

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 37 n° 3/4 - Sept./Déc. 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, lagoonar 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

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

LES COMMUNAUTÉS BACTÉRIENNES DES SOURCES HYDROTHERMALES PROFONDES DU PACIFIQUE ORIENTAL

*Bacterial communities of east Pacific deep sea
hydrothermal vents*

D. PRIEUR *, C. JEANTHON **, E. JACQ **

* LP 4601. CNRS. Station Biologique 29211 Roscoff, France

** Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, 29287 Brest Cédex, France

SOURCES HYDROTHERMALES
BACTÉRIES
PACIFIQUE ORIENTAL

RÉSUMÉ - Les communautés bactériennes des sources hydrothermales profondes du Pacifique oriental jouent un rôle primordial dans la chaîne trophique de ces écosystèmes particuliers. Ces Bactéries, de morphologie très variée sont abondantes à la fois dans l'eau, sur les surfaces inertes et vivantes, et en associations symbiotiques avec plusieurs espèces d'Invertébrés. La majorité de ces communautés bactériennes est très vraisemblablement chimiolithotrophe et tire son énergie de l'oxydation de composés soufrés réduits. D'autres métabolismes, autotrophes et hétérotrophes ont été mis en évidence, et notamment des Bactéries méthanogènes qui pourraient contribuer à la production d'une partie du méthane présent en forte concentration dans les fluides hydrothermaux. Ceci explique l'existence de microorganismes thermophiles vivant jusqu'à des températures de 120°C. Dix ans après la découverte des premières sources hydrothermales sur le site des Galapagos, cet article se propose d'effectuer la revue des travaux publiés sur ce sujet. En raison de leurs caractéristiques écophysiologicals uniques, les Bactéries des sources hydrothermales profondes pourraient faire l'objet d'applications dans le domaine des biotechnologies.

HYDROTHERMAL VENTS
BACTERIA
EAST PACIFIC

ABSTRACT - Bacterial communities living in the deep-sea hydrothermal vents of the east Pacific play a primary role in the food web of these ecosystems. These bacteria exhibit a large diversity of morphologies and are abundant in sea water, on living and non-living surfaces, and in symbiotic associations with several species of invertebrates. Most of these microorganisms are presumed to be chemolithotrophic and to obtain energy from the oxidation of reduced sulfur compounds. Other autotrophic and heterotrophic metabolisms have been demonstrated, and particularly that of methanogenic bacteria, organisms which could contribute to the production of methane, an abundant gas in hydrothermal fluids. This point involves the existence of thermophilic bacteria living at temperatures to 120°C or possibly higher. Ten years after the discovery of the first hydrothermal vents on the Galapagos rift, the topic of this article is a review of the papers published on this subject. Because of their unique ecophysiological features, the deep-sea hydrothermal vent bacteria could be used in the field of Biotechnology.

INTRODUCTION

La découverte des sources hydrothermales profondes (2000 à 3000 m) et des communautés animales qui leur sont associées, le long de la ride du Pacifique oriental constitue sans nul doute le fait majeur de ces dernières années dans le domaine de l'Océanographie biologique. En février 1977, sur le site des Galapagos (Corliss *et al.*, 1979), le sous-marin « Alvin » découvrait à 2500 mètres de profon-

deur des communautés animales étonnantes par leur densité, et composées principalement d'espèces de grande taille, complètement inconnues. Cette découverte constituait une réelle surprise car cette série de plongées avait été organisée par des géologues, en vue de mettre en évidence les phénomènes d'hydrothermalisme suggérés par les campagnes antérieures, et aucune grande nouveauté biologique n'était attendue. Bien vite, les découvertes de ce type se multiplièrent avec l'exploration successive des sites du 21°N et 13°N respectivement, par des

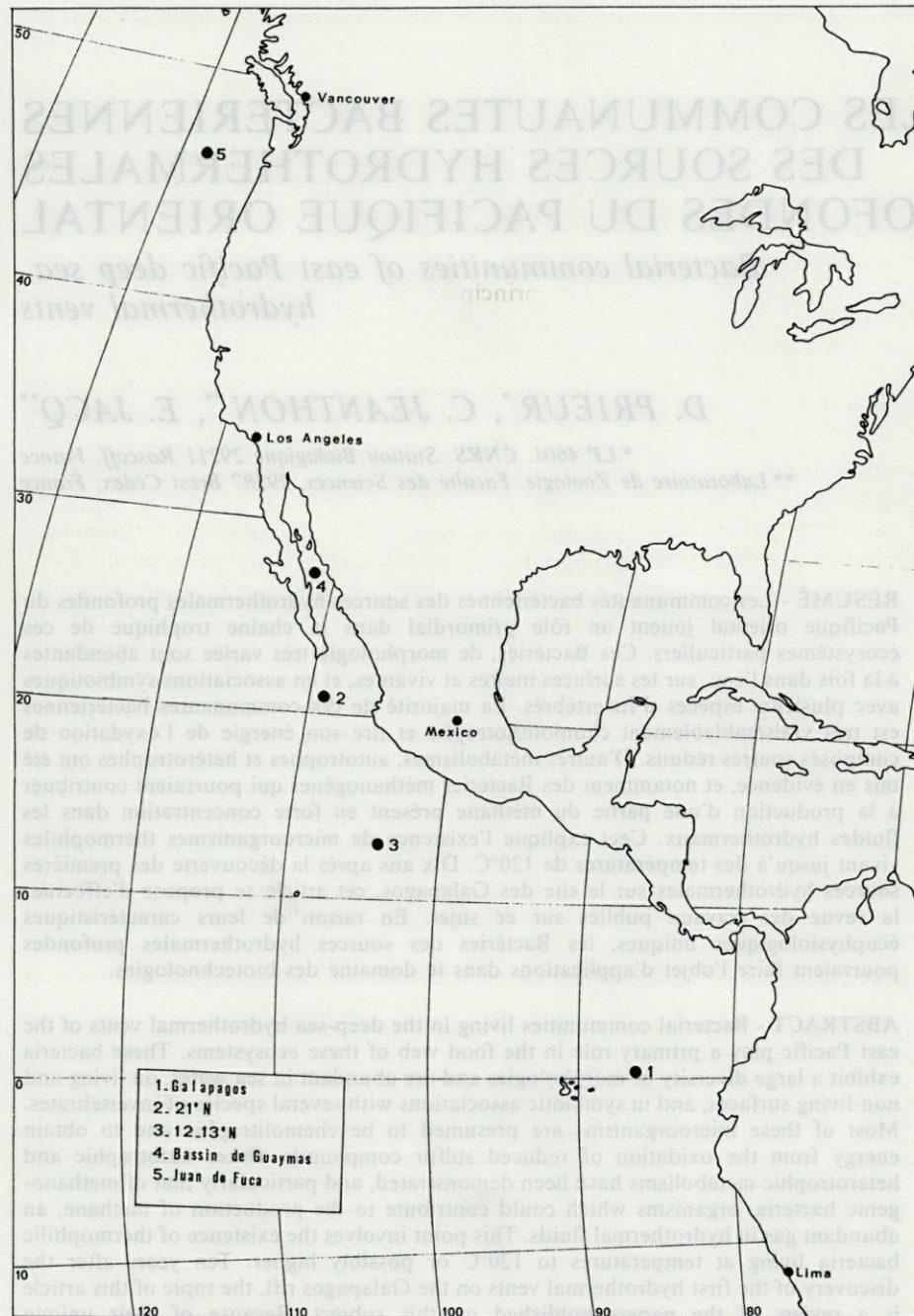


Fig. 1. — Localisation des principaux sites hydrothermaux actifs explorés dans le Pacifique oriental.
Location of the principal active hydrothermal vents explored in the East Pacific.

équipes américaines et françaises, puis du Golfe de Californie (équipes américaines) et de la dorsale Juan de Fuca (Colombie Britannique) par des équipes canadiennes.

Tous ces sites se révélèrent peuplés de communautés animales de caractéristiques communes (Laubier et Desbruyères, 1984) : très forte biomasse, dépendance des sources hydrothermales actives, dominance d'espèces nouvelles de grande taille, faible diversité spécifique et composition relativement constante.

D'avantage que les fortes pressions hydrostatiques ou les températures basses (2°C), la quantité de nourriture disponible est considérée comme le facteur principal qui limite la vie dans les grandes profondeurs (Grassle, 1977). Pour expliquer les fortes biomasses rencontrées au voisinage des sources actives, Lonsdale (1977) formula l'hypothèse selon laquelle les émissions d'eaux chaudes hydrothermales provoqueraient des courants de fond, entraînant vers les sites actifs la matière particulaire provenant de la zone euphotique. Bien que cette

hypothèse ne puisse être exclue totalement, un grand nombre de travaux ont mis en évidence le rôle primordial des Bactéries chimiosynthétiques dans la chaîne trophique de l'écosystème hydrothermal (Tuttle *et al.*, 1983; Jannasch et Wirsén, 1979; Wirsén *et al.*, 1986).

En effet, des communautés bactériennes extrêmement variées, notamment sur le plan morphologique, libres, épibiontes et endobiontes, ont été décrites (Jannasch et Wirsén, 1981; Gail *et al.*, 1984; Cavanaugh *et al.*, 1981; Le Pennec et Prieur, 1984). D'un point de vue métabolique, ces Bactéries sont surtout sulfoxydantes, et utilisent l'hydrogène sulfuré d'origine hydrothermale comme source d'énergie (Jannasch et Wirsén, 1979).

Cependant, la plupart des métabolismes bactériens (autotrophes, mixotrophes, hétérotrophes, aérobies et anaérobies) ont été mis en évidence dans les sites hydrothermaux explorés (Lilley *et al.*, 1983). Ainsi, une partie du méthane, présent en fortes concentrations sur les sites actifs, pourrait être d'origine bactérienne, et produite par des microorganismes thermophiles ou ultrathermophiles (Baross *et al.*, 1984). Ces derniers résultats, importants dans le domaine de la biogéochimie (Jannasch et Mottl, 1985) ont également conduit à formuler de nouvelles hypothèses en ce qui concerne les origines de la vie (Corliss *et al.*, 1981), mais aussi à évoquer de nouveaux procédés biotechnologiques.

Cet article se propose, dix années après la découverte du site des Galapagos, d'effectuer une revue

des travaux consacrés à la microbiologie des sources hydrothermales.

PRINCIPALES CARACTÉRISTIQUES GEOLOGIQUES ET FAUNISTIQUES DES SITES EXPLORÉS

Les principales caractéristiques des sites hydrothermaux actifs du Pacifique oriental sont résumées dans le tableau I.

Le site des Galapagos fut le premier site hydrothermal actif découvert en 1977 par le sous-marin « Alvin » (Corliss *et al.*, 1979) à une profondeur de 2480 m. Quatre sites actifs, de dimensions échelonnées de 30 à 100 m ont été identifiés lors des premières plongées. Les fluides hydrothermaux, dont la température maximale mesurée est de 23°C s'échappent de fissures des laves basaltiques. La température maximale des zones colonisées par les Invertébrés ne dépasse pas 17°C (site « Garden of Eden »). Parmi les consommateurs primaires, les espèces dominantes, et les plus étudiées, sont le Vestimentifère *Riftia pachyptila* (Jones, 1981) et les grands Bivalves *Calyptogena magnifica* (Boss et Turner, 1980) et *Bathymodiolus thermophilus* (Kenk et Wilson, 1985). C'est sur ce site qu'a été effectué le plus grand nombre de travaux microbiologiques (Jannasch et Wirsén, 1979, 1981; Ruby et Jannasch, 1982; Tuttle *et al.* 1983; Lilley *et al.*, 1983).

Tabl. I. — Principales caractéristiques géologiques et faunistiques des sites explorés. Données microbiologiques disponibles : M = microscopie, C = cultures, A = mesures d'activité, T = thermophiles.

Principal geologic and faunistic features of explored hydrothermal vents. Available microbiological data : M = microscopy, C = cultures, A = activity measurements, T = thermophiles.

Appellation commune du site et N° sur la carte	Coordonnées géographiques et profondeur	Année de la découverte	Nature des sources	Températures maximales mesurées	Principales espèces animales (a)	Données microbiologiques disponibles
Galapagos (1)	00° 18' N 86° 13' W 2480m	1977	Laves basaltiques fracturées	23° C	<i>Riftia pachyptila</i> (V) <i>Calyptogena magnifica</i> (B) <i>Bathymodiolus thermophilus</i> (B) <i>Paralvinella grasslei</i> (P) Gastéropodes	M, C, A
21° N (2)	20° 50' N 109° 06' W 2616m	1979	Laves basaltiques fracturées cheminées (fumeurs noirs)	23° C 350° C	<i>Riftia pachyptila</i> (V) <i>Alvinella pompejana</i> (P) <i>Calyptogena magnifica</i> (B) Gastéropodes <i>Paralvinella grasslei</i> (P)	M, C, A, T,
12-13° N (3)	12° 48' N 103° 56' W 2630m	1982	Laves basaltiques fracturées cheminées (fumeurs noirs)	340° C	<i>Riftia pachyptila</i> (V) <i>Bathymodiolus thermophilus</i> <i>Paralvinella grasslei</i> (P) <i>Alvinella pompejana</i> (P) Gastéropodes	M, C, A, T,
Bassin de Guaymas (4)	27° 02' N 111° 22' W 2020m	1982	Injection de laves au travers de sédiments épais	315° C	<i>Calyptogena pacifica</i> (B) <i>Riftia pachyptila</i> (V) <i>Paralvinella grasslei</i> (P)	M
Juan de Fuca (5)	45° 57' N à 46° 53' N 129° 17' W à 130° 01' W 1544 à 2370m	1983	Basaltes fracturés et cheminées.	35° C 345° C	<i>Ridgeia piscesae</i> (V) <i>Paralvinella sp.</i> (P) Gastéropodes	M, T

Deux années plus tard, l'exploration du site du 21°N, toujours par l'« Alvin », allait révéler les cheminées de sulfure d'où s'échappent les fluides hydrothermaux à une température de l'ordre de 350°C (Edmond, 1982). Des émissions de plus basse température (23°C) existent également. Tandis que l'on retrouve à proximité de ces sources le même cortège d'Invertébrés que sur le site des Galapagos, les flancs des cheminées d'où sortent les fluides à haute température sont colonisés par le Polychète *Alvinella pompejana* (Desbruyères et Laubier, 1980). Des communautés bactériennes thermophiles ont été mises en évidence dans les échantillons d'eaux prélevés de ces fumeurs (Baross *et al.*, 1982, 1984).

Le site du 13°N, exploré par les équipes françaises et le submersible « Cyana » en 1982 et 1984, présente des caractéristiques très voisines de celles du 21°N, tant sur le plan géologique que biologique. Toutefois, il n'y a pas été trouvé d'exemplaires vivants du grand Bivalve *Calypptogena magnifica*, mais seulement des coquilles vides (Laubier et Desbruyères, 1984).

Le site des Guaymas dans le golfe de Californie est d'un tout autre aspect. Exploré dès 1982, par l'« Alvin », il se caractérise par la présence d'épaisses couches sédimentaires (plusieurs centaines de mètres) qui recouvrent le socle basaltique. Les fluides hydrothermaux de haute température (315°C) s'échappent au travers de ces sédiments directement ou via des structures en pagode (Edmond, 1982). Le Vestimentifère *Riftia pachyptilia* est la seule espèce commune aux sites précédents et au site de Guaymas. Les Bivalves sont représentés par une autre espèce : *Calypptogena pacifica* (Grassle, 1985). Ce site a été relativement moins étudié que les précédents sur le plan microbiologique, mais se caractérise par la présence de tapis bactériens blanchâtres, très denses, riches en formes filamenteuses qui recouvrent le sédiment (Grassle, 1985).

Le site de Juan de Fuca, découvert en 1983 par les équipes canadiennes à bord du submersible « Pisces IV » est différent des précédents en ce qui concerne la faune associée. Elle se distingue par la quasi absence de Bivalves (Tunnicliffe *et al.*, 1985). Les Vestimentifères sont représentés par une autre espèce : *Ridgeria piscesae* tandis que les Polychètes appartiennent essentiellement à deux espèces du genre *Paralvinella*. Des Bactéries thermophiles ont été cultivées à partir d'échantillons de ce site (Deming et Baross, 1986).

A l'exception du site des Galapagos, tous les sites explorés à ce jour dans le Pacifique oriental présentent à la fois des émissions de fluides à basse et haute température. La faune associée, relativement constante, se répartit soit dans un habitat « froid » (inférieur à 20°C) où dominant les Vestimentifères et les Bivalves, soit dans un habitat « chaud » (20 à 40°C) peuplé par les Polychètes du genre *Alvinella*. Dans tous ces sites, la présence de microorganismes

abondants dans l'eau, sur les surfaces, ou associés aux Invertébrés, a été mise en évidence, au moins par des méthodes microscopiques. Mais le plus souvent, des mesures d'activité et des cultures, permettant de préciser le métabolisme de ces Bactéries et leur rôle dans l'écosystème, ont été réalisées.

CARACTERISTIQUES CHIMIQUES DES FLUIDES HYDROTHERMAUX ET METABOLISMES BACTERIENS POTENTIELS

Les processus physicochimiques qui caractérisent l'hydrothermalisme ont fait l'objet de nombreuses publications dont celles synthétiques de Edmond *et al.* (1982), Edmond et Von Damm (1983), Baross et Deming (1985), et peuvent être résumés ainsi. L'eau de mer s'infiltre au travers de la croûte océanique jusqu'à une profondeur de plusieurs kilomètres sous le fond de l'océan. Elle réagit avec le basalte chaud du magma, forme des précipités minéraux, s'acidifie et s'enrichit en éléments métalliques. La solution hydrothermale chaude remonte vers le plancher océanique. A la sortie, le fluide hydrothermal se mélange avec l'eau de mer froide, ce qui conduit à des précipitations de sulfures métalliques et de sulfure de calcium, formant des cheminées. Selon le degré de mélange avec l'eau de mer avant leur émission, les fluides hydrothermaux présentent des caractéristiques physicochimiques différentes d'une source à l'autre, et ce pour un même site. Cependant, ils se distinguent nettement de l'eau de mer environnante par le pH faible (exception faite du site de Guaymas où le pH est très alcalin), de fortes concentrations en gaz dissous (H_2S , CH_4 , CO , CO_2 , H_2) et en métaux (Si, Fe, Mn, Zn, etc...). Ainsi, Baross *et al.* (1982) mesurent dans divers échantillons d'eaux hydrothermales du 21°N des pH de 4,24 à 7,53, des concentrations d' H_2S atteignant $4300 \mu M.l^{-1}$, des concentrations de Fe et de Mn atteignant 1055 et $206 \mu M.l^{-1}$. Ces différents composés constituent des sources d'énergies utilisables par les Bactéries chimiosynthétiques autotrophes, capables de transformer le dioxyde de carbone en carbone organique. Les réactions d'oxydoréduction concernées nécessitent la présence d'accepteurs d'électrons (O_2 , NO_3^- , SO_4^{2-}) qui se trouvent dans l'eau de mer ambiante. Le tableau II, tiré en partie de Karl (1987) et de Jannasch et Mottl (1985) résume les métabolismes bactériens potentiels et démontrés dans les écosystèmes hydrothermaux. Les métabolismes hétérotrophes, également mis en évidence par plusieurs auteurs (Tuttle *et al.*, 1983; Jannasch et Wirsén, 1985; Prieur, 1987) figurent également dans ce tableau.

Il apparaît très nettement que la plupart des métabolismes bactériens potentiels, compte tenu des caractéristiques chimiques du milieu hydrothermal, ont été mis en évidence. L'origine des échantillons

Tabl. II. — Métabolismes bactériens possibles, et démontrés, dans les principaux sites hydrothermaux profonds.
Possible and demonstrated bacterial metabolisms in the principal deep sea hydrothermal vents.

Donneurs d'électrons Sources d'énergie	Accepteurs d'électrons	Source de carbone	Type métabolique	Origine de l'échantillon	Mise en évidence par culture (C) ou microscope (M)	Dénombrement	Souches isolées
H ₂	O ₂	CO ₂	Oxydation de l'hydrogène	NP		Lilley et al 1983	
HS ⁻ , S ⁰ , S ₂ O ₃ ⁻	O ₂	CO ₂	Oxydation des sulfures	Eau, surfaces diverses, invertébrés	Jannasch (1985) (M) (C)	Wirsen et al. (1986) Tuttle et al. (1983)	Ruby et Jannasch (1982.) Ruby et al. (1981) Jannasch et al. (1985)
Fe ²⁺ , Mn ²⁺	O ₂	CO ₂	Oxydation Fer et Manganèse	Surfaces	Jannasch (1985) (M)	Lilley et al. (1983)	Ehrlich (1983)
NH ₄ ⁺ , NO ₂ ⁻	O ₂	CO ₂	nitrification	Eau, invertébrés	Jannasch (1985) (C) Lilley et al. (1983)		
CH ₄ et CO	O ₂	CH ₄ , CO, CO ₂	Oxydation du méthane et monoxyde de carbone	Surfaces, eaux invertébrés	Jannasch (1985)(M)(C) Lilley et al 1983) (M)	Lilley et al (1983)	Jannasch et Nelson (1984)
Composés organiques	O ₂	C. Org.	Hétérotrophes aérobies	Surfaces diverses, eau invertébrés	Jannasch (1981) (M)(C)	Lilley et al (1983) Bianchi (1986) Prieur (1987)	Weiner et al (1985) Prieur (1987)
H ₂	NO ₃ ⁻	CO ₂	dénitrifiants				
H ₂	S ⁰ , SO ₄ ²⁻	CO ₂	Sulfatoréduction				
H ₂	CO ₂	CO ₂	méthanogènes	Eaux, surfaces	Baross et al (1982) (C)	Lilley et al (1983)	Jones et al (1983)
S ²⁻ , S ⁰ , S ₂ O ₃ ⁻	NO ₃ ⁻	CO ₂	Dénitrification et sulfoxydation	Eaux, surfaces sédiments	Lilley et al (1983) (C)		
C. Organique	NO ₃ ⁻	C. Org.	dénitrification				
C. Organique	SO ₄ ²⁻	C. Org.	Sulfatoréduction	Eaux invertébrés		Lilley et al (1983) Bianchi (1986)	
C. Organique	C. Org.	C. Org.	fermentation	Eau	Deming et Baross (1986) (C)		Harwood et al (1982)

étudiés indique que les microorganismes des sites hydrothermaux sont en fait répartis en trois niches écologiques qui seront envisagées successivement : l'eau, les surfaces et les invertébrés.

ABONDANCE ET ACTIVITE BACTERIENNE DANS L'EAU

L'abondance bactérienne dans l'eau a été estimée par la microscopie à épifluorescence. Dans ce paragraphe, les résultats concernent uniquement les fluides hydrothermaux de température modérée (inférieure à 50°C). Les caractéristiques bactériologiques des fluides à haute température et la question des Bactéries thermophiles et ultrathermophiles seront évoquées plus loin.

Tabl. III. — Densité bactérienne par ml estimée en microscopie à épifluorescence dans les eaux (températures < 50°C) de divers sites hydrothermaux.

Bacterial densities (per ml) in water samples from various hydrothermal vents, estimated by epifluorescence microscopy.

Densité bactérienne par ml	Site	Température de l'eau	Référence
8 x 10 ⁷ à 10 ⁹	Galapagos	< 16,4°C	Lilley et al. 1983
5 x 10 ⁵ à 10 ⁶	Galapagos	23°C	Karl et al. 1980
1,8 x 10 ⁵ à 8,6 x 10 ⁵	21°N	< 44°C	Lilley et al. 1983
7,47 x 10 ⁴ à 1,2 x 10 ⁵	21°N	20°C	Wirsen et al. 1986
6 x 10 ⁴ à 8,5 x 10 ⁴	13°N	5 à 30°C	Prieur 1987

Le tableau III résume les résultats des dénombrements obtenus par plusieurs auteurs sur les sites des Galapagos du 21°N et du 13°N.

Les premiers dénombrements effectués sur le site des Galapagos, dans l'eau de couleur blanchâtre, laiteuse, très chargée en particules (Lilley *et al.*, 1983) ont donné des densités très élevées, atteignant 10^9 cellules par ml. Les dénombrements effectués ultérieurement sur ce même site ainsi qu'au 13°N et 21°N donnèrent des résultats bien plus faibles, compris entre 6×10^4 et 1×10^6 cellules par ml, soit des concentrations plus élevées que dans l'eau de mer des fonds océaniques non hydrothermaux, mais du même ordre de grandeur que dans les eaux de surface littorales (Ferguson et Rublee, 1976). Plusieurs hypothèses ont été proposées pour expliquer ces disparités, particulièrement sur le site des Galapagos. Le mélange du fluide hydrothermal et de l'eau de mer ambiante est fluctuant, et les dilutions inconstantes (Jannasch et Wirsén, 1979). De plus, les échantillons d'eaux ne sont pas prélevés rigoureusement à la même distance des émissions d'eaux chaudes.

D'autre part, le prélèvement peut entraîner des fragments du tapis filamenteux recouvrant le fond océanique, ou développé à l'intérieur des fractures. Ceci est confirmé par la présence dans les échantillons d'agrégats bactériens (Jannasch et Mottl, 1985).

Plusieurs types de métabolismes bactériens (essentiellement les métabolismes autotrophes sulfoxydants et hétérotrophes) ont été dénombrés dans ces mêmes échantillons d'eaux. Les chiffres fournis pour les premiers varient selon les échantillons et les sites de 10 à $2,2 \times 10^6$ bactéries par ml (Wirsén *et al.*, 1986; Tuttle *et al.*, 1983; Lilley *et al.*, 1983). Quant aux hétérotrophes, ils sont souvent plus abondants que les sulfoxydants (Lilley *et al.*, 1983) et fluctuent entre des concentrations de 10^2 et 2×10^7 cellules par ml (Lilley *et al.*, 1983; Prieur, 1987). Trop peu de données sont disponibles pour expliquer ces fluctuations mais il est vraisemblable que l'on puisse avancer les mêmes explications que pour les dénombrements en épifluorescence.

Les biomasses correspondant à ces communautés bactériennes ont fait l'objet de plusieurs évaluations, soit en transformant les abondances en poids sec ou en poids de carbone à l'aide de coefficients usuels (Corliss *et al.*, 1979; Prieur, 1987), soit à partir de mesures d'ATP, également transformées par les coefficients appropriés. Dans ce dernier cas, Karl *et al.* (1980) ont estimé que sur le site des Galapagos, il y avait environ 100 à $250 \mu\text{g}$ de carbone bactérien par litre de fluide hydrothermal, ce qui contraste nettement avec les concentrations en carbone organique particulaire totale des milieux océaniques profonds : inférieurs à $10 \mu\text{gC.l}^{-1}$.

En complément à ces dénombrements et estimations de biomasse, des mesures d'activité bactérienne

ont été effectuées sur le site des Galapagos et du 21°N en vue d'estimer la production bactérienne et la part revenant aux divers métabolismes (Tuttle *et al.*, 1983; Wirsén *et al.*, 1986). Les résultats obtenus présentent une assez grande variabilité d'une source à l'autre, mais également pour une même source en raison de problèmes méthodologiques (Karl, 1987), et de la rapide dilution du fluide hydrothermal dans l'eau de mer ambiante. L'essentiel de la production bactérienne semble se réaliser sous le fond de l'océan, préalablement à l'émission, au niveau des surfaces ou dans les tissus des Invertébrés (Tuttle *et al.*, 1983).

La production bactérienne dans l'eau semble donc insuffisante pour assurer à elle seule la nutrition des Invertébrés. L'activité chimiolitotrophe est le plus souvent dominante, mais la production hétérotrophe n'est pas négligeable.

En réalité, il semble que la majorité des Bactéries intervenant dans ces processus soit mixotrophe ou chimiolitotrophe facultative (Jannasch et Wirsén, 1985), ce qui est confirmé par les caractéristiques des souches pures isolées (Ruby *et al.*, 1981). De même (Karl, 1987) estime que l'assimilation de CO_2 mesurée sur le site du 21°N représente seulement un faible pourcentage de la production totale de carbone, estimée à partir de la mesure de synthèse de DNA. Cet auteur suggère la possibilité que les communautés bactériennes hydrothermales assimilent d'autres sources de carbone que le CO_2 , y compris du carbone organique.

LES COMMUNAUTES BACTERIENNES COLONISANT LES SURFACES

La colonisation par les Bactéries des surfaces inertes présentes sur les sites hydrothermaux a été notée en premier lieu par les observateurs embarqués dans les submersibles. Cette colonisation, qui se présente sous la forme de tapis blanchâtre est particulièrement spectaculaire dans le site de Guyamas (Grassle, 1985).

A une échelle plus fine, il s'avère que toutes les surfaces exposées sont recouvertes de communautés bactériennes de morphologies très variées. Des fragments de larves, de cheminées, de coquilles de Bivalves ou de Gastéropodes ont été examinés en microscopie électronique à balayage et transmission (Jannasch et Wirsén, 1981; Lilley *et al.*, 1983; Baross et Deming, 1985). En complément, des surfaces artificielles (verre, membranes de polycarbonates) immergées pendant des périodes allant de plusieurs jours à presque un an ont fait l'objet d'observations similaires (Jannasch et Wirsén, 1981). Les surfaces vivantes, et notamment les téguments de Polychètes se sont également révélés colonisés par les Bactéries. Ce point sera évoqué plus loin à propos des associations Bactéries-Invertébrés.

Les matériaux prélevés sur le site des Galapagos (Jannasch et Wirsén, 1981) sont couverts d'un biofilm pouvant atteindre 5 à 10 μm d'épaisseur. Ce film est surtout constitué de microorganismes unicellulaires de forme coccoïde d'un diamètre d'environ 1 μm , disposés parfois en couches multiples. Parmi ces petites cellules se dressent des formes filamenteuses variées. De nombreuses cellules sont englobées dans des incrustations de métal, essentiellement de fer et de manganèse. L'examen du biofilm en microscopie électronique à transmission révèle que de très nombreuses cellules bactériennes contiennent des cytomembranes, structures caractéristiques des Bactéries nitrifiantes et méthanooxydantes (Davis et Whildenbury, 1970; Watson et Mandel, 1971). Les formes filamenteuses observées appartiennent à plusieurs types. L'un d'entre eux est constitué par des filaments proches du genre *Beggiatoa*, de dimensions variables et contenant des granules de soufre. Les autres formes filamenteuses dépourvues de granules de soufre intracellulaires peuvent être rapprochées des genres *Leucothrix*, *Thriothrix*, *Leptothrix*, etc... et sont parfois incrustées dans des dépôts métalliques. La position taxonomique des filaments observés n'est en fait pas établie avec certitude, en raison de variations, parfois mineures, entre les caractères des espèces décrites et les caractères observés. Jannasch et Wirsén (1981) notent d'autre part des similitudes morphologiques entre certains types de filaments et des cyanobactéries, et rappellent l'hypothèse de Lewin (1962) à propos des genres doubles : l'un chimiohétérotrophe, l'autre chimioautotrophe.

A côté de ces formes filamenteuses de grande taille, des petites formes pédonculées, proches du genre *Hyphomicrobium* ou *Pedomicrobium* ont été observées. Après culture et isolement, certaines souches ont été classées dans le genre *Hyphonomas* (Weiner *et al.*, 1985).

Des essais de colonisation de surface pendant de courtes durées ont été réalisés par Prieur et Fera (en préparation) afin d'évaluer les cinétiques de formation du biofilm. Des échantillons de verre et d'acier, immergés de 3 à 10 jours sur le site du 13°N ont été rapidement colonisés par des microorganismes variés. Les densités estimées à partir des microorganismes unicellulaires (les formes filamenteuses ont été exclues du comptage) fluctuent de $2,3 \times 10^4$ bactéries. cm^{-2} à $5,2 \times 10^5$ bactéries. cm^{-2} pour les échantillons immergés 3 jours, et de $1,3 \times 10^5$ à $5,2 \times 10^7$ Bactéries. cm^{-2} pour les échantillons immergés 10 jours. Ces chiffres sont supérieurs à ceux obtenus dans le golfe de Gascogne après 3 mois d'immersion à 3000 m (Fera, non publié), mais par contre très proches de valeurs obtenues en eaux de mer littorales tempérées, au printemps (Fera et Prieur, 1986). Les morphologies bactériennes observées sur les substrats colonisés en milieu hydrothermal sont variées. Des formes filamenteuses, des

formes circulaires ressemblant à *Microcycclus*, et des formes torsadées très proches de *Gallionella* ont été reconnues.

PRINCIPALES CARACTERISTIQUES DES SOUCHES BACTERIENNES MESOPHILES ISOLEES DE L'EAU ET DES SURFACES

Les types métaboliques auxquels appartiennent les souches bactériennes hydrothermales étudiées à ce jour ont été rappelés dans le tableau II. Les Bactéries thermophiles signalées dans ce tableau, de même que les Bactéries hétérotrophes associées à des Invertébrés seront envisagées ultérieurement.

Les diverses souches isolées à ce jour sont répertoriées par Jannasch et Mottl (1985) et Karl (1987). La plupart d'entre elles sont des Bactéries sulfooxydantes (Ruby *et al.*, 1981; Ruby et Jannasch, 1982; Jannasch *et al.*, 1985). Parmi ces souches, figurent des Bactéries chimiolithotrophes obligatoires qui ont été classées dans le genre *Thiomicrospira*. Il s'agit de cellules présentant une forme de virgule ou de légère spirale, d'une dimension $0,3-0,4 \mu\text{m} \times 0,7-2,0 \mu\text{m}$, obtenues essentiellement à partir d'enrichissement de fragments de periostracum du Bivalve *Bathymodiolus thermophilus*, du site des Galapagos. Les souches isolées sont pratiquement identiques et l'une d'entre elles a fait l'objet d'une étude détaillée (Ruby et Jannasch, 1982). Elle présente un optimum de croissance à pH 8 et nécessite 2000mM de Na^+ , ainsi que la présence de cations Ca^{2+} et Mg^{2+} . Cette Bactérie est microaérophile et tolère 300 μM de sulfure sans diminution du taux d'incorporation de CO_2 . L'optimum de température pour la croissance est de 25°C. A partir de l'extérieur d'un tube de *Riftia pachyptila*, Jannasch *et al.* (1985) ont isolé une autre souche de *Thiomicrospira* pour laquelle l'espèce nouvelle *crunogena* a été décrite. Cette Bactérie se différencie des autres souches décrites par la composition en bases de son DNA et un taux de croissance plus élevé. Cependant, la majorité des Bactéries sulfooxydantes isolées présente également un métabolisme hétérotrophe (Ruby *et al.*, 1981), et peut être soit mixotrophe, soit chimioautotrophe facultative. Ces Bactéries peuvent oxyder le thiosulfate en sulfate (acidification) ou en polythionates (alcalinisation). Ces deux groupes correspondent respectivement à des microorganismes proches des thiobacilles et des *Pseudomonas*.

La mixotrophie a également été observée chez une Bactérie présumée autotrophe, qui oxyde le manganèse, à l'aide d'un système enzymatique inductible et non constitutif comme c'est le cas des Bactéries associées aux nodules de manganèse (Ehrlich, 1983). Ces Bactéries ont été isolées du periostracum de Mytilidae, et de lames de verre immergées pendant 10 mois sur le site des Galapagos. Les periostracum

de Mytilidae ont également fourni des nouvelles espèces de Bactéries pédonculées, *Hyphomonas oceanitidis*, *hirschiana* et *jannaschiana*, décrites par Weiner *et al.* (1985).

Bien que mises en évidence et dénombrées par plusieurs auteurs, les Bactéries hétérotrophes de l'eau ont été étudiées par Prieur (1987). La collection isolée est composée en totalité de bacilles Gram négatif mobiles; la majorité de ces souches ne fermentent pas le glucose et moins de la moitié réduit les nitrates en nitrites. Ces Bactéries se caractérisent essentiellement par la production d'hydrogène sulfuré à partir des acides aminés soufrés.

Tous les métabolismes évoqués précédemment sont aérobies ou aérobies facultatifs (Bactéries hétérotrophes fermentant le glucose). La seule Bactérie anaérobie stricte isolée est un Spirochète d'espèce indéterminée (Harwood *et al.*, 1982), qui tolère l'hydrogène sulfuré. La présence d'un tel microorganisme dans l'eau prélevée dans un site hydrothermal est en faveur de l'existence de zone anoxiques, non dépourvues de matière organique.

LES COMMUNAUTES BACTERIENNES ASSOCIEES AUX INVERTEBRES DES SITES HYDROTHERMAUX

Les premiers auteurs qui ont décrit les communautés d'Invertébrés vivant au voisinage des sources hydrothermales ont proposé plusieurs hypothèses pour expliquer la présence de telles biomasses, inhabituelles en milieu abyssal. Ces hypothèses reposent sur la présence de ressources trophiques abondantes, ce qui contraste avec les caractéristiques trophiques habituelles des grands fonds marins (Sanders et Hessler, 1969). Cette nourriture abondante pourrait avoir deux origines (Lonsdale, 1977; Enright *et al.*, 1981) : du matériel particulaire venant de la zone euphotique et concentré sur les sites hydrothermaux par des courants advectifs, ou une intense production bactérienne locale, de nature chimiosynthétique.

Pour élucider le fonctionnement de cet écosystème particulier, les biologistes ont utilisé trois types d'approche : l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote (Rau et Hedges, 1979), la recherche d'enzymes caractéristiques de la fixation autotrophe du CO₂ (Felbeck, 1981), et l'observation fine des Invertébrés en microscopie électronique à balayage et à transmission (Cavanaugh *et al.*, 1981; Gaill *et al.*, 1984; Le Pennec et Prieur, 1984; Fiala-Médioni, 1984). Ces trois approches ont concerné les 4 espèces de consommateurs primaires dominant sur la plupart des sites explorés : le Vestimentifère *Riftia pachyptila*, les Bivalves *Calypotogena magnifica* et *Bathymodiolus thermophilus*, le Polychète *Avinella pompejana*.

Riftia pachyptila et les Vestimentifères

Cette espèce de Vestimentifères a été trouvée sur presque tous les sites explorés, où elle forme de véritables buissons dont la hauteur peut atteindre 1,50 m et la densité de 180 à 200 individus au m² (Desbruyères, 1984). L'animal vit dans un tube d'ouï émerge une branchie très vascularisée qui se rétracte.

L'analyse des isotopes stables du carbone et du rapport ¹³C/¹²C chez *Riftia pachyptila* indique nettement une origine locale du carbone utilisé par cette espèce (Rau, 1981b, 1985; Williams *et al.*, 1981). Cependant cet animal, comme les représentants des Pogonophores ne possède pas de tractus digestif. Par contre, le trophosome, organe vascularisé représentant la plus grande partie du tronc de l'animal, s'est révélé entièrement rempli de cellules procaryotiques Gram négatif (Cavanaugh *et al.*, 1981), dont la densité peut atteindre 3,7 x 10⁹ cellules par gramme de poids humide. Les cellules sont le plus souvent sphériques, avec un diamètre compris entre 3 et 5 µm, mais peuvent présenter des formes bacillaires ou pléomorphiques. Bosch et Grassé (1984a et b) ont décrit en détail les relations Bactéries-cellules hôtes dans le trophosome et proposent le processus suivant : les cellules du trophosome sont contaminées par une ou plusieurs Bactéries en forme de bacilles, les Bactéries se multiplient tandis que les bactériocytes commencent à dégénérer, les Bactéries grossissent puis dégèrent elles-mêmes, et enfin se lysent tandis que le bactériocyte se désorganise. Les produits de la lyse bactérienne et de la dégénérescence du bactériocyte passent dans le système circulatoire du Pogonophore.

Le type métabolique de ces bactéries a été précisé par des analyses des enzymes caractéristiques de l'oxydation des sulfures (rhodanèse, APS-réductase, ATP-sulfurylase) et de la fixation autotrophe du CO₂ via le cycle de Calvin-Benson (ribulose-1,5-biphosphate carboxylase, ribulose-5-phosphate kinase) (Felbeck, 1981; Felbeck et Somero, 1982).

L'oxydation des sulfures par les Bactéries du trophosome nécessite la présence à ce niveau des composés nécessaires à ce processus métabolique : H₂S, CO₂, O₂. La question du transport du CO₂ a été étudiée par Felbeck (1985), Felbeck *et al.* (1985). Selon ces auteurs, le CO₂ serait incorporé au niveau du panache branchial dans un sucre en C4 (vraisemblablement du malate) grâce à des carboxylases, transporté sous cette forme dans le sang, et décarboxylé au niveau du trophosome, restituant le CO₂. Le transport de l'oxygène est assuré par un pigment respiratoire de type hémoglobine (Terwilliger *et al.*, 1980; Wittenberg *et al.*, 1981). Les problèmes posés par le transport de l'H₂S ont été solutionnés par Arp et Childress (1983), Childress *et al.* (1984), qui ont mis en évidence dans le sang de *Riftia* une protéine spécifique capable de fixer de manière réversible l'hydrogène sulfuré. Le rôle de cette protéine est en

fait multiple (Childress *et al.*, 1984). Elle assure le transport des sulfures, protège le cytochrome C oxydase de l'empoisonnement par les sulfures (Powell et Somero, 1983), permet à *Riftia* de concentrer les sulfures à partir du milieu externe, et inhibe l'oxydation spontanée des sulfures par l'oxygène (Fisher et Childress, 1984). Cette protéine spécifique pourrait en fait correspondre à une fraction de l'hémoglobine, différente de celle impliquée dans le transport de l'O₂ (Childress *et al.*, 1984).

Riftia pachyptila, espèce caractéristique des sites hydrothermaux du Pacifique oriental est absente du site Juan de Fuca où se trouvent d'autres Invertébrés, et notamment *Ridgeia piscesae* (Tunnicliffe *et al.*, 1985). Ces Vestimentifères, découverts plus récemment, présentent le même type d'organisation que *Riftia pachyptila*, et possèdent notamment un trophosome riche en Bactéries (De Burgh, 1986; Tunnicliffe *et al.*, 1985).

Les Mollusques Bivalves : *Calyptogena magnifica* et *Bathymodiolus thermophilus*

Calyptogena magnifica appartient à la famille des Vesicomidae et est bien représenté sur le site des Galapagos et du 21°N. Cette grande espèce de bivalve (30 cm) a été tout d'abord considérée comme un utilisateur classique de matière particulaire et de Bactéries (Lonsdale, 1977). Cependant, l'examen anatomique de plusieurs spécimens a révélé la petite taille des palpes labiaux, organes impliqués dans le transport des particules alimentaires. De plus, le tube digestif est apparu réduit, généralement vide, et ne contenant pas de matériel identifiable (Boss et Turner, 1980). Plus récemment, Fiala-Médioni et Métivier (1986), ont montré que la branchie de cette espèce était peu adaptée au transport de matériel particulaire.

Comme chez *Riftia pachyptila*, les analyses des isotopes stables du carbone et de l'azote, se révèlent en faveur d'une source de carbone locale (Rau, 1981 a et b). La recherche d'enzymes caractéristiques de la fixation autotrophe du CO₂ s'est révélée positive au niveau de la branchie (Felbeck *et al.*, 1981), et des cellules de nature procaryotique ont été effectivement observées à ce niveau (Cavanaugh, 1983). Ces cellules qui présentent la structure typique des Bactéries Gram négatif se présentent sous forme de coques ou de bacilles courts d'un diamètre d'environ 0,64 µm. Les Bactéries sont situées à l'intérieur des cellules des lamelles branchiales, et regroupées dans une poche à Bactéries (Fiala-Médioni, 1984). De nombreuses cellules sont en division, et aucune figure de dégradation n'a été remarquée. Toutes les cellules branchiales ne renferment pas de Bactéries et les bactériocytes présentent différents stades, ce qui permet à Fiala-Médioni et Métivier (1986) d'envisager l'existence d'un processus cyclique : croissance bactérienne, résorption et lyse de bacté-

ries, transfert de molécules organiques via le système circulatoire du Mollusque, infestation de cellules donnant de nouveaux bactériocytes. Arp *et al.* (1984) ont suggéré que le sang de *Calyptogena magnifica* avait des propriétés assez voisines de celui de *Riftia* et pouvait assurer à la fois le transport de l'oxygène, du dioxyde de carbone et de l'hydrogène sulfuré indispensables à la symbiose.

Bathymodiolus thermophilus a été observé en abondance sur le site des Galapagos et sur le site du 13°N (Grassle, 1985). Sur la base des analyses des isotopes stables du carbone, Rau et Hedges (1979) ont montré que cette espèce de Mytilidae, d'une longueur maximale de 15-16 cm (Kenk et Wilson, 1985), se nourrissait de Bactéries produites localement. Cependant, le processus nutritionnel de cette espèce est quelque peu différent de celui de *Calyptogena*. Le tractus digestif possède en effet des palpes labiaux très développés (Hily *et al.*, 1986a). Bien que plus simple que celui des Mytilidae littoraux, ce tractus est fonctionnel et la glande digestive présente les catégories cellulaires classiques des Mollusques bivalves (Hily *et al.*, 1986b). L'estomac volumineux contient des particules alimentaires identifiables parmi lesquelles des Bactéries de formes diverses, des Foraminifères benthiques, mais également des débris de Diatomées (Le Pennec et Prieur, 1984). Ces résultats indiquent clairement que *Bathymodiolus* se nourrit, en partie de particules en suspension, parmi lesquelles figure du matériel venant de la zone euphotique. Toutefois, en complément à cette nutrition classique, les branchies de *Bathymodiolus* possèdent aussi des microorganismes associés. Certaines formes filamenteuses, épibiontes, pourraient rappeler les Actinomycètes (Le Pennec et Prieur, 1984). Les cellules des filaments branchiaux contiennent des Bactéries Gram négatif, d'un diamètre moyen de 0,5 µm, regroupées en petites poches, contenant une dizaine de cellules bactériennes (Fiala-Médioni, 1984; Le Pennec *et al.*, 1985). Certaines de ces cellules semblent en dégénérescence, et aucune figure de division n'a été observée. L'existence au sommet des cellules branchiales de sortes de cratères contenant des Bactéries (Le Pennec et Prieur, 1984), a permis d'avancer l'hypothèse d'une endocytose des bactéries par les cellules branchiales (Le Pennec, 1987), comme cela a été également proposé pour un Gastéropode récolté sur le site Juan de Fuca (De Burgh et Singla, 1984). Belkin *et al.* (1986) ont montré que les branchies de *Bathymodiolus* et plus particulièrement les Bactéries associées étaient capables de fixer le CO₂. De même, Fiala-Médioni *et al.* (1986) ont montré que les cellules branchiales les plus riches en Bactéries incorporaient davantage de CO₂ marqué. Ces résultats sont en faveur d'un métabolisme autotrophe de ces Bactéries symbiontes. En définitive, il semble que cette espèce au régime plutôt mixotrophe (Le Pennec *et al.*, 1985), soit moins dépendante que *Calyptogena* des émissions hydrothermales, ce qui

correspond à des observations de ces Invertébrés à la périphérie des zones hydrothermales actives (Grassle, 1985). Les essais de culture des Bactéries associées aux tissus de *Bathymodiolus* se sont à ce jour révélés négatifs excepté l'isolement de quelques Bactéries hétérotrophes par Prieur (1987).

L'Annélide Polychète *Alvinella pompejana*

Cette espèce de Polychète a été découverte sur les sites à haute température du 21°N et du 13°N, où elle construit des tubes à la périphérie des cheminées de sulfure, supportant ainsi une température de 20 à 40°C (Desbruyères *et al.*, 1982). Cette espèce décrite initialement comme comportant deux formes (Desbruyères et Laubier, 1980) a été ultérieurement séparée en deux espèces distinctes (Desbruyères et Laubier, 1986) : *A. pompejana* et *A. caudata*. Les deux espèces possèdent un tube digestif fonctionnel dans lequel des Bactéries et des particules de sulfure ont été observées (Desbruyères *et al.*, 1983). L'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote (Desbruyères *et al.*, 1983) indique, comme pour les espèces précédentes, une origine locale, vraisemblablement bactérienne, de la nourriture. Mais *Alvinella* est surtout caractérisé par l'abondance de la microflore épibionte qui recouvre les téguments (Gaill *et al.*, 1984, 1987). Chez les deux espèces, on rencontre dispersés à la surface de l'animal trois types bactériens principaux correspondant respectivement à des bacilles, à des formes pédonculées et à des formes spiralées, ces dernières formes ressemblant aux genres *Hyphomicrobium* et *Spirillum* (Gaill *et al.*, 1984). Des communautés bactériennes en « bouquet » ont également été décrites au niveau des espaces intersegmentaires des deux espèces. Ces « bouquets » insérés sur un axe de nature organique sont composés de Bactéries aux formes variées : bacilles, coques et filaments, certains comportant un fourreau.

Les deux espèces se distinguent par des associations bactériennes spécifiques. Chez *Alvinella pompejana*, l'épiderme dorsal porte, au niveau des espaces intersegmentaires, des expansions visibles à l'œil nu. Sur celles-ci sont insérées des Bactéries filamenteuses de diamètre variant de 0,3 à 1 µm et d'une longueur de 100 à 200 µm, formées de cellules cylindriques enfermées dans un mince fourreau (Gaill *et al.*, 1984). Chez *Alvinella caudata*, les parapodes postérieurs sont transformés et portent des bactéries filamenteuses atteignant 600 µm de long pour un diamètre de 2,5 µm. Ces filaments, dépourvus de fourreaux, sont formés de cellules longues d'une longueur de 6 µm (Gaill *et al.*, 1987). Enfin, les deux espèces vivent dans des tubes de nature organominérale (Vovelle et Gaill, 1986), dont la face interne est entièrement tapissée de formes bactériennes diverses, et en majorité filamenteuses (Desbruyères *et al.*, 1983).

Le rôle de ces communautés bactériennes très complexes n'a pas encore été établi complètement. Des expériences *in situ* en utilisant du bicarbonate marqué (Alayse-Danet *et al.*, 1985) ont montré que les Polychètes incorporent davantage le marqueur en l'absence d'antibiotiques. Les Bactéries épibiontes du Polychète pourraient donc jouer un rôle trophique, en complément de la nourriture ingérée par voie digestive et riche en Bactéries produites dans l'environnement des fumeurs (Baross et Deming, 1985). Ces auteurs ont d'ailleurs isolé des Bactéries thermophiles du contenu stomacal d'*Alvinella* (Deming et Baross, 1986). Cependant, compte tenu de l'environnement à priori hostile dans lequel vivent ces Polychètes, un rôle de détoxification a été suggéré pour ces communautés bactériennes (Gaill *et al.*, 1987). En effet, Gaill *et al.* (1984) ont noté la présence de différents minéraux dans les tissus d'*Alvinella*.

Les plus abondants, S, As et Zn ont été détectés dans les cellules épidermiques, mais aussi dans les Bactéries épibiontes. De plus, Cosson-Mannevy *et al.* (1986) ont pu mettre en évidence des protéines de type métallothionéine chez *Alvinella*, plus particulièrement dans les tissus auxquels sont associées des Bactéries. Ces auteurs ont d'ailleurs suggéré que les Bactéries pourraient être à l'origine de la synthèse de ces méthallothionéines. La mise en évidence d'éléments minéraux, chez *Riftia pachyptila* (Cosson-Mannevy *et al.*, 1986) mais aussi chez *Calyptogena magnifica* (Roesijadi et Creelius, 1984) et *Bathymodiolus sp.* (Chassard-Bouchaud *et al.*, 1986), toujours dans des tissus associés à des Bactéries, pourrait permettre d'élargir cette hypothèse de détoxification par les Bactéries aux espèces majeures des communautés hydrothermales.

Lors des expériences de marquage (Alayse-Danet *et al.*, 1985), il a été remarqué que toutes les formes bactériennes observées n'incorporaient pas le bicarbonate, ce qui serait en faveur d'une diversité métabolique de ces communautés bactériennes. Des Bactéries hétérotrophes ont en effet été isolées de divers prélèvements d'*Alvinella* (Prieur, 1987), et leur propriété la plus marquante est la production d'hydrogène sulfuré à partir d'acides aminés soufrés. Cette propriété, si elle est effective *in situ* est en faveur d'interactions entre les différents types métaboliques qui composent ces communautés bactériennes complexes. Parmi les souches isolées (Prieur, 1987), certaines provenant de l'épiderme d'*Alvinella* peuvent croître à 50°C, ce qui correspond à la température estimée du biotope de l'animal (Desbruyères *et al.*, 1982).

LES COMMUNAUTÉS BACTÉRIENNES THERMOPHILES

Dès les premières analyses microbiologiques en milieu hydrothermal, des essais de cultures à partir

d'échantillons de fluides hydrothermaux ont été effectués. Baross *et al.* (1982), ont les premiers signalé l'existence de communautés bactériennes, productrices de CH_4 , H_2 et CO se développant à 100°C à la pression atmosphérique, avec des temps de génération de 37 à 65 minutes. Ces auteurs ont proposé qu'une partie des gaz des émissions hydrothermales soit d'origine biologique. Cependant, pour qu'une telle hypothèse soit confirmée, il était nécessaire de vérifier que ces communautés bactériennes pouvaient se développer dans les conditions physiques de l'environnement des fumeurs noirs, soit à haute température (250 à 300°C) et sous une pression hydrostatique élevée (250 atmosphères). Baross et Deming (1983), publièrent des résultats de cultures mixtes réalisées sous une pression de 265 atmosphères et à des températures allant de 150 à 250°C , conditions pour lesquelles l'eau de mer demeure liquide. Les temps de génération observés varient de 8 heures à 150°C à 1,5 heure à 200°C et 40 minutes à 250°C . Ces résultats furent à l'origine d'une polémique : des résultats contradictoires (Trent *et al.*, 1984; White, 1984), et d'autres plus favorables (Yanagawa et Kojima, 1985) ont été publiés. A ce jour, malgré plusieurs tentatives, des résultats similaires à ceux de Baross et Deming (1983) n'ont pas été obtenus.

Néanmoins, si l'existence de ces communautés bactériennes ultrathermophiles n'est pas définitivement établie, des communautés thermophiles ont été cultivées, et de nouvelles souches isolées. Ainsi, du matériel particulaire collecté d'un fumeur noir sur le site du 21°N s'est révélé riche en microorganismes viables, actifs sous une atmosphère, à des températures s'échelonnant de 21 à 90°C , la plus haute température testée (Karl *et al.*, 1984). Dans ces conditions d'incubation, Karl *et al.* (1984) ont estimé que la production de carbone à 90°C était de $19 \mu\text{g Cg}^{-1}\text{h}^{-1}$.

Une nouvelle espèce de méthanogène, *Methanococcus jannaschii* (Jones *et al.*, 1983), a été isolée d'échantillons du site du 21°N et décrite. Il s'agit d'une Bactérie en forme de coque, pourvue d'un système flagellaire complexe. Son temps de génération, dans un milieu contenant 80 % d' H_2 et 20 % de CO_2 est de 26 minutes à 85°C , le pH optimal étant de 6. La souche exige du NaCl à une concentration de 2 à 3 %. Aucune croissance n'a été détectée pour des températures de 37°C ou de 95°C mais cette souche semble plus performante (en terme de croissance à haute température) que les méthanogènes disponibles à ce jour en culture pure. Compte tenu du taux de croissance élevé de cette souche et de son optimum de température, Jones *et al.* (1983) estiment que les Bactéries méthanogènes jouent un rôle important dans la production du méthane des sites hydrothermaux, hypothèse déjà avancée par Baross *et al.* (1982).

Fiala *et al.* (1986) ont décrit un nouveau genre

d'Archéobactérie, isolé à la fois de sources hydrothermales de la dorsale du Pacifique oriental, et de sédiments marins de la côte italienne, chauffés par des processus géothermaux. *Staphylothermus marinus* est une bactérie hétérotrophe, anaérobie stricte, qui métabolise le soufre élémentaire. Elle se présente sous forme de coque, immobile, d'un diamètre de $0,5$ à $1 \mu\text{m}$, isolée, en courtes chaînes, ou de façon plus caractéristique en grappes réunissant jusqu'à 100 cellules. L'acétate, l'isovalérate, le CO_2 et l' H_2S figurent parmi les produits du métabolisme. La souche est exigeante en NaCl , croît à pH 4.5 à 8.5, et son optimum de température est de 85 à 92°C (maximum 98°C), selon les conditions nutritionnelles.

En utilisant un nouveau milieu de culture qui demeure solide jusqu'à des températures de 120°C , Deming et Baross (1986), ont réussi à isoler des colonies bactériennes thermophiles à partir d'échantillons du site de Juan de Fuca. Ces Bactéries, en forme de coques ou de bacilles, possèdent des parois très épaisses et des membranes internes.

Comme les souches précédemment citées, les Bactéries cultivées par Baross et Deming (1986) sont anaérobies. Les conditions anaérobies sont d'ailleurs les plus probables pour des températures supérieures à $8-10^\circ\text{C}$ (Corliss *et al.*, 1979). Les premiers résultats obtenus sur les sources hydrothermales mettaient en évidence le rôle essentiel des bactéries sulfoxydantes. La culture de diverses communautés anaérobies modifie quelque peu cette première perception et Karl (1985) pose même la question de la réelle contribution des communautés sulfoxydantes dans la production bactérienne totale des sites hydrothermaux.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

La découverte des sources hydrothermales profondes a conduit à la publication de nombreux travaux dans les domaines de la géologie, de la géochimie, de la biologie et de la microbiologie. Ce dernier domaine s'est révélé particulièrement fructueux en raison du rôle primordial des communautés bactériennes de ces écosystèmes particulièrement au niveau trophique. En effet, pour la première fois, des écosystèmes indépendants de l'énergie solaire (Lutz et Hessler, 1983) étaient découverts, le premier maillon trophique étant constitué par des Bactéries.

Le rôle des Bactéries dans l'alimentation des Invertébrés marins a été signalé à plusieurs reprises, mais était considéré jusqu'alors comme complémentaire d'une nourriture phytoplanctonique (Newell, 1965). Dans le cas des sources hydrothermales, même si des particules provenant de la zone euphotique peuvent être ingérées par certains Invertébrés (Le Pennec et Prieur, 1984), le carbone bactéri-

rien, produit localement par des microorganismes chimiolithotrophes, constitue la ressource principale. Cependant, la progression des connaissances dans la microbiologie des sources hydrothermales modifie quelque peu le schéma initial : Bactéries sulfoxydantes-consommateurs primaires. Ainsi, Karl (1987) estime que les données expérimentales disponibles actuellement ont probablement conduit à surestimer le rôle des Bactéries chimiolithotrophes sulfoxydantes. Cet auteur rappelle en effet que les souches mixotrophes sont dominantes parmi les Bactéries sulfoxydantes, et que les métabolismes anaérobies sont aussi très importants. La découverte récente de Bactéries méthano-oxydantes dans les branchies d'un Mytilidae nouveau du Golfe du Mexique (Childress *et al.*, 1986), ainsi que dans le trophosome d'un Pogonophore de la mer du Nord (Schmaljohann et Flügel, 1987) montre que d'autres schémas trophiques sont possibles. Il faut, de plus, rappeler que pratiquement tous les métabolismes bactériens connus ont été trouvés au niveau des sources hydrothermales, et que les interactions entre différents types métaboliques bactériens sont vraisemblables. Enfin, si les sources de carbone ont retenu l'attention des microbiologistes, les sources d'azote n'ont été que très peu envisagées. La quantification de ces types métaboliques constitue donc l'un des axes de recherche à développer.

Si les méthodes biochimiques permettent d'évaluer les activités bactériennes, elles ne peuvent informer complètement sur la physiologie des communautés impliquées. La réalisation de cultures mixtes ou l'isolement de souches pures permettront d'apporter des renseignements sur le fonctionnement des associations bactériennes, tant au niveau trophique qu'au niveau de la détoxification. Mais à ce propos, il faut reconnaître que les échecs sont très nombreux. D'une part les Bactéries symbiontes ont très certainement des exigences difficiles à satisfaire par les techniques de culture, d'autre part, l'obtention d'une culture pure ne permet pas d'affirmer indiscutablement que c'est bien le microorganisme recherché que l'on détient *in vitro*. Pour tenter de pallier ces difficultés, différentes approches sont possibles. Les sources profondes étant difficiles d'accès, la recherche de modèles hydrothermaux côtiers peut s'avérer intéressante (Jacq *et al.*, 1987). Ces modèles côtiers peuvent aussi ne pas être hydrothermaux : les Bivalves vivant en milieu littoral réduit, et possédant des symbiontes au niveau des branchies (Dando *et al.*, 1985) constituent un matériel intéressant. En ce qui concerne la reconnaissance formelle du symbionte dans une culture, les méthodes de séquençage des ARN ribosomiaux (Lane *et al.*, 1985) pourraient s'avérer fort utiles.

Indépendamment du ou des types métaboliques des Bactéries associées aux Invertébrés hydrothermaux, une question importante est celle de l'infestation des invertébrés, ou de la transmission éventuelle des symbiontes de l'adulte à la larve. Ce

problème, qui semble actuellement sans réponse, pourrait être résolu par l'examen détaillé, et donc la récolte, de formes larvaires et post-larvaires, ainsi que par des élevages expérimentaux d'Invertébrés littoraux. De plus, il est vraisemblable que la découverte d'un site hydrothermal très jeune, à l'état initial, permettrait d'étudier ces phénomènes d'infestation et peut-être de déterminer la nature des communautés bactériennes pionnières qui permettent l'installation et le développement des communautés animales.

Ces communautés bactériennes pionnières appartiennent très vraisemblablement au groupe des thermophiles. Si l'existence de ces Bactéries ne fait pas de doute, la température exacte à laquelle elles se développent en réalité demeure le point fondamental à établir (Karl, 1987). En raison des articles contradictoires publiés à la suite des travaux de Baross et Deming (1983), il semble qu'une conclusion ne puisse être apportée que par la mise en culture de nouvelles communautés ultrathermophiles, et la répétition de ces cultures dans différents laboratoires. La technologie complexe, qu'il est nécessaire de mettre en oeuvre pour ces cultures à haute température et sous pression hydrostatique élevée, risque cependant de limiter les progrès dans ce domaine.

Alors que les sites hydrothermaux connus du Pacifique oriental n'ont pas tous été explorés en détail, que d'autres sont certainement à inventorier le long de la dorsale, des sites de même nature, avec des dépôts de sulfures et des fumeurs noirs, ont été découverts dans l'Atlantique (Rona *et al.*, 1986). Dans le Pacifique occidental cette fois, dans la zone de subduction du Japon, des gisements de bivalves du genre *Calyptogena* ont été également découverts (Laubier *et al.*, 1986). Il faut donc s'attendre à une intensification des travaux dans le domaine de l'hydrothermalisme ces prochaines années.

Les travaux sur l'hydrothermalisme, importants en Océanographie, concernent également d'autres domaines comme celui de l'origine de la vie sur terre, et ont conduit plusieurs auteurs (Corliss *et al.*, 1981; Baross et Hoffman, 1985) à proposer de nouvelles hypothèses à ce sujet. En particulier, la série de réactions permettant de passer des composés comme le méthane, l'ammoniac, l'hydrogène aux acides aminés, puis aux protéines, polymères, structures ordonnées et métabolisantes, cellules vivantes, aurait pu se réaliser au sein de sources hydrothermales profondes. Les microorganismes ultrathermophiles cultivés par Baross *et al.* (1984), pourraient être physiologiquement analogues aux premiers groupes de microorganismes apparus sur terre.

Bien qu'appartenant essentiellement à des types métaboliques connus, les microorganismes hydrothermaux possèdent des propriétés originales en raison de leur adaptation à des conditions environnementales particulières (forte pression hydrostatique, concentrations métalliques élevées, tempéra-

ture). Il est donc vraisemblable que les microorganismes des sources hydrothermales trouveront des applications dans le domaine des biotechnologies. En effet, les microorganismes actuellement utilisés dans les procédés microbiologiques sont peu nombreux et la recherche de souches nouvelles, capables de résister à des conditions extrêmes (température, pH, éléments toxiques) est pratiquée dans de nombreux laboratoires. Outre les Bactéries thermophiles, dont l'utilisation risque cependant d'être limitée en raison de la technologie complexe à mettre en oeuvre (Deming, 1986), d'autres potentialités existent : lixiviation, récupération assistée de métaux, enzymes thermostables, nouveaux polymères bactériens, etc. La constitution de collections de microorganismes en provenance des sources hydrothermales en vue de criblages divers, est un préalable indispensable.

L'intérêt des sources hydrothermales et des phénomènes microbiologiques associés apparaît donc multiple car des domaines a priori aussi différents que l'Océanographie, l'origine de la vie ou les biotechnologies sont concernés. Après une dizaine d'années de recherche, le sujet s'avère de plus en plus riche et nécessite l'intervention de disciplines scientifiques de plus en plus variées. Les approches pluridisciplinaires et les coopérations internationales indispensables vont donc se développer dans les années à venir. C'est ainsi qu'un programme franco-américain pour l'étude de l'hydrothermalisme atlantique, un programme franco-japonais pour le Pacifique occidental sont actuellement en cours d'élaboration.

