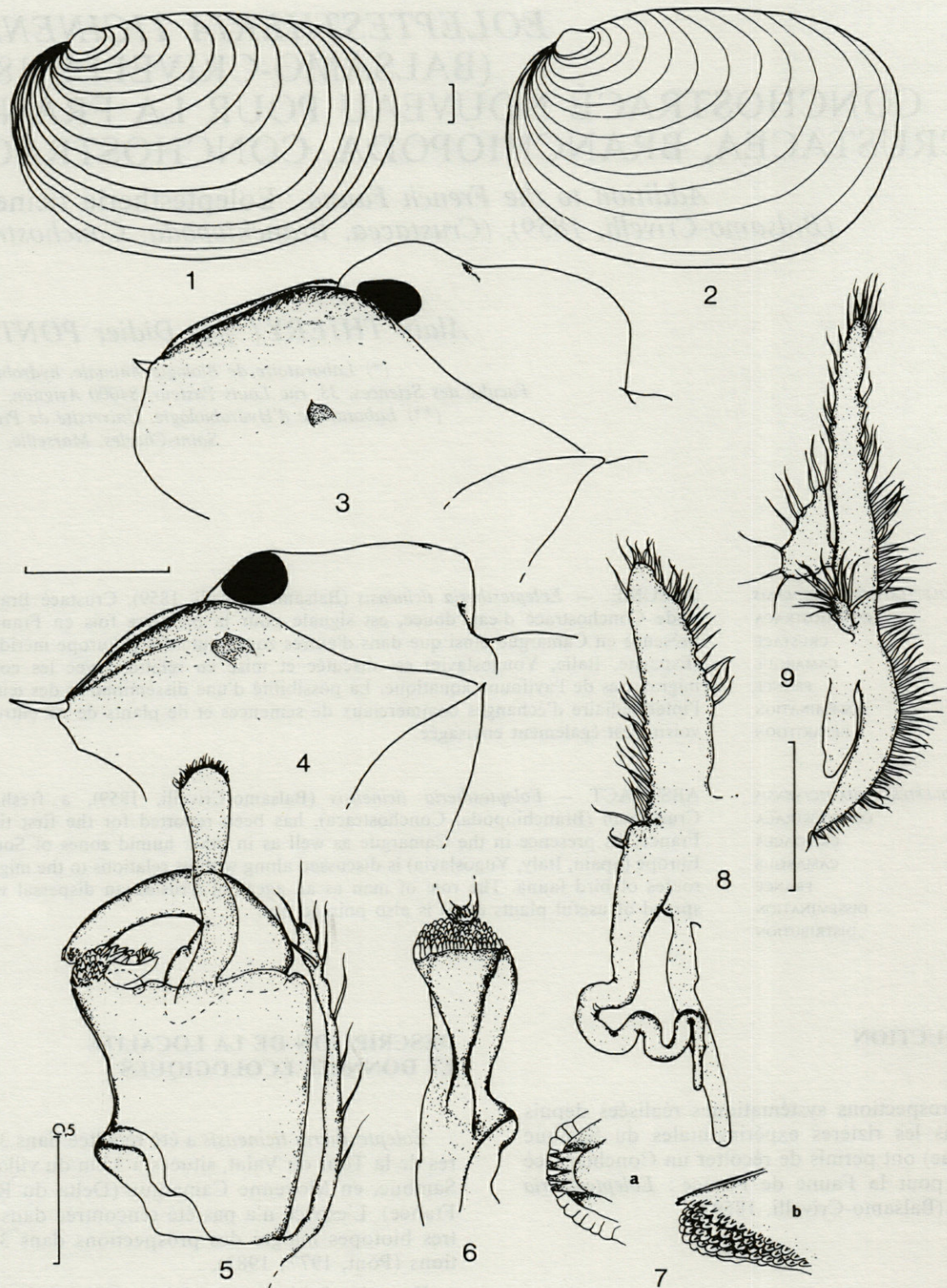
INTRODUCTION

Des prospections systématiques réalisées depuis 1978 dans les rizières expérimentales du Sambuc (Camargue) ont permis de récolter un Conchostracé nouveau pour la Faune de France : *Eoleptestheria ticinensis* (Balsamo-Crivelli, 1859).

DESCRIPTION DE LA LOCALITÉ ET DONNÉES ÉCOLOGIQUES

Eoleptestheria ticinensis a été récoltée dans 3 rizières de la Tour du Valat, situées à 3 km du village du Sambuc, en Moyenne Camargue (Delta du Rhône, France). L'espèce n'a pas été rencontrée dans d'autres biotopes malgré des prospections dans 37 stations (Pont, 1977; 1983).

Dans les 3 biotopes précités, *Eoleptestheria ticinensis* cohabite avec 2 autres Branchiopodes : *Bran-*



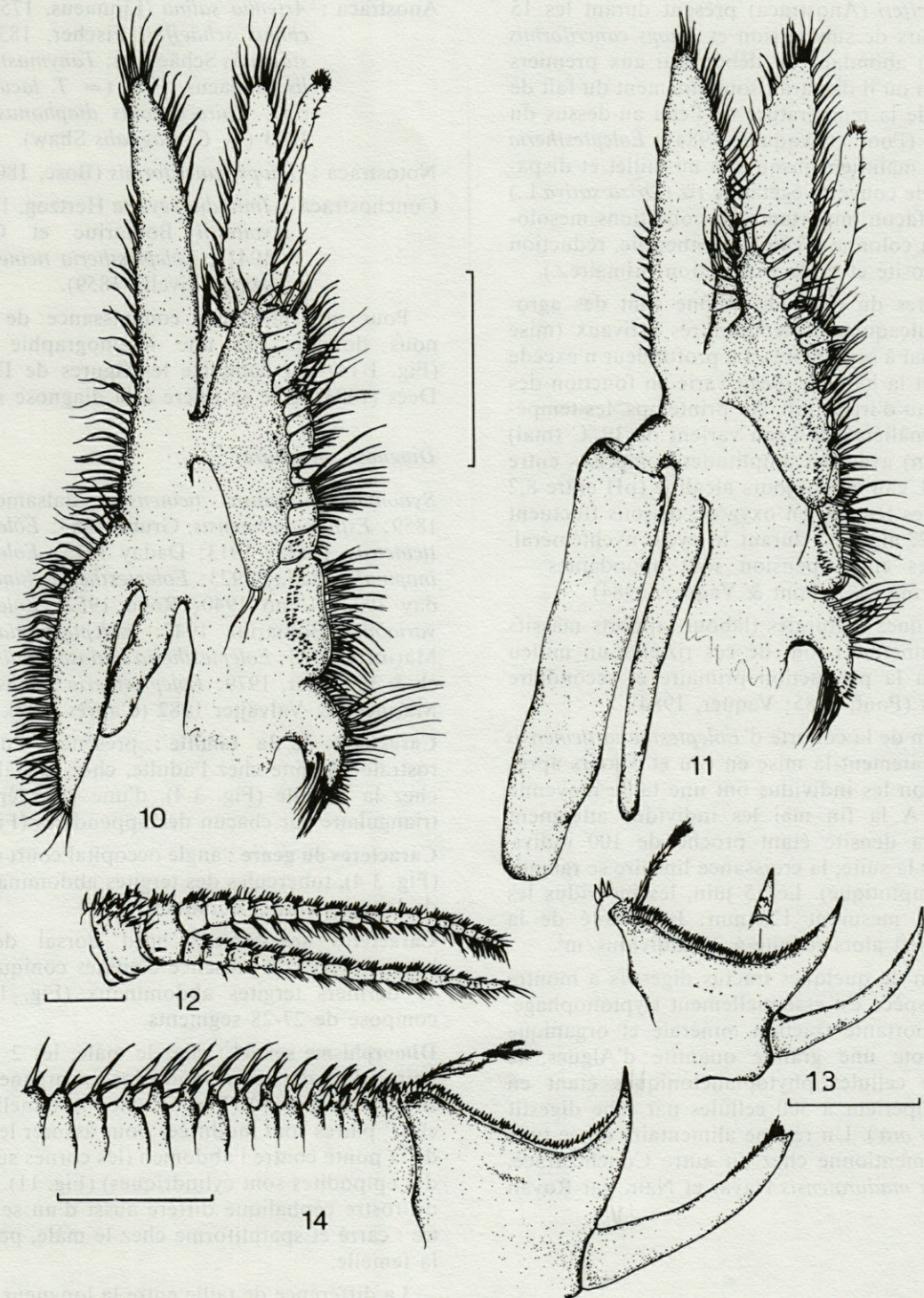


Fig. 1-14. — Description d'*Eoleptestheria ticinensis* (Balsamo-Crivelli, 1859) (sauf indication, fig. 5, le trait d'échelle représente 1 mm). *Mâle* : 1 — habitus vue latérale gauche, 3 — tête vue latérale gauche, 5 — patte P₁ préhensile, 6 — vue frontale de la massue endopoditale de la P₁, 7a — extrémité de la griffe apicale de la P₁ en vue dorsale, 7b — idem, en vue latérale, 14 — partie postérieure de l'animal, abdomen et telson, vue latérale gauche. *Femelle* : 2 — habitus vue latérale gauche, 4 — tête vue latérale gauche, 8 — détail de l'épиподите branchiale de la P₉, 9 — idem, P₁, 10 — patte P₂, 11 — patte P₁₀, 12 — antenne 2, 13 — telson vue latérale gauche.

Description of Eoleptestheria ticinensis (Balsamo-Crivelli, 1859) (unless otherwise indicated, the scale is 1 mm). *Male* : 1 — Habitus left lateral view, 3 — Head, left lateral view, 5 — prehensile P₁ leg, 6 — frontal view of the P₁ endopodital bludgeon, 7a — end of P₁ apical claw, dorsal view, 7b — idem lateral view, 14 — posterior part of the animal, abdomen and telson, left lateral view. *Female* : 2 — Habitus, left lateral view, 4 — Head, left lateral view, 8 — Detail of branchial epipodite of the 9th leg, 9 — Idem 1st leg, 10 — 2nd leg, 11 — 10th leg, 12 — Antenna 2, 13 — Telson, left lateral view.

chipus schaefferi (Anostraca) présent durant les 15 premiers jours de submersion et *Triops cancriformis* (Notostraca) abondant du début mai aux premiers jours de juin où il disparaît soudainement du fait de l'élévation de la température de l'eau au-dessus du seuil léthal (Pont et Vaquer, 1984). *Eoleptestheria ticinensis* se maintient jusqu'à la mi-juillet et disparaît lorsque le couvert végétal de riz (*Oriza sativa* L.) modifie de façon importante les conditions mésologiques de la colonne d'eau (sténothermie, réduction de la luminosité et de la production primaire...).

Les rizières du delta du Rhône sont des agro-systèmes dulçaquicoles temporaires estivaux (mise en eau de mai à septembre). La profondeur n'excède pas 40 cm et la hauteur d'eau varie en fonction des apports d'eau d'irrigation. Au printemps, les températures journalières de l'eau varient de 19 °C (mai) à 29 °C (juin) avec des amplitudes comprises entre 9 et 15 °C. L'eau est toujours alcaline (pH entre 8,2 et 10,0) et les teneurs en oxygène dissous fluctuent entre 3 et 22 mg · l⁻¹ durant le cycle nyctéméral. Les matières en suspension sont abondantes — jusqu'à 350 mg · l⁻¹ (Pont & Vaquer, 1984).

Les pratiques culturales (labour, apports massifs d'engrais minéraux) font de ces rizières un milieu eutrophe où la production primaire et secondaire sont élevées (Pont, 1985; Vaquer, 1984).

L'éclosion de la cohorte d'*Eoleptestheria ticinensis* suit immédiatement la mise en eau et 5 jours après la submersion les individus ont une taille moyenne de 2 mm. A la fin mai les individus atteignent 11,1 mm, la densité étant proche de 100 individus/m². Par la suite, la croissance linéaire se ralentit (phase asymptotique). Le 15 juin, les individus les plus grands mesurent 12,6 mm; la densité de la population est alors réduite à 30 individus/m².

L'examen de quelques tractus digestifs a montré que cette espèce est essentiellement tryptonophage. Parmi l'importante fraction minérale et organique fine, on note une grande quantité d'Algues, le nombre de cellules phytoplanctoniques étant en moyenne supérieur à 500 cellules par tube digestif (Vaquer, *ab ora*). Un régime alimentaire de ce type a déjà été mentionné chez un autre Conchostracé, *Leptestheria maduraiensis* Nayar et Nair, par Royan (1976).

DONNÉES FAUNISTIQUES

Si l'on considère les publications de Hertzog (1935), Schachter et Conat (1951 a,b), Aguesse et Dussart (1956) et Nourisson et Aguesse (1961), la découverte d'*Eoleptestheria ticinensis* porte à 7 le nombre de Crustacés Branchiopodes « Phyllopo- des » actuellement connus en Camargue :

Anostraca : *Artemia salina* (Linnaeus, 1758); *Branchipus schaefferi* Fischer, 1834 (= *B. stagnalis* Schaeffer); *Tanyastix stagnalis* Linnaeus, 1758 (= *T. lacunae* Guérin); *Chirocephalus diaphanus* Prévost, 1803 (= *C. stagnalis* Shaw).

Notostraca : *Triops cancriformis* (Bosc, 1801).

Conchostraca : *Imnadia yeyetta* Hertzog, 1935 (= *I. voitestii* Botnariuc et Orghidan, 1941); *Eoleptestheria ticinensis* (Balsamo-Crivelli, 1859).

Pour une meilleure connaissance de l'espèce, nous donnons ici une ichonographie détaillée (Fig. 1-14) qui complète les figures de Daday De Deès (1923). Elle se réfère à la diagnose suivante.

Diagnose sommaire

Synonymies : *Isaura ticinensis*, Balsamo-Crivelli, 1859; *Estheria ticinensis*, Grube 1865; *Eoleptestheria ticinensis*, Daday 1913; Daday 1923; *Eoleptestheria inopinata*, Daday 1923; *Eoleptestheria chinensis*, Daday 1923; Uéno 1940; Róen 1952; *Eoleptestheria variabilis*, Botnariuc 1947; *Eoleptestheria spinosa*, Marinček 1978; *Eoleptestheria spinosa tenuis*, Marinček & Valvajter, 1979; *Eoleptestheria spinosa magna*, Marinček & Valvajter 1982 (d'après Brtek; *in litt.*).

Caractères de la famille : présence d'une épine rostrale pérenne chez l'adulte, chez le mâle comme chez la femelle (Fig. 3-4), d'une lame épipodiale triangulaire sur chacun des appendices (Fig. 10-11).

Caractères du genre : angle occipital court et arrondi (Fig. 3-4), tubercules des tergites abdominaux armés de longues épines coniques.

Caractères spécifiques : bord dorsal des valves bombé (Fig. 1-2) présence d'épines coniques sur les 17 derniers tergites abdominaux (Fig. 14), corps composé de 27-28 segments.

Dimorphisme sexuel : chez le mâle, les 2 premières paires de pattes sont modifiées en organes préhensiles (« claspers ») (Fig. 5); chez la femelle, les 10^e et 11^e paires sont modifiées pour assurer le maintien de la ponte contre l'abdomen (les cornes supérieures des épipodites sont cylindriques) (Fig. 11). La forme du rostre céphalique diffère aussi d'un sexe à l'autre : carré et spatuliforme chez le mâle, pointu chez la femelle.

La différence de taille entre la longueur de valves des mâles et celle des femelles d'une même cohorte, est significative au seuil de 5 % (mâles Lmm = 11,80, femelles Lmm = 11,07, t = 3,022, p < 0,05, v = 8) alors que le rapport moyen longueur/hauteur des valves pour les individus matures est identique dans les 2 sexes (mâle L/h = 1,52, femelle L/h = 1,54 différence non significative au seuil de 5 %, t = 1,013, P < 0,05, v = 8).

La taille maximum des individus de la population de Camargue est légèrement inférieure à celle qu'in-

dique Straškraba pour l'espèce (1966) : 12,6 mm contre 15,5 mm. Pour des longueurs comprises entre 11 et 12 mm, le nombre de stries de croissance varie de 15 à 18, ce qui, pour des individus de tailles comparables est voisin de celui noté par Cottarelli et Mura (1983).

CHOROLOGIE

D'après Straškraba (1966), l'aire de distribution d'*Eoleptestheria ticinensis* couvre la partie nord de la Chine, l'Asie Mineure et l'Europe Centrale (Roumanie, Hongrie, Tchécoslovaquie, Autriche). L'es-

pèce est également citée dans le nord de la Yougoslavie (Marinček, 1978), dans le nord de l'Italie en Lombardie (Fox, 1951; Cottarelli et Mura, 1983), ainsi qu'en Espagne (Alonso et Alcaraz, 1984; Alonso, 1985) alors qu'elle est absente de l'Afrique du Nord (Gauthier, 1928; Thiery, 1986).