BIBLIOGRAPHIE

- ALAYSE-DANET A.M., GAILL F. & DESBRUYERES D. 1985. Preliminary studies on the relationship between the Pompeii worm, *Alvinella pompejana* (Polychaeta : Ampharetidae) and its epibiotic bacteria. In : Proceedings of the 19th European Marine Biology Symposium, Plymouth, 1984 (Ed. Gibbs P.E.). Cambridge University Press. pp 167-172
- ARP A.J. & CHILDRESS J.J. 1981. Blood function in the hydrothermal vent vestimentiferan tube worm. *Science*, 213 : 342-344.
- ARP A.J. & CHILDRESS J.J. 1983. Sulfide binding by the blood of the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila*. *Science*, 219 : 295-297.
- ARP A.J., CHILDRESS J.J. & FISHER C.R. 1984. Metabolic and blood gas transport characteristics of the hydrothermal vent bivalve *Calyptogena magnifica*. *Physiol. Zool.*, 57(6) : 648-662.
- BAROSS J.A., LILLEY M.D. & GORDON L.I. 1982. Is the CH₄, H₂ and CO venting from submarine hydrothermal systems produced by thermophilic bacteria ? *Nature*, 298 : 366-368
- BAROSS J.A. & DEMING J.W. 1983. Growth of « black smoker » bacteria at temperatures of at least 250°C. *Nature*, 303 : 423-426.
- BAROSS J.A., DEMING J.W. & BECKER R.R. 1984. Evidence for microbial growth in high-pressure, high-temperature environments. In « Current perspectives in Microbial Ecology »; Eds Klug M.J. & Reddy C.A. American Society for Microbiology, Washington, D.C., pp. 186-195.
- BAROSS J.A. & DEMING J.W. 1985. The role of bacteria in the ecology of black-smoker environments. *Biol. Soc. Wash. Bull.*, 6 : 355-371.
- BAROSS J.A. & HOFFMAN S.E. 1985. Submarine hydrothermal vents and associated gradient environments as sites for the origin and evolution of life. *Origins of life*, 15 : 327-345.
- BELKIN S., NELSON D.C. & JANNASCH H.W. 1986. Symbiotic assimilation of CO₂ in two hydrothermal vent animals, the mussel *Bathymodiolus thermophilus* and the tube worm *Riftia pachyptila*. *Biol. Bull.*, 170 : 110-121.
- BIANCHI A. 1986. Présence et activité bactériennes dans deux sites d'hydrothermalisme océanique profond du Pacifique. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 303, Sér. III(3) : 561-564.
- BOSCH C. & GRASSE P.P. 1984. Cycle partiel des bactéries chimioautotrophes symbiotiques et leurs rapports avec les bactériocytes chez *Riftia pachyptila* Jones (Pogonophore Vestimentifère) : a - Le trophosome et les bactériocytes. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 299, Sér. III(9) : 371-376. b - L'évolution des bactéries symboliques et des bactériocytes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 299. Sér. III(10) : 413-419.
- BOSS K.J. & TURNER R.D. 1980. The giant white clam from the Galapagos rift, *Calyptogena magnifica*, sp. nov. *Malacologia*, 20 (1) : 161-194.
- CAVANAUGH C.M. 1983. Symbiotic chemoautotrophic bacteria in marine invertebrates from sulphide-rich habitats. *Nature*, 302 : 58-61.
- CAVANAUGH C.M., GARDINER S.L., JONES M.L., JANNASCH H.W. & WATERBURY J.B. 1981. Prokaryotic cells in the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* Jones : possible chemoautotrophic symbionts. *Sciences*, 213 : 340-342.
- CHASSARD-BOUCHAUD C., FIALA-MEDIONI A. & GALLE P. 1986. Etude microanalytique de *Bathymodiolus* sp. (Mollusque Lamellibranche Mytilidae) provenant des sources hydrothermales de la ride du Pacifique oriental. Données préliminaires. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 302, Sér. III(4) : 117-124.
- CHILDRESS J.J., ARP A.J. & FISCHER C.R. 1984. Metabolic and blood characteristics of the hydrothermal vent tube-worm *Riftia pachyptila*. *Mar. Biol.*, 83 : 109-124.
- CHILDRESS J.J., FISHER C.R., BROOKS J.M.S., KENNICUTT II M.C., BIDIGARE R. & ANDERSON A.E. 1986. A methanotrophic marine Molluscan (Bivalvia, Mytilidae) symbiosis : mussels fueled by gas. *Science*, 233 : 1306-1308.
- CORLISS J.B., DYMOND J., GORDON L.I., EDMOND J.M., VON HERZEN R.P., BALLARD R.D., GREEN K., WILLIAMS D., BAINBRIDGE H., CRANE K. & VAN HANDEL T.H. 1979. Submarine thermal springs on the Galapagos Rift. *Science*, 203 : 1073-1083.
- CORLISS J.B., BAROSS J.A. & HOFFMAN S.E. 1981. An hypothesis concerning the relationship between submarine hot springs and the origin of life on Earth. Proceedings of the 26th International Geology Conference; Geology of Oceans Symposium. Paris, 7-17 July, 1980. *Oceanologica Acta*, Special Issue : 59-69.

- COSSON-MANNEVY M.A., COSSON R. & GAILL F. 1986. Mise en évidence de protéines de type métallothionéine chez deux invertébrés des sources hydrothermales, le pogonophore vestimentifère *Riftia pachyptila* et l'annélide polychète *Alvinella pompejana*. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 302 Sér.III(9) : 347-352.
- DANDO P.R., SOUTHWARD A.J., SOUTHWARD E.C., TERWILLIGER N.B. & TERWILLIGER R.C. 1985. Sulphur-oxidizing bacteria and haemoglobin in the gills of the bivalve mollusc *Myrtea spinifera*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 23 : 85-98.
- DAVIS S.L. & WHITTENBURY R. 1970. Fine structure of methane and other hydrocarbon - utilizing bacteria. *J. Gen. Microbiol.*, 61 : 227-232.
- De BURGH M.E. 1986. Evidence for a physiological gradient in the vestimentiferan trophosome : size-frequency analysis of bacterial populations and trophosome chemistry. *Can. J. Zool.*, 64 : 1095-1103.
- De BURGH M.E. & SINGLA C.L. 1984. Bacterial colonization and endocytosis on the gill of a new limpet species from a hydrothermal vent. *Mar. Biol.*, 84 : 1-6.
- DEMING J.W. 1986. The biotechnological future for newly described, extremely thermophilic bacteria.
- DEMING J.W. & BAROSS J.A. 1986. Solid medium for culturing black smoker bacteria at temperatures to 120°C. *Appl. Environ. Microbiol.*, 51 (2) : 238-243.
- DESBRUYERES D. 1984. Relations trophiques dans l'écosystème hydrothermal à l'axe des dorsales océaniques du Pacifique oriental. *Oceanis*, 10(6) : 663-673.
- DESBRUYERES D. & LAUBIER L. 1980. *Alvinella pompejana* gen. sp. nov., Ampharetidae aberrant des sources hydrothermales de la ride Est-Pacifique. *Oceanologica Acta*, 3(3) : 267-274.
- DESBRUYERES D., CRASSOUS P., GRASSLE J., KHRIPOUNOFF A., REYSS D., RIO M. & VAN PRAET M. 1982. Données écologiques sur un nouveau site d'hydrothermalisme actif de la ride du Pacifique oriental. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 295 : 489-494.
- DESBRUYERES D., GAILL F., LAUBIER L., PRIEUR D. & RAU G.H., 1983. Unusual nutrition of the « Pompei worm » *Alvinella pompejana* (polychaetous annelid) from a hydrothermal vent environment : SEM, TEM, ¹³C and ¹⁵N evidence. *Mar. Biol.*, 75 : 201-205.
- DESBRUYERES D. & LAUBIER L. 1986. Les Alvinellidae, une famille nouvelle d'Annélides Polychètes inféodées aux sources hydrothermales sous marines : systématique, biologie et écologie. *Can. J. Zool.*, 64(10) : 2227-2245.
- EDMOND J.M. 1982. Ocean hot springs : a status report. *Oceanus* : 22-27.
- EDMOND J.M., VON DAMM K.L., Mc DUFF R.E. & MEASURES C.I. 1982. Chemistry of hot springs on the East Pacific Rise and their effluent dispersal. *Nature*, 297 : 187-191.
- EDMOND J.M. & VON DAMM K.L. 1983. Les sources chaudes des fonds océaniques. *Pour la Science*, 68 : 34-49.
- ENRIGHT J.T., NEWMANN W.A., HESSLER R.R. & Mc GOWAN J.A. 1981. Deep ocean hydrothermal vent communities. *Nature*, 289 : 219-221.
- EHRlich H.L. 1983. Manganese oxidizing bacteria from a hydrothermal active area on the Galapagos Rift. *Environ. Biogeochem. Ecol. Bull.*, Stockholm, 35 : 357-366.
- FELBECK H. 1981. Chemoautotrophic potential of the hydrothermal vent tube worm, *Riftia pachyptila* (Vestimentiferan). *Science*, 213 : 336-338.
- FELBECK H. 1985. CO₂ fixation in the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* (Jones). *Physiol. Zool.*, 58(3) : 272-281.
- FELBECK H., CHILDRESS J.J. & SOMERO G.N. 1981. Calvin-Benson cycle and sulphide oxidation enzymes in animals from sulphide-rich habitats. *Nature*, 293 : 291-293.
- FELBECK H. & SOMERO G.N. 1982. Primary production in deep-sea hydrothermal vent organisms : role of sulfide-oxidizing bacteria. *Trends in Biochemical Sciences*, 7(6) : 201-204.
- FELBECK H., POWELL M.A., HAND S.C. & SOMERO G.N. 1985. Metabolic adaptations of hydrothermal vent animals. *Biol. Soc. Wash. Bull.*, 6 : 261-272.
- FERA P. & PRIEUR D. 1986. Etude expérimentale de la colonisation de surfaces par les bactéries, en eau de mer circulante. Deuxième Colloque International de Bactériologie marine, CNRS, Brest IFREMER, Actes de Colloques, 3 : 219-228.
- FERGUSON R.L. & RUBLEE P. 1976. Contribution of bacteria to standing crop of coastal plankton. *Limnol. Oceanogr.* 21 : 141-145.
- FIALA G., STETTER K.O., JANNASCH H.W., LANGWORTHY T.A. & MADON J. 1986. *Staphylothermus marinus* sp. nov. represents a novel genus of extremely thermophilic submarine heterotrophic Archaeobacteria growing up to 98°C. *System. Appl. Microbiol.*, 8 : 106-113.
- FIALA-MEDIONI A. 1984. Mise en évidence par microscopie électronique à transmission de l'abondance de bactéries symbiotiques dans la branchie de Mollusques bivalves de sources hydrothermales profondes. *C.R.Acad.Sc. Paris*, 298 Ser III(17) : 487-492.
- FIALA-MEDIONI A. & METIVIER C. 1986. Ultrastructure of the gill of the hydrothermal vent bivalve *Calyptogena magnifica*, with a discussion of its nutrition. *Mar. Biol.*, 90 : 215-222.
- FIALA-MEDIONI A., ALAYSE A.M. & CAHET G. 1986. Evidence of *in situ* uptake and incorporation of bicarbonate and amino acids by a hydrothermal vent mussel. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 96 : 191-198.
- FISHER C.R.jr. & CHILDRESS J.J. 1984. Substrate oxidation by trophosome tissue from the *Riftia pachyptila* Jones (phylum Pogonophora). *Mar. Biol. Lett.*, 5 : 171-183.
- GAILL F., DESBRUYERES D., PRIEUR D. & GOURRET J.P. 1984. Mise en évidence de communautés bactériennes épibiontes du « Ver de Pompéi » (*Alvinella pompejana*). *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 298 Sér III (19) : 553-558.
- GAILL F., DESBRUYERES D. & PRIEUR D. 1987. Bacterial communities associated with « Pompei worms » from the East Pacific Rise hydrothermal vents : SEM, TEM observations. *Microb. Ecol.*, 13 : 129-139.
- GRASSLE J.F. 1977. Slow colonization of deep-sea sediment. *Nature*, 265 : 618-619.
- GRASSLE J.F. 1985. Hydrothermal vent animals : distribution and biology. *Science*, 229 : 713-717.
- HARWOOD C.S., JANNASCH H.W. & CANALE-PAROLA E. 1982. Anaerobic spirochete from a deep-sea hydrothermal vent. *Appl. Environ. Microbiol.*, 44(1) : 234-237.
- HILY A., LE PENNEC M., PRIEUR D. & FIALA-MEDIONI A. 1986a. Anatomie et structure du tractus digestif d'un mytilidae des sources hydrothermales

- profondes de la ride du Pacifique oriental. *Cah. Biol. Mar.*, 27 : 235-241.
- HILY A., LE PENNEC M. & HENRY M. 1986b. Ultrastructure des diverticules digestifs d'un Mytilidae des sources hydrothermales du Pacifique oriental. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 302, Sér III(13) : 495-502.
- JACQ E., GEESEY G. & PRIEUR D. 1987. Etude préliminaire des communautés bactériennes d'un site hydrothermal côtier (White-Point, Californie, USA). *Vie Milieu*, 37(2) : 59-66.
- JANNASCH H.W. 1985. Microbial processes at deep-sea hydrothermal vents. In « Hydrothermal processes at seafloor spreading centers ». Eds Rona P.A., Broström K., Laubier L. & Smith K.L. jr. Plenum Press. New-York : 411-419.
- JANNASCH H.W. & WIRSEN C.O. 1979. Chemosynthetic primary production at East Pacific sea floor spreading centers. *Bioscience* 29(10) : 592-598.
- JANNASCH H.W. & WIRSEN C.O. 1981. Morphological survey of microbial mats near deep-sea thermal vents. *Appl. Environ. Microbiol.*, 41(2) : 428-538.
- JANNASCH H.W. & NELSON D.C. 1984. Recent progress in the microbiology of hydrothermal vents. In « Current perspectives in Microbial Ecology » Eds. Klug. M.J. & Reddy C.A. American Society of Microbiology; Washington D.C. : 170-176.
- JANNASCH H.W. & MOTTI M.J. 1985. Geomicrobiology of deep-sea hydrothermal vents. *Science*, 229 : 717-725.
- 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. Bact.*, 35 (4) : 422-424.
- JONES M.L. 1981. *Riftia pachyptila*, new genus, new species, the vestimentiferan worm from the Galapagos rift geothermal vents (Pogonophora). *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 93 (4) : 1295-1313.
- JONES W.J., LEIGH J.A., MAYER F., WOESE C.R. & WOLFE R.S. 1983. *Methanococcus janaschii* sp. nov., an extremely thermophilic methanogen from submarine hydrothermal vent. *Arch. Microbiol.*, 136 : 254-261.
- KARL D.M. 1985. Effects of temperature on the growth and viability of hydrothermal vent microbial communities. *Biol. Soc. Wash. Bull.*, 6 : 345-353.
- KARL D.M. 1987. Bacterial production at deep-sea hydrothermal vents and cold seeps : evidence for chemosynthetic primary production. In « Ecology of microbial communities », M. Fletcher, T.R. Gary and J.G. Jones eds., Proceedings of the fourth first Symposium of the Society for General Microbiology, 1987, Cambridge University Press.
- KARL D.M., WIRSEN C.O. & JANNASCH H.W. 1980. Deep-sea primary production at the Galapagos hydrothermal vents. *Science*, 207 : 1345-1347.
- KARL D.M., BURNS D.J., ORRETT K. & JANNASCH H.W. 1984. Thermophilic microbial activity in samples from deep-sea hydrothermal vents. *Mar. Biol. Lett.*, 5 : 227-231.
- KENK V.C. & WILSON B.R. 1985. A new mussel (Bivalvia, Mytilidae) from hydrothermal vents in the Galapagos rift zone. *Malacologia*, 26(1-2) : 253-271.
- LANE D.J., STAHL D.A., OLSEN G.J. & PLACE N.R. 1985. Analysis of hydrothermal vent-associated symbionts by ribosomal RNA sequences. *Biol. Soc. Wash. Bull.*, 6 : 389-400.
- LAUBIER L. & DESBRUYERES D. 1984. Les oasis du fond des océans. *La Recherche*, 15 : 1506-1517.
- LAUBIER L., OTHA S. & SIBUET M. 1986. Découverte de communautés animales profondes durant la campagne franco-japonaise KAIKO de plongées dans les fosses de subduction autour du Japon. *C.R. Acad. Sc.*, Paris, 303 Sér. III(2) : 25-29.
- LE PENNEC M. 1987. Alimentation et reproduction d'un Mytilidae des sources hydrothermales profondes du Pacifique oriental. *Oceanologica Acta*, sous presse.
- LE PENNEC M. & PRIEUR D. 1984. Observations sur la nutrition d'un mytilidae d'un site hydrothermal actif de la dorsale du Pacifique oriental. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 298, Sér. III(17) : 493-498.
- LE PENNEC M., PRIEUR D. & LUCAS A. 1985. Studies on the feeding of hydrothermal-vent mytilid from the East Pacific rise. In : Proceedings of the 19th European Marine Biology Symposium, Plymouth, 1984 (Ed. Gibbs P.E.). Cambridge University Press : 159-166.
- LEWIN R.A. 1962. *Saprospira grandis* gross and suggestions for reclassifying helical, apochlorotic, gliding organisms. *Can. J. Microbiol.*, 8 : 555-563.
- LILLEY M.D., BAROSS J.A. & GORDON L.I. 1983. Reduced gases and bacteria in hydrothermal fluids : the Galapagos spreading center and 21°N East Pacific Rise. In « Hydrothermal processes of Seafloor spreading centers » Eds. Rona P.A., Boström K., Laubier L., Smith K.L.jr. Plenum Press. New York : 411-419.
- LONSDALE P. 1977. Clustering of suspension-feeding macrobenthos near abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centers. *Deep-sea Research*, 24 : 857-863.
- LUTZ R.A. & HESSLER R.R. 1983. Life without sunlight. Biological communities of deep-sea hydrothermal vents. *The Science Teacher*, 50(3) : 22-29.
- NEWELL R.C. 1965. The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae*, and the bivalve *Macoma baltica*. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 143 : 25-45.
- POWELL M.A. & SOMERO G.N. 1983. Blood components prevent sulfide poisoning of respiration of the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila*. *Science*, 219 : 297-299.
- PRIEUR D. 1987. Preliminary study of heterotrophic bacterial communities in waters and invertebrates from deep sea hydrothermal vents. *Proc. 21st European Marine Biology Symposium Gdansk*. sous presse.
- RAU G.H. 1981a. Low ¹⁵N/¹⁴N in the hydrothermal vent animals : ecological implications. *Nature*, 289 : 484-485.
- RAU G.H. 1981b. Hydrothermal vent clam and tube worm ¹³C/¹²C : further evidence of non photosynthetic food sources. *Science*, 213 : 338-340.
- RAU G.H. 1985. ¹³C/¹²C and ¹⁵N/¹⁴N in the hydrothermal vent organisms : ecological and biogeochemical implications. *Biol. Soc. Wash. Bull.*, 6 : 243-247.
- RAU G.H. & HEDGES J.I. 1979. Carbon-13 depletion in a hydrothermal vent mussel : suggestion of chemosynthetic food source. *Science*, 203 : 648-649.
- ROESIADI G. & CRECELIUS E.A. 1984. Elemental composition of the hydrothermal vent clam *Calyptogena magnifica* from the East Pacific Rise. *Mar. Biol.*, 83 : 155-161.
- RONA P.A., KLINKHAMMER G., NELSEN T.A., TREFRY J.H. & ELDERFIELD H. 1986. Black smo-

- kers, massive sulphides and vent biota at the Mid-Atlantic ridge. *Nature*, 321 : 33-37.
- 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. Bact.*, 149(1) : 161-165.
- SANDERS H.L. & HESSLER R.R. 1969. Ecology of the deep sea benthos. *Science*, 163 : 1419-1424.
- SCHMALJOHANN R. & FLUGEL H.J. 1987. Methane-oxidizing bacteria in Pogonophora. *Sarsia*, 72 : 91-98.
- TERWILLIGER R.C., TERWILLIGER N.B. & SCHABTACH E. 1980. The structure of hemoglobin from an unusual deep-sea worm (Vestimentifera). *Comp. Biochem. Physiol.*, 65B : 531-535.
- TRENT J.D., CHASTAIN R.A. & YAYANOS A.A. 1984. Possible artefactual basis for apparent bacterial growth at 250°C. *Nature*, 307 : 737-740.
- TUNNICLIFFE V., JUNIPER S.K. & De BURGH M.E. 1985. The hydrothermal vent community on axial seamount, Juan de Fuca Ridge. *Biol. Soc. Wash. Bull.*, 6 : 453-464.
- 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.
- VOVELLE J. & GAILL F. 1986. Données morphologiques, histochimiques et microanalytiques sur l'élaboration du tube organominéral d'*Alvinella pompejana*, Polychète des sources hydrothermales, et leurs implications phylogénétiques. *Zoologica Scripta*, 15(1) : 33-43.
- WATSON S.N. & MANDEL M. 1971. Comparison of the morphology and deoxyribonucleic acid composition of 27 strains of nitrifying bacteria. *J. Bact.*, 107 : 563-569.
- WEINER R.M., DEVINE R.A., POWELL D.M., DAGASAN L. & MOORE R.L. 1985. *Hyphomonas oceantitis* sp. nov., *Hyphomonas hirschiana* sp. nov., and *Hyphomonas jannaschiana* sp. nov. *Intern. J. Syst. Bact.*, 35 : 237-243.
- WHITE R.H. 1984. Hydrolytic stability of biomolecules at high temperatures and its implication for life at 250°C. *Nature*, 310 : 430-432.
- WILLIAMS P.M., SMITH K.L., DRUFFEL E.M. & LINICK T.W. 1981. Dietary carbon sources of mussels and tubeworms from Galapagos hydrothermal vents determined from tissue ¹⁴C activity. *Nature*, 292 : 448-449.
- 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.
- WITTENBERG J.B., MORRIS R.J., GIBSON Q.H. & JONES M.L. 1981. Oxygen binding by hemoglobin of the Galapagos rift vent worm *Riftia pachyptila* Jones (Pogonophora : Vestimentifera). *Bioch. Biophys. Acta*, 670 : 255-259.
- YANAGAWA H., & KOJIMA K., 1985. Thermophilic microspheres of peptide-like polymers and silicate formed at 250°C. *J. Biochem.*, 97 : 1521-1524.
- JONES M.L. 1981. *Riftia pachyptila* new genus, new species, the vestimentiferan worm from the Galapagos rift hydrothermal vents (Pogonophora). *Proc Biol. Soc. Lond.* 97 (4) : 1292-1313.
- JONES W.L., LEIGH J.A., MAYER F., WOESSE C.R. & WOLFE R.S. 1983. Methanococcus jannaschii sp. nov., an extremely thermophilic methanogen from submarine hydrothermal vent. *Arch. Microbiol.*, 136 : 254-261.
- KARL D.M. 1985. Effects of temperature on the growth and viability of hydrothermal vent microbial communities. *Proc Biol. Soc. Lond.* 97 (4) : 345-353.
- KARL D.M. 1987. Bacterial production at deep-sea hydrothermal vents and cold seeps: evidence for chemosynthetic primary production. In «Ecology of microbial communities», M. Flechter, T.R. Gary and J.G. Jones eds., Proceedings of the fourth symposium of the Society for General Microbiology, 1987, Cambridge University Press.
- KARL D.M., WIRSEN C.O. & JANNASCH H.W. 1980. Deep-sea primary production at the Galapagos hydrothermal vents. *Science*, 207 : 1345-1347.
- KARL D.M., BURNS D., ORRETT K. & JANNASCH H.W. 1984. Thermophilic microbial activity in samples from deep-sea hydrothermal vents. *Mar. Biol. Lett.* 3 : 221-231.
- KENK V.C. & WILSON B.R. 1985. A new mussel (Bivalvia: Mytilidae) from hydrothermal vents in the Galapagos rift zone. *Malacologia*, 26(1-2) : 253-271.
- LANE D.J., STAHL D.A., OLSEN G.L. & PLACE N.R. 1985. Analysis of hydrothermal vent-associated sym-

SANDY BEACH MACROINFAUNA FROM THE CHILEAN COAST : ZONATION PATTERNS AND ZOOGEOGRAPHY

Eduardo JARAMILLO

Jackson Estuarine Laboratory University of New Hampshire Durham N.H. 03824 USA
Present address : Instituto de Zoología Universidad Austral de Chile Valdivia, Chile

MACROFAUNE
PLAGES SABLEUSES
CHILI

RÉSUMÉ - La zonation de la macrofaune des plages sableuses est étudiée dans trois régions de la province Peruvo-Chilienne. Les niveaux inférieurs des trois zones sont caractérisés par *Emerita analoga* (Anomura), *Nephtys impressa* (Polychaeta) et *Mesodesma donacium* (Bivalvia). Dans les niveaux moyens, une réduction du nombre des espèces d'Isopodes Cirolanides du sud au nord est constatée jusqu'à leur absence dans certaines plages. Un Cirolanidé (*Excirrolana braziliensis*) et un Insecte (*Phalerisidia maculata*) sont présents dans la zone supérieure de toutes les plages étudiées. Les Crabes (*Ocypode gaudichaudii*) n'appartiennent qu'à la zone supérieure dans la partie nord du Chili, ainsi que des espèces d'Isopodes terrestres (*Tylos spinulosus*) dans le nord de la région centrale et un Amphipode (*Orchestoidea tuberculata*) dans toute dans toute la région centrale chilienne. Cette distribution géographique est analysée en fonction des conditions hydrographiques et climatiques particulières de la côte chilienne. L'hypothèse avancée repose sur l'absence de courant ou sur des barrières de température à la surface de l'eau ce qui favorise la similitude de la composition taxonomique dans les zones inférieures de toutes les plages étudiées. L'accroissement des précipitations du nord au sud et la différence de température de l'air et du sédiment, du sud au nord, expliquent les différences qui apparaissent dans les compositions taxonomiques de la macrofaune dans les zones supérieures.

MACROINFAUNA
SANDY BEACHES
CHILE

ABSTRACT - The zonation of the sandy beach macroinfauna was studied at three areas of the Peruvian-Chilean Province. The low beach levels (below MTL) of the three areas were characterized by : *Emerita analoga* (Anomura), *Nephtys impressa* (Polychaeta), and *Mesodesma donacium* (Bivalvia). The middle (MTL to MHWNT) and high (above MHWNT) beach levels showed significant changes in species composition with latitude. At middle levels there is a decrease in the number of cirolanid isopod species (*Excirrolana* spp.) from south to north, and at some northern beaches they were absent altogether. One cirolanid (*Excirrolana braziliensis*) and an insect (*Phalerisidia maculata*), inhabited high beach levels of all the beaches studied. Ocypodid crabs (*Ocypode gaudichaudii*) were found only at high beach levels of northern Chile, oniscoid isopods (*Tylos spinulosus*) only at northern central Chile, and talitrid amphipodes (*Orchestoidea tuberculata*) at northern central and southern central Chile. The pattern of geographic distribution is analyzed in relation to some hydrographic and climatic conditions along the Chilean coast. It is hypothesized that the general absence of current or temperature barriers in the surface waters, allows similar species composition at low beach levels at all locations. On the other hand, an increase in rainfall from north to south, and differences in air and sediment temperatures from south to north, are associated with different taxonomic composition of fauna at high beach levels. The zonation patterns of the Peruvian-Chilean macroinfauna are very similar to those noted by Dahl (1952) and Trevallion *et al.* (1970).

INTRODUCTION

Investigations of the sandy beach macroinfauna of the Chilean coast are rather limited. The first mention of macroinfaunal zonation is that of Dahl (1952) who analyzed the intertidal distribution of Crustacea at Montemar (central Chile), Isla Tenglo (southern central Chile), and Punta Arenas (southern extreme of Chile). At northern central Chile, Sanchez *et al.* (1982) studied the community structure and zonation schemes of a semi-exposed beach and compared their zonation results with the schemes of Dahl (1952), Pichon (1967), and Trevallion *et al.* (1970). For this area of the Chilean coast, Castilla *et al.* (1977) and Castilla (1983) analyzed changes in the typical zonation pattern and community structure of sandy beaches affected by an oil spill and by copper mine tailings, respectively. Zonation of species living in sandy areas of central Chile were mentioned by Nuñez *et al.* (1974) and Osorio *et al.* (1967), while distributional patterns in southern central Chile were studied by Bertrán (1984), Epelde-Aguirre and Lopez (1975), and Jaramillo (1978). The last two studies also provided comparisons with world-wide zonation schemes. All of these earlier studies were carried out mainly in the central area of the Chilean littoral (from approximately 30 to 40°S). The Chilean coast is quite extensive (about 4,000 km) ranging from approximately 18°30'S to 55°S latitude, covering about 36 degrees of latitude. Zoogeographical boundaries were discussed by several authors (e.g. Balech, 1954; Brattstrom and Johanssen, 1983; Castilla, 1976; Dahl, 1960; Dell, 1971; Knox, 1960; Viviani, 1979). In general, most workers agree that two regions can be distinguished: a northern warm-temperate (from about 18 to 42°S latitude), the Peruvian or Peruvian-Chilean Province, and a southern cold-temperate (from about 42 to 55°S latitude) or Magellanic/Patagonic Province. A transitional zone has also been suggested, located approximately between 30 and 40°S, where many species from both regions co-exist (Balech, 1954; Brattstrom and Johanssen, 1983, and Dell, 1971).

The purpose of this study was to analyze the species composition and zonation patterns of the sandy beach macroinfauna inhabiting three areas of the Peruvian-Chilean Province. Northern Chile cor-

responds approximately to an area between 18 and 25°S, northern central Chile between 25 and 35°S, and southern central Chile between 35 and 45°S.

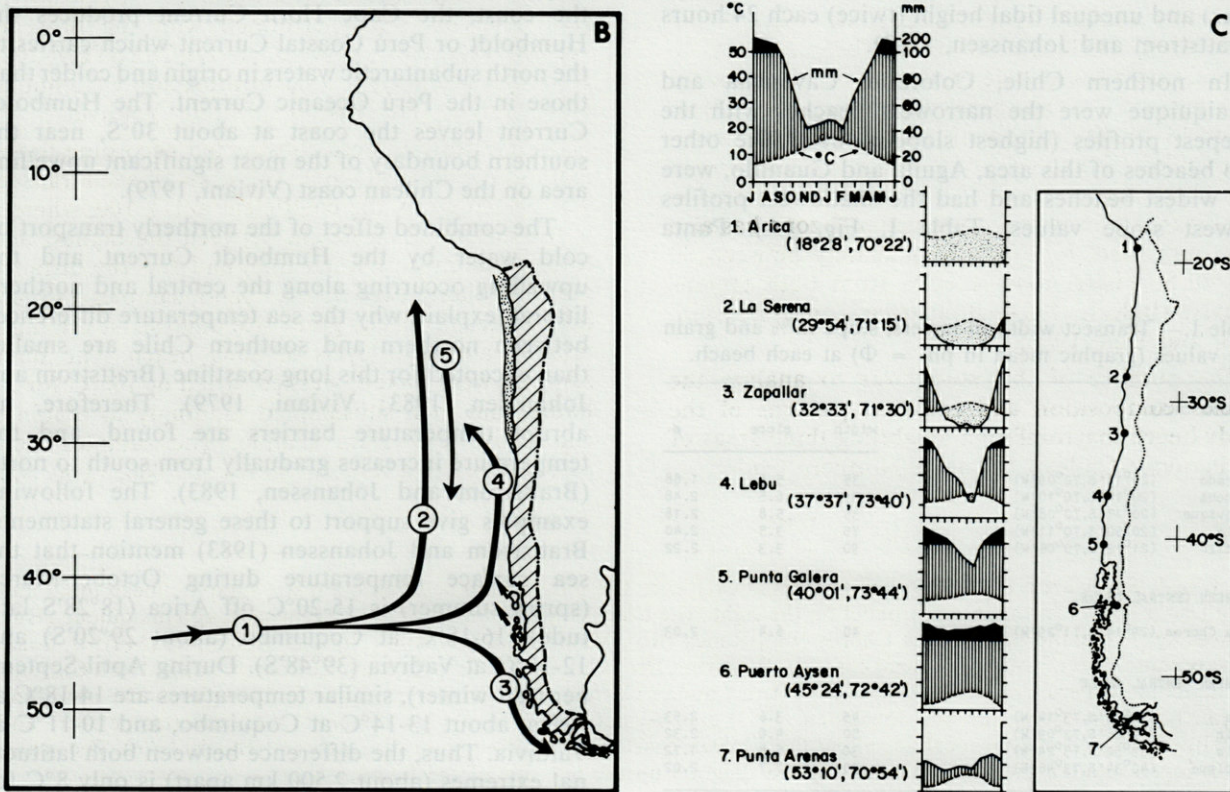
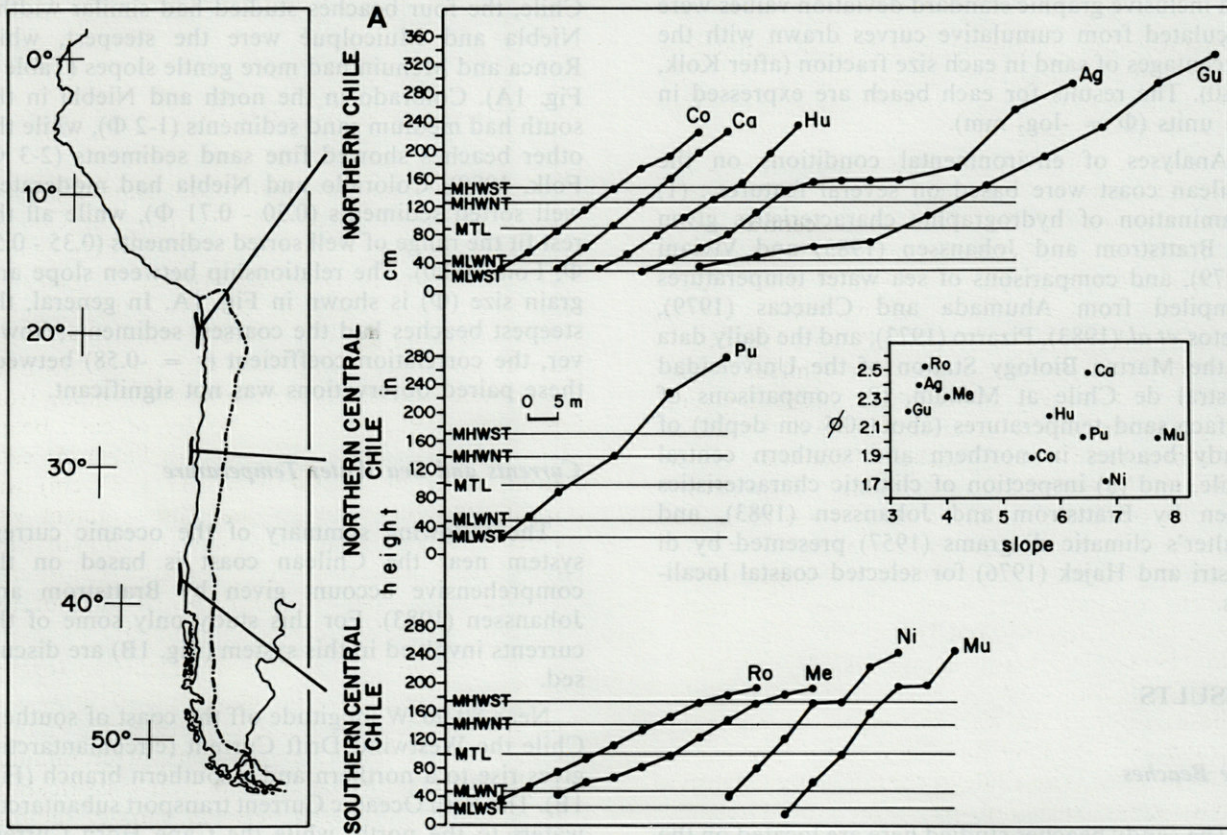
MATERIALS AND METHODS

The faunal data examined for this paper represent samples from ten sandy beaches along the Chilean coast (Fig. 1). Sites in northern and southern central Chile were sampled in the period January to December, 1977, while the site in northern central Chile was sampled during November, 1980. The macroinfauna were sampled during spring low tides at a series of stations along transects extending from low water level to the back border of each beach (defined by foredunes, cliffs or drift lines). At each station, a 0.1 m² box quadrat (33 x 33 cm) was pressed into the sand 15 cm. The sediment was washed through a 1 mm sieve, and the animals were removed and preserved in 10% formalin. Ghost crab (*Ocypode gaudichaudii* Milne Edwards) distribution was recorded by the number of burrows.

Density values for 1 m² were calculated (except for *Ocypode gaudichaudii*) and used to draw kite diagrams and describe zonation patterns. To analyze the zonation of species associations, macroinfaunal samples were subjected to numerical classification. The taxonomic similarity between pairs of samples was calculated with Jaccard's Index (Saiz, 1980), and dendrograms were obtained after the Weighted Pair Group Method (Sokal and Sneath, 1973). Multivariate analyses were performed with the program ACOM (Navarro, 1984) on a DECSYSTEM-2020 computer at the Centro de Información y Computación, Universidad Austral de Chile, Valdivia.

Beach profiles were constructed according to the method for Emery (1961). The slope of each transect was measured by the coefficient $a/L \times 100$, where a is the difference in height between the highest and lowest station (low water line) and L is the distance between these two points. Sand samples (15 cm deep) were taken for grain size analysis at the high, middle, and low levels of each beach. The three samples were mixed, washed, dried at 105°C for 24 hours, and then subsampled randomly to obtain a cumulative 100 gram sample. The samples were passed through a series of sieves of 2,000, 1,000, 500,

Fig. 1.— A, Study areas showing beach profiles at each site. The relationship between grain size (graphic mean in Φ) and slope (%) is shown in the inserted panel on the right. The beaches are Colorado (Co), Cavanca (Ca), Huaiquique (Hu), Aguila (Ag), Guanillo (Gu), Punta Choros (Pu), Ronca (Ro), Mehuin (Me), Niebla (Ni) and Muicolpue (Mu); B, Some of the oceanic currents off the Chilean coast. 1: Westwind Drift Current; 2: Peru Oceanic Current; 3: Cape Horn Current; 4: Humboldt or Peru Coastal Current and 5: Peru Counter Current. The dotted area indicates the region of the upwelling system. Based on Brattstrom and Johanssen (1983) and Viviani (1979); C, Walter's climatic diagrams (temperature and rainfall) of selected coastal localities along the Chilean coast (figures taken from di Castri and Hajek, 1976). The scales of this representation are shown in the inserted diagram on the left side of the figure.



250, 106 and 53 microns; a mechanical shaker was used for 20 minutes on each sample. Graphic mean and inclusive graphic standard deviation values were calculated from cumulative curves drawn with the percentages of sand in each size fraction (after Kolk, 1980). The results for each beach are expressed in phi units ($\Phi = -\log_2 \text{mm}$).

Analyses of environmental conditions on the Chilean coast were based on several features: (1) examination of hydrographic characteristics given by Brattstrom and Johanssen (1983) and Viviani (1979), and comparisons of sea water temperatures compiled from Ahumada and Chuecas (1979), Bretos *et al.* (1983), Pizarro (1973), and the daily data of the Marine Biology Station of the Universidad Austral de Chile at Mehuin, (2) comparisons of surface sand temperatures (about 0.5 cm depth) of sandy beaches in northern and southern central Chile, and (3) inspection of climatic characteristics given by Brattstrom and Johanssen (1983), and Walter's climatic diagrams (1957) presented by di Castri and Hajek (1976) for selected coastal localities.

RESULTS

The Beaches

The sandy beaches studied here are located on the exposed coast of the Chilean littoral (Fig. 1) having moderate tidal amplitudes (1.2 - 2.2 m at spring tides) and unequal tidal height (twice) each 24 hours (Brattstrom and Johanssen, 1983).

In northern Chile, Colorado, Cavanca and Huaiquique were the narrowest beaches with the steepest profiles (highest slope values). The other two beaches of this area, Aguila and Guanillo, were the widest beaches and had the shallowest profiles (lowest slope values, Table I, Fig. 1A). Punta

Table I.— Transect width in meters, slope in % and grain size values (graphic mean in phi = Φ) at each beach.

NORTHERN CHILE		width	slope	Φ
Colorado	(20°11'S, 70°09'W)	35	5.5	1.88
Cavanca	(20°14'S, 70°10'W)	30	6.5	2.48
Huaiquique	(20°17'S, 70°08'W)	35	5.8	2.18
Aguila	(20°50'S, 70°11'W)	75	3.5	2.40
Guanillo	(21°12'S, 70°06'W)	90	3.3	2.22
NORTHERN CENTRAL CHILE				
Punta Choros	(29°14'S, 71°29'W)	40	6.4	2.03
SOUTHERN CENTRAL CHILE				
Ronca	(39°23'S, 73°14'W)	45	3.6	2.53
Mehuín	(39°26'S, 73°09'W)	50	4.0	2.32
Niebla	(39°52'S, 73°24'W)	30	6.8	1.72
Muicolpué	(40°34'S, 73°46'W)	30	7.7	2.02

Choros, a beach sampled in northern central Chile, had a steep profile (Fig. 1A). In southern central Chile, the four beaches studied had similar widths. Niebla and Muicolpué were the steepest, while Ronca and Mehuín had more gentle slopes (Table I, Fig. 1A). Colorado in the north and Niebla in the south had medium sand sediments (1-2 Φ), while the other beaches showed fine sand sediments (2-3 Φ , Folk, 1980). Colorado and Niebla had moderately well sorted sediments (0.50 - 0.71 Φ), while all the rest fit the range of well sorted sediments (0.35 - 0.50 Φ , Folk, 1980). The relationship between slope and grain size (Φ) is shown in Fig. 1A. In general, the steepest beaches had the coarsest sediments; however, the correlation coefficient ($r = -0.58$) between these paired observations was not significant.

Currents and Sea Water Temperature

The following summary of the oceanic current system near the Chilean coast is based on the comprehensive account given by Brattstrom and Johanssen (1983). For this study only some of the currents involved in this system (Fig. 1B) are discussed.

Near 80-90°W longitude off the coast of southern Chile the Westwind Drift Current (circumantarctic) gives rise to a northern and a southern branch (Fig. 1B). The Perú Oceanic Current transport subantarctic waters to the north, while the Cape Horn Current flows to the southern tip of South America along the Chilean archipelagos. At about 40-48°S and close to the coast, the Cape Horn Current produces the Humboldt or Perú Coastal Current which carries to the north subantarctic waters in origin and colder than those in the Perú Oceanic Current. The Humboldt Current leaves the coast at about 30°S, near the southern boundary of the most significant upwelling area on the Chilean coast (Viviani, 1979).

The combined effect of the northerly transport of cold water by the Humboldt Current and the upwelling occurring along the central and northern littoral, explain why the sea temperature differences between northern and southern Chile are smaller than expected for this long coastline (Brattstrom and Johanssen, 1983; Viviani, 1979). Therefore, no abrupt temperature barriers are found, and the temperature increases gradually from south to north (Brattstrom and Johanssen, 1983). The following examples give support to these general statements. Brattstrom and Johanssen (1983) mention that the sea surface temperature during October-March (spring-summer) is 15-20°C off Arica (18°28'S latitude), 16-18°C at Coquimbo (about 29°20'S) and 12-16°C at Valdivia (39°48'S). During April-September (fall-winter), similar temperatures are 14-18°C at Arica, about 13-14°C at Coquimbo, and 10-11°C at Valdivia. Thus, the difference between both latitudinal extremes (about 2,500 km apart) is only 8°C for

both seasonal periods. These values are quite similar to those from other sources. Mean sea surface temperature at Huaiquique (20°17'S) varied between 15 and 17.5°C during 1979-80; however, higher temperatures have been measured (up to 25°C) here (Bretos *et al.*, 1983; Viviani, 1979) during years when El Niño, a tropical south-flowing current affects especially northern and central Chile. At Montemar (32°58'S), Bahía de Concepción (36°40'S) and Mehuín (39°26'S), the mean values fluctuate in a similar manner between approximately 12 and 14°C over a number of years (Ahumada and Chuecas, 1979; Pizarro, 1973 and data from the Marine Biology Station of Universidad Austral de Chile).

Climate

From approximately 18 to 30°S latitude (Arica to Coquimbo), there is a very low and irregular rainfall (di Castri and Hajek, 1976). Brattstrom and Johanssen (1983) consider this area the dry zone of Martin (1923) with a desert coast and a mean monthly air temperature of 18-22°C in the summer and about 12-17°C in the winter. The area between 30 and 38°S latitude (Coquimbo to Isla Mocha) corresponds closely to Martin's (1923) warm zone where the mean temperature for the warmest month varies from about 15 to 22°C, and for the coldest month from 10-13°C. Furthermore, Brattstrom and Johanssen (1983) state that the yearly rainfall increases from about 110 mm at Coquimbo to 760 mm at Talcahuano (Isla Quiriquina) and still higher farther south. Finally, Brattstrom and Johanssen (1983) claim that the area between about 38 to 56°S (Isla Mocha to Cabo de Hornos) closely corresponds to the rainy zone and the Patagonia-Tierra del Fuego zone of Martin (1923). The mean annual temperature here decreases approximately linearly from 12.5°C at about 38°30'S south to 5.4°C at Cabo de Hornos.

These climatic characteristics are graphically displayed by Walter's climatic diagrams. In this display (Fig. 1C, left side) the abscissa represents the months of the year, while the two ordinate axes represent temperature and rainfall. Aridity (dotted area) is indicated when the rainfall curve lies below the temperature curve. The humid period is conventionally represented by vertical lines, with the exception of periods exceeding 100 mm rainfall which are black; the dry period is represented by a dotted surface (di Castri and Hajek, 1976). Arica is typical of the dry zone, with aridity during the entire year. La Serena, Zapallar, and Lebu are located in the warm zone delimited by Brattstrom and Johanssen (1983), where the arid period decreases from north to south, coincidental with an increase of the humid period. Aridity ceases south of Lebu; Punta Galera and Puerto Aysen show an excess of rainfall during at least half of the year. These two localities and Punta Arenas are included in the so-called rainy zone.

Sand Temperature

The data obtained during the autumn of 1977 from beaches of northern Chile (Colorado, Cavanca, Huaiquique, Aguila and Guanillo) show that the sand temperature values were similar to those measured during summer at the sandy beach of Mehuín in southern central Chile. At these beaches, temperatures ranged from approximately 18 to 45°C, with values above 33°C at the highest beach levels, i.e. above MHWST. At Mehuín, sediment temperatures varied between approximately 14 and 19°C in May 1978, 17 and 29°C in April 1979, and 21 and 34°C in April 1980. During the autumn of 1979 and 1980, the temperature values measured at the highest beach levels of Mehuín were quite similar to those

Table II.— Number of species and density values (number per 1 m²) of the total macroinfauna and the dominant species. Mean densities are in relation to the number of stations with animals. The ghost crab *Ocypode gaudichaudii* is included in the number of species living in the sandy beaches of northern Chile, but not in the density figures.

	no. spp.	total density	highest density	tidal level (station)	dominant species	density	highest density	tidal level (station)
		\bar{x}				\bar{x}		
NORTHERN CHILE								
Colorado	3	29	56	above MHWST (1)	<i>P. maculata</i>	30	56	above MHWST (1)
Cavanca	5	43	83	MLWST (7)	<i>E. analoga</i>	56	65	MLWST (7)
Huaiquique	6	140	250	MLWST (8)	<i>E. analoga</i>	158	176	MLWST (8)
Aguila	7	149	704	MLWST (13)	<i>E. analoga</i>	477	602	MLWST (13)
Guanillo	6	103	231	MLWNT (9)	<i>E. analoga</i>	95	185	MLWNT (9)
NORTHERN CENTRAL CHILE								
Punta Choros	8	874	1500	above MHWST (1)	<i>E. hirsuticauda</i>	1111	1389	MLWNT (5)
SOUTHERN CENTRAL CHILE								
Ronca	8	71	204	MHWNT (5)	<i>E. hirsuticauda</i>	69	185	MHWNT (5)
Mehuín	8	189	417	MHWNT-MTL (6)	<i>E. hirsuticauda</i>	118	352	MHWNT-MTL (6)
Niebla	4	94	287	MHWNT-MTL (5)	<i>E. hirsuticauda</i>	84	194	MLWNT (7)
Muicolpué	6	145	389	MTL (5)	<i>O. tuberculata</i>	111	222	MTL (5)

measured at the middle levels of the beaches in northern Chile.

The Macroinfauna

The highest number of species and total densities were found in sandy beaches of northern central and southern central Chile (Table II). In northern Chile (with the exception of Colorado) the highest densities per station, and the highest density of the dominant species, as the anomuran crab *Emerita analoga* (Stimpson)(Hippidae), occurred near the low water line (Table II). At Punta Choros, the highest density per station was estimated for the highest level of that beach, while in southern central Chile, stations located at the middle levels (MHWNT to MTL or MTL) of Mehuin and Muicolpué yielded the highest densities (Table II). The isopod *Excirrolana hirsuticauda* Menzies (Cirola-

nidae) was the most abundant species in both of these areas with the exception of Muicolpué in the south, where the amphipod *Orchestoidea tuberculata* Nicolet (Talitridae) was the most abundant species.

The zonation of the species from each area of the Chilean coast is shown in Fig. 2. The insect *Phalerisidia maculata* Kulzer occurred on the high beach levels of all the beaches studied. The ghost crab *Ocypode gaudichaudii* Milne Edwards (Ocypodidae) occurred only in northern Chile. Tyloid isopods (*Tylos spinulosus* Dana) were not collected in northern Chile, nor in southern central Chile, but only at Punta Choros in northern central Chile. Talitrid amphipods (*Orchestoidea tuberculata*) were absent at northern Chile, and cirrolanid isopods were more diverse at southern central Chile (*Excirrolana hirsuticauda*, *Excirrolana braziliensis* Richardson and *Excirrolana monodi* Carvacho). *Emerita analoga*, the polychaete *Nephtys impressa* Baird (Nephtyidae), and the

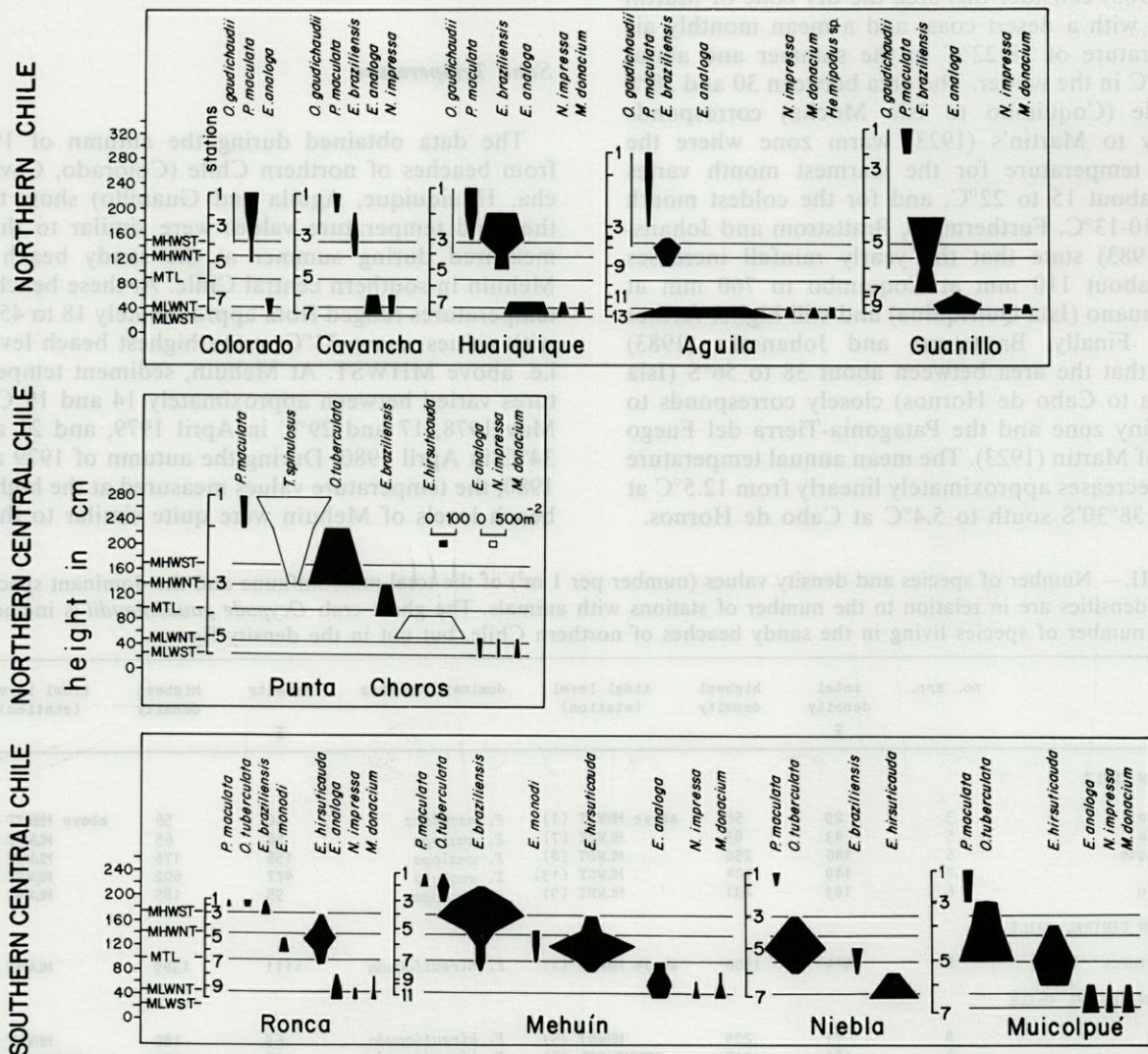


Fig. 2.— Zonation of the macroinfauna at each beach. The distribution, but not the density of *Ocypode gaudichaudii* is indicated.

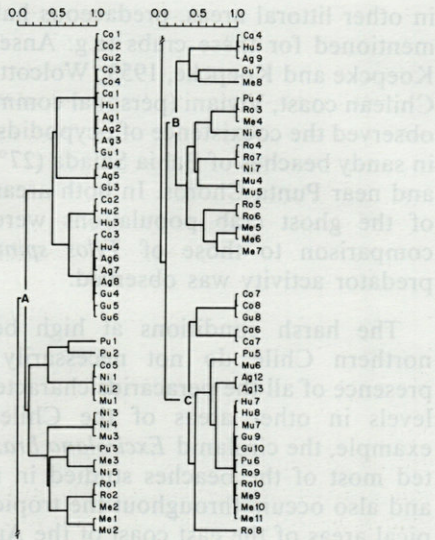


Fig. 3.— Dendrogram showing clustering of stations in three main groups. A : high beach levels; B : middle beach levels and C : low beach levels. Numbers to the right of the dendrogram refer to station numbers as in Fig. 4, while letters refer to the beaches as in Fig. 1.

clam *Mesodesma donacium* (Lamarck) were collected at the low levels (below MTL) of most of the beaches.

Three major station groups, linked by a very low value of similarity (0.04), are recognizable in the dendrogram produced by the cluster analysis (Fig. 3). The groups (A,B and C) represent tidal levels, while the subgroups within them represent groups of stations from different geographical areas. Group A includes levels inhabited by insects, ocypodids, talitrids, cirrolanid (*E. Braziliensis*) and tylid isopods. Group B has cirrolanids as the main component and group C includes *E. analoga*, *N. impressa* and *M. donacium*.

DISCUSSION

The analysis of the zonation patterns and cluster analysis of the macroinfauna from the Chilean coast show that significant changes in species composition occur at middle and high beach levels, while similar species occur at low beach levels (Fig. 4). At middle

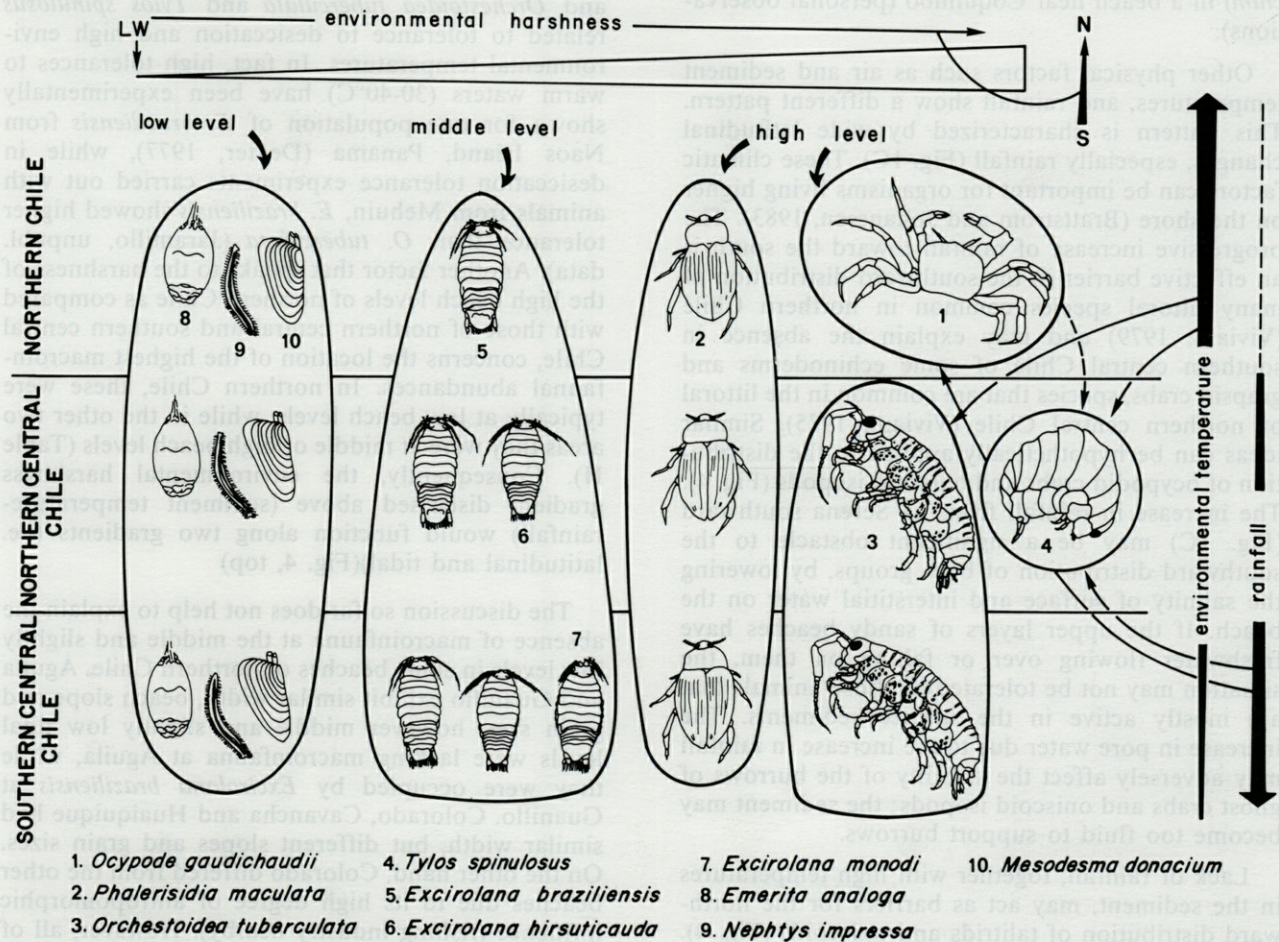


Fig. 4.— Composition of the intertidal sand macroinfauna in the three studied areas. Hypothetical restraints of environmental conditions to the dispersion (northward, southward, or both) of ocypodids, talitrids, and oniscoids are shown by arrows.

beach levels, there is a northward reduction in the number of cirrolanid isopod species, and an absence of cirrolanids at some beaches in northern Chile. At high beach levels, talitrid amphipods occur in southern central and northern central Chile, while in northern Chile ocypodid crabs occupy similar levels. On the other hand, oniscoid isopods only occur in the northern central area of the Chilean coast.

The hydrographic analyses of Brattstrom and Johanssen (1983) and Viviani (1979) show that no abrupt sea water temperature or current barriers are typically found on the Chilean coast. This may explain why the same species, *Emerita analoga*, *Nephtys impressa* and *Mesodesma donacium*, characterize the low beach levels in sands that are water saturated most of the time. These abiotic factors could readily favor widespread distribution of benthic animals with pelagic larvae. The presence of upwelling waters bringing higher primary production to the northern coast (Viviani, 1979), may explain the higher abundance of *E. analoga* in northern Chile (Fig. 1B). Higher abundances than those presented here were also observed for this species and another suspension feeder (*M. donacium*) in a beach near Coquimbo (personal observations).

Other physical factors such as air and sediment temperatures, and rainfall show a different pattern. This pattern is characterized by wide latitudinal changes, especially rainfall (Fig. 1C). These climatic factors can be important for organisms living higher on the shore (Brattstrom and Johanssen, 1983). The progressive increase of rainfall toward the south is an effective barrier in the southward distribution of many littoral species common in northern Chile (Viviani, 1979) and may explain the absence in southern central Chile of some echinoderms and grapsid crabs, species that are common in the littoral of northern central Chile (Viviani, 1975). Similar ideas can be hypothetically applied to the distribution of ocypodid crabs and oniscoid isopods (Fig. 4). The increase in rainfall from La Serena southward (Fig. 1C) may be a significant obstacle to the southward distribution of both groups, by lowering the salinity of surface and interstitial water on the beach. If the upper layers of sandy beaches have freshwater flowing over or falling on them, the situation may not be tolerated by those animals that are mostly active in the surface sediments. The increase in pore water due to the increase in rainfall may adversely affect the stability of the burrows of ghost crabs and oniscoid isopods; the sediment may become too fluid to support burrows.

Lack of rainfall, together with high temperatures in the sediment, may act as barriers for the northward distribution of talitrids and oniscoids (Fig. 4). Other factors, for example, predation by ocypodids as a regulating mechanism in the distribution of these peracarids, have not been reported, although

in other littoral areas, predaceous habits have been mentioned for these crabs (e.g. Ansell *et al.*, 1972; Koepcke and Koepcke, 1953; Wolcott, 1978). On the Chilean coast, Viviani (personal communication) has observed the coexistence of ocypodids and oniscoids in sandy beaches of Bahía Salada (27°38'S, 70°58'W) and near Punta Choros. In both areas, the densities of the ghost crab populations were very low in comparison to those of *Tylos spinulosus* and no predator activity was observed.

The harsh conditions at high beach levels of northern Chile do not necessarily preclude the presence of all the peracarids characteristics of these levels in other areas of the Chilean coast. For example, the cirrolanid *Excirrolana braziliensis* inhabited most of the beaches studied in northern Chile and also occurs throughout the tropical and subtropical areas of the east coast of the Americas (Glynn *et al.*, 1975). This species was restricted to the high or highest middle levels in most of the beaches in northern Chile, and in two sites (Colorado, Cavanca), it did not occupy the middle levels at all. The presence of *E. braziliensis* in northern Chile suggests that significant differences exist between this species and *Orchestoidea tuberculata* and *Tylos spinulosus* related to tolerance to desiccation and high environmental temperatures. In fact, high tolerances to warm waters (30-40°C) have been experimentally shown for one population of *E. braziliensis* from Naos Island, Panama (Dexter, 1977), while in desiccation tolerance experiments carried out with animals from Mehuín, *E. braziliensis* showed higher tolerance than *O. tuberculata* (Jaramillo, unpubl. data). Another factor that speaks to the harshness of the high beach levels of northern Chile as compared with those of northern central and southern central Chile, concerns the location of the highest macroinfaunal abundances. In northern Chile, these were typically at low beach levels, while in the other two areas they were at middle or high beach levels (Table II). Consequently, the environmental harshness gradient discussed above (sediment temperature-rainfall) would function along two gradients (i.e. latitudinal and tidal)(Fig. 4, top)

The discussion so far does not help to explain the absence of macroinfauna at the middle and slightly low levels in some beaches of northern Chile. Aguila and Guanillo exhibit similar width, beach slope and grain size; however middle and slightly low tidal levels were lacking macroinfauna at Aguila, while they were occupied by *Excirrolana braziliensis* at Guanillo. Colorado, Cavanca and Huaiquique had similar width, but different slopes and grain sizes. On the other hand, Colorado differed from the other beaches due to its high degree of antropomorphic influence (fishing industry nearby). However, all of these beaches exhibited the same lack of macroinfauna at the mentioned tidal levels. It remains an enigma. A similar situation was reported by

Epelde-Aguirre and Lopez (1975) for the middle beach levels of Playa Blanca in southern central Chile.

Several attempts have been made to build zonation schemes for worldwide application, or at least, for littoral sandy areas over wide latitudinal ranges. Among them, those of Dahl (1952) and Trevallion *et al.* (1970) are the most comprehensive schemes. The zonation patterns described above for the Peruvian-Chilean Province are very similar to those noted by Dahl and Trevallion *et al.*, but with some important differences. The presence of cirrolanid isopods at higher beach levels (Dahl's subterrestrial fringe) of all the beaches studied, talitrid amphipods in the middle beach levels (Dahl's midlittoral) of southern central Chile, cirrolanids in the lower beach levels (Dahl's sublittoral) of the same area, and anomuran crabs (Hippidae) in the lower beach along all the shores studied, are the main differences with the scheme of Dahl (1952). Similar differences were also found in other studies carried out on the Chilean coast (Castilla *et al.*, 1977; Epelde-Aguirre and Lopez, 1975; Jaramillo, 1978; Sanchez *et al.*, 1982) and in other areas of the world. More similarities are found when zonation patterns are compared with Trevallion's *et al.* (1970) scheme. In the specific case of the littoral studied here, the main difference with Trevallion's scheme is the absence of bivalves of the genus *Donax*, gastropods and echinoids from the Chilean coast.

ACKNOWLEDGEMENTS - I wish to thank Drs. R.A. Croker, University of New Hampshire, D.M. Dexter, San Diego State University, C.A. Viviani, Chile, and other members of my doctoral committee (Drs F. Anderson, A. Borrer, A. Mathieson and J. Taylor, University of New Hampshire) for their comments and improvement of the manuscript. Special thanks go to my friends working in the Marine Biology Station of Universidad Austral de Chile at Mehuin for their assistance in the field. This study was partly funded by the Research Office of the Universidad Austral de Chile through projects S.77-37 (1977) and S.80-37 (1980).

BIBLIOGRAPHY

- AHUMADA R. & L. CHUECAS, 1979. Algunas características hidrográficas de la Bahía de Concepción (36°40'S, 73°02'W) y áreas adyacentes. Chile. *Gayana* (Miscelánea), 8 : 1-56.
- ANSELL A.D., P. SIVADAS, B. NARAYANAN, V.N. SANKARANARAYANAN & A. TREVALLION, 1972. The ecology of two sandy beaches in South West India. I. Seasonal changes in physical and chemical factors and in the macrofauna. *Mar. Biol.*, 17 : 38-62.
- BALECH E., 1954. División zoogeográfica del litoral sudamericano. *Revist. Biol. Mar.*, 4 : 184-195.
- BERTRAN C., 1984. Macroinfauna intermareal en un estuario del Sur de Chile (Estuario del Río Lingue, Valdivia). *Stud. Neotrop. Fauna Environ.*, 129 : 33-46.
- BRATTSTROM C. & A. JOHANSEN, 1983. Ecological and regional zoogeography of the marine benthic fauna of Chile. *Sarsia*, 68 : 289-389.
- BRETOS M., I. TESORIERI & L. ALVAREZ, 1983. The biology of *Fissurella maxima* Sowerby (Mollusca : Archaeogastropoda) in northern Chile. 2. Notes on its reproduction. *Biol. Bull.*, 165 : 559-568.
- CASTILLA J.C., 1976. Parques y reservas marítimas chilenas. Necesidad de creación probables localizaciones y criterios básicos. *Medio Ambiente*, 2 : 70-80.
- CASTILLA J.C., 1983. Environmental impact in sandy beaches of copper mine tailings at Chañaral, Chile. *Mar. Poll. Bull.*, 14 : 459-464.
- CASTILLA J.C. & O. MENA, 1977. Estudios ecológicos en la zona costera afectada por contaminación del « Northern Breeze ». I. Introducción general y comunidades de playas de arena. *Medio Ambiente*, 2 : 53-64.
- DAHL E., 1952. Some aspects of the ecology and zonation of the fauna on sandy beaches. *Oikos*, 4 : 1-27.
- DAHL E., 1960. The cold temperate zone in Chilean seas. *Proc. R. Soc. Lond.*, B 152 : 631-633.
- DELL R.K., 1971. The marine mollusca of the Royal Society Expedition to southern Chile, 1958-1959. *Rec. Dom. Mus. Wellington*, 7 : 154-233.
- DEXTER, D., 1977. Natural history of the PanAmerican sand beach isopod *Excirrolana braziliensis* (Crustacea : Malacostraca). *J. Zool. Lond.*, 183 : 103-109.
- DI CASTRI F. & E. HAJEK, 1976. Bioclimatología de Chile. Ed. Universidad Católica de Chile : 42-53.
- EMERY K., 1961. A simple method of measuring beach profiles. *Limnol. Oceanogr.*, 6 : 90-93.
- EPELDE-AGUIRRE A. & M.T. LOPEZ, 1975. Zonación en el sustrato arenoso de Playa Blanca, Bahía de Coronel y observaciones sobre crustáceos poco frecuentes. *Bol. Soc. Biol. Concepción*, 49 : 161-170.
- FOLK R., 1980. Petrology of Sedimentary Rocks. Hemphill Publishing Co., Austin, Texas : 182 p.
- GLYNN P., D. DEXTER & T. BOWMAN, 1975. *Excirrolana braziliensis*, a Pan-American sand-beach isopod : taxonomic status, zonation and distribution. *J. Zool. Lond.*, 162 : 359-369.
- JARAMILLO E., 1978. Zonación y estructura de la comunidad macrofaunística en playas de arena del Sur de Chile (Mehuín, Valdivia). *Stud. Neotrop. Fauna Environ.*, 13 : 71-92.
- KNOX G.A., 1960. Littoral ecology and biography of the southern oceans. *Proc. R. Soc. Lond.*, B 152 : 577-624.
- KOEPCKE H.W. & M. KOEPCKE, 1953. Contribución al conocimiento de la forma de vida de *Ocypode gaudichaudii* Milne Edwards et Lucas (Decapoda, Crust.). Publicaciones del Museo de Historia Natural « Javier Prado », Lima, ser. A, 13 : 1-46.
- MARTIN C., 1923. Landes kunde von Chile. L. Friedrichsen Co., Hamburg, 786 p.
- NAVARRO R., 1984. Programa computacional para el análisis numerico de comunidades : Diversidad y Sobreposición. *Medio Ambiente*, 7 : 82-87.
- NUÑEZ T., O. ARACENA & M.T. LOPEZ, 1974. *Emerita analoga* en Llico, Provincia de Curico (Crust. Dec. Hippidae). *Bol. Soc. Biol. Concepción*, 48 : 11-22.
- OSORIO C., N. BAHAMONDE & M.T. LOPEZ, 1967. El limanche (*Emerita analoga* (Stimpson)) en Chile (Crustacea, Decapoda, Anomura). *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat.* 29 : 63-105.

- PICHON M., 1967. Contribution a l'étude des peuplements de la zone intertidale sur sables fins et sables vaseux non fixes dans la région de Tulear. *Rec. Trav. Sta. Mar. Endoume*, suppl. 7 : 57-100.
- PIZARRO M., 1973. Estudios de ecología fitoplanctónica en la Bahía de Valparaíso. I. La temperatura superficial y la radiación solar. *Revista Biol. Mar.*, 15 : 77-105.
- SAIZ F., 1980. Experiencias en el uso de criterios de similitud en el estudio de comunidades. *Arch. Biol. Med. Exper.*, 13 : 387-402.
- SANCHEZ M., J.C. CASTILLA & O. MENA, 1982. Variaciones verano invierno de la macrofauna de arena en Playa Morrillos (Norte Chico; Chile). *Stud. Neotrop. Fauna Environ.*, 17 : 31-49.
- SOKAL, R.R. & P.H.A. SNEATH, 1973. Numerical Taxonomy. W.H. Freeman and Company, San Francisco, 549 p.
- TREVALLION A., A.D. ANSELL, P. SIVADAS & B. NARAYANAN, 1970. A preliminary account of two sandy beaches in South West India. *Mar. Biol.*, 6 : 268-279.
- VIVIANI C., 1975. Comunidades marinas litorales. Publicación ocasional Lab. Ecología Marina, Iquique, Chile. Mimeo : 196 p.
- VIVIANI C., 1979. Ecogeografía del litoral chileno. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.*, 14 : 65-123.
- WALTER H., 1957. Wie kan man den Klimatypus anschaulich darstellen? *Umschau*, 24 : 751-753.
- WOLCOTT T.G., 1978. Ecological role of ghost crabs *Ocypode = quadrata* (Fabricius) on an ocean beach : scavengers or predators? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 31 : 67-82.

Reçu le 28 juillet 1986; received July 28, 1986

Accepté le 16 octobre 1986; accepted October 16, 1986

ACKNOWLEDGEMENTS - I wish to thank Drs. R.A. Croker, University of New Hampshire, D.M. Dexter, San Diego State University, C.A. Viviani, Chile, and other members of my doctoral committee (Drs. F. Anderson, A. Borner, A. Mathieson and J. Taylor, University of New Hampshire) for their comments and improvement of the manuscript. Special thanks go to my friends working in the Marine Biology Station of Universidad Austral de Chile at Meluin for their assistance in the field. This study was partly funded by the Research Office of the Universidad Austral de Chile through projects 873-37 (1977) and 280-37 (1980).

BIBLIOGRAPHY

- AHUMADA R. & J. CHUBCA, 1979. Algunos caracteres hidrográficos de la Bahía de Concepción (36°48' S, 73°02' W) y áreas adyacentes. Chile. *Gaceta (Hidrogr.)*, 8 : 1-56.
- ANSELL A.D., P. SIVADAS, B. NARAYANAN, V.N. SANKARANARAYANAN & A. TREVALLION, 1972. The ecology of two sandy beaches in South West India. I. Seasonal changes in physical and chemical factors and in the macrofauna. *Mar. Biol.*, 17 : 38-62.
- BALCH E., 1954. Division zogeográfica del litoral sudamericano. *Revista Biol. Mar.*, 4 : 184-192.
- BALECH E., 1954. Division zogeográfica del litoral sudamericano. *Revista Biol. Mar.*, 4 : 184-192.
- OSORIO C. N. BAHAMONDE & M.T. LOPEZ, 1967. El limancho (Émbrico análogo (Zimpos)) en Chile (Características, Decapoda, Anomura). *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat.*, 29 : 63-102.
- MARTIN C., 1923. Landes Kunde von Chile. J. Friedrichsen Co., Hamburg, 786 p.
- NAVARRO R., 1984. Programas computacionales para el análisis numérico de comunidades. *Divulgación y Substitución Medio Ambiente*, 7 : 83-87.
- NÚÑEZ T., O. ARACENA & M.T. LOPEZ, 1974. Fauna análoga en Llico, Provincia de Cautín (Car. Decap. Hippidae). *Bol. Soc. Biol. Concepción*, 48 : 11-22.
- OSORIO C. N. BAHAMONDE & M.T. LOPEZ, 1967. El limancho (Émbrico análogo (Zimpos)) en Chile (Características, Decapoda, Anomura). *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat.*, 29 : 63-102.
- MARTIN C., 1923. Landes Kunde von Chile. J. Friedrichsen Co., Hamburg, 786 p.
- NAVARRO R., 1984. Programas computacionales para el análisis numérico de comunidades. *Divulgación y Substitución Medio Ambiente*, 7 : 83-87.
- NÚÑEZ T., O. ARACENA & M.T. LOPEZ, 1974. Fauna análoga en Llico, Provincia de Cautín (Car. Decap. Hippidae). *Bol. Soc. Biol. Concepción*, 48 : 11-22.
- OSORIO C. N. BAHAMONDE & M.T. LOPEZ, 1967. El limancho (Émbrico análogo (Zimpos)) en Chile (Características, Decapoda, Anomura). *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat.*, 29 : 63-102.

ETUDE DES CHROMOSOMES DU BIVALVE PROTOBRANCHE *MALLETTIA SABRINA* HEDLEY, 1916

*Study of the chromosomes in the protobranch bivalve
Mallettia sabrina Hedley, 1916*

C. THIRIOT-QUIEVREUX*, J. SOYER** et M. BOUVY**

* Université P. et M. Curie, Station Zoologique, 06230 Villefranche-sur-Mer, France

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

CHROMOSOME
CARYOTYPE
BIVALVE
PROTOBRANCHIA
EVOLUTION
PHYLOGÉNIE

RÉSUMÉ - Les chromosomes de l'espèce *Mallettia sabrina* (Bivalvia, Protobranchia, Nuculanacea, Mallettiidae) ont été étudiés à partir de métaphases mitotiques de tissu branchial par des techniques de suspension cellulaire et séchage à l'air. Le caryotype est composé de 19 paires de chromosomes, dont 12 sont métacentriques, une submétacentrique et 6 subtélocentriques. La formule chromosomique de cette espèce est : $2n = 38 = 13 \text{ m-sm} / 6 \text{ st}$. La comparaison du nombre et de la morphologie des chromosomes de *Mallettia sabrina* est discutée par rapport à l'ensemble des données disponibles pour les espèces de Bivalves appartenant à trois groupes taxonomiques, Protobranchia, Lamellibranchia Pterioidea et Lamellibranchia Veneroidea. Les tentatives de relations entre évolution chromosomique et phylogénie des Bivalves sont prématurées dans l'état actuel de nos connaissances.

CHROMOSOME
KARYOTYPE
BIVALVE
PROTOBRANCHIA
EVOLUTION
PHYLOGENY

ABSTRACT - Chromosomes of the species *Mallettia sabrina* (Bivalvia, Protobranchia, Nuculanacea, Mallettiidae) were studied from mitotic metaphases of gill tissues by means of an air-drying technique. The karyotype consists of 19 chromosome pairs, 12 being metacentric, 1 submetacentric and 6 subtelocentric. Karyological data for this species are summarized with the formula : $2n = 38 = 13 \text{ m-sm} / 6 \text{ st}$. The number and morphology of the chromosomes in *Mallettia sabrina* were compared with karyological data available in bivalve species belonging to 3 taxonomic groups, Protobranchia, Lamellibranchia Pterioidea and Lamellibranchia Veneroidea. Relationships between chromosomal evolution and bivalve phylogeny are difficult to suggest without further accumulation of chromosomal information within the bivalve class.

INTRODUCTION

Les paramètres cytogénétiques tels que le nombre et la forme des chromosomes peuvent être utilisés comme outils d'investigation pour évaluer des modèles phylogénétiques à l'intérieur des groupes taxonomiques. White (1973), dans une revue sur l'évolution du nombre et de la morphologie chromosomique dans divers groupes de Vertébrés et d'Invertébrés, conclut que le concept d'un nombre modal dans un ensemble taxonomique doit être manié avec prudence; en effet, le nombre modal est fonction des espèces décrites dans la littérature et ne reflète pas toutes les espèces de cet ensemble. De plus, la variation du nombre chromosomique peut être due

à des phénomènes de remaniements chromosomiques. Ainsi, à partir d'un caryotype ancestral, les fusions de chromosomes diminuent le nombre chromosomique alors que les dissociations de chromosomes métacentriques l'augmentent. Fusions ou dissociations peuvent être favorisées dans tel ou tel groupe taxonomique ou avoir un même succès évolutif.

Toutefois, certains auteurs suggèrent une tendance évolutive de la variation du nombre chromosomique chez différents groupes d'Invertébrés. Chez les Mollusques, selon Patterson (1969), la tendance générale serait une acquisition de chromosomes à partir d'un nombre modal ancestral plutôt qu'une perte de chromosomes. Ainsi, les familles phylogénétiquement primitives auraient un nombre de chro-

mosomes plus faible que les familles dites avancées, avec toutefois des exceptions. Pour Butot & Kiauta (1969) chez les Pulmonés, et Ahmed (1976) chez les Bivalves, les tendances évolutives seraient, à l'inverse, une diminution du nombre de chromosomes. Dans d'autres groupes d'Invertébrés marins, tels les Ascidies, les Copépodes et les Echinodermes, Columbera & Lazzaretto-Columbera (1978) suggèrent également que l'évolution tend vers une réduction du nombre de chromosomes pour les espèces dites « avancées » ou « spécialisées ».

Les Mollusques Bivalves peuvent constituer d'excellents modèles pour étudier les phénomènes chromosomiques évolutifs. Des coquilles fossiles ont été signalées dès le Cambrien inférieur (Pojeta & Runnegar, 1985) et les deux sous-classes, Protobranchia et Lamellibranchia, sont présentes dès l'Ordovicien inférieur. De nombreuses classifications évolutives ont été fondées sur des considérations paléontologiques, anatomiques ou écologiques (revue in Allen, 1985). Dans une mise au point récente sur l'évolution des Bivalves, cet auteur suggère les voies évolutives des superfamilles parmi les deux sous-classes, Protobranchia et Lamellibranchia en s'appuyant sur une analyse comparative détaillée de l'ensemble des caractères morphologiques.

Les données actuelles concernant le nombre et la morphologie des chromosomes de Bivalves ont été récapitulées par Nakamura (1985). 125 espèces ont été étudiées appartenant à 22 familles parmi les 102 familles actuelles définies chez les Bivalves (Nakamura, 1985). Parmi les Protobranches, seules deux espèces de Solemyidae ont été examinées, *Acharax japonicus* et *Petrasma pusilla* (Ieyama, 1982). L'examen d'autres espèces de Protobranches est donc indispensable. La faune des Bivalves des Iles Kerguelen subantarctiques (TAAF) présente plusieurs espèces (Arnaud, 1974, 1979) de ce groupe taxonomique, en particulier l'espèce *Malletia sabrina* (Malletiidae) qui appartient à un rameau évolutif différent de celui des Solemyiidae (Allen, 1985).

Les résultats concernant les chromosomes du Protobranche *Malletia sabrina* font l'objet de ce travail et sont discutés par rapport aux données antérieures concernant le nombre et la morphologie des chromosomes des espèces de Bivalves qui appartiennent essentiellement aux trois groupes taxonomiques : Protobranchia, Lamellibranchia Pterioidea et Lamellibranchia Veneroidea.

MATERIEL ET METHODES

Les spécimens de *Malletia sabrina* ont été récoltés lors de dragages à 38 - 40 m de profondeur dans le fjord dit « Bras du Lapérouse » du Golfe du Morbihan des Iles Kerguelen (TAAF).

Après blocage des mitoses en métaphase par une solution de colchicine à 0,005 % dans de l'eau de

mer, les branchies des animaux ont été disséquées, traitées pendant 40 mn dans une solution hypotonique (citrate de sodium à 0,9 %), puis fixées par trois bains successifs d'un mélange alcool éthylique absolu - acide acétique (3 :1) pendant une heure.

Les préparations microscopiques ont été réalisées à partir de suspensions cellulaires obtenues après dilacération du tissu branchial dans de l'eau acétifiée à 50 % et projetées sur des lames préchauffées à 44°C.

Après coloration au Giemsa 4 % (pH 6,8), et séchage à l'air, les mitoses sélectionnées sont photographiées à l'aide d'un Photomicroscope Zeiss III.

Après avoir découpé les chromosomes des meilleures mitoses, les caryotypes ont été effectués en classant les chromosomes selon leur taille et la position du centromère.

Les mensurations des chromosomes ont été réalisées à l'aide d'une table à digitaliser couplée à un microordinateur Victor SI ou ATV286 selon la méthode indiquée par Thiriote-Quievreux (1984a). Le programme CHROMOS (Thiriote-Quievreux *et al.*, 1987) d'interprétation statistique est disponible chez les auteurs. La classification des chromosomes est donnée selon la nomenclature de Levan *et al.* (1964).

RESULTATS

Les chromosomes de 16 métaphases mitotiques ont été comptés. 14 d'entre elles montraient $2n = 38$ et deux présentaient un nombre aneuploïde.

Les caryotypes de 8 métaphases bien étalées ont été effectués. La figure 1 illustre les caryotypes obtenus à partir de 2 mitoses qui montrent une différence du degré de contraction des chromosomes. Ainsi, les chromosomes du caryotype A ont une longueur absolue nettement supérieure à celle des chromosomes du caryotype B, et la position du centromère est plus visible. Par contre, les chromosomes du caryotype B sont plus homogènes. Ceci montre la nécessité de mesurer plusieurs caryotypes et de considérer les longueurs relatives des chromosomes.

Les données relatives aux mensurations de 8 métaphases mitotiques sont indiquées dans le tableau I. Lorsque les limites de confiance des moyennes des index centromériques couvrent 2 catégories de valeurs établies par Levan *et al.* (1964), nous indiquons les 2 positions correspondantes du centromère.

Le caryotype de *Malletia sabrina* comprend un nombre diploïde $2n = 38$ avec 19 paires de chromosomes classées par ordre de taille qui décroît régulièrement de la paire 1 à la paire 19. Cinq groupes de taille se différencient :

Groupe I : paires 1 à 3 métacentriques,

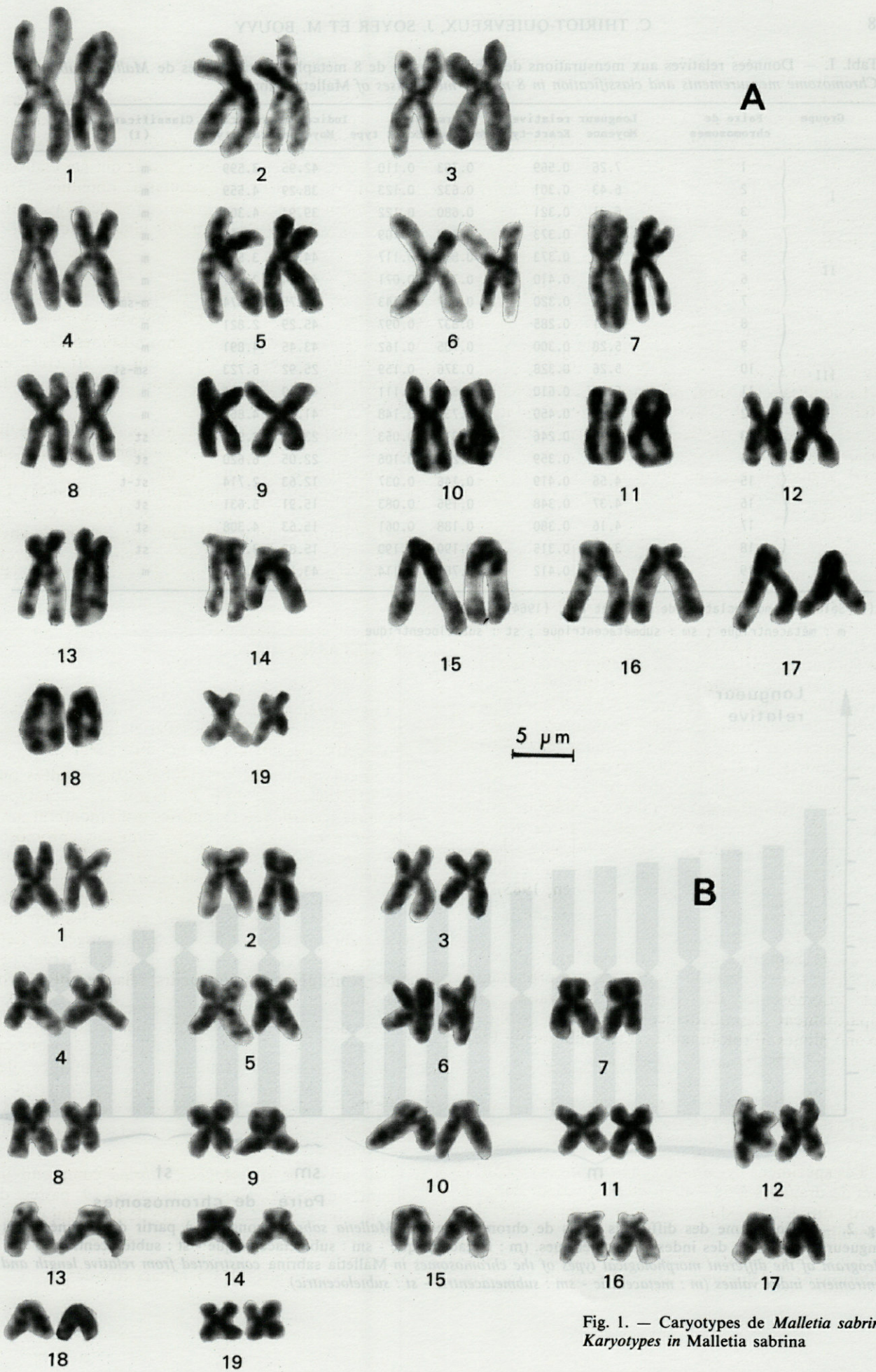


Fig. 1. — Karyotypes de *Malletia sabrina*
Karyotypes in *Malletia sabrina*

Tabl. I. — Données relatives aux mensurations des chromosomes de 8 métaphases mitotiques de *Malletia sabrina*.
Chromosome measurements and classification in 8 mitotic metaphases of Malletia sabrina.

Groupe	Paire de chromosomes	Longueur relative		Arm ratio		Indice centromérique		Classification (I)
		Moyenne	Ecart-type	Moyenne	Ecart type	Moyenne	Ecart type	
I	1	7.26	0.569	0.763	0.110	42.95	3.599	m
	2	6.43	0.301	0.632	0.123	38.29	4.559	m
	3	6.31	0.321	0.680	0.122	39.94	4.308	m
II	4	6.09	0.373	0.702	0.109	40.90	4.025	m
	5	5.98	0.373	0.804	0.117	44.27	3.537	m
	6	5.87	0.410	0.740	0.071	42.34	2.451	m
	7	5.84	0.320	0.637	0.143	37.75	5.674	m-sm
III	8	5.31	0.285	0.837	0.097	45.29	2.821	m
	9	5.28	0.300	0.785	0.162	43.45	4.891	m
	10	5.26	0.328	0.376	0.159	25.92	6.723	sm-st
	11	5.17	0.610	0.681	0.111	40.09	3.996	m
IV	12	5.11	0.450	0.734	0.148	41.76	4.862	m
	13	5.05	0.246	0.317	0.053	23.86	2.937	st
	14	4.97	0.359	0.292	0.106	22.05	6.620	st
	15	4.56	0.419	0.146	0.037	12.63	2.714	st-t
	16	4.37	0.348	0.196	0.083	15.91	5.631	st
V	17	4.16	0.380	0.188	0.061	15.63	4.308	st
	18	3.58	0.315	0.190	0.190	15.82	3.945	st
	19	3.31	0.412	0.781	0.114	43.19	3.173	m

(I) Selon la nomenclature de Levan et al., (1964).

m : métacentrique ; sm : submetacentrique ; st : subtélocentrique

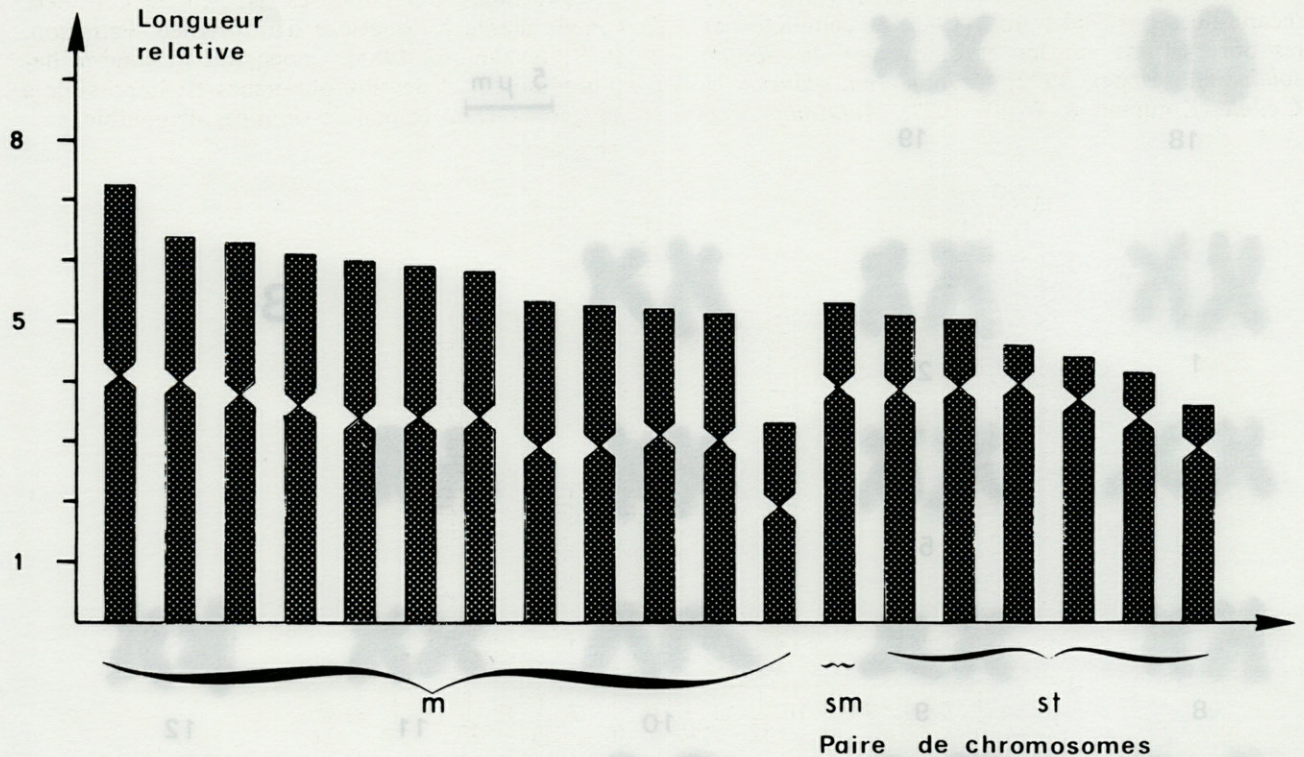


Fig. 2. — Idéogramme des différents types de chromosomes de *Malletia sabrina*, construit à partir des données des longueurs relatives et des index centromériques. (m : métacentrique - sm : submetacentrique - st : subtélocentrique)
Ideogram of the different morphological types of the chromosomes in Malletia sabrina constructed from relative length and centromeric index values (m : metacentric - sm : submetacentric - st : subtelocentric)

Groupe II : paires 4 à 7 métacentriques, sauf la paire 7 métacentrique - submetacentrique,

Groupe III : paires 8 à 12 métacentriques, sauf la paire 10 submetacentrique - submetacentrique,

Groupe IV : paires 13 à 17 subtélocentriques, sauf la paire 15 subtélocentrique - télocentrique,

Groupe V : paire 18 subtélocentrique et paire 19 métacentrique.

Ainsi, la formule chromosomique de *Malletia sabrina* peut se résumer : $2n = 38 = 12m, 1sm, 6st = 13m-sm/6st$.

La figure 2 visualise l'idéogramme du caryotype de *Malletia sabrina*, construit à partir des longueurs relatives et des index centromériques. Les paires de chromosomes sont classées par type morphologique.

DISCUSSION

1. Comparaison du nombre haploïde

Afin de situer le nombre haploïde $n = 19$ de *Malletia sabrina* par rapport aux données antérieures, nous avons construit un histogramme (Fig. 3) montrant les nombres haploïdes des espèces de Bivalves marins étudiées essentiellement parmi les trois groupes taxonomiques : Protobranchia, Lamellibranchia Pterioïda et Lamellibranchia Veneroïda. Cet histogramme est construit à partir des données récapitulées par Nakamura (1985) et complété par les observations sur les chromosomes de *Spisula solidissima* (Ropes, 1972), *Ceratodesma glaucum* et *C.edule* (Koulman & Wolff, 1977), *Aulacomya ater*

regia (Thiriot-Quiévreux, 1984b), *Chamelea gallina* (Corni & Trentini, 1986), *Gaimardia trapesina*, *Kidderia minuta* et *Kidderia bisulcata* (Thiriot-Quiévreux et al., 1987), *Brachidontes minimus*, *Anomia ephippium* et *Ostrea angasis* (Thiriot-Quiévreux, inédit).

Dans l'ensemble des Lamellibranchia Pterioïda, les données regroupent 76 espèces appartenant à 7 familles différentes, mais ce sont surtout les espèces d'intérêt commercial (Ostreidae, Mytilidae et Pectinidae) qui caractérisent l'histogramme. Trois pics se détachent, l'un à $n = 10$ qui correspond aux Ostreidae, le deuxième à $n = 14$, principalement représentatif des Mytilidae et le troisième $n = 19$, dû essentiellement aux Arcidae et Pectinidae.

Dans l'ensemble des Lamellibranchia Veneroïda, les 28 espèces examinées appartiennent à 10 familles différentes et les nombres haploïdes $n = 18$ et $n = 19$ dominant. Les Protobranchia ne sont représentées que par trois espèces, montrant un nombre haploïde de $n = 11$ pour *Acharax japonicus* et *Petrasma pusilla* et de $n = 19$ pour *Malletia sabrina*.

Ainsi, les travaux actuels ne permettent pas de définir un seul nombre modal chromosomique parmi les trois groupes taxonomiques considérés.

Si l'on considère les voies évolutives des familles de Protobranches (Allen, 1985), les Solemyidae et les Malletiidae sont issus de deux rameaux différents, les Solemyoïda et les Nuculoïda, ce qui pourrait expliquer la différence de leur nombre haploïde. En effet, le nombre haploïde est en général considéré comme stable à l'intérieur d'une lignée (Patterson, 1969; Nakamura, 1985). Cependant le nombre haploïde ancestral des Protobranches est impossible à suggérer devant le peu de données disponibles.

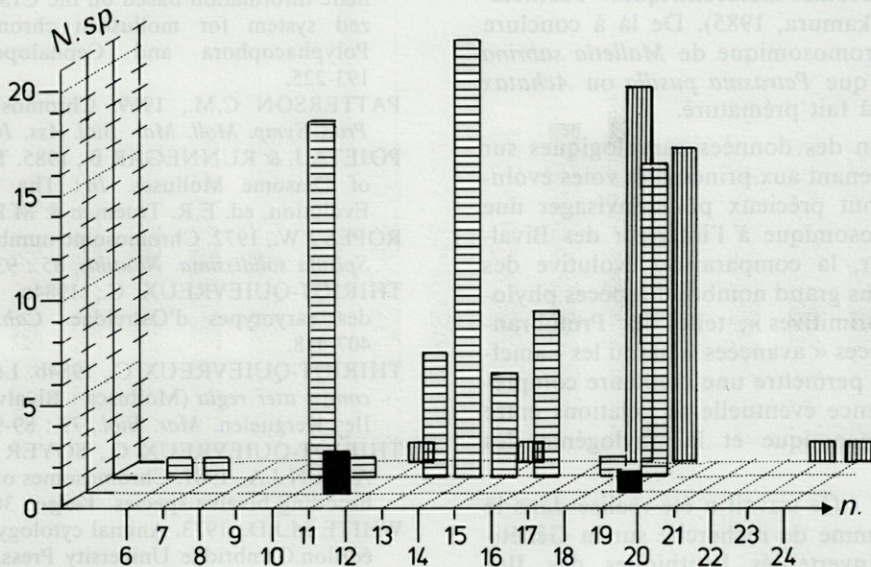


Fig. 3. — Histogramme des nombres haploïdes des espèces de Protobranchia (en noir), de Lamellibranchia Pterioïda (raies horizontales) et de Lamellibranchia Veneroïda (raies verticales)
 Histogram showing the haploid number of the species of Protobranchia (black), Lamellibranchia Pterioïda (horizontal stripes) and Lamellibranchia Veneroïda (vertical stripes).

En se fondant sur les recherches phylogénétiques pour établir une classification évolutive des Lamellibranches, Allen (1985) distingue les superfamilles « primitives » Arcacea chez les Pterioidea et les Lucinacea, Crassatellacea et Carditacea parmi les Veneroidea. Or, parmi ces groupes, seuls les nombres haploïdes de huit espèces d'Arcidae sont connus (dont six à $n = 19$) (Nakamura, 1985).

Dans l'état actuel de nos connaissances, il nous semble hasardeux de conclure à un sens évolutif du nombre chromosomique au sein des différents taxons définis dans la systématique actuelle des Bivalves, d'autant plus qu'une trop grande disparité numérique est constatée entre les trois taxons considérés, due à l'intérêt particulier pour les espèces d'intérêt commercial.

Comparaison des caryotypes

Chez les Bivalves, la proportion de chromosomes métacentriques - submetacentriques ou subtélolocentriques - télolocentriques est variable selon les familles ou même à l'intérieur d'une famille (Nakamura, 1985) et aucune hypothèse évolutive ne peut être avancée. L'exemple des trois espèces de Protobranches, caryologiquement examinées jusqu'à présent, confirme cette diversité. L'espèce *Malletia sabrina* montre six chromosomes subtélolocentriques alors que *Petrasma pusilla* et *Acharax japonicus* possèdent seulement des chromosomes métacentriques - submetacentriques. Parmi les Lamellibranches, les caryotypes de trois espèces « primitives » (Arcidae) présentent un certain nombre de paires subtélolocentriques - télolocentriques alors que les caryotypes de trois espèces « avancées » (Veneridae) ont exclusivement des chromosomes métacentriques - submetacentriques (cf. Nakamura, 1985). De là à conclure que la formule chromosomique de *Malletia sabrina* est plus primitive que *Petrasma pusilla* ou *Acharax japonicus* est tout à fait prématuré.

La superposition des données caryologiques sur des espèces appartenant aux principales voies évolutives serait un atout précieux pour envisager une phylogénie chromosomique à l'intérieur des Bivalves. En particulier, la comparaison évolutive des caryotypes d'un plus grand nombre d'espèces phylogénétiquement « primitives », telles les Protobranches, avec des espèces « avancées » parmi les Lamellibranches, devrait permettre une meilleure compréhension de l'existence éventuelle de relations entre l'évolution chromosomique et la phylogénie des Bivalves.

REMERCIEMENTS - Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un programme de recherche sur la Génétique évolutive d'Invertébrés benthiques des Iles Kerguelen (Terres Australes et Antarctiques Françaises). Nous remercions M. le Professeur J.A. Allen pour l'identification de l'espèce étudiée.

BIBLIOGRAPHIE

- AHMED M., 1976. Chromosome cytology of marine pelecypod molluscs. *J. Sci. Karachi*, 4 : 77-94.
- ALLEN J.A., 1985. Recent Bivalvia : Their Form and Evolution. In : « The Mollusca » vol. 10, Evolution, ed. E.R. Trueman & M.R. Clarke : 337-403.
- ARNAUD P.M., 1974. Contribution à la bionomie benthique des régions antarctiques et subantarctiques. *Tethys*, 6 : 465-653.
- ARNAUD P.M., 1979. Ecologie, biogéographie et caractères biologiques des Pélécytopodes macrobenthiques du plateau des Iles Kerguelen (Sud Océan Indien). *Mém. Mus. Nat. Hist. nat.*, N.S., C., 43 : 221-233.
- BUTOT L.J. & KIAUTA B., 1969. Cytotaxonomic observations in the Stylommatophoran family Helicidae with considerations on the affinities within the family. *Malacologia*, 9 : 261-262.
- COLUMBERA D. & LAZZARETTO-COLUMBERA I., 1978. Chromosome evolution in some marine Invertebrates. In : « Marine organisms : genetics, ecology and evolution ». éd. B. Battaglia & J.A. Beardmore : 487-525.
- CORNI M.G. & TRENTINI M., 1986. A chromosome study of *Chamelea gallina* (L.) (Bivalvia, Veneridae). *Bull. Zool.*, 53 : 23-24.
- IEYAMA H., 1982. Karyotypes in two species of the Solemyidae (Bivalvia, Cryptodonta). *Venus*, 40 : 232-236.
- KOULMAN J.G. & WOLFF W.S., 1977. The Mollusca of the estuarine region of the rivers Rhin, Meuse and Scheldt in relation to the hydrography of the area. V. The Cardidae. *Basteria*, 41 : 21-32.
- LEVAN A., FREDGA K. & SANDBERG A.A., 1964. Nomenclature for centromere position in chromosomes. *Hereditas*, 52 : 201-220.
- NAKAMURA H.K., 1985. A review of molluscan cytogenetic information based on the CISMOCH-computerized system for molluscan chromosomes. Bivalvia, Polyphacophora and Cephalopoda. *Venus*, 44 : 193-225.
- PATTERSON C.M., 1969. Chromosomes of molluscs. *Proc. Symp. Moll. Mar. Biol. Ass. India*, 2 : 635-689.
- POJETA J. & RUNNEGAR B., 1985. The Early Evolution of Diasome Molluscs. In : The Mollusca, vol. 10, Evolution, ed. E.R. Trueman & M.R. Clarke : 295-336.
- ROPES J.W., 1972. Chromosome number of the surf clam, *Spisula solidissima*. *Nautilus*, 85 : 93-95.
- THIRIOT-QUIEVREUX C., 1984a. Analyse comparée des caryotypes d'Ostreidae. *Cah. Biol. Mar.*, 25 : 407-418.
- THIRIOT-QUIEVREUX C., 1984b. Le caryotype d'*Aulacomya ater regia* (Mollusca : Bivalvia : Mytilidae) des Iles Kerguelen. *Mar. Biol.*, 79 : 89-91.
- THIRIOT-QUIEVREUX C., SOYER J., BOUVY M. & ALLEN J.A., 1987. Chromosomes of some subantarctic brooding bivalve species. *Veliger*, 30 (3) : 248-256.
- WHITE M.J.D., 1973. Animal cytology and Evolution. 3e édition. Cambridge University Press, 961 p.

Reçu le 17 avril 1987; received April 17, 1987
 Accepté le 25 août 1987; accepted August 25, 1987

CONTRIBUTION A LA CONNAISSANCE DE *KELLIELLA MILIARIS* (PHILIPPI, 1844) MOLLUSQUE, BIVALVE, EULAMELLIBRANCHE DES COTES D'EUROPE

*A contribution to the knowledge of Kelliella miliaris (Philippi, 1844)
an Eulamellibranch (Mollusca, Bivalvia), from the European coast*

J. BONNIN, C. RODRIGUEZ BABIO et F. RUBIO

Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Biológicas, Burjasot (Valencia), España.

KELLIELLA MILIARIS
MOLLUSCA
EULAMELLIBRANCHIA
REDESCRIPTION

RÉSUMÉ - *Kelliella miliaris* (Philippi, 1844)(Mollusca, Bivalvia, Eulamellibranchia) est redécrite à partir d'exemplaires provenant du Golfe de Valence et les données auto-écologiques et biogéographiques sont commentées.

KELLIELLA MILIARIS
MOLLUSCA
BIVALVIA EULAMELLIBRANCHIA
REDESCRIPTION

ABSTRACT - *Kelliella miliaris* (Philippi, 1844)(Mollusca, Bivalvia, Eulamellibranchia) is redescribed from specimens collected from the Bay of Valencia (East Spanish coast). The autoecological and biogeographic data are discussed.

INTRODUCTION

Kelliella miliaris est une minuscule espèce rarement signalée des côtes de l'Europe et dont la description est restée fort incomplète. Or, la récente récolte d'un nombre important d'individus, en parfait état de conservation, obtenus à partir de l'examen du contenu stomacal de l'Etoile de mer *Astropecten irregularis pentacanthus* (Delle Chiaje, 1825) draguée sur divers fonds du golfe de Valence, nous a permis de faire des observations au microscope électronique à balayage afin de compléter les descriptions déjà existantes. Une mise au point sur les aspects autoécologiques et biogéographiques de cette espèce est réalisée.

POSITION SYSTEMATIQUE

Kelliella miliaris fut décrite initialement comme *Venus miliaris* par Philippi (1844) à partir de fossiles du Tertiaire provenant de la Sicile. Plus tard, Sars (1870) propose l'espèce *Kelliella abyssicola* à la suite de ses observations effectuées sur un unique exemplaire vivant. Monterosato (1875) et Jeffreys (1876,

1881) pensèrent qu'il s'agissait en réalité d'une forme juvénile de *Glossus humanus* (Linné, 1756). Cette supposition fut rejetée par Sars (1878) lors de l'examen d'un grand nombre d'exemplaires, qui permit l'identification spécifique véritable de ce taxon ainsi que sa mise en synonymie avec *Kelliella abyssicola* (Forbes, 1843).

La position systématique de cette espèce a donné lieu à de nombreuses controverses. En premier lieu Sars (1878) l'incorpora dans la famille des Cyamiiidae (= Kellyellidae Fischer, 1887), à proximité de *Turtonia minuta* (Fabricius, 1780). Plus tard, Fischer (1887) place cette famille parmi les Submytilacea Dall (1899) qui unissent les Kelliellidae aux Leptonacea Gray (1847)(= Erynacea Fischer, 1887). Ultérieurement Pelseneer (1911) émet des doutes sur l'affinité naturelle de cette espèce avec les Submytilacea et propose de la retirer de cette super-famille. Avec réserve Thiele (1925) l'inclut parmi les Leptonacea puis revenant sur cette décision (1935) la place parmi les Isocardiacea Gray (1842).

Actuellement, la majorité des auteurs (Moore, 1969 et Nordsieck, 1969) considèrent que le genre *Kelliella* Sars (1870) appartient à la famille Kelliellidae Fischer, 1877 (= Kellyellidae Fischer, 1877) qui fait partie de la super-famille Arcticiidae Newton, 1891.

MATERIEL ET METHODE

130 individus, ayant conservé leurs parties molles, furent isolés du contenu stomacal de 22 exemplaires de l'Asteroidae *Astropecten irregularis pentacanthus* (Delle Chiaje, 1825)(tableau ci-dessous).

1	2	Localisation (voir carte 1)	Bathymétrie	Substrat
10	50	transect delta de l'Ebre-Peñíscola	-40 & -60 m	sable envasé
5	6	transect Peñíscola — cap d'Oropesa	-60 m	sable envasé
7	74	côte ouest des îles Columbretes	-80 m	fond détritique faciès de maërl

1 : nombre d'individus d'*Astropecten irregularis pentacanthus*.

2 : nombre d'individus de *Kelliella miliaris*.

25 de ces exemplaires ont fait l'objet de mesures et ces mensurations ont permis d'obtenir les résultats moyens suivants :

longueur : 1 mm; hauteur : 0,938 mm; épaisseur : 0,593 mm; rapport longueur/épaisseur : 1,581.

Les coquilles retenues pour être observées et photographiées au microscope électronique à balayage Jeol (JSM-25 S) ont été soigneusement lavées à l'eau distillée et séchées, puis ont été collées sur un porte-échantillon à l'aide d'une peinture à l'argent (Silver conducting paint). Ensuite, elles ont été recouvertes par un film conducteur d'or-palladium.

DESCRIPTION CONCHYOLOGIQUE

(Fig. 1 A-D)

Cette espèce, de très petite taille, n'excède pas une longueur maximum de 3 mm (Clausen, 1958). Equivalente et inéquilatérale elle présente des umbos opisthogyres situés en avant de la ligne médiane et dont l'apex est très proche de la commissure. Son contour, elliptique très court, est presque circulaire et le sommet, proéminent et arrondi, est bien différencié dans sa partie antérieure.

Très bombée et fragile du fait de la minceur de ses valves, elle est recouverte par un périostracum mince, luisant, transparent et adhérent. Sa surface externe, légèrement diaphane, luisante, blanche, est ornée de crêtes concentriques peu accusées et absentes sur la région supérieure. Les stries d'interruption de croissance sont très fines. La commissure est jointive et plane. La lunule, modérément incisée, très bien délimitée, lancéolée, courte et large, est striée par des lamelles divergentes, de chaque côté de la commissure, à partir d'un point situé très légèrement en avant des umbos. L'écusson fait défaut. Le ligament externe, opisthodète, jaunâtre, très légèrement saillant, court mais relativement large est inséré

dans des nymphes situées dans une suture ligamentaire peu profonde. La charnière est de type orthodonte. Le plateau cardinal, large dans sa partie antérieure, devient court et étroit dans sa partie postérieure. La valve droite possède 2 dents cardinales presque parallèles au bord de la charnière, à peu près de même grandeur, jointes l'une à l'autre à proximité de la partie supérieure de leurs bords

latéraux respectifs. La dent antérieure est prosocline et la postérieure opisthocline, chacune d'elles présente une concavité sur sa face externe; de plus, cette valve est pourvue d'une dent latérale antérieure, en forme de mamelon, partiellement située en dessous de la dent cardinale antérieure. Il faut noter l'absence de dent latérale postérieure. La valve gauche possède également 2 dents cardinales, la postérieure étant opisthocline et l'antérieure orthocline. Cette dernière est jointe, par un vinculum, à une dent latérale antérieure courte, mais bien développée verticalement. Les empreintes des muscles adducteurs sont assez accusées, presque égales, deux fois plus longues que larges. Intégripalliée, l'empreinte palléale à peine visible est étroite et unit l'extrémité inférieure de l'empreinte d'un muscle adducteur à celle de l'autre.

Sur la surface interne de la valve droite, un sillon situé à proximité du bord, presque parallèle à celui-ci, prend naissance au niveau umbonal pour disparaître, en s'amenuisant régulièrement, au point de jonction du bord postérieur et du bord postéro-ventral. A l'intérieur de ce sillon se forme, dans sa partie supérieure, un bourrelet qui présente une section semi-circulaire et dont la largeur s'accroît régulièrement au fur et à mesure qu'il s'éloigne de la région umbonale. Il obtient son effet maximum et constant très légèrement en avant du point de jonction du bord postérieur et du bord postéro-ventral. Ce bourrelet, parfaitement parallèle au bord de la valve, intéresse la totalité du bord ventral et du bord antérieur et se termine, en décroissant rapidement, au niveau d'un point situé à l'horizontale de la moitié de l'empreinte du muscle adducteur antérieur; ce point est marqué par une légère rupture de la régularité du contour de la valve. Sur la surface interne de la valve gauche, un sillon est également présent. Identique, mais plus court que celui de la valve opposée, il s'étend sur la totalité du bord antéro-dorsal, du dessous de l'apex de l'umbo jusqu'au niveau du tiers inférieur de l'empreinte du

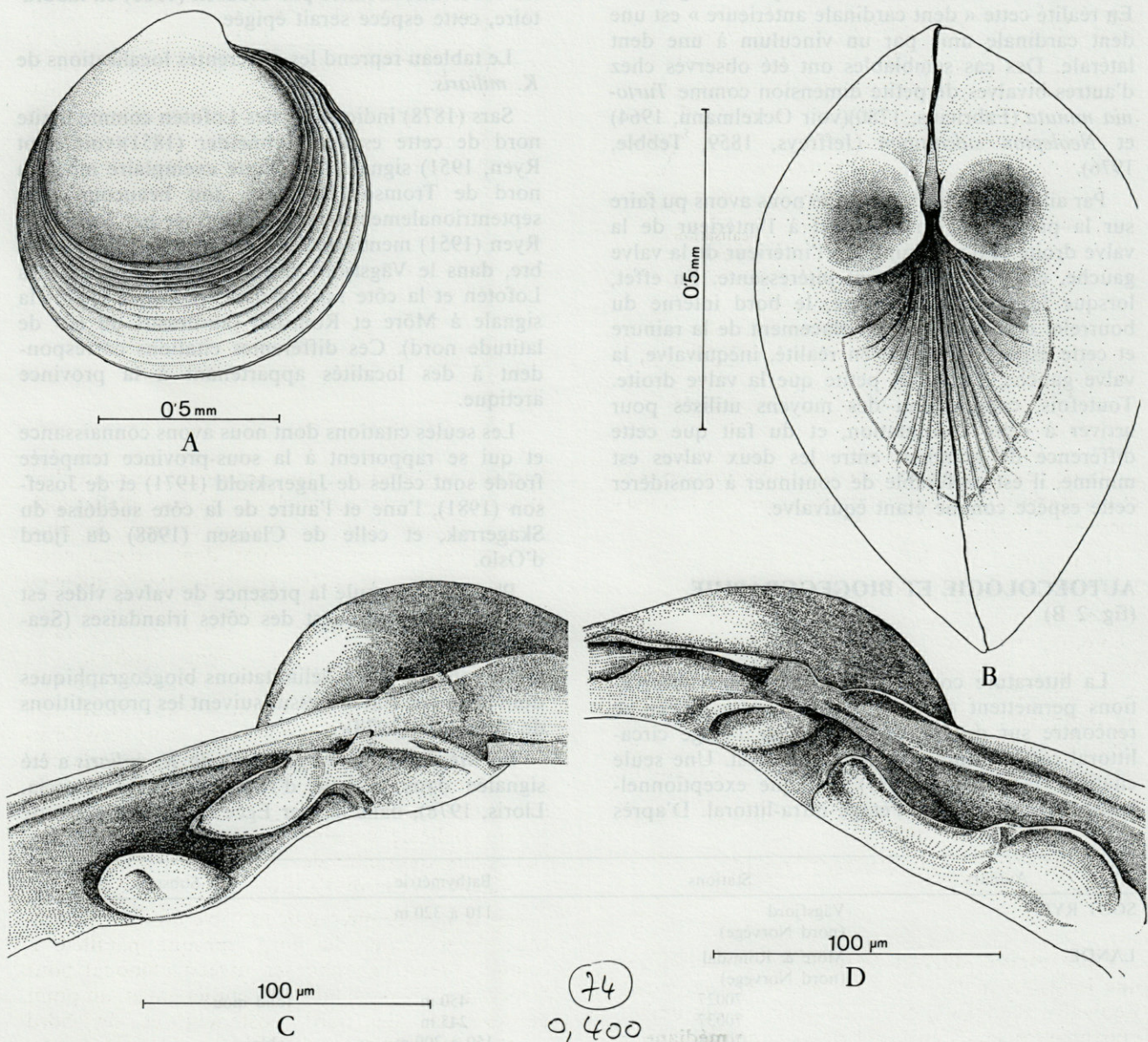


Fig. 1.— A, vue externe de la valve droite; B, vue de la région umbonale; C, vue de la dentition de la valve droite; D, vue de la dentition de la valve gauche.

A, external view of the right valve; B, the umbonal region; C, the dentition of the right valve; D, the dentition of the left valve.

muscle adducteur; le point de sa disparition est également marqué par une discontinuité de la régularité du bord de la valve. Une rainure, très étroite et peu profonde, parallèle au bord de la valve, part de ce point de discontinuité pour rejoindre la partie antérieure de la charnière. La présence de ce bourrelet à l'intérieur de la valve droite et de cette rainure à l'intérieur de la valve gauche assure une étanchéité parfaite de la coquille.

La surface interne, légèrement diaphane, est luisante et blanche. Les bords internes sont lisses.

DISCUSSION

Cet examen, très largement facilité par l'utilisation du microscope électronique à balayage, nous permet de confirmer la justesse de l'observation de P. Fischer (1887, p. 1023) qui écrit : « à gauche : une dent latérale antérieure prolongée jusqu'à la cardinale antérieure par une saillie flexueuse ». Ceci est en contradiction avec Nordsieck (1969) qui indique que la valve gauche est totalement dépourvue de dents latérales et qu'elle ne possède que deux dents

cardinales dont l'antérieure est longue et anguleuse. En réalité cette « dent cardinale antérieure » est une dent cardinale unie par un vinculum à une dent latérale. Des cas semblables ont été observés chez d'autres bivalves de petite dimension comme *Turtonia minuta* (Fabricius, 1780) (voir Ockelmann, 1964) et *Neolepton sulcatulum* (Jeffreys, 1859, Tebble, 1976).

Par ailleurs, l'observation que nous avons pu faire sur la présence d'un bourrelet à l'intérieur de la valve droite et d'une rainure à l'intérieur de la valve gauche, est particulièrement intéressante. En effet, lorsque la coquille est close, le bord interne du bourrelet correspond à l'emplacement de la rainure et cette espèce est donc, en réalité, inéquivalve, la valve gauche étant plus petite que la valve droite. Toutefois, compte-tenu des moyens utilisés pour arriver à cette constatation, et du fait que cette différence de grandeur entre les deux valves est minime, il est préférable de continuer à considérer cette espèce comme étant équivalve.

AUTOECOLOGIE ET BIOGEOGRAPHIE

(fig. 2 B)

La littérature consultée et nos propres observations permettent de constater que cette espèce se rencontre sur des fonds meubles de l'étage circalittoral côtier jusqu'au domaine bathyal. Une seule citation (Jagerskiold, 1971) l'indique exceptionnellement à - 15 m dans l'étage infra-littoral. D'après

les observations faites par Clausen (1968) en laboratoire, cette espèce serait épigée.

Le tableau reprend les différentes localisations de *K. miliaris*.

Sars (1878) indique les îles Lofoten comme limite nord de cette espèce. Schneider (1851) (voir Soot Ryen, 1951) signale un unique exemplaire mort au nord de Tromsø (Norvège), soit beaucoup plus septentrionalement que la limite fixée par Sars. Soot Ryen (1951) mentionne sa présence, en grand nombre, dans le Vågsfjord situé entre le nord des îles Lofoten et la côte norvégienne, et Lande (1975) la signale à Møre et Romsdal (au-dessus du 62° de latitude nord). Ces différentes citations correspondent à des localités appartenant à la province arctique.

Les seules citations dont nous avons connaissance et qui se rapportent à la sous-province tempérée froide sont celles de Jagerskiold (1971) et de Josefson (1981), l'une et l'autre de la côte suédoise du Skagerrak, et celle de Clausen (1968) du fjord d'Oslo.

Plus au sud, seule la présence de valves vides est rapportée du sud-ouest des côtes irlandaises (Seaward, 1982).

Le concept et les délimitations biogéographiques dont il est fait état ci-dessus suivent les propositions de Glémarec (1978).

En Méditerranée, la présence de *K. miliaris* a été signalée dans la baie d'Almería (Sierra, Garcia, Lloris, 1978), dans la mer Egée et dans le golfe de

Auteurs	Stations	Bathymétrie	Substrat	
SOOT RYEN	Vågsfjord (nord Norvège)	110 à 320 m		
LANDE	Møre & Romsdal (nord Norvège)	70027	450 m	fond mou
		70037	245 m	
		70048	150 à 200 m	sable
		70050	150 m	
		70052	650 à 690 m	fond mou
		70063	100 m	
		70065	145 m	sable
		70067	290 à 300 m	fond mou
		70069	200 à 225 m	fond mou
		70070	120 à 140 m	sable fin
70071	120 m	fond mou		
CLAUSEN	Fjord d'Oslo	100 m	sable fin et vase	
JAGERSKIOLD	Skagerrak suédois	5	78 m	vase, argile dure
		17	80 m	vase, gravier, pierres, banc à <i>Lophelia</i>
		42	200 m	vase
		50	15 m	sable fin de couleur grise
		59	100 m	
JOSEFSON	Skagerrak suédois	Vä 2	100 m	1 individu/m ²
		Vi 4	300 m	147 individus/m ²

Tarente (Parenzan, 1974)(mais cet auteur ne précise pas s'il s'agit d'individus vivants ou de valves), et entre l'île d'Ustica et Palerme (Monterosato, 1880).

Rosello (1910) mentionne la présence de *Bornia miliaris* Philippi dans le golfe de Valencia et qui pourrait correspondre, selon nous, à un synonyme de *Kelliella miliaris*. Postérieurement ni Bosca (1916), ni Hidalgo (1917) ne prirent en compte cette signalisation. D'autre part, les auteurs du présent travail ont examiné le matériel de la collection Rosello conservée au Musée de Paléontologie de Valence, étiqueté comme *Bornia miliaris* et ont pu ainsi constater qu'il s'agissait en réalité d'exemplaires de *Lepton* sp.

Ce travail a été effectué dans le cadre du « projet n° 1858-3 de la CAICYT du MEC.

BIBLIOGRAPHIE

BOSCA SEYTRE, 1916. Geografía general del Reino de Valencia. Fauna Valenciana (résumé). Barcelone. 131 p
 CLAUSEN C., 1968. On the Anatomy and Histology of the Eulamellibranch *Kelliella miliaris* (Philippi) with observations on the Ciliary Mechanism in the Mantle cavity. *Nytt Magasin for Zoology* : 144-175.
 FISCHER P., 1887. Manuel de Conchyologie et Paléontologie conchyologique. Paris. 1369 p.
 GLEMAREC M., 1978. Distribution bathymétrique et latitudinale du Golfe de Gascogne. *Haliotis*, 9(2).
 HIDALGO J., 1917. Fauna malacológica de Espana, Portugal y Baleares. Molluscos Testaceos marinos. Madrid. 751 p.
 JAGERSKIOLD L., 1971. A survey of the Marine Benthonic Macro-Fauna along the Swedisch Coast 1921-1938. *Zoologia*, 6. Gotebord. 146 p.
 JEFFREYS J.C., 1876. New and Peliculiar Mollusca of the Kellia, Lucina, Cyprina and Corbula Families procured in the « Valourous » Expedition. *Ann. Mag. Nat. Hist.* : 490-499.
 JEFFREYS J.C., 1881. On the Mollusca procured during the « Lightning » and « Porcupine » Expeditions, 1868. 70 (part III). *Proc. Zool. Soc. Lond.* : 693-724.
 JOSEFSON A.B., 1981. Persistence and structure of two deep macrobenthic communities in the Skagerrak (West coast of Sweden). *J. exp. mar. Biol. Ecol.* : 63-97.
 LANDE E., 1975. A collection of Pelecypods from Møre and Romsdal, Western Norway. *Sarsia*, 59 : 7-14.
 MOORE C., 1969. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part N2. Mollusca 6. Bivalvia. The Geological Society of America, Boulder, Colorado.
 MONTEROSATO Marchese di., 1875. Poche note sulla conchiologia mediterranea. Palermo. 15 p.
 MONTEROSATO Marchese di., 1880. Conchiglie della zona degli abissi. *Boll. Soc. Malacol. Ital. Pisa*, 6 : 50-82.
 MONTEROSATO Marchese di., 1882. Conchiglie del Mediterraneo. *Natur. Sicil. Palermo*, 1(5) : 97-99.
 NORDSIECK F., 1969. Die europäischen Meeresmuscheln (Bivalvia) Von Eismeer bis Kapverden, Mittelmeer und Schwarzes Meer. Fischer, Stuttgart. 256 p.
 OCKELMANN W., 1964. *Turtonia minuta* (Fabricius) a neotenous veneracean bivalve. *Ophelia*, 1 (1) : 121-146.
 PARENZAN P., 1974. Carta d'identità delle conchiglie del Mediterraneo. II, Bivalvi. Prima parte. Bios Taras. Taranto. 226 p.

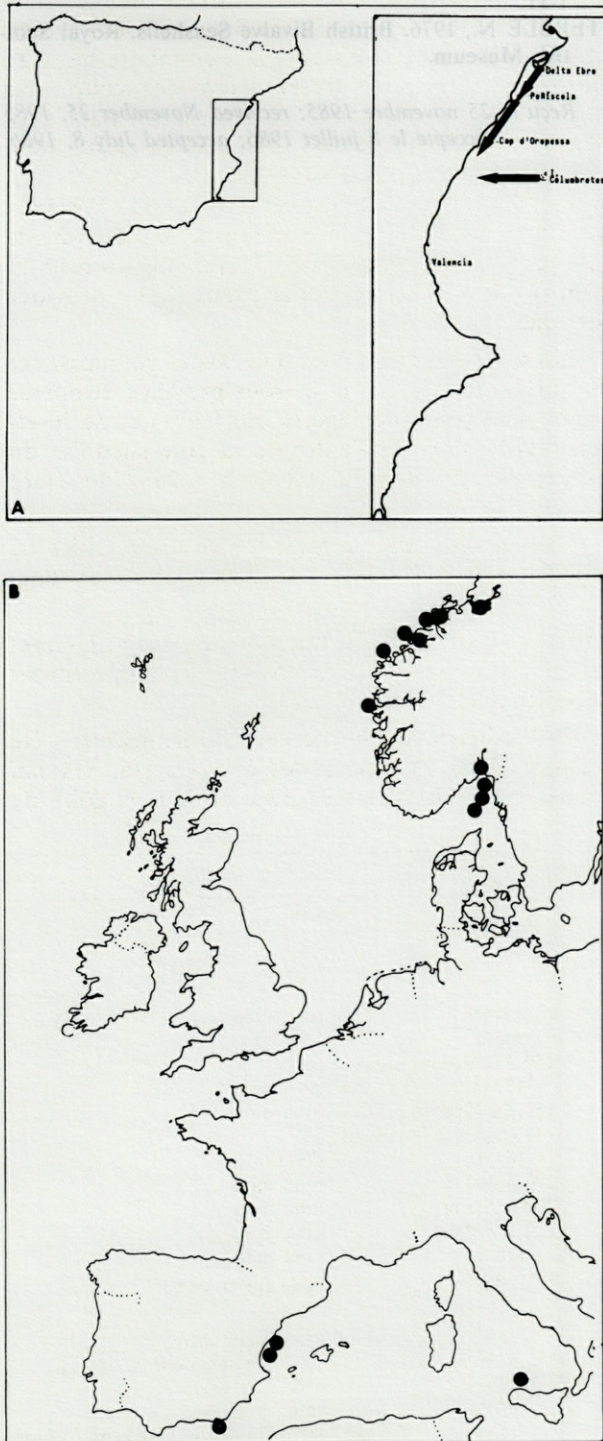


Fig. 2.— A, transect du plateau continental nord du golfe de Valence; B, aire de distribution de l'espèce le long des côtes européennes : ● vivantes; ○ valves vides. A, continental shelf transect of north Valencia gulf; B, area of distribution of the species along the european coast : ● living; ○ empty valves.

PHILIPPI, 1844. Enumeratio Molluscorum cum Viven-
tium in Tellure Tertiaria Fossilium, II.
ROSELLO E., 1910. Los Moluscos de Valencia. Asocia-
ción Española para el progreso de las Ciencias. Sec-
ción 4. Ciencias naturales. Valencia. 7 p.
SARS G.O., 1878. Bidrag til Kundskaban om Norges
arktiske Fauna. I. Mollusca Regionis Arcticae Norve-
giae. Christiania. 466 p.
SEAWARD D., 1982. Sea Area Atlas of the Marine
Molluscs of Britain and Ireland. Conchological Soci-
ety.

SIERRA A., L. GARCIA, & D. LLORIS, 1978. Trofismo
y competencia alimentaria en asteroideos de la bahia
de Almeria. *Inv. Pesq.*, 42 (2) : 485-499.
SOOT RYENT., 1951. New Records on the Distribution
of Marine Mollusca in Northern Norway. *Astarte*, 1 :
1-11.
TEBBLE N., 1976. British Bivalve Seashells. Royal Scot-
tish Museum.

Reçu le 25 novembre 1985; received November 25, 1985
Accepté le 8 juillet 1986; accepted July 8, 1986.

BIBLIOGRAPHIE

BOSCA SEYTRÉ, 1916. Géographie générale du Règne de
Valencia. Fauna Valenciana (résumé). Barcelone. 131 p.
CLAUSEN C., 1968. On the Anatomy and Histology of
the Eulamellibranch *Kyllia milneri* (Philippi) with
observations on the Cilium Mechanism in the Mantle
cavity. *Nytt Magazin for Zoology* : 144-175.
FISCHER P., 1887. Manuel de Conchylogie et Paléontol-
ogie conchylogique. Paris. 1389 p.
GLEMAREC M., 1978. Distribution bathymétrique et
latitudinale du Golfe de Gascogne. *Bulletin* 9(2).
HIDALGO J., 1917. Fauna malacológica de España,
Portugal y Baleares. Molluscos Testaceos marinos.
Madrid. 751 p.
JAGERSKJÖLD J., 1971. A survey of the Marine Ben-
thonic Macro-Fauna along the Swedish East
1921-1938. *Zoologica Göteborg* 146 p.
JEFFREYS J.C., 1876. New and Peculiar Mollusca of the
Kyllia, Lucina, Cyprina and Corbula Families procured
in the « Valorous » Expedition. *Ann. Mag. Nat. Hist.*
400-499.
JEFFREYS J.C., 1881. On the Mollusca procured during
the « Lightning » and « Porcupine » Expeditions, 1868,
70 (part III). *Proc. Zool. Soc. Lond.* : 693-734.
JOSEFSON A.B., 1981. Persistence and structure of two
deep macrobenthic communities in the Skagerrak
(West coast of Sweden). *J. exp. mar. Biol. Ecol.* : 63-97.
LANDE E., 1975. A collection of Pelecypoda from Møre
and Romsdal, Western Norway. *Sarsia* 29 : 7-14.
MOORE C., 1969. Treatise on Invertebrate Paleontology.
Part IV. Mollusca & Bivalvia. The Geological Society
of America, Boulder, Colorado.
MONTEROSATO Marchese di, 1873. Poche note sulla
conchyliologia mediterranea. *Fauna* 15 p.
MONTEROSATO Marchese di, 1880. Conchyliologia della
zona degli spalti. *Bull. Soc. Malacol. Ital.* 6 : 50-82.
MONTEROSATO Marchese di, 1882. Conchyliologia del
Mediterraneo. *Natur. Zeit. Vorkun.* 1(2) : 97-99.
NORDSIECK F., 1909. Die europäischen Meeresmollus-
scheln (Bivalvia) von Eismeer bis Kapverden, Mittel-
meer und Schwarzes Meer. *Fischer*, Stuttgart. 256 p.
OCKELMANN W., 1964. *Tamopsis namus* (L'Abécaille) a
new venetian bivalve. *Opuscula* 1 (1) : 151-156.
PARENZAN R., 1974. Carta d'identità delle conchiglie del
Mediterraneo. II. Bivalvia. *Prima parte. Bios Tiaris*.
Tarantol. 256 p.



Fig. 2. — A. transect du plateau continental nord du golfe
de Valence; B. site de distribution de l'espèce le long des
côtes européennes : ● vivantes; ○ valves vides.
A. continental shelf transect of north Valencia gulf; B. site
of distribution of the species along the european coast;
● living; ○ empty valves.