En rizière, l'association d'*Eoleptestheria ticinensis* et de *Triops cancriformis* ne se retrouve qu'en Lombardie (Fox, 1951). Au contraire, la présence d'*Eoleptestheria ticinensis* dans les mêmes zones qu'*Imnadia yeyetta* est plus fréquente, à tel point que les aires de répartition de ces 2 Conchostracés paraissent analogues. *Imnadia yeyetta* est connu en Tchécoslovaquie (Brtek, 1957; Straškraba, 1967), Autriche (Löffler, 1961), Roumanie (Botnariuc et

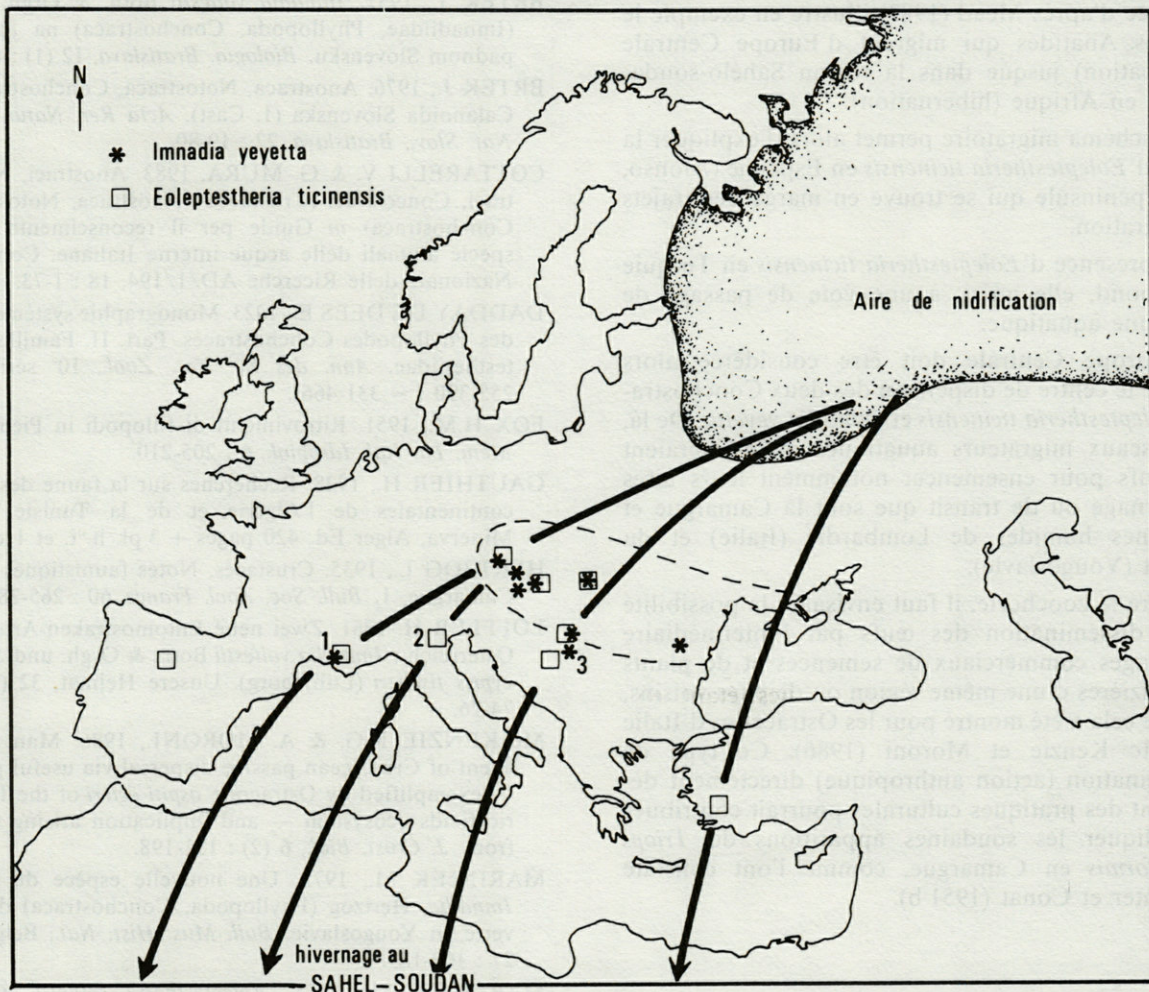


Fig. 15. — Carte de distribution d'*Eoleptestheria ticinensis* (Balsamo-Crivelli, 1859) et d'*Imnadia yeyetta* Hertzog, 1935 en Europe (modifiée d'après Straškraba, 1966, et complétée d'après les données de Brtek, 1976, Marinček, 1972, 1978, et Alonso, 1985). Les courants migratoires des Anatidés ont été tracés d'après Mead, 1983). Les aires d'hivernage sont numérotées 1 : Camargue, 2 : Lombardie, 3 : Plaine Pannonienne. En pointillé est représentée l'aire initiale des 2 Conchostracés en Europe.

Distribution map for Eoleptestheria ticinensis (Balsamo-Crivelli, 1859) and *Imnadia yeyetta* Hertzog, 1935 in Europe (modified according to Straškraba, 1966, and supplemented with data from Brtek, 1976, Marinček, 1972, 1978, and Alonso, 1985). The Anatidae's migratory movements have been drawn according to Mead's data, 1983). Wintering areas are numbered; 1 : Camargue, 2 : Lombardia, 3 : Pannonian plain. The initial area of the two Conchostracae, in Europe, is shown by a dotted line.

Orghidan, 1941), Yougoslavie (Marinček, 1972), en Camargue (Hertzog, 1935) et en Crau, bordure est du delta rhodanien (Barbero *et al.*, 1982). Ces 2 espèces sont généralement allopatriques mais peuvent parfois cohabiter comme c'est le cas en Yougoslavie (Marinček, 1972, 1978) et en Tchécoslovaquie (Brtek, 1976).

Des aires aussi concordantes ne peuvent s'expliquer que par des modes de dispersion communs reliant les diverses régions précitées.

Le fait que les œufs de Branchiopodes peuvent résister aux conditions de température (42 °C) et de pH des tractus digestifs des Anatidae (Mathias, 1937; Proctor, 1964; Proctor *et al.*, 1967) ne fait que renforcer l'hypothèse d'une colonisation des zones marécageuses situées sur les trajets des courants migratoires de l'avifaune aquatique. La figure 2 modifiée d'après Mead (1983) illustre en exemple le cas des Anatidés qui migrent d'Europe Centrale (nidification) jusque dans la région Sahélo-soudanaïenne en Afrique (hibernation).

Ce schéma migratoire permet alors d'expliquer la rareté d'*Eoleptestheria ticinensis* en Espagne (Alonso, 1985), péninsule qui se trouve en marge des trajets de migration.

La présence d'*Eoleptestheria ticinensis* en Turquie correspond, elle aussi, à une voie de passage de l'avifaune aquatique.

L'Europe Centrale doit être considérée alors comme le centre de dispersion des deux Conchostracés *Eoleptestheria ticinensis* et *Imnadia yeyetta*. De là, les Oiseaux migrants aquatiques dissémineraient des œufs pour ensemençer notamment leurs aires d'hivernage ou de transit que sont la Camargue et les zones humides de Lombardie (Italie) et du Bannat (Yougoslavie).

Outre la zoochorie, il faut envisager la possibilité d'une dissémination des œufs par l'intermédiaire d'échanges commerciaux de semences et de plants entre rizières d'une même région ou de pays voisins, comme cela a été montré pour les Ostracodes d'Italie par Mc Kenzie et Moroni (1986). Ce type de dissémination (action anthropique) directement dépendant des pratiques culturales pourrait contribuer à expliquer les soudaines apparitions de *Triops cancriformis* en Camargue, comme l'ont constaté Schachter et Conat (1951 b).

BIBLIOGRAPHIE

- AGUESSE P. & B.H. DUSSART, 1956. Sur quelques Crustacés de Camargue et leur écologie. *Vie Milieu*, 7 : 481-520.
- ALONSO M., 1985. A survey of the Spanish Euphyllopoda. *Misc. Zool.*, 9 : 179-208.
- ALONSO M. & M. ALCARAZ, 1984. Huevos resistentes de Crustaceos Eufilopodos no Cladoceros de la península Iberica; observacion de la morfologia externa mediante tecnicas de microcopia electronica de barrido. *Oecologia aquatica*, 7 : 73-78.
- BALSAMO-CRIVELLI G., 1859. Di un nuovo crostaceo delle famiglia dei Branchiopodi filopodi riscontrato nella provincia di Pavia e considerazioni sovra i generi affini. *Mem. Ist. Lombardo Sci.*, 7 : 113-120.
- BARBERO M., J. GIUDICELLI, R. LOISEL, P. QUEZEL & E. TERZIAN, 1982. Etude des Biocénoses des mares et ruisseaux temporaires à éphémérophytes dominants en région méditerranéenne française. *Bull. Ecol.*, 13 (4) : 387-400.
- BOTNARIUC N. & T. ORGHIDAN, 1941. Sur une nouvelle espèce du genre *Imnadia* trouvé en Roumanie et sur les Imnadiidae. n. fam. *Bull. Sect. Sci. Acad. Roum.*, 24 (10) : 239-246.
- BRTEK J., 1957. *Imnadia voitestii* Botn. & Orgh. 1941 (Imnadiidae, Phyllopoda, Conchostraca) na juhozapadnom Slovensku. *Biologia, Bratislava*, 12 (1) : 63-67.
- BRTEK J., 1976. Anostraca, Notostraca, Conchostraca A Calanoida Slovenska (1. Cast). *Acta Rer. Natur. Mus. Nat. Slov., Bratislava*, 22 : 19-80.
- COTTARELLI V. & G. MURA, 1983. Anostraci, Notostraci, Conchostraci (Crustacea : Anostraca, Notostraca, Conchostraca) in Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque interne Italiane. Consiglio Nazionale delle Ricerche AD/1/194, 18 : 1-73.
- DADDAY DE DEES E., 1923. Monographie systématique des Phyllopes Conchostracés. Part. II. Famille Lep-testheriidae. *Ann. des Sc. Nat. Zool.*, 10^e série, 6 : 255-390 (= 331-466).
- FOX H.M., 1951. Ritrovimenti di fillopodi in Piemonte. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 6 : 205-210.
- GAUTHIER H., 1928. Recherches sur la faune des eaux continentales de l'Algérie et de la Tunisie, Imp. Minerva, Alger Ed. 420 pages + 3 pl. h. t. et 1 carte.
- HERTZOG L., 1935. Crustacés, Notes faunistiques de la Camargue, 1. *Bull. Soc. Zool. France*, 60 : 265-281.
- LOFFLER H. 1961. Zwei neue Entomostraken-Arten für Osterreich : *Imnadia voitestii* Botn. & Orgh. und *Stenocypris fischeri* (Lillijeborg). *Unsere Heimat*, 32 (3/4) : 74-76.
- Mc KENZIE K.G. & A. MORONI., 1986. Man as an agent of Crustacean passive dispersal via useful plants — exemplified by Ostracode *ospiti esteri* of the Italian ricefields ecosystem — and implication arising therefrom. *J. Crust. Biol.*, 6 (2) : 181-198.
- MARINČEK M., 1972. Une nouvelle espèce du genre *Imnadia*, Hertzog (Phyllopoda, Conchostraca) découverte en Yougoslavie. *Bull. Mus. Hist. Nat., Belgrade*, 27 : 109-123.
- MARINČEK M., 1978. *Eoleptestheria spinosa*, a new species of Conchostraca (Phyllopoda) discovered in Yugoslavia. *Bull. Mus. Hist. Nat., Belgrade, Série B*, 33 : 103-118.
- MARINČEK M., & B. VALVAJTER, 1979. *Eoleptestheria spinosa tenuis*, a new subspecies of Conchostraca (Phyllopoda) found In Yugoslavia. *Bull. Mus. Hist. Nat., Belgrade, Série B*, 34 : 155-167.
- MARINČEK M., B. VALVAJTER, 1982. *Eoleptestheria spinosa magna*, a new subspecies of Conchostraca

- (Crustacea). *Bull. Mus. Hist. Nat.*, Belgrade, Série B, 37 : 63-72.
- MATHIAS P., 1937. Biologie des Crustacés Phyllopo- des. *Activités Sci., Indust., Bibliot. Soc. Phil. Paris*, Hermann Ed., Paris, 447 : 1-107.
- MEAD C., 1983. Bird migration, Country Life Newnes Books Ed., 224 pp.
- NOURISSON M. & P. AGUESSE, 1961. Cycle annuel des Phyllopo- des d'une mare temporaire de Camargue. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 86 (6) : 754-762.
- PONT D., 1977. Structure et évolution saisonnière du peuplement de Copépodes Cladocères et Ostracodes des rizières de Camargue. *Annl. Limnol.*, 13 (1) : 15-28.
- PONT D., 1983. Recherches quantitatives sur le peuplement de Copépodes, Cladocères et Ostracodes des rizières de Camargue. *Doct. Sci. Nat., Marseille*, 371 p.
- PONT D., 1985. Production secondaire du Cyclopoide *Acanthocyclops* (G.O. Sars) dans les rizières de Camargue (France). *Vehr. Int. Verein Limnol.*, 22 (5) : 3206-3209.
- PONT D. & A. VAQUER, 1984. Quelques caractéristiques physico-chimiques de l'eau de submersion des rizières de Camargue (France) : rôle de la végétation immergée et émergée. *Ecol. Mediter.*, 10 (1-2) : 133-145.
- PROCTOR V.W., 1964. Viability of crustacean eggs recovered from ducks. *Ecology*, 45 : 656-658.
- PROCTOR V.W., E.R. MALONE & V.L. DE VLAMING, 1967. Dispersal of aquatic organisms : viability of disseminules recovered from the intestinal tract of captive killdeer. *Ecology*, 48 : 672-676.
- ROYAN J.P., 1976. Studies on the gut contents of *Leptestheriella maduraiensi* (Conchostraca : Branchiopoda) Nayar and Nair. *Hydrobiologia*, 51 (3) : 209-212.
- SCHACHTER D. & M. CONAT, 1951(a). Note préliminaire sur la faune des rizières. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 76 : 365-370.
- SCHACHTER D. & M. CONAT 1951(b). Contribution à l'étude biologique de la Camargue. Sur l'apparition massive de *Triops cancriformis* Bosc, dans les rizières de la région Camarguaise. *Vie Milieu*, 2 (3) : 361-366.
- STRAŠKRABA M., 1965. Taxonomic Studies on Czechoslovak Conchostraca, 1. Family Limnadiidae. *Crustaceana*, 9 : 263-273.
- STRAŠKRABA M., 1966. Taxonomical studies on Czechoslovak Conchostraca. III, Family Leptestheriidae. With some remarks on the variability and distribution of Conchostraca and a key to the Middle-European species. *Hydrobiologia*, 27 : 571-589.
- THIERY A., 1986. Les Crustacés branchiopodes Anostraca, Notostraca et Conchostraca du Maroc occidental. 1, inventaire et répartition. *Bull. Soc. Hist. Nat., Toulouse*, 122 : 145-155.
- VAQUER A., 1984. La production algale dans les rizières de Camargue pendant la période de submersion. *Vehr. Int. Verein. Limnol.*, 22 (3) : 1651-1654.

Reçu le 3 juin 1986; received June 3, 1986

Accepté le 19 décembre 1986; accepted December 19, 1986

DYNAMIQUE DE POPULATION DE *BOTHRIOCEPHALUS CLAVICEPS* GOEZE, 1782 (CESTODA, PSEUDOPHYLLIDEA), PARASITE DE L'ANGUILLE *ANGUILLA* *ANGUILLA* L. EN CAMARGUE

*Population dynamics of Bothriocephalus claviceps Goeze,
1782 (Cestoda, Pseudophyllidae), a parasite
of the eel Anguilla anguilla L. in the Camargue*

Francis DUPONT et Claude GABRION

Laboratoire de Parasitologie comparée,
Université Montpellier II,
Place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex France

BOTHRIOCEPHALUS
PSEUDOPHYLLIDEA
ANGUILLA ANGUILLA
CAMARGUE
DÉMOGRAPHIE
FACTEUR CLIMATIQUE
COMPÉTITION INTRASPECIFIQUE
RECRUTEMENT

RÉSUMÉ. — L'étude porte sur la population de *Bothriocephalus claviceps* (Cestoda, Pseudophyllidae) parasite de l'Anguille (*Anguilla anguilla*), au canal de Fumemorte (Camargue). La structure par taille et la « sex-ratio » mettent en évidence l'homogénéité de la population d'Anguilles. La distribution des parasites dans les hôtes est indépendante de leur taille. Elle suit un modèle agrégatif justifié par le mode groupé d'émission des œufs. L'accroissement de la population parasitaire, l'acquisition de la maturité sexuelle et le recrutement sont des phénomènes printaniers. Une nouvelle maturité sexuelle peut être acquise secondairement, à la fin de l'été, chez les individus les plus précoces. L'étude d'infrapopulations naturelles et expérimentales suggère l'existence d'une compétition intervenant dans la régulation de la population. Cependant, le facteur climatique joue un rôle prépondérant dans la démographie du parasite.

BOTHRIOCEPHALUS
PSEUDOPHYLLIDEA
ANGUILLA ANGUILLA
CAMARGUE
DEMOGRAPHY
CLIMATIC FACTOR
INTRASPECIFIC COMPETITION
RECRUITMENT

ABSTRACT. — This study concerns the adult population of *Bothriocephalus claviceps* (Cestoda, Pseudophyllidae), a parasite of eel (*Anguilla anguilla*) in the Fumemorte canal (Camargue). The host population is homogeneous with respect to size and sex-ratio. The distribution of parasites in the hosts is independent of their size and follows an overdispersion mode because of the clustered emission of eggs. The springtime resumption of the cycle is marked by the growth of the parasite population, the attainment of sexual maturity and by recruitment. A new sexual maturity is sometimes achieved secondarily at the end of the summer in the most precocious individuals. The observation of natural and experimental infrapopulation suggests the existence of competition taking part in the regulation of the population. Nevertheless, the climatic factor plays a dominant role in the demography of this parasite.

INTRODUCTION

La revue bibliographique de Tesch (1977) est révélatrice de la place qu'occupe le parasitisme dans la connaissance de la biologie de l'Anguille européenne. Les contributions citées se résument à des listes de parasites et à des descriptions d'infections parasitaires. Le travail que nous présentons, est à l'inverse, le résultat d'une démarche écologique et populationnelle.

L'Anguille héberge dans les eaux continentales douces un Cestode Pseudophyllide *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1782). L'une des questions importantes relative au genre *Bothriocephalus* concerne la spécificité des cycles de ce genre au sein des Pseudophyllides. Le nombre d'hôtes physiologiquement et écologiquement nécessaire au parasite est la question fondamentale abordée par Jarecka (1959, 1964) pour la partie physiologique. L'auteur montre que le parasite passe successivement par une phase libre, le coracidium, une phase portée par l'hôte intermédiaire, un Copépode, et une phase adulte dans l'intestin de l'Anguille. La question a été reprise par Dupont (1984) à travers une approche écologique et dynamique du cycle.

Dans cet article, nous faisons état des résultats relatifs au compartiment adulte du cycle. L'accent est placé sur la démographie d'une population et les facteurs mésologiques ou intrinsèques agissant sur sa dynamique.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

1. Cadre d'étude

En Camargue, le canal d'assainissement du Fumemorte est l'un des éléments du système d'irrigation et de drainage (Fig. 1A). Il s'ouvre au nord sur le grand étang du Vaccarès et se ramifie au sud en canaux secondaires. Au niveau de la station d'étude, à 5 km de l'ouverture nord, le canal a une largeur de 8 m et une hauteur de 0,80 à 1,50 m, variable en fonction des saisons. Le fond est constitué de dépôts vaseux responsables, sous l'effet des vents, de la turbidité importante de l'eau en hiver; A la faveur du mistral, la proximité de l'étang saumâtre du Vaccarès (salinité de 22 à 27 g/l entre octobre 82 et septembre 83) influence les conditions de salinité du canal. Dès le mois de mai, l'apport d'eau douce consécutif à la mise en eau des rizières favorise la désalure du canal et l'inversion du sens du courant vers l'étang (Fig. 1B). La température de l'eau, enregistrée en surface au thermographe, évolue rapidement au printemps et en automne (environ 5°C par mois; Fig. 1C). Globalement, de par ses caractères physiques et sa faune ichthyologique (Grivelli, 1981), le canal est considéré comme un milieu limnique oligohalin.

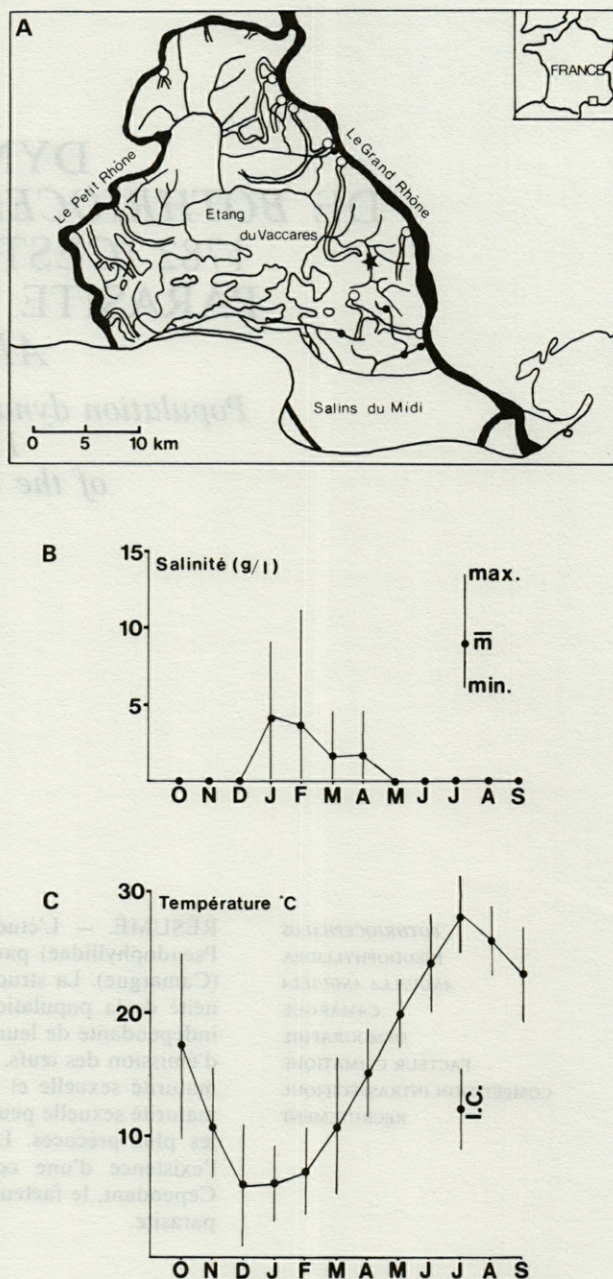


Fig. 1. — A, La Camargue. * station d'échantillonnage; ∞ canaux d'irrigation; —● canaux d'assainissement (d'après Crivelli (1981), modifié); B, Variations de salinité, C, Variations de température du Canal de Fumemorte. I.C. intervalle de confiance à 95 %.

A, The Camargue. * sampling station; ∞ irrigation canals; —● drainage canals (from Crivelli (1981), modified); B, Variations of salinity; C, Variations of temperature, Canal of Fumemorte. I.C. : confidence interval at 95 %.

2. Engin de pêche et échantillonnage

Les captures d'Anguilles ont été réalisées au moyen d'un gangui, engin de pêche décrit par Lasserre (1976) et traditionnellement utilisé dans les

canaux du Languedoc-Roussillon. L'engin a été calé, l'ouverture orientée vers le sud, devant l'une des arches du pont qui franchit le canal. Cette disposition n'entrave donc que partiellement la libre circulation des Poissons. La période de pêche a été étalée sur 12 mois, entre octobre 82 et septembre 83 à raison de 4 à 5 j/mois.

3. Matériel

258 Anguilles ont été récoltées au canal de Fumemorte durant la période oct. 1982-sept. 1983. La prise par unité d'effort de pêche, exprimée en nombre de Poissons par jour, varie considérablement avec les conditions saisonnières (Tabl. IA). Conformément aux données décrivant la situation de la pêche en Languedoc-Roussillon (Haon, 1978), les périodes les plus favorables aux captures sont le printemps et l'automne.

L'homogénéité des échantillons est respectée tout au long de la période d'échantillonnage (Tabl. IB).

La structure de taille de la population est marquée par la prédominance des tailles moyennes (35-55 cm) (Fig. 2A). La taille des Anguilles s'avère plus élevée au canal de Fumemorte que dans d'autres milieux de Camargue (Grivelli, 1981). La population est composée d'une forte majorité de femelles (79 %) contre 15 % de mâles et 6 % d'individus indéterminables.

Tabl. I. — A, Variations du nombre total d'Anguilles (N) et de la prise par unité d'effort de pêche (C/f); B, Variations de la moyenne (I) et de l'écart-type (S) de la longueur des anguilles; C, Méthode d'estimation du nombre d'œufs de *B. claviceps*.

A, Variations of the total number of eels (N) and of the capture per unit fishing effort (C/f); B, Variations of the mean (I) and the standard deviation (S) of the eels' length; C, Method of evaluation of egg numbers of *B. claviceps*.

MOIS	0	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S
N	32	23	18	6	0	54	44	-	17	20	25	30
C/f	6.4	5.7	3.6	1.5	0	10.8	14.6	-	4.2	4	3.7	7.5

MOIS	0	N	D/J	M	A	J	J	A	S
I	43.4	45.3	43.0	45.5	45.3	44.8	40.5	42.0	43.9
S	9.6	11.2	11.9	12.4	12.6	8.0	6.9	7.3	7.8

Classes d'abondance	Surfaces correspondantes	"Equivalents oeufs"	Valeurs arrondies
0	-	0	0
1	S ₁	< 11 800	< 10 000
2	S ₁	> 11 800	10 000
3	S ₂	> 47 460	50 000
4	S ₃	> 106 800	100 000
5	S ₄	> 189 800	200 000
6	S ₅	> 371 800	400 000
7	S ₆	> 798 200	800 000
8	S ₇	> 1 333 900	1 400 000

4. Techniques d'étude des Cestodes

Les Anguilles sont anesthésiées au MS 222, mesurées et disséquées. Le sexe est reconnu et les Cestodes extraits de l'intestin sont conservés isolément dans des boîtes de Pétri contenant du ringer.

— Mesure de la longueur totale du Cestode :

Afin d'abolir les mouvements de contraction et d'allongement qui rendent difficile et imprécise la

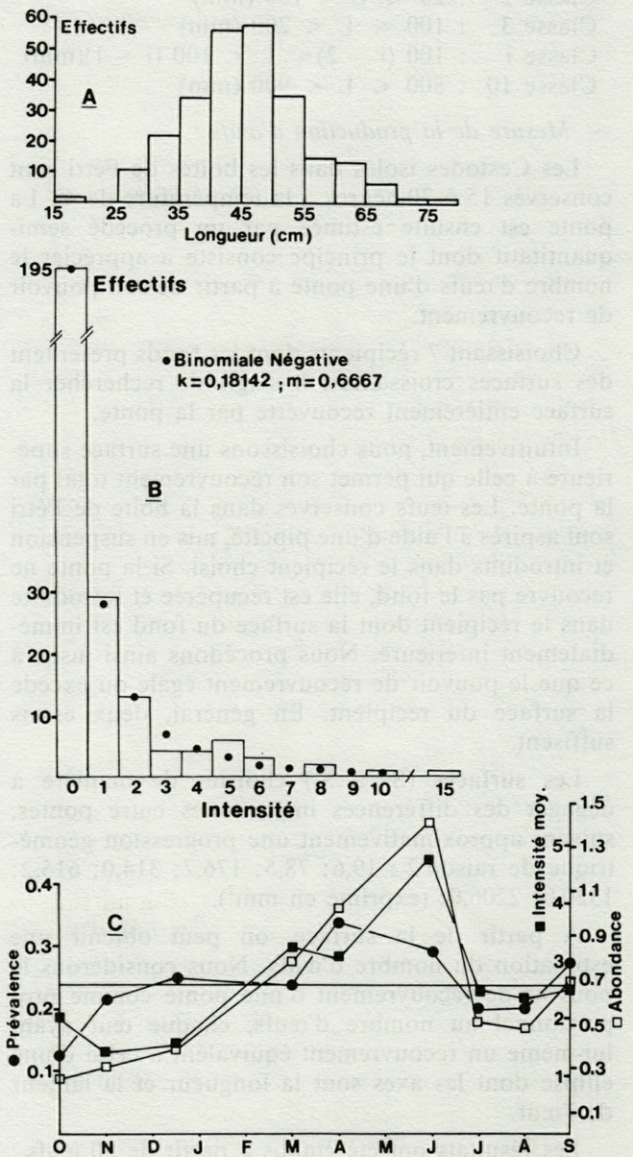


Fig. 2. — A, Structure de taille de la population d'Anguilles; B, Distribution de fréquence du nombre de parasites par hôte; C, Variations annuelles : ● de la prévalence, □ de l'abondance, ■ de l'intensité moyenne du parasitisme. Le trait horizontal donne la valeur annuelle des 3 variables.

A, Length histogram of eel population; B, Frequency distribution of number of parasites per host; C, Annual variations; ● of the prevalence; □ of the abundance; ■ of the mean intensity. The horizontal lines give the annual value of the 3 variables.

mesure des Cestodes, ceux-ci sont préalablement immergés dans l'eau distillée. Après quelques heures, la durée variant selon leur taille, les individus détendus deviennent mesurables.

Des classes de longueur ont été constituées de la façon suivante :

- Classe 0 : Cestode non segmenté.
- Classe 1 : Cestode segmenté; longueur inférieure à 20 mm.
- Classe 2 : $20 \leq L < 100$ (mm)
- Classe 3 : $100 \leq L < 200$ (mm)
- Classe i : $100(i - 2) \leq L < 100(i - 1)$ (mm)
- Classe 10 : $800 \leq L < 900$ (mm)

— Mesure de la production d'œufs :

Les Cestodes isolés dans les boîtes de Pétri sont conservés 15 à 20 heures à la température de 4°. La ponte est ensuite estimée par un procédé semi-quantitatif dont le principe consiste à apprécier le nombre d'œufs d'une ponte à partir de son pouvoir de recouvrement.

Choisissant 7 récipients dont les fonds présentent des surfaces croissantes, il s'agit de rechercher la surface entièrement recouverte par la ponte.

Intuitivement, nous choisissons une surface supérieure à celle qui permet son recouvrement total par la ponte. Les œufs conservés dans la boîte de Pétri sont aspirés à l'aide d'une pipette, mis en suspension et introduits dans le récipient choisi. Si la ponte ne recouvre pas le fond, elle est récupérée et introduite dans le récipient dont la surface du fond est immédiatement inférieure. Nous procédons ainsi jusqu'à ce que le pouvoir de recouvrement égale ou excède la surface du récipient. En général, deux essais suffisent.

Les surfaces (S_1 à S_7) choisies de manière à dégager des différences importantes entre pontes, suivent approximativement une progression géométrique de raison 2 : 19,6; 78,5; 176,7; 314,0; 615,2; 1320,0; 2206,0; (exprimé en mm^2).

A partir de la surface, on peut obtenir une estimation du nombre d'œufs. Nous considérons le pouvoir de recouvrement d'une ponte comme proportionnel au nombre d'œufs, chaque œuf ayant lui-même un recouvrement équivalent à celui d'une ellipse dont les axes sont la longueur et la largeur de l'œuf.

Les résultats ont été établis à partir de 50 œufs : longueur moyenne égale à 56,3 μm ($\sigma = 2,9$), largeur moyenne égale à 37,4 μm ($\sigma = 1,7$), surface moyenne de l'ellipse égale à 1653,75 μm^2 . La technique utilisée est résumée dans le tableau IC.

5. Infestations expérimentales d'Anguilles

On procède d'abord à l'infestation des Copépodes *Macrocyclus albidus* (Jurine, 1820) et *Acanthocyclops robustus* (Sars, 1863), principaux hôtes intermédiaires du cycle du parasite (voir pour la méthode

Dupont et Gabrion, 1987). Durant 4 h, les Anguilles sont ensuite exposées dans 2 aquariums de 3 litres, aux Copépodes infestés par 2 à 3 procercoïdes : 17 civelles au stade pigmenté et 10 anguillettes sont ainsi soumises à l'infestation puis disséquées 5, 9, 15, 30, 53 jours plus tard. Avant, comme après l'infestation, les Anguilles sont nourries aisément au moyen de larves de Chironomes fraîches.

6. Terminologie et traitement des données

En ce qui concerne la définition de la prévalence, de l'intensité, de l'intensité moyenne et de l'abondance, nous nous référons à la mise au point de Margolis *et al.* (1982). Nous nous contentons de préciser que la prévalence est une fréquence et que l'abondance diffère de l'intensité moyenne par la prise en compte des zéros.

L'ajustement d'une distribution observée à une loi de probabilité a été effectué par la méthode du Maximum de Vraisemblance sur le logiciel MLP.

RESULTATS

1. Dispersion de la population parasitaire

A partir de 258 Anguilles pêchées, nous avons récolté 172 Cestodes répartis dans 63 hôtes. Sur la totalité de la période d'étude, ces données correspondent à une prévalence de 0,24 et à une abondance de 0,67.

— Dispersion en fonction de la taille des hôtes :

- La première hypothèse à tester est relative à l'équivalence statistique des distributions de fréquence des parasites dans les différentes classes de taille des Anguilles. Les prévalences par classes de taille n'apparaissant pas statistiquement différentes, l'hypothèse ne peut être rejetée ($\chi^2 = 1,3$; n.D.L. = 5; $P > 0,5$).

- La deuxième hypothèse est relative à l'équivalence statistique des distributions d'intensité par classe de taille. Pour éprouver cette hypothèse, il a paru préférable de recourir à un test non paramétrique qui ne requiert pas la normalité des distributions. L'hypothèse nulle, testée par la fonction H de Kruskal et Wallis, ne peut être rejetée ($H = 2,36$; n.D.L. = 4; $P > 0,5$).

En conséquence, aucune différence significative dans le parasitisme, dépendant de la taille des hôtes, ne peut être mise en évidence.

— Dispersion des parasites dans la population-hôte :

le résultat précédent autorise l'étude de la distribution de la population parasitaire dans l'ensemble de la population-hôte (Fig. 2B). Son ajustement à la loi de Poisson est rejeté ($P < 0,01$); en revanche, la valeur élevée de la variance (3,07) par rapport à la moyenne (0,67), qui caractérise les distributions

agrégatives, du nombre de parasites par hôte suggère l'ajustement à une loi binomiale. Celui-ci est satisfait par la loi de paramètres $k = 0,18142$ et $m = 0,667$ ($\chi^2 = 3,37$; n.D.L. = 5; $P > 0,5$).

2. Variations saisonnières du parasitisme

— Variations des descripteurs de la population :

La démographie de la population est appréciée par des mesures de prévalence et d'abondance ou d'intensité moyenne (Fig. 2C). Les maxima se situent au printemps, de mars à juin, les minima en période hivernale, d'octobre à février. Le pic printanier marque l'époque du recrutement pendant laquelle des Anguilles indemnes ou déjà parasitées peuvent contracter de nouveaux Cestodes. Dans le second cas, le chevauchement des générations est aisément distinguable : 7 cas sur 115 Anguilles examinées, ont été dénombrés entre mars et juin, à l'exclusion de tout autre mois, soit un taux de 6 % (Tabl. IIA). On peut estimer la probabilité pour qu'une Anguille s'infeste sur 2 années consécutives à partir d'une hypothèse stochastique, en prenant pour base numérique la prévalence annuelle (soit le carré de cette prévalence égale à 6 %). Ce dernier chiffre s'accorde parfaitement avec la valeur observée.

— Variations de la structure de taille et de la maturité de la population parasitaire :

La longueur du Cestode est considérée comme une estimation relative de l'âge puisque le segment terminal qui seul possède la vessie, persiste chez *Bothriocephalus claviceps*.

Parallèlement à la croissance, le système génital se développe et les œufs s'accumulent dans l'utérus. Réduits à des sacs d'œufs chez un Cestode mature, seuls les derniers segments qui libèrent massivement les œufs, participent à la reproduction.

Pour la taille (Fig. 3A), en été comme en hiver, les classes sont regroupées autour de la classe modale 2. Au printemps, le spectre des tailles s'élargit : les classes 0 et 1 se développent tandis qu'apparaissent les classes supérieures à 5. A l'amorce de l'automne (septembre), la classe 2 est à nouveau prépondérante avec une distinction par rapport aux distributions estivale et hivernale, tenant à la réapparition des classes 4 et 5.

Pour la production d'œufs (Fig. 3B), il faut distinguer les productions massives, signe de l'imminence de la reproduction des individus concernés, des faibles productions qui sont probablement le fait de la manipulation des parasites. Les périodes hivernale et estivale sont marquées par l'absence de maturité des Cestodes. Au printemps apparaissent les individus matures avec les plus fortes productions d'œufs. A la fin de l'été, certains individus matures produisent de fortes quantités d'œufs. A ce moment, on peut penser que seule la fraction de la population qui a atteint la maturité entre le printemps et l'automne, participe à la reproduction.

Tabl. II. — A, Structure d'infrapopulations présentant deux recrutements successifs R_1 et R_2 — N désigne le nombre de cas observés; B, Dénombrement des anneaux de Cestodes appartenant à 9 infrapopulations. L : longueur des Anguilles; I : intensité du parasitisme; N : nombre d'anneaux par individu; 18 : individu localisé dans le cœcum stomacal.

A, Structure of infrapopulations established from 2 successive recruitments R_1 and R_2 . N indicates the number of observed cases; B, Proglottid counting of Cestodes belonging to 9 infrapopulations. L : length of eels; I : intensity of parasitism, N : number of proglottids per specimen; 18 : indicates the specimen located in the pyloric part of the stomach.

A									
Mois	N	R		Amplitude des tailles (mm)					
Mars	3	R_1		320 à 350	120 à 180	85			
		R_2		10 - 12	30 - 35	15			
Avril	1	R_1		150					
		R_1		4					
Juin	3	R_1		190 à 320	58	260			
		R_2		10 - 12	9	40			

B									
L (mm)	CIVELLES							ANGUILLETES	
	70	72	69	70	65	71	70	170	130
I	2	3	3	3	4	5	6	3	4
	42	50	30	59	15	48	35	50	18
N	18	42	28	47	14	44	28	43	16
		38	27	28	12	27	25	36	13
					12	23	20		12
						14	17		
							15		

Entre les 2 périodes de reproduction, s'inscrivent l'hiver et l'été avec des conditions climatiques rigoureuses. Durant ces deux périodes où les Cestodes sont immatures et le recrutement absent, les populations sont à leur niveau le plus bas. On peut donc admettre que la mortalité par sénescence suit la reproduction des Cestodes.