ON EGG AND CAPSULE DIMENSIONS IN *LOLIGO FORBESI* (MOLLUSCA : CEPHALOPODA) : A NOTE

S. v. BOLETZKY

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

CEPHALOPODA
CALMAR
PONTE
GANGUES
DEVELOPPEMENT

RÉSUMÉ - Cette note rend compte d'observations faites en aquarium sur l'évolution des enveloppes nidamentaires au long du développement embryonnaire chez *Loligo forbesi*, espèce caractérisée par des oeufs de taille plus grande que ceux de *Loligo vulgaris*. Le maintien de quelques adultes capturés vivants, à bord du navire a permis d'enregistrer un comportement de « pose » au fond, et de récupérer immédiatement les oeufs pondus dans ces conditions.

CEPHALOPODA
SQUID
SPAWNING
CAPSULE
DEVELOPMENT

ABSTRACT - Laboratory observations on egg size and change of capsule dimensions during embryonic development of *Loligo forbesi* are reported and compared with *Loligo vulgaris*. Shipboard observations made on freshly caught live *L. forbesi* permitted records of settling and recovery of freshly laid egg capsules.

INTRODUCTION

Loligo forbesi Steenstrup, 1856 is one of the largest species of the genus (Roper *et al.*, 1984). It occurs in the northeastern Atlantic from the Azores eastward (Martins, 1982) and throughout the Mediterranean Sea (Mangold-Wirz, 1963). Records from the Red Sea and southeastern Africa raise problems of species identification; this and the range of temperature adaptation need further study.

Apart from its occurrence around the Azores, *L. forbesi* has a distributional area overlapping with that of *L. vulgaris* (Holme, 1974). In the Mediterranean, *L. vulgaris* is the common species of inshore waters, whereas *L. forbesi* appears to live on the outer shelf and slope. Naef (1923) summarized the distinctive features of *L. forbesi*, especially the size distribution of suckers on the tentacular club (no markedly enlarged suckers), the large flame marks on the mantle in both sexes (in contrast to small marks in *L. vulgaris* males only), and the relatively large size of the eyes (whence the popular name « occhione » used by Italian fishermen). These features become distinct only in advanced life stages, but Naef (1928) drew attention to the fact that the whole egg masses as well as individual eggs and embryos are markedly larger in *L. forbesi* (3.3 x 2.4 mm) than in *L. vulgaris* (2.2 x 1.6 mm). (The reference to Jatta's /1896/ table 7, Fig. 1 is so-

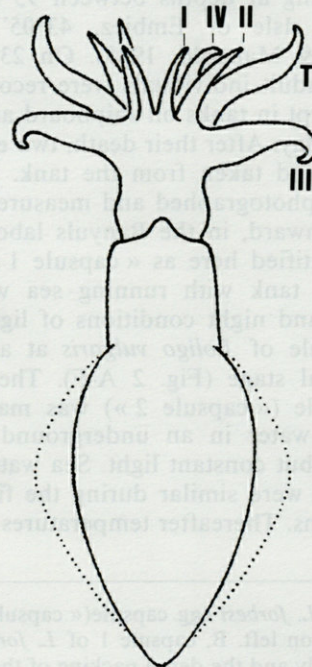


Fig. 1. — Adult *L. forbesi* resting on the bottom of the shipboard tank, seen from above (drawn from colour slide). Note the widely spread lateral arms (III) and tentacles (T) that support the anterior part of the animal and prevent it from rolling sideways. The drooping fins may provide additional support for the mantle (fully spread fins represented by dotted lines).

mewhat misleading, because the capsules are those of *L. vulgaris* if they were really drawn at natural size).

The large ovum and large hatchling suggest that *L. forbesi* would be suitable for aquaculture, especially in relation to year round provision of squids needed for giant axon studies and other biomedical research (Hanlon *et al.*, 1985). Identification of egg masses collected in the field for rearing projects has sometimes proven difficult, especially where *L. forbesi* co-occurs with *L. vulgaris* (Hanlon, pers. comm.).

This paper presents some observations on live *L. forbesi*, and characteristics of egg capsules throughout embryonic development. In the northwestern Mediterranean, where these observations were made, the differences between the egg masses of *L. forbesi* and *L. vulgaris* are very distinct confirming the observations of Naef (1923, 1928). They provide a provisional standard for investigations into biological and ecological conditions of areas where co-occurrence of *L. forbesi* and *L. vulgaris* may be accompanied by high variability, in both species, of egg and capsule sizes entailing some overlap.

MATERIAL AND METHODS

Loligo forbesi of various sizes were collected by bottom-trawling at depths between 95 and 105 m, west of the Isle of Embiez, 43°05'N, 05°40'E (cf. Boletzky & Mangold, 1985). On 23 November 1982, a few adult individuals were recovered alive. They were kept in tanks on shipboard and lived for more than a day. After their death, two egg capsules were found and taken from the tank. These were immediately photographed and measured. From 26 November onward, in the Banyuls laboratory, one capsule (identified here as « capsule 1 ») was suspended in a tank with running sea water under normal day and night conditions of light, together with a capsule of *Loligo vulgaris* at a very early developmental stage (Fig. 2 A-F). The second *L. forbesi* capsule (« capsule 2 ») was maintained in running sea water in an underground laboratory under feeble but constant light. Sea water temperatures (Fig. 3) were similar during the first 40 days of observations. Thereafter temperatures were 0.5 to

1.5°C higher for capsule 1. Embryos were taken at intervals from capsule 2 (Fig. 2G), while capsule 1 was left intact. Additional observations were made on egg capsules identified as those of *L. forbesi*, which were taken in the Banyuls area in June 1985.

OBSERVATIONS

Adult behaviour

One pair of large *L. forbesi* survived for nearly 36 hours in the shipboard tank. They settled on the bottom of the tank in a characteristic position, resting on their widely spread lateral arms and tentacles (Fig. 1), similar to the attitude described in *Illex illecebrosus* (Bradbury & Aldrich, 1969). The female released two egg capsules that were discovered after the death of the animals.

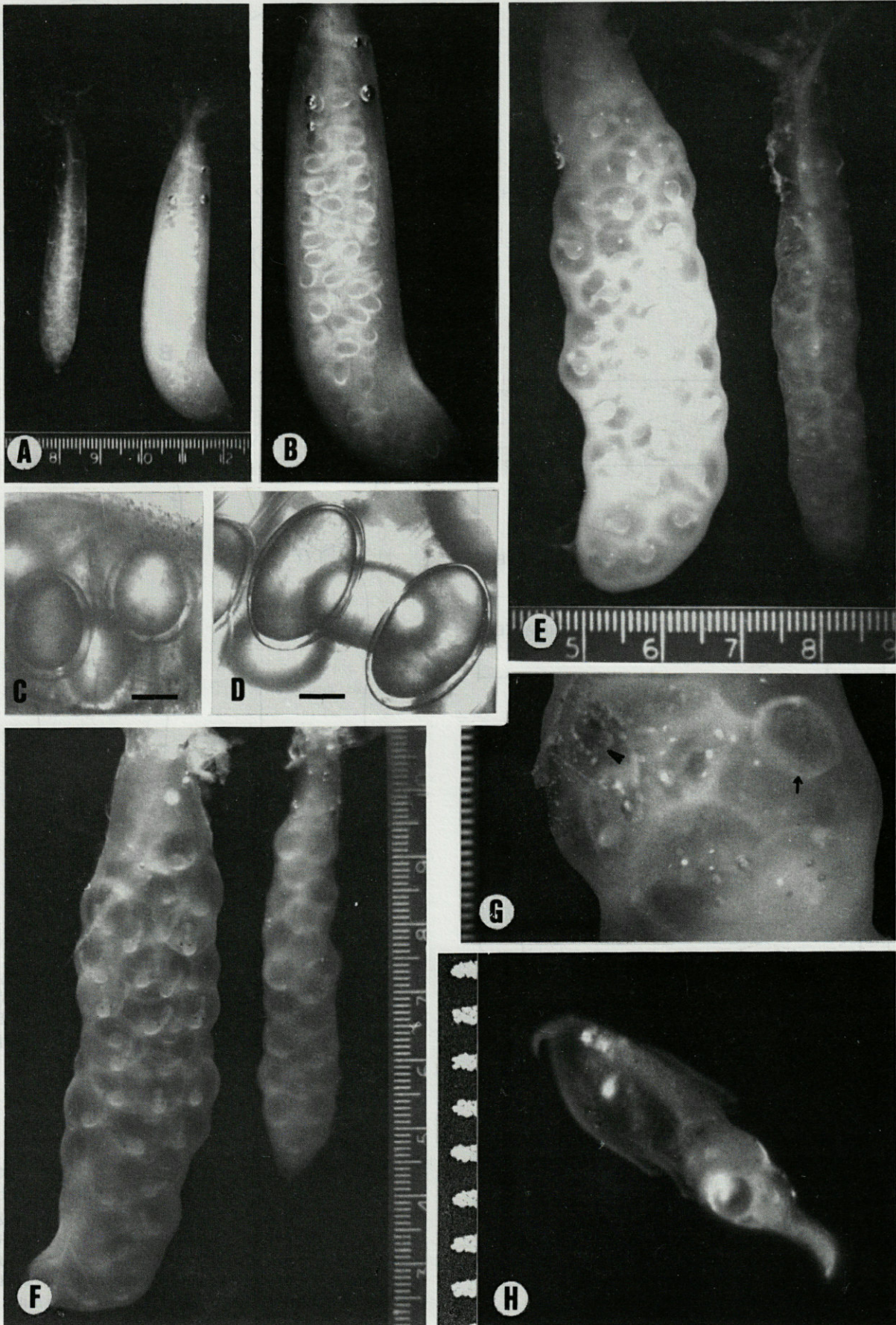
Ovum size and shape

The newly laid eggs of *L. forbesi* varied from 3.0 x 1.8 to 3.4 x 2.0, the majority measuring about 3.2 x 1.9 mm. The diameter of the egg is thus approximately 60 % its length (Fig. 2 D). These eggs are markedly more elongate in shape than those of *L. vulgaris* (Fig. 2C) that measured 2.0 - 2.2 mm in length, with a diameter of 1.5 - 1.6 mm (i.e. 70 to 80 %, with a majority around 75 % of length). This difference in shape tends to disappear after fixation as demonstrated by Naef's (1928) measurements, which gave 3.3 x 2.4 and 2.2 x 1.6 mm for the eggs of *L. forbesi* and *L. vulgaris* respectively, the egg diameter thus representing 73 % of the egg length.

Chorion size and capsule dimensions

In newly laid eggs the chorion surrounds the ovum rather tightly. Due to water uptake from the surrounding jelly, the perivitellin fluid greatly increases in volume during embryonic development (Fig. 3 A). At all stages, the chorion diameter of *L. forbesi* eggs is larger than that of *L. vulgaris* eggs at similar developmental stages, in relation with the larger size of the embryo in *L. forbesi* (Fig. 3 E, F,

Fig. 2. — A, *L. forbesi* egg capsule (« capsule 1 ») on right, 5 days after laying, compared with a similarly early capsule of *L. vulgaris* on left. B, capsule 1 of *L. forbesi* at higher magnification, showing the thick outer layer of spirally coiled nidamental jelly and the dense packing of the eggs around the central axis of the capsule. C, *L. vulgaris* eggs in the capsule shown in A (scale bar = 1 mm). D, *L. forbesi* eggs in the capsule shown in A and B (scale bar = 1 mm); the embryo cap (covering ca 1/3 of the egg) is visible above in the egg at left, below at right. E, the same capsules at 19 days (cf. Fig. 3 A); the whitish jelly layers in *L. forbesi* capsule (at left) are still relatively thick around and between the individual eggs (cf. Fig. 4 A of embryo). F, the same capsules 25 days after laying (cf. Fig. 3 A for temperature); the embryos are approaching the stage shown in Fig. 4 B. G, part of capsule 2 two months after laying; many animals have hatched out already (arrow head indicates hatch opening at the capsule surface, the arrow points at an empty, shrunken chorion). H, newly hatched *L. forbesi* (cf. Fig. 4 D) seen through the aquarium window, in midwater.



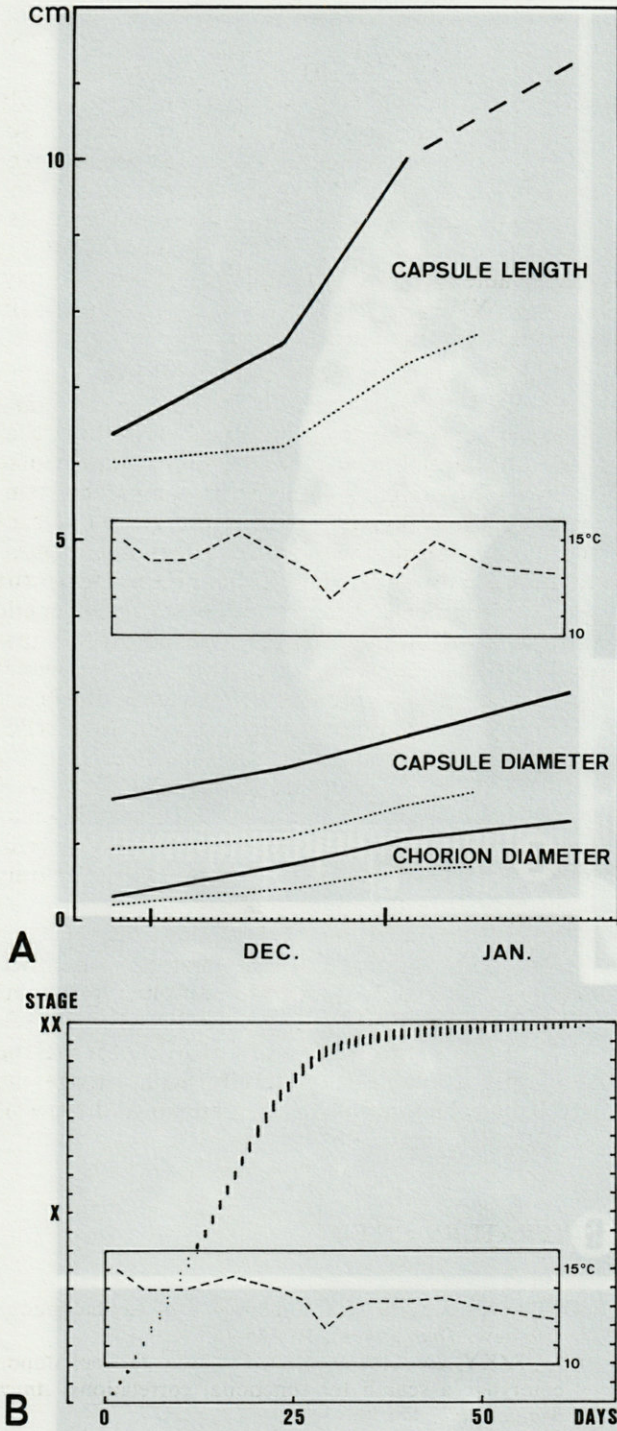


Fig. 3. — A, change in dimensions of capsules throughout embryonic development of *L. forbesi* (capsule 1)(solid line) and *L. vulgaris* (dotted line). Temperature changes are shown inset. The capsule length of *L. forbesi*, in late stages of embryonic development, could only be roughly estimated because of mortality of many embryos (see text). B, course of embryonic development of *L. forbesi*, capsule 2, temperatures shown inset. Embryonic stages of Naef (1928) are plotted by approximation only. By day 62, about one half of the remaining embryos (i.e. excluding those sampled at earlier stages) had hatched; the last hatched two days later.

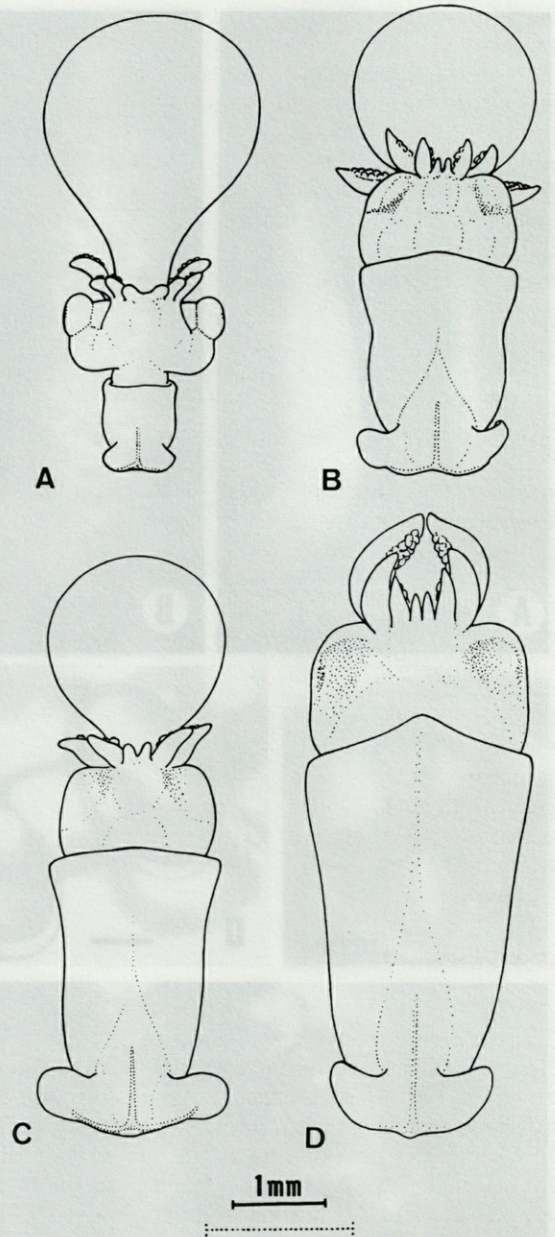


Fig. 4.— *L. forbesi*, capsule 2 (cf. Fig. 3B), specimens drawn after fixation (dorsal view). A, stage XIII-XIV. B, stage XVIII. C, stage XIX. This embryo (without its outer yolk sac) has the size of a newly hatched *L. vulgaris* (cf. Naef, 1928). D, newly hatched, 60 days after laying. The dotted scale bar corresponds to 1 mm at identical stages of *L. vulgaris*, for rough comparison of the size of embryos.

4). Due to the spiral arrangement of the eggs in the common capsule, the larger size of individual chorions in this species results in a markedly larger diameter of the whole capsule. Similarly the capsule length in *L. forbesi* at late embryonic stages strongly increases. However, direct comparisons between the respective length of capsules in *L. forbesi* and *L.*

vulgaris must take account of the original length of the capsule, which varies with the number of eggs enclosed (cf. Discussion). The tightness of the spiral packaging may also differ, so that for a given number of eggs, a capsule may be either longer and thinner or shorter and thicker. These « architectural » features of capsule production (Boletzky, 1986 a) need to be studied on the background of individual variations in gland structure, size and activity among spawning females.

In the present examples, precise measurements of capsule length could not be taken at the very late stages of development, because in capsule 1 an increasing number of embryos, for unknown reasons, degenerated towards the end of development, whereas capsule 2, in which all embryos developed normally, was incomplete due to the regular sampling of embryonic stages.

Hatchling size and behaviour

L. forbesi hatchlings measure ca 4.5 mm in mantle length (Fig. 2 H, 4 D) and thus correspond to juvenile *L. vulgaris* one to several weeks old (Boletzky, 1974, Pl. VIII). They are already rapid swimmers when attacking (forward jetting) or retreating, capable of covering short distances at speeds between 5 and 10 cm per second by sustained backward jetting.

DISCUSSION

The observed difference in ovum size (entailing a marked difference in embryo size at all stages, as shown in Fig. 4) and capsule dimensions appears sufficient to separate *L. forbesi* and *L. vulgaris*. The more elongate form of eggs in *L. forbesi* may allow identification even on eggs falling in the range between 2.2 and 3.0 mm. A detailed analysis of the chromatophore pattern at late embryonic stages (Segawa *et al.*, in press) may also be valuable.

Such identification of species based on the observation of egg masses is important in knowing with which species one is dealing in culture experiments (cf. Introduction); their presence can be taken as a proof of the (at least occasional) presence of that species in a given area, even if adult animals are rarely or never caught (Boletzky & Mangold, 1985), and of their reproductive activity. The presence of sexually mature adults alone is not proof of this activity in the absence of eggs.

In his study on the biology of *Loligo forbesi* in the Plymouth area, Holme (1974) reviewed the literature containing attempts to distinguish egg masses of this species and *L. vulgaris*, including descriptions by LoBianco (1909), Grimpe (1925), and Mangold-Wirz (1963). He found that the number of eggs per

capsule may not be a reliable guide for identification. He quoted the incubation times given by Jecklin (1934) for the embryonic development of *L. vulgaris* as 4 1/2 weeks at temperatures slightly above 14°C, ca 3 weeks at 22.5°C. However, Boletzky (1974) found that this development takes about 40 days at 15°C. Holme's suggestion that the embryonic development of *L. forbesi* may take less than 25 days at temperatures about 14-16°C is conceivable only if hatching occurred prematurely, at stage XVIII or XIX (Fig. 3 B, 4), possibly in response to environmental stress.

The final phase of embryonic development, from stage XVIII to hatching, is very long in *L. forbesi* (see also Segawa *et al.*, in press), whereas the earlier period of development follows a similar time course to that of *L. vulgaris* embryos at comparable temperature (Boletzky, 1974). Thus the greater size of the embryo proper in *L. forbesi* does not in itself result initially in slower development. It is the greatly lengthened period of post-organogenetic growth based on the intensive yolk absorption that leads to the observed increase in developmental time. Whether this produces an increase in flexibility with regard to optimal hatching conditions (Boletzky, 1986 b) remains to be seen. The relatively large body size of embryos at stage XVIII or XIX is still far from the final stage at which hatching may be triggered « normally » to release a fully developed young animal whose yolk reserve is entirely incorporated in the inner yolk sac.

ACKNOWLEDGEMENTS. - The material described here was obtained during the sampling programs CEPHALOPODES-EMBIEZ and CEPHALOPODES-LION. I thank the directors of CIRMED for making ship time available. I gratefully acknowledge the excellent collaboration of the captain and crew of R/V Prof. Georges PETIT.

LITERATURE CITED

- BOLETZKY S.v., 1974. The « larvae » of Cephalopoda : a review. *Thal. Jugosl.*, 10 : 45-76.
- BOLETZKY S.v., 1986a. Encapsulation of cephalopod embryos : a search for functional correlations. *Amer. Malac. Bull.*, 4 : 217-227.
- BOLETZKY S.v., 1986b. Embryonic phase. In : *Cephalopod Life Cycles*, vol. II (P. R. Boyle, ed.). Academic Press Inc. (London) Ltd., pp. 5-31.
- BOLETZKY S.v. & K. MANGOLD, 1985. *Loligo forbesi* in the north-western Mediterranean (Mollusca : Cephalopoda). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 29 (8) : 245-246.
- BRADBURY H.E. & F.A. ALDRICH, 1969. Observations on locomotion of the short-finned squid, *Illex illecebrosus illecebrosus* (Lesueur, 1821), in captivity. *Can. J. Zool.*, 47 : 741-744.
- GRIMPE G., 1925. Zur Kenntnis der Cephalopodenfauna der Nordsee. *Wiss. Meeresunt. Komm. wiss. Unt. dtisch. Meere.*, N.F. Abt. Helgoland, 16 (3) : 1-124.

- HANLON R.T., R.F. HIXON, P.E. TURK, P.G. LEE & W.T. YANG, 1985. Behavior, feeding and growth of young *Loligo forbesi* (Cephalopoda : Myopsida) reared in the laboratory. *Vie Milieu*, 35 : 247.
- HOLME N.A., 1974. The biology of *Loligo forbesi* Steenstrup (Mollusca : Cephalopoda) in the Plymouth area. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 54 : 481-503.
- JATTA G., 1986. I Cefalopodi (Sistematica). *Fauna Flora Golf. Neapel*, 23. monogr. 268 pp., 31 pl.
- JECKLIN L., 1934. Beitrag zur Kenntnis der Laichgallerten und der Biologie der Embryonen decapoder Cephalopoden. *Rev. suisse Zool.*, 41 : 593-673.
- LOBIANCO S., 1909. Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. *Miith. Zool. Station Neapel*, 19 : 513-761.
- MANGOLD-WIRZ K., 1963. Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. *Vie Milieu*, suppl. 13, 285 pp, 4 pl.
- MARTINS H.R., 1982. Biological studies of the exploited stock of *Loligo forbesi* (Mollusca : Cephalopoda) in the Azores. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 62 : 799-808.
- NAEF A., 1923. Die Cephalopoden. *Fauna Flora Golfo Napoli*, 35. monogr., part I, vol. 1, 863 pp., 19 pl.
- NAEF A., 1928. Die Cephalopoden. *Fauna Flora Golfo Napoli*, 35. monogr., part I, vol. 2, 357 pp., 37 pl. (first publ. 1923).
- ROPER C.F.E., M.J. SWEENEY & C.E. NAUEN, 1984. FAO species catalogue. Vol. 3. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries. FAO Fish. Synop., (125) 3, 277 p.
- SEGAWA S., W.T. YANG, H.-J. MARTHY & R.T. HANLON, 1987. An illustrated list of embryonic stages of the eastern Atlantic squid *Liligo forbesi*. *Veliger* (in press).

ACKNOWLEDGMENTS - The material described here was obtained during the sampling programs CEPHALOPODES-EMBRES and CEPHALOPODES-EMBRES. I thank the director of CIRMED for making ship time available. I gratefully acknowledge the excellent collaboration of the captain and crew of R/V Prof. Georges PETIT.

LITERATURE CITED

- BOLETZKY S.V., 1974. The « larvae » of Cephalopoda: a review. *Ital. Zool.*, 10 : 43-76.
- BOLETZKY S.V., 1986a. Encapsulation of cephalopod embryos: a search for functional correlations. *Mar. Biol.*, 91 : 217-227.
- BOLETZKY S.V., 1986b. Embryonic phase. In: *Cephalopod Life Cycles*, vol. II (P. R. Boyle, ed.), Academic Press Inc. (London) Ltd., pp. 2-31.
- BOLETZKY S.V. & K. MANGOLD, 1982. *Loligo forbesi* in the north-western Mediterranean (Mollusca : Cephalopoda). *Revue Suisse de Zoologie*, 29 (8) : 245-246.
- BRADBURY H.E. & F.A. ALDRICH, 1969. Observations on locomotion of the short-finned squid, *Illex illecebrosus* (Lesueur, 1821), in captivity. *Can. J. Zool.*, 47 : 741-744.
- GRIMPE G., 1922. Zur Kenntnis der Cephalopodenlarven der Nordsee. *Wiss. Meeresunt. Komm. west. Länd. Hochsch. N.F. Abt. Helgoland*, 16 (3) : 1-124.
- SEGAWA S. et al. (in press) may also be valuable. (Segawa et al. in press) may also be valuable.
- Such identification of species based on the observation of egg masses is important in knowing which species one is dealing in culture experiments (cf. Introduction); their presence can be taken as a proof of the (at least occasional) presence of that species in a given area, even if adult animals are rarely or never caught (Boletzky & Mangold, 1982) and of their reproductive activity. The presence of sexually mature adults alone is not proof of this activity in the absence of eggs.
- In his study on the biology of *Loligo forbesi* in the Plymouth area, Holme (1974) reviewed the literature containing attempts to distinguish egg masses of this species and *L. vulgaris*, including descriptions by Lofianco (1909), Grime (1922), and Mangold-Wirz (1963). He found that the number of eggs per

INFLUENCE DES CONDITIONS HYDROLOGIQUES SUR LA DYNAMIQUE D'UNE POPULATION PHREATIQUE DE *NIPHARGUS RHENORHODANENSIS* (AMPHIPODE SOUTERRAIN)

*Influence of hydrological conditions
on the dynamics of a subterranean population of Niphargus rhenorhodanensis*

J. MATHIEU *, D. DEBOUZIE ** et D. MARTIN *

* Laboratoire d'Hydrobiologie et Ecologie souterraines, U.A. 367

** Laboratoire de Biométrie, U.A. 243, Université Lyon I, 43 bld du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cédex

DYNAMIQUE DE POPULATION
HYDROLOGIE
AMPHIPODE SOUTERRAIN
NIPHARGUS

RÉSUMÉ - Les déplacements d'une population interstitielle de *Niphargus rhenorhodanensis* vivant dans les canaux de drainage d'une forêt de la Dombes (Ain, France), sont analysés en utilisant des substrats artificiels enterrés dans le sol et disposés en transects. L'étude spatio-temporelle réalisée à l'échelle d'un cycle hydrologique, dans deux canaux, met en évidence une migration des animaux en relation avec les variations du niveau piézométrique. La répartition de *Niphargus* par rapport à la position des transects dans le canal, à celle des substrats et à leur profondeur dans les transects, dépend du volume d'eau libre au-dessus de la surface du sol. La dynamique de la population est donc essentiellement liée aux variations du niveau d'eau, lui-même sous la dépendance du climat.

POPULATION DYNAMICS
HYDROLOGY
SUBTERRANEAN AMPHIPODA
NIPHARGUS

ABSTRACT - Migrations of an interstitial population of *Niphargus rhenorhodanensis*, which live in forest drainage canals, were analysed by means of artificial substrates placed perpendicularly in the canals. The spatial and temporal study of two canals during a hydrological cycle, demonstrate the migration of animals in accordance with water-level variations. The distribution of *Niphargus* in relation to the position of the transects, and the disposition and depth of the substrates, depend on the volume of water above the soil level. The population dynamics directly correlated with water level variations, which in turn depend on the climate.

L'étude de l'évolution spatio-temporelle de toute population présente des difficultés d'ordre technique, liées aux modes de capture et à l'échelle d'échantillonnage. Concernant les populations aquatiques karstiques qui vivent en eau libre, seule une étude temporelle qui n'exprime de façon précise que le transit des animaux, peut être rigoureusement menée par l'intermédiaire de récoltes faites aux exutoires. Le lieu de vie réel ne peut, dans ce cas, qu'être hypothétique (entre autres : Turquin, 1976; Gibert, 1984). En revanche, il est plus aisé d'effectuer une telle étude avec des organismes aquatiques interstitiels lorsque le sédiment n'est pas soumis à des remaniements importants dus aux mouvements

de l'eau. A cette échelle fine de prélèvement, il est possible d'évaluer la structure spatio-temporelle des populations (Gibert *et al.*, 1981; Dole et Chessel, 1986; Marmonier et Dole, 1986).

La population interstitielle de *Niphargus rhenorhodanensis* étudiée ici vit dans les canaux de drainage d'un sol forestier hydromorphe dont les caractéristiques hydriques, liées à la succession des saisons, contraignent les individus à un enfouissement de 6 à 8 mois durant les périodes estivale et automnale. On constate que lorsque le niveau piézométrique remonte, ils suivent son déplacement et viennent évoluer dans l'eau libre à la surface du sol.

Il est possible d'évaluer *in situ* cette population phréatique par le dénombrement des animaux capturés à l'aide de petits récipients simplement enfoncés dans le sédiment. Mais, ce mode d'échantillonnage ne permet d'effectuer les prélèvements que de façon superficielle sans appréhender la répartition tridimensionnelle des animaux et la distribution de leurs différentes classes d'âge avec la profondeur. Pour résoudre en partie ces problèmes, nous échantillons la population à l'aide de « substrats artificiels » directement implantés dans le sédiment.

Les premiers résultats (Mathieu *et al.*, 1984) ont permis de décrire l'activité migratoire de *Niphargus* et la répartition des classes d'âge des organismes en fonction des variations du niveau d'eau dans les canaux. L'objectif du présent travail est la description fine des structures spatio-temporelles observées, par l'intermédiaire de l'abondance des individus, à l'échelle de quelques centaines de mètres et d'un cycle hydrologique.

MATERIEL ET METHODES

Les échantillons de *Niphargus rhenorhodanensis* sont récoltés dans les canaux de drainage de la forêt de Chassagne à Chalamont (Ain, France) au moyen de « substrats artificiels » (fig. 1) mis en place dans ces canaux.

L'ensemble des conditions expérimentales est exposé dans Mathieu *et al.* (1984); l'essentiel peut-être résumé ainsi :

— les substrats sont maintenus dans des tubes crépinés, en métal, de 60 cm de haut et de 10 cm de diamètre interne. Les trous de la crépine ont un diamètre de 9 mm environ;

— les supports des substrats artificiels (« paniers ») destinés à être insérés dans les tubes précédents, sont de petits cylindres de grillage galvanisé (maille de 6 mm) dont le diamètre externe est de 10 cm et la hauteur, soit de 10 cm, soit de 20 cm. Chacun est pourvu d'un fond grillagé et d'une anse pour faciliter son retrait hors du cylindre crépiné. Ces « paniers » sont remplis d'un substrat à base de granules d'argile expansée et d'argile du sol pris sur place;

— chaque cylindre crépiné enfoncé dans le sol reçoit, depuis le fond jusqu'à sa partie supérieure qui se trouve au niveau de la surface du canal, un « panier » de 20 cm de haut et 2 « paniers » de 10 cm de haut remplis uniquement d'argile comme précédemment puis, de 2 « paniers » de 10 cm de haut avec de la litière de feuilles incorporée à ce mélange.

La disposition dans l'espace est la suivante : 6 transects de 5 cylindres sont répartis dans 2 canaux voisins (« 1° et 2° secteurs »)(fig. 2). Chaque série de

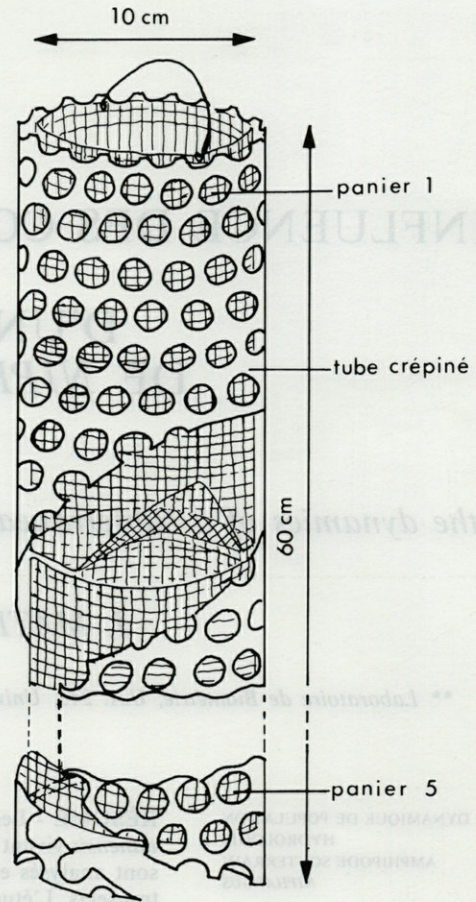


Fig. 1. — Schéma du substrat artificiel.
Schematic presentation of artificial substrate.

cinq cylindres constitue un transect de canal :

- les tubes extrêmes (Fd et Fg) ne sont, sauf exception, jamais immergés;
- les tubes placés sur les bords du canal (Bg et Bd);
- enfin, un tube au centre du canal (C).

Le fractionnement vertical des « paniers » permet de connaître de façon relativement précise la répartition en hauteur des différentes strates de la population.

Pour chacun des 2 secteurs, les relevés ont été effectués tous les mois, à partir de janvier 1984, avec un décalage de 2 semaines entre eux. Pour le secteur 1, les prélèvements ont eu lieu les 24/01, 29/02, 28/03, 25/04 et 23/05; pour le secteur 2, les 8/02, 13/03, 11/04, 9/05 et 6/06. Les substrats restent un mois en place avant d'être retirés. Les 75 « paniers » d'un secteur sont ramenés au laboratoire où les *Niphargus* sont séparés par lavage du substrat, sexés et mesurés.

Les données, mises sous la forme de deux tableaux de 75 lignes (les « paniers »), et de cinq colonnes (les dates), sont traitées, secteur par secteur, par l'analyse factorielle des correspondances (AFC). Sur les cartes factorielles retenues, il est possible de délimiter des groupes de lignes au profil

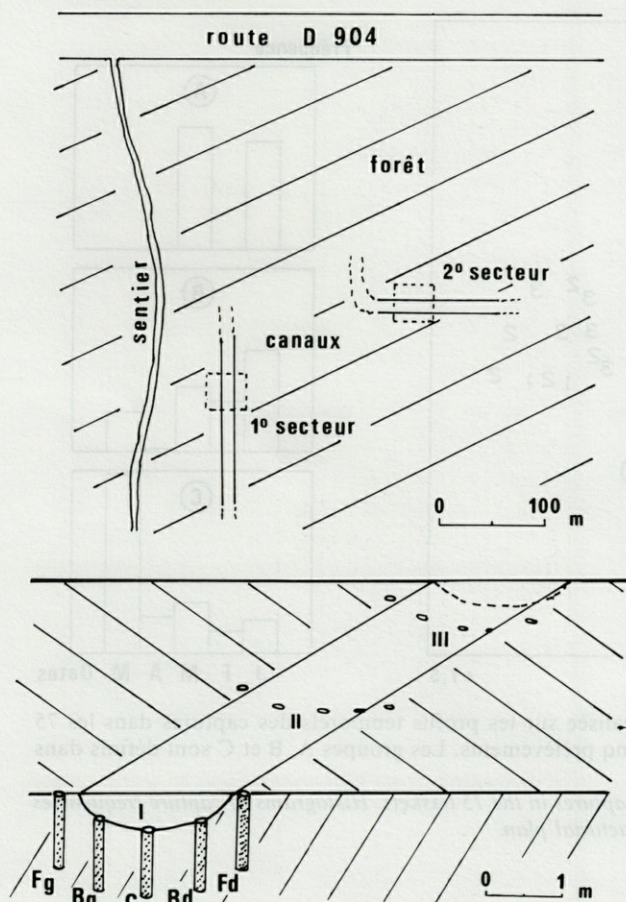


Fig. 2.— Emplacement des deux secteurs d'étude dans la forêt de Chassagne à Chalamont (Ain, France), et disposition d'un transect de substrats dans un canal (modifié d'après Mathieu *et al.*, 1984). I, II, III = n° des transects. Fg, Bg, C, Bd, Fd = position des cylindres dans les transects.

*Location of the 2 sectors, studied in the Chassagne Forest located in Chalamont (Ain, France), and disposition of substrate transects (modified from Mathieu *et al.*, 1984). I, II, III = n° of transects. Fg, Bg, C, Bd, Fd : position of cylinders in the transects.*

temporel identique ou très proche. Les correspondances entre ces groupes et les trois variables qui ont défini le plan expérimental (transect, position dans le transect et profondeur), sont recherchées dans des tables de contingences.

RESULTATS

Cas du secteur 1

L'AFC montre une bonne structuration des données, comme en témoignent les valeurs élevées des corrélations canoniques (0,72 et 0,57 pour les axes F1 et F2). Ces deux premiers facteurs, qui repré-

sentent 67 % de l'inertie totale, correspondent aux captures abondantes enregistrées en janvier, mars et mai : 87,7 % de l'ensemble (504/575). Le facteur 3 correspond aux captures de février qui ne représentent que 7 % du total.

L'examen du premier plan factoriel F1 x F2 et des données brutes de captures permet de séparer les « paniers » en trois groupes (fig. 3). Le groupe A (31 paniers) renferme tous les cas où des captures n'ont eu lieu qu'en janvier et mars; dans les deux autres groupes, des captures sont notées à chaque date; elles sont fortement dominantes en mai dans le groupe C (24 cas) et dominantes en janvier et février pour le groupe B (20 cas) qui est intermédiaire entre les deux autres. En outre, les captures d'avril sont spécifiques au groupe C.

Quelle est l'influence du protocole expérimental (transect, profondeur et position dans le transect) sur ce découpage ? La figure 3 et la table de contingence correspondante montrent que les trois transects ne se différencient pas dans le premier plan factoriel (la même conclusion s'applique aux facteurs 3 et 4). L'importance écologique de ce résultat sera discutée ultérieurement. La correspondance entre les trois groupes et la profondeur apparaissent dans le tableau I.

Tabl. I.— Relations entre la profondeur et les trois groupes définis par l'AFC. Les profils de captures pour chaque groupe sont donnés dans la figure 3. Les trois captures exceptionnelles du groupe A aux profondeurs 4 et 5 ont été relevées dans les transects I et II. *Relations between depth and the 3 groups determined by F.A.C. Profiles of captures of each group are given in fig. 3. The 3 uncommon captures of the A group at depths 4 and 5 were seen in transects I et II.*

groupe	profondeur					total
	1	2	3	4	5	
A	15	8	5	2	1	31
B	0	7	5	4	4	20
C	0	0	5	9	10	24

La liaison très marquée entre la profondeur et les groupes exprime celle existant entre profondeurs et dates. Les captures abondantes en avril et mai le sont en eau profonde (groupe C). A l'inverse, le profil du groupe A correspond à une absence de captures profondes au profit des zones superficielles (profondeurs 1 et 2).

A l'image des transects, il n'est pas possible de trouver une relation simple entre les dates, les groupes et la position dans le transect. Les cinq positions peuvent être considérées comme des répétitions, aucune structuration stable n'apparaissant à cette échelle. Il existe cependant quelques hétérogénéités locales comme l'importance des captures en

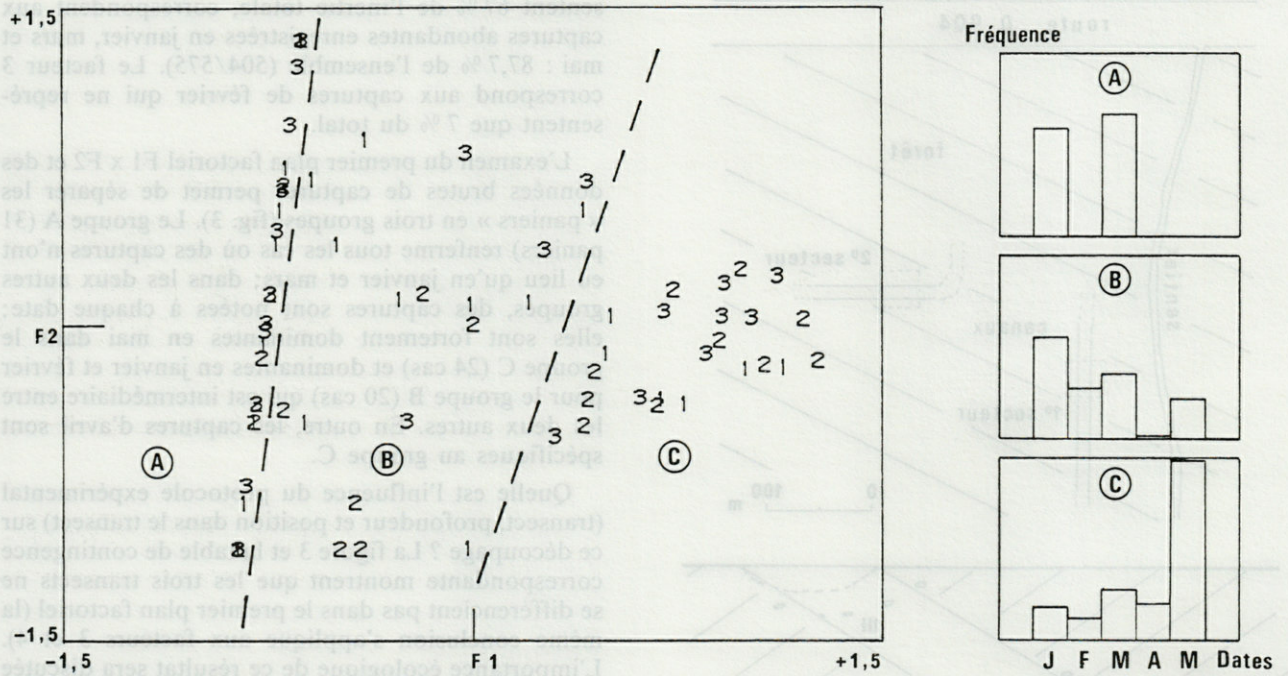


Fig. 3.— Cas du secteur 1. Plan factoriel F1 x F2 de l'A.F.C. réalisée sur les profils temporels des captures dans les 75 paniers. Histogrammes de fréquence des captures au cours des cinq prélèvements. Les groupes A, B et C sont définis dans le plan factoriel.

Sector n° 1. F.A.C. Factorial plan F1 x F2 of the temporal profile of captures in the 75 baskets. Histograms of capture frequencies during the 5 samplings. A, B and C groups are indicated in the factorial plan.

Fig (bord gauche extrême du transect) en janvier : 54 % des captures totales tandis que pour les quatre autres positions, les captures de janvier ne représentent que 17 % du total, le maximum n'étant atteint qu'en mai. Une tendance identique nettement moins marquée toutefois, est observée pour Bg (bord gauche), position la plus proche de Fg.

Cas du secteur 2

Les variations temporelles des récoltes sont nettement moins marquées que celles du secteur 1 : de 15 % des captures totales en avril et juin, à 29 % en février. Seuls les deux premiers facteurs, qui représentent 71 % de l'inertie totale sont écologiquement interprétables. La structuration du tableau est toujours aussi forte (corrélation canonique de 0,78 et 0,60). Les prélèvements enregistrés en juin ne contribuent pas à cette structuration puisqu'ils ne définissent que le quatrième facteur de l'AFC. L'examen du plan factoriel F1xF2 et des données brutes de captures permet de proposer deux groupes aux profils temporels très différents (figure 4). Dans le premier, noté D (26 « paniers »), 98 % des captures sont partagés entre février (74 %) et juin (24 %), alors que dans le groupe E (49 cas), 78 % sont répartis également de mars à mai.

La définition des deux groupes est à nouveau fortement liée à la profondeur (tabl. II).

Tabl. II.— Correspondances entre la profondeur et les deux groupes définis par l'AFC (cf. fig. 4). Correspondence between depth and the 2 groups determined by F.A.C. (cf. fig. 4).

groupe	profondeur				
	1	2	3	4	5
D	14	7	1	2	2
E	1	8	14	13	13

Le groupe D correspond à des paniers situés près de la surface : 14 et 7 pour les profondeurs 1 et 2. Les captures à ces profondeurs ont surtout été effectuées en février et en juin, dates auxquelles l'eau recouvre tout le canal. Par opposition, le groupe E est caractérisé par d'abondantes et uniformes captures aux profondeurs 3, 4 et 5, matérialisant la présence d'eau à ces niveaux. Pour les interprétations ultérieures, la répartition observée conduit à regrouper les profondeurs 3,4 et 5.

Il est également possible de mettre en évidence des relations entre le découpage en groupes et le transect d'une part (tabl.III A), la position dans le transect d'autre part (tabl. III B).

Malgré l'absence de différences significatives au seuil 5 %, on peut noter deux tendances : 1) les captures du groupe D sont d'autant moins abondantes qu'on se rapproche du centre du canal; 2) elles sont plus abondantes dans le transect III que dans

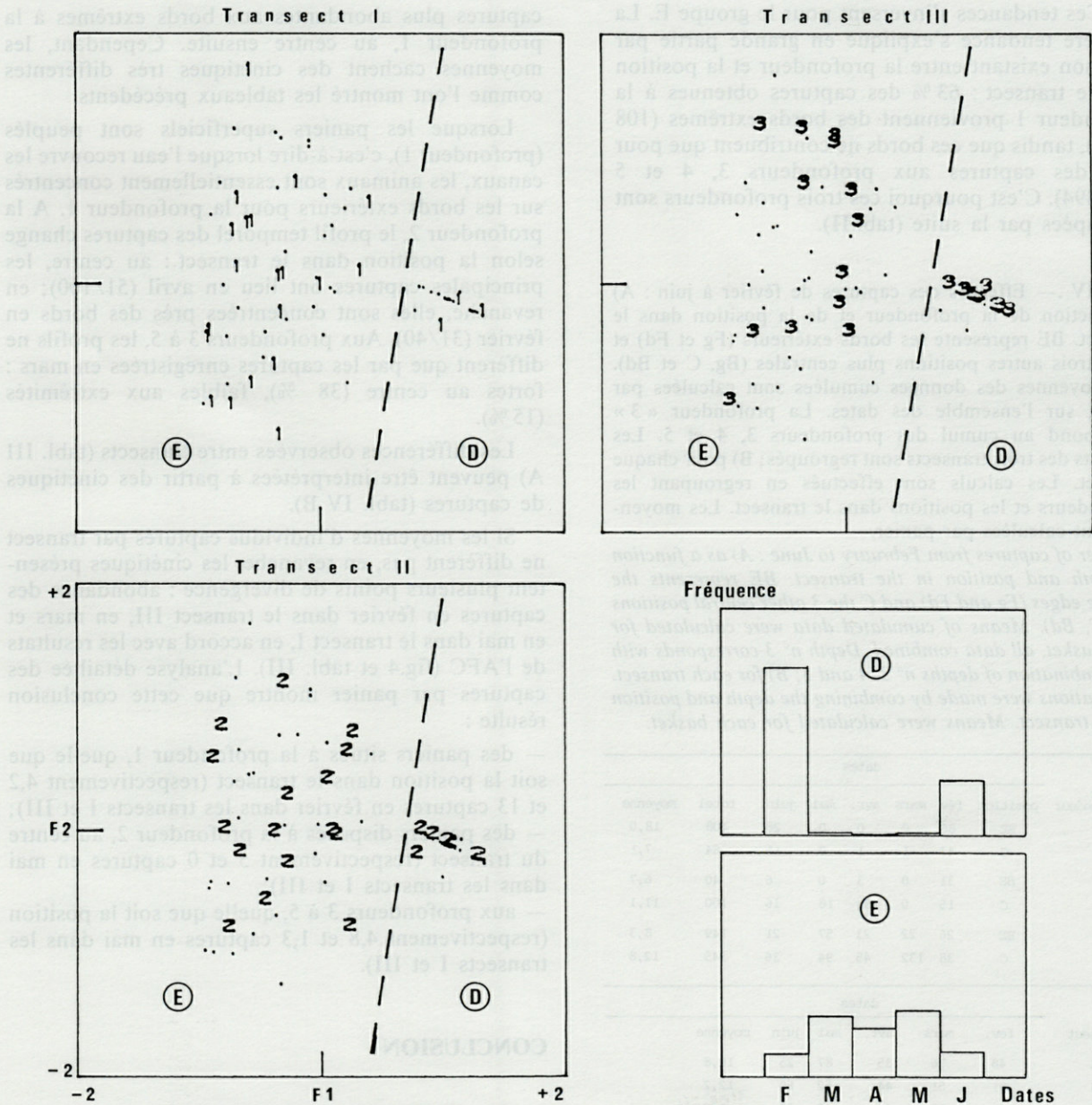


Fig. 4.— Cas du secteur 2. Plan factoriel F1 x F2 de l'A.F.C. réalisée sur les profils temporels des captures dans les 75 paniers. Dans les trois cartes, les points chiffrés (1, 2 ou 3) représentent les paniers des transects I, II et III. Histogrammes de fréquence des captures au cours des cinq prélèvements. Les groupes D et E sont définis dans le plan factoriel. Sector n°2, see Fig. 3. In the 3 maps, points (1, 2, 3) represent baskets of transects I, II, III. Groups D and E are determined in the factorial plan.

Tabl. III.— Correspondances entre : A) le transect et les deux groupes définis par l'A.F.C. Les différences observées ne sont pas significatives : $X^2 = 4,35$; ddl = 2; $P = .11$; B) la position dans le transect et les deux groupes définis par l'A.F.C. Les différences observées ne sont pas significatives : $X^2 = 2,59$; ddl = 4; $P = .63$.

Correspondence between : A) transect and the 2 groups determined by F.A.C. There is no significant difference; $X^2 = 4,35$; ddl = 2; $P = .11$; B) position in the transect and the 2 groups determined by F.A.C. There is no significant difference : $X^2 = 2,59$; ddl = 4; $P = .63$.

A		transect		
		I	II	III
groupe				
D		5	9	12
E		20	16	13

B		position dans le transect				
		Fd	Bd	C	Bg	Fg
groupe						
D		6	5	3	5	7
E		9	10	12	10	8

le I. Ces tendances s'inversent pour le groupe E. La première tendance s'explique en grande partie par la liaison existant entre la profondeur et la position dans le transect : 63 % des captures obtenues à la profondeur 1 proviennent des bords extrêmes (108 et 172), tandis que ces bords ne contribuent que pour 30 % des captures aux profondeurs 3, 4 et 5 (149/494). C'est pourquoi ces trois profondeurs sont regroupées par la suite (tabl.II).

Tabl. IV. — Effectifs des captures de février à juin : A) en fonction de la profondeur et de la position dans le transect. BE représente les bords extérieurs (Fg et Fd) et C les trois autres positions plus centrales (Bg, C et Bd). Les moyennes des données cumulées sont calculées par panier, sur l'ensemble des dates. La profondeur « 3 » correspond au cumul des profondeurs 3, 4 et 5. Les résultats des trois transects sont regroupés; B) pour chaque transect. Les calculs sont effectués en regroupant les profondeurs et les positions dans le transect. Les moyennes sont calculées par panier.

Number of captures from February to June : A) as a function of depth and position in the transect. BE represents the outside edges (Fg and Fd) and C the 3 other central positions (Bd, C, Bd). Means of cumulated data were calculated for each basket, all data combined. Depth n° 3 corresponds with the combination of depths n° 3, 4 and 5; B) for each transect. Calculations were made by combining the depth and position in the transect. Means were calculated for each basket.

A		dates					total	moyenne
profondeur	position	fév	mars	avr.	mai	juin		
1	BE	80	0	0	0	28	108	18,0
	C	47	1	1	0	15	64	7,1
2	BE	31	0	3	0	6	40	6,7
	C	15	0	51	18	16	100	11,1
3	BE	26	22	23	57	21	149	8,3
	C	38	132	45	94	36	345	12,8

B		dates					moyenne
transect		fev.	mars	avr.	mai	juin	
I		48	76	35	87	25	10,8
II		81	51	44	62	60	12,2
III		101	28	44	20	37	9,2

Le tableau IV A résume la dynamique des captures en fonction des deux variables les plus structurantes : la profondeur et la position dans le transect. Les résultats montrent la très grande sensibilité de *Niphargus* aux variations du niveau d'eau, qui se manifeste soit par la profondeur seule, soit dans l'interaction entre cette dernière et la position dans le transect.

Les effectifs moyens par panier, cumulés sur les cinq dates de captures, varient de 7 à 18 individus selon la profondeur et la position dans le transect. Cette dernière valeur est cependant surestimée par la capture exceptionnelle en février de 38 animaux dans le même panier. On constate une inversion des valeurs moyennes selon la position dans le transect :

captures plus abondantes aux bords extrêmes à la profondeur 1, au centre ensuite. Cependant, les moyennes cachent des cinétiques très différentes comme l'ont montré les tableaux précédents.

Lorsque les paniers superficiels sont peuplés (profondeur 1), c'est-à-dire lorsque l'eau recouvre les canaux, les animaux sont essentiellement concentrés sur les bords extérieurs pour la profondeur 1. A la profondeur 2, le profil temporel des captures change selon la position dans le transect : au centre, les principales captures ont lieu en avril (51/100); en revanche, elles sont concentrées près des bords en février (31/40). Aux profondeurs 3 à 5, les profils ne diffèrent que par les captures enregistrées en mars : fortes au centre (38 %), faibles aux extrémités (15 %).

Les différences observées entre transects (tabl. III A) peuvent être interprétées à partir des cinétiques de captures (tabl. IV B).

Si les moyennes d'individus capturés par transect ne diffèrent pas, en revanche, les cinétiques présentent plusieurs points de divergence : abondance des captures en février dans le transect III, en mars et en mai dans le transect I, en accord avec les résultats de l'AFC (fig.4 et tabl. III). L'analyse détaillée des captures par panier montre que cette conclusion résulte :

- des paniers situés à la profondeur 1, quelle que soit la position dans le transect (respectivement 4,2 et 13 captures en février dans les transects I et III);
- des paniers disposés à la profondeur 2, au centre du transect (respectivement 5 et 0 captures en mai dans les transects I et III);
- aux profondeurs 3 à 5, quelle que soit la position (respectivement 4,8 et 1,3 captures en mai dans les transects I et III).

CONCLUSION

L'ensemble de cette étude faite à partir de l'A.F.C. apporte des renseignements importants, complémentaires à l'analyse décrite par Mathieu *et al* (1984).

En premier lieu, il convient de remarquer que sur un plan numérique global, compte tenu des aléas décrits au sujet du secteur 1, les effectifs globaux entre S1 et S2 sont importants et peu différents, ce qui laisse présumer une répartition relativement homogène de la population pour l'ensemble des canaux de drainage. L'effectif moyen est d'environ 4 individus par litre de substrat (toutes profondeurs confondues), résultat proche de celui trouvé avec l'emploi de pièges.

En deuxième lieu, il apparaît important de souligner l'homogénéité des transects, particulièrement nette pour le secteur 1. En ce qui concerne le secteur 2, les différences tiennent à l'immersion plus ou

moins totale des trois transects dont la disposition altitudinale est très légèrement différente (de l'ordre de 20 cm : le transect I, plus bas, peut être sous l'eau alors qu'au même moment, le transect III reste partiellement exondé, fig. 5B).

Toutefois, l'étude détaillée des interactions a pu montrer pour le secteur 1 la position particulière de Fg dans l'analyse et dans une moindre mesure celle de Bg. La situation de ces substrats par rapport à la configuration des transects explique cette particularité. En effet, la forme de la berge, relativement abrupte dans ce secteur, a obligé à mettre les tubes dans une situation légèrement plus élevée que les autres, ce qui explique la moindre abondance des captures (fig. 5A), à l'exception des prélèvements de janvier.

L'influence du niveau piézométrique (lequel est sous la dépendance du climat précédant la date de récolte) et donc l'influence de la date de prélèvement sont prépondérantes pour expliquer la distribution

des individus dans le substrat. D'une façon générale, ils sont plus abondants à la surface du volume noyé, comme le montre l'étude détaillée de l'interaction profondeur/date. Les résultats se compliquent toutefois si l'on considère l'interaction profondeur/position dans le transect. Les animaux semblent s'éloigner du centre du canal lorsque celui-ci est rempli d'eau. Au contraire, ils semblent s'en rapprocher lorsque le niveau baisse (fig. 5). *Niphargus* pourrait donc fuir les zones d'eau libre pour se réfugier dans les endroits les moins inondés que sont les bords des canaux. En dehors des périodes de hautes eaux, il reste dans le centre du canal où la nourriture est la plus abondante après accumulation de matières organiques, résultats qui ont été confirmés à l'issue d'une deuxième année d'étude.

L'homogénéité des résultats reste cependant remarquable et prouve bien là la sensibilité de la méthode. Les différences observées proviennent donc essentiellement des facteurs profondeur et date, montrant par là que la méthode expérimentale adoptée convient parfaitement pour l'étude de la dynamique de la population de *Niphargus* en fonction de l'hydrologie du système de canaux, lorsque l'aire expérimentale semble homogène.

La méthode utilisant des substrats artificiels convient donc, lorsque le sédiment ne subit pas de modifications granulométriques dans le temps, pour mettre en évidence différentes sortes d'activités de la population étudiée. Un tel type de dispositif reste à tester dans des biotopes remaniés, comme ceux des sédiments fluviaux. En effet, grâce à d'autres méthodes de prélèvements (Bou et Rouch, 1967), il a été possible de montrer l'existence de mouvements verticaux de la faune phréatique en fonction de différentes conditions mésologiques (Dole et Chesnel, 1986). Néanmoins, l'étude dynamique, déjà abordée par quelques auteurs (Bishop, 1973; Hynes, 1974; Khalaf, 1975; Boisson, 1984) de l'évolution de la répartition spatiale de certaines unités systématiques informatives judicieusement choisies, permettrait avec ce dispositif de comprendre la biologie ainsi que les rapports mutuels de groupements faunistiques plus importants soumis à des variations non seulement hydrologiques, mais également granulométriques.

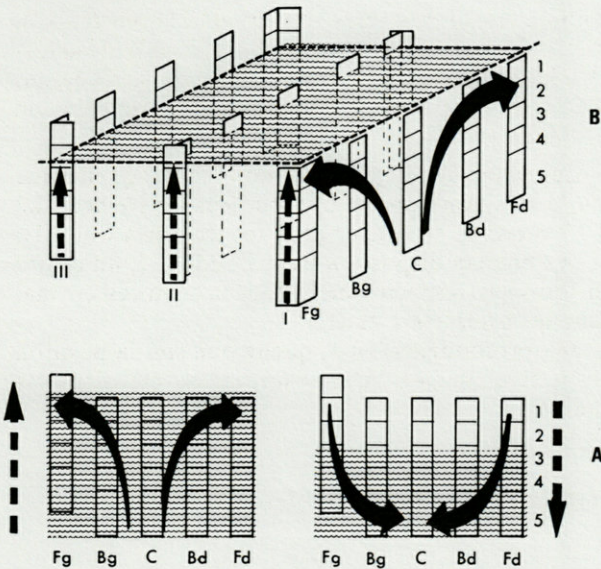


Fig. 5.— Schéma de la colonisation des canaux de drainage par *Niphargus*. La trame matérialise le niveau de la nappe à un moment donné. Les flèches pleines indiquent le mode de colonisation en fonction du mouvement de la nappe d'eau; celui-ci est représenté par les flèches discontinues. I, II, III = n° des transects. Fg, Bg, C, Bd, Fd = position des cylindres dans les transects. 1, 2, 3, 4, 5 = profondeurs.

A - secteur 1 : la disposition particulière de Fg est soulignée

B - secteur 2 : mise en évidence de la différence altitudinale entre les trois transects.

Schematic presentation of colonization of canals by Niphargus. Hatch marks show the water level. Black arrows indicate the colonization at the water level position; this water level modification is represented by discontinuous arrows. I, II, III : n° of transects. Fg, Bg, C, Bd, Fd : position of cylinders in the transect. 1 to 5 : depth. A - sector n° 1 : particular disposition of Fg is pointed out. B - sector n° 2 : altitude difference between the 3 transects is shown.

BIBLIOGRAPHIE

BISHOP J.E., 1973. Observations on the vertical distribution of the benthos in a malaysian stream. *Freshw. Biol.*, 3(2) : 147-156.
 BOISSON J.C., 1984. Etude de l'hétérogénéité des sédiments de cours d'eau par la technique des substrats artificiels : aspects physico-chimiques et biologiques. Th. Doct. Spéc., Université Lyon I, 159 p.
 BOU C. et R. ROUCH, 1967. Un nouveau champ de recherches sur la faune aquatique souterraine. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 265 : 369-370.

DOLE M.J. et D. CHESSEL, 1986. Stabilité physique et biologique des milieux interstitiels. Cas de deux stations du haut-Rhône. *Annls Limnol.*, 22(1) : 69-81.

GIBERT J., 1984. Répartition spatiale de l'Amphipode souterrain *Niphargus rhenorhodanensis* au sein d'un aquifère karstique. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 1739-1743.

GIBERT J., R. GINET, J. MATHIEU et J.L. REYGROBELLET, 1981. Structure et fonctionnement des écosystèmes du haut-Rhône français. IX. Analyse des peuplements de deux stations phréatiques alimentant des bras morts. Actes 2d Int. Symp. Groundwater Ecology, 1978, Blacksburg U.S.A., *Int. J. Speleol.*, 11, 1-2 : 141-158.

HYNES H.B.N., 1974. Further studies on the distribution of stream animals within the substratum. *Limnol. Oceanogr.*, 19 : 92-99.

KHALAF G., 1975. Utilisation de substrats artificiels en eaux courantes pour l'étude de la répartition et la dynamique de colonisation des macroinvertébrés benthiques. Th. Doct. Spéc. Université Lyon 1, 91 p.

MARMONIER P. et M.J. DOLE, 1986. Les Amphipodes des sédiments d'un bras court-circuité du Rhône. Logique de répartition et réaction aux crues. *Sciences de l'eau*, 5 : 461-486.

MATHIEU J., D. MARTIN et P. HUISSOUD, 1984. Influence des conditions hydrologiques sur l'évolution de la structure spatiale et de la démographie d'une population phréatique de l'Amphipode *Niphargus rhenorhodanensis*. Premiers résultats. *Mém. Biospéol.*, 11 : 27-36.

TURQUIN M.J., 1976. Choix d'un traceur biologique dans un système karstique jurassien. *Annls Scient. Univ. Besançon*, 25(3) : 423-429.

Reçu le 25 octobre 1986; received October 25, 1986
 Accepté le 8 décembre 1986; accepted December 8, 1986

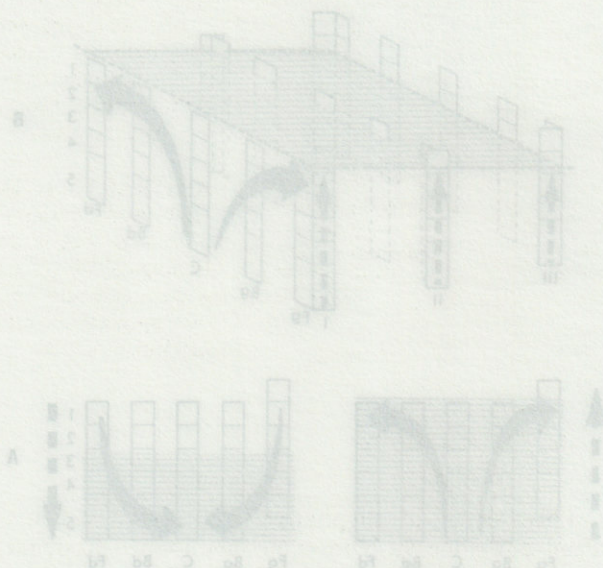


Fig. 2. — Schéma de la colonisation des canaux de drainage par *Niphargus*. La trame matérialise le niveau de la nappe à un moment donné. Les flèches pointent indiquent le mode de colonisation en fonction du mouvement de la nappe d'eau; celui-ci est représenté par les flèches discontinues. I, II, III = n° des transects; Fg, Bg, C, Bb, Fd = position des cylindres dans les transects. I, 2, 3, 4, 5 = populations.

A - section I: la disposition particulière de Fg est soulignée.

B - section II: mise en évidence de la différence altitudinale entre les trois transects.

Zébrure: représentation de colonisation de canaux par *Niphargus*. Hachure montre how the water level position; the water level modification is represented by discontinuous arrows. I, II, III = n° of transects; Fg, Bg, C, Bb, Fd = position of cylinders in the transect. I to 5: depth. A - section n° 1 - particular disposition of Fg is pointed out. B - section n° 2: altitude difference between the 3 transects is shown.