3. Phénomènes de croissance à l'échelle des infrapopulations

— En conditions naturelles :

Dans les conditions naturelles, les infrapopulations peuvent se constituer, *a priori*, soit par infestations successives, soit lors d'une unique infestation. C'est, en d'autres termes, la question des étapes agrégatives du cycle qui est posée. Dans un premier temps, nous estimons que les infrapopulations sont, dans la plupart des cas, issues d'un seul recrutement.

Nous avons résolu d'étudier, à partir des données collectées au canal du Fumemorte (mais aussi dans

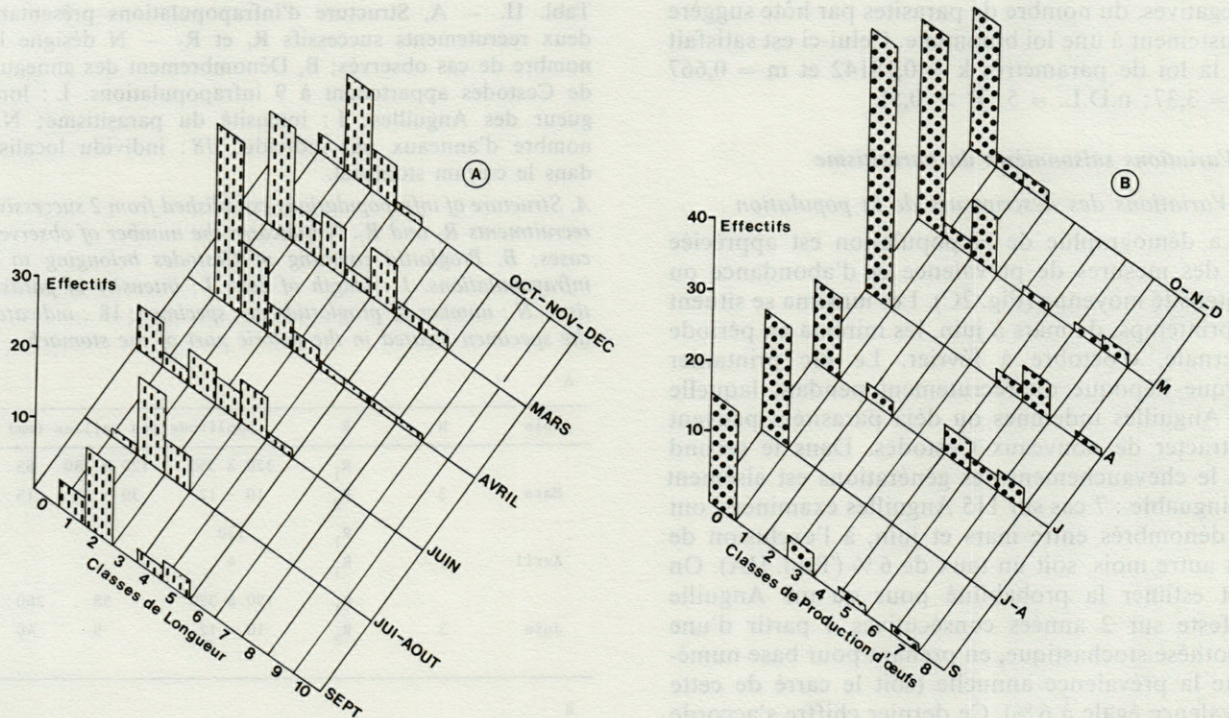


Fig. 3. — Distributions mensuelles des parasites en fonction : A — de la taille; B — de la production d'œufs.
 Monthly distributions of parasites according to : A — to the length; B — to the egg production.

une rivière voisine), 19 infrapopulations supérieures à 4 individus. En fonction des écarts de taille observés, certaines infrapopulations sont estimées comme résultant de 2 recrutements successifs. Considérant les cas de recrutement unique, nous avons établi une corrélation étroite ($r = 0,87$; n.D.L. = 16; $P < 0,001$) entre le logarithme népérien de la longueur moyenne et celui de la variance de la longueur des Cestodes appartenant à ces diverses infrapopulations (Fig. 5). La relation obtenue est de type $\ln V(L) = 1,6 \ln(L) + C$ ou $V(L) = C \cdot L^{1,6}$, 1,6 étant la valeur de la pente de corrélation linéaire. Les déviations par rapport aux longueurs moyennes des Cestodes croissent plus vite que ces dernières. Un exemple de la situation initiale de croissance des individus est illustré par une infrapopulation de 6 jeunes Cestodes, tous non segmentés (non représenté Fig. 4). Les points ($\ln \bar{L}$, $\ln V(L)$) calculés lorsque le nombre de recrutement est estimé à 2, montrent que le rapport $\ln V(L)$ sur $\ln(\bar{L})$ pour ces points est toujours supérieur à celui des autres points. Ce résultat apparaît, *a posteriori*, comme une confirmation de l'estimation du nombre de recrutement.

— *En conditions expérimentales :*

Entre le 5^e et le 53^e jour, nous avons disséqué 17 civelles et récolté de 2 à 8 Cestodes, 10 anguillettes et récolté de 1 à 4 Cestodes chez 7 d'entre elles.

Nous avons trouvé régulièrement les parasites dans la région antérieure de l'intestin, à l'exception d'un individu trouvé au 53^e jour au fond du cœcum stomacal.

Du 5^e au 16^e jour, 11 Anguilles sont examinées. Les Cestodes récoltés se présentent comme des larves non segmentées, pourvues de corpuscules calcaires et d'un scolex différencié. Ces larves manifestent une amorce de croissance : le 5^e jour : 450 μm sur 40 μm , le 9^e jour : 450 μm sur 120 μm , le 16^e jour : 1000 μm sur 100 μm (en moyenne).

Le 30^e jour, 2 civelles et 1 anguilette sont examinées. Chez les civelles, les larves ne montrent toujours pas de strobilisation mais poursuivent leur croissance (1200 μm sur 130 μm en moyenne). Par contre, chez l'anguilette un Cestode muni de 5 anneaux est récolté.

Au 53^e jour, les dernières Anguilles sont sacrifiées. Tous les Cestodes récoltés présentent une strobilisation. Pour chacun d'eux, les anneaux sont dénombrés (Tabl. IIB). La variabilité du nombre d'anneaux par individu illustre les différences de développement au sein des infrapopulations et suggère l'intervention d'un phénomène de compétition. Cependant, chez certains hôtes ($L = 65$ mm, 69 mm, 130 mm), il est possible qu'un facteur limitant lié à un mauvais état sanitaire n'ait pas permis à la compétition de s'exprimer efficacement.

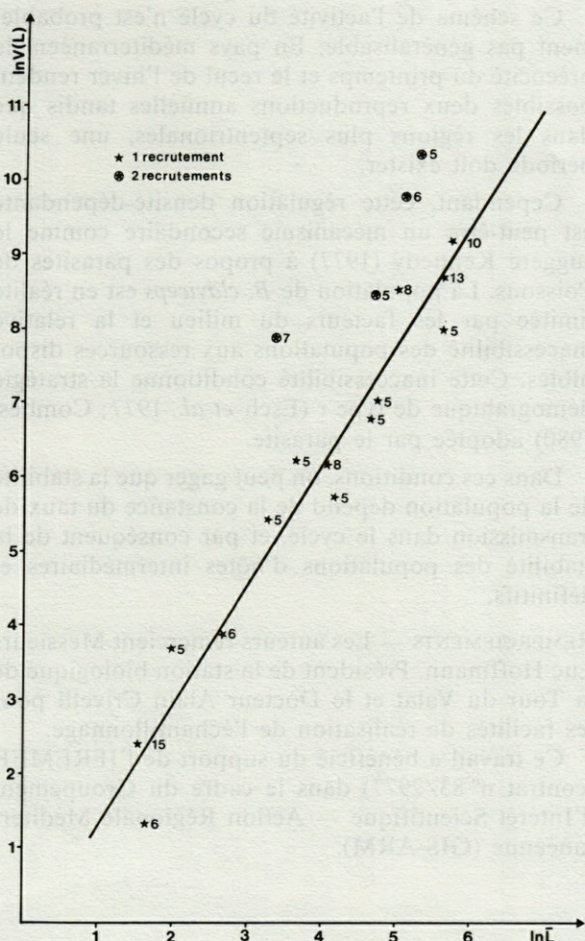


Fig. 4. — Relation logarithmique moyenne — variance de la longueur des parasites, établie à l'échelle des infrapopulations (de 5 à 15 : tailles des infrapopulations).

Mean-variance logarithmic relation of the parasite length, established from the infrapopulations (from 5 to 15 : sizes of infrapopulations).

DISCUSSION

La dispersion de la population de Cestodes

La population parasitaire du canal du Fumemorte est distribuée dans les Anguilles indépendamment de leur taille, mais de manière agrégative. Cette agrégation est l'une des manifestations de la stratégie démographique du parasite. Elle a donc une valeur adaptative à l'instar de celles de la plupart des parasites (Crofton, 1971).

Cette surdispersion ne signifie pas nécessairement de fortes intensités parasitaires chez les hôtes dont la taille des infrapopulations ne dépasse pas 15 individus.

Les observations réalisées à plusieurs étapes du cycle, soit dans cette étude, soit dans d'autres travaux (Dupont et Gabrion, 1986, 1987), tendent à

montrer que la surdispersion est générée en aval du compartiment Anguille, au niveau :

1) des œufs et du stade libre du parasite. L'existence d'un pic printanier de reproduction, l'émission groupée des œufs, le très faible pouvoir de déplacement du coracidium (Dupont, 1984) favorisent la concentration locale des stades libres dans le milieu. La fidélité à l'habitat de l'Anguille (homing behaviour) et son activité benthique (*cf.* Tesch, 1977) contribuent à l'hétérogénéité spatiale des œufs.

2) du compartiment copépode-procercoïde. Son étude montre que les Copépodes sont capables d'accumuler les stades larvaires et assurent le développement de tous les procercoïdes (Dupont et Gabrion, 1987).

Les phénomènes de compétitions

La formation d'une infrapopulation naturelle se fait-elle par recrutements successifs ou bien à la suite d'une seule infestation ?

Si l'on ne peut répondre avec certitude à cette question, il faut tout de même remarquer que les Cestodes des infrapopulations naturelles ont des tailles de même ordre de grandeur. Plus ils sont petits, plus leur taille est voisine. Ainsi, dans l'infrapopulation la plus importante que nous ayons trouvée (15 individus), les tailles s'échelonnaient entre 2 et 15 mm. L'accroissement de la variance des tailles à mesure que les individus grandissent suggère l'existence d'une compétition intraspécifique.

Les résultats des infestations expérimentales d'Anguilles appuient cette interprétation en montrant la grande variabilité du nombre d'anneaux par Cestodes dans les infrapopulations constituées.

La nature des mécanismes de compétition étudiée dans le genre *Hymenolepis* fait appel, selon les auteurs, aux deux types de compétition que reconnaît la littérature : la compétition par interférence et la compétition par exploitation (Barbault, 1981). Le premier cas est illustré par l'hypothèse de facteurs chimiques (crowding factors) sécrétés par les Cestodes (Roberts et Insler, 1982), le second cas par celle de la compétition pour un sucre (Keymer, Crompton et Singhvi, 1983).

Dans le cas des infrapopulations de *B. claviceps* nous formulons l'hypothèse que la compétition serait plutôt de type « exploitation » puisque nous constatons une croissance différentielle des individus.

L'activité saisonnière du cycle

En dépit de la compétition intraspécifique qui s'établit au sein des infrapopulations, émergent les tendances saisonnières du cycle : la maturité sexuelle et le recrutement coïncident avec le printemps et dans une moindre mesure, avec le début de

l'automne. La mortalité qui suit la maturation apparaît essentiellement comme un phénomène densité-indépendant.

D'autres travaux établissent des relations analogues entre les saisons et la dynamique des populations de divers Pseudophyllides (Jarroll, 1979; Granath et Esch, 1983; Kennedy, 1983). Dans l'ensemble, le facteur thermique est toujours mis en cause. L'augmentation de la température, d'une part stimule l'ovogenèse des Cestodes (Smyth, 1952), d'autre part déclenche l'accroissement démographique chez de nombreuses espèces de Copépodes, hôtes intermédiaires.

Dans le cas de *B. claviceps*, cette interprétation se vérifie. Les principaux Copépodes hôtes-intermédiaires du cycle, *Acanthocyclops robustus* et *Macrocylops albidus* (Dupont et Gabrion, 1987) sont abondants et largement répandus du printemps à l'automne dans les milieux limniques de Camargue (Pont, 1983).

Le rythme d'activité trophique de l'Anguille (Sinha et Jones, 1967; Lecomte-Finiger, 1983) est probablement déterminant pour le recrutement. L'activité saisonnière du cycle de *Bothriocephalus claviceps* s'inscrit bien dans le contexte des variations des conditions de milieux marqués par deux saisons caractérisées par des températures extrêmes et une activité trophique des hôtes minimale, et deux saisons caractérisées par des températures modérées et une activité trophique intense.

Stratégie démographique et régulation de la population

La régulation d'une population est envisageable dès lors qu'il existe des mécanismes densité-dépendants agissant sur la démographie de la population (cf. Dajoz, 1974; Barbauld, 1981). Le compartiment Anguille-Cestode adulte est le seul niveau où ceux-ci se manifestent, à partir duquel nous proposons un schéma de régulation de la population.

La compétition au sein de l'infrapopulation se traduit par un étalement de la période de reproduction. Après émission des œufs par le ou les Cestodes les plus murs puis leur élimination, les Cestodes moins murs peuvent poursuivre leur développement. De proche en proche, tous les Cestodes pondent et contribuent au cycle. Cet étalement engendre une seconde période de reproduction post-estivale, moins importante. Seuls les Cestodes atteignant les premiers la maturité sexuelle au début du printemps engendrent une nouvelle génération qui dispose d'environ 6 mois pour boucler le cycle avant la baisse de température. Ceux qui pondent plus tardivement, produisent une génération dont le développement sera bloqué, avant la maturité complète, par les basses températures. Cette génération sera la première à se reproduire au printemps suivant, dès que la température augmentera.

Ce schéma de l'activité du cycle n'est probablement pas généralisable. En pays méditerranéen, la précocité du printemps et le recul de l'hiver rendent possibles deux reproductions annuelles tandis que dans les régions plus septentrionales, une seule période doit exister.

Cependant, cette régulation densité-dépendante est peut-être un mécanisme secondaire comme le suggère Kennedy (1977) à propos des parasites de Poissons. La population de *B. claviceps* est en réalité limitée par les facteurs du milieu et la relative inaccessibilité des populations aux ressources disponibles. Cette inaccessibilité conditionne la stratégie démographique de type r (Esch *et al.*, 1977; Combes, 1980) adoptée par le parasite.

Dans ces conditions, on peut gager que la stabilité de la population dépend de la constance du taux de transmission dans le cycle, et par conséquent de la stabilité des populations d'hôtes intermédiaires et définitifs.

REMERCIEMENTS — Les auteurs remercient Messieurs Luc Hoffmann, Président de la station biologique de la Tour du Valat et le Docteur Alain Crivelli pour les facilités de réalisation de l'échantillonnage.

Ce travail a bénéficié du support de l'IFREMER (contrat n° 83/2977) dans le cadre du Groupement d'Intérêt Scientifique — Action Régionale Méditerranéenne (GIS-ARM).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARBAULT R., 1981. Ecologie des populations et des peuplements. Masson Ed., 246 p.
- COMBES C., 1980. Les mécanismes de recrutement chez les Métazoaires parasites et leur interprétation en termes de stratégies démographiques. *Vie Milieu*, 30 : 55-63.
- CRIVELLI A., 1981. Les peuplements de Poissons de la Camargue. *Rev. Ecol.*, 35 : 617-671.
- CROFTON H.D., 1971. A quantitative approach to parasitism. *Parasitology*, 62 : 179-193.
- DAJOZ R., 1974. Dynamique des populations. Masson Eds., 301 p.
- DUPONT F., 1984. Biologie des populations de *Bothriocephalus claviceps*, Cestode Pseudophyllidea parasite de l'Anguille européenne *Anguilla anguilla*. Thèse 3^e cycle, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, 199 p.
- DUPONT F. et C. GABRION, 1986. Approche expérimentale du rôle de l'hôte paraténique dans la circulation du parasite *Bothriocephalus claviceps* Goeze, 1782 (Cestoda, Pseudophyllidea). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.* 61 : 423-429.
- DUPONT F. et C. GABRION 1987. The concept of specificity in the proceroid-copepod system : the case of *Bothriocephalus claviceps* a parasite of the eel *Anguilla anguilla*. *Parasitol. Res.*, 73 : 151-158.

- ESCH G.W., T.C. HAZEN et J.M. AHO, 1977. Parasitism and r- and K- selection. In Regulation of parasite populations, Academic Press. Inc. (London), LTD : 9-62.
- GRANATH W.O., Jr. and G.W. ESCH, 1983. Seasonal dynamics of *Bothriocephalus acheilognathi* in ambient and thermally altered areas of a North Carolina cooling reservoir. *Proc. Helminth. Soc. Wash.*, 50 : 205-218.
- HAON J.L., 1978. L'exploitation de l'Anguille en Bas-Languedoc. Thèse de 3^e cycle, Université Paul Valéry, Montpellier, 263 p.
- JARECKA L., 1959. On the life cycle of *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1782). *Acta Parasit. Pol.*, 7 : 527-532.
- JARECKA L., 1964. Cycle évolutif à un seul hôte intermédiaire chez *Bothriocephalus claviceps* (Goeze, 1782) Cestode de *Anguilla anguilla* L. *Annl. Parasit. Hum. Comp.*, 39 : 149-156.
- JARROL E.L., 1979. Population biology of *Bothriocephalus rarus* Thomas (1937) in the red-spotted newt, *Notophthalmus viridescens* Rat. *Parasitology*, 79 : 183-193.
- KENNEDY C.R., 1977. The regulation of fish parasite populations. In Regulation of parasite populations. Academic Press. Inc. (London) LTD, 63-109.
- KENNEDY C.R., 1983. General ecology. In Ecology of the Eucestoda (I), Academic Press. Inc. (London) LTD, 27-80.
- KEYMER A., D.W.T. CROMPTON and A. SINGHVI, 1983. Mannose and the « crowding effect » of *Hymenolepis* in Rat. *Intern. J. Parasit.*, 13 : 561-570.
- LASSERRE G., 1976. Dynamique des populations ichtyologiques lagunaires, application à *Sparus aurata* L. Thèse Doct. Etat, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier, 360 p.
- LECOMTE-FINIGER R., 1983. Contribution à la connaissance de l'écobiologie de l'Anguille *Anguilla anguilla* L., 1758 des milieux lagunaires méditerranéens du Golfe de Lion : Narbonnais et Roussillon. Thèse Doct. Etat, Univ. Perpignan, 203 p.
- MARGOLIS L., G.W. ESCH, J.C. HOLMES, A.M. KURIS et G.A. SCHAD, 1982. The use of ecological terms in parasitology. *J. Parasitol.*, 68 : 131-133.
- ROBERTS L.S. and G.D. INSLER, 1982. Developmental physiology of Cestodes. XVIII. Some biological properties of putative "crowding factors" in *Hymenolepis diminuta*. *J. Parasit.*, 68 : 263-269.
- SINHA V.R.P. and J.W. JONES, 1967. On the food of the freshwater eels and their feeding relationship with salmonids. *J. Zool., Lond.*, 153 : 119-137.
- SMYTH J.D., 1952. Studies on tapeworm physiology. VI. Effect of temperature on the maturation *in vitro* of *Schistocephalus solidus*. *J. Exp. Biol.*, 29 : 304-309.
- TESCH F.W., 1977. The eel. Biology and managements of anguillid eels. Chapman and Hall Eds, 435 p.

Reçu le 24 octobre 1985; received October 24, 1985
Accepté le 19 février 1986; accepted February 19, 1986

L'URODÈLE *EUPROCTUS ASPER* (DUGÈS) DANS LES PYRÉNÉES-ORIENTALES : RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE ET CYCLE SEXUEL A BASSE ALTITUDE

*The newt Euproctus asper (Dugès)
in the eastern Pyrenees : geographical distribution
and sexual cycle at low altitude*

Monique CLERGUE-GAZEAU

Université Paul Sabatier, Laboratoire d'Hydrobiologie
U.A. 695 du CNRS, 118 route de Narbonne,
31062 Toulouse Cedex, France

URODÈLE
PYRÉNÉES ORIENTALES
RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE
CYCLE SEXUEL

RÉSUMÉ. — Découvertes dans la partie orientale des Pyrénées, les nouvelles stations de l'urodèle *Euproctus asper* étendent sa limite de répartition vers l'Est. Elles établissent la jonction entre la zone centrale et les deux localités géographiquement isolées signalées il y a une vingtaine d'années. Au niveau de la plus basse altitude connue sur le territoire français, affluent du Mondony, 350 m, le cycle sexuel de l'Euprocte subit un décalage important par rapport à ceux de moyenne et de haute altitude. Les particularités de ce décalage sont discutées en rapport avec la température de l'eau du torrent et son débit.

URODELA
EASTERN PYRENEES
BIOGEOGRAPHY
SEXUAL CYCLE

ABSTRACT. — New sampling stations of the newt *Euproctus asper* in the eastern Pyrenees extend the geographical limit toward the East. They establish the junction between the central zone and two places which were found twenty years ago. Compared with those of middle and high altitude, the sexual cycle of *Euproctus* presents an important shift at the lowest known altitude on the french territory (tributary of Mondony, 350 m). The peculiarities of this shift are discussed in relation with two factors : the temperature and the flow rate of water.

Depuis sa découverte au siècle dernier, l'espèce endémique pyrénéenne *Euproctus asper* était considérée comme une forme sténotherme d'eau froide peuplant uniquement les torrents et les lacs de haute montagne, le long de l'axe central pyrénéen. Despax (1923) note la discontinuité de la zone de répartition, due selon lui à un manque de connaissances des limites de cette zone. La découverte, dans les années 1960, d'Euproctes séjournant dans plusieurs grottes ariègeoises de basse altitude et éloignées de localités connues, a donné le point de départ à de nouvelles recherches biogéographiques et écologiques sur l'espèce. Grâce aux études de terrain, la zone de

répartition s'est agrandie tout d'abord vers l'Ouest, au Pays Basque (Clergue-Gazeau, 1968), puis vers l'Est en Ariège (Clergue-Gazeau, 1971) et enfin au Sud en territoire espagnol (Martinez-Rica et Clergue-Gazeau, 1977). Dans le même temps, la présence de ces animaux était constatée dans des réseaux hydrographiques descendant à des altitudes assez basses (700-900 m).

Les prospections de Despax étant négatives en haute Ariège, nous n'avons exploré que bien plus tard la région orientale des Pyrénées comprise entre les stations découvertes par Combes et Knoepffler

(1963, 1964) et la limite Est de distribution de l'espèce (Fig. 1).

Grâce aux recherches entreprises dans cette partie de la chaîne, nous nous proposons ici de mettre en évidence la liaison existant entre les populations ariégeoises connues et ces deux stations orientales.

D'autre part, nous exposons les résultats obtenus dans l'étude du cycle sexuel des Euproctes de la station de l'affluent du Mondony, dont l'altitude est la plus basse connue sur le versant Nord-pyrénéen.

I. RÉPARTITION DANS LES PYRÉNÉES ORIENTALES ET CARACTÉRISTIQUES DES POPULATIONS (Fig. 1)

En plus des deux stations signalées et décrites par Combes et Knoepffler (1963 et 1964), ont été découvertes les nouvelles localités suivantes :

- Vallée du Tech : le « Vallespir »
 - Rivière de la Fou, affluent rive gauche du Tech, 780 m;
 - Affluent rive gauche du Tech, traversant les gorges de « la Fou », 770 m;
 - Ruisseau de Lamanère, en remontant vers la frontière, affluent rive droite du Tech;
 - Ruisseau de la Bouidiane, affluent rive gauche du Tech, en amont de Prat de Mollo, descendant du Canigou.
- Vallée de la Têt :
 - Ruisseau de Clots, en moyenne Cerdagne, au-dessus de la centrale de Targasonne, près de Saillagouse, 1750 m.

L'examen de la carte permet de constater que les nouvelles stations sont situées entre la limite orientale de la zone de répartition et les deux gîtes découverts il y a une vingtaine d'années. Apparus tout d'abord comme isolés, ceux-ci forment désormais la pointe la plus avancée vers l'Est de la zone de distribution de cet Urodèle.

Grâce à la découverte de la station située près de Targasonne, on est certain désormais de la présence des Euproctes dans les massifs de la moyenne Cerdagne; de même, les localités du haut Vallespir permettent de certifier leur présence dans le massif du Canigou.

Dans cette même partie orientale, en territoire espagnol, on observe des colonies de ces Urodèles dans les massifs orientés Nord-Ouest/Sud-Est, massifs se détachant de la chaîne centrale et situés sur l'étendue prépyrénéenne du territoire catalan (Maluquer-Margalef, 1984) et dans le massif de Montseny (Montory et Pascual, 1981).

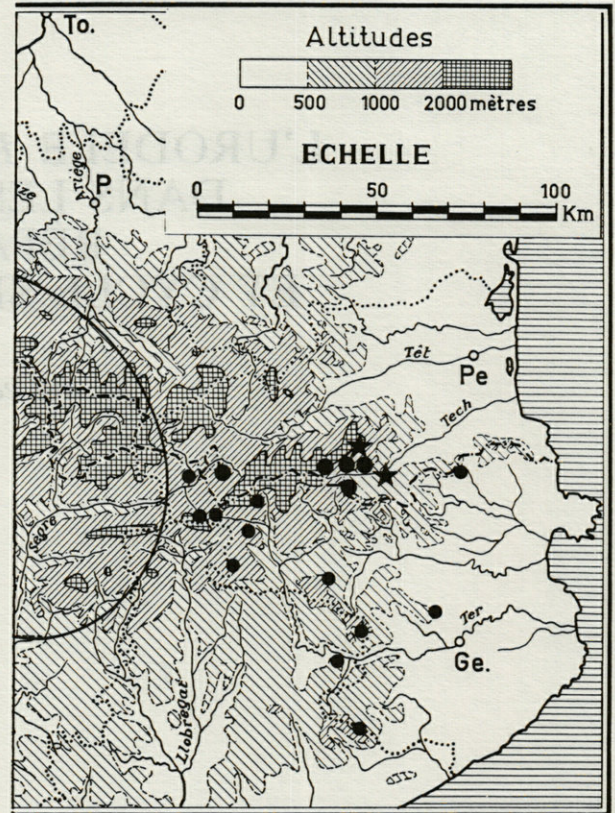


Fig. 1. — Distribution orientale de l'Euproctes des Pyrénées. — limite de la zone centrale; Etoiles noires : stations découvertes par Combes et Knoepffler; Grands cercles noirs : nouvelles stations; Petits cercles noirs : stations espagnoles.

Eastern distribution of the new Euproctes asper. — limit of the central zone; Black stars : stations of Combes and Knoepffler; large black circles : new stations; small black circles : Spanish stations.

Le premier auteur note la stabilité des animaux à basse altitude (contrairement aux auteurs anciens prétendant à une dérive des Euproctes d'altitude), une adaptabilité élevée, des différences morphologiques et une taille réduite. Martinez-Rica (1980), dans une étude mathématique de comparaison entre les populations de la chaîne centrale et celles du col de Montrepos (populations dont le biotope très particulier fut décrit par ailleurs par M. Clergue-Gazeau et J.P. Martinez-Rica, 1978), conclut également à des différences significatives de taille et de morphologie.

En ce qui concerne la réduction de la taille, ce phénomène n'a pas été constaté dans nos populations de basse altitude; des variations ont bien été observées au niveau de la teinte des animaux et du développement des glandes cutanées, mais elles ne sont pas significatives sur le versant Nord : nous constatons, en effet, des aspects différents suivant les

régions prospectées, la nature et la couleur de la roche, l'altitude... C'est d'ailleurs à la suite de ces observations que Wolterstorff (1925) avait décrit plusieurs formes locales parmi lesquelles certains auteurs ont proposé deux sous-espèces, *Euproctus asper asper* et *Euproctus asper castelmouliensis*, dont l'existence est actuellement controversée.

II. LES EUPROCTES DE L'AFFLUENT DU MONDONY

Découverte en 1963 par Combes et Knoepffler, la station a été bien située et décrite par ces auteurs; elle reste la plus basse altitude connue (350 m) sur le versant Nord-pyrénéen.

II.1. Matériel et Méthodes

Depuis quelques années, nous avons visité cette localité régulièrement et noté ses caractéristiques : température de l'eau au pied de la cascade, débit; un ou deux mâles et une femelle ont été capturés à chacune de nos visites afin d'observer l'état du cycle. Les animaux sont anesthésiés au MS 222, les lobes testiculaires des mâles prélevés, fixés au Bouin Hollande et débités en coupes longitudinales de 7 µm d'épaisseur. Coloration : hémalun-éosine ou trichrome en un temps de Gabe et Martoja-Pierson (1957). Quant aux ovaires, ils sont la plupart du temps observés à l'état frais sous la loupe binoculaire.

II.2. Caractéristiques du torrent et des *Euproctes* présents à la station (Fig. 2)

En hiver, la température de l'eau est supérieure à 7 °C : elle se trouve donc au-dessus de la température minimale de présence des *Euproctes* (environ 5-6 °C); aussi, les trouve-t-on durant toute cette saison. En été, on enregistre des températures supérieures (16-18°) à la température maximale tolérée sur le versant Nord (15°) : les animaux sont absents du torrent durant les mois de juillet-août et parfois en juin.

Le débit du torrent n'est important que dans l'intervalle compris entre mars et juin. A partir de ce dernier mois, la cascade est réduite à un faible suintement, le renouvellement de l'eau est très faible : ce qui explique l'élévation rapide de la température et, par voie de conséquence, la disparition des animaux durant la période estivale.

Ces données s'expliquent par le climat de la vallée du Vallespir : très doux en hiver, sous influence méditerranéenne — d'où une température de

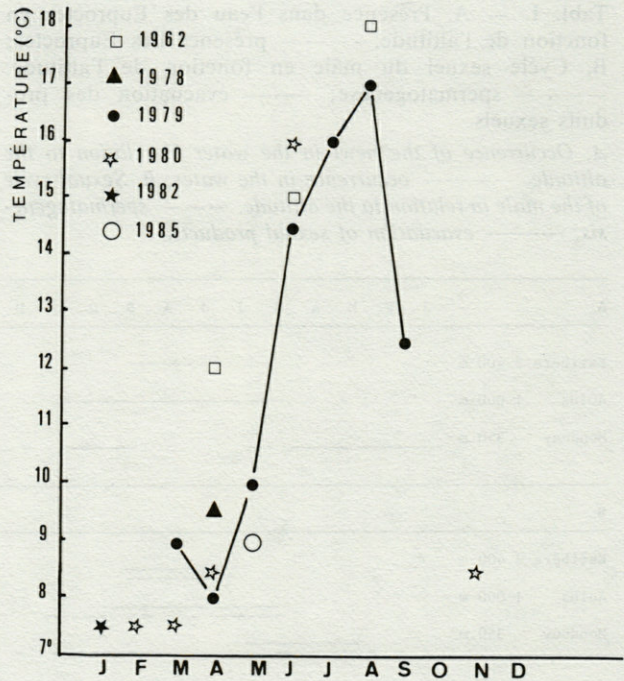


Fig. 2. — Variations annuelles de la température de l'eau du torrent.

Annual variations of the water temperature of the stream.

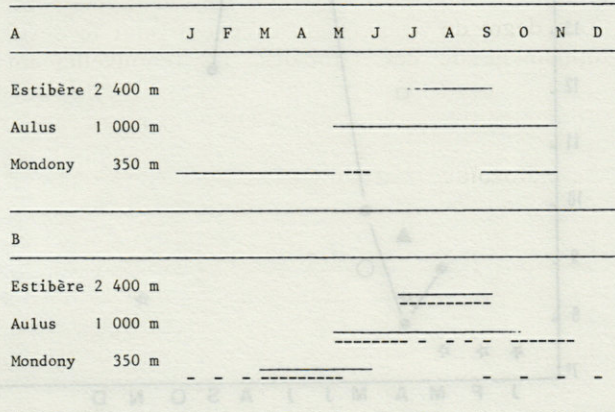
l'eau relativement douce et un débit peu élevé — ; une pluviosité très importante au printemps (février... mai) — d'où un débit maximum durant cette période —. Enfin, de violents orages éclatent en été et en automne, assurant un renouvellement temporaire de l'eau du torrent.

De 1976 à 1979, les *Euproctes* étaient présents en nombre aussi important que lors de la description de la station. A partir de 1980, une baisse sensible de la population a été observée; il semble y avoir plusieurs causes à cette diminution : une période de sécheresse et le développement du tourisme qui en fait un endroit plus accessible au public.

En accord avec Combes et Knoepffler, des adultes et de nombreuses larves furent observés durant tout le printemps; en juin, le nombre des adultes diminue, mais les larves sont présentes. Adultes comme larves disparaissent complètement en été et reparaissent au mois de septembre lors de l'abaissement de température. Notons la présence d'adultes mais aussi l'abondance des larves durant tout l'hiver. Par contre, les jeunes métamorphosés n'ont été que très rarement observés (quelques-uns au mois de mai). La période de présence dans l'eau de ces animaux est donc inversée par rapport à celle des *Euproctes* d'altitude (Tabl. IA). La persistance de cette population à très basse altitude s'explique, à notre avis, par l'exposition au Nord du petit torrent : celui-ci est ombragé, encaissé et ne reçoit les rayons

Tabl. I. — A, Présence dans l'eau des Euproctes en fonction de l'altitude. ——— présence des Euproctes; B, Cycle sexuel du mâle en fonction de l'altitude. ——— spermatogenèse; ----- évacuation des produits sexuels.

A, Occurrence of the newt in the water in relation to the altitude. ——— occurrence in the water; B, Sexual cycle of the male in relation to the altitude. ——— spermatogenesis; ----- evacuation of sexual products.



du soleil que 2 heures par jour (au contraire, dans les localités de haute montagne, les animaux sont abondants dans les torrents orientés Sud, l'eau s'échauffant alors plus rapidement). D'autre part, la source n'étant pas très éloignée, l'eau n'a pas le temps de s'échauffer, bien que cette localité soit située à la limite d'une région à température relativement élevée.

Contrairement aux résultats obtenus dans les localités situées en territoire espagnol (Maluquer-Margalef, 1984), les Urodèles sont de même taille que ceux de la chaîne centrale; la couleur de fond est la même qu'en Ariège : gris-beige foncé; la plupart des adultes (mâles surtout), présentent sur la partie dorsale du tronc et de la queue des taches noires et rondes de deux à trois mm de diamètre, tâches déjà observées chez les Euproctes de certaines stations de moyenne altitude.

II.3. Cycle sexuel des Euproctes de l'affluent du Mondony

Les mâles

Observations

Rappelons que le testicule de l'Euprocte pyrénéen est composé de lobes multiples (Rouy-Grabié, 1969). Chaque lobe intermédiaire contient 2 zones séparées par un plan limite : une antérieure immature où s'effectue la spermatogenèse, une postérieure mature où sont provisoirement stockés les produits de la

spermiogenèse et contenant les cystes glandulaires. Les différentes phases du cycle sexuel ont été décrites à moyenne altitude : 750 m (Rouy, 1972); 900-1000 m (Clergue-Gazeau, 1971) ainsi que les variations de celui-ci suivant l'altitude : 750-2500 m (Clergue-Gazeau, 1981, 1982).

En ce qui concerne le cycle des animaux de cette station, on observe les particularités suivantes (Tabl. II) :

Tabl. II. — Etat du cycle sexuel observé au niveau d'un lobe testiculaire (Euproctes de l'affluent du Mondony). - rares, -- abondants, --- très abondants. G : spermatogonies, C : spermatocytes, T : spermatides; Sp. A : spermatozoïdes de l'année; Sp. AP : spermatozoïdes de l'année précédente; CE : cystes évacués, CG : cystes glandulaires; D : dégénérescence.

Stage of the sexual cycle observed in the testis (Euproctus of the tributary of Mondony). - rare, -- abundant, --- very abundant. G : spermatogonia, C : spermatocytes, T : spermatids; Sp.A : spermatozoa (year); Sp. AP : spermatozoa (last year); CE : evacuated cysts; CG : glandular cysts; D : degeneration.

	G1 + G2	C1	C2	T	Sp. A	Sp. AP	CE	CG	D
J. 1982	-					---	-		1
F 1980	-					---	-		
M 1979	--	-				---	-		
1980	--	-				---	-		
A 1978	--	--				---	-	--	
1979	--	--				---	-	--	
1980	--	--				---	-	--	
M 1979	--	--	-	-		---	-		
J 1979	-				---				
1980	-				---				
J									
A									
S 1979	-				---				
O									
N 1979	-				---				
D									

Fin janvier début février, le 1/3 supérieur de chaque lobe présente des spermatogonies en début de multiplication; les 2/3 inférieurs (zone mature) contiennent des spermatozoïdes de l'année précédente et un tissu glandulaire assez important; des cystes sont en évacuation.