BIBLIOGRAPHIE

BISHOP J.E., 1977. Observations on the vertical distribution of the beetles in a Malaysian stream. *Freshw. Biol.* 1(3) : 147-158.

HOISSON J.C., 1984. Etude de l'hétérogénéité des sédiments de cours d'eau par la technique des substrats artificiels: aspects physico-chimiques et biologiques. Th. Doct. Spéc. Université Lyon 1, 159 p.

BOU C. et R. ROUCH, 1987. Un nouveau champ de recherches sur la faune aquatique souterraine. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 365 : 369-370.

LES BLEPHARICERIDES (DIPTERA) DU MAROC. TAXONOMIE ET ECOLOGIE

*The Net-Winged Midges of Morocco (Diptera : Blephariceridae).
Taxonomy and ecology*

J. GIUDICELLI* et A. BOUZIDI**

* Laboratoire de Biologie Animale-Ecologie, Faculté des Sciences St-Jérôme, 13397 Marseille Cédex 13, France

** Laboratoire d'Hydrobiologie, Faculté des Sciences, B.P. S 15, Marrakech, Maroc.

DIPTERA
BLEPHARICERIDAE
ESPECE NOUVELLE
EAUX COURANTES
HAUT-ATLAS
MAROC

RÉSUMÉ - Au Maroc, les Bléphariceridae, sont représentés par trois espèces endémiques qui sont presque exclusivement cantonnées dans le massif du Haut-Atlas. Une espèce nouvelle du genre *Liponeura* (*L. alticola* n. sp.) est décrite; elle est étroitement apparentée à un groupe d'espèces méditerranéennes. Des informations sur l'écologie des espèces sont apportées. *L. megalatlantica* a une large répartition, ses stades préimaginaux sont fréquents dans les cours d'eau du Haut-Atlas; *L. sirouana* est une espèce rare; *L. alticola* vit aux plus hautes altitudes, au-dessus de 2300 m, dans les torrents froids.

DIPTERA
BLEPHARICERIDAE
NEW SPECIES
RUNNING WATERS
HIGH ATLAS
MOROCCO

ABSTRACT - In Morocco, Blephariceridae are almost exclusively restricted to the High Atlas mountain range. A new species belonging to the genus *Liponeura* (*L. alticola* n. sp.) is described; it is closely related to a mediterranean species-group. Ecological data are also presented. Immature stages of *L. megalatlantica* are widespread and common in the High Atlas streams; *L. sirouana* is a localized and rare species; *L. alticola* occurs in cool headwaters at the highest elevations, up to 2300 m.

1. INTRODUCTION

L'existence de Blépharicérides dans les cours d'eau d'Afrique du Nord a été mentionnée au début du siècle par Alluaud (1923) au Maroc et par Gauthier (1928) en Algérie. La seule étude systématique sur ce groupe dans cette région a été réalisée par Vaillant (1956).

Il décrit 3 espèces :

— *Liponeura gauthieri*, connue seulement d'Algérie, constitue un groupe d'espèces affines avec *L. edwardsiana* Mannheims et *L. bischoffi* Edwards, endémiques corses, et avec *L. bezzii* Bischoff dont l'aire de distribution couvre l'Italie et la Sicile.

— *Liponeura megalatlantica* et *L. sirouana*, cantonnées dans le Haut Atlas marocain, sont voisines d'une espèce européenne à large répartition, *L. brevisrostris* Loew.

Au cours de nombreuses prospections dans les cours d'eau de montagne du Maroc, nous avons récolté les deux espèces découvertes par Vaillant et

nous avons aussi identifié dans notre matériel une espèce nouvelle pour la science qui a pour habitat des torrents froids de haute altitude.

2. DESCRIPTION DE *LIPONEURA ALTICOLA* n.sp.

2.1. Matériel examiné

Holotype ♂, 1 paratype ♂, 2 pupes, 1 larve, Maroc : Haut - Atlas, oued Reghaya en amont du marabout de Sidi Chamharouch, altitude 2310 m (31° 6' N/7° 55' W), 10.VIII.1985.

3 paratypes ♂, 5 pupes, 2 larves, Maroc : Haut-Atlas, torrent de Tougoudadene (affluent de la rive droite de l'oued Ourika), altitude 2600 m (31° 13' N/7° 40' W), 27.VII.1985.

2 paratypes ♂ (*ex pupis*), 2 pupes, 15 larves, Maroc : Haut- Atlas, assif n'Ouarzane (affluent du cours supérieur de l'oued N'fiss) au pied des cascades d'Irhoulidene, altitude 2800 m (31° 5' 47« N/7° 55' 58 »« W), 21.VII. 1985.

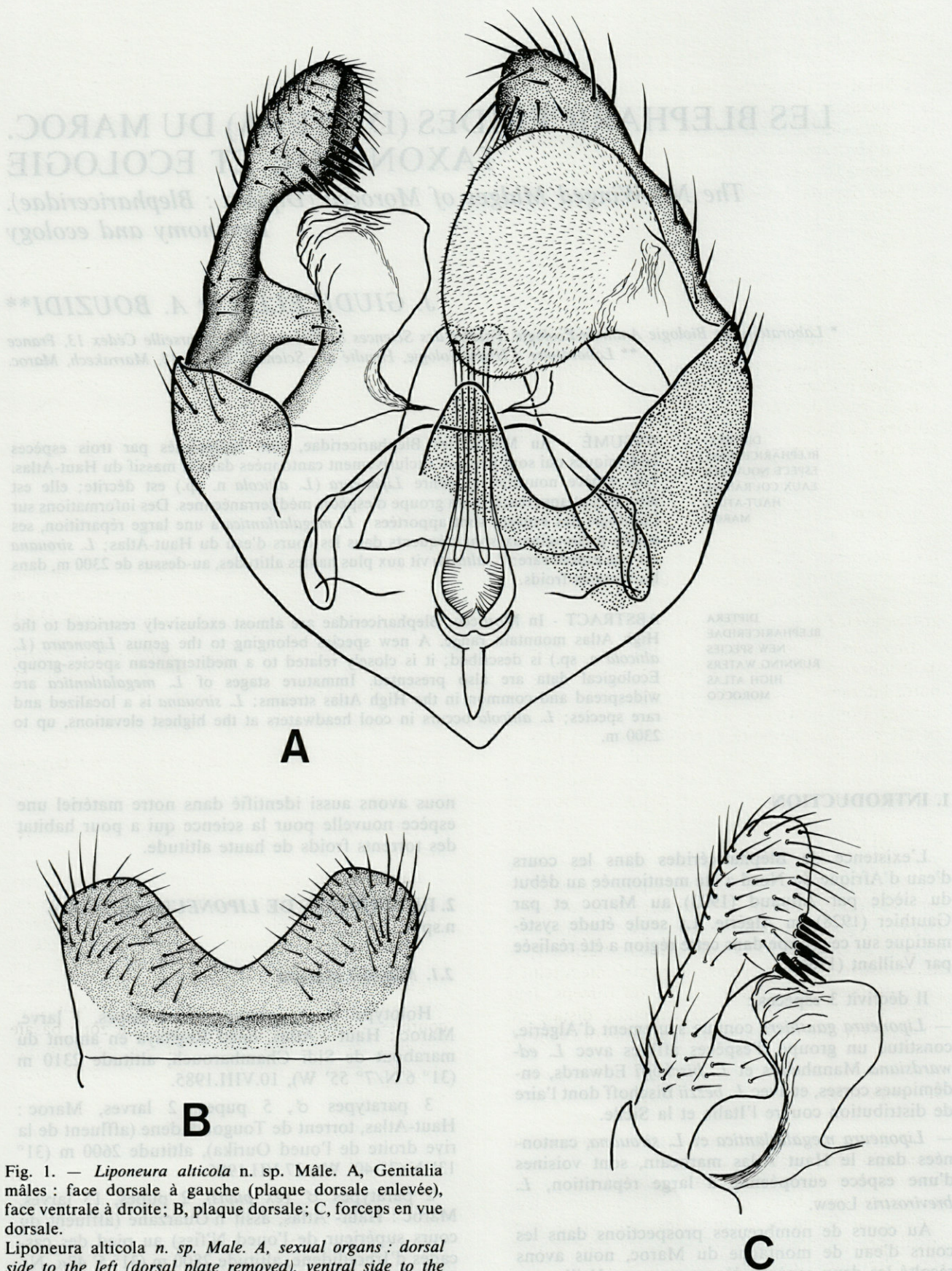


Fig. 1. — *Liponeura alticola* n. sp. Mâle. A, Genitalia mâles : face dorsale à gauche (plaque dorsale enlevée), face ventrale à droite; B, plaque dorsale; C, forceps en vue dorsale.

Liponeura alticola n. sp. Male. A, sexual organs : dorsal side to the left (dorsal plate removed), ventral side to the right; B, dorsal plate; C, forceps in dorsal view.

6 larves, Maroc : Haut-Atlas, assif n'Ouarzane, au niveau du refuge de Lepiney, altitude 3000 m (31° 5' N/7° 58' W), 22.VII.1985.

L'holotype, plusieurs paratypes sont déposés dans la collection J. Giudicelli (Marseille); plusieurs paratypes sont déposés dans la collection du laboratoire d'Hydrobiologie de la Faculté des Sciences de Marrakech; 2 paratypes ♂, 2 pupes, 5 larves sont déposés dans la collection de zoologie de l'Institut Scientifique de Rabat.

2.2. *L'imago mâle* (Fig. 1)

Longueur du corps : 5,7 - 6,4 mm; longueur de l'aile : 7-8 mm; section basale de la nervure M3 + 4 absente. Fronto-clypeus jaune roux, occiput brun. Antennes à 15 articles de couleur noire, sauf l'article 1 et la base de l'article 3 qui sont jaunâtres; les articles 3 à 7 sont étroits et cylindriques, les articles 1, 2 et 8 à 15 sont renflés et presque aussi larges que longs. Pièces buccales réduites, mandibules absentes; labre court et triangulaire, sa longueur représente la moitié de la hauteur de la tête. Pronotum, métanotum et pleures brun roux; mésonotum brun noir. Segments abdominaux brun noir, blancs ventralement. Pattes : coxa, trochanter et base du fémur brun jaune; extrémité du fémur, tibia et tarsi bruns; griffes avec 5-6 épines secondaires.

Genitalia. Plaque dorsale (= 10^e tergite) formée de 2 lobes séparés par une large échancrure en V; bords latéraux presque verticaux. Hypopyge étroit et allongé. Bord postérieur du 9^e sternite présentant une pointe médiane saillante et étroite. Forceps long et faiblement courbé. L'extrémité distale est renflée et tronquée verticalement de sorte qu'elle est aplatie du côté interne; cette face interne porte un groupe de grosses soies spiniformes subterminales. Le forceps est muni d'un processus basal interne saillant, aplati, arrondi à son extrémité, portant 2 ou 3 soies sur la face dorsale et 6 à 8 soies sur la face ventrale. Le lobe ventral du forceps est une large lame ovoïde à contour régulier; son bord distal n'atteint pas l'extrémité du forceps. Les appendices internes (= inner dististyles) sont courts, leur extrémité atteint à peine la base de la partie renflée du forceps; leur partie basale est étroite, leur extrémité distale est dilatée en forme de cuiller et creuse du côté ventral.

2.3. *Pupe* (Fig. 2)

Longueur : 5,2 - 5,6 mm; largeur (mesurée au niveau du 2^e segment abdominal) : 2,4 - 2,5 mm. Coloration générale brun clair. Les granules tégumentaires sont brun clair et peu saillants; leur surface est finement grenue; les plus petits sont circulaires (diamètre : 12-17 µm), les plus grands sont elliptiques (longueur : 22-32 µm). Les granules sont absents du pronotum; sur le mesonotum ils sont

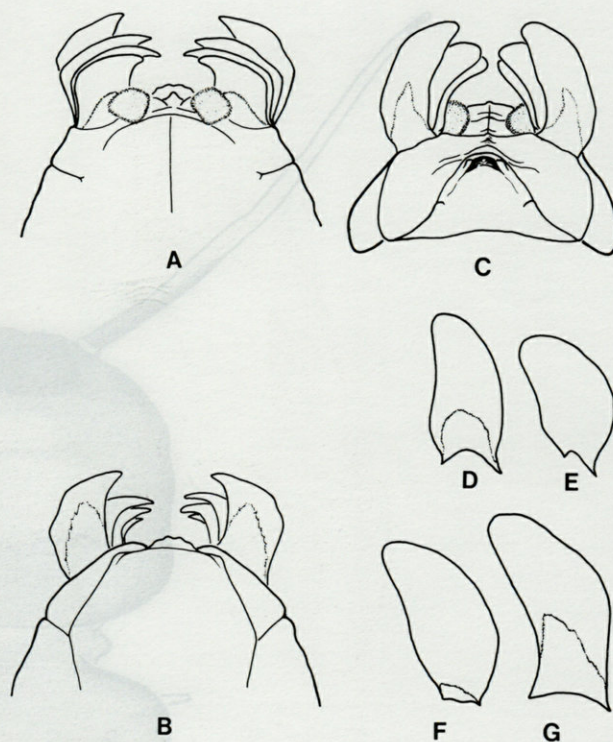


Fig. 2. — *Liponeura alticola* n. sp. Pupa. A, extrémité antérieure en vue dorsale; B, extrémité antérieure en vue ventrale; C, extrémité antérieure en vue frontale; D,E,F et G : lamelles respiratoires.

Liponeura alticola n. sp. Pupa. A, anterior end in dorsal view; B, anterior end in ventral view; C, anterior end in frontal view; D,E,F and G : respiratory lamellae.

disposés dans la partie centrale; sur les tergites abdominaux ils ont une répartition dense et régulière.

Tubercule antérieur (= ocellar turret) peu développé.

Lamelles respiratoires dressées, courbées vers l'intérieur (surtout les lamelles moyennes). La lamelle ventrale est plus longue que les trois autres; la lamelle 2 est plus courte que la 1 et la lamelle 3 est plus longue que la 2. Les lamelles 2 et 3 sont larges dans la partie médiane et étroites à la base; elles sont un peu plus larges et nettement plus courbées que les lamelles externes. La zone basale sclérifiée de la lamelle 1 est sombre et peu étendue. Organes basilaires peu développés, de forme presque cubique.

2.4. *Larve* (fig. 3)

Longueur des individus du dernier stade : 7,8 - 8,2 mm. Coloration générale d'un brun sombre uniforme; divisions intersegmentaires un peu moins sombres; pseudopodes jaunâtres. Sclérites céphaliques noirs. Antennes claires, sombres à l'apex et à

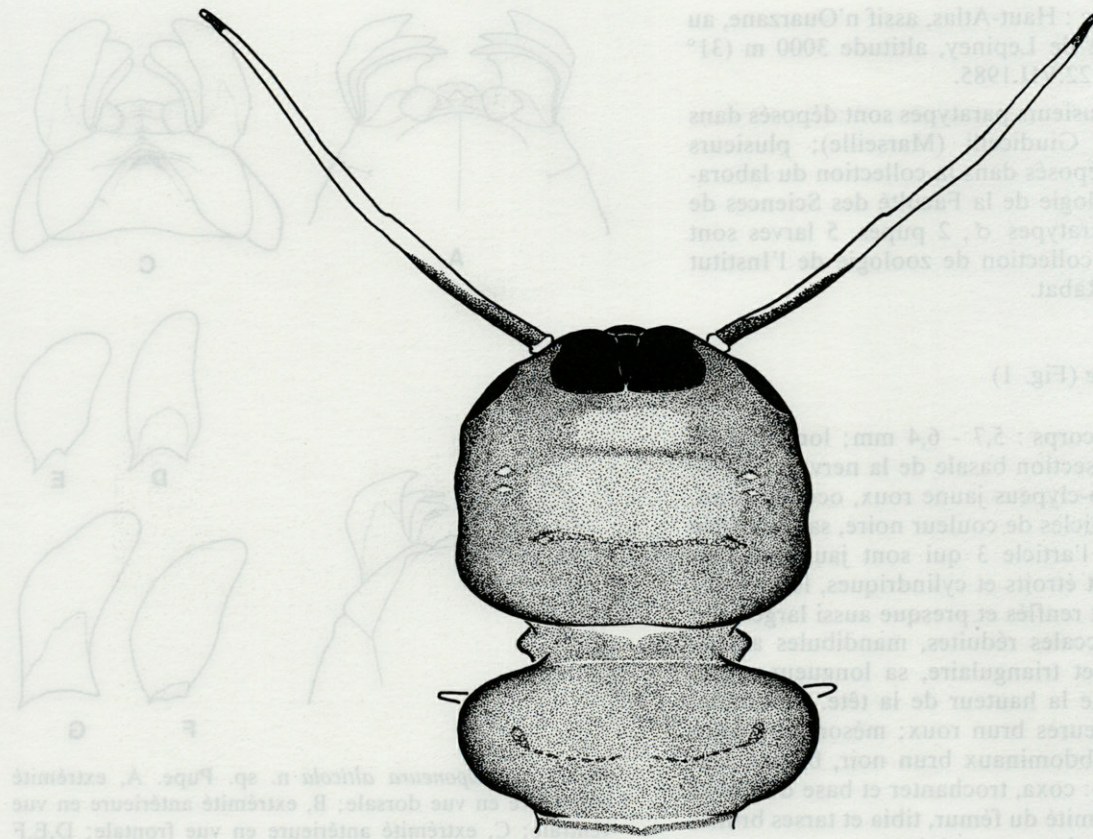


Fig. 3. — *Liponeura alticola* n. sp. Larve, extrémité antérieure en vue dorsale.
Liponeura alticola n. sp. Larva, anterior end in dorsal view.

la base; moins de 1,5 fois plus longues que le premier segment du corps.

Présence de soies noires sur la face ventrale du premier segment et situées au voisinage de la ventouse.

3. REMARQUES TAXONOMIQUES

Liponeura alticola est bien différente des deux autres espèces marocaines par les caractères des genitalia mâles. A l'état de puppe, *L. sirouana* se distingue des deux autres par la taille plus grande de ses lamelles respiratoires et ses organes basiliaires très développés. Les pupes de *L. alticola* se distinguent de celles de *L. megalatlantica* par leurs lamelles respiratoires nettement courbées vers l'intérieur (fig. 2). Des études plus fines (microscopie à balayage) font apparaître d'autres différences, en particulier dans l'ornementation des granules téguementaires (Pl. I).

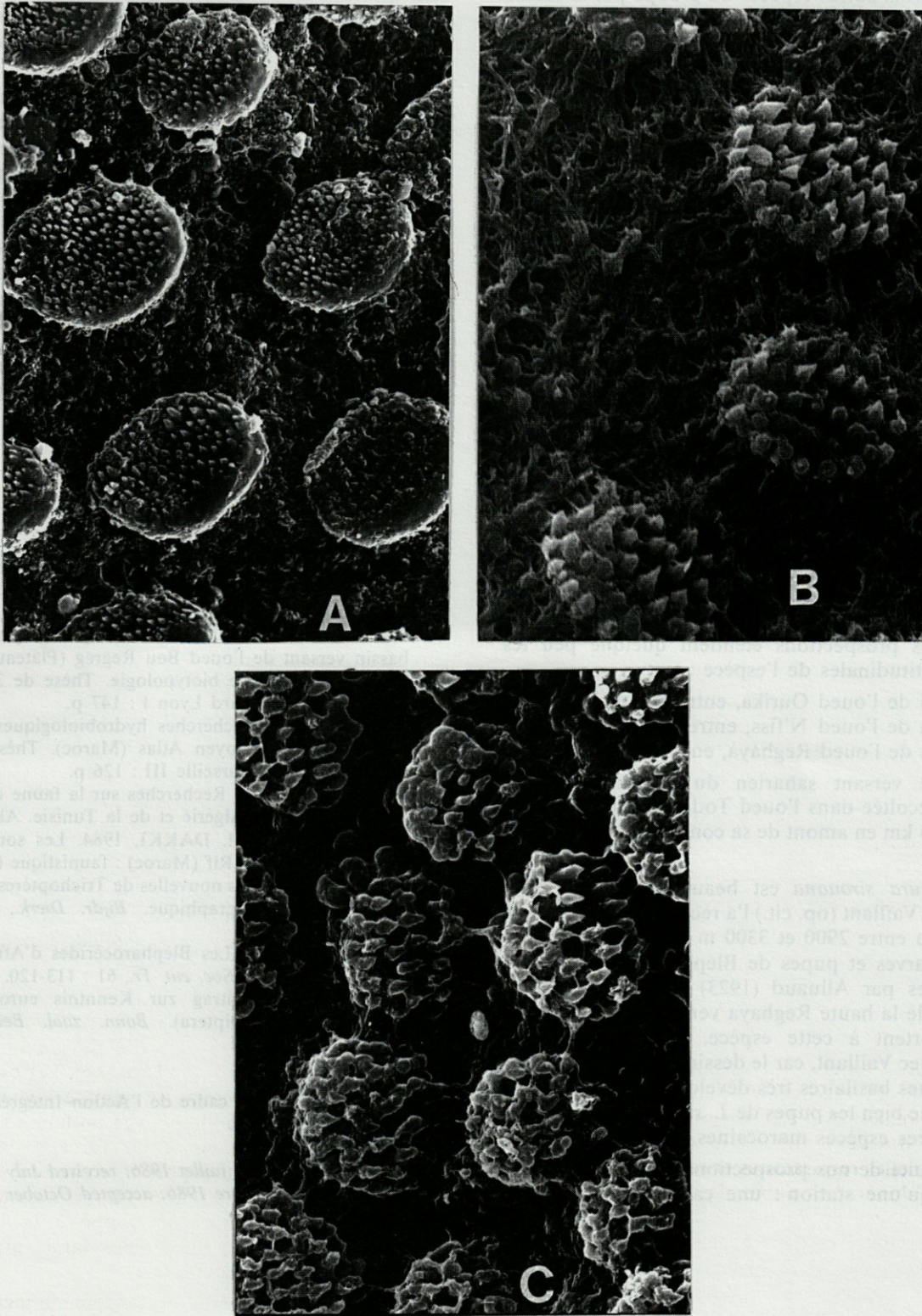
Les larves uniformément sombres de *L. alticola* et de *L. sirouana* sont morphologiquement identiques; celle de *L. megalatlantica* sont remarquables par leur couleur de fond claire avec des dessins gris brun.

L. sirouana et *L. megalatlantica* font partie du

groupe de *L. brevisrostris* Loew, espèce médio-européenne; des représentants de ce groupe (*L. decampi* Giud. & Lav., *L. gelaiana* Giud. & Lav.) existent dans les Pyrénées et en Espagne (Zwick, 1978). On notera aussi l'étonnante ressemblance des pupes de *L. sirouana* avec celles de *L. bilobata* Loew, espèce balkanique.

L. alticola se rattache à un petit groupe d'espèces méditerranéennes comprenant *L. cretica* Zwick (île de Crète), *L. cypria* Zwick (île de Chypre) et *L. nevadensis* Zwick (Sud de l'Espagne). Les caractères communs qui définissent ce groupe sont les suivants : bord distal de l'hypopyge portant un prolongement médian, extrémité du forceps dilatée et tronquée obliquement et portant un groupe de fortes soies spiniformes, présence d'un processus basal interne plus ou moins développé à la base du forceps, lobe ventral du forceps large, appendice interne en forme de cuiller.

D'après la forme du prolongement médian du bord distal de l'hypopyge, des affinités plus étroites apparaissent, d'une part, entre les deux espèces est-méditerranéennes, d'autre part, entre les deux espèces ouest-méditerranéennes : ce prolongement est long et en forme de spatule chez *L. cretica* et *L. cypria*, plus court et pointu chez *L. nevadensis* et *L. alticola*. Néanmoins, l'espèce marocaine se distingue



Pl. I.—Tubercules tégumentaires de la pupe (3e tergite abdominal). A, *Liponeura megalatlantica*; B, *Liponeura sirouana*; C, *Liponeura alticola* (microscopie électronique à balayage).
Integumental tubercles of pupa (third abdominal tergite). A, Liponeura megalatlantica; B, Liponeura sirouana; C, Liponeura alticola (scanning electron microscopy).

bien des trois autres espèces du groupe par la forme générale du forceps et surtout par la présence d'un processus basal interne plus grand sur cet appendice.

4. NOTES ECOLOGIQUES

Au Maroc, les Blépharicérides apparaissent presque exclusivement cantonnés aux torrents et rivières de montagne du Haut-Atlas. Les stations où Alluaud (1923) et Vaillant (1956) ont signalé leur présence sont toutes situées dans ce massif. En dépit de nombreuses prospections réalisées par l'un de nous (J.G.), par Dakki (1979) et par El Agbani (1984), ces Diptères semblent absents du Moyen Atlas et du Plateau Central marocain. Nous connaissons une seule station de *Liponeura megalatlantica* dans le Rif (Giudicelli et Dakki, 1984) : une cascade située sur l'émissaire d'une grande résurgence à Bouadel (alt. 670 m).

Dans le Haut-Atlas, *L. megalatlantica* est le Blépharicéride le plus répandu; Vaillant (op. cit.) l'a recensé dans les principaux massifs de la chaîne (M'Goun et Toubkal) entre 1200 et 2550 m d'altitude. Nos prospections étendent quelque peu les limites altitudinales de l'espèce :

- réseau de l'oued Ourika, entre 900 et 2500 m;
- réseau de l'oued N'fiss, entre 1100 et 2800 m;
- réseau de l'oued Reghaya, entre 1000 et 2700 m.

Sur le versant saharien du Haut-Atlas, nous l'avons récoltée dans l'oued Todra, à 1400 m d'altitude, à 14 km en amont de sa confluence avec l'oued Dadès.

Liponeura sirouana est beaucoup plus rare et localisée. Vaillant (op. cit.) l'a récoltée dans le massif du Siroua entre 2900 et 3300 m d'altitude. Il pense que les larves et pupes de Blépharicérides décrites et figurées par Alluaud (1923) et provenant d'un affluent de la haute Reghaya vers 2500 m d'altitude se rapportent à cette espèce. Nous sommes en accord avec Vaillant, car le dessin de la pupe montre des organes basilaires très développés, caractère qui différencie bien les pupes de *L. sirouana* et celles des deux autres espèces marocaines.

A la suite de nos prospections, nous ne pouvons ajouter qu'une station : une cascade sur un petit

affluent de l'oued Rdat, à 1400 m d'altitude, près du village de Taddert (flanc nord du djebel Tischka); les larves et pupes cohabitent avec celles de *L. megalatlantica*.

Liponeura alticola vit dans les torrents de haute montagne, entre 2300 m et 3000 m, dans le djebel Toubkal, massif le plus élevé du Maroc (point culminant à 4167 m). Elle remplace en amont *L. megalatlantica* dans les torrents à forte pente issus de névés permanents ou de sources. C'est une forme sténotherme froide; les pupes ont été récoltées à la fin juillet et en août dans des eaux dont le maximum thermique journalier est compris entre 7°C et 10°C. Il semble que les caractéristiques de l'habitat de l'espèce affine *L. nevadensis* qui vit dans la Sierra Nevada aux altitudes supérieures entre 2000 et 2400 m (Zwick, 1978), sont identiques à celles de *L. alticola*.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLUAUD C., 1923. Sur la présence au Maroc d'un Diptère de la famille des Blépharicérides. *Bull. Soc. nat. Maroc*, 3 : 23-24.
- EL AGBANI M., 1984. Le réseau hydrographique du bassin versant de l'oued Bou Regreg (Plateau central marocain). Essai de biotypologie. Thèse de 3e cycle, Univ. Claude Bernard Lyon I : 147 p.
- DAKKI M., 1979. Recherches hydrobiologiques sur un cours d'eau du Moyen Atlas (Maroc). Thèse de 3e cycle, Univ. Aix-Marseille III : 126 p.
- GAUTHIER H., 1928. Recherches sur la faune des eaux continentales de l'Algérie et de la Tunisie. Alger.
- GIUDICELLI J. & M. DAKKI, 1984. Les sources du Moyen Atlas et du Rif (Maroc) : faunistique (description de deux espèces nouvelles de Trichoptères), écologie, intérêt biogéographique. *Bijdr. Dierk.*, 51 (1) : 83-100.
- VAILLANT F., 1956. Les Blépharocérides d'Afrique du Nord (Dipt.). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 61 : 113-120.
- ZWICK P., 1978. Beitrag zur Kenntnis europäischer Blephariceridae (Diptera). *Bonn. zool. Beitr.*, 29 : 242-266.

Travail réalisé dans le cadre de l'Action Intégrée franco marocaine AI 82-24.

Reçu le 28 juillet 1986; received July 28, 1986.

Accepté le 14 octobre 1986; accepted October 14, 1986.

REPARTITION DES LARVES DU ROUGET DE VASE (*MULLUS BARBATUS*, L., 1758) LE LONG DE LA COTE CATALANE (Méditerranée occidentale)

*Larval distribution of a goatfish (Mullus barbatus, L., 1758)
off the Catalan coast (Western Mediterranean)*

Ana SABATES et Isabel PALOMERA

Instituto de Ciencias del Mar Pso. Nacional, s/n Barcelona 08003, Spain

MULLUS BARBATUS
LARVES
REPARTITION

RÉSUMÉ - Les auteurs ont étudié la répartition des larves de *Mullus barbatus* récoltées sur la côte catalane, au cours de deux missions réalisées au mois de juillet 1983 et juin 1985. Les larves de cette espèce sont typiquement hyponeustoniques dès les premières étapes de leur développement. Les aires principales de ponte se localisent dans les zones les plus productives influencées par des apports d'eaux continentales. L'aire de répartition des larves devient plus étendue au fur et à mesure que la période de ponte avance. On n'observe aucune distribution préférentielle des tailles des larves en relation avec la profondeur ou avec la distance à la côte.

MULLUS BARBATUS
LARVAE
DISTRIBUTION

ABSTRACT - Spatial distribution of *Mullus barbatus* larvae along the catalan coast during July 1983 and June 1985 is presented. The larvae of this species are typically hyponeustonic from the earliest stages of their development. The main spawning areas are related with the most productive zones influenced by continental waters. The distribution area of larvae becomes wider as the spawning period progresses. The larval size distribution does not seem to have any relationship with coastal distance or depth.

INTRODUCTION

Le Rouget de vase, *Mullus barbatus* L., 1758, et le Rouget de roche, *Mullus surmuletus* L., 1758, sont des espèces très exploitées sur la côte catalane. Les deux espèces sont distribuées le long du plateau continental et leur importance commerciale vient plutôt de leur valeur économique que des quantités de capture (600 Tm en 1983).

Les oeufs et les larves de deux espèces ont été décrites par Montalenti (1937) et Russell (1976). Des expériences de développement en laboratoire ont été effectuées par Menu et Girin (1978-79). Cependant, leur distribution en Méditerranée est mal connue. Il n'existe en effet que quelques citations concernant leur présence parmi l'ichtyoplancton (Aboussouan, 1964; Varagnolo, 1964; Marinaro, 1970; Sardou, 1970; Dowidar, 1974).

L'objectif de ce travail est l'analyse de la distribution et de l'abondance des larves de *Mullus barbatus* en fonction des conditions du milieu afin d'avoir une base pour des recherches ultérieures sur le recrutement de cette espèce le long de la côte catalane.

METHODOLOGIE

Pendant les mois de juillet 1983 et juin 1985 ont eu lieu deux missions sur le plateau continental catalan, depuis le Cap de Creus jusqu'à l'embouchure de l'Ebre. Nos observations concernent les pêches de neuston et de plancton réalisées sur un réseau de stations, élargi jusqu'au bord du talus la dernière année (Fig. 1,A).

Les pêches de neuston correspondant à la mission de 1983 ont été faites avec un filet type David,

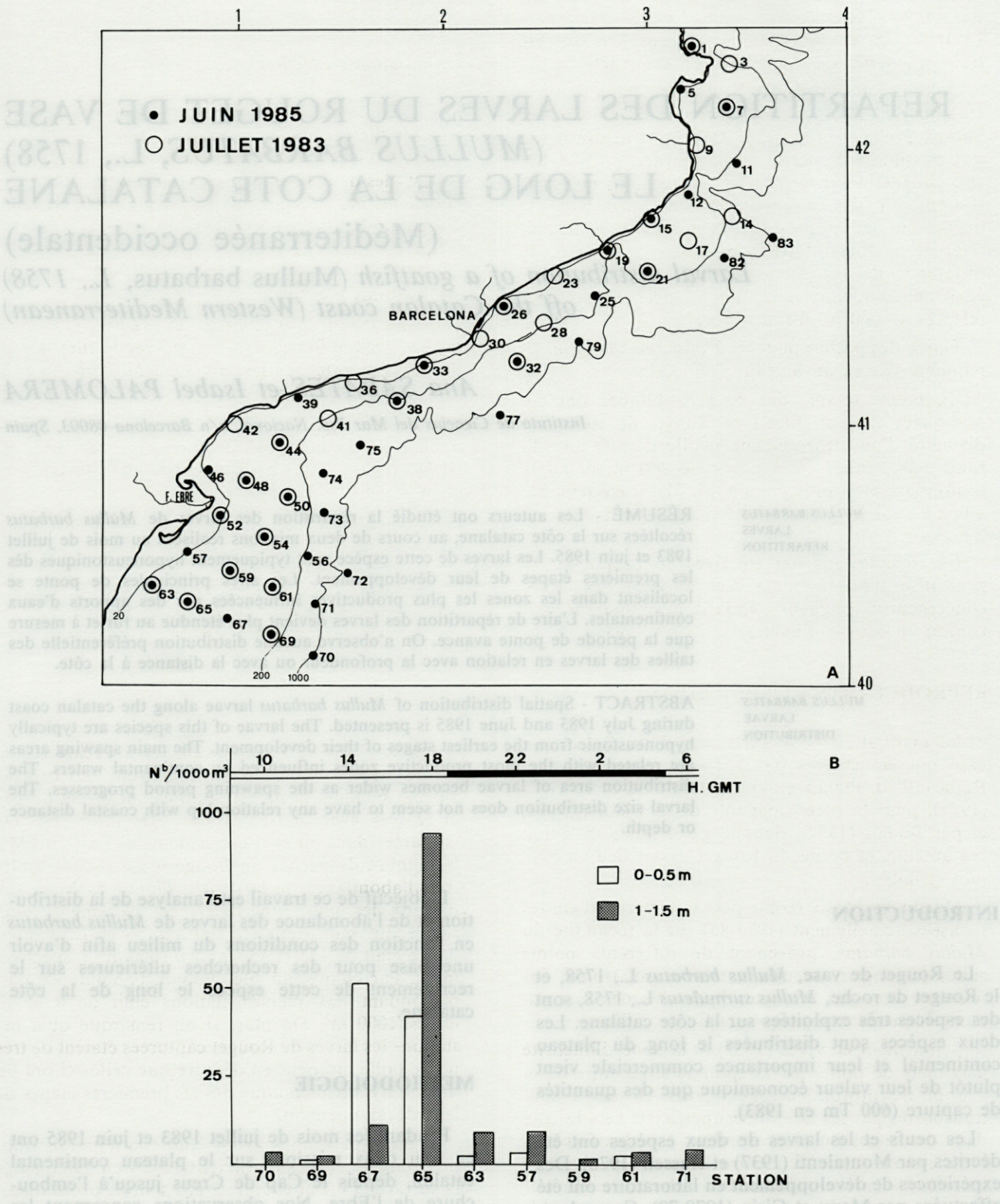


Fig. 1. — A, Carte des stations visitées pendant les deux missions; B, Abondance des larves de *Mullus barbatus*, à deux niveaux de profondeur (0 et 1 m), en relation avec le cycle nyctéméral.
 A, Map of stations sampled; B, Diurnal rhythm occurrence of *Mullus barbatus* larvae at two depth levels (0 and 1 m).

modifié par Hempel and Weikert (1972). Le système comprend 2 filets de 20 x 40 cm d'ouverture frontale, de 300 µm de vide de maille, l'un en surface et l'autre à 20 cm au-dessous; les récoltes ont été traitées comme s'il s'agissait d'un seul filet.

Pour la mission de 1985, un engin plus grand a été utilisé; c'est une modification de celui décrit par Shram, Svelle et Mopsath (1981). La structure rigide a la possibilité de porter jusqu'à 3 filets de 50 x 100 cm. Un filet à 1 m de profondeur, et dans quelques stations, un filet en surface de 300 µm de vide de maille ont été utilisés. Les résultats présentés se réfèrent au filet inférieur, mais une analyse de la différence de capture entre les 2 niveaux a été également poursuivie. Les abondances de larves se réfèrent à 1000 m³ d'eau filtrée.

Durée des pêches pour les 2 missions: environ 20 minutes; vitesse du bateau: 3 noeuds.

En même temps, des pêches obliques ont été pratiquées avec un filet type Bongo, de 40 cm de diamètre d'ouverture et une maille de 300 µm, du fond à la surface ou à partir de 200 m quand la profondeur était plus grande. Le filet a été remonté à une vitesse de 10 m/min, celle du bateau étant de 2 noeuds.

Les échantillons ont été fixés au formol à 5% neutralisé avec du borax. Les mesures des larves concernent la longueur standard, avec une approximation au demi-millimètre.

REPRODUCTION ET MIGRATION

La maturation et le cycle sexuel du Rouget de vase ont été étudiés par Larrañeta et Rodriguez-Roda (1956), Planas et Vives (1956), Suau et Vives (1957), pour la côte espagnole de la Méditerranée, et par Bougis (1952), dans le golfe du Lion. Selon ces auteurs, la ponte du Rouget aurait lieu en mai, juin et juillet.

Martin et Maso (com. pers.), à partir d'études réalisées actuellement (1983-85) sur la fécondité du *Mullus barbatus*, provenant de différents points situés le long de la côte catalane, ont trouvé des femelles avec des ovocytes hydratées dès le commencement de mai jusqu'à la fin de juillet.

Selon Suau et Vives (1957), « la zone d'intensité maximale de ponte à Castellon se situe entre 80 et 120 m de profondeur. Les oeufs et larves sont transportés par les courants superficiels vers la côte dans des zones où la profondeur est plus faible ... l'immersion aurait lieu entre 20 et 40 m, et à ce moment se produit la métamorphose, la couleur changeant du bleu au rougeâtre typique de l'adulte ». Montalenti (1956) suggère un comportement migratoire semblable: les juvéniles pélagiques vont vers la côte dès qu'ils ont 30 mm de longueur et ils commencent à vivre près du fond quand ils atteignent 45 mm.

RESULTATS

Distribution verticale

Les études antérieures sur la répartition des larves en Méditerranée Occidentale (Montalenti, 1956; Suau et Vives, 1957) faisaient seulement référence aux stades de développement supérieurs à 30 mm de longueur, mais les auteurs remarquaient la possibilité d'un habitat neustonique des larves les plus petites. D'autre part, Krakatisha (1963), dans la mer Noire, a mis en évidence la présence des larves de *M. barbatus ponticus* dans l'hyponeuston.

L'analyse des différences de capture de cette espèce avec le filet à neuston et avec le filet Bongo (Tabl. I) montre que les larves de *M. barbatus* sont nettement plus abondantes dans le filet à neuston.

Tabl. I. — Comparaison des présences des larves de *Mullus barbatus* dans les filets à neuston et Bongo pour les deux missions.

Occurrence of Mullus barbatus larvae in Bongo and neuston catches during the two cruises.

	Pêches superficielles (filet à neuston)		Pêches obliques (filet Bongo)	
	Nbre de Stations	Nbre de Stations positives	Nbre de Stations	Nbre de Stations positives
Juillet 1983	28	24	39	1
Juin 1985	36	25	6	1

En juillet, sur les 28 pêches de plancton réalisées, on a constaté la présence de larves de cette espèce dans 24 cas; pendant la même période, sur les 39 pêches effectuées avec le filet Bongo, des larves ont été capturées dans un seul cas seulement. En juin 1985, le nombre de pêches au Bongo a été réduit; toutefois, l'abondance de larves de *Mullus barbatus* aux niveaux les plus superficiels est nettement supérieure. En juin, dans les stations 56 et 72, l'abondance était de 173 et 153 larves/1000 m³, respectivement. Par contre, au filet Bongo, l'abondance correspondant aux mêmes stations était de 0 et 17 larves/1000 m³. De plus, si on remarque qu'à ces stations les larves de Rouget capturées étaient de très petite taille, on peut en déduire que celles-ci ont un habitat hyponeustonique dès les premières étapes de leur développement.

D'autre part, nous avons étudié la microdistribution dans la zone superficielle (2 m) en 1985, entre la surface et 0,5 m et entre 1 et 1,5 m de profondeur. La figure 1B montre que les larves sont plus abondantes dans la couche inférieure (entre 1 et 1,5 m) qu'en surface et qu'il n'y a aucune relation entre la distribution verticale et le cycle nycthéral. Dans un seul cas (l'après-midi), les larves étaient plus abondantes au niveau supérieur.

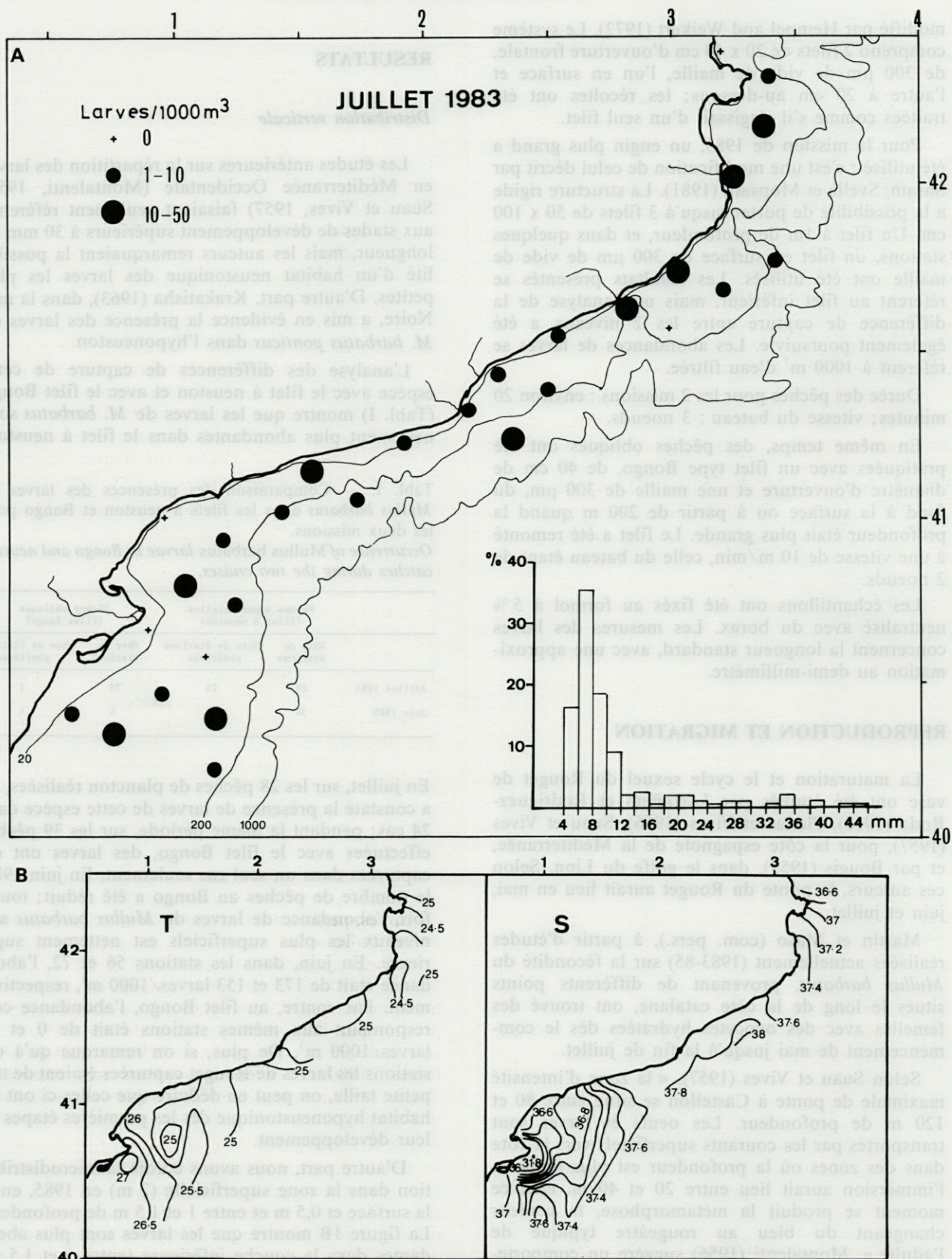


Fig. 2. — A, Distribution et abondance des larves de *Mullus barbatus*, et fréquences des tailles au mois de juillet 1983 (% référés au N^o/1000 m³); B, Température (à gauche) et salinité (à droite) superficielles au mois de juillet 1983.

A, Distribution and abundance of *Mullus barbatus* larvae, and size distribution in July 1983 (% referred to N/1000m³); B, Surface temperature (left) and salinity (right), during July 1983.

**Abondance et distribution
en rapport avec les conditions ambiantes**

Pendant la mission de juillet 1983, les larves de Rouget étaient distribuées dans toute la zone d'étude, même aux stations proches du talus (Fig. 2,A). L'abondance moyenne était de 9,62 larves/1000 m³, avec des valeurs qui oscillaient entre 2 et 41 larves/1000 m³, et les concentrations les plus fortes apparaissaient dans deux stations côtières (Tabl. II). La température de surface à cette époque oscillait entre 27,0 et 24,5°C; elle était légèrement plus élevée dans la zone sud (Fig. 2,B). La salinité variait entre 36 et 38,10 à l'exception de la station située en face de l'Ebre avec une salinité de 31,81 (Fig. 2,B), où on n'a pas trouvé de larves.

Tabl. II. — Abondance relative des larves de *Mullus barbatus* au cours des deux missions.
Relative abundance of Mullus barbatus larvae during the two cruises.

JUILLET 1983			JUIN 1985			
Station	Nbre/1000m ³	Tailles (mm)	Moyenne (mm)	Nbre/1000m ³	Tailles (mm)	Moyenne (mm)
1	0	-	-	0	-	-
3	6	5-19	10,8	-	-	-
5	-	-	-	0	-	-
7	15	6-19	11,9	1	4	4,0
9	17	6-13	8,4	-	-	-
11	-	-	-	1	3	3,0
12	5	5-4	3,0	5	2-4	3,0
14	2	12-13	12,5	0	-	-
15	40	5-11	7,0	1	7	7,0
17	6	8-12	9,5	-	-	-
19	15	6-12	7,4	1	12	12,0
21	0	-	-	2	6-8	7,0
23	2	5,5	5,5	-	-	-
25	-	-	-	1	9	9,0
26	4	6-7	6,5	-	-	-
28	10	5-8	6,7	-	-	-
30	4	8-15	11,5	-	-	-
32	13	6-33	21,2	0	-	-
33	2	44	44,0	4	2-3	2,33
36	41	5-16	7,3	-	-	-
38	2	43	43,0	0	-	-
39	-	-	-	22	2-4	2,92
41	10	7-10	8,7	-	-	-
42	0	-	-	-	-	-
44	3	9-13	11,0	22	2-5	3,35
46	-	-	-	0	-	-
48	19	4-11	6,1	0	-	-
50	3	15-16	15,5	4	3-4	3,83
52	0	-	-	0	-	-
54	0	-	-	2	4-6	5,0
56	-	-	-	173	2-5	3,07
57	-	-	-	9	2-4	3,0
59	6	29-34	31,5	1	3	3,0
61	17	20-44	30,8	3	2-3	2,5
63	6	5-10	7,3	9	2-6	3,33
65	26	4-10	4,9	94	2-4	2,52
67	-	-	-	11	2-9	3,5
69	10	6-9	6,6	2	4-5	5,0
70	-	-	-	3	4	4,0
71	-	-	-	4	3-4	3,5
72	-	-	-	153	2-5	3,15
73	-	-	-	10	2-5	2,87
74	-	-	-	13	2-4	2,77
75	-	-	-	0	-	-
77	-	-	-	0	-	-
79	-	-	-	0	-	-
82	-	-	-	6	3-4	3,6
83	-	-	-	2	4-5	4,0

En ce qui concerne les distributions des tailles au cours de cette mission, le pourcentage le plus élevé correspondait à des larves ayant entre 6 et 8 mm de longueur. Il y avait aussi des larves plus grandes, de même que quelques juvéniles pélagiques, de lon-

gueur comprise entre 12 et 44 mm, mais les pourcentages diminuaient considérablement (Fig. 2,B). On doit remarquer que les larves de *Mullus barbatus* de plus de 20 mm de longueur, sont difficilement identifiables à cause de leur similitude avec celles de *Mullus surmuletus*, et l'absence des caractères distinctifs de l'adulte à ce stade. En considérant que la ponte de cette dernière espèce a lieu un mois avant celle de *Mullus barbatus*, il est probable que parmi ces juvéniles pélagiques, on puisse trouver des individus appartenant aux deux espèces.

En juin 1985, les larves paraissaient distribuées en 2 noyaux différenciés. L'un au sud de la zone étudiée où le plateau continental s'étend jusqu'à 30 milles de la côte, et l'autre au nord, où le plateau est plus étroit. Dans la zone centrale on n'a trouvé que quelques larves à une station près de la côte (Fig. 3,A). La température superficielle était comprise entre 18,0°C et 21,5°C, et comme nous l'avions observé en juillet, on détecte une augmentation de la température à mesure que la latitude diminue. Les valeurs de salinité oscillaient entre 37,0 et 38,1 (Fig. 3,B). En prenant en considération les distributions de température et de salinité superficielles pendant cette période, et la répartition des larves, il a semblé utile d'analyser les résultats obtenus pour les 2 zones, au nord, et au sud de la radiale située en face de Barcelone. Au sud, les larves se trouvaient distribuées dans la plupart des stations, à l'exception de 3 stations côtières proches du delta de l'Ebre (situation qui avait été déjà constatée en juillet 1983). L'abondance moyenne de larves dans cette zone était de 21,56 larves /1000 m³, mais on doit considérer que les concentrations les plus élevées, 153 et 173 larves/1000 m³, apparaissaient dans les stations 56 et 72, situées sur la même radiale, et à une distance considérable de la côte, où le fond était à 123 m et 1.186 m respectivement, c'est-à-dire au bord du talus (Fig. 3,A). Cette grande abondance près du talus et, en plus, la petitesse des tailles des larves qu'on y a capturées, permet de penser qu'il s'agit d'une aire de ponte. Puisque la présence de Rougets adultes sur ces fonds semble douteuse (Vives et Suau, 1956; Haidar, 1970), il est probable que ces larves ont été transportées jusqu'à ces zones par un effet de dérive produit par l'action dispersante du vent. Dans la zone nord, la densité moyenne de larves était de 1,82 larves /1000 m³, avec des valeurs très basses à chaque station et sensiblement inférieures à celles de la partie sud.

Les histogrammes de distribution de fréquences de tailles du mois de juin 1985, ont été considérés séparément dans chacun des 2 noyaux d'apparition (Fig. 3,A). A la partie sud, on peut observer que le pourcentage le plus élevé correspond à des larves de 3 à 4 mm de longueur. Il existe aussi, un nombre considérable de larves de taille comprise entre 2 et 3 mm. Les pourcentages de larves supérieures à 6 mm sont sensiblement plus bas. Les larves de plus de 10 mm sont absentes. Au nord, l'abondance

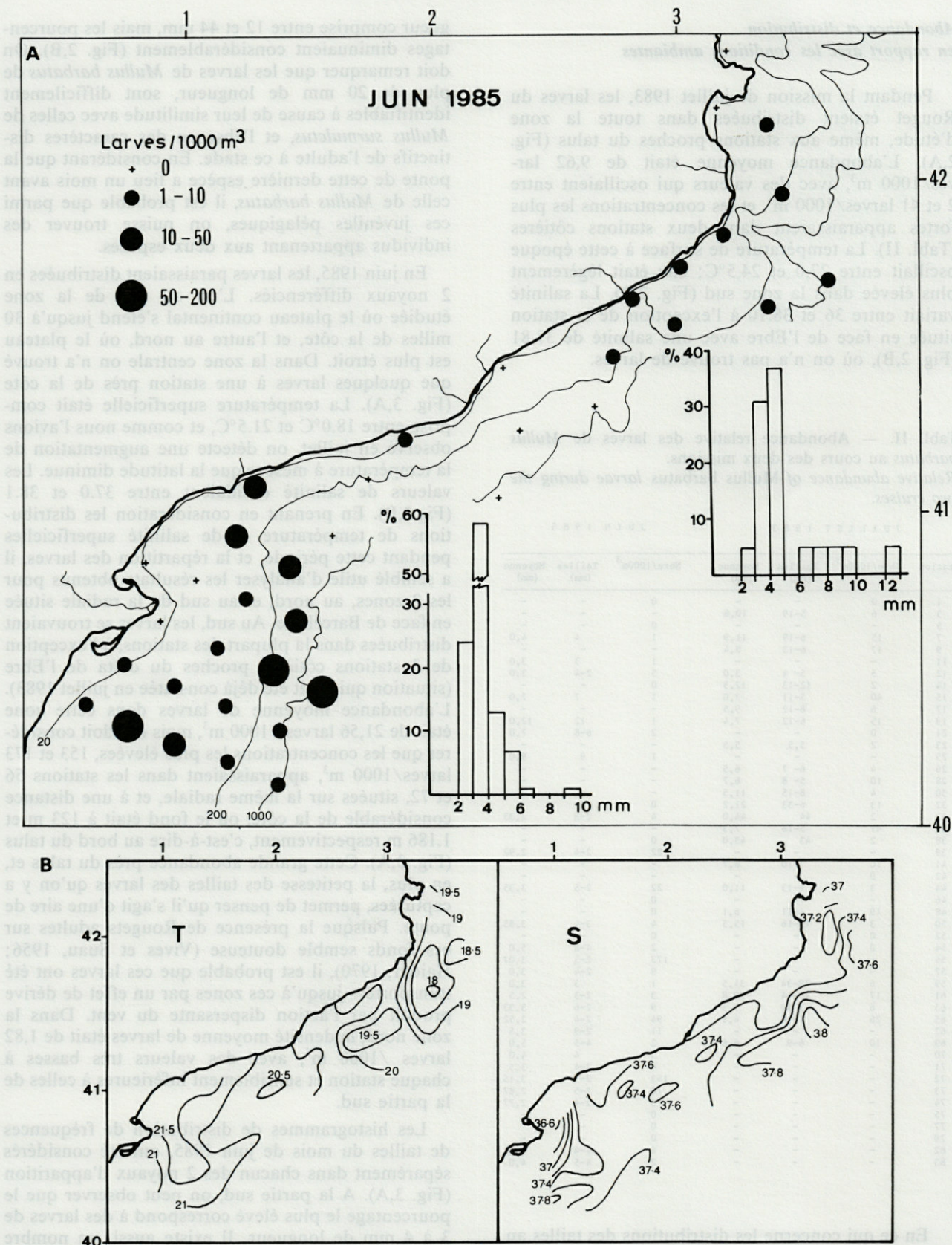


Fig. 3. — A, Distribution et abondance des larves de *Mullus barbatus* et fréquence des tailles pour les deux zones de ponte observées, au mois de juin 1985 (% référés au N^b/1000 m³); B, Température (à gauche) et salinité (à droite) superficielles au mois de juin 1985.

A, Distribution and abundance of *Mullus barbatus* larvae, and size distribution in the two spawning areas, in June 1985 (% referred to N/1000 m³); B, Surface temperature (left) and salinity (right) during June 1985.

maximale correspond à des larves ayant entre 3 à 5 mm de longueur, les autres tailles sont faiblement représentées.

Les larves de petite taille, les plus abondantes pendant cette époque, se trouvent largement distribuées dans toute l'aire prospectée aussi bien dans les stations les plus éloignées de la côte, sur le talus, que dans les zones les plus côtières. Pour constater ce fait nous avons analysé la répartition par tailles sur une radiale, la dernière, où les larves étaient abondantes, présentes à toutes les stations et capturées le même jour (Fig. 4). On observe que les larves ont de 2 à 10 mm, avec une abondance de petites.

très instable à cause de la forte stratification et du débit des fleuves; les eaux d'origine continentale prennent une grande extension dans la couche de surface et les apports d'éléments nutritifs associés constituent un facteur important dans la fertilisation de cette couche superficielle. Cette situation, serait favorable pour le développement et la survie des larves de *Mullus barbatus*, si l'on considère le caractère hyponeustonique observé sur ces larves.

Si l'on compare les résultats de juin 1985 et juillet 1983, bien que la comparaison ne soit pas tout à fait convenable puisqu'il s'agit d'années différentes, il semble qu'au mois de juillet 1983, au fur et à mesure que l'on avance dans la période de ponte, les larves se dispersent sur toute la zone et les densités deviennent assez uniformes dans toute l'aire étudiée.

On n'observe aucune tendance de la distribution des tailles des larves en relation avec la profondeur ou la distance à la côte qui puisse confirmer les hypothèses sur la migration des larves vers la côte; en effet, on rencontre des larves de petites tailles, de même que des larves de grande taille, en aussi grand nombre aux stations côtières qu'à celles situées sur le talus.

REMERCIEMENTS. - Nous remercions nos collègues J. Salat et P. Olivar pour la révision critique du travail. Ces recherches ont été financées par la « Fundacion R. Areces ».

BIBLIOGRAPHIE

- ABOUSSOUAN A., 1964. Contribution à l'étude des oeufs et larves pélagiques des poissons Téléostéens dans le Golfe de Marseille. *Rec. Trav. St. Mar. End.*, 32 (48) : 87-173.
- BOUGIS P., 1952. Recherches biométriques sur les Rougets (*Mullus barbatus* L., *Mullus surmuletus* L.). *Arch. Zool. exp. gén.*, 89 : 57-174.
- DOWIDAR N.M., 1974. Fish eggs and larvae from the Mediterranean waters of Egypt. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 22(7) 39.
- Haidar Z., 1970. L'écologie du Rouget (*Mullus barbatus* L.) en Adriatique orientale. *Acta Adriatica. inst. Oceanog. Rib. Split*, 14 (1) :
- HEMPEL G. & H. WEIKERT, 1972. The neuston of the subtropical and boreal North-eastern Atlantic Ocean. A review. *Mar. Biol.*, 13 : 70-88.
- KRAKATISHA V.V., 1963. Répartition et densité des larves de *Mullus barbatus ponticus* ESSIPOV dans l'hyponeuston de la Mer Noire. *Notes sci. Stat. biol. Odessa*, 5 : 102-103.
- LARRANETA M.G. & J. RODRIGUEZ-RODA, 1956. Características biológicas y económicas de las pescas de arrastre en Castellon. *Publ. Inst. Biol. Apl.*, 18.
- MENU B. & M. GIRIN, 1978-79. Ponte, incubation et développement larvaire du Rouget de roche (*Mullus surmuletus*) en laboratoire. *Vie Milieu*, 28-29 4AB : 531-547.

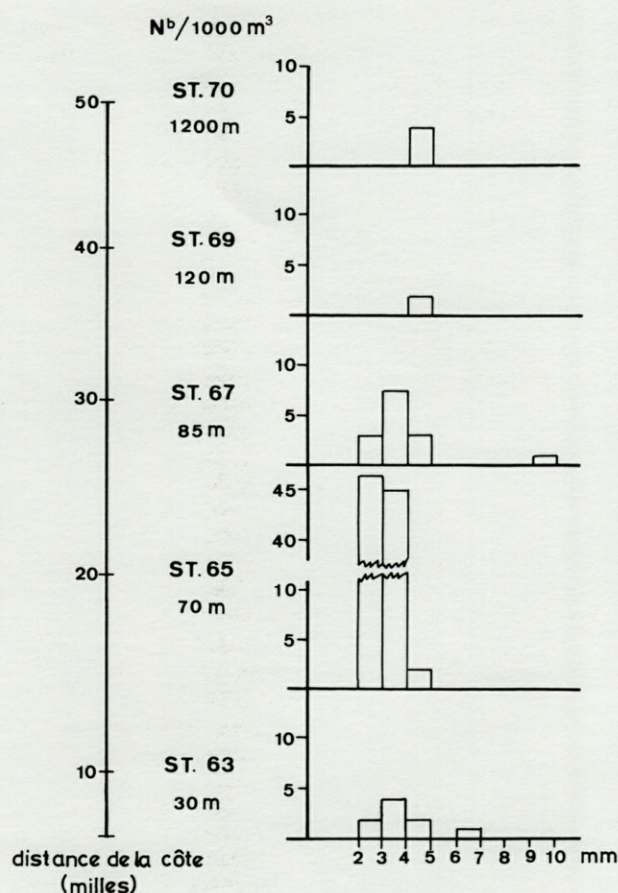


Fig. 4. — Distribution des tailles sur une radiale en relation avec la distance à la côte.

Length distribution in a coast normal transect in relation with the distance to the coast.

DISCUSSION

Sur la côte catalane, la distribution des larves de *Mullus barbatus* en juin, semble déterminée par les eaux douces d'influence rhodanienne provenant du Golfe du Lion et par celles de l'Ebre. A la fin du printemps et pendant l'été, la zone neustonique est

LO BIANCO S., 1908. Sviluppo larvale metamorfosi e biologia della triglia di fango (*Mullus barbatus* Lin.). *Mitt. zool. Stn. Neapel*, 19 (18).
 MONTALENTI G., 1956. Mullidae. Fauna Flora Golfo Napoli, Monogr., 38 : 391-398.
 PLANAS A. & F. VIVES, 1956. Notas preliminares sobre la biologia del salmonete (*Mullus barbatus* L.). *Inv. Pesq.*, 5 : 31-50.
 RUSSELL F.S., 1976. The eggs and planktonic stages of British marine fishes. Academic Press, N.Y. 524 p.
 SARDOU J., 1970. Périodes de ponte de quelques Téléostéens dans la région de Villefranche-sur-Mer. *Journées Etud. planctonol.*, : 141-145. 1 fig. Monaco, C.I.E.S.M. (1970).

SHRAM T.A., M. SVELLE, M. OPSAHL, 1981. A new divided neuston sampler in two modifications : description, tests and biological results. *Sarsia*, 66 : 273-282.
 SUAU P. & F. VIVES, 1957. Contribucion al estudio del salmonete de fango (*Mullus barbatus* L.) del Mediterraneo occidental. *Inv. Pesq.*, 9 : 97-118.
 VARAGNOLO S., 1964. Calendario di comparse di uova pelagiche di Teleostei marini nel plancton di Chioggia. *Arch. Oceanogr. Limnol.*, 13 (2) : 249-279.

Reçu le 11 avril 1986; received April 11, 1986
 Accepté le 30 septembre 1986; accepted September 30, 1986

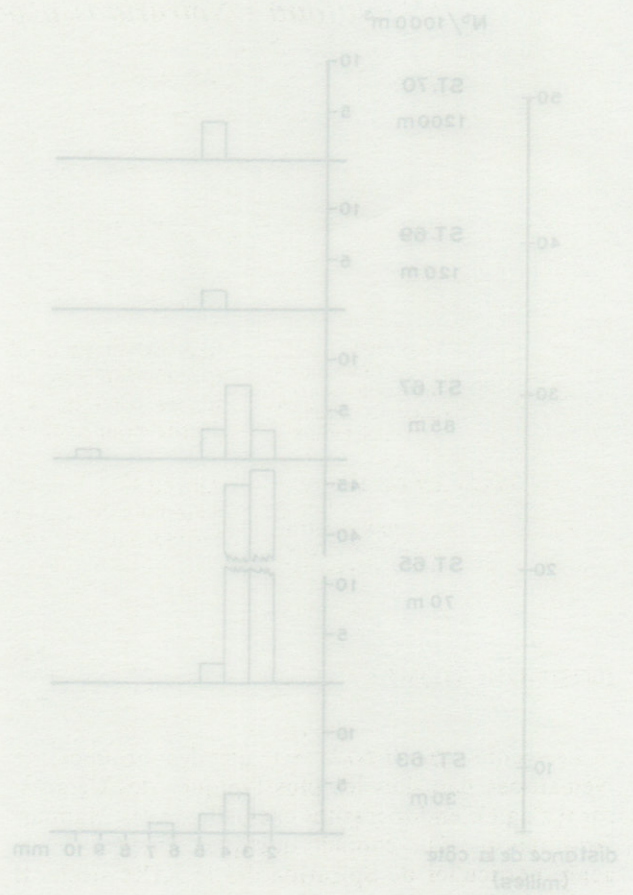


Fig. 4 - Distribution des tailles sur une tranche en relation avec la distance à la côte.
 Length distribution in a cross normal transect in relation with the distance to the coast.

DISCUSSION

Sur la côte catalane, la distribution des larves de *Mullus barbatus* en juin, semble déterminée par les eaux douces d'influence rhodanienne provenant du Golfe du Lion et par celles de l'Èbre. A la fin du printemps et pendant l'été, la zone neustonique est

Remerciements - Nous remercions nos collègues J. Salat et P. Olivier pour la révision critique du travail. Ces recherches ont été financées par la « Fundación R. Arco ».

BIBLIOGRAPHIE

AROUSOUAN A., 1964. Contribution à l'étude des oeufs et larves pélagiques des poissons Téléostéens dans le Golfe de Marseille. *Rec. Trav. St. Mar. End.*, 32 (48) : 87-117.
 BOUGIS P., 1952. Recherches biométriques sur les *Reintroduction de Mullus barbatus L. (Mullus surmuletus L.)*. *Arch. Zool. exp. appl.*, 89 : 27-174.
 DOWDAR N.M., 1974. Fish eggs and larvae from the Mediterranean waters of Egypt. *Rapp. Comm. Int. Mer. Médit.*, 23(1) : 30.
 HAIDAR Z., 1970. L'écologie du Rouget (*Mullus barbatus* L.) en Adriatique orientale. *Ann. Adriatic. Inst. Oceanogr.*, 14 (1) : 1-14.
 HEMPEL G. & H. WEIKERT, 1972. The neuston of the subtropical and boreal North-eastern Atlantic Ocean. *A review. Mar. Biol.*, 13 : 70-88.
 KRAKATISHA V.V., 1963. Répartition et densité des larves de *Mullus barbatus* pontique ESSIPOV dans l'hydrosphère de la Mer Noire. *Notes sci. Inst. Biol. Odesa*, 2 : 102-103.
 LARRANETA M.G. & J. RODRIGUEZ-RODA, 1956. Características biológicas y económicas de las pesces de marisco en Castellón. *Publ. Inst. Biol. Apl.*, 18.
 MENU B. & M. GIRIN, 1978-79. Pontes, incubation et développement larvaires du Rouget de mer (*Mullus surmuletus*) en laboratoire. *Vie Milieu*, 28-29 : 44B : 231-247.

REDESCRIPTION DE *CRASSICAUDA GRAMPICOLA*
JOHNSTON ET MAWSON, 1941,
(NEMATODA : SPIRURIDA),
PARASITE DE *GRAMPUS GRISEUS* (CUVIER, 1812)
(CETACEA : DELPHINIDAE)

*Redescription of Crassicauda grampicola Johnston et Mawson, 1941
(Nematoda : Spirurida) a parasite of Grampus griseus (Cuvier, 1812)
(Cetacea : Delphinidae).*

J.A. RAGA

Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Biológicas
Universidad de Valencia, c/dr Moliner 50 (Burjasot) 46100 Valencia, Espagne

CRASSICAUDA GRAMPICOLA
NEMATODE
ENDOPARASITE
GRAMPUS GRISEUS
CÔTES IBÉRIQUES.

RÉSUMÉ - Etude de *Crassicauda grampicola* Johnston et Mawson, 1941 à partir de spécimens récoltés dans les sinus pneumatiques et ptérygoïdiens du Dauphin de Risso, sur les côtes de la Péninsule Ibérique. La portion céphalique de ce Nématode est décrite pour la première fois.

CRASSICAUDA GRAMPICOLA
NEMATODA
ENDOPARASITE
GRAMPUS GRISEUS
IBERIAN COASTS.

ABSTRACT - A study of *Crassicauda grampicola* Johnston et Mawson, 1941 with material collected in the pterygoids of Risso's dolphin on the Iberian coasts, has been carried out. The description of the hitherto unknown cephalic extremity is given.

INTRODUCTION

Le genre *Crassicauda* est un des groupes de Nématodes parasites les plus typiques des Cétacés, car il s'agit d'endoparasites exclusifs de ces Mammifères marins. On connaît quelques espèces de ce genre particulier de Spirurida dès le XIX^e siècle. Il comprend actuellement 12 espèces à systématique problématique (Skrjabin, 1969; Geraci *et al.*, 1978; Lambertsen, 1985). La plupart des espèces sont localisées au niveau du système génito-urinaire de l'hôte (Baylis, 1922; Arvy, 1973/1974). Elles se trouvent aussi dans le tissu sous-cutané, dans la musculature du cou (Dollfus, 1966) et, pour une seule espèce, dans les sinus ptérygoïdiens (Delamure, 1968).

Les espèces de ce genre sont parasites de Mysticètes et d'Odontocètes. Il y a apparemment, d'après Baylis (1916) et Dollfus (1965), quelques différences entre les espèces de *Crassicauda* des deux sous-ordres de Cétacés, ce qui paraît logique compte tenu des caractéristiques du cycle biologique de ces

Nématodes et des différences considérables en ce qui concerne les besoins alimentaires de leurs hôtes définitifs, quelques-unes de leurs proies étant les hôtes intermédiaires du parasite. Cependant, d'une façon générale, si nous regardons les familles de Cétacés à besoins alimentaires similaires, il n'y a pas, apparemment, de spécificité stricte quant à l'hôte définitif. En effet, d'après nos connaissances, chacune des trois espèces, *C. crassicauda* (Creplin, 1829), *C. boopis* Baylis, 1920 et *C. delamureana* Skrjabin, 1966, parasite quatre espèces différentes de Balénoptères (Skrjabin, 1973). Il y a, néanmoins, une remarquable exclusivité de chaque espèce de *Crassicauda* vis-à-vis du micro-habitat, la première espèce parasitant uniquement le pénis, les deux autres uniquement les reins.

En Méditerranée, d'après nos données, il y a peu de citations de *Crassicauda* spp. La première mention est Joyeux et Baer (1931) qui décrivent *Crassicauda crassicauda* (?) dans les glandes mammaires de *Tursiops truncatus* (= *T. tursio*) dans le golfe de Marseille. Cette identification spécifique est considérée comme douteuse par Skrjabin et Andreeva

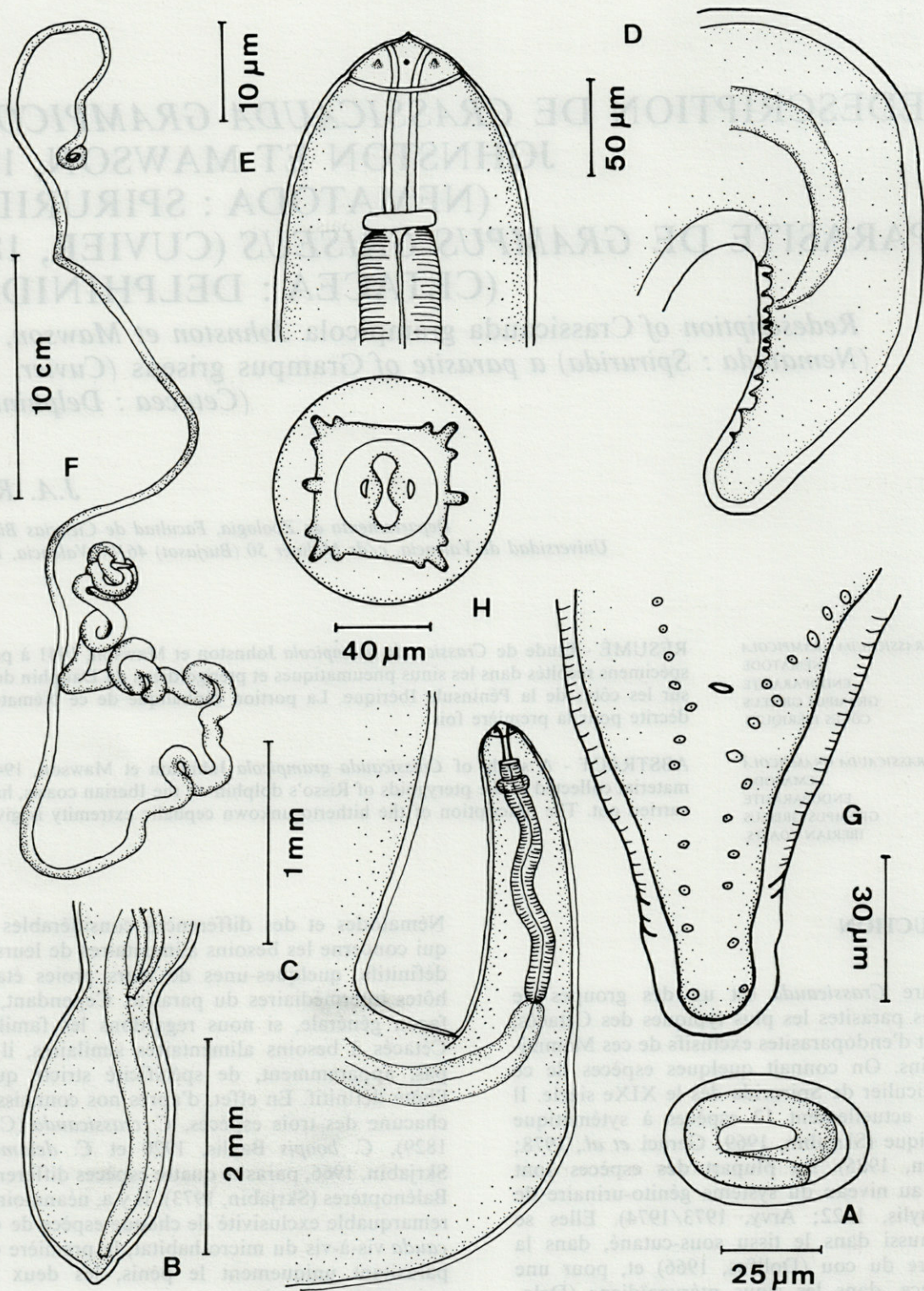


Fig. 1 — *Crassicauda grampicola* Johnston et Mawson, 1941. A, oeuf; B, extrémité postérieure d'une femelle, vue ventrale; C, région antérieure d'un mâle, vue latérale; D, région caudale d'un mâle, vue latérale; E, détail de l'extrémité antérieure d'un mâle, vue latérale; F, mâle complet, vue latérale; G, région caudale d'un mâle, vue ventrale; H, région antérieure, vue apicale. A : éch. 25 µm; B : 2 mm; C : 1 mm; D : 50 µm; E : 10 µm; F : 10 cm; G : 30 µm; H : 40 µm (orig. J.A. Raga)

Crassicauda grampicola Johnston et Mawson, 1941. A, egg; B, tail of female, ventral view; C, head of male, lateral view; D, tail of male, lateral view; E, head of male, lateral view in detail; F, complete male, lateral view; G, tail of male, ventral view; H, head, anterior view.

(1934). La deuxième est due à Lopez-Neyra (1958), qui fait référence à *C. giliakiana* Skrjabin et Andreeva, 1934 dans les reins de *Ziphius cavirostris* sur les côtes d'Almeria (Espagne); postérieurement Chabaud (1962) et Dollfus (1966) attribuent ces spécimens à *C. anthonyi* Chabaud, 1962. La dernière référence est due à Dollfus (1968), qui détermine comme *Crassicauda* sp. des spécimens originaires de l'urètre et du pénis de *Globicephala melaena* (= *Globicephala melas*) dans les eaux de Gibraltar.

Cette étude apporte de nouvelles données sur la distribution en Méditerranée et dans l'Atlantique oriental de *C. grampicola* et permet de présenter la description de la portion céphalique de ce *Crassicauda*, complétant ainsi les connaissances sur l'espèce.

MATERIEL ET METHODES

En examinant différents crânes de Dauphins de Risso échoués ou capturés sur le littoral espagnol (atlantique et méditerranéen), nous avons eu l'occasion d'observer quelques importantes blessures apparues dans les sinus pneumatiques et ptérygoïdiens. Les lésions étaient provoquées par l'action de certains Nématodes qui ont pu être récoltés en deux occasions.

Les Vers récoltés ont été fixés et conservés à l'alcool à 70° et étudiés après éclaircissement au lactophénol.

Le matériel étudié est déposé au Muséum de Zoologie de Barcelone (Gg-B-7 : plusieurs ♂♂ et ♀♀ acéphales) et dans le département de Zoologie de l'Université de Valence (Gg-V-1 : plusieurs ♂♂ et GF31 ♀ acéphales, 1 ♂ complet et une région céphalique).

RESULTATS

Nématodes à extrémités légèrement enroulées en spirale, à corps de largeur non uniforme; une partie de la région antérieure est plus large que le reste du Ver (Fig. 1F); cuticule opaque, non striée.

Mâles : longueur, 16,6 cm; largeur maximale (au niveau du 1/3 antérieur du corps), 1,20 à 1,59 mm (moyenne : 1,44 mm); les 2/3 postérieurs beaucoup plus étroits 0,72-0,97 mm (0,88 mm). Extrémité caudale très enroulée dans les exemplaires adultes, avec une distance cloaque-extrémité postérieure de 721-855 μm (783 μm); 25-27 papilles cloacales pédonculées, disposées en 2 files, 12-14 papilles à gauche et 12-14 à droite (Fig. 1D; 1G). Aucun spicule n'a été observé.

Femelles : longueur (estimée d'après la grosseur et la taille des fragments acéphales), 18-20 cm; largeur maximale (1/3 antérieur du corps) 1,51-1,41 mm (1,26 mm). L'extrémité caudale des femelles présente un étranglement au niveau de l'orifice vulvaire, localisé à 2,10-2,62 mm (2,45 mm) de l'extrémité postérieure du corps; ovéjecteur de 168-188 μm (182 μm) de longueur. Queue pointue à l'extrémité; anus subterminal (Fig. 1B). Les oeufs, à coque épaisse, mesurent 40, 0-45,0/27,5-30,0 μm (44,2/29,7 μm)(Fig. 1A).

La portion céphalique est étroite et allongée, en forme d'appendice. Elle présente 2 expansions cuticulaires latérales assimilables à des pseudolèvres, 2 amphides, 4 papilles céphaliques submédianes et 2 papilles latérales (Fig. 1H). Toutes ces structures sont situées en avant d'une collerette cuticulaire située à 42-45 μm de l'apex. Pharynx chitinoïde de 165-170/27,5-29,0 μm . Oesophage musculaire de 691,4/33,3 μm . Oesophage glandulaire très long 1556,7 μm et plus large, de 249,9 μm d'épaisseur. Pore excréteur à 484,1 μm de l'extrémité antérieure. Anneau nerveux à 315 μm de l'apex (Fig. 1C,E).

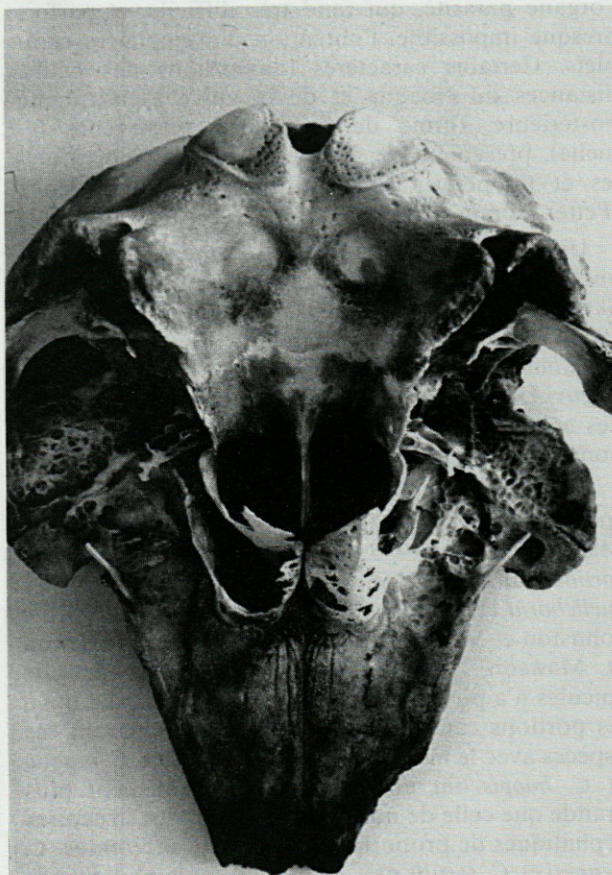


Fig. 2— Lésions osseuses provoquées par *Crassicauda grampicola* dans la face ventrale d'un crâne de *Grampus griseus* (cliché J.A. Raga).
Ventral view of skull of *Grampus griseus*, showing bone lesions due to *Crassicauda grampicola*.

La difficulté pour obtenir des individus complets et plus particulièrement des portions céphaliques est due à leur disposition si particulière dans l'hôte. Ces Nématodes fixent leur extrémité antérieure dans la muqueuse des sinus pneumatiques et ptérygoïdiens, avec le reste du corps libre dans les cavités, les parties caudales des 2 sexes unies en copulation. L'intime fixation de la zone céphalique dans l'hôte provoque une inflammation de la muqueuse qui, compliquée par l'action d'autres agents, se transforme en une sinusite aboutissant à une nette ostéite nécrosante (Fig. 2).

DISCUSSION

Les spécimens étudiés se classent, suivant les critères systématiques de Chabaud (1975), dans la famille des Tetrameridae Travassos, 1914 et, plus précisément, dans le genre *Crassicauda* Leiper et Atkinson, 1914. Ce genre présente quelques problèmes pour la détermination des espèces, puisqu'une grande partie des descriptions sont incomplètes. Cela est dû à leur mode de fixation particulier dans l'organe parasité, qui rend très difficile, et parfois presque impossible, l'obtention d'exemplaires complets. Certains caractères (dimensions des oeufs, distances du cloaque et de la vulve à l'extrémité postérieure, forme de l'extrémité postérieure femelle), présentent de grandes variations individuelles et ne peuvent être utilisés qu'avec prudence (Petter, comm. pers.).

Un caractère qui paraît être valable est l'existence ou l'absence de spicules. Les espèces *C. giliakiana* Skrjabin et Andreewa, 1934, *C. anthonyi* Chabaud, 1962, *C. delamureana* Skrjabin, 1966, *C. costata* Skrjabin, 1969, *C. crassicauda* (Creplin, 1829) et *C. duguyi* Dollfus, 1966 sont décrites comme possédant des spicules et aucune d'entre elles ne correspond donc à nos spécimens.

Il existe 5 autres espèces de *Crassicauda* sans spicules : *C. boopis* Baylis, 1920 (syn. *C. pacifica* Margolis et Pike, 1955 d'après Lambertsen, 1985), *C. tortilis* Skrjabin, 1966, *C. benneti* Spaul, 1926, *C. fuelleborni* (Hoepli et Hsü, 1929) et *C. grampicola* Johnston et Mawson, 1941. Chez *C. magna* Johnston et Mawson, 1939, la présence ou l'absence de spicules n'a pu être vérifiée puisqu'on n'a pas trouvé les portions caudales des mâles. En comparant ces espèces avec le matériel étudié, on voit que *C. magna* et *C. boopis* ont une taille considérablement plus grande que celle de nos exemplaires et des structures céphaliques de proportions nettement différentes. *C. benneti* et *C. tortilis* présentent des oeufs plus grands que ceux de l'espèce que nous avons étudiée : 35/60 µm et 32-34/51-53 µm respectivement (Margolis et Pike, 1955), tandis que ceux de nos spécimens avaient 27,5-30,0/40,0-45 µm. *C. benneti* se différencie également par la distance cloaque-extrémité

postérieure du corps qui est 400 µm, tandis que dans les spécimens étudiés elle mesure presque le double. Il n'existe pas de description des portions caudales mâle et femelle chez *C. fuelleborni*, mais la largeur du corps est plus petite que celle de nos exemplaires. Les 2 espèces diffèrent également par la dimension du pharynx et par la distance de l'anneau nerveux à l'extrémité antérieure du corps, qui sont plus grandes dans nos échantillons.

Les 2 espèces non déterminées, *Crassicauda* sp. (= *Crassicauda crassicauda* de Joyeux et Baer, 1931) des glandes mammaires d'un *T. truncatus* et *Crassicauda* sp. du pénis de *G. melanea* (Dollfus, 1968), provenant toutes 2 de Méditerranée, diffèrent de nos spécimens par les dimensions plus petites du corps. Dans le cas du matériel de Gibraltar, la longueur du pharynx et la largeur de l'oesophage glandulaire sont, également, sensiblement plus petites, la colle-rette cuticulaire de l'extrémité céphalique est de plus, absente.

Les dimensions de *C. grampicola*, décrite chez le Dauphin de Risso des eaux australiennes, coïncident parfaitement avec celles de nos spécimens (voir Delamure, 1968). Le nombre et la disposition des papilles caudales, avec certaine variabilité, coïncident, la taille des oeufs diffère légèrement. Pour cette raison, nous rapportons les spécimens étudiés à l'espèce *C. grampicola*.

Ces Helminthes provoquent, comme nous l'avons déjà dit, d'importantes lésions chez l'hôte, qui peuvent par suite de complications secondaires entraîner sa mort, ou du moins constituer un considérable facteur d'affaiblissement organique (Cockrill, 1960; Robineau, 1975; Dailey et Stroud, 1978; Stroud et Roffe, 1979; Perrin et Powers, 1980; Walker *et al.*, 1984). Dans le cas des exemplaires de *G. griseus* examinés et présentant des lésions provoquées par ces Vers, il faut préciser que, même si dans la plupart des cas ils provenaient d'échouages, d'autres provenaient de captures, évoquant ainsi l'hypothèse d'exemplaires malades (Raga *et al.*, 1982).

En plus de sa description originale en Nouvelle Galles du Sud, *C. grampicola* est aussi signalé sur les côtes de l'Orégon (U.S.A.) (Dailey et Stroud, 1978) et sur les côtes de l'Afrique du Sud (Harris, 1982) toujours dans le même micro-habitat et dans le même hôte (sinus aériens et ptérygoïdiens du Dauphin Risso). Cependant Geraci *et al.* (1978) ont signalé une nouvelle localisation, les glandes mammaires, et un nouvel hôte, *Lagenorhynchus acutus*, d'après un échouage massif de ces Dauphins sur les côtes du Maine (U.S.A.) Cette nouvelle localisation si différente dans un hôte paraît contredire la spécificité du micro-habitat de *Crassicauda* spp.

REMERCIEMENTS - Nous remercions le Dr. A. Casinos (Université de Barcelone) et M. S. Filella (Musée de Zoologie de Barcelone) de nous avoir permis l'examen du matériel provenant de Barce-

lone. Nous remercions également le Dr. A. Petter (Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris) pour les conseils donnés si aimablement sur les Nématodes du genre *Crassicauda*, Mme P. Almor pour sa traduction des travaux des auteurs russes, ainsi que M. F. Gorris pour la version française de ce travail, le Prof. S. Mas-Coma (Université de Valence) et le Dr. R. Duguay (Musée Océanographique de la Rochelle) pour sa révision complète.

BIBLIOGRAPHIE

- ARVY L., 1973-74. The Kidney, renal parasites and renal secretion in Cetaceans. *Invest. Cetacea*, 5 : 231-310.
- BAYLIS H.A. 1916. On *Crassicauda crassicauda* (Crepl.) (Nematoda) and its hosts. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, Ser. 8, 18 : 144-148.
- BAYLIS H.A., 1922. Note on the habitat and structure of *Crassicauda crassicauda* (Nematoda). *Parasitology*, 14 : 9-12, fig. 1-3.
- CHABAUD A.G., 1962. Description de *Crassicauda anthonyi* n. sp. Nématode parasite rénal de *Mesoplodon mirus* True. *Bull. Mus. Nat. Hist. Paris*, 2e Sér., 34 (5) : 397-403.
- CHABOUD A.G., 1975. Keys to genera of the Order Spirurida. Part II. C.I.H. Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates (Ed. R.C. Anderson, A.G. Chabaud and S. Willmott). Commonwealth Agricultural Bureaux.
- COCKRILL W.R., 1960. Pathology of the Cetacea, a veterinary study on whales. Part I and II. *British. Vet.J.*, 116 (4) : 133-144 and 175-190.
- DAILEY M.D. and Stroud R., 1978. Parasites and associated pathology observed in cetaceans stranded along the Oregon coast. *J. wildl. Dis.*, 14 : 503-511.
- DELAMURE S.L., 1968. Helminthofauna of marine mammals (ecology and phylogeny). Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem 552 pp.
- DOLLFUS R. Ph. 1965. Connait-on plusieurs espèces de *Crassicauda* (Nematoda, Spirurata) chez les cétacés Ziphiinae ? *Bull. Mus. nat. Hist. Paris*, 2e Sér., 37(5) : 865-878.
- DOLLFUS, R. Ph., 1966. Helminthofauna de *Kogia breviceps* (Blainville, 1838) cétacé odontocète récolté par le Dr Duguay. *Ann. Soc. Sci. Nat. Charente-Maritime*, 4(5) : 3-6.
- DOLLFUS R. Ph., 1968. Nématodes des Cétacés odontocètes (*Globicephalus* et *Tursiops*) récoltés au large de la côte Méditerranéenne du Maroc par Henry Aloncle. *Bull. Inst. Pêch. Marit. Maroc*, 16 : 35-53;
- GERACI J.R., DAILEY M.D. and AUBIN D.J.St., 1978. Parasitic mastitis in the Atlantic White-sided dolphin, *Lagenorhynchus acutus*, as a probable factor in herd productivity. *J. Fish. Res. Board. Can.*, 35 : 1350-1355.
- HARRIS E.A., 1982. The Helminth Parasites of the Cetacea (or « Parasitology with a Porpoise »). *Parasitology*, 85 (2) : 71.
- JOYEUX C. et BEAR J.G., 1931. Sur la présence du Nématode, *Crassicauda crassicauda* (Creplin, 1829) chez un dauphin des côtes de la France. *Bull. Soc. Path. Ex.*, 24 : 198-203.
- LAMBERTSEN R.H., 1985. Taxonomy and distribution of a *Crassicauda* species (Nematoda : Spirurida) infecting the kidney of the common fin whale (*Balaenoptera physalus* Linné, 1758). *J. Parasit.*, 71 (4) : 485-488.
- LOPEZ-NEYRA C.R., 1958. Sobre unos vermes parasitos obtenidos en el *Ziphius cavirostris* Cuvier (Cetaceo; Denticeto) varado en Almeria, en especial de *Crassicauda giliakiana* (Spiruroidea; Tetrameridae). *Rev. Ibér. Parasitol.*, 18 (1) : 13-18.
- MARGOLIS L. and PIKE G.C., 1955. Some helminth parasites of Canadian pacific whales. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 12 (1) : 97-120.
- PERRIN W.F. and POWERS J.E., 1980. Role of Nematode in natural mortality of spotted dolphins. *J. Wildl. Manage*, 44 (4) 960-963.
- RAGA J.A., CASINOS A., FILELLA S. and RADUAN M.A., 1982. Notes on Cetaceans of the Iberian coasts. V. *Crassicauda grampicola* Johnston & Mawson, 1941 (Nematoda) cause of injuries in the pterygoids of some specimens of *Grampus griseus*. *Säugetierkd. Mitt.*, 30 (4) : 315-318.
- ROBINEAU D., 1975. Lésions osseuses liées à la présence de vers parasites du genre *Crassicauda* (Nematoda, Spiruroidea) sur la face ventrale d'un crâne de *Tursiops truncatus* (Cetacea, Delphinidae). *Ann. Soc. Sc. Nat. Charente-Maritime*, 6 (2) : 93-97.
- SKRJABIN A.S., 1969. A new Nematode *Crassicauda costata* sp. n., a parasite of the southern whale. *Parazitologia*, 3 : 258-264.
- SKRJABIN A.S., 1973. New data in the study of the species *Crassicauda crassicauda* (Nematoda, Spirurida). *Biol. Nauki*, 16 (8) : 7-12.
- SKRJABIN K.I. et ANDREEVA N.K., 1934. Un nouveau Nématode : *Crassicauda giliakiana* n. sp. trouvé dans les reins de *Delphinapterus leucos*. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 12 (1) : 15-28.
- STROUD R.K. and ROFFE T.J., 1979. Causes of death marine mammals stranded along the Oregon coast. *J. Wildl. Dis.*, 15 : 91-97.
- WALKER W.A., HOCHBERG F.G. and HACKER E.S., 1984. The potential use of the parasites *Crassicauda* (Nematoda) and *Nasitrema* (Platyhelminthes) as biological tags and their role in the natural mortality of common dolphins, *Delphinus delphis*, in the eastern north pacific. *NOAA SFC Adm. Rep.*, LJ-84-08C : 1-31.

Reçu le 3 février 1986; received February 3, 1986

Accepté le 29 mai 1986; accepted May 29, 1986

COMPLEMENTS SUR LE CYCLE DE VIE DE *TRHYPOCHTHONIUS TECTORUM* (BERLESE) (ACARIEN, ORIBATE)

Influence de la température
*Additional data on the life cycle
of *Trhypochthonius tectorum* (Berlese) (Acari, Oribatei).
Temperature influence*

Georges TABERLY

Laboratoire de Biologie générale, Université Paul Sabatier
118, route de Narbonne, 31400 Toulouse, France

CYCLE DE VIE
INFLUENCE TEMPÉRATURE
LONGÉVITÉ ADULTE

RÉSUMÉ - La durée des différentes stases immatures de *Trhypochthonius tectorum* a été déterminée à partir d'élevages conduits d'une part à la température fluctuante du laboratoire (20 à 21°C en moyenne), d'autre part à la température constante de 27°C. L'élévation de température a pour effet un abrégement de la durée de chaque stase, la durée totale moyenne du cycle de développement (depuis la ponte jusqu'à l'émergence de l'adulte) étant ramenée de 3-4 mois à 1 mois 1/2 environ. La longévité des adultes, dans les conditions d'élevage au laboratoire, est, en général, de l'ordre de 8 à 9 mois.

LIFE CYCLE
TEMPERATURE INFLUENCE
ADULT LONGEVITY

SUMMARY - The duration of various immature stases of *Trhypochthonius tectorum* was determined from cultures conducted : 1, at fluctuating laboratory temperatures (20 to 21 °C); 2, at a constant temperature of 27°C. The rise in temperature causes shortening of the duration of each stase : the mean whole duration of the life cycle (from the time of egg deposition to adult emergence) was reduced from 3-4 months to about 1 1/2 month. Under laboratory conditions as described, the longevity of adults was about 8 to 9 months.

Les recherches poursuivies depuis de nombreuses années sur la parthénogenèse de deux espèces d'Acariens Oribates, *Trhypochthonius tectorum* (Berlese)(Taberly, 1951, 1960) et *Platynothrus peltifer* (Koch) (Taberly, 1958), m'ont amené à entreprendre, pour chacune d'elles, de multiples élevages. Ces derniers ont été réalisés dans des conditions qui ont été résumées dans des publications antérieures (Taberly, 1951, 1952). Certains d'entre eux ont été conduits à la température du laboratoire, d'autres à des températures constantes arbitrairement choisies et destinées à montrer l'influence de la température sur la durée du développement.

Le présent travail ne concerne que *Trhypochthonius tectorum* et complète les brèves indications que

j'ai déjà fournies sur ce sujet. Dans une note ultérieure, il sera fait état des observations se rapportant à *Platynothrus peltifer*.

A. DUREE DES DIFFERENTES STASES IMMATURES

1. Elevages à la température du laboratoire

a) Les premiers élevages de *T. tectorum* que j'ai entrepris ont été effectués à la température du laboratoire que j'estime être de l'ordre, en moyenne, de 20°C. C'est dans ces conditions que, dans une note maintenant fort ancienne (Taberly, 1952), je

rapportais les données relatives à 3 individus élevés isolément, en cellule, à partir de l'oeuf. Les oeufs dont ils étaient issus provenaient de la même femelle, elle-même élevée isolément à partir de la larve. Je désignais ces individus par A, B, C et je faisais suivre chacun d'eux de 6 dates correspondant successivement à la date de ponte de l'oeuf initial, puis à la date d'émergence de la larve, de la protonympe, de la deutonympe, de la tritonympe et de l'adulte.

Ces données sont les suivantes :

A. — 11 oct. 1951, 29 oct., 13 nov., 5 déc., 31 déc., 1er février 1952.

B. — 11 oct. 1951, 5 nov., 20 nov., 17 déc., 12 janv. 1952, 18 février.

C. — 15 oct. 1951, 30 oct., 14 nov., 5 déc., 6 janv. 1952, 25 février.

La durée totale du cycle de vie avait donc été de : 113 jours pour l'individu A, 120 jours pour l'individu B et 122 jours pour l'individu C.

Dans cette même note, me basant sur ces dates et quelques autres relevées sur mes fiches d'élevage, j'évaluais comme suit la durée de vie des différentes stases, en donnant, pour chacune d'elles, les valeurs extrêmes observées : oeuf (depuis la ponte jusqu'à l'éclosion de la larve) : 11 à 35 j; larve : 15 à 20 j; protonympe : 13 à 27 j; deutonympe : 15 à 32 j; tritonympe : 18 à 50 j. Les variations étaient donc importantes, les plus grosses inégalités s'observant pour l'éclosion de la larve et l'émergence de l'adulte.

J'estimais, en définitive, que le développement dans son ensemble, depuis la ponte de l'oeuf jusqu'à l'apparition de l'adulte, durait de 3 à 5 mois. Je notais par ailleurs que c'est environ 15 j à 3 semaines après son éclosion que l'adulte pondait son premier oeuf.

Cette durée totale de développement n'avait pas de quoi étonner; elle était du même ordre que celle observée, dans des conditions analogues (élevages à la température de la pièce) pour quelques autres espèces d'Oribates, telles par exemple :

Damaeus onustus Koch : 140 j (Pauly, 1956), *Damaeus (Spatiodamaeus) boreus* Bul. - Zachv. : 120 j environ (Sitnikova, 1959). Mais il est des espèces à développement beaucoup plus long ou, au contraire, nettement plus rapide; ainsi Michael (1884, p. 87-88) rapporte qu'ayant déposé, dans une cellule, un oeuf de *Conoppia palmicinctum*, l'adulte n'apparut qu'un an et 10 j plus tard, tandis que 39 j seulement furent nécessaires à un *Oppia nitens* pour subir la même suite de transformations. Cette 2ème espèce est, il est vrai, de bien plus petite taille que la précédente et l'on pourrait être tenté d'établir une corrélation entre la taille et la durée du développement, cette dernière étant d'autant plus longue que l'animal est plus grand. On trouve, dans la littérature, maintes observations qui paraissent confirmer cette hypothèse; ainsi Pauly (l.c.) a élevé, en même

temps que *Damaeus onustus*, 2 autres espèces du même genre, *D. clavipes* et *D. auritus*, dont les tailles sont très voisines (respectivement 975 μm et 900 μm environ de long) mais bien inférieures à celle de *D. onustus* ($L = 1\,350\ \mu\text{m}$); la durée totale du développement est approximativement la même pour les 2 espèces : 75 j en moyenne; elle est bien plus élevée chez *D. onustus* puisqu'elle atteint 140 j en moyenne. Certains auteurs ont tiré de ces faits une règle absolue, à tel point que Haarlov (1960, p. 91) n'hésite pas à écrire que *Platynothrus peltifer* ayant une taille atteignant presque celle de *Conoppia palmicinctum*, doit avoir une durée de stase larvaire comparable à celle de cette dernière espèce. En réalité, d'autres exemples montrent que la durée du développement n'est nullement fonction de la taille. Ainsi, nous l'avons vu, *T. tectorum* et *D. onustus* ont une durée de développement du même ordre de grandeur; or, *T. tectorum* est une espèce au moins 2 fois plus petite que *D. onustus*. Mieux même, on relève, dans les données fournies par Sengbusch (1958) que *Nanhermannia nana*, qui a une taille environ moitié moindre de celle de *Damaeus clavipes*, a une durée totale de développement approximativement le double (111 j en moyenne contre 64) de celle de cette dernière espèce, et ceci dans des conditions de température (25°C) et d'humidité relatives (82 %) identiques. On ne peut donc déduire, de la seule appréciation de la taille, une durée probable du développement. Par ailleurs, de nombreux facteurs influent sur le développement, en particulier la température, l'humidité, la qualité et la quantité de la nourriture, pour ne citer que les plus apparents d'entre eux. Une comparaison entre espèces différentes, pour être strictement valable, devrait être établie après que l'on soit parvenu à réaliser, pour chacune d'elles, les conditions thermiques, hygrométriques, etc.... optima. Cela suppose des études préalables qui n'ont que rarement été faites, tout au moins dans le but de rechercher l'incidence directe de ces différents facteurs sur la chronologie de l'ontogenèse (il convient cependant de citer à cet effet les travaux de Lebrun (1970, 1974, 1977) et Bhattacharya, Joy et Joy (1978)). Les conditions pratiquement réalisées dans presque tous les élevages qu'ont effectués les auteurs, ne sont que des conditions approchées, plus ou moins voisines des conditions optima, de telle sorte que les comparaisons que l'on peut faire n'ont jamais qu'une valeur approximative.

b) Les curieux résultats obtenus chez *Platynothrus peltifer* en comparant stase par stase la durée du cycle de vie d'individus élevés à la température du laboratoire à celle d'individus élevés à la température constante de 27°C (résultats qui seront rapportés dans une note ultérieure) m'incitèrent à rechercher si cette température de 27°C avait la même incidence sur le développement de *T. tectorum* que sur celui de *P. peltifer*.

Mais pour pouvoir établir une comparaison

valable, je devais disposer, pour les élevages à la température du laboratoire, de données plus importantes et plus précises que celles qui ont été rapportées dans la note précitée. C'est la raison pour laquelle, en 1962, j'entreprenais 2 séries successives d'élevages pendant toute la durée desquelles un thermomètre enregistreur me permettait de suivre les variations de la température ambiante. Pour l'effectif de chacune des 2 séries, il n'est tenu compte que des oeufs dont le développement est arrivé à son terme, c'est-à-dire l'apparition de l'adulte; en fait quelques décès sont intervenus en cours de développement mais ils furent toujours en petit nombre : 3 pour la 1ère série et 2 pour la 2e série.

1) La première série était constituée par 12 oeufs pondus, par les descendants d'un même clone (à la suite de Grandjean (1948), j'appelle clone l'ensemble des descendants d'un unique individu se reproduisant par parthénogenèse thélytoque bien que, à strictement parler, ce terme implique une reproduction par voie asexuée, seule capable de transmettre avec certitude le patrimoine génétique parental dans son intégrité), entre le 31 janvier et le 15 mai, c'est-à-dire dans un intervalle de 3 mois 1/2. Les résultats de cette 1ère série sont condensés dans les Tableaux I à IIB.

Le tableau I donne, pour chacun des 12 individus dont le développement a ainsi été suivi : la date de ponte de l'oeuf initial puis successivement et exprimée en j, la durée de vie de l'oeuf, de la larve, de la protonympe, de la deutonympe, de la tritonympe ainsi que la durée du développement post-prélarvaire (de la naissance de la larve à l'éclosion de l'adulte) et celle du cycle total de développement (depuis la ponte de l'oeuf jusqu'à l'émergence de l'adulte). Par durée de vie de l'oeuf, j'entends l'espace de temps qui s'écoule entre la date de ponte de l'oeuf et celle de l'éclosion de la larve bien que

cette dernière émerge en fait de la prélarve restée enserrée entre les 2 valves de l'oeuf (Taberly, 1952). La durée de vie de chaque stase immature active (larve et nymphes) s'étend depuis l'émergence jusqu'à l'exuviation qui libère la stase suivante; la période pupale y est donc incluse; sa durée est indiquée entre parenthèses. Cette durée du stade pupal est difficile à déterminer avec exactitude en raison de l'indécision qui plane sur la date d'entrée en torpeur; l'immobilité complète est en effet précédée d'une période de semi-immobilité où l'animal, tatillonné avec les poils d'un pinceau, ne réagit qu'après plusieurs atouchements. Néanmoins, des observations précises ont pu être faites pour chacun des 12 individus.

Le tableau IIA, établi d'après les données du tableau I, indique, pour chacune des stases et phases du développement, les limites des variations, la valeur moyenne calculée, accompagnée de son erreur-standard et la variabilité relative indiquée par le coefficient de variation.

Le tableau IIB, résume de la même manière et pour chacune des stases actives immatures les observations concernant la durée du stade pupal.

Ces tableaux permettent de faire un certain nombre de remarques. En premier lieu, outre qu'ils soulignent à nouveau l'ampleur des variations qui se manifestent au niveau de chaque stase, ils révèlent toute l'importance de la période pupale dont la durée, pour une stase donnée, est à peu près équivalente à la durée de la période active.

Considérons par ailleurs les durées totales du cycle de vie. Celles-ci varient de 66 à 90 j, c'est-à-dire de 2 à 3 mois, la moyenne s'établissant à 2 mois 1/2 environ. Elles sont donc notablement plus courtes que celles mentionnées dans ma note publiée. En fait, cette première série d'élevages s'est étalée sur

Tabl. I. — 1ère série d'élevages. Durée (en jours) des différentes stases et phases du développement de *T. tectorum* à la température du laboratoire (20,6°C en moyenne). La durée de la période pupale de chaque stase active immature est indiquée entre parenthèses. Températures moyennes mensuelles du laboratoire pendant toute la durée des élevages : février : 20,5°C; mars : 21,3°C; avril : 19,5°C; mai : 18,8°C; juin : 20,8°C; juillet : 23,1°C.

1st series of cultures. Under laboratory conditions (mean temperature 20,6°C) the duration (days) of various stases and developmental phases of T. tectorum (duration of the various pre-ecdysial resting stages is put between brackets). Temperatures of the laboratory during the cultures (mean monthly values); February : 20,5°C; March : 21,3°C; April : 19,5°C; May : 18,8°C; June : 20,8°C; July : 23,1°C.

Désignation de l'individu	Date de ponte de l'oeuf	Oeuf	Larve	Proto-nympe	Deuto-nympe	Trito-nympe	Développement post-prélarvaire	Cycle total
1	31 janvier	14	13 (6)	17 (3)	24 (15)	11 (4)	65	79
2	5 février	16	20 (10)	14 (6)	18 (7)	22 (10)	74	90
3	18 février	15	15 (5)	14 (5)	20 (10)	14 (8)	63	78
4	2 mars	17	19 (13)	12 (5)	13 (4)	20 (8)	64	81
5	15 mars	13	23 (8)	10 (6)	19 (9)	23 (12)	75	88
6	15 mars	14	14 (5)	12 (6)	18 (7)	19 (7)	63	77
7	15 mars	16	14 (5)	16 (10)	19 (8)	20 (7)	69	85
8	23 avril	16	15 (7)	15 (7)	12 (8)	13 (5)	55	71
9	23 avril	19	15 (7)	18 (6)	13 (5)	11 (6)	57	76
10	13 mai	19	16 (7)	10 (4)	11 (5)	15 (6)	52	71
11	13 mai	11	15 (8)	15 (7)	14 (5)	13 (7)	57	68
12	15 mai	15	15 (9)	13 (8)	12 (6)	11 (5)	51	66

Tabl. II. — 1ère série d'élevages. A, limites des variations et moyenne de la durée des différentes stases et phases du développement de *T. tectorum* à la température du laboratoire (20,6°C en moyenne) d'après les données du tableau I. B, limites des variations et moyenne de la durée du stade pupal aux différentes stases du développement de *T. Tectorum* à la température du laboratoire (20,6°C en moyenne) d'après les données du tableau I.

1st series of cultures. A, limits of the variations and mean duration of the various stases and developmental phases of T. tectorum under laboratory conditions (mean temperature 20,6°C) according to the data in Table I. B, limits of the variations and mean duration of the various pre-ecdysial resting stages of T. tectorum under laboratory conditions (mean temperature 20,6°C) according to the data in Table I.

A Désignation des stases et phases	Durée exprimée en jours			Coefficient de variation
	minimum	maximum	moyenne	
Oeuf	11	19	15,4 ± 0,7	14,3%
Larve	13	23	16,1 ± 0,8	17,5%
Protonymphe	10	18	13,8 ± 0,7	18,1%
Deutonymphe	11	24	16 ± 1,2	24,3%
Tritonymphe	11	23	16 ± 1,3	26,8%
Développement post-prélarvaire	51	75	56,3 ± 3,8	15,6%
Cycle total	66	90	77,5 ± 2,2	9,4%

B Désignation du stade pupal	Durée exprimée en jours			Coefficient de variation
	minimum	maximum	moyenne	
larvaire	5	13	7,5 ± 0,6	29,3%
protonymphal	3	10	6,1 ± 0,5	27,8%
deutonymphal	4	15	7,4 ± 0,8	37,8%
tritonymphal	4	12	7,1 ± 0,6	30 %

6 mois, de février à juillet. Pendant cette période, la température moyenne du laboratoire qui a été de 20,6°C a, en réalité, oscillé, si l'on considère les températures moyennes mensuelles, de 18,8° à 23,1°C. C'est ainsi que les températures moyennes mensuelles les plus basses se sont situées en avril et mai (19,5°C et 18,8°C) (par suite sans doute de l'arrêt du chauffage central dans les pièces), tandis qu'en février (20,5°C) et mars (21,3°C) ces mêmes températures étaient un peu plus élevées (les locaux étant chauffés à cette époque hivernale) de même qu'en juin (20,8°C) et surtout en juillet (23,1°C) (en relation alors avec la température extérieure). Corrélativement, on constate que les cycles les plus courts correspondent essentiellement à des individus issus d'oeufs pondus fin de la première quinzaine de mai et dont le développement, tout au moins à partir de la larve, s'est effectué pendant les mois « chauds » de juin et juillet, tandis que les cycles les plus longs se rapportent à des oeufs pondus à la mi-mars et dont la majeure partie du développement s'est déroulée pendant les mois d'avril et mai, c'est-à-dire les mois les plus « frais ». Il semble donc que la durée du développement soit fonction de la température, une élévation de cette dernière ayant pour effet d'entraîner un abrègement du cycle. Cette action de la température est toutefois difficile à cerner et à distinguer du jeu des variations strictement indivi-

duelles car les développements suivis se sont échelonnés sur une trop longue période de temps, période au cours de laquelle la température ambiante a subi elle-même de nettes fluctuations. Il importait donc de reprendre cette étude à partir d'oeufs élevés dans des conditions extérieures identiques. Ce fut la raison d'être de la deuxième série d'élevages.

2) Cette deuxième série d'élevages a été constituée par 17 oeufs pondus entre le 1er et le 5 mai, c'est-à-dire dans un intervalle de 5 j seulement, par des adultes qui avaient été récoltés à Toulouse une quinzaine de jours auparavant.

Le développement complet de ces oeufs jusqu'à l'apparition des adultes a duré jusque vers la fin juillet. Pendant cette période, la température moyenne du laboratoire (20,9°C) n'a été que très légèrement supérieure à celle calculée pour la série précédente (20,6°C). Cela tient au fait que les mois « chauds » de juin et de juillet ont été précédés par mai qui s'est avéré, nous l'avons vu, être le mois où la température moyenne du laboratoire a été la plus basse.

Les résultats de cette 2e série sont rassemblés dans les tableaux III, IVA et B établis de la même manière que les tableaux correspondants I, IIA et B de la première série. Ils sont, dans leur ensemble,

Tabl. III. — 2ème série d'élevages. Durée (en jours) des différentes stases et phases de développement de *T. tectorum* à la température du laboratoire (20,9°C en moyenne). La durée de la période pupale de chaque stase active immature est indiquée entre parenthèses. Températures moyennes mensuelles du laboratoire pendant toute la durée des élevages : mai : 18,8°C; juin : 20,8°C; juillet : 23,1°C.

2nd series of cultures. Under laboratory conditions (mean temperature 20,9°C) the duration (days) of various stases and developmental phases of *T. tectorum* (duration of the various pre-ecdysial resting stages in brackets). Temperatures of the laboratory during the cultures (mean monthly values) : May : 18,8°C; June : 20,8°C; July, 23,1°C.

Désignation de l'individu	Oeuf	Larve	Proto-nymphe	Deuto-nymphe	Trito-nymphe	Développement post-prélarvaire	Cycle total
1	9	15 (7)	12 (7)	12 (6)	13 (8)	52	61
2	15	15 (4)	15 (7)	9 (4)	9 (5)	48	63
3	16	14 (6)	14 (7)	10 (5)	11 (7)	49	65
4	17	15 (6)	15 (9)	7 (3)	8 (4)	45	62
5	17	17 (6)	13 (7)	10 (6)	9 (5)	49	66
6	19	17 (8)	11 (5)	7 (4)	13 (7)	48	67
7	19	14 (5)	13 (8)	11 (5)	21 (16)	59	78
8	19	17 (7)	12 (7)	10 (5)	14 (7)	53	72
9	20	15 (9)	15 (8)	12 (6)	14 (9)	56	76
10	20	17 (10)	14 (6)	13 (6)	12 (8)	56	76
11	20	16 (8)	11 (6)	16 (9)	12 (8)	55	75
12	22	12 (6)	12 (5)	11 (7)	12 (6)	47	69
13	22	14 (7)	16 (5)	14 (6)	11 (7)	55	77
14	24	12 (6)	15 (7)	13 (6)	14 (8)	54	78
15	24	12 (7)	11 (6)	16 (10)	15 (9)	54	78
16	24	15 (7)	14 (8)	14 (7)	16 (5)	59	83
17	24	16 (9)	14 (9)	11 (6)	18 (6)	59	83

Tabl. IV. — 2ème série d'élevages. A, limites des variations et moyenne de la durée des différentes stases et phases du développement de *T. tectorum* à la température du laboratoire (20,9°C en moyenne) d'après les données du tableau III. B, limites des variations et moyenne de la durée du stade pupal aux différentes stases du développement de *T. tectorum* à la température du laboratoire (20,9°C en moyenne) d'après les données du tableau III.

2nd series of cultures. A, limits of the variations and mean duration of the various stases and developmental phases of *T. tectorum* under laboratory conditions (mean temperature 20,9°C) according to the data in Table III. B, limits of the variations and mean duration of the various pre-ecdysial resting stages of *T. tectorum* under laboratory conditions (mean temperature 20,9°C) according to the data in Table III.

A Désignation des stases et phases	Durée exprimée en jours			Coefficient de variation
	minimum	maximum	moyenne	
Oeuf	9	24	19,4 ± 0,9	19,5%
Larve	12	17	14,9 ± 0,4	10,7%
Protonymphe	11	16	13,3 ± 0,4	11,2%
Deutonymphe	7	16	11,5 ± 0,6	21,7%
Tritonymphe	8	21	13 ± 0,8	23,8%
Développement post-prélarvaire	45	59	52,8 ± 1,1	8,1%
Cycle total	61	83	71,7 ± 1,7	9,7%

B Désignation du stade pupal	Durée exprimée en jours			Coefficient de variation
	minimum	maximum	moyenne	
larvaire	4	10	7 ± 0,4	21,4%
protonymphal	5	9	7 ± 0,3	16,5%
deutonymphal	3	10	5,9 ± 0,4	27,9%
tritonymphal	4	16	7,3 ± 0,6	34,2%

plus homogènes que ceux de la série précédente. C'est ainsi, par exemple, que la durée du développement post-prélarvaire, dont les limites extrêmes pour la première série étaient 51 et 75 j, varie ici seulement de 45 à 59 j; les valeurs observées sont d'ailleurs comparables à celles relevées dans l'élevage précédent pour des oeufs pondus à la même époque (fin avril, début mai).

La durée moyenne du cycle total de développement (71,7 j) n'est cependant que légèrement inférieure à celle établie pour la première série (77,5 j) car, si de la larve tritonymphe les durées moyennes de chaque stase sont un peu plus courtes, par contre, la durée de vie de l'oeuf est nettement plus longue (19,4 j au lieu de 15,4 j). Bien que l'on ne puisse établir entre les 2 séries des comparaisons statistiquement valables, cela peut s'expliquer aisément en fonction de la température. En effet ici, tandis que tous les développements post-prélarvaires se sont déroulés, en quasi-totalité, pendant juin et juillet à température relativement élevée, la durée de vie de l'oeuf a été, pour tous les individus, toute entière contenue dans le mois de mai au cours duquel a été enregistrée la température la plus basse. Il apparaît donc d'ores et déjà que, contrairement à ce que l'on observera chez *Platynothrus peltifer*, la température semble exercer une action *uniforme* sur toutes les phases du développement de *Trhypochthonius tectorum*.

Les variations individuelles qui, dans cette 2e série d'élevages, peuvent s'exprimer pleinement sans interférer avec la température, restent néanmoins importantes. Dans le domaine de chaque stase, c'est au niveau de la durée de vie de l'oeuf d'une part et de la durée de vie tritonymphale d'autre part, que s'inscrivent les écarts les plus importants. Corrélativement, c'est pour la période pupale tritonymphale que se rencontrent les plus fortes inégalités.

2. Elevages à la température constante de 27°C

Comme pour les élevages de *Platynothrus peltifer* conduits à cette même température, les oeufs, immédiatement après la ponte, sont placés dans une étuve réglée à 27°C. Les cellules sont humidifiées journalièrement. Les échecs ont été bien moins nombreux que pour *Platynothrus peltifer*, le taux de mortalité observé en cours de développement étant du même ordre de grandeur que celui relevé dans le cas d'élevages à la température du laboratoire. C'est ainsi que, sur 27 oeufs posés, 22 purent achever, dans ces conditions, leur cycle complet de transformations jusqu'à l'émergence de l'adulte. Tous ces oeufs avaient la même provenance et ont été pondus approximativement à la même époque (entre le 8 et le 15 mai) que ceux de la série précédente (2e série d'élevages à la température du laboratoire). Ces 2 séries peuvent donc être considérées comme parallèles. C'est entre elles que devront s'établir les compa-

raisons. Les résultats de cette série expérimentale sont condensés dans les tableaux V, VIA et VIB. Comparés à ceux de la 2e série d'élevages, on constate que la durée moyenne du cycle total de développement, considérablement raccourcie, est ramenée de 2 mois 1/2 à 1 mois 1/2 environ. Sauf en ce qui concerne la protonymphie pour laquelle les valeurs moyennes de durée, dans l'une et l'autre série, sont à peu près équivalentes, toutes les autres stases ou phases de développement sont ici nettement abrégées comme en témoigne le graphique I établi d'après les données des tableaux IV A et VIA. Les méthodes statistiques appliquées à la comparaison des moyennes (test-t de « Student ») montrent que les différences ainsi observées avaient plus de 99 % de chances de n'être pas dues au hasard de l'échantillonnage; en d'autres termes, ces différences sont hautement significatives.

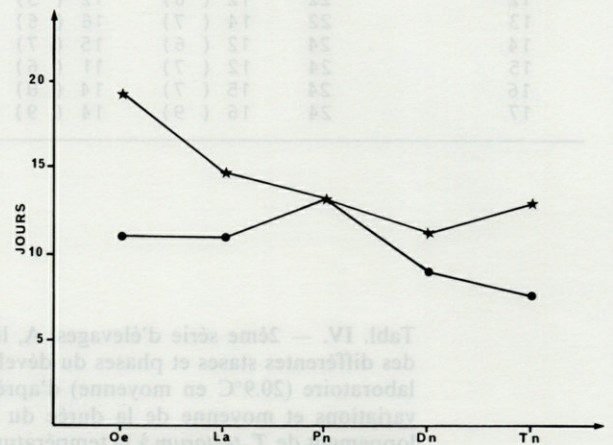


Fig. 1. — Cycles de développement comparés de *Trhypochthonius tectorum* à 20,9°C (☆) et à 27°C (●) (d'après les données des tableaux IVA et VIA). En ordonnées : durée moyenne des stades (en jours). Oe : oeuf; La : larve; Pn : protonymphie; Dn : deutonymphie; Tn : tritonymphie.
Comparison on the life cycle of *Trhypochthonius tectorum* at 20,9°C (☆) and 27°C (●), according to the data in Tables IVA and VIA. Ordinate : Mean duration (days) of each stage. Oe : egg; La : larva; Pn : protonymph; Dn : deutonymph; Tn : tritonymph.

L'élévation de température peut donc être tenue pour responsable de l'abrègement du cycle. Son action se manifeste à tous les niveaux de l'ontogenèse jusque et y compris celui de l'œuf à la différence justement de *Platynothrus peltifer* où, nous le verrons, cette même élévation de température aura l'effet inverse, à savoir celui d'entraîner un considérable retard dans l'éclosion larvaire.

Un tel comportement vis-à-vis des températures élevées n'est pas spécial à *T. tectorum* bien qu'on ne recueille, dans la littérature, que peu d'informations à ce sujet. En effet, la plupart des élevages conduits par les auteurs ont été effectués soit à la température

Tabl. V. — Durée (en jours) des différentes stases et phases du développement de *T. tectorum* à la température constante de 27°C. La durée de la période pupale de chaque stase active immature est indiquée entre parenthèses.
Duration (days) of the various stases and developmental phases of T. tectorum at a constant temperature of 27°C (duration of the various pre-ecdysial resting stages in brackets).

Désignation de l'individu	Oeuf	Larve	Proto-nymph	Deuto-nymph	Trito-nymph	Développement post-prélarvaire	Cycle total
1	10	9 (5)	13 (4)	9 (5)	5 (3)	36	46
2	12	13 (6)	13 (4)	7 (3)	7 (4)	40	52
3	12	15 (6)	12 (7)	13 (9)	17 (9)	57	69
4	10	11 (5)	18 (6)	9 (4)	8 (5)	46	56
5	10	10 (6)	10 (5)	13 (5)	6 (3)	39	49
6	10	15 (11)	10 (5)	8 (2)	6 (2)	39	49
7	10	9 (5)	12 (7)	10 (5)	6 (3)	37	47
8	10	11 (6)	13 (5)	8 (4)	8 (4)	40	50
9	10	9 (4)	10 (5)	13 (7)	6 (3)	38	48
10	11	9 (4)	13 (6)	9 (3)	7 (3)	38	49
11	13	10 (6)	11 (7)	9 (3)	6 (3)	36	49
12	13	9 (5)	10 (4)	12 (4)	6 (3)	37	50
13	13	11 (6)	9 (4)	7 (4)	9 (4)	36	49
14	14	11 (7)	10 (5)	9 (4)	10 (4)	40	54
15	8	10 (6)	12 (4)	8 (3)	10 (7)	40	48
16	9	11 (6)	11 (5)	10 (4)	5 (3)	37	46
17	9	12 (7)	12 (6)	8 (3)	9 (5)	41	50
18	10	9 (4)	14 (7)	8 (3)	7 (3)	38	48
19	12	8 (5)	14 (6)	6 (3)	7 (3)	35	47
20	12	13 (10)	10 (4)	7 (3)	7 (4)	37	49
21	12	12 (6)	12 (5)	9 (4)	10 (6)	43	55
22	12	13 (7)	10 (5)	6 (2)	7 (3)	36	48

Tabl. VI. — A, limites des variations et moyenne de la durée des différentes stases et phases du développement de *T. tectorum* à la température constante de 27°C d'après les données du tableau V. B, limites des variations et moyenne de la durée du stade pupal aux différentes stases du développement de *T. tectorum* à la température constante de 27°C d'après les données du tableau V.

A, limits of the variations and mean duration of the various stases and developmental phases of T. tectorum at a constant temperature of 27°C according to the data in table V. B, limits of the variations and mean duration of the various pre-ecdysial resting stages of T. tectorum at a constant temperature of 27°C according to the data in Table V.

A Désignation des stases et phases	Durée exprimée en jours			Coefficient de variation
	minimum	maximum	moyenne	
Oeuf	8	14	11 ± 0,3	13,6 %
Larve	8	15	10,9 ± 0,4	17,4 %
Protonymph	9	18	13,2 ± 0,5	18,1 %
Deutonymph	6	13	9 ± 0,4	22,2 %
Tritonymph	5	17	7,6 ± 0,5	32,8 %
Développement post-prélarvaire	35	57	39,2 ± 1	11,4 %
Cycle total	46	69	50,3 ± 1,1	9,5 %

B Désignation du stade pupal	Durée exprimée en jours			Coefficient de variation
	minimum	maximum	moyenne	
larvaire	4	11	6 ± 0,3	26,6 %
protonymphal	4	7	5,2 ± 0,2	19,2 %
deutonymphal	2	9	3,9 ± 0,3	38,4 %
tritonymphal	2	9	3,9 ± 0,3	38,4 %

de la pièce, que je présume être voisine, en moyenne de 18-20°C, soit, plus généralement, à la température de 25°C considérée, a priori, comme la plus favorable. Les 2 séries de données sont rarement connues pour la même espèce. C'est le cas, par ex. de *Damaeus onustus* et *Damaeus clavipes* élevés par Pauly (1956) à la température du laboratoire et à 25°C par Sengbusch (1958); on ne relève alors que des différences minimales dans la durée moyenne des différentes stases. C'est le cas encore de *Galumna nervosus* élevé simultanément par Sengbusch (1954) à 20°C d'une part, et à 25°C d'autre part, et l'auteur observe cette fois que le développement à 25°C est nettement plus rapide qu'à 20°C (la durée de chaque stase étant réduite de quelques jours) encore que son expérimentation, à cette dernière température, n'ait porté que sur 4 individus. Des observations du même ordre -une élévation de température provoquant un raccourcissement de la durée de chaque stase et, par conséquent, un abrègement de la durée totale du cycle- ont également été faites par Nannelli (1975) sur *Oppia concolor* (élevé parallèlement à 18°C et 25°C) et Bhattacharya *et al.* (1978) sur *Oppia nodosa* (élevé aux températures expérimentales de 16°C, 22°C et 32°C).

Quoi qu'il en soit, le fort pourcentage de réussite obtenu dans les élevages de *T. tectorum* à 27°C joint à une plus grande vitesse de développement semble indiquer que cette espèce s'accommode fort bien des fortes températures. Il est même permis de penser qu'une température plus haute encore permettrait de raccourcir davantage la durée du cycle jusqu'à ce que, vraisemblablement, soit atteint le seuil thermique supra-optimal dont on sera amené à envisager l'existence à propos de *Platynothrus peltifer*. Pour cette dernière espèce, ce seuil thermique supra-optimal se situe certainement aux environs de 27°C. Il doit être plus élevé pour *T. tectorum*.

B. LONGEVITE DES ADULTES

22 individus élevés isolément (à la température du laboratoire) depuis la tritonymphe pupale ont été suivis depuis l'émergence de l'adulte jusqu'à la mort de ce dernier.

Les 22 adultes sont apparus, presque en même temps, dans un intervalle de 3 j seulement. Sur ce nombre, 2 moururent très jeunes, l'un au bout de 17 j, l'autre à 31 j. Parmi les 20 survivants, l'un d'eux ne vécut que 3 mois (98 j); les autres vécut, pour la plupart, de 8 à 9 mois, le record de longévité étant détenu par un individu qui atteignit l'âge de 302 j, soit 10 mois environ.

La durée moyenne de vie adulte calculée sur ces 22 individus a été de $230 \pm 5,2$ j.

BIBLIOGRAPHIE

- BHATTACHARYA T., V.C. JOY, S. JOY, 1978. Studies on the effect temperature on the development of *Oppia nodosa* Hammer (Acari : Oppiidae). *Entom.*, 3 (2) : 149-155.
- GRANDJEAN F., 1948. Sur les écarts dans un clone de *Platynothrus peltifer* (Acarien). *C. R. Ac. Sc.*, 227 : 658-661.
- HAARLOV N., 1960. Microarthropods from Danish soils. Ecology, phenology. *Oikos*, 3 : 1-176.
- LEBRUN P., 1970. Ecologie et biologie de *Nothrus palustris* (C.L. Koch 1839). 3ème note. Cycle de vie. *Acarologia*, 12 (1) : 193-207.
- LEBRUN P., 1974. Ecologie du développement de *Damaeus onustus* et *Damaeus clavipes* (Acariens, Oribates). Influence de la température. *Acarologia*, 16 (2) : 343-357.
- LEBRUN P., 1977. Comparaison des effets de températures constantes ou variables sur la durée de développement de *Damaeus onustus* (Acarina : Oribatei). *Acarologia*, 9 (1) : 136-143.
- MICHAEL A.D., 1884. British Oribatidae, I. *Ray Soc.*, 61 : I-XI et 1-336.
- NANNELLI R., 1975. Osservazioni sulla biologia di *Oppia concolor* Koch (Acarina, Oribatei, Oppiidae) in condizioni sperimentali di allevamento. *Redia*, 56 : 111-116.
- PAULY F., 1956. Zur Biologie einiger Belbiden (Oribatei, Moosmilben) und zur Funktion ihrer pseudostigmatischen Organe. *Zool. Jahrb. Abt. Syst. Okol. geogr. Tiere*, 84 (4-5) : 275-328.
- SENGBUSCH H.G., 1954. Studies on the life history of three oribatoid mites with observations on other species (Acarina, Oribatei). *Ann. Entom. Soc. Amer.*, 47 (4) : 646-667.
- SENGBUSCH H.G., 1958. Zuchtversuche mit Oribatiden (Acarina). *Naturwiss.*, 45 (20) : 498-499.
- SITNIKOVA L.G., 1959. En russe (Life cycles of some Oribatei and methods of their cultivation). *Zool. Zh.*, S.S.S.R., 38 (11) : 1663-1673.
- TABERLY G., 1951. Démonstration de la parthénogenèse chez *Trhypochthonius tectorum* Berlese (Acarien, Oribate). *C.R. Ac. Sc.*, Paris 233 : 1226-1228.
- TABERLY G., 1952. Sur l'éthologie et le développement post-embryonnaire de *Trhypochthonius tectorum* (Acarien, Oribate). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 77 (5-6) : 330-341.
- TABERLY G., 1958. La cytologie de la parthénogenèse chez *Platynothrus peltifer* (Koch)(Acarien, Oribate). *C.R. Ac. Sc.*, 247 : 1655-1657.
- TABERLY G., 1960. La régulation chromosomique chez *Trhypochthonius tectorum* (Berlese) espèce parthénogénétique d'Oribate (Acarien) : un nouvel exemple de mixocinèse. *C.R. Ac. Sc.*, 250 : 4200-4201.

Reçu le 21 avril 1986; received April 21, 1986
 Accepté le 18 juin 1986; accepted June 18, 1986.

OCEANOGRAPHIC INVESTIGATIONS ON THE RED SEA WATERS IN FRONT OF AL-GHARDAQA I. HYDROGRAPHY

M.A.H. SAAD¹ and M. KANDEEL²

¹Oceanography Department, Faculty of Science, Alexandria University, Moharem Bey, Alexandria, Egypt

²Institute of Oceanography and Fisheries, Red Sea, Egypt

HYDROGRAPHIE
MER ROUGE
AL-GHARDAQA

RÉSUMÉ - Les variations saisonnières des conditions hydrographiques des eaux côtières de la Mer Rouge, face à Al-Ghardaqa, ont été étudiées. La température de l'eau de surface est influencée principalement par la température de l'air, les deux montrant des variations locales. Les plus basses moyennes des températures de l'air et de l'eau ont été relevées en janvier, et les plus élevées en juillet. Une tendance à l'élévation de la température de surface du nord au sud et de l'est à l'Ouest a été observée. La valeur moyenne élevée de la salinité en juillet est attribuée à un accroissement du taux d'évaporation dû à l'augmentation de la température. L'augmentation de la salinité avec la profondeur coïncide avec l'enfoncement par densité de l'eau la plus saline qui se forme en surface par évaporation. La valeur moyenne élevée de la salinité calculée pour l'aire étudiée (40,41 ‰), reflète le caractère original de la Mer Rouge connue comme l'étendue d'eau de salinité la plus élevée du monde. Le pH de la zone d'étude est toujours alcalin, avec une valeur moyenne de 8,24. L'oxygène dissous (DO) présente une concentration relativement haute, avec une moyenne de 5,81 mg.l⁻¹. La distribution horizontale du pH et de l'oxygène dissous à la surface est influencée par les conditions locales. Les variations verticales irrégulières de pH et de DO sont attribuées principalement au processus de mélanges verticaux et aux effets des vagues. La baisse du pH et de la DO avec la profondeur résulte surtout de la décomposition des déchets organiques qui se déposent. Les moyennes minimales saisonnières de pH et de DO en juillet coïncident avec l'accroissement du taux de décomposition des déchets organiques due à l'élévation de la température.