En mars, la zone antérieure augmente en volume, les spermatogonies se multipliant; la zone mature est encore importante.

En avril, on assiste à une évacuation massive des cystes à spermatozoïdes et à la présence de cystes glandulaires d'où une diminution de la zone postérieure; par contre, une augmentation importante de la zone immature est constatée : début de méiose avec une ou deux rangées de spermatocytes I.

En mai, la spermatogenèse est plus avancée, une petite zone à spermatozoïdes persiste.

En juin, la zone mature est reconstituée avec une zone de dégénérescence importante de spermatocytes. Le reste de l'année, c'est-à-dire de septembre — date de réapparition des animaux — à janvier, les lobes présentent une image de repos sexuel : très grande zone de spermatozoïdes et petite zone de spermatogonies. Par rapport aux animaux vivant en altitude, le cycle sexuel est par conséquent bien plus précoce. Nous pouvons faire en plus les remarques suivantes :

— chez quelques individus, l'état du cycle n'était pas synchrone, contrairement à celui des autres populations ;

— après maturation des produits sexuels mâles, l'évacuation de ceux-ci se fait de manière progressive de septembre à février, plus intensément en mars avril et, semble-t-il, de manière complète puisqu'en juin, ne sont présents que les spermatozoïdes venant de se former ;

— une zone de dégénérescence importante existe en mai : il en découle un plan limite épais, contrairement à ceux d'altitude, très ténus, voir même presque inexistant à 2400 m.

Les femelles

En mars et début avril, les ovaires contiennent vingt cinq à trente ovocytes matures chacun et de petits oocytes ; cette image indique que la ponte n'a pas encore eu lieu.

Fin avril et mai, nous avons observé des œufs dans les canaux sexuels : il y a ponte par conséquent à cette époque. On observe également des ovocytes en début de vitellogenèse. On assiste donc ici à un décalage identique à celui des mâles.

II.4. Développement

D'après les températures relevées et nos résultats antérieurs (Clergue-Gazeau, 1971), les jeunes larves éclosent en juin. A cette époque, en accord avec les observations de Combes et Knoepffler (1963), les Euproctes larves et adultes disparaissent du torrent ; les jeunes larves semblent, par conséquent, se réfugier en profondeur, à la recherche d'un écoulement d'eau plus frais...

Les premières observations des larves écloses en juin se font en septembre, au moment où les premières pluies augmentent le débit du torrent et abaissent la température de l'eau. Les larves s'accroissent pendant l'automne et l'hiver, période où la température de l'eau est clémente, et se métamorphosent au printemps puisque d'une part les individus jeunes métamorphosés furent observés à cette époque et que d'autre part, suivant Combes et Knoepffler (1963) « les larves en voie de transformation étaient abondantes à la fin du mois d'avril ».

CONCLUSIONS

Les animaux ne se maintiennent dans cette localité de basse altitude, en limite de climat méditerranéen, que grâce à un mode de vie modifié par rapport à ceux vivant en altitude. La température élevée de l'eau et le manque d'oxygénation en été les font disparaître du torrent. Ils réapparaissent à l'automne et restent tout l'hiver dans l'eau, jouissant d'un degré de température excellent pour le développement de ces Urodèles. Le renouvellement d'eau avec un très important débit s'effectuant au printemps, de février à mai, la population se reproduit par conséquent à cette époque : évacuation des spermatozoïdes, spermatogenèse chez le mâle, ponte, début de vitellogenèse chez la femelle. Le cycle sexuel est donc avancé par rapport à ceux des Euproctes d'altitude (Tabl. IB). D'autre part, certaines modifications apparaissent durant le cycle du mâle : — en particulier le plan limite apparaît bien plus important : ce qui découle semble-t-il d'une dégénérescence très accentuée des spermatocytes contrairement à celle des animaux d'altitude ; — une évacuation très progressive des spermatozoïdes en automne et en hiver se termine au printemps par une accentuation du phénomène, qui achève la disparition du stock de produits sexuels de l'année précédente.

Les femelles pondent fin avril-mai. Le développement des larves se poursuit en automne et en hiver ; celles-ci se métamorphosent au printemps avec un décalage important par rapport aux larves de moyenne et de haute altitude, respectivement d'environ 3 mois et 13 mois (Clergue-Gazeau et Beetschen, 1966).

Nous résumons dans le tableau IB les variations du cycle sexuel de l'Euprocte mâle sur le versant Nord. Quant aux populations du versant Sud, des modifications apparaissent à cause d'une température nettement plus élevée et ont été décrites (Clergue-Gazeau, 1981, 1982). La station présentement étudiée ayant été considérée comme isolée de celles de la chaîne centrale durant une vingtaine d'années, nous avons procédé à l'électrophorèse des protéines sériques des mâles et des femelles de ce gîte de basse altitude (Gasser et Clergue-Gazeau, 1981) et comparé celle-ci aux résultats des Euproctes de biotope classique ; aucun élément de différenciation génétique n'a été constaté ici par rapport aux populations de la chaîne centrale. Par conséquent, cette station est bien insérée dans la zone de répartition globale de la chaîne pyrénéenne, zone caractérisée par la stabilité des caractères biochimiques de l'espèce.

En ce qui concerne certaines localités catalanes situées en territoire espagnol et éloignées de l'axe central, l'altitude est également assez basse et le cycle annoncé comme précoce. Il y aurait à notre avis grand intérêt à pratiquer des électrophorèses sur les populations de ces stations afin d'observer si

elles présentent un polymorphisme génétique ou des différences génétiques par rapport à celles de l'axe central (comme la localité espagnole du col de Montrepos) ou si elles se rattachent aux populations de l'axe central pyrénéen, comme notre station de l'affluent du Mondony.

REMERCIEMENTS. Nous remercions M. A. Delcourt, assistant au Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille, pour son aide dans la prospection des stations de la vallée du « Vallespir ».

BIBLIOGRAPHIE

- CLERGUE-GAZEAU M., 1968. *Euproctus asper*, limite occidentale de l'espèce dans les Pyrénées françaises (Batracien Urodèle). *Ann. Limnol.*, 4 (2) : 265-269.
- CLERGUE-GAZEAU M., 1971. L'Euprocte pyrénéen. Conséquences de la vie cavernicole sur son développement et sa reproduction. *Ann. Spéléol.*, 26 (4) : 825-960.
- CLERGUE-GAZEAU M., 1981. Cycles sexuels des Urodèles pyrénéens à tendance aquatique. Rôle de la température. I les mâles. (*Euproctus asper* Dugès — *Triturus helveticus* Razoumowsky). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse.*, 117 : 16-40.
- CLERGUE-GAZEAU M., 1982. Variations du cycle sexuel des urodèles pyrénéens à tendance aquatique. Rôle de la température. II les femelles. (*Euproctus asper* Dugès, *Triturus helveticus* Razoumowsky). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 118 : 153-159.
- CLERGUE-GAZEAU M., 1982. Influence de plusieurs facteurs de l'environnement sur la reproduction de l'espèce *Euproctus asper* Dugès (Amphibia, Caudata, Salamandridae). *P. Cent. Pir. Biol. Exp.*, 13 : 25-31.
- CLERGUE-GAZEAU M., et J.C. BEETSCHEN., 1966. Contribution à l'étude de la reproduction de l'Urodèle *Euproctus asper* dans les Pyrénées centrales et ariégeoises. *Ann. Limnol.*, 2 (1) : 217-226.
- CLERGUE-GAZEAU M. et J.P. MARTINEZ-RICA, 1978. Les différents biotopes de l'Urodèle pyrénéen, *Euproctus asper*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse.*, 114 (3-4) : 461-471.
- COMBES C., et L.P. KNOEPFFLER, 1963. *Euproctus asper* dans les Pyrénées orientales. *Vie Milieu*, 14 (1) : 149-154.
- COMBES C., et L.P. KNOEPFFLER, 1964. Une nouvelle station d'*Euproctus asper asper* (Dugès, 1852) dans les Pyrénées orientales. *Vie Milieu*, 15 (4) : 1071.
- DESPAX R., 1923. Contribution à l'étude anatomique et biologique des Batraciens Urodèles du groupe des Euproctes et spécialement de l'Euprocte des Pyrénées Triton (*Euproctus*) *asper* Dugès. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse.*, 5 : 185-440.
- GABE M. & MARTOJA-PIERSON M., 1957. Une coloration trichrome en un temps sans différenciation. *Bull. microsc. appl.*, 7 : 50-53.
- GASSER F., et M. CLERGUE-GAZEAU, 1981. Les protéines sériques de l'Urodèle *Euproctus asper* (Dugès). Eléments de différenciation génétiques dans les Prépyrénées espagnoles. *Vie Milieu*, 31 (3-4) : 297-302.
- MALUQUER-MARGALEF J., 1984. Nouvelles données sur la répartition sous-pyrénéenne d'*Euproctus asper* (Dugès, 1852). *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 29 : 38-43.
- MARTINEZ-RICA J.P., 1980. Algunos datos sobre las poblaciones meridionales de Triton pirenaico, *Euproctus asper* Dugès. *Studia Oecologia*, 1 (2) : 135-154.
- MARTINEZ-RICA J.P., et M. CLERGUE-GAZEAU, 1977. Données nouvelles sur la répartition géographique de l'espèce *Euproctus asper* (Dugès). Urodèle Salamandridae. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 113 (3-4) : 318-330.
- MONTORI A., et X. PASCUAL, 1981. Nota sobre la distribucion de *Euproctus asper* (Dugès, 1852) en Cataluña : I. Primara localidad para el macizo del Montseny. *P. Dept. Zool. Barcelona*, 6 : 85-88.
- ROUY S., 1972. Observations sur la structure du testicule adulte chez l'Urodèle pyrénéen *Euproctus asper* Dugès et ses variations au cours du cycle sexuel chez une population de basse altitude. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 97 (4) : 653-674.
- ROUY-GRABIE (S.), 1969. — Observations comparées sur la sexualité de l'Urodèle pyrénéen *Euproctus asper*. Différenciation sexuelle. Structure du testicule adulte. Cycle sexuel des mâles d'une station déterminée. Thèse doct. 3^e cycle, 106 p.
- WOLTERSTORFF W., 1925. Über mehrere Lokalformen des Pyrenäenmolches *Euproctus asper* Dugès. *Abh. Ber. Mus. naturk. Vorgesch Magdeburg*, 4 : 61-76.

Reçu le 13 novembre 1985; received November 13, 1985

Accepté le 10 janvier 1986; accepted January 10, 1986

ETUDE D'UNE POPULATION NATURELLE DU CRUSTACÉ ISOPODE ONISCOIDE *ARMADILLIDIUM VULGARE* SOUS LE CLIMAT DE MARRAKECH. DYNAMIQUE DE LA POPULATION ET CYCLE REPRODUCTEUR

*Study of a natural population of the Oniscoïd Isopod Crustacean
Armadillidium vulgare under the climatic conditions of Marrakech.
Population dynamics and reproductive cycle*

A. PAVESE

Laboratoire d'écologie terrestre
Département de Biologie, Faculté des Sciences,
Marrakech BP S 15, Maroc

CRUSTACÉS
ONISCOIDES
CROISSANCE
CYCLE REPRODUCTEUR
TEMPÉRATURE

RÉSUMÉ. — Cette étude montre l'importance du facteur température sur la croissance et la reproduction des Oniscoïdes. La croissance, très faible en hiver, s'accélère au printemps (accroissement d'environ 12 mg par mois pendant la saison chaude). Le remplacement des générations se fait chaque année. La reproduction a lieu de mars à octobre. La sex-ratio (prédominance des femelles) et les biomasses mensuelles varient avec la reproduction des femelles au printemps et avec la mortalité des individus. Les précipitations mensuelles agissent également sur la croissance de ces Crustacés.

CRUSTACEA
ONISCOIDEA
GROWTH
REPRODUCTIVE CYCLE
TEMPERATURE

ABSTRACT. — This study shows the importance of temperature in the growth and reproduction of a population of Oniscoïds. The low winter growth rate accelerates in spring (increase about 12 mg per month during the summer). Generations are replaced each year. Reproduction takes place from March to October. The sex-ratio (with a predominance of females) and monthly biomass vary with female's reproduction in spring and with mortality. Monthly rainfall also influences the growth of these crustaceans.

I. INTRODUCTION

Les Oniscoïdes du Maroc n'ont été l'objet que de rares travaux souvent anciens. Vandel (1962) signale que Paulian De Felice a récolté quelques spécimens répertoriés à l'Institut Scientifique Chérifien de Rabat. En 1958 Vandel recense quelques genres récoltés dans le Rif Marocain; il décrit notamment la présence de l'espèce *Armadillidium vulgare*, cosmopolite, que l'on rencontre en Algérie, au Maroc et en France méridionale.

Divers Oniscoïdes ont été étudiés aussi bien dans la nature qu'au laboratoire. Chez *Ligia oceanica* (Besse *et al.*, 1975), *Eluma purpurascens* (Juchault *et al.*, 1980), *Porcellio dilatatus* (Mocquard *et al.*, 1978), les auteurs ont montré l'influence de la température et de la photopériode sur la reproduction et déterminé sa durée dans l'année.

Dans l'hémisphère Nord *A. vulgare* se reproduit de mai à août en Angleterre (Al Dabbach et Block, 1981), d'avril à octobre en France méridionale (Vandel, 1962), alors qu'au Texas la reproduction aurait lieu de mars à novembre (*in* Juchault *et al.*, 1980).

A. vulgare fut l'objet de plusieurs études au laboratoire (Pavèse 1979, Mocquard *et al.*, 1980, Juchault *et al.*, 1980) montrant l'influence primordiale de la photopériode sur cet animal épigé pour induire les mues parturielles.

Il nous a paru intéressant de compléter ces données par une étude dans la nature et sous le climat de Marrakech de l'évolution d'une population avec son cycle annuel de reproduction. Le suivi de la croissance au laboratoire d'un échantillon de cette population complète nos résultats.

II. MATERIEL ET TECHNIQUES

1. Echantillonnage

La population étudiée vit dans un jardin de la ville de Marrakech. Les zones de prélèvement ont été choisies de façon à éviter les endroits fortement ensoleillés qui seraient désertés par les animaux en été. Ces zones, certaines constamment à l'ombre, d'autres ensoleillées une partie de la journée, n'ont pas montré de différence de fréquentation, les prélèvements ayant toujours été effectués le matin avant l'ensoleillement. Ces surfaces d' $1/10^e$ de m^2 environ, sont recouvertes d'un rectangle de bois de même dimension, ce qui constitue une sorte de « niche » où transitent les animaux.

Les prélèvements ont été effectués à chaque début de mois, d'octobre 1982 à octobre 1983. Les surfaces choisies ($3/10^e$ de m^2 mensuellement) sont prospectées sur une profondeur de 3 cm.

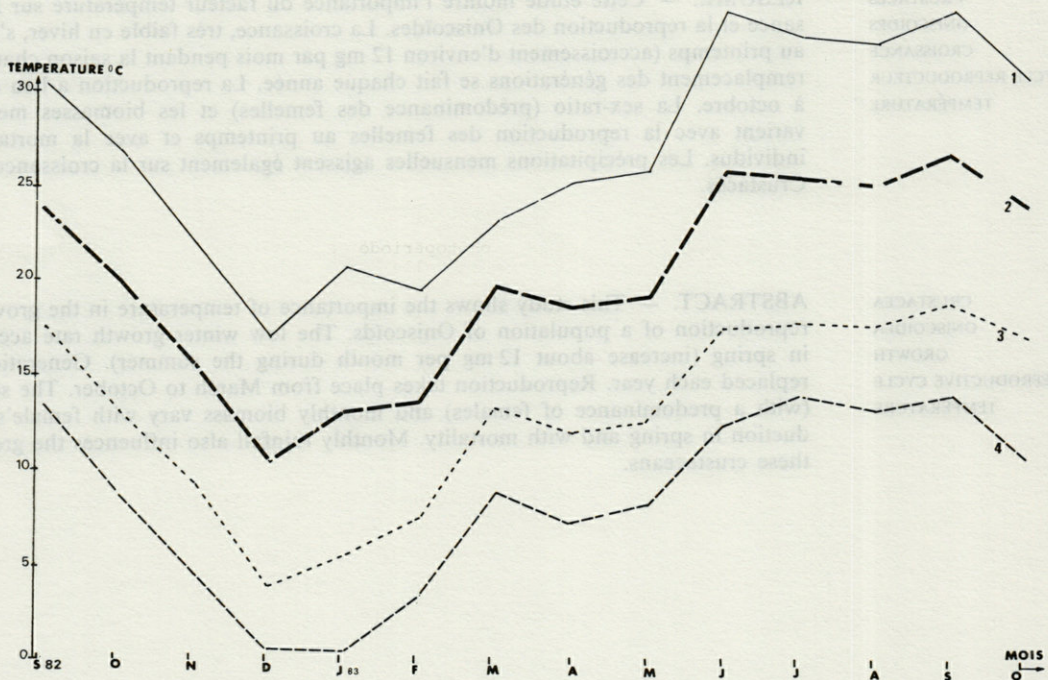


Fig. 1. — Moyennes mensuelles des températures quotidiennes. 1 : températures maximales quotidiennes; 2 : températures moyennes mensuelles; 3 : températures minimales quotidiennes; 4 : températures minimales quotidiennes au sol.

Mean daily temperatures for each month. 1 : daily maximal temperatures; 2 : monthly mean temperatures; 3 : daily minimal temperatures; 4 : daily minimal temperatures on the ground.

Analyse qualitative et quantitative

Les Oniscoïdes sont répartis en plusieurs catégories : mâles, femelles en repos sexuel, femelles en reproduction (présence d'oostégites). Les animaux de masse inférieure à celle du plus petit mâle différencié de chaque prélèvement, ont été considérés comme indifférenciés et non dénombrés.

La masse respective de chaque animal est mesurée (utilisation d'une électro-balance SARTORIUS 1207 MP2 ayant une précision de 1/10^e de mg). Les individus sont répartis en 25 classes s'étalant de 1.2 mg à 180 mg et séparées par un intervalle de classe de 0.2 unité logarithmique. Conservés vivants dans des boîtes humidifiées pendant la manipulation, les animaux sont ensuite relâchés sur leur lieu de capture.

2. Facteurs climatiques

Température

Les relevés de la station météorologique de Marrakech ont permis de construire les courbes de la figure 1.