HYDROGRAPHY
READ SEA
AL-GHARDAQA

ABSTRACT - Seasonal variations of the hydrographic conditions in the coastal Red Sea waters in front of Al-Ghardaqa were studied. The surface water temperature was mostly influenced by air temperature and both showed local variations. The lowest average air and water temperatures were recorded in January and the highest in July. A tendency of increasing surface temperature from north to south and west to east was observed. The maximum seasonal average salinity value in July is attributed to the increase in the rate of evaporation brought about by elevation of temperature. The increase in salinity with depth occurs with sinking of the denser mass of more saline water, formed near the sea surface by evaporation. The high average salinity value calculated for the area of study (40.41 ‰) reflects the unique character of the Red Sea as the most saline body of water in the world oceans. The pH of the study area was always on the alkaline side, giving an average value of 8.24. Dissolved oxygen (DO) in this area gave relatively high concentrations, with an average value of 5.81 mg/l. The horizontal distribution of pH and DO in the surface water is generally influenced by certain local conditions. The irregular vertical variations of pH and DO are attributed mainly to the vertical mixing processes and the tidal effects. The decrease in pH and DO values with depth resulted in the main from decomposition of the descending organic remains. The minimum seasonal averages of pH and DO in July coincided principally with the increase in the rate of decomposition of organic remains by elevation of temperature.

INTRODUCTION

The Red Sea is considered one of the least explored areas. This landlocked semi-enclosed sea, located in an arid zone where evaporation is far in excess of precipitation and run-off, has a unique ecosystem in the tropical region. The environment of the Red Sea, particularly the coastal areas, is threatened, mainly from oil pollution as well as the discharge of sewage and industrial wastes into the coastal waters (Anon, 1976). One of the coastal areas of special interest is that in front of Al-Ghardaqa (Hurgada) on the western side of the Red Sea. According to the available literatures, there are no chemical measurements in the coastal Egyptian Red Sea waters, especially at Al-Ghardaqa. However, Morcos (1960), Morcos and Riley (1966) and El-Sabh (1968) investigated some physical properties of the Suez Canal water. Also, Morcos (1968)

determined the chemical composition of this water. Although the Red Sea area at Al-Ghardaqa has received intensive biological studies since 1932 (Beltagy, 1975), it still lacks the physico-chemical investigations. Consequently, this coastal water was chosen for a research programme dealing with the hydrography and nutrients presented in Parts I and II, respectively. The main purpose of this project is to determine the status of the environmental and nutrient parameters in the different regions of the study area during the four seasons of the year. Knowledge of the vertical variations of the investigated parameters seems to be essential for understanding the biological changes, mainly phytoplankton populations, in the study area. Also, the data obtained are expected to provide the essential basic oceanographic information to serve as a reference for evaluation of possible environmental variations, which may occur in the future by different developments in this area.

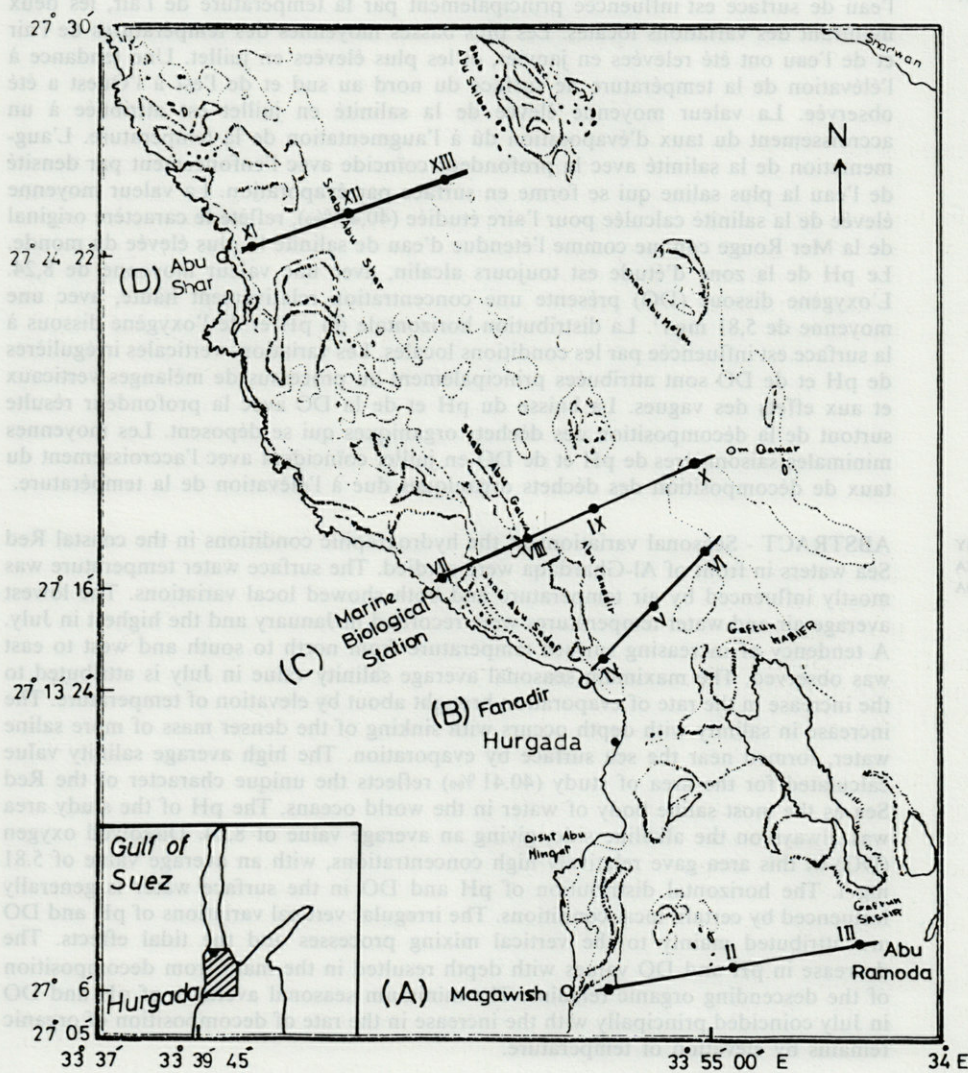


Fig. 1. — Map fo the study area showing the position of stations.

STUDY AREA

The study area, the coastal sea water in front of Al-Ghardaqa occupies the northwestern part of the Egyptian coast of the Red Sea around Al-Ghardaqa between latitude $27^{\circ} 05' N$ and $27^{\circ} 30' N$ and longitude $33^{\circ} 37' E$ and $34^{\circ} 0' E$. This area extends from Magawish in the south to Abu-Shar in the north and from Al-Ghardaqa shore to near Shadwan Island (Fig. 1). The area of investigation is situated near the southern end of the remarkable maze of reefs and Islands, which occupy the northwestern corner of the Red Sea. All forms of reef are mostly found in this area.

The maze of reefs on the western side of the entrance to the Gulf of Suez, according to Crossland (1939), gives way to a slightly simpler system at Al-Ghardaqa comprising; a) the shore fringing reef, 100-150 m wide; b) a series of small lagoon reefs enclosed by a barrier. Along the shore and inside the 100 m line, the reefs extend to few meters in width and are clearly visible near the water surface. In addition to these coastal reefs, the area includes other reefs varying in size that are not uniformly distributed. Most reefs have local names mentioned in the chart. The bottom topography of the area is irregular. The area includes a number of islands of different heights, reaching up to 900 feet, as Shadwan Island.

The climatic conditions in this region in the northwestern part of the Red Sea favour a high rate of evaporation. The rainfall is very small. Water movements are due to three causes; tides, winds and changes of density. The winds blow from the N.N.W. and remain almost unchanged, except on a few days, all the year round.

MATERIAL AND METHODS

Four sections perpendicular to the coast were selected to cover the study area. They were from south to north; A - Magawish; B - Fanadir; C - Marine Biological Station, and D - Abu-Shar. Each section included three stations, except section C which included stations VII, VIII, IX and X (Fig. 1). This section was chosen to describe the vertical distribution of each of the investigated parameters, due to the more or less consistent similarity with other parts of the study area and the fact that it was the longest and deepest section (about 10 km long and 100 m in depth). Sampling was carried out seasonally in April (spring), July (summer), October 1980 (autumn) and January 1981 (winter). Each cruise was completed in two successive days, starting from the southern part of the study area, except in January when three successive days were required, due to poor weather conditions. Vertical water

samples were collected, using reversing Nansen water sampler, at different depths (surface, 5, 10, 15, 25, 50 and 100 m) at the deepest station, and as many as the depth allowed at the shallower ones.

The air and water temperatures were recorded at the time of sampling. The air temperature was measured with an ordinary thermometer and the water temperature with standard reversing protected thermometers. The hydrogen ion concentration was determined *in situ*, using a portable glass electrode pH-meter accurate to 0.01 unit. The salinity of water samples, collected in special hard glass salinity bottles, was determined immediately on return to the laboratory, using an inductive salinometer. Determination of dissolved oxygen was carried out with the classical Winkler method modified by Strickland and Parson (1968). The oxygen bottles were filled with water samples and fixation was performed immediately in order to prevent loss of dissolved oxygen by elevation of temperature and to prevent any reduction due to the plankton content (Strickland and Parsons, 1968).

RESULTS

Temperature measurements

The values of air temperature fluctuated between $16.5^{\circ}C$ at station VII in January and $33.3^{\circ}C$ at station IX in July. The surface water temperatures ranged from $18.24^{\circ}C$ at station VII in January to $29.0^{\circ}C$ at station I in July. The seasonal average values of air temperature varied from 18.1 to $31.2^{\circ}C$ and those of surface water temperature from 19.70 to $28.84^{\circ}C$ in January and July, respectively (Fig. 2).

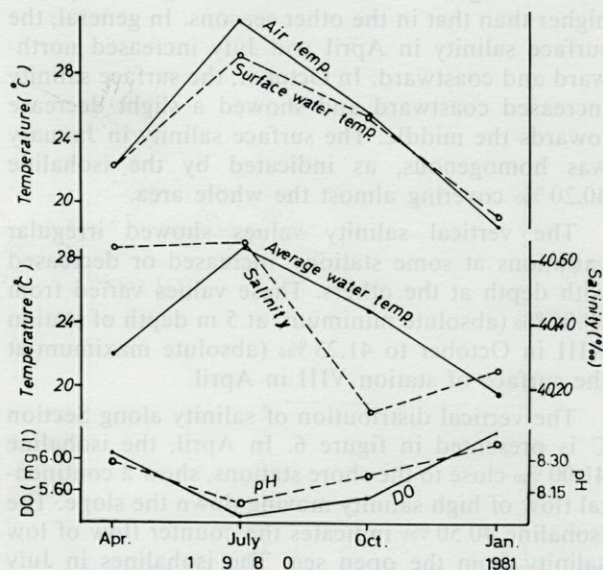


Fig. 2. — Variations of the seasonal average values of air and water temperatures, and of salinity, dissolved oxygen (DO) and pH in the study area during 1980-1981.

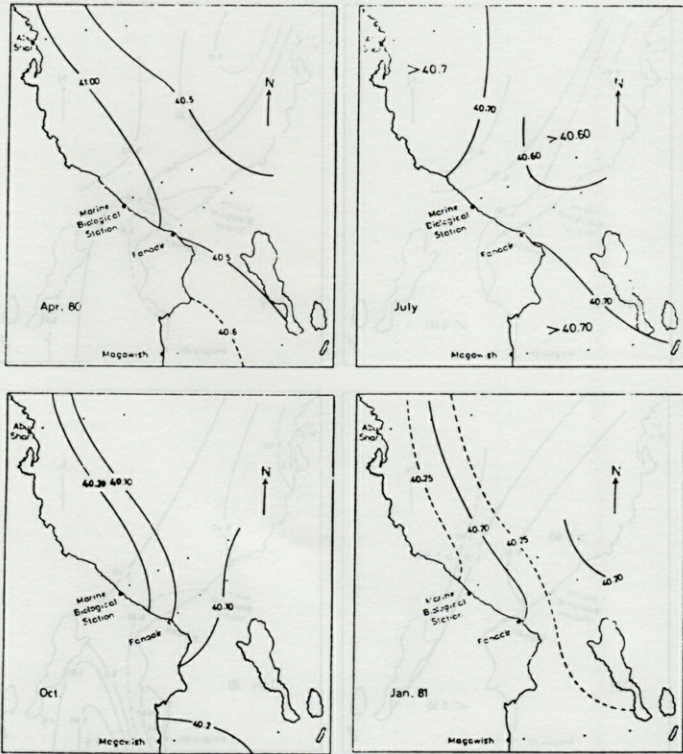


Fig. 5. — Horizontal distribution of surface salinity (‰) in the study area during 1980-1981.

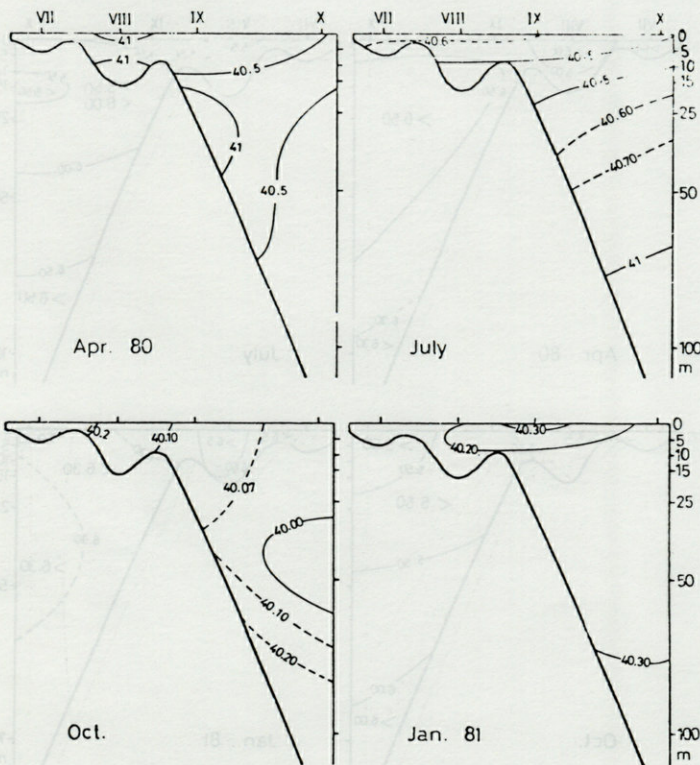


Fig. 6. — Vertical distribution of salinity (‰) at Section C during 1980-1981.

values. In October, the isohalines show a relative increase in salinity towards the coast and the bottom. The isohalines in January illustrate irregular distribution. The seasonal average salinity values fluctuated slightly between 40.12 ‰ in October and 40.65 ‰ in July (Fig. 2).

Hydrogen ion concentration

The surface horizontal distribution of pH is presented in figure 7. The pH isolines show in April the same distribution as in January. They are irregular in July, with a decrease in pH values from north to the middle. The surface pH exhibited in October a decrease seaward and an increase southward. The isolines run parallel to the coast during this month. In January, the isolines also run parallel to the coast, except in the middle region, and show a decrease from north to the middle and increase to the south.

The vertical pH values showed irregular variations, both decreases and increases with depth. These values ranged from an absolute minimum of 7.80 at the surface of station VII and the bottom of station VIII in July to an absolute maximum of 8.78 at the bottom of station XII in January.

The vertical distribution of pH along Section C (Fig. 8) shows an increase seaward in April and coastward in October, as well as a general decrease seaward in January. At this section, the pH values exhibited a decrease downward during the study, except in April. The seasonal average values of pH varied slightly from 8.08 in July to 8.37 in January (Fig. 2).

Dissolved oxygen (DO)

The surface horizontal distribution of DO is shown in figure 9. In April, there was an increase in DO concentrations seaward and northward. The whole study area in July generally indicated irregularity in the surface DO distribution. A slight increase coastward and northward was observed in October. The DO isolines in January show a decrease southward and seawards.

The DO concentrations gave irregular vertical variations and decreased or increased with depth. They fluctuated between 4.30 mg/l (absolute minimum) at the bottom of station II in July and 6.71 mg/l (absolute maximum) at the surface of station I in January.

The vertical distribution of DO along Section C is presented in figure 10. In April, the isoline 6.50 mg/l covers the subsurface layer. The coastal and surface waters in July showed lowest DO values, whereas the highest were observed in the subsurface and bottom waters. In October, the isoline 5.50 mg/l covers the upper layer and that of 6.00 mg/l the bottom layer. The vertical distribution of DO in

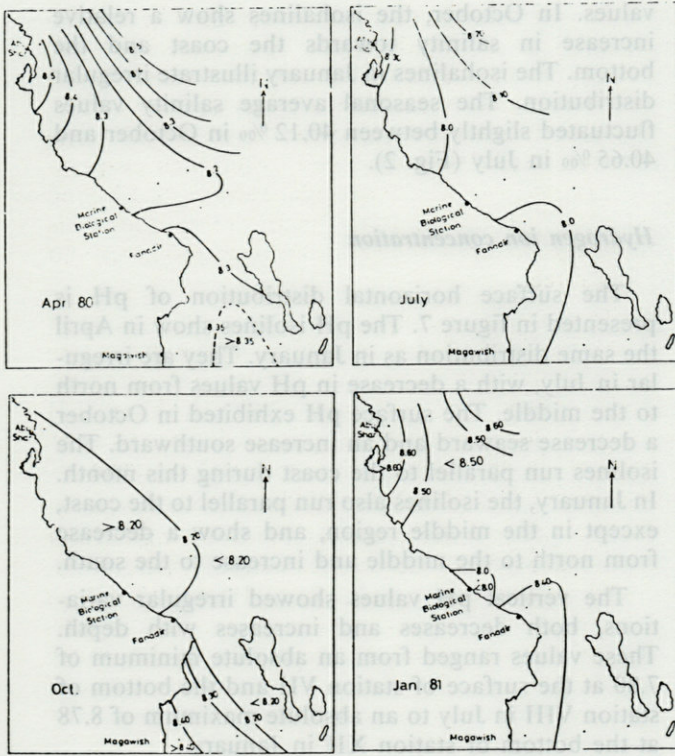


Fig. 7. — Horizontal distribution of surface pH in the study area during 1980-1981.

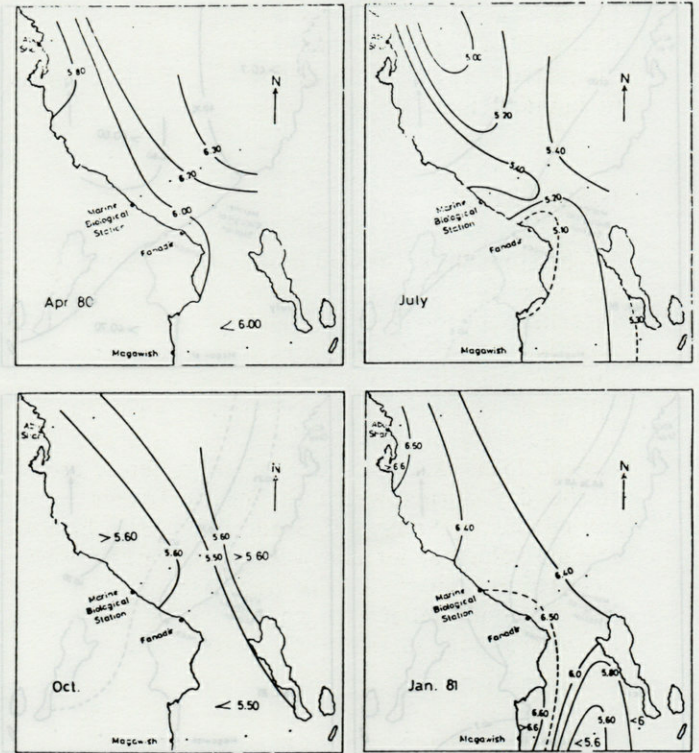


Fig. 9. — Horizontal distribution of surface DO (mg/l) in the study area during 1980-1981.

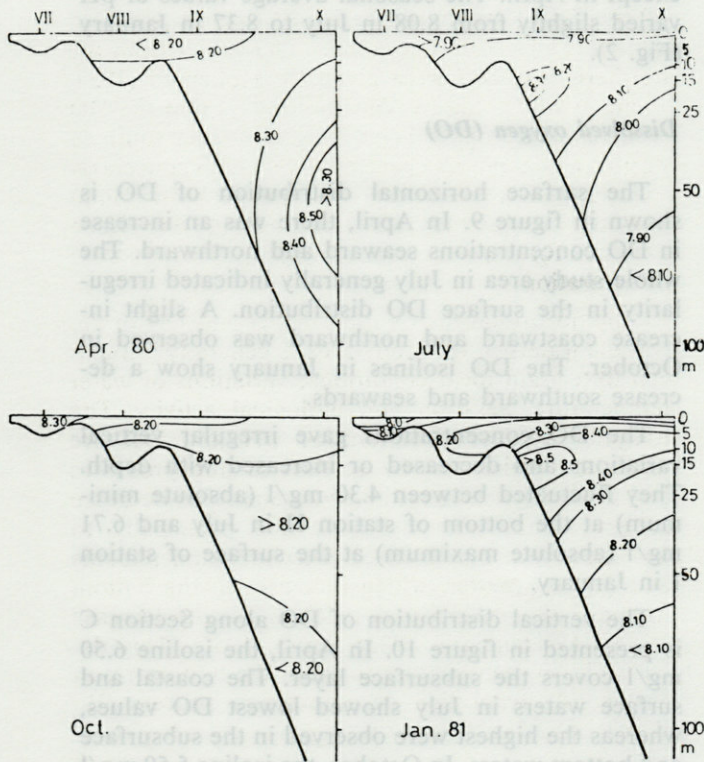


Fig. 8. — Vertical distribution of pH at Section C during 1980-1981.

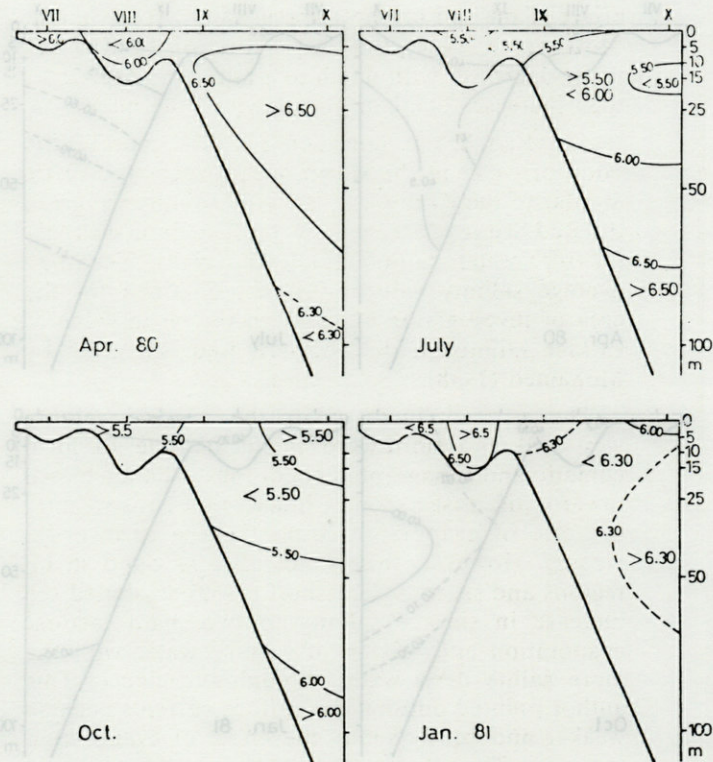


Fig. 10. — Vertical distribution of DO (mg/l) at Section C during 1980-1981.

January shows the effect of winter convection and mixing of waters. The seasonal average DO values fluctuated between 5.28 mg/l in July and 6.36 mg/l in January (Fig. 2).

DISCUSSION

The study area, situated in the arid zone between two great deserts, receives a very limited amount of water through precipitation and run-off. Accordingly, this shallow water area is affected by the climatic conditions, and irregular topography. The values of surface water temperature were mostly influenced by air temperature. Both temperatures showed local variations, due to the different times of the day during which the measurements were carried out (Behairy and Saad, 1984). The lowest average values of air and water temperatures were recorded in January and the highest in July (Fig. 2). The variations reflect the conditions of the warm subtropical zone of the northern Red Sea.

A tendency of increasing surface temperature from north to south and from west to east was observed. Mohamed (1938) gave different explanations for this west-east distribution, based on the effect of the northwestern winds blowing from land over the northern Red Sea. This was only for spring, autumn, and winter seasons.

The decrease in water temperature with depth was explained by Saad (1978b) to be due to the heating effect of the sun on the surface water. According to Mohammed (1938), the temperature of the Red Sea water decreases with depth to a minimum of 21.5°C, then increases adiabatically down to the bottom.

The Red Sea is considered as the most saline body of water in the world oceans (Morcos, 1970). Similar to the Arab Gulf, the high salinity values in the Red Sea result from the extremely limited supply of fresh-water run-off (Dubach, 1964). The high average salinity value (40.41 ‰) obtained for the area of investigation agrees with the mean value of surface salinity in the northern Red Sea given by Mohamed (1938).

The general increase in the surface salinity westward and northward might be due to local climatic and topographic conditions. The air blown towards the east becomes humid and consequently the rate of evaporation from the sea surface decreases. However, this is not always found in all regions and seasons. Grasshoff (1969) attributed the increase in surface salinity to two main factors; evaporation and mixing of surface water with the more saline deep water through turbulence. This author pointed out that the surface currents become weaker and consequently the effect of evaporation increases. The salinity gradient becomes weaker and irregular in the northward direction and this creates favourable conditions for vertical mixing.

The increase in salinity with depth is a general characteristic of the Red Sea. This could be related to sinking of the denser more saline water, which was formed near the surface by water evaporation. The stratification of salinity observed in July along Section C could be attributed to the high evaporation rate. However, the irregular vertical distribution of salinity generally found in the other seasons is possibly related to the vertical mixing processes and land effect.

The maximum seasonal average salinity value in July (Fig. 2) is attributed to the increase in the rate of evaporation brought about by elevation of temperature (Behairy and Saad, 1984). Shaikh (1981) related the high salinity values during summer months in the coastal Red sea waters north of Jeddah to excessive evaporation.

The pH is a reflection of many biological and chemical processes occurring in natural waters (Saad, 1978a). According to Atkins and Harris (1924), the photosynthetic activity exceeds the respiratory activity of the biota when the pH of the surface water is higher than 8.10. The pH in the present study was always on the alkaline side, with an average value of 8.24 for the whole area. This was also found by Behairy and Saad (1984) in the coastal Red Sea water in front of Jeddah and by Al-Saadi *et al.* (1977) in the North-West Arab Gulf.

The concentrations of DO at any time represent a momental balance between the rates of supply and consumption (Wahby *et al.*, 1972). Our knowledge of the DO content in the Red Sea was acquired relatively late. The first modern DO values from the northern Red Sea were given by Mohamed (1938, 1940). It was noted by Van Riel (1932) that the DO content of the upper layer increased from south to north. In general, DO gave relatively high concentrations in all seasons and has never been found depleted in the study area. The average DO value obtained for this area was 5.81 mg/l (more than 80 % of saturation).

The horizontal distribution of pH and DO in the surface waters of the study area is generally influenced by certain local conditions; variations of water temperature, aeration and biological activity. The irregular vertical variations of pH and DO are attributed mainly to the vertical mixing processes and the tidal effects in the study area. The decrease in pH values with depth is due principally to decomposition of the descending plankton remains and organic matter, which increases in the bottom waters (Juday, 1924; Saad, 1976), and to the decrease in DO (Wattenberg, 1933; Smith, 1952). This decrease in oxygen content towards the bottom resulted mainly from this decomposition process (El-Wakeel and Wahby, 1970).

The minimum seasonal average pH and DO values in July (summer) occurred in relation mainly with elevation of water temperature (Fig. 2), and

consequently with the increase in the rate of decomposition of detrital material and organic remains. However, the maximum seasonal average pH and DO values in January (winter) could be related to the decrease of water temperature (Fig. 2) and the vertical mixing processes. The relatively high seasonal average pH and DO values in April are mostly attributed to the relative increase in the photosynthetic activity in spring. Juday *et al.* (1924), Philip (1927) and Hutchinson (1957) showed that the increase in the rate of photosynthetic activity raises the pH values, as a result of the consumption of CO₂ and the increase in oxygen values in the water.

BIBLIOGRAPHIE

- AL-SAAD H.A., M.A.H. SAAD, R.A. HADI & N.A. HUSSAIN, 1977. Further investigations on some environmental characteristics of North-West Arab Gulf. *Proc. Ind. nat. Sci. Acad.*, 43 : 183-192.
- ANON, 1976. Marine science programme for the Red Sea. *Unesco tech. Pap. mar. Sci.*, 25 : 21 p.
- ATKINS W.R.G., & G.T. HARRIS, 1924. Seasonal changes in the water and heleoplankton of fresh-water ponds. *Sci. Proc. Roy. Dub. Soc.*, 18 : 1-21.
- BEHAIRY A.K.A. & M.A.H. SAAD, 1984. Effect of pollution on the coastal waters of the Red Sea in front of Jeddah, Saudi Arabia. 1. Environmental conditions. *Tethys*, 11 : 111-117.
- BELTAGY A.I., 1975. A bibliography of the Red Sea and Gulf of Aden, ALECSO, Cairo, 217 p.
- CROSSLAND C., 1939. Report on the preliminary expedition for the exploration of the Red Sea in the R. Rs. Mabahiss. *Publ. Mar. Biol. St. Al-Ghardaqa* (Red Sea) 1 : 3-11.
- DUBACH H.W., 1964. A summary of temperature - salinity characteristics of the Persian Gulf. *Nat. Geogr. Data Center. NODC General series Publ.*, G-4, 223.
- EL-SABH M.I., 1968. Effect of the Aswan High Dam on the distribution of salinity in the Suez Canal. *Nature*, 218 : 758-760.
- EL-WAKEEL S.K. & S.D. WAHBY, 1970. The hydrography and chemistry of Lake Manzalah, Egypt. *Arch. Hydrobiol.*, 67 : 173-200.
- GRASSHOFF K., 1969. Zu chemischen Beobachtungen von F.S. « Meteor » während der Indischen Ozean Expedition 1964-65. « Meteor » Forschungsergeb. Reihe 805 (Bornträger).
- HUTCHINSON G.E., 1957. A treatise on limnology. Vol. I., Geography, Physics and Chemistry. New York and London, John Wiley and Sons Inc., 1015 p.
- JUDAY C., 1924. Summary of quantitative investigations on Green Lakes, Wisconsin. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 12 : 2-12.
- JUDAY C., E.B. FRED & F.C. WILSON, 1924. The hydrogen ion concentration of certain Wisconsin lake waters. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 43 : 177-190.
- MOHAMED A.F., 1938. Ph.D. Thesis, Liverpool Univ., 213 p.
- MOHAMED A.F., 1940. The Egyptian exploration of the Red Sea. *Proc. Roy. Soc. London, Ser. B*, No 852, 128 : 306-316.
- MORCOS S.A., 1960. Die Verteilung des Salzgehaltes im Suez- Kanal. *Kieler Meeresforsch.*, 16 : 133-154.
- MORCOS S.A., 1968. The chemical composition of sea water from the Suez Canal region. Major Cations. *Kieler Meeresforsch.*, 24 : 66-84.
- MORCOS S.A., 1970. Physical and chemical oceanography of the Red Sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 8 : 73-202.
- MORCOS S.A. & J.P. RILEY, 1966. Chlorinity, salinity, density and conductivity of sea water from the Suez Canal region. *Deep Sea Res.*, 13 : 741-749.
- PHILIP C.B., 1927. Diurnal fluctuation in the hydrogen ion activity of a Minnesota Lake. *J. Ecology*, 8 : 73-89.
- SAAD M.A.H., 1976. Some limnological investigations of Lake Edku, Egypt. *Arch. Hydrobiol.*, 77 : 411-430.
- SAAD M.A.H., 1978 a. Seasonal variations of some physico-chemical conditions of Shatt Al-Arab Estuary, Iraq. *Est. Coast. Mar. Sci.*, 6 : 503-513.
- SAAD M.A.H., 1978 b. Distribution of phosphate, nitrite and silicate in Lake Edku, Egypt. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20 : 1124-1130.
- SHAIKH E.A., 1981. Phytoplankton ecology and production of the Red Sea off Jeddah, Saudi Arabia. Open Univ., Ph.D. Thesis.
- SMITH M.W., 1952. Limnology and trout angling in Charlotte County Lakes, New Brunswick. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 8 : 383 p.
- STRICKLAND J.D.H. & T.R. PARSONS, 1968. A practical handbook of sea water analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, 167 : 1-311.
- VAN RIEL P.M., 1932. Einige ozeanographische Beobachtungen im Roten Meer, Golf von Aden und Indischen Ozean. *Ann. Hydrogr. USW*, 60 : 401-407.
- WAHBY S.D., S.F. YOUSSEF & N.F. BISHARA, 1972. Further studies on the hydrography and chemistry of Lake Manzalah. *Bull. Inst. Oceanogr. Fisch.*, 2 : 399-422.
- WATTENBERG H., 1933. Ueber die Titrations-Alkalinität und Calcium Carbonat-Gehalt des Meerwassers. Deutsche Atlantische Exped. Meteor 1925-27, *Wiss. Erg.*, 8 : 122-231.

Reçu le 2 juin 1986; received June 2, 1986

Accepté le 26 mars 1987; accepted March 26, 1987

INCIDENCE DU CYCLE BIOLOGIQUE ET DE LA DISPONIBILITE DES RESSOURCES ALIMENTAIRES SUR LE REGIME TROPHIQUE D'UNE FOURMI

Incidence of life cycle and food availability on the diet of an Ant

J. BOSCH¹. A. ALSINA¹. X. CERDA² et J. RETANA²

¹ Departamento de zoologia, Facultad de Biología, Universidad de Barcelona, c/Diagonal 645, 08028 Barcelona, Spain

² Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Barcelona, Bellaterra, Barcelona, Spain

FOURMI
CATAGLYPHIS CURSOR
RÉGIME ALIMENTAIRE
CYCLE BIOLOGIQUE
RESSOURCES ALIMENTAIRES

RÉSUMÉ - La comparaison de la quantité de proies apportées au nid par la Fourmi *Cataglyphis cursor*, avec son cycle biologique démontre que la présence de larves conditionne l'activité de récolte de l'espèce pendant les différentes saisons. Le régime alimentaire de l'espèce est déterminé d'une part par les périodes d'apparition des différents groupes d'Arthropodes, d'autre part par une certaine sélection des proies par les ouvrières.

ANT
CATAGLYPHIS CURSOR
DIET
LIFE CYCLE
AVAILABLE FOOD

ABSTRACT - Comparison between the amount of items brought to the nest by the scavenger Ant *Cataglyphis cursor* and its life cycle shows that the presence of larvae conditions its seasonal collecting activity. The diet of the species is determined not only by the periods of appearance of the different groups of Arthropods in the zone, but also by a certain selection on the part of the workers.

INTRODUCTION

La plupart des travaux sur l'étude du régime alimentaire des Fourmis analyse l'éventail d'aliments d'une ou plusieurs espèces, en dressant des listes de proies (Ayre, 1957; Lepland, 1966; Gotwald, 1974; Levieux, 1975a, 1982, 1983; Anciferov, 1978; Whitford, 1976, 1980; Cherix, 1980; Briese et Macauley, 1981; Robles y Cerda, 1984; Curtis, 1985; etc.). Rares sont les travaux qui essaient de le relier avec les ressources disponibles et avec le cycle vital de l'espèce (Hortsmann, 1972; Petal *et al*, 1971; Kajak *et al*, 1971; Cherix et Bourne, 1980; Gillon, 1984).

Dans ce travail nous allons comparer les variations saisonnières des quantités et des types de proies rapportées au nid par les ouvrières de *Cataglyphis cursor* avec les proies qu'elles peuvent récolter et avec le cycle de vie de l'espèce.

C. cursor est une Fourmi méditerranéenne, d'activité strictement diurne, qui s'alimente principalement de cadavres d'Insectes. Elle habite en général des milieux ouverts, secs et ensoleillés.

Notre intérêt pour cette espèce remonte à 1983, et jusqu'à présent nous avons étudié son activité journalière de récolte (Retana *et al*, 1984), et son alimentation solide et liquide (Retana *et al*, 1986).

MATERIEL ET METHODES

Nous avons réalisé cette étude à Canet de Mar (Barcelone) (altitude 50 m), d'avril à octobre 1984.

L'analyse des variations de la récolte de proies a été réalisée à partir de 3 fourmilières. Une fois par semaine nous avons contrôlé chaque nid durant les 10 premières minutes de chaque heure, de 9h à 19 h. Pendant ces 10 m nous avons pris note du nombre d'ouvrières qui rentraient avec une proie, et nous avons recueilli ces dernières. Par extrapolation de ces résultats, il a été possible de connaître le nombre total de proies apportées au nid pendant la journée. L'analyse des proies au laboratoire nous a permis de connaître les groupes auxquels ils appartenaient.

Une fois par semaine, nous avons échantillonné, par périodes de 24 h, les Arthropodes du lieu

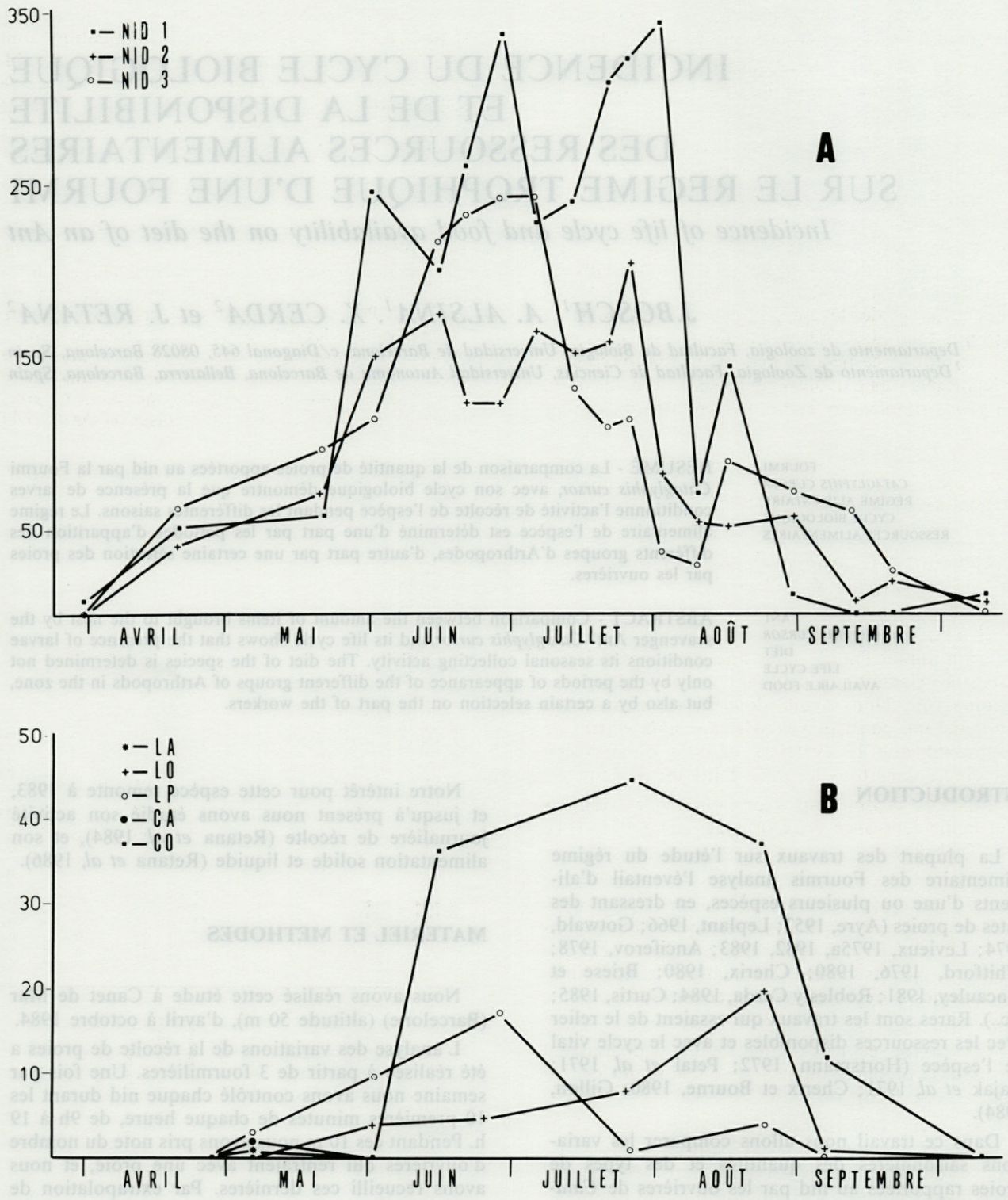


Fig. 1. — A, Nombre total de proies apportées au nid par les ouvrières de *Cataglyphis cursor* le long de l'année; B, Evolution du couvain durant l'année. LA : grandes larves de sexués; LO : grandes larves d'ouvrières; LP : petites larves d'ouvrières; CA : cocons de sexués; CO : cocons d'ouvrières.
 A, Items brought to the nest by workers of *Cataglyphis cursor* throughout the year; B, Evolution of the brood throughout the year. LA : big larvae of males and females; LO : big larvae of workers; LP : small larvae of workers; CA : cocoons of males and females; CO : cocoons of workers.

d'investigation, considérés comme des proies potentielles, par les méthodes suivantes :

1) 5 séries de 4 pièges Barber pleins d'eau savonneuse, installés toujours aux mêmes endroits,

2) 100 coups de filets-fauchoirs effectués sur les différentes plantes ou groupes de plantes selon leur abondance relative,

3) 2 séries de 4 assiettes jaunes à différentes hauteurs du sol.

Pour l'étude du cycle biologique de l'espèce, nous avons creusé un nid chaque mois et nous avons compté les ouvrières et le couvain de la société. Afin d'éviter l'influence de la taille des nids dans les résultats, nous avons divisé le nombre d'individus de chaque phase de développement du couvain par le nombre total d'ouvrières au nid (x par ouvrière), puis multiplié ce résultat par 100 (x/100 ouvrières). N'étant pas sûrs d'avoir recueilli tous les oeufs, nous en avons simplement établi une échelle qualitative.

RESULTATS ET DISCUSSION

Relations entre le nombre de proies récoltées et le cycle biologique de la fourmière

Il n'est pas possible de connaître l'évolution du couvain durant l'année dans une même fourmière, car cela exigerait son déterrage et son renterrage à chaque fois. Nous avons donc utilisé la méthode indirecte qui consiste à creuser des nids voisins en supposant que le cycle se déroule d'une façon semblable dans tous les nids d'une même zone.

De cette façon, nous avons obtenu les résultats qui coïncident avec ceux de Cagniant (1976) (Fig. 1B, Tabl. IA).

C.cursor hiberne sans couvain. La période de ponte débute généralement à la mi-avril, mais nous n'avons pas trouvé d'oeufs lorsque nous avons creusé le premier nid à cette date (ce retard peut être expliqué par les basses températures et les pluies abondantes enregistrées avant ce mois). La ponte finit vers la fin-juin.

Les larves et les cocons sexués apparaissent pendant la première quinzaine de mai et deviennent adultes vers la fin du mois.

Les larves d'ouvrières apparaissent à partir de la mi-mai. Pendant ce mois et le suivant, nous avons trouvé toutes les phases larvaires dans les nids que nous avons creusés. Ce nombre diminue progressivement jusqu'au mois d'août.

Les cocons d'ouvrières apparaissent plus tard, vers la fin juin et se trouvent dans les nids jusqu'à la fin d'août.

En septembre il n'y a plus de couvain et les colonies se préparent pour l'hibernation.

Le nombre total de proies apportées au nid par la population d'une fourmière dans une journée, varie le long de l'année. Pendant les premiers mois, de mars à mai, les Fourmis des 3 nids étudiés sont peu actives et ramènent donc peu de proies au nid. Par contre, en juin et juillet, l'activité augmente rapidement ainsi que la récolte de proies. En août les valeurs diminuent considérablement jusqu'à finir le cycle d'activité en octobre (Fig. 1A).

Tabl. I.—A, Nombre d'individus des différentes phases du développement rapportées à 100 ouvrières dans les nids creusés périodiquement; B, Nombre d'individus des différents ordres obtenus par échantillonnage au long de l'année; C, Proies apportées au nid par les ouvrières de *C. cursor* pendant les différents jours de prises de mesure. A, Number of individuals of each stage per cent workers, in periodically excavated nests; B, number of individuals of different orders sampled throughout the year; C, preys brought to the nest by workers of *C. cursor* on the different days of measurement.

A	Date	oeufs	petites larves	larves ouvrières	larves sexués	cocons ouvrières	cocons sexués
	27/4/84	-	-	-	-	-	-
	5/5/84	++++	3,6	-	0,3	-	0,3
	5/5/84	+++	2,2	-	0,1	-	0,8
	1/6/84	+++	9,0	4,1	-	-	-
	23/6/84	++	18,2	4,5	-	36,4	-
	24/7/84	+	1,0	7,8	-	46,2	-
	22/8/84	-	4,1	19,5	-	37,1	-
	6/9/84	-	-	0,8	-	11,7	-
	10/10/84	-	-	-	-	-	-

B	Date	Fourmis	Aphidiens	Hétéroptères	Homoptères	Araignées	Diptères	Coléoptères	Hyménoptères	Dictyoptères	Orthoptères	Autres	Total
	30/3/84	42	2	0	11	31	187	20	32	0	1	7	333
	20/4/84	275	16	0	29	42	69	56	40	6	2	7	602
	19/5/84	121	12	5	32	30	131	54	33	0	0	9	427
	1/6/84	790	125	25	81	81	141	130	30	1	1	13	1418
	15/6/84	682	102	24	70	71	68	92	112	1	3	17	1242
	21/6/84	750	109	20	36	62	71	69	90	0	1	25	1233
	27/6/84	723	92	33	21	61	57	73	67	2	8	28	1165
	6/7/84	612	61	56	27	53	33	76	95	4	13	30	1060
	13/7/84	712	43	52	31	61	49	74	40	1	18	32	1113
	19/7/84	637	40	48	35	68	40	115	39	24	15	20	1081
	25/7/84	706	53	22	25	53	29	210	45	57	40	20	1278
	2/8/84	525	78	27	76	64	45	152	49	28	27	15	1086
	9/8/84	590	38	19	29	48	38	95	32	23	21	15	948
	16/8/84	482	53	10	19	80	48	130	51	10	30	12	917
	30/8/84	252	0	18	36	77	79	61	41	2	5	14	585
	12/9/84	394	0	21	22	89	98	45	69	15	20	9	772
	20/9/84	153	6	21	41	133	90	51	95	0	10	9	661
	2/10/84	264	99	26	68	75	133	31	93	1	3	6	739
	10/10/84	122	12	9	31	106	95	20	52	0	5	8	460

C	Date	Fourmis	Aphidiens	Hétéroptères	Homoptères	Araignées	Diptères	Coléoptères	Hyménoptères	Graines	Autres	Total
	30/3/84	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
	20/4/84	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	6
	19/5/84	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	11
	1/6/84	15	6	-	1	-	-	4	-	-	8	34
	15/6/84	7	18	2	2	-	1	1	-	1	7	39
	21/6/84	21	18	3	-	1	-	2	1	-	14	60
	27/6/84	14	10	1	1	3	-	1	-	8	7	45
	6/7/84	43	5	9	5	-	6	1	-	9	10	88
	13/7/84	13	3	5	3	2	1	-	-	14	3	44
	19/7/84	40	2	7	3	3	2	-	1	14	18	90
	25/7/84	52	-	5	1	1	1	-	1	4	12	75
	2/8/84	34	2	2	2	3	-	4	-	2	13	62
	9/8/84	21	1	-	-	2	1	-	-	-	10	35
	16/8/84	27	1	-	-	2	2	-	-	-	5	35
	30/8/84	17	2	-	1	1	1	-	2	1	7	32
	12/9/84	8	-	-	-	2	1	-	-	-	1	12
	20/9/84	3	-	-	-	-	-	-	1	-	-	4
	2/10/84	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
	10/10/84	3	1	-	-	-	-	1	-	-	-	5

Le plus grand apport de proies coïncide avec la période de plus grand besoin de protéines (Fig. 1A,B), ce qui a déjà été décrit pour d'autres espèces de Fourmis (Olechowicz, 1971; Kajak *et al*, 1972). En effet, seules les larves d'ouvrières ont des exigences alimentaires élevées, étant donné que les larves de sexués sont très peu nombreuses et que les autres phases du développement (oeufs et cocons) n'ont pas besoin d'une source externe d'aliment.

Proies récoltées et proies disponibles sur le terrain

La comparaison entre les proies de l'espèce (proies réelles) et les Arthropodes de l'endroit (proies potentielles) pose certains problèmes. Il existe une série de facteurs qui peuvent influencer les résultats :

1) la méthode d'échantillonnage ne suffit pas toujours à donner des valeurs exactes de l'entomofaune de l'endroit,

2) l'analyse des proies potentielles se fait uniquement sur le nombre d'individus. Il serait intéressant de comparer ces résultats avec ceux que l'on obtiendrait en mesurant leur poids et leur taille,

3) cette étude aurait pu être réalisée au niveau d'espèces, par exemple, au lieu d'ordres ou familles, ce qui aurait, peut-être, montré des résultats quelque peu différents,

4) en plus, le critère de la disponibilité des proies pour les Fourmis est assez subjectif, car certains groupes échantillonnés leur sont moins accessibles que d'autres,

5) d'autres facteurs (cycle du nid, influence des conditions externes, variations du nombre des proies potentielles dans les différents groupes) peuvent également intervenir de façon décisive.

Malgré ces limitations, l'étude des données obtenues en 1984, confirmées par celles de 1985, nous permet d'avoir une idée sur le mode de résolution des exigences protéiques de *C.cursor* pendant l'année. Pour cela nous comparons les résultats de l'échantillonnage (Tabl. IB) avec les proies réelles de l'espèce (Tabl. IC).

Pendant les premiers mois d'activité (mars, avril et mai) les besoins sont peu importants, et les ressources alimentaires ne sont pas excessives : sur le terrain on trouve principalement des Fourmis (en nombre réduit par rapport aux nombres que nous trouvons plus tard) et des Diptères, bien que ceux-ci ne semblent pas accessibles puisqu'ils ne se trouvent pas dans les proies consommées (contrairement à ce qui arrive avec les Fourmis).

A partir de la fin mai, les besoins alimentaires augmentent considérablement ainsi que la nourriture disponible :

— le nombre de Fourmis devient très élevé, jusqu'à cinq fois celui des groupes qui les suivent en nombre

d'individus. Aussi sont elles très importantes dans le régime alimentaire de *C.cursor*,

— les Aphidiens forment le second groupe en nombre, pratiquement durant tout le mois de juin, période pendant laquelle nous les trouvons en grandes quantités. A ce moment, ils deviennent un élément essentiel du régime alimentaire des Fourmis, qui se maintient, quoiqu'en moindre proportion, pendant la première quinzaine de juillet,

— les Hétéroptères atteignent leur maximum pendant les mois de juin et juillet et c'est pendant ces mois-ci (surtout juillet) qu'ils sont rapportés au nid en plus grande quantité (aussi bien des larves que des adultes),

— les graines de *Centaurea* sont récoltées en grande quantité par les ouvrières de la fin juin à la fin juillet (ce qui coïncide avec leur période de dispersion),

— nous avons trouvé une proportion insuffisante des autres groupes pour analyser leurs variations saisonnières.

Cette situation varie vers la fin juillet et le début d'août. Les Aphidiens et les Hétéroptères ont alors considérablement diminué et il apparaît des groupes peu accessibles à ces Fourmis, à cause de leur forte taille (Dicyoptères et Orthoptères) ou de la dureté de leur cuticule (Coléoptères). A ce moment-là, les Fourmis, encore très nombreuses, constituent la partie essentielle du régime alimentaire parmi d'autres groupes de moindre importance.

Certains groupes (Diptères, Araignées) augmentent à la fin de la saison, mais n'entrent pas dans le régime alimentaire à cause de la diminution de l'activité de l'espèce. Le même phénomène se reproduit lors du second maximum des Aphidiens, qui n'influe pas non plus pour la même raison (fig. 2). Kajak *et al* (1972) citent un cas semblable par rapport à deux maximums d'apparition d'*Auchenorynca* et son utilisation par *Myrmica rubra*.

La Fourmi *Cataglyphis cursor* étant une espèce nécrophage, n'importe quel Arthropode de l'endroit constitue, en principe, une proie potentielle; par conséquent, son régime trophique devrait refléter les fluctuations des populations de l'entomofaune du milieu. Le fait que certains groupes soient récoltés en plus grande proportion que les autres, peut être dû à plusieurs raisons :

1) l'apparition d'un certain groupe de proies potentielles doit coïncider avec la période de présence des larves dans le nid. C'est pour cela que, par exemple, *C.cursor* ne profite pas de la deuxième apparition des Aphidiens,

2) les proies potentielles doivent être accessibles. Certains groupes de prédateurs (Araignées, Sphécidés, Oiseaux insectivores, autres Fourmis) pourraient capturer certains Insectes de façon plus efficace, ce qui expliquerait que les Diptères et d'autres groupes, ainsi que les larves d'Insectes qui sont préférées par les Fourmis au laboratoire, n'in-

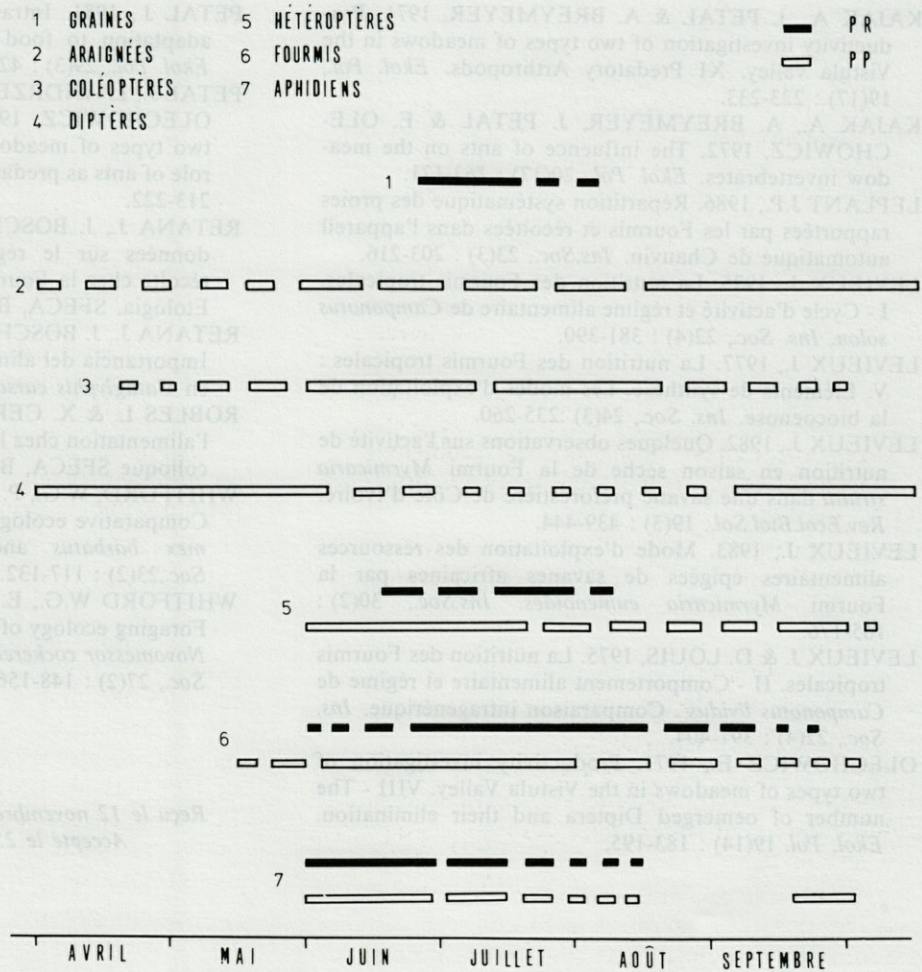


Fig. 2.— Périodes de plus grand apport de proies des différents ordres et leur disponibilité durant l'année. PP : proies potentielles; PR : proies réelles.

Periods of greatest collection and availability of preys belonging to different orders throughout the year. PP : potential preys; PR : real preys.

terviennent pas de façon décisive dans leur régime alimentaire sur place,

3) il peut exister un certain degré de sélection de la part des ouvrières, comme Gillon *et al* (1984) l'ont déjà remarqué chez la Fourmi granivore *Messor galla*. Dans notre cas, les groupes à cuticule dure (Coléoptères et Hyménoptères) qui ne sont pas récoltés dans la nature, ne sont pas non plus acceptés au laboratoire.

Le régime alimentaire de *C.cursor* résulte de l'interaction de tous ces facteurs, mais il est difficile d'évaluer leur importance séparément.

REMERCIEMENTS : Nous remercions le docteur X.Espadaler qui a bien voulu lire le manuscrit et discuter les résultats, ainsi que les lecteurs anonymes qui ont examiné le texte original.

BIBLIOGRAPHIE

ANCIFEROV M., 1978. Competition for food among the ants of the genus *Formica* in the spruce forest of Tian-Shian. Proc. VIII Symp. Social Insects, Section PES, Pulawy, 5-6.

AYRE G.L., 1957. Ecological notes on *Formica subnitens*. *Ins. Soc.*, 4(3) : 173-176.

BRIESE D.T. & B. MACAULEY, 1981. Food collection within an ant community in semi-arid Australia, with special reference to seed harvesters. *Aust.J.Ecol.*, 6 : 1-19.

CAGNIANT H., 1976. Cycle biologique de la Fourmi *Cataglyphis cursor*. *Vie Milieu*, 26(2C) : 277-281.

CHERIX D., 1980. Note préliminaire sur la structure, la phénologie et le régime alimentaire d'une super-colonie de *Formica lugubris*. *Ins. Soc.* 27(3) : 226-236.

CHERIX D. & J.D. BOURNE, 1980. A field study on a super-colony of *Formica lugubris* in relation to other predatory arthropods. *Revue Suisse Zool.*, 87(4) : 955-973.

CURTIS B.A., 1985. The dietary spectrum of the Namib desert dune ant *Camponotus detritus*. *Ins. Soc.*, 32(1) : 78-85.

GILLON D., F.ADAM B. HUBERT, 1984. Production et consommation de graines en milieu Sahélo-Soudanien au Sénégal. Les Fourmis *Messor galla*. *Ins. Soc.*, 31(1) : 51-73.

GOTWALD W.H. Jr., 1974. Predatory behavior and food preferences of driver ants in selected african habitats. *Ann. Entom. Soc. Amer.*, 67(6) : 877-886.

HORSTMANN K., 1972. Studies on the food consumption of *Formica polyctena* : on oak wood. II - Relationship to season and food supply. *Oecologia*, 8 : 371-390.

STATUT DES TORTUES MARINES DE LA CORSE (ET DE LA MEDITERRANEE)

*Status of marine turtles in the Mediterranean
(with particular reference to Corsica)*

Michel DELAUGERRE

Laboratoire des Reptiles et Amphibiens
Museum National d'Histoire Naturelle,
25 rue Cuvier, 75005 Paris

Avec la collaboration de Roger MINICONI,
Association de Gestion des Réserves Naturelles Lavezzi et Cerbicale,
B.P. 417 20184 Ajaccio

CARETTA CARETTA
CORSE
DERMOCHELYS CORIACEA
MEDITERRANÉE
STATUT
TORTUES MARINES.

RÉSUMÉ - Parmi les espèces de Tortues marines signalées en Méditerranée, on peut distinguer : 1) celles qui sont fréquemment observées, dans toute cette mer ou dans sa partie orientale seulement, et qui s'y reproduisent avec certitude (*Caretta caretta*, *Chelonia mydas*); 2) celles qui sont plus rarement observées et qui se reproduisent peut-être occasionnellement (*Dermochelys coriacea*); 3) celles qui sont accidentelles et très exceptionnellement signalées (*Eretmochelys imbricata*, *Lepidochelys kempfi*); et enfin, celles dont la présence reste à établir (*Lepidochelys olivacea*). Deux espèces ont été récemment observées dans les eaux corses : *Caretta caretta* (48 témoignages concernant au moins 90 individus) et *Dermochelys coriacea* (2 témoignages et individus). *C. caretta* fréquente les côtes de la Corse de février à septembre, avec un maximum en juillet; la plupart des individus étaient isolés; la distribution approximative des classes de taille (longueur totale) et de poids est examinée, ainsi que l'impact de la pêche professionnelle sur la mortalité des Tortues. *D. coriacea* fut noté en juillet 1965 et en novembre 1985, les deux individus, de taille adulte, étaient environnés de Poissons-pilotes *Naucrates ductor*. Il est probable qu'un petit nombre de *C. caretta* aient nidifié sur la côte orientale de la Corse jusque dans les années 1940, bien que l'on n'en possède pas de preuve formelle. Aucune nidification n'a été observée au cours des dernières décennies.

CARETTA CARETTA
CORSICA
DERMOCHELYS CORIACEA
MARINE TURTLES
MEDITERRANEAN
STATUS

ABSTRACT - The status of marine turtles in the Mediterranean Sea is studied here. *Caretta caretta* and *Chelonia mydas* are often recorded (at least in the Eastern Mediterranean for the last-named species), and both species breed in this sea. *Dermochelys coriacea* is found in small numbers but seems to be rare in the Western Mediterranean; the Leathery Turtle may also possibly nest on some beaches. *Eretmochelys imbricata* and *Lepidochelys kempfi* are known by a few records only; while the occurrence of *Lepidochelys olivacea* has not yet been established. The presence of marine turtles in Corsican waters is discussed. Of the Loggerhead turtle *Caretta caretta*, 48 recent data were received (collected mostly in 1985-86), based on at least 90 individuals. Loggerheads have been recorded from early February till the end of September, with a peak in July. Approximate distribution of size classes, overall length, (and weights) are presented. Spiny lobster nets seem responsible for a high mortality among Loggerheads occurring in Corsican waters. The leathery turtle *Dermochelys coriacea* has been recorded twice; in July 1965 and November 1985. Both turtles were adults and they were surrounded by Pilot Fish *Naucrates ductor*. The possibility of the Loggerhead's breeding in Corsica is discussed. Information about this species, nesting on Corsican beaches in the first half of this century was received from two sources; but researches have not allowed to give undeniable evidence of egg-laying. There is no reliable information about any nesting having taken place in the last 45 years, and there certainly is no nesting to-day.

Les sept espèces actuelles de Tortues de mer vivent principalement dans les mers chaudes du globe. Quelques espèces sont cependant assez souvent rencontrées dans les eaux plus fraîches des régions tempérées; c'est le cas de celles qui ont été mentionnées en Méditerranée : *Dermochelys coriacea*, *Caretta caretta*, *Chelonia mydas*; *Eretmochelys imbricata*, *Lepidochelys kempfi* et *Lepidochelys olivacea*. Certaines d'entre elles sont relativement communes et se reproduisent, au moins en partie sur place (*C. caretta* et *Ch. mydas* ; d'autres, plus rares comme *D. coriacea*, sont cependant régulièrement observées et se reproduisaient peut-être occasionnellement jusqu'à une époque récente; d'autres encore, sont accidentelles et ne semblent que très exceptionnellement signalées (*E. imbricata*, *L. kempfi*); et enfin, la présence effective de *L. olivacea* n'est pas établie avec certitude.

Dans le cadre de notre étude sur les Tortues marines de la Corse, nous avons cherché à interpréter les résultats obtenus dans un contexte méditerranéen plus général. Mais, comme il n'existe, à notre connaissance, aucun travail de synthèse sur le statut des Tortues de mer de la Méditerranée (à l'exception d'une note brève publiée par Maigret en 1986, des données contenues dans la compilation mondiale de Groombridge, 1982, et des informations concernant la Méditerranée orientale réunies par Geldiay *et al.*, 1982; Sella, 1982, Marinou, 1984), nous avons été amené à présenter les données disponibles sur la fréquentation de chaque espèce le long des côtes des diverses régions de cette mer, ainsi que sur les sites de reproduction connus. Nous avons éprouvé certaines difficultés pour rassembler les données destinées à réaliser la synthèse préliminaire présentée ici et celle-ci ne doit pas être considérée comme exhaustive ou complète. En effet, les données récentes concernant certaines régions (en particulier toutes les côtes de l'Afrique du Nord, et dans une moindre mesure, des côtes yougoslaves et libano-syriennes) sont particulièrement rares et fragmentaires. D'autre part, nos recherches bibliographiques n'ont pas été facilitées par le fait que bon nombre de travaux récents -souvent fort intéressants- n'ont été publiés que dans des périodiques ou rapports à diffusion très confidentielle, auxquels il ne nous a pas toujours été possible d'avoir accès. Cette situation est regrettable, comme l'a déjà souligné Ross (1982 : 189), et ne contribue pas à une meilleure connaissance des animaux de ce groupe en Méditerranée. Enfin, il faut remarquer que des espèces relativement rares (*D. coriacea*), ou accidentelles (*L. kempfi*) ont fait l'objet d'un bien plus grand nombre de mentions précises dans la littérature, que les espèces beaucoup plus répandues (*C. caretta*, *Ch. Mydas*) qui, précisément parce qu'elles étaient communes, ont peu attiré l'attention des auteurs.

En conséquence, dans un premier temps, nous examinerons le statut des Tortues marines de la

Méditerranée, puis dans un deuxième temps, nous étudierons plus particulièrement celui des espèces rencontrées dans les eaux corses.