Nous constatons :

— une diminution de la température d'octobre à décembre;

— une augmentation de janvier à juin avec deux pics principaux en mars et juin;

— une période de stabilité en été : maintien de fortes températures de juin à septembre.

TEMPÉRATURES	9h			13h		
	A	B	C	A	B	C
extérieure	21°3	19°6	22°9	27°1	28°1	27°8
au sol	20°	19°1	20°7	22°	24°5	23°7
dans le sol	18°5	18°2	18°6	19°8	20°3	20°6

Des mesures de la température du sol où vit la population étudiée, ont été effectuées à l'aide d'un thermomètre à sonde PILS au niveau de trois zones de prélèvement (nommées A, B et C). Elles indiquent qu'au sol, les températures sont en moyenne inférieures de 3 °C aux températures de l'air.

Précipitations

Le tableau ci-dessous résume la hauteur des précipitations mensuelles (en mm) recueillies à Marrakech, ainsi que l'humidité relative moyenne de l'air (6 h le matin).

Mois	S	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O
Pmm	19	16	183	15	2	361	54	92	132	0	0	1	5	1
HR %	81	743	707	787	659	828	584	662	754	697	775	798	615	53

La pluviométrie est excédentaire en février 1983 par rapport à une période de référence de 30 années. Elle est déficitaire pendant les autres mois, surtout, en automne.

Lumière

Marrakech est située à 32° de latitude Nord. La longueur du jour varie de 10 h au solstice d'hiver à 14 h 10 au solstice d'été.

3. Séries expérimentales au laboratoire

Nous avons constitué 2 séries : la 1^{re} est soumise à la photopériode naturelle de Marrakech et sans régulation thermique; la 2^e est mise dans une salle climatisée aux environs de 21 °C et ayant une photopériode LD : 16/8. Chacune des séries comprend 40 couples dont les masses sont régulièrement réparties entre 5 mg et 80 mg. Les couples ont été groupés pour l'analyse des résultats selon le tableau suivant :

Masses des différents groupes au 10-10-1983

G 1	G 2	G 3	G 4	G 5	G 6	G 7	G 8
3-6mg	9-13mg	15-19mg	24-28mg	30-37mg	40-50mg	55mg	65-80mg

La croissance est suivie en fonction du temps. On repère les exuviations et les masses sont mesurées entre deux exuviations, pendant l'étape C du cycle d'intermue (période de stabilité).

Le tableau ci-dessous donne la moyenne des températures quotidiennes pour chaque série.

Série	du 10/10/83	du 25/10/83	du 7/11/83
photopériode	du 10/10/83	du 5/11/83	du 24/11/83
naturelle	26°6 sm=0.34	23°2 sm=0.19	19°5 sm=0.18
Série	du 10/10/83	du 25/10/83	du 24/11/83
LD 16/8	du 24/10/83		
	26°6 sm=0.34	22°5 sm=0.15	

Le suivi de la croissance sur une courte période va être compensé par le fait que les animaux examinés ont des masses régulièrement réparties entre 5 et 80 mg en début d'expérience. Le but est de juxtaposer les brèves durées d'observation pour chaque groupe d'animaux de telle sorte que nous ayons l'équivalent d'une durée d'observation d'environ 6 mois (voir tableau chapitre III, 2°).

Pendant la durée d'observation, les températures enregistrées n'ont pas montré les différences souhaitées entre les deux séries expérimentales, de telle sorte que ces dernières ont été confondues lors de l'analyse des résultats.

III. RESULTATS

1. Evolution annuelle de la population (Tabl. I, Fig. 2)

a. Croissance

D'octobre 1982 à février 1983, en automne et hiver, la population est constituée d'animaux nés la même année (1982). Pendant cette période la croissance est faible, en relation avec la baisse de température. La masse moyenne évolue peu (voir tableau I) et le point « 50 % » de la population se déplace peu autour de la classe 11 (environ 10 mg). A partir de mars 1983 la population acquiert des masses plus élevées; l'effectif cumulé (tableau ci-dessous) des classes 20 à 24 (masses variant de 55 à 150 mg) montre une légère augmentation pendant l'hiver du nombre de ces individus de grande taille, suivie d'une forte augmentation en mars et avril.

oct. 82	nov.	déc.	janv. 83	fév.	mars	avr.	mai	juin
73	53	97	100	110	212	252	211	194

L'examen des taux mensuels d'exuviation (ont été dénombrés les animaux présentant les plaques blanches sternales annonçant la mue ainsi que les animaux ayant effectué leur exuviation postérieure), peut aussi nous renseigner sur la croissance des Oniscoïdes. On ne constate pas d'anecdysis totale durant l'hiver comme il a été vu au laboratoire chez cet animal (Pavèse, 1979). Cependant le faible taux d'exuviation enregistré en janvier (12 %) est à mettre en relation avec la baisse de température courant décembre (11 °C en moyenne pour la température de l'air). Par contre les prélèvements de novembre et de décembre ont des taux d'exuviation assez élevés (29 % et 35 %) ainsi qu'en février, seul mois de l'année où la moitié de la population se prépare à muer (52 %). A la fin de l'été (septembre

Tabl. I. — Données numériques mensuelles.

Monthly statistics.

Mois	Nombre d'animaux (biomasse gr)	Masse moyenne mg	% mâles (masse moyenne mg)	% femelles (masse moyenne mg)	% femelles gravides (masse moyenne mg)	% d'exuviation
Octobre 82	1105 (20.83)	18.6	34.21 (23.8)	65.79 (16.3)	6.06 (36.5)	13.48
Novembre 82	2365 (30.79)	13.0	28.96 (14.7)	71.03 (12.3)	0.12 (36.4)	29.34
Décembre 82	1473 (27.23)	18.5	31.5 (21.9)	68.5 (16.9)	-	35.44
Janvier 83	1186 (25.79)	21.7	30.01 (24.2)	69.98 (20.7)	-	12.05
Février 83	2105 (34.49)	16.3	29.69 (17.4)	70.31 (15.9)	-	52.49
Mars 83	1023 (34.31)	33.5	23.65 (29.6)	76.34 (34.7)	26.10 (62.9)	17.88
Avril 83	1757 (55.39)	31.5	33.01 (14.0)	66.98 (30.2)	24.30 (53.1)	25.27
Mai 83	988 (39.74)	41.2	25.0 (43.1)	75.0 (39.2)	50.81 (43.0)	25.54
Juin 83	589 (28.27)	53.0	22.75 (49.8)	77.25 (47.6)	56.53 (52.4)	18.19
Juillet 83	1070 (22.80)	25.3	30.09 (26.0)	69.9 (19.6)	15.04 (52.2)	17.18
Août 83	1101 (16.38)	18.1	29.33 (20.8)	70.66 (12.0)	4.99 (54.3)	19.66
Septembre 83	1781 (25.86)	14.5	32.79 (16.5)	67.21 (13.5)	0.67 (40.8)	8.36
Octobre 83	1616 (25.76)	15.9	26.24 (19.6)	73.76 (14.6)	0.12 (48.3)	15.10

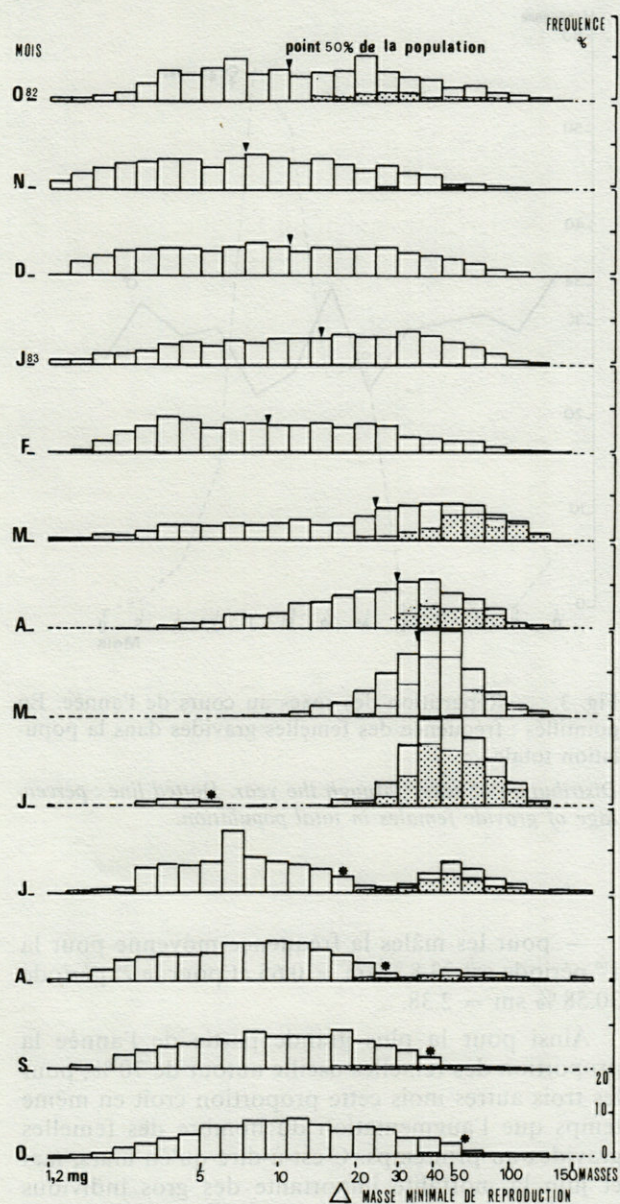


Fig. 2. — Histogrammes de répartition des individus en fonction de leur masse (25 classes séparées par un intervalle de 0.2 unité logarithmique). Histogrammes figurés par des points : fréquence des femelles en reproduction pour chaque classe; étoile : évolution des premiers nés de l'année en cours de l'été (croissance 12 mg par mois).

Distribution of animals according to weight (25 classes at an increment of 0.2 logarithmic unit). Shaded area : proportion of gravid females for each class. Star : summer growth (about 12 mg monthly) of the year's first-born individuals.

et octobre) le très faible taux d'exuviation (8 à 15 %) ne peut être mis en relation avec la température, très élevée à cette période.

Il faut plutôt voir ici dans la nature, l'influence des précipitations mensuelles; en effet celles-ci sont présentes en novembre et décembre, abondantes en

février et pratiquement absentes le reste de l'année. L'animal étant capable d'allonger l'étape C de son cycle d'intermue selon son état physiologique et les conditions environnantes, peut se préparer rapidement à muer lorsque ces dernières deviennent favorables. Ceci nous amène à constater une croissance nette des animaux en mars 1983.

En mai et juin on note un tassement de la population, la plupart des animaux ne dépassent guère 100 mg. En juillet et août cette population de l'année précédente va disparaître.

La mortalité est très forte en mai et juin; de nombreux cadavres sont visibles lors des récoltes. L'effectif cumulé des animaux appartenant aux classes 20 à 24 montre une diminution des gros individus à partir de cette période.

b. Reproduction

Le démarrage de la reproduction se fait en mars, en parallèle avec les augmentations de température et de photophase. Le maximum de femelles gravides est atteint en mai-juin (plus de 50 % de l'effectif de la population).

Au printemps, les premières femelles gravides sont les plus grosses, leur masse moyenne diminue légèrement ensuite; elles représentent les premières nées l'année précédente. Pendant la saison de reproduction toutes les femelles de masse supérieure à 55 mg sont gravides et meurent ensuite (voir tableau ci-dessous : les effectifs cumulés des femelles appartenant aux classes 20 à 24).

MOIS	MARS	AVRIL	MAI	JUIN	JUIL	AOUT	SEPT
effectif femelles	172	160	147	145	68	28	5
effectif femelles gravides	158	158	130	125	58	26	3

A partir d'août et septembre les plus petites femelles gravides (16 à 20 mg) sont les premières nées de l'année en cours; les autres sont les dernières représentantes de la génération précédente. Le remplacement de la population par la nouvelle génération s'effectue en 3 mois, de juin à août.

La durée de la période de reproduction pour une génération est de 6 mois, de mars à août, durée à laquelle on peut ajouter 2 mois, septembre et octobre de l'année précédente.

La gestation mesurée chez les animaux mis en élevage (23 °C) a une durée de 25 jours; ceci est conforme aux résultats précédents (Pavèse, 1979) où la gestation est allongée de 10 jours quand la température diminue de 25° à 20 °C. Pour la population étudiée, une gestation de 25 jours est possible en juin, juillet, août et septembre. En mars, avril et mai la température moyenne de l'air est inférieure à 20 C, ce qui allonge les premières gravidités

jusqu'à 1 mois et demi (premières naissances 2^e quinzaine d'avril).

Nombre de portées : la durée des gestations en fonction des températures montre que les femelles d'*A. vulgare* peuvent avoir 2 portées; à cette époque un faible effectif des femelles de la première vague de reproduction effectue une 3^e portée avant de mourir. La nouvelle génération se reproduisant une fois à la fin de l'été va présenter 2 portées sur deux années successives; elles sont les premières à mourir au printemps, celles qui effectuent une 3^e portée en juin constituent également un faible effectif.

c. Discussion

La reproduction commence l'année même de la naissance pour quelques individus (âge 3 mois 1/2, conforme aux résultats antérieurs Juchault *et al.*, 1980) : les conditions de température de la fin de l'été sont favorables à une émergence tardive des jeunes.

Le démarrage d'une saison de reproduction semble toujours synchronisé avec l'augmentation de la photophase. Celui-là a été programmé dès mi-février pour la moitié du nombre des femelles (durée de la photophase 11 h). Donc *A. vulgare* peut rapidement entrer en reproduction sous une photopériode croissante certes, mais non de jours longs (également observation aux Iles Canaries de femelles gravides début janvier 1983). Une photopériode de jours longs sert de synchroniseur lorsque la température est un facteur limitant. Ainsi en Angleterre la reproduction a lieu sous une photopériode supérieure à 15 h de lumière par jour (Al Dabbach et Block, 1981).

La nouvelle génération n'apparaît qu'au début juin; sa croissance rapide constatée en juillet doit être reliée à la forte élévation de température au cours du mois de juin (mars, avril, mai : température moyenne 19 °C, 16 °C supposée au sol; juin : température moyenne 26 °C, 23 °C supposée au sol).

d. Sex-ratio

La proportion des sexes (tabl. I et fig. 3) montre qu'il y a toujours prédominance des femelles, celle-ci fluctuant saisonnièrement. Nous distinguons 2 périodes :

— d'une part mars, mai, juin 1983 (fréquence moyenne 76.1 %, $sm = 0.65$ pour les femelles)

— d'autre part octobre, novembre, décembre 1982 et janvier, février, avril, juillet, août, septembre, octobre 1983 (fréquence moyenne 69.4 %, $sm = 0.73$ pour les femelles)

— un test t sur ces moyennes montre une différence hautement significative ($t = 4.466$ pour 11 DL)

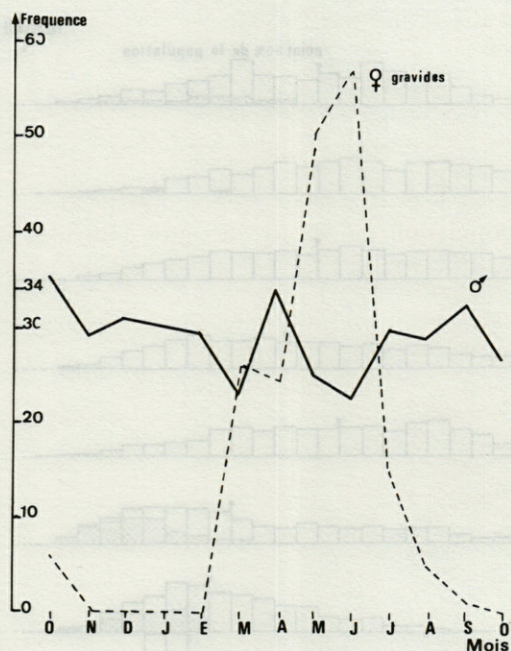


Fig. 3. — Répartition des sexes au cours de l'année. En pointillés : fréquence des femelles gravides dans la population totale.

Distribution of sexes through the year. Dotted line : percentage of gravide females in total population.

— pour les mâles la fréquence moyenne pour la 1^{re} période est 23.8 % $sm = 0.65$ et pour le 2^e période 30.58 % $sm = 2.38$.

Ainsi pour la plus grande partie de l'année la proportion des femelles oscille autour de 70 %; pour les trois autres mois cette proportion croît en même temps que l'augmentation du nombre des femelles gravides au printemps. C'est-à-dire qu'en mars, mai et juin la mortalité importante des gros individus constatée plus haut affecte davantage les mâles que les femelles; la mortalité de celles-ci sera plus échelonnée dans le temps (voir tableau ci-dessous).

Effectif cumulé des 5 dernières classes :

MOIS	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O
total	36	23	39	50	60	128	129	103	102	72	58	18	24
mâles	27	11	22	19	24	21	45	24	27	40	22	13	15
femelles	9	12	16	31	36	107	84	79	75	32	15	5	9

Nous pouvons admettre que nous trouvons à Marrakech 2/3 de femelles pour 1/3 de mâles. Cette stratégie est courante chez *A. vulgare*, espèce dont la plupart des populations naturelles sont théliogènes, ce qui constitue un avantage pour la reproduction. Cependant dans des régions plus septentrionales Al Dabbach (1981) constate que la supériorité en nombre des femelles est très faible par rapport aux mâles.

e. Biomasse (Tabl. I et fig. 4)

La biomasse croît de février à avril, ce qui est dû à l'accélération de la croissance des animaux à cette période de l'année. Puis nous constatons une diminution régulière de la biomasse jusqu'en août due dans un premier temps à une diminution de l'effectif de la population qui affecte les gros individus. A partir de juillet-août l'augmentation de l'effectif de la population n'intervient pas sur la biomasse, le peuplement étant essentiellement constitué par des jeunes issus de la nouvelle génération.

En résumé la biomasse mensuelle reste à un niveau moyen en automne et hiver, montre une augmentation importante au printemps suivie d'une diminution en été du fait de la mortalité de l'ancienne génération et de l'émergence de la jeune génération.

2. Séries expérimentales

La croissance en fonction du temps des animaux mis en élevage selon les groupes définis au chapi-

Fig. 4. — Evolution annuelle de la biomasse. 1 : nombre d'individus récoltés mensuellement; 2 : biomasses mensuelles; 3 : masses moyennes mensuelles.

Annual development of biomass. 1 : number of individuals collected monthly; 2 : monthly biomasses; 3 : monthly mean masses.

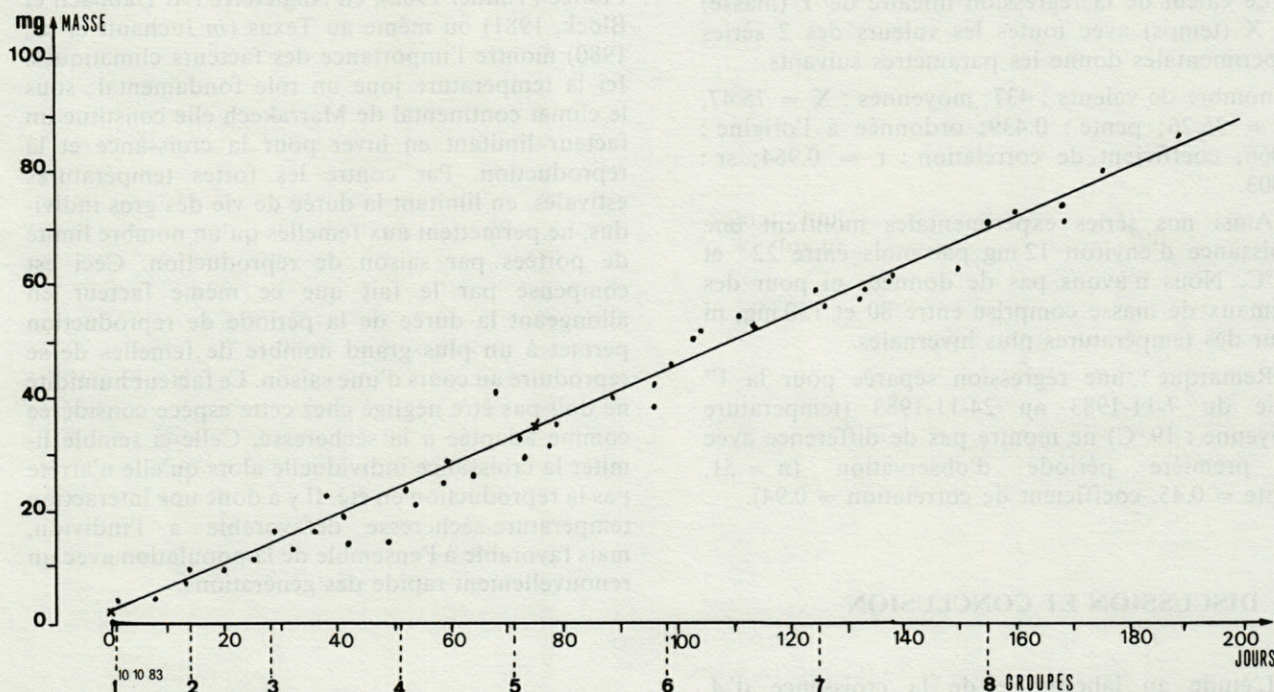
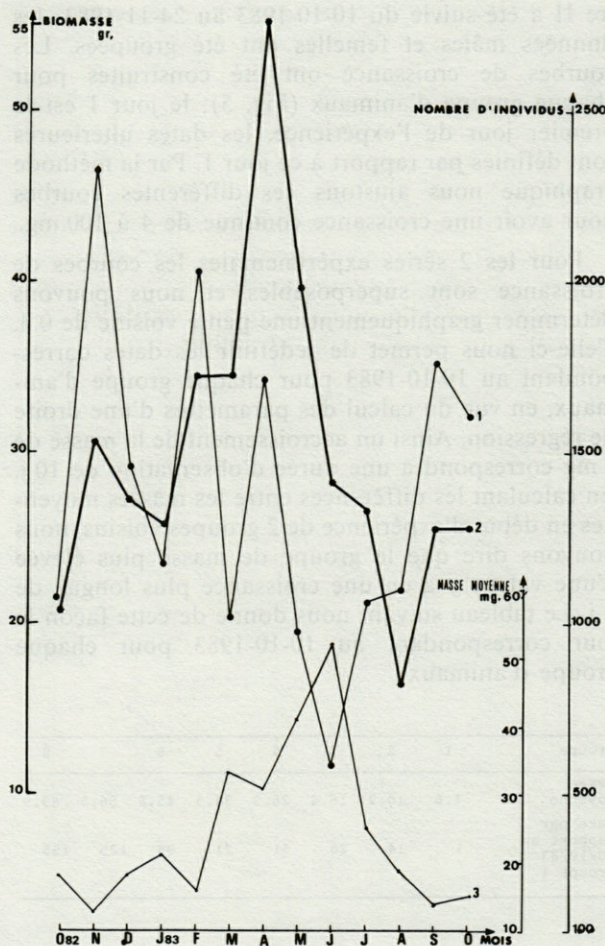


Fig. 5. — Droite de régression : masse = f (temps) pour la série expérimentale soumise à une température de 21 °C. Chaque point représente la masse moyenne à un temps donné des animaux de chacun des groupes 1 à 8.

Regression line : mass = f (time) in the experimental series subjected to a temperature of 21 °C. Each point represents the mean weight at a given time of animals in groups 1 through 8.

tre II a été suivie du 10-10-1983 au 24-11-1983; les données mâles et femelles ont été groupées. Les courbes de croissance ont été construites pour chaque groupe d'animaux (Fig. 5); le jour 1 est le premier jour de l'expérience, les dates ultérieures sont définies par rapport à ce jour 1. Par la méthode graphique nous ajustons ces différentes courbes pour avoir une croissance continue de 4 à 100 mg.

Pour les 2 séries expérimentales les courbes de croissance sont superposables et nous pouvons déterminer graphiquement une pente voisine de 0.4. Celle-ci nous permet de redéfinir les dates correspondant au 10-10-1983 pour chaque groupe d'animaux, en vue du calcul des paramètres d'une droite de régression. Ainsi un accroissement de la masse de 4 mg correspond à une durée d'observation de 10 j. En calculant les différences entre les masses moyennes en début d'expérience de 2 groupes voisins, nous pouvons dire que le groupe de masse plus élevée d'une valeur y a eu une croissance plus longue de x j. Le tableau suivant nous donne de cette façon le jour correspondant au 10-10-1983 pour chaque groupe d'animaux.

groupe	1	2	3	4	5	6	7	8
masse moyenne	4.6	10.2	16.4	26.3	34.5	45.6	56.5	69.9
date par rapport au 10/10/83 groupe 1	1	14	28	51	71	98	125	155

Le calcul de la régression linéaire de Y (masse) en X (temps) avec toutes les valeurs des 2 séries expérimentales donne les paramètres suivants :

nombre de valeurs : 437; moyennes : $X = 75.47$, $Y = 35.26$; pente : 0.439; ordonnée à l'origine : 2.066; coefficient de corrélation : $r = 0.964$; $sr = 0.003$.

Ainsi nos séries expérimentales montrent une croissance d'environ 12 mg par mois entre 22° et 26°C. Nous n'avons pas de données ni pour des animaux de masse comprise entre 80 et 150 mg, ni pour des températures plus hivernales.

Remarque : une régression séparée pour la 1^{re} série du 7-11-1983 au 24-11-1983 (température moyenne : 19°C) ne montre pas de différence avec la première période d'observation ($n = 51$, pente = 0.45, coefficient de corrélation = 0.94).

IV. DISCUSSION ET CONCLUSION

L'étude au laboratoire de la croissance d'*A. vulgare* permet de mieux suivre celle de la population naturelle. Pendant l'été nous pouvons suivre la croissance de la nouvelle génération repérable dès

juin sur la fig. 2; elle est aussi d'environ 12 mg par mois. Les individus de la classe 8 en juin (indiquée par une étoile, environ 5 mg) se retrouvent dans la classe 14 (16 mg) en juillet, classe 16 en août (28 mg), classe 18 en septembre (40 mg) et à cheval sur les classes 19 et 20 en octobre (environ 50 mg). Ainsi pour des fortes températures, la croissance est régulière dans la nature et au laboratoire et ceci pour des animaux respectivement de masses inférieures à 50 mg et à 80 mg. Il est admis chez les Crustacés Oniscoïdes à croissance continue que celle-ci est rapide chez les jeunes individus et ralentit chez les individus âgés de masse importante. Cette différence de comportement avec notre population peut être expliquée en fonction de l'âge des représentants; ici les plus gros individus (50 et 80 mg) sont des animaux nés l'année même de l'observation et âgés de 6 mois au maximum.

Pendant la majeure partie de l'année on ne trouve qu'une seule génération; juin à septembre est la seule période où l'on trouve deux générations.

Pour une même génération la reproduction commence à la fin de l'été de leur année de naissance et se poursuit au printemps suivant. La durée de la période de reproduction dans l'année (mars à octobre) s'est allongée par rapport aux autres populations étudiées et ceci par un démarrage plus précoce et un arrêt plus tardif dans l'année. Cependant ce sont différentes catégories de femelles qui successivement entrent en reproduction au cours de ces 8 mois.

La comparaison avec les travaux antérieurs en France (Vandel 1962), en Angleterre (Al Dabbach et Block, 1981) ou même au Texas (*in* Juchault *et al.*, 1980) montre l'importance des facteurs climatiques. Ici la température joue un rôle fondamental; sous le climat continental de Marrakech elle constitue un facteur limitant en hiver pour la croissance et la reproduction. Par contre les fortes températures estivales, en limitant la durée de vie des gros individus, ne permettent aux femelles qu'un nombre limité de portées par saison de reproduction. Ceci est compensé par le fait que ce même facteur en allongeant la durée de la période de reproduction permet à un plus grand nombre de femelles de se reproduire au cours d'une saison. Le facteur humidité ne doit pas être négligé chez cette espèce considérée comme adaptée à la sécheresse. Celle-ci semble limiter la croissance individuelle alors qu'elle n'arrête pas la reproduction en été. Il y a donc une interaction température-sécheresse défavorable à l'individu, mais favorable à l'ensemble de la population avec un renouvellement rapide des générations.

BIBLIOGRAPHIE

- AL DABBACH KY., BLOCK W., 1981. Population ecology of a terrestrial Isopod in two Breckland grass heaths. *Journ. Ani. Ecol.*, 50; 61-77.
- BESSE C., PICAUD J.L., MOCQUARD J.P., 1975. Etude d'une population de *Ligia Oceanica* L. (Crustacé Isopode) de la côte charentaise. II. Le cycle de reproduction et les variations saisonnières de la biomasse. *Bull. Ecol.*, 6 (2) : 67-78.
- JUCHAULT P., MOCQUARD J.P., BOUGRIER N., BESSE G., 1980. Croissance et cycle reproducteur du Crustacé Isopode Onoscoïde *Eluma purpurascens* Budde-Lund. Etude dans la nature et au laboratoire sous différentes conditions de température et de photopériode, d'une population du centre ouest de la France. *Vie Milieu*, 30 (2) : 149-156.
- JUCHAULT P., PAVESE A., MOCQUARD J.P., 1980. Déterminisme de la reproduction saisonnière des femelles d'*Armadillidium vulgare* Latr. (Crustacé, Isopode, Oniscoïde). II. Etude en conditions expérimentales de femelles d'origines géographiques différentes. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, Paris, 2 : 99-108.
- JUCHAULT P., MOCQUARD J.P., LEGRAND J.J., 1981. Déterminisme de la reproduction saisonnière des femelles d'*Armadillidium vulgare* Latr. (Crustacé, Isopode, Oniscoïde). III. Suppression ou prolongation de la période de repos sexuel saisonnier obtenu par application de programmes photopériodiques. *Ann. Sci. Nat. Zool.* Paris, 3 : 141-145.
- JUCHAULT P., JASSEM W., MOCQUARD J.P., 1982. Déterminisme de la reproduction saisonnière des femelles d'*Armadillidium vulgare* Latr. (Crustacé, Isopode, Oniscoïde). VII. Mise en évidence d'une photopériode critique permettant l'entrée en reproduction; modalités du maintien en reproduction. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, Paris, 4 : 203-210.
- MOCQUARD J.P., BESSE G., JUCHAULT P., LEGRAND J.J., MAISSIAT J., MARTIN G., PICAUD J.L., 1978. Action de la température et de la photopériode sur l'induction des mues parturielles des femelles de *Porcellio dilatatus* Brandt. (Crustacé Isopode Oniscoïde). *Arch. Zoo. Exp.*, 119 (2) : 409-432.
- MOCQUARD J.P., PAVESE A., JUCHAULT P., 1980. Déterminisme de la reproduction saisonnière des femelles d'*Armadillidium vulgare* Latr. (Crustacé, Isopode, Oniscoïde). I. Action de la température et de la photopériode. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, Paris, 2 : 91-97.
- PAVESE A., 1979. Contribution à l'étude du rôle des facteurs externes dans la reproduction du Crustacé Isopode Oniscoïde *Armadillidium vulgare* Latreille. Variation géographique de la reproduction et de la différenciation sexuelle. Thèse 3^e cycle, Univ. Poitiers.
- VANDEL A., 1958. Les isopodes terrestres du Rif. *Tamuda*, 9 : 127-134.
- VANDEL A., 1960. Isopodes terrestres. Paris. Paul Lechevallier. *Faune Fr.*, 64 (première partie).
- VANDEL A., 1962. Isopodes terrestres. Paris. Paul Lechevallier. *Faune Fr.*, 66 (deuxième partie).

Reçu le 15 janvier 1986; received January 15, 1986.
 Accepté le 26 mars 1986; accepted March 26, 1986.

Directeur gérant de la publication : J. SOYER

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

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

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

Printed in France

Dépôt légal : 4^e trimestre 1987

Commission paritaire n° 22217

Imprimerie Louis-Jean, 05002 GAP cedex — Dépôt légal n° 599 — Novembre 1987

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

TEXTE

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne sur le recto seulement des 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 traduits en anglais.

Les noms scientifiques (genres, espèces, sous-espèces) figurent 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'auteurs; 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 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 × 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.

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

TEXT

The manuscript should be typed double-spaced on one side of white paper, format A4, pages numbered (max, 20 pp), and sent in definitive form, in triplicate, to the editor.

The title of the paper should be as concise as possible; it is followed by the first and second name of the author(s) and address of the laboratory at which the work was done. Each manuscript should include :

- a french summary of 15 lines max., followed by the english translation,
- key words in french and english (6 max.) allowing treatment by abstracting journals,
- short version of title (60 signs and spaces max.),
- english translation of the full title,
- a separate list of figure legends in english and french,
- a separate list of numbered tables with their legends in english and scientific names (genera, species, sub-species) should be written in italics or underlined once.

References of papers cited in the text should be listed at the end of the manuscript in alphabetical order, according to the following models :

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.

The title of a journal must be abbreviated according to the rules set by the World list of Scientific Periodicals.

Footnotes and acknowledgments should be as brief as possible.

ILLUSTRATIONS

Line drawings should be prepared with India ink on heavy tracing paper, bristol board, white drawing-cardboard or graph paper (blue grid). Letters and numbers on figures should be large enough to be easily readable after reduction; use letter transfer equipment, preferably Futura characters. As far as possible, figures should be grouped in plates of 17 × 24.35 cm final size (generally the explanations are included in this frame); the width of a single column is 8.1 cm. Prepare figures using the "homologous rectangles" rule; indicate the number of the figure and the author's name with blue pencil on the back of the figure. Do not write explanations on the figure.

Photographs and half-tone drawings must always be grouped as plates. Scale bars are reduced with the figures. Number plates and tables in roman numbers on the back. Limit total number of tables to an absolute minimum of items indispensable for clear presentation.

The journal publishes free of charge two plates with line drawings and one plate of half-tone figures per article. Additional illustrations and colour plates are charged to the author(s).

GALLEY-PROOFS AND REPRINTS

One set of galley-proofs is sent with the manuscript to the author(s); both proofs and manuscript must be returned to the editor with indications on indispensable corrections and insertion of figures within two weeks.

The journal provides 25 reprints free of charge. Additional reprints can be ordered by using the form enclosed with the galley-proofs.

VIE ET MILIEU, 1987, 37 (2)

Life and Environment

SOMMAIRE — SUMMARY

Etude préliminaire des communautés bactériennes d'un site hydrothermal côtier (White-Point, Californie, U.S.A.). <i>Preliminary studies of the bacterial community at a coastal hydrothermal vent (White-Point, Southern California, U.S.A.).</i>	E. JACQ, G. GEESEY, D. PRIEUR	59
Caractérisation des peuplements macrozoobenthiques de l'estuaire de la Loire. <i>Characterization of the Loire estuary macrozoobenthic assemblages.</i>	B. ROBINEAU	67
The food of Hake (<i>Merluccius merluccius</i>) in Greek Seas. C. PAPACONSTANTINOU et E. CARAGITSOU		77
Types of bottoms and benthic Cnidaria from the trawling grounds (Littoral and Bathyal) off Catalonia (N.E. Spain). J.M. GILI, J.D. ROS and F. PAGES		85
Diets of Rainbow Trout (<i>Salmo gairdneri</i>) in a thermally constant stream. G. DEGANI, H.J. BROMLEY, R. ORTAL, Y. NETZER and N. HARARI		99
Populations dynamics of brackish Isopod Species (Crustacea) in the lagoon system of Bages-Sigean (France). III. Reproductive rates of <i>Idotea baltica</i> and <i>Idotea granulosa</i> J. KOUWENBERG, S. TAN, B. SNOEK and S. PINKSTER		105
<i>Eoleptestheria ticinensis</i> (Balsamo-Crivelli, 1859), Conchostracé nouveau pour la France (Crustacea, Branchiopoda, Conchostraca). <i>Addition to the French fauna : Eoleptestheria ticinensis (Balsamo-Crivelli, 1859) (Crustacea, Branchiopoda, Conchostraca).</i>	A. THIERY et D. PONT	115
Dynamique de population de <i>Bothriocephalus claviceps</i> Goeze, 1782 (Cestoda, Pseudophyllidea), parasite de l'Anguille <i>Anguilla anguilla</i> L. en Camargue. <i>Population dynamics of Bothriocephalus claviceps Goeze, 1782 (Cestoda, Pseudophyllidea) a parasite of the eel Anguilla anguilla L. in the Camargue.</i>	F. DUPONT et C. GABRION	123
L'Urodèle <i>Euproctus asper</i> (Dugès) dans les Pyrénées-Orientales : répartition géographique et cycle sexuel à basse altitude. <i>The newt Euproctus asper (Dugès) in the eastern Pyrenees : geographical distribution and sexual cycle at low altitude.</i>	M. CLERGUE-GAZEAU	133
Etude d'une population naturelle du Crustacé Isopode Oniscoïde <i>Armadillidium vulgare</i> sous le climat de Marrakech. Dynamique de la population et cycle reproducteur. <i>Study of a natural population of the Oniscoïd Isopod Crustacean Armadillidium vulgare under the climate of Marrakech. Population dynamics and reproductive cycle.</i>	A. PAVESE	139