I. STATUT ACTUEL DES TORTUES MARINES DE LA MEDITERRANEE

1. Espèces rencontrées fréquemment et se reproduisant avec certitude

a) *Caretta caretta* (Linné, 1758)

Répartition

Caretta caretta est l'espèce la plus abondante et possédant la répartition la plus étendue en Méditerranée. Elle est régulièrement observée et accidentellement capturée le long des côtes espagnoles (Bosca, 1880; Argano, 1978; Pascual 1985; Rey *et al.*, 1986). Dans une synthèse récente, Pascual, (1985) indique 33 localités d'observation sur les côtes méditerranéennes espagnoles (dont 9 données provenant des Iles Baléares, et 2 des Iles Columbretes), les Caouannes sont observées entre juin et octobre (la majeure partie entre juin et août). Selon Mayol (1985) et Sagarminaga (in litt. VII/1987), une enquête aurait établi que 15 000 Caouannes seraient pêchées annuellement dans les eaux méditerranéennes espagnoles; cependant ce chiffre semble tellement considérable qu'on peut se demander s'il n'a pas été largement surestimé, surtout si on le compare à l'estimation réalisée par Argano (1978 : 154) « 2 000 turtles killed every year, mostly Green and Loggerhead » en Méditerranée espagnole, et 5 000 individus « mostly *C. caretta* » en Méditerranée occidentale (Argano & Baldari, 1983). L'espèce a été souvent signalée sur les côtes du Sud de la France (Mingaud, 1894; Mayet, 1903; Mourgue, 1909; Marcelin, 1926; Angel, 1946; Knoepffler, 1962; Euzet *et al.*, 1972), de la Provence (Knoepffler, 1961) et de la Corse (Gené, 1839; Fournet, 1853; Despax, 1926; Bruno, 1973; Thibault *et al.*, 1984). Elle fréquente également les eaux de la Péninsule Italienne (Vandoni, 1914; Tortonese & Lanza, 1968; Groombridge, 1982), comme en témoignent les nombreux spécimens conservés dans les collections muséologiques, étudiés par Capocaccia (1966); ou ceux qui sont capturés accidentellement par les palangres à Thons ou à Espadons, dans la région des Pouilles (De Metrio *et al.*, 1983). *C. caretta* semble particulièrement abondante autour de la Sicile et des îles circum-siciliennes (Doderlein, 1881; Vandoni, 1914; Bruno, 1970; Massa, 1974; Di Palma, 1978). Dans certaines îles Eoliennes, Di Palma (1978) signale l'existence d'une pêche saisonnière spécialisée, où en janvier, février (parfois mars), 500 à 600 tortues sont capturées annuellement. La Caouanne est connue de longue date en Sardaigne (Cetti, 1777; Gené, 1839; Fournet, 1853); plus récemment, au cours de l'été 1968, Bruno (1978) dit avoir compté

757 carapaces ou spécimens de cette espèce, dans des boutiques du littoral sarde. En 1915, Despott la considérait très commune dans les eaux maltaises, où elle était capturée en grand nombre entre août et novembre. Bibron & Bory de Saint Vincent (1833) en ont observé plusieurs spécimens en Grèce, où selon Ondrias (1968), elle fréquente les Mers Ionienne, Egée et Méditerranée. Gruvel (1931) et Geldiay *et al.* (1982) la signalent très commune en Turquie dans les Mers Noire, Marmara, Egée et Méditerranée. Elle est aussi présente à Chypre (Groombridge, 1982), sur les côtes libanaises et aujourd'hui en partie israéliennes [embouchure du Nahr el Kelb, Cap Ras el Abiab près de Tyr (Soûr), plage entre St. Jean d'Acre (Akko) et Haïfa; Lortet, 1883 : 189], ainsi qu'en Israël (Hoofien, 1972), où selon Sella (1982), l'espèce serait en forte régression. Elle est régulièrement observée et pêchée en Egypte (Marx, 1968; Sella, 1982; Marinou, 1984) où Loveridge & Williams (1957) la signalent à Alexandrie, Brullos, Damietta (Dumyât) et Port Saïd; en Lybie (Bruno, 1969, 1986; Argano & Baldari, 1983); ainsi qu'en Tunisie (Gruvel, 1926), notamment à Tunis, Bizerte, Gabes et sur le marché de Sfax (d'après Mayet, 1903 et Loveridge & Williams, 1957). En Algérie, elle était commune selon Olivier (1894) qui signale la capture de 6 individus (77 cm de carapace) à Nemours (Ghazaouet), ainsi qu'à Oran selon Doumergue (1901). Elle est présente au Maroc selon Pasteur & Bons (1960), qui ne mentionnent cependant aucune localité en Méditerranée.

Sites de reproduction récents et actuels

Les plages de ponte semblent aujourd'hui très rares en Méditerranée occidentale et il n'est pas certain qu'elles étaient autrefois plus nombreuses, comme le pense Honneger (1982 : 298). Sa reproduction a été signalée ou supposée aux Baléares (Knoepffler, 1962; Dumont, 1973; Bruno, 1978; Pascual, 1985), mais selon Mayol (1985), il n'en existe aucune preuve; les sites de ponte ou les captures de juvéniles sont inconnus des pêcheurs et la tradition de ces îles n'en garde pas trace. L'existence de plages de ponte en Provence, mentionnée par Matz & Weber (1983), ne semble aucunement fondée. Il est probable que des Caouannes se reproduisaient en Corse jusque dans les années 1940 (voir chap. II). En Italie péninsulaire, Bruno mentionnait en 1969 (p. 13) l'existence de 4 sites de ponte encore fréquentés (Toscane, Lazio et Pouilles); en 1986, ce même auteur considérait que l'espèce avait cessé de se reproduire sur ces côtes. Marinou (1984 : 21) rapporte qu'en 1972, des « juvéniles » auraient été vendus sur les marchés aux Poissons de Livourne et de Milan, mais d'après les tailles indiquées par cet auteur (35 - 41 cm de long), il semble qu'il ne s'agisse pas d'individus nouvellement éclos, mais plutôt de sujets déjà âgés de quelques années. Jusqu'à une époque très récente, l'espèce se reproduisait en Sicile, et en particulier

dans le sud de l'île (Doderlein, 1881; Tortonese & Lanza, 1968; Bruno, 1969, 1970, 1978; Di Palma, 1978), mais aujourd'hui les derniers sites de ponte (Eraclea Minoa, Siculiana et I Macconi di Gela, Argano & Baldari, 1983) semblent abandonnés (Bruno, 1986 : 62), sans que l'on puisse exclure que quelques femelles puissent venir y pondre occasionnellement, comme ce fut semble-t-il le cas récemment sur la plage de Gela (Bruno, *in litt.*, 25/3/1987). Il en est de même pour les îles circum-siciliennes, où Bruno (1970) rapportait l'observation de jeunes nouvellement éclos à Panacea (Iles Eoliennes); puis signalait l'existence de plages utilisées à Pantelleria (Bruno, 1978); mais aujourd'hui, il semble que l'île de Lampedusa abrite le dernier site régulier de reproduction de la Tortue Caouanne en Italie (Di Palma, 1978; Groombridge, 1982; Argano et Baldari, 1983; Bruno, 1986). Selon Bruno (1969, 1978), l'espèce aurait niché dans un passé récent dans deux localités de la côte occidentale de la Sardaigne (Sinis, Golfe d'Oristano et zone du Rio Piscinas), ces sites ne paraissent plus fréquentés de nos jours. A Malte, et plus particulièrement sur l'île de Gozo, Despott mentionnait en 1915 des plages de reproduction qui avaient été fréquentées par ces Tortues, mais ces sites semblent abandonnés depuis plusieurs dizaines d'années (Brongersma, 1972 : 267). Dès 1833, Bibron & Bory de Saint Vincent (p. 64-65) évoquaient la probable reproduction de la Caouanne en Grèce, à partir de l'examen d'une femelle « probablement morte en venant faire sa ponte sur la plage entre Arcadia et l'embouchure de la Neda » (Péloponnèse). Depuis, d'autres sites ont été signalés : dans les Iles Ioniennes de Corfou (Kerkyra) (Honneger, 1978), Kephallinia (Marinou, 1984) et Zakynthos (Margaritoulis, 1980, 1982, 1983); sur la côte Ionienne (Kilini) (Groombridge, 1982; Argano & Baldari, 1983); et sur quelques plages du Péloponnèse (Marinou, 1984). La Grèce et la Turquie abritent les sites de ponte les plus importants de la Méditerranée; l'espèce se reproduit sur les côtes égéennes et méditerranéennes du Sud de la Turquie : à Köycegiz, Kumlumca, Belek, Side, Alanya (Geldiay *et al.*, 1982) et Mersin (Geldiay, 1981); en 1979, 135 000 oeufs étaient pondus sur une portion de cent kilomètres de la côte sud entre Dalyankoy et Alanya (Geldiay *et al.*, 1982). *C. caretta* vient également pondre ses oeufs, à une échelle moins importante, sur les côtes nord-occidentales de l'île de Chypre (Groombridge, 1982). En Israël, Lortet (1883 : 189) a observé des individus « accouplés sur le sable » (longueur 130 cm), sur la plage de Tyr (Soûr); et Sella (1980, 1982) indique que sa nidification est aujourd'hui surtout concentrée sur les côtes Nord du pays : Nahariyya - Rosh Haniqra, Atlit; et demeure plus occasionnelle sur le reste des côtes d'Israël et du Nord Sinaï. La reproduction de la Caouanne en Egypte n'est pas établie avec certitude; Argano & Baldari (1983) indiquent sur une carte deux localités où elle serait probable.

Selon Bruno (1969, 1986), cette tortue viendrait pondre en Lybie, dans le Golfe de Sirte (Misurata marina), sans que l'on connaisse précisément l'origine des informations de cet auteur; de leur côté, Argano & Baldari (1983) mentionnent deux localités, non contrôlées, de probable reproduction en Lybie. Selon ces mêmes auteurs (Fig. 2), l'espèce se reproduit en Tunisie, au sud du Golfe de Hammamet, « occurrence is sure and of high interest ». En Algérie, Doumergue (1901 : 59) écrit que « les grandes plages oranaises sont très fréquentées par ce chélonien » et précise à propos de son éthologie, « qu'elle s'approche des côtes au printemps, au moment de la ponte. La nuit elle débarque sur les plages où elle enfouit ses oeufs »; sans que l'on puisse être absolument certain que cet auteur évoque précisément des pontes ayant lieu sur les plages algériennes.

En résumé, les sites de reproduction actuels et contrôlés de *Caretta caretta* en Méditerranée sont principalement situés en Méditerranée orientale (îles Ioniennes grecques, côtes du Sud de la Turquie, Chypre, Israël), et plus marginalement dans la partie centrale de cette mer (Lampedusa, Tunisie), et peut-être également en Algérie, si les données de Doumergue (1901) sont confirmées et encore actuelles.

b) *Chelonia mydas* (Linné, 1758)

Répartition

Chelonia mydas semble rare en Méditerranée occidentale, elle est toutefois signalée parmi les espèces occasionnellement pêchées sur les côtes espagnoles (Argano, 1978; Rey *et al.*, 1986). Aux Baléares, Bosca (1880) la signale de Cabrera; et Mayol (1985) rapporte que deux exemplaires furent vus au XIXe siècle, sur le marché aux Poissons de Palma (Mallorca). Pascual (1985), citant Bosca (1916), signale une observation aux Iles Columbretes (VII 1859), et rapporte la présence d'un spécimen, provenant sans doute de Méditerranée, conservé dans les collections du Muséum de Barcelone. L'espèce est incluse dans la liste des Reptiles de Provence de Knoepffler (1961), mais il n'existe à notre connaissance aucune mention précise de sa présence sur les côtes méditerranéennes françaises, Corse comprise. Elle est signalée dans les eaux italiennes par Vandoni (1914), Tortonese & Lanza (1968), Bruno (1973, 1986) et Bruno & Maugeri (1976). Bruno (1973) rapporte avoir compté 15 carapaces de Tortue verte dans des boutiques des côtes de Sicile en 1966 et 6 en Sardaigne en 1968. L'espèce semble rare à Malte, où l'on ne connaît qu'une seule observation contrôlée, effectuée en 1929 (Brongersma & Carr, 1983); elle est également signalée dans les eaux maltaises (peut-être à partir de la même observation) par Tortonese et Lanza (1968). Sa présence est mentionnée dans l'Adriatique (Vandoni, 1914; Riedl, 1963 *in* Margaritoulis *et al.*,

1986), ainsi qu'en Grèce dans les Mers Ionienne, Egée et Méditerranée (Ondrias, 1968). Margaritoulis *et al.* (1986) ont observé récemment 3 individus jeunes ou juvéniles (longueur rectiligne de la carapace en cm : 30,5/33,5/10,1) à Rhodes (2 exemplaires) et dans la Mer Ionienne. La Tortue verte est nettement plus abondante en Turquie, dans les Mers Noire, Marmara, Egee et surtout en Méditerranée (Basoglu & Baran, 1977; Geldiay *et al.*, 1982; Sella, 1982); et on la rencontre également à Chypre (Demetropoulos & Hadjichristophorou, 1980 *in* Groombridge, 1982), sur les côtes de la Syrie et du Liban (Gruvel, 1931; Sella, 1982) ainsi qu'en Israël (Hooftien, 1972; Sella, 1980, 1982), et en Egypte, au moins jusqu'à Port Saïd et au Delta du Nil (Loveridge & Williams, 1957; Sella, 1982). Elle n'a pas été signalée à notre connaissance sur les côtes occidentales de l'Afrique du Nord.

Sites de reproduction récents et actuels

L'espèce se reproduit uniquement en Méditerranée orientale (Sternberg, 1981 *in* Groombridge, 1982, mentionne cependant un cas, non-contrôlé, de nidification près de Gela, en Sicile). Les côtes sud-orientales de la Turquie abritent les plus importants sites de nidification de *Chelonia mydas* en Méditerranée. Geldiay *et al.* (1982) mentionnent les plages de : Belek, Side, Alanya; Geldiay (1981) : Mersin-Kazanli; Sella (1982), en 1965-67 selon les pêcheurs : Viransehil, Tuzla, Karatas, Yumurtalik et en plus petits nombres à : Tasuku, Silifke, Chahenem; et Groombridge (1982) : Adama, Fernike, Yumurtalik et Samandigi. 200 à 300 adultes pondent à Chypre, aux environs de Lara dans l'Ouest de l'île (Demetropoulos & Hadjichristophorou, 1980 *in* Groombridge, 1982). Dans le passé, les Tortues vertes venaient se reproduire sur toutes les plages sablonneuses du nord d'Israël (Sella, 1982); les localités actuelles sont plus dispersées : Netanya, Caesarea, Atlit, Nahariyya et Rosh Haniqra (Sella, 1980, 1982) et Tel Aviv et les anciens territoires occupés (Sternberg, 1981 *in* Groombridge, 1982).

2. Espèces observées plus rarement et se reproduisant peut-être occasionnellement

a) *Dermochelys coriacea* (Vandelli, 1761)

Répartition

Contrairement aux deux espèces précédentes, *Dermochelys coriacea* semble plus abondante dans la partie occidentale de la méditerranée; cependant, les données récentes recueillies sur les côtes égéennes de la Grèce pourraient conduire à réviser cette opinion (voir plus loin). Pascual (1985) rapporte 5 observations (1891, 1960 ?, 1963, 1977, 1983) réalisées sur les côtes péninsulaires espagnoles (Costa Brava, Costa de Poniente, environs d'Alicante et de Malaga). Aux Baléares, sa présence a été signalée à plusieurs reprises : 8 observations au moins, en 1808, 1916,

1919, 1938, années 1950, 1978 et 1985 (d'après les données publiées par Mayol, 1985; Pascual, 1985; Duron-Dufrenne, 1986). La Tortue luth est connue de longue date sur les côtes méditerranéennes continentales françaises, Oliver (1986) qui a récemment dressé une liste des captures et observations répertoriées, signale 24 données entre 1554 et 1985, auxquelles il faut adjoindre 5 mentions récentes (1985-1986) publiées par Duron-Dufrenne (1986); *D. coriacea* est mentionné par Angel (1946) et est inclus dans la liste des Reptiles de Provence (Knoepffler, 1961). En Corse, Bruno & Maugeri (1976) indiquent 2 points sur la carte de répartition de l'espèce, correspondant, selon Oliver (1986), à des observations réalisées dans le Golfe d'Ajaccio et dans celui de Saint Florent, respectivement en juillet 1967 et en juin 1968. Par ailleurs, les 2 données récoltées dans le cadre de notre enquête en Corse (n° I et II, voir Tabl. I) et qui ont été publiées avec les premiers résultats de cette étude (Delaugerre, 1986), sont mentionnées par Oliver (1986) et Duron-Dufrenne (1986), pour la plus récente, sans que ces auteurs aient jugé utile de préciser l'origine de cette dernière information. La Tortue Luth a été souvent signalée en Italie et en Sicile (Vandoni, 1914; Capra, 1949; Crisafi, 1957; Capocaccia, 1968; Tortonese & Lanza, 1968; Di Palma, 1978), la plupart des observations ont été réalisées dans les Mers Ligure et Tyrrhénienne, et l'espèce a été également notée dans la région des Pouilles, où De Metro *et al.* (1983) signalent 6 captures récentes, ainsi que sur les côtes italiennes et yougoslaves de l'Adriatique, où elle semble cependant assez exceptionnelle (Capocaccia, 1968; Tortonese & Lanza, 1968). A Malte, elle a été signalée plusieurs fois (Brongersma & Carr, 1983). Elle serait peu fréquente en Grèce, selon Marinou (1984) et Margaritoulis *et al.* (1986). Ondrias (1968) la signale dans les eaux méditerranéennes grecques, alors que les 14 observations récentes (1968, 1978, 1981, 1982⁽²⁾ données⁽¹⁾, 1983⁽⁶⁾, 1984⁽³⁾) (Margaritoulis *et al.*, 1986) ont toutes été effectuées en mer Egée, au Nord du 38^e parallèle, et selon ces auteurs, l'espèce n'est pas connue des pêcheurs du Sud et de l'Ouest de la Grèce. On la trouve en petit nombre en Turquie, sur la côte méditerranéenne uniquement (Geldiay *et al.* 1982), et elle semble également rare sur les côtes syriennes et libanaises (Gruvel, 1931), ainsi qu'en Israël, où elle est notée par Hoofien (1972) et Sella (1980, 1982). Elle fréquente les côtes de l'Afrique du Nord (Fournet, 1853), mais elle a été rarement signalée près des rivages situés à l'Est de la Tunisie. En Egypte, elle a été signalée deux fois : sur le marché d'Alexandrie (Loveridge & Williams, 1957) et entre Gamil et Dibeh (à l'Ouest de Port Saïd) in Capocaccia (1968). On connaît 2 observations sur les côtes lybiennes : en Cyrénaïque, à Tonnara di Mongàr près de Banghàsi (Bengasi); et en Tripolitaine à Tonnara Sella près de Taràbulus (Tripoli) in Capocaccia (1968). Selon Gruvel (1926), elle serait rare en Tunisie (et recherchée comme

aphrodisiaque), cependant elle a été assez souvent signalée sur ces côtes : à Gabes, Sfax, Monastir, Sousse, Kelibia, Sidi Daoud, Cap Bon près de l'île de Zembra, Bizerte, Hachafa près de Tarf il Ma (Crisafi, 1957; Loveridge & Williams, 1957; références originales in Capocaccia, 1968). Olivier (1894) mentionne 3 exemplaires d'Algérie, provenant tous des environs d'Alger et Doumergue (1901 : 59) signale une observation « sur la plage de la Baie d'Arzew » près d'Oran, vers 1885. Pasteur & Bons (1960) ne précisent pas de localités sur les côtes méditerranéennes du Maroc, mais 2 données récentes et très intéressantes apportent des précisions sur sa présence dans la zone du Déroit de Gibraltar. Fernandez & Moreno (1984) signalent des échouages massifs de Tortues Luth à Ceuta (enclave territoriale espagnole sur les côtes marocaines du Déroit). 11 individus au total furent trouvés morts sur les plages de Ceuta en l'espace d'un mois pendant l'hiver 1980 : 3 Tortues le 12/XI, 2 le 15/XI, puis 6 individus à la mi-décembre (Long. rect. carapaces entre 132 cm et 165 cm). Fernandez & Moreno (1984) rapportent également 2 échouages ultérieurs d'individus isolés (VIII/1982 et 14/VII/1983), toujours à Ceuta. Selon ces auteurs, toutes ces Tortues étaient mortes lors de leur arrivée sur les côtes; les causes de cette mortalité ne sont pas connues, elles pourraient être liées à des conditions climatiques défavorables (vents et courants contraires), ainsi qu'à l'existence d'une installation de pêche au thon, représentant un obstacle pour les Tortues contraintes de nager très près des côtes pour éviter les forts courants superficiels (Fernandez & Moreno, 1984). La seconde donnée, rapportée par Duron-Dufrenne (1986), fait état de l'observation de 11 individus groupés rentrant en Méditerranée par le Déroit de Gibraltar (VII/1984, J.N. Bonneville).

Les Tortues Luth apparaissent relativement fréquentes dans le Déroit de Gibraltar, où 24 individus ont été signalés en moins de 4 années; en outre, l'existence de regroupements (de 3,2,6, puis 11 animaux) constitue une situation tout à fait exceptionnelle pour la Méditerranée, où à notre connaissance toutes les autres Tortues Luth observées étaient isolées. Il apparaît que les animaux de l'Atlantique, provenant sans doute des plages guyanaises, pénètrent en Méditerranée par Gibraltar (plutôt en été); et les observations hivernales correspondraient selon Fernandez & Moreno (1984) à des mouvements en sens inverse (i.e. vers l'Océan). L'hypothèse d'une origine atlantique des Tortues Luth de la Méditerranée avait déjà été avancée par Oliver (1986) et Duron-Dufrenne (1986). A l'appui de cette thèse, ces derniers auteurs, à la suite de Capocaccia (1968), ont insisté sur le fait que l'espèce avait été bien plus souvent signalée dans la partie occidentale de la Méditerranée que dans les régions orientales. La fréquence relativement plus importante des Tortues Luth en Méditerranée occidentale (et centrale) est probablement réelle, et serait en

rapport avec le rôle du Déroit de Gibraltar dans les mouvements migratoires et/ou erratiques des populations. Ce phénomène ne doit cependant pas être surestimé : car le nombre de mentions publiées dans les diverses régions est susceptible de plus refléter l'implantation des naturalistes (qui est ancienne et forte dans les pays de Nord et de l'Ouest du Bassin méditerranéen), que la fréquence réelle de l'espèce. Les études récentes portant sur le statut des Tortues de mer de la Méditerranée orientale (Geldiay *et al.*, 1982; Sella, 1982; Marinou, 1984; Margaritoulis *et al.*, 1986) se rejoignent pour considérer que la Tortue Luth est rare dans ces eaux. Mais la notion de rareté est éminemment relative. S'il est indubitable que *D. coriacea* est beaucoup moins fréquente que *C. caretta* ou *Ch. mydas* dans ces régions, les rares données chiffrées sur le nombre de spécimens observés, suggèrent que la Tortue Luth pourrait être, au moins localement (Mer Egée), aussi fréquente dans la partie orientale que dans la partie occidentale de la Méditerranée. Ainsi Margaritoulis *et al.* (1986) signalent 14 observations récentes réalisées en Mer Egée entre 1968 et 1984 (11 individus notés entre 1982 et 1984). Le nombre de Tortues Luth observées récemment dans les eaux égéennes grecques est du même ordre de grandeur que celui qui a été mentionné au cours des dernières années en Méditerranée occidentale, Gibraltar exclu (De Metrio *et al.*, 1983; Pascual, 1985; Duron-Dufrenne, 1986; Oliver, 1986).

Reproduction

Il est possible que *D. coriacea* se soit reproduit, au moins occasionnellement, en Méditerranée. Plusieurs éléments, malheureusement trop imprécis, vont dans le sens de cette hypothèse.

Un spécimen juvénile (longueur totale : 105 mm; long. carapace : 70 mm) est conservé depuis au moins 1835, dans les collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN 692), il provient de « Méditerranée », sans autre précision.

Selon Bruno (1969, 1970, 1978), cette espèce serait venue pondre récemment sur des plages du Sud de la Sicile. D'après cet auteur, quelques oeufs auraient été récoltés en juin 1967 près de la plage des Macconi di Gela et des « jeunes » individus (« giovani ») auraient été capturés sur la plage des Macconi en septembre 1961 et, ultérieurement, dans d'autres localités du Sud de la Sicile (Bruno, 1978). Il serait important de savoir si les oeufs collectés alors ont été placés dans des collections muséologiques, afin que l'on puisse s'assurer qu'il s'agit bien d'oeufs de *D. coriacea*; et il serait également utile que les documents photographiques éventuellement réalisés lors de ces observations soient publiés; et enfin, il serait nécessaire que soient précisées les tailles réelles des jeunes individus observés, le terme de « giovani » - trop imprécis - ne permettant pas de savoir si ces individus étaient des juvéniles à l'éclosion ou des jeunes déjà âgés de quelques mois

ou de plusieurs années. Il est à souhaiter que de telles précisions soient fournies et qu'elles permettent d'établir avec certitude la reproduction, au moins occasionnelle, de la Tortue Luth sur les côtes de Sicile.

En Israël, des traces de Tortue Luth, qui n'aboutissaient pas à un nid, ont été observées en juin 1963, sur une plage du sud de Tel Aviv (Sella, 1982).

Au XIXe siècle, Fournet (1853 : 25) mentionnait sa reproduction sur les côtes du Maghreb en écrivant : La Tortue Luth « va pondre ses oeufs dans les sables des côtes de la Barbarie », malheureusement, nous ne sommes pas parvenus à obtenir de plus amples précisions à ce sujet, et de ce fait, nous manquons d'éléments pour juger de la fiabilité de cette donnée ancienne.

Enfin, d'autres données, beaucoup plus imprécises et très probablement erronées, mentionnent la nidification de cette espèce : en Corse (Bodinier, 1981), par confusion probable avec *Caretta caretta*; en Turquie et en Lybie (Fretey, 1986 a), l'origine de ces informations étant inconnue.

En résumé, la seule preuve existant actuellement de la reproduction de *D. coriacea* en Méditerranée est apportée par le spécimen conservé dans les collections du Muséum National d'Histoire Naturelle, bien que l'origine précise de celui-ci n'ait pu être établie. Il est fortement probable que la nidification de cette espèce en Méditerranée n'ait jamais été très importante et qu'aujourd'hui comme hier, l'immense majorité des individus observés soient natifs d'autres régions du monde. Les observations réalisées dans la zone de Gibraltar (voir plus haut) plaident en faveur d'une origine atlantique de la majeure partie des Tortues Luth de la Méditerranée, on ne peut cependant pas exclure que des Tortues pénètrent également, plus ou moins régulièrement, par le Canal de Suez.

3. Espèces accidentelles et espèces au statut incertain

a) *Eretmochelys imbricata* (Linné, 1766)

En Méditerranée occidentale, cette espèce n'a été signalée qu'une fois, par Mourgue (1909), qui rapportait la capture d'un individu en rade de Marseille. Le spécimen en question, une jeune femelle comme l'avait noté Mourgue, a été récemment retrouvé par Mme Duron dans les collections du Musée d'Histoire Naturelle de Marseille (Maigret *in litt.* 2/1987, C.R. réunion groupe Tortues Marines, CIESM, Palma). Angel (1946) puis Knoepffler (1961) mentionnent cette espèce dans la liste des Reptiles de Provence, très certainement à partir de la donnée de Mourgue (1909).

Les données concernant la présence de *E. imbricata* en Méditerranée orientale sont moins précises.

Gruvel (1931 : 71) écrit qu'on la rencontre de temps en temps en Méditerranée (orientale principalement), et ajoute qu'elle n'atteint jamais de grandes tailles (80-85 cm), ce qui laisse entendre que cet auteur en a observé plusieurs exemplaires. D'autres auteurs signalent l'espèce en Méditerranée orientale (Hoofien, 1972; Geldiay *et al.*, 1982; Sella, 1982) à partir des données de Gruvel (1931) ou, en se référant aux travaux de Mertens & Wermuth (1960) et Wermuth & Mertens (1961), bien que ces derniers auteurs, dans les articles cités comme dans d'autres publications ultérieures mentionnent seulement « Mittelmeer », sans autre précision. Geldiay *et al.* (1982) et Sella (1982) n'ont, pour leur part, jamais confirmé sa présence dans ces régions. Cependant dans leur récent ouvrage, Engelman *et al.* (1986 : 191) indiquent 5 points sur la carte de répartition de l'espèce en Méditerranée (tous situés en Mer Egée, les données de Mourgue, 1909 et Gruvel, 1931 étant omises). Nous avons contacté Obst, rédacteur de la partie Tortue de ce travail, pour connaître l'origine de ces informations, et celles-ci se sont avérées erronées (Obst *in litt.* 3/VII/1987).

L'espèce a également été signalée, près de Malte, par Bruno (1986 : 225), mais il s'agit manifestement d'une confusion avec *Lepidochelys kempi*, qui n'est précisément pas mentionné à Malte par cet auteur (voir plus loin).

Les données publiées par Mourgue (1909) et Gruvel (1931), sembleraient indiquer que *Eretmochelys imbricata* pénètre en Méditerranée, à la fois par le Déroit de Gibraltar et par le Canal de Suez, comme le suggère la distribution des localités. L'espèce est accidentelle dans cette mer et les Tortues observées sont probablement des individus égarés, comme c'est le cas pour l'espèce suivante.

b) *Lepidochelys kempi* (Garman, 1880)

Il n'existe qu'une seule donnée contrôlée concernant la présence en Méditerranée de cette espèce, originaire du Golfe du Mexique. Il s'agit d'un jeune individu (et non de 2, comme l'écrivaient Fretey, 1986b et Maigret, 1986) qui fut pêché à Malte, le même jour (12 octobre 1929) qu'un exemplaire de *Chelonia mydas* (Brongersma & Carr, 1983). La détermination de cet individu (d'après dessins) a été longtemps controversée et a donné lieu à un mémorable roman feuilleton herpétologique, dont l'épilogue a été rendu possible par la récente redécouverte du spécimen que l'on croyait perdu (Brongersma & Carr, 1983).

c) *Lepidochelys olivacea* (Eschscholtz, 1829)

Mertens (1959 : 16) vit 1 exemplaire de *Lepidochelys* possiblement *kempi*, à l'aquarium de l'île de Rhodes. Mais, selon Brongersma & Carr (1983 : 452), d'après le nombre d'écaillés costales (6 et 7) indiqué par Mertens (1959), il s'agirait plutôt d'un

exemplaire de l'espèce actuelle *Lepidochelys olivacea*; en outre, l'origine méditerranéenne de cet individu n'ayant jamais été établie avec certitude, il est possible que celui-ci ait été importé de la Mer Rouge. Ultérieurement, l'espèce a été signalée en Méditerranée par Basoglu (1973) *in* Geldiay *et al.* (1982), sans doute à partir de la mention de Mertens (1959).

L'entrée de cette espèce en Méditerranée, par le Canal de Suez, n'aurait rien d'impossible et sera peut-être un jour établie; mais en attendant, force est de constater que l'on ne dispose d'aucune donnée fiable sur sa présence dans cette mer et qu'elle ne doit donc plus figurer dans la liste des espèces de Tortues marines observées.

II. LES TORTUES MARINES EN CORSE

Au cours des recherches naturalistes menées depuis plusieurs années en Corse, nous avons entendu, à plusieurs reprises, des rumeurs concernant l'existence de plages de ponte de Tortues marines sur la côte orientale de l'île.

En Corse, comme dans la plus grande partie de la Méditerranée occidentale, les données contrôlées sur ce groupe d'animaux sont extrêmement peu nombreuses. Ces raisons nous ont poussé à entreprendre la seconde partie de cette étude. Dans un premier temps, la fréquentation des eaux corses par les Tortues marines sera examinée (sur la base des résultats d'une enquête réunissant les observations en mer); puis le statut de *Caretta caretta* en Corse sera discuté (à partir des informations recueillies dans la littérature et dans le souvenir des habitants de la côte orientale).

1. Les espèces observées en mer

Méthodes

Depuis 1985, dans le cadre d'une action entreprise à l'initiative du Parc Naturel Régional de la Corse et du Laboratoire des Reptiles et Amphibiens (MNHN), nous avons sollicité les témoignages de toutes les personnes susceptibles d'avoir observé des Tortues en mer, pêcheurs et plaisanciers principalement. Deux journaux quotidiens de l'île, le Provençal-La Corse (19/6/1985) et Nice-Matin (9/7/1985), ont publié des articles informant la population de l'existence de cette enquête. Un questionnaire a également été mis au point et a été assez largement diffusé. En outre, des contacts réguliers avec des pêcheurs professionnels ont permis de rassembler un grand nombre de témoignages récents ou anciens; ce dernier mode de collecte des données s'est révélé le plus efficace, notamment dans le Sud-Est de l'île grâce à la présence sur place de l'un de nous (RM). Contrairement aux recherches effectuées sur le lieu même de sites de ponte de Tortues marines, qui

permettent de réunir des données précises (au moins en ce qui concerne les femelles adultes, les pontes et les jeunes à l'éclosion), une étude telle que la nôtre, réalisée dans une région où les Tortues sont relativement peu abondantes et où les plages de ponte probables ne sont plus fréquentées (voir plus loin), est nécessairement basée sur des observations moins nombreuses, moins précises et presque toujours indirectes.

La quantité et la précision des données recueillies varient d'une observation à l'autre. Certains animaux (ou spécimens) ont pu être examinés de façon détaillée, alors que d'autres n'ont été observés que peu de temps à la surface de l'eau, sans pouvoir toujours être approchés. Les déterminations réalisées à partir des témoignages recueillis nous semblent assez fiables. 9 observations insuffisamment précises à cet égard, ont été écartées de nos résultats. Pour 20 témoignages nous avons pu nous assurer de la détermination à partir de l'examen d'individus, de

carapaces, de spécimens naturalisés, d'un crâne, de photos ou de dessins. Il est fort peu probable que 2 espèces aussi différentes que *C. caretta* et *D. coriacea* aient pu être confondues. En revanche, il n'est pas entièrement exclu qu'une Tortue verte ait été prise pour une Caouanne, en effet, comme nous l'avons vu plus haut, *Chelonia mydas* est moins rare qu'on ne l'a dit en Méditerranée occidentale.

La plupart des données concernant les tailles (et parfois les poids), sont des estimations approximatives réalisées à partir d'animaux vus ou capturés. C'est généralement la longueur totale estimée qui a été mentionnée par nos observateurs bénévoles. Nous sommes conscients des inconvénients présentés par cette mensuration (cou plus ou moins rétracté chez les individus morts ou vivants, dimorphisme sexuel de la longueur de la queue), qui est cependant la seule que nous ayons pu obtenir facilement. Dans tous les cas où cela nous a été possible, nous avons mesuré la longueur rectiligne de la carapace.

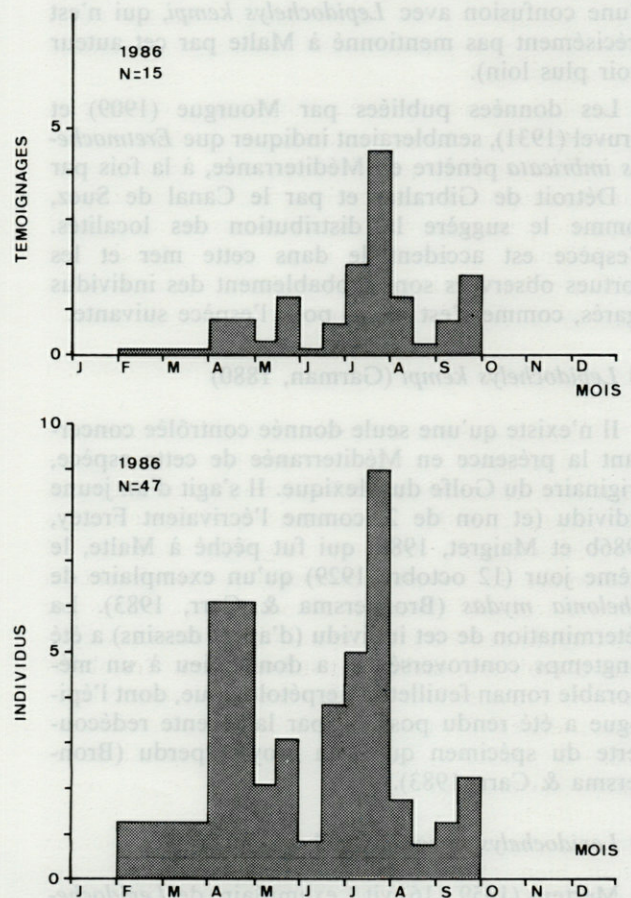
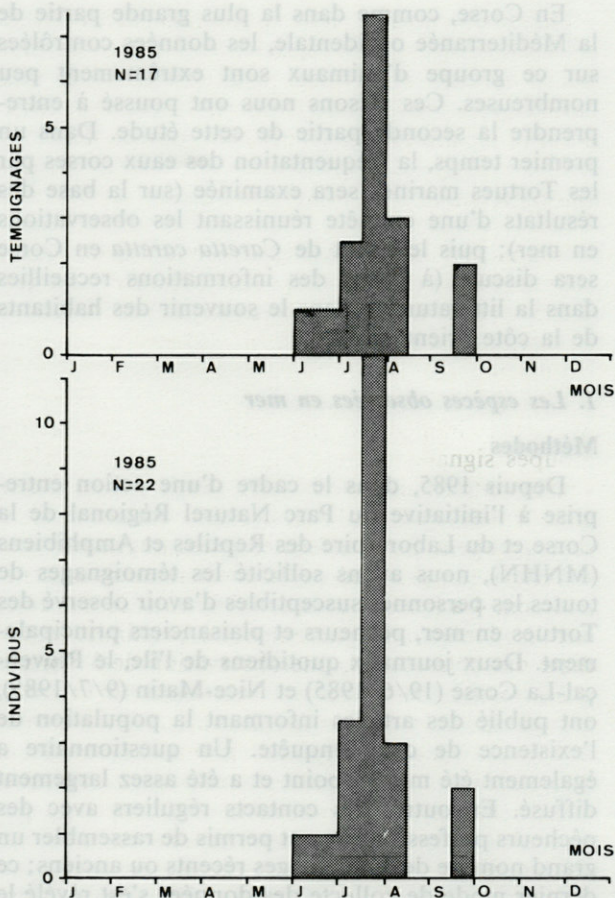


Fig. 1. — Répartition annuelle des observations de *Caretta caretta* en Corse, en 1985 et 1986 (à partir des données du Tabl. I). Chaque mois de l'année est divisé en 2 parties.
Distribution of the observations over the months of the years 1985 et 1986; each month divided into two parts.

Résultats

Sur les 50 témoignages répertoriés, jusqu'à la fin de l'année 1986, 48 concernent la Tortue Caouanne *Caretta caretta* (au moins 90 individus observés), et la Tortue Luth *Dermochelys coriacea* a été vue à 2 reprises (Tabl. I).

a) *Caretta caretta*

Années et saisons d'observations

La plus grande partie des témoignages sont récents (Tabl. I); 17 d'entre-eux furent recueillis en 1985 et 15 en 1986, représentant respectivement 22 et 47 Caouannes, soit 80 % du nombre total d'individus observés. 15 témoignages sont antérieurs à 1980, le plus ancien remontant aux années 1940. Les méthodes de collecte des données ont privilégié le recueil des témoignages récents.

La répartition annuelle des témoignages étudiée à partir des données de 1985 et 1986 (celles des années précédentes étant trop peu nombreuses), montre qu'en 1985, les premières Tortues furent observées au début de juin, alors qu'en 1986 elles furent notées dès le début février (Fig. 1). Il est peu probable que ce décalage saisonnier des dates d'observation traduise un phénomène réel dans la nature; en 1986, nos informateurs (pêcheurs) mieux sensibilisés à cette enquête, furent sans doute plus prompts à signaler les animaux vus. Au cours de ces 2 années, le plus grand nombre de témoignages furent enregistrés pendant les mois les plus chauds, du début juin à la mi-août, un pic assez net et bref se dessinant au cours de la seconde quinzaine de juillet, et les dernières Tortues étant notées à la fin septembre. En 1986, un nombre d'individus relativement élevé furent observés (capturés) au printemps, en avril et en mai, le maximum fut cependant atteint, comme l'année précédente, au cours de la deuxième quinzaine de juillet. En 1985, comme en 1986, une chute brutale du nombre d'observations peut être remarquée au début ou à la moitié d'août. Il est difficile de savoir dans quelle mesure la distribution annuelle des témoignages recueillis (et le nombre de Tortues observées) correspondent au rythme réel de la fréquentation des eaux corses par les Caouannes. En effet, certains biais sont susceptibles d'avoir artificiellement sur-représenté les observations estivales. En été, le nombre d'observateurs potentiels en mer (plaisanciers et dans une moindre mesure, pêcheurs) est plus élevé que pendant les autres saisons; d'autre part, au cours de ces mois, l'état de la mer est souvent calme, ce qui facilite l'observation des Tortues en surface, ces animaux étant bien plus difficilement décelables par mer agitée. En revanche, ce biais ne doit pas affecter les dates des premières apparitions (février en 1986), ainsi que celles des dernières Tortues signalées (fin septembre 1985 et 1986); et la baisse soudaine du nombre d'observations (et d'individus) intervenant

dès le début d'août traduit très certainement un phénomène réel.

Il est probable qu'en automne, les Caouannes quittent les eaux corses pour se diriger vers des régions moins froides du sud et de l'est de la Méditerranée, comme le suppose Bruno (1978), à propos des animaux fréquentant les eaux italiennes. De telles migrations ont déjà été signalées ailleurs en Méditerranée; en septembre en direction des côtes égyptiennes (à 350 milles de Port Saïd et dirigé vers Port Saïd) Deraniyagala (1951), à propos d'une espèce non-identifiée. En Israël, Sella (1982) signale également des migrations estivales de Caouannes vers la Turquie.

Quelques données publiées sur les périodes de fréquentation maximale des Caouannes en Méditerranée centrale permettent de proposer - à titre d'hypothèse - le schéma migratoire suivant: en Sicile (Iles Eoliennes) les Tortues semblent particulièrement abondantes en janvier et février (parfois mars) Di Palma (1978); une fraction, au moins, de cette population remonterait ensuite plus au Nord, le long des côtes sardes, corses et italiennes (tyrrhéniques, ligures et méditerranéennes) où elle séjournerait (et se reproduisait autrefois) à partir du printemps, pour amorcer une migration vers le Sud et le Sud-Est en août-septembre; à Malte, le plus grand nombre d'individus étaient en effet observés entre août et novembre (Despott, 1915), pour réapparaître au printemps à l'occasion des pontes.

Individus groupés ou isolés

L'immense majorité des Caouannes observées étaient isolées (41 témoignages, 73 individus), 3 groupes de 2 ont été notés (n° 19, 22, 43), 1 groupe de 3 (n° 14), 1 groupe de 4 (n° 25) et 2 groupes de « plusieurs » individus, nombre non-précisé (n° 3, 5). A l'exception d'une observation (n° 5) réalisée à proximité immédiate des côtes, tous les autres groupes signalés ont été vus à des distances relativement importantes de la terre ferme (0,5; 2; 5; 15 et 35 milles marins). Il est possible que les Tortues se regroupent pour effectuer leurs migrations saisonnières (en groupes de 10 au maximum et généralement 4 à 8 selon Bruno, 1978) pour se disperser ensuite, lorsqu'elles parviennent à proximité immédiate des côtes. Ainsi, une observation de 3 Tortues a été réalisée au début du printemps (n°14), et 3 groupes de 2, 4 et 2 (n°22, 25, 43) ont été signalés à la fin du mois de juillet (et 1 groupe de 2 au début de ce mois, n° 19). Un regroupement, numériquement beaucoup plus important, a été rapporté par Lanteri (1982), mais, celui-ci ayant été noté en février, il ne semble pas qu'il ait été lié à un phénomène migratoire. Lanteri (1982) signale l'observation exceptionnelle d'un « troupeau » de centaines de Caouannes, se dirigeant vers l'est, observé le 17 février 1980, à plus de 100 km au large des côtes algériennes.

Tabl. I. — Observations de Tortues marines en Corse.
Records of marine turtles in Corsica

n°	Nom de l'observateur (lieu de résidence)	date et heure de l'observation	Localité	Longueur			Circonstances de l'observation
				nombre d'individus	totale (en cm)	Poids (en kg)	
1. <i>Caretta caretta</i>							
1	FRANCESCHINI (Ghisonaccia)	années 1940-45	Calzarellu, Ghisonaccia.	1	---	---	Ramenée par des pêcheurs (filet).
2	ZILBERSTEIN (Noceta)	entre 1957 et 59, 16h	Plage de "Palombaggia" (?), Ghisonaccia.	1	40	---	Animal vivant et sans blessure, observé sur la plage, la patte attachée par une longue ficelle ; avait très probablement été capturé en mer, puis ramené à terre.
3	RENUCCI, A. (Vix)	années 1960 et 70	Calzarellu et environs.	"plusieurs"	---	---	Vu et capturé (filet) plu- sieurs Caouannes, certaines fois très près de la côte.
4	LEY, A. (Ghisonaccia)	années 1960	Vignale.	1	60-70	---	Pêchée, exemplaire natura- lisé.
5	ANDREANI, N. (Ghisonaccia)	1965-67	Pinia, face aux ma- rais de Cattolica, à 30 m de la côte.	"plusieurs"	---	---	Observées sous l'eau.
6	LANZADA, J.-B. (Solenzara)	1965-70	Environs de Solenzara	1	76	---	1 femelle avec oeufs, captu- rée dans un filet, natura- lisée.
7	PANZANI, R. (Travo)	Eté 1965-70	Travo, plage des vaches.	2	a_ "grosse" b_ "grosse"	---	2 tortues successivement capturées au filet au cours de la même saison.
8	pêcheur de Favone (Favone)	vers 1970	Environs de Favone.	1	---	---	Morte dans un filet calé à 90 m de fond.
9	Dr. GENEVRAY (Lauris)	années 1970	Dans le Canal de Corse à plusieurs km au Nord du Cap Corse.	1	"grosse"	---	Capturée par des pêcheurs de Barcaggio, 1 photo.
10	Bar-Tabacs (Favone)	années 1970	Environs de Favone.	1	87	---	Prise dans un filet, natu- ralisée, Long. rect. cara- pace 61 cm, 1 photo.
11	ROCHÉ, B. (Bastia)	août 1971	Environs de Calvi ?	1	---	---	Sujet en décomposition trou- vé sur une petite décharge sauvage près de Calvi. Crâne conservé dans les collec- tions du MNHN n°1986-96, individu subadulte.

12	MARESCA, A. (Galeria)	Été 1973	Ouest de Galeria, 1 km au large de la Baie de Focolara.	1	---	80	Prise dans un filet calé à 80 m, c'est la dernière tor- tue capturée par ce pêcheur. Depuis 1960, des Caouannes étaient régulièrement pêchées ou vues, la plupart étaient de grandes tailles.
13	pêcheur de Favone (Favone)	vers 1975	Environs de Favone.	1	---	---	Prise dans un filet calé par 8 m de fond, à 10 m de la côte ; la tortue était mail- lée dans une poche face au rivage.
14	BRUNSTEIN, M. (Bastia)	début avril 1979	Sta. Severa, à 1 ou 2 milles de la côte.	3	---	---	3 individus groupés, observés d'un bateau, en surface.
15	BOUDOURESQUE, C.-F. et le pêcheur Nino (Marseille - Galeria)	31/7/1979	I Scuglietti, Galeria	1	---	---	Morte dans un filet calé vers 80 m. Carapace ; Long. 53 cm, Larg. 43 cm. Contenu stomacal étudié (BOUDOURES- QUE, 1979), voir texte.
16	BOUDOURESQUE, C.-F. et JEUDY de GRISSAC, A. (Marseille)	fin août 1984	Entre la Caletta et I Scuglietti, Galeria.	1	---	---	Longuement observée en surfa- ce, capturée puis relâchée. Long. carapace \approx 25 cm. Ac- compagnée de 2 Poissons pi- lotes gris-bleus <u>Naucrates</u> <u>ductor</u> , dessin et détail de l'observation in BOUDOURES- QUE (1986 : 50-51).
17	GARCIA, E. (Bonifacio)	début juin 1985	Capicciolu, Sta Manza à 30 m de la côte.	1	60	30	Capturée en surface, puis relâchée une semaine plus tard, 1 photo.
18	GAILLARD, J.-M. (Porto Vecchio)	15/6/1985	Au large des Iles Cerbicale, à 5 milles à l'Est du rocher Vacca.	1	80	20	Prise dans un filet à lan- goustes calé à 110 m de fond à la limite du plateau con- tinental, roches isolées, graviers et coralligène. Etat de putréfaction avancée.
19	LAURENT, L. (Lyon)	1/7/1985, 16h	Environ 15 milles au Nord-Ouest de Calvi.	2	a_50-55 b_50-55	---	Observées d'un bateau en surface, carapaces Long. 35-40 cm. Présence sur une tortue d'une dizaine d'ana- tifes <u>Lepas anatifera</u> , Photo.
20	POLIDORI, J.-P. (Macinaggio)	14/7/1985 après-midi	En face des Iles Finoc- chiarola, à 3 milles de la côte.	1	80	---	Observée d'un bateau en sur- face puis a plongé, allait vers le Sud.
21	POLIDORI, J.-P. (Macinaggio)	17/7/1985	Environs de Macinaggio.	1	82	---	Vue sur le port de Macinag- gio où elle avait été rame- née par un plaisancier. La tortue était morte et était amputée du membre postéri- eur droit (cicatrisé). Long. rect. carapace 55 cm. Photos.

Tabl. I. — (Suite).

22	GAILLARD, J.-M. (Porto Vecchio)	20/7/1985	Même localité que n° 18.	2	a_90 b_80	30-35 20	Même filet qu'au n° 18 ; les 2 tortues ont été captu- rées ensemble. Carapaces conservées.
23	GAILLARD, J.-M. (Porto Vecchio)	22/7/1985	Même localité que n° 18.	1	50	15	Même filet qu'au n° 18, spécimen naturalisé.
24	VALENTIN, P. (Le Jaure)	26/7/1985, 15h	Ile Gargalu, Réserve Naturelle de Scandola, à 200 m de la côte.	1	20	---	Observée d'un bateau en surface, capturée-relâchée, 1 photo. Présence de Pois- sons pilotes.
25	POGGI (Bonifacio)	27/7/1985, 10h	Nord-Ouest de Bonifacio, au large de Capo di Feno,	4	a_60-70 b_60-70 c_60-70 d_60-70	---	D'un bateau en surface, "les 4 tortues ont plongé à notre approche".
26	BOUVET, P. (Porto vecchio)	28/7/1985	Golfe de Porto Vecchio, à 1 km de la côte.	1	90	---	"Dormait en surface, a plon- gé lorsque notre bateau s'est approché".
27	pêcheur de favone (Favone)	fin juillet 1985	Environ de Favone.	1	"grosse"	---	Observée d'un bateau en surface.
28	PEDINIELLI, A. (Marseille)	juillet 1985	Propriano, près de l'em- bouchure du Rizzanese, Capu Laurosu, à 100 m de la côte.	1	"petite"	---	Observée d'un bateau en surface.
29	BAY, D. (Stareso)	début août 1985	Environs de Borgo-Revinco, à 200 m de la côte.	1	30	---	Capturée vivante dans un filet, gardée 1 mois puis relâchée, photos.
30	BOUVET, P. (porto Vecchio)	4/8/1985, 9h	Iles Cerbicale, à 3 milles de la côte.	1	70	---	"relâchée après capture dans un filet (chalut), était vi- vante et avait dû se prendre à la remontée (fond à 250m)".
31	GIRAUDON (St. Pourçain)	5/8/1985, 17h	Ghisonaccia, Sud de Calzarellu, près de l'épave du "Niagara", à 500 m de la côte.	1	100	---	Observée d'un bateau en surface.
32	FILIPPI, J. (Macinaggio)	18/9/1985, 21h	1,5 mille du port de Macinaggio.	1	40-45	---	Prise vivante dans un filet calé à 40 m, 1 photo.
33	FILIPPI, C. (Porto Vecchio)	24/9/1985, 11h	Iles cerbicale, Rocher de Vacca.	1	24	2,3	"Capturée en surface, avait un crabe coincé dans la gorge", relâchée, 1 photo.
34	GOUGELET, Y. (Solenzara)	de février à mai 1986	entre Ghisonaccia et la base militaire de Solenzara, à 40 m de profondeur.	10	---	de 15 à 80	Tortues toutes isolées, pêchées au chalut, puis rejetées à l'eau, vivantes.

35	CHIOCCA, V. (Porto vecchio)	d'avril à juin 1986	Est de pinarello, fonds de 60 à 80 m.	5	---	de 5 à 50	Toutes capturées, mortes et isolées, au filet trémail langoustier, 1 seule carapace conservée.
36	TIBERI, A. M. (Solenzara)	avril 1986 (captures étalées pendant le mois)	Pointe d'Aleria, vers la base de Solenzara.	8	--	de 7-8 à à 45-50	Pêchées, toutes isolées, au chalut, 1 seule est morte et les 7 autres ont été relâchées.
37	PATRIMONIO, O. (comm. pers.) (Pigno)	début mai 1986	Cantonement de pêche de Farinole, St. Florent.	1	---	---	Observée d'un bateau en surface.
38	BOUVET, P. (Porto Vecchio)	fin juin, début juillet 1986	A 2 à 3 milles face à la base de Solenzara (Est) fonds herbiers, 25-40 m.	6	a_140 b_100 c_70-80 d_70-80 e_70-80 f_70-80	50 40 35 35 35 35	Toutes isolées, capturées vivantes au chalut, puis relâchées.
39	ROLAND, J.-M. et QUILEZ, P. (Lyon)	2/7/1986, 15h	30 milles à l'Ouest de la Presqu'île de Scandola (fonds 2700 m).	1	---	---	Observée d'un bateau en surface.
40	GAILLARD, J.-M. (Porto Vecchio)	du 15 au 25/7/ 1986	Iles Cerbicale, à 3 milles au Sud-Est du Rocher de Vacca.	4	---	---	Tortues isolées, mortes dans un filet langoustier calé à 85-90 m sur un fond de roches coralligènes.
41	JOSÉ (Galeria)	15/7/1986	Baie d'Elbo, Réserve Naturelle de Scandola, à quelques centaines de m de la côte.	1	---	---	Capturée vivante dans un filet langoustier, calé à 80 m. Tuée pour sa carapace.
42	LECOUVÉ, D. (comm. pers.) (Pantin)	18/7/1986	Pte. de trio, Sagone.	1	40	---	Prise dans un filet à la côte.
43	MARCHAND (Theil)	28/7/1986, 16h	35 milles de la corse, dans l'axe Porquerolles- Calvi.	2	a_90 b_90	--- ---	2 individus groupés observés d'un bateau en surface.
44	BIANCARELLI, L. (Porto Vecchio)	juillet 1986	Sud-est de Porto Vecchio à 3 milles de la côte, au Sud-Est de la Pte de la Chiappa.	2	---	a_30 b_15	Tortues isolées, mortes et en décomposition dans un filet trémail langoustier, calé à 90-100 m de fond.
45	MICHELI, A. (Porticciolo)	entre le 8 et 10/8/1986, matinée	Sisco, à 1,5 mille de la côte.	1	50-60	---	Morte dans un filet.
46	GOUGELET, Y. (Solenzara)	août et septembre 1986	6 à 12 milles de Tarco.	3	---	a_50-60 b_50-60 c_50-60	1 individu pris dans une palangre et relâché ; les 2 autres successivement pêchés au chalut, puis relâchés.

Tabl. I. — (Suite).

47	BENITO (Centuri)	septembre 1986	au large de Centuri.	1	---	40	Tortue morte, prise dans une palangre (1 photo dans Nice-Matin du 26/9/1986).
48	CAMUS-MUZY, M. A. (Porto Vecchio)	fin septembre 1986	A l'Ouest des "Moines", à 8 milles de la côte.	1	80	---	Observée d'un bateau en surface.

2 *Dermocheilus coriacea*

I	BOTTI (Santa Manza)	juillet 1965 matinée	5 milles au Nord- Est de Santa Manza.	1	200	500	"Prise dans un filet à langoustes, mais morte et en état de décomposition, était environnée de poissons pilotes".
II	ETIENNE, A. (Santa Manza)	23/11/1985, 13h	1 mille au large de Santa Manza.	1	150	150	"Embrouillée dans une palangre, accompagnée de Poissons-pilotes et de Rémoras. Ramenée à terre, puis relâchée".

Tailles et poids des Caouannes observées

Nous disposons de 41 données concernant la taille des *C. caretta* observées : 30 estimations approximatives de la longueur totale (LT); 5 mesures de la LT; 3 estimations de la longueur rectiligne de la carapace (LRC); et 3 mesures de la LRC. L'imprécision du plus grand nombre de ces données et les inconvénients présentés par certains types de mensuration (LT) ont déjà été évoqués dans l'exposé des méthodes; rappelons simplement que ces résultats doivent être interprétés avec prudence.

Le plus petit individu observé (n°24) mesurait environ 20 cm (LT), et le plus grand (n° 38a), environ 140 cm (LT). La classe de taille 70-80 cm (LT) est la mieux représentée dans notre échantillon, par 8 estimations et 1 mesure (Fig. 2A); ces dimensions correspondraient approximativement à des carapaces de 52-59 cm (LRC). Les données concernant les longueurs de carapaces (LRC) sont très peu nombreuses : 3 d'entre-elles ont été mesurées (en cm); 53 (n° 15), 55 (n° 21), 61 (n° 10); et les 3 autres estimées; 25 (n° 16), 35-40, 35-40 (n° 19 a et b).

Les estimations de poids réalisées par les pêcheurs sont probablement plus précises et plus fiables que celles concernant la taille, c'est pourquoi nous les indiquons. D'après 24 estimations et 1 mesure (Fig. 2B), on observe que l'individu le plus léger (n° 33) pesait 2,3 kg et les plus lourds aux alentours de 80 kg; la classe de poids 30-35 kg étant la mieux représentée.

Origine des observations

28 témoignages proviennent de captures dans des filets, chaluts ou palangres (éventuellement suivies d'un relâcher), 17 données concernent des animaux vus en surface, et l'origine de 3 observations ne nous a pas été précisée. En l'espace de 5 semaines, M. J.M. Gaillard, pêcheur à Porto Vecchio, a pris successivement 4 Caouannes (1+2+1) dans un filet à Langoustes calé par 110 m de fond, à 5 milles au large des îles Cerbicales (n° 18, 22, 23). Les Tortues ont été capturées dans des filets immergés à des profondeurs variables, entre 8 et 110 mètres. A l'exception d'un individu, n° 41 (qui fut tué sur le pont du bateau !), les 18 Caouannes capturées dans des filets calés à plus de 60 m de fond, étaient toutes mortes et n'avaient donc pas été maillées lors de la remontée du filet (n° 8, 12, 15, 18, 22, 23, 35, 40, 44).

Ces observations mettent en évidence les aptitudes des Caouannes à réaliser des apnées profondes. Les filets de pêche, par les captures accidentelles qu'ils occasionnent, paraissent constituer un facteur de mortalité important pour l'espèce en Corse. Certains engins de pêche sont particulièrement meurtriers, c'est en particulier le cas des filets trémails langoustiers. Ceux-ci sont calés à des profondeurs importantes (en général entre 40-50 m et 120 m) et ils ne nécessitent pas d'être relevés tous les jours, comme les filets à Poissons. Pour des raisons de rentabilité, une fraction importante de la flotte de pêche corse pratique aujourd'hui cette pêche spé-

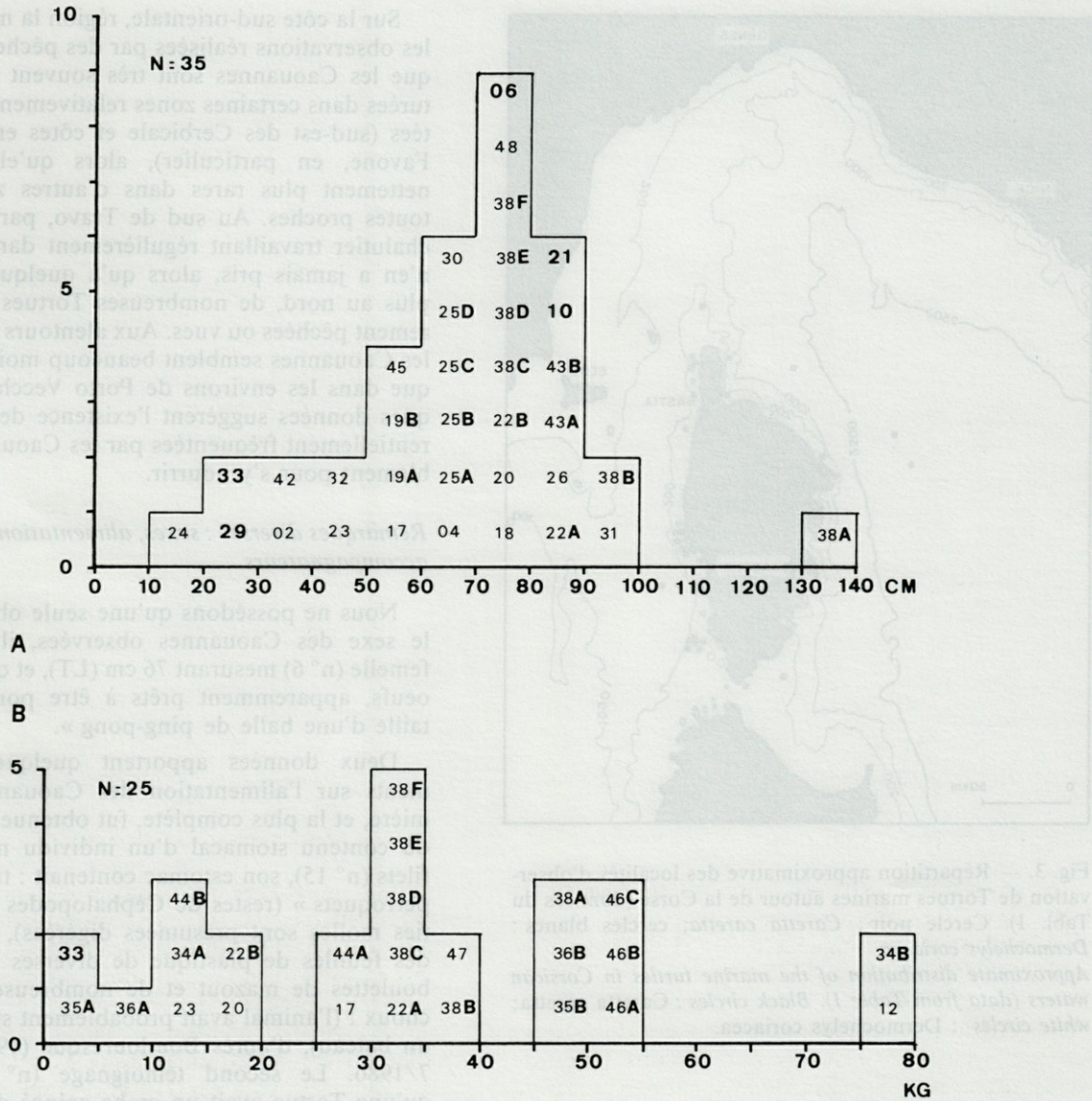


Fig. 2. — A, longueur totale approximative (en cm) des *Caretta caretta* observés en Corse, à partir de 30 estimations et de 5 mesures (en caractère gras). Les numéros inscrits à l'intérieur des diagrammes renvoient aux observations correspondantes du tabl. I; B, poids approximatif (en kg) des *Caretta caretta* observés en Corse, à partir de 24 estimations et d'une mesure (en caractères gras), voir Tabl. I. Seules les valeurs extrêmes indiquées dans les observations n° 34, 35, 36 ont été prises en compte.

A, approximate overall length (in cm) of *Caretta caretta* recorded from Corsica (estimated from 30 specimens; measured in 5 specimens; table I); B, approximate weight (in kg) of *Caretta caretta* recorded from Corsica (estimated from 24 specimens; measured in one specimen, Tabl. I).

cialisée. Les observations recueillies indiquent que ces filets langoustiers ne laissent à peu près aucune chance de survie aux individus capturés. Il n'en va pas de même pour les autres modes de pêche, qui ne semblent pas entraîner une mortalité aussi systématique. Ainsi, les Tortues prises au chalut sont presque toujours vivantes; sur les 27 individus pêchés de cette façon depuis 1985 (n° 30, 34, 36, 38, 46), un seul était mort (n° 36), les autres furent relâchés, apparemment indemnes. Des Caouannes sont également capturées par des palangres (d'em-

ploi très limité et très artisanal) et des filets à Poissons (ces derniers étant calés moins profonds et relevés plus fréquemment que les filets langoustiers), mais elles parviennent souvent à en réchapper.

Répartition géographique des observations

Sur 34 témoignages localisés avec une précision suffisante, 15 furent réalisés à de faibles distances des côtes, entre 10 et 1000 m; 10 entre 1 et 10 km; et 9 entre 10 et environ 65 km, les trois observations

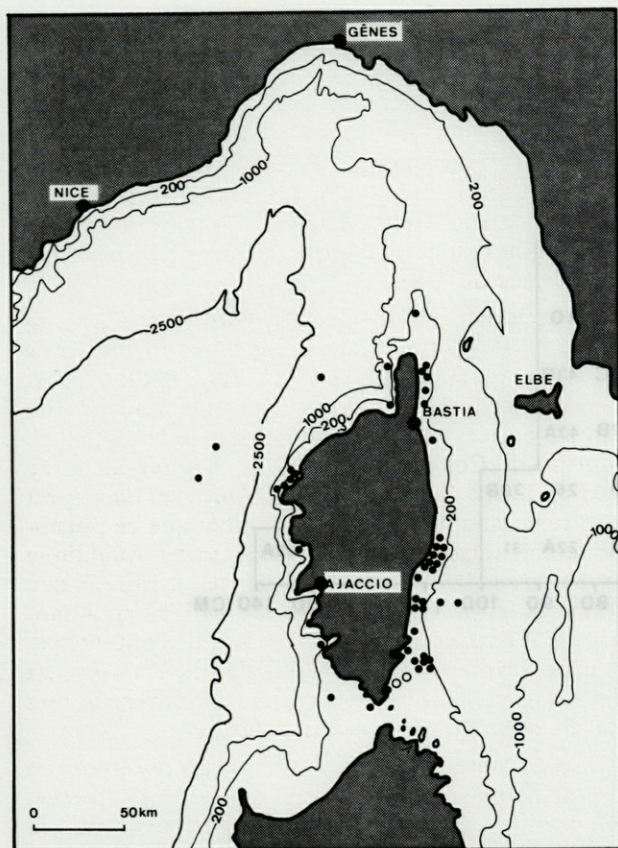


Fig. 3. — Répartition approximative des localités d'observation de Tortues marines autour de la Corse (données du Tabl. I). Cercle noir : *Caretta caretta*; cercles blancs : *Dermochelys coriacea*.

Approximate distribution of the marine turtles in Corsican waters (data from Table I). Black circles : *Caretta caretta*; white circles : *Dermochelys coriacea*.

les plus éloignées de la terre furent effectuées par des plaisanciers lors de traversées à 10, 30 et 35 milles marins des côtes (n°19, 39, 43).

La répartition géographique de nos observations n'est pas homogène (Fig. 3), en effet, celles-ci apparaissent nettement concentrées dans 3 zones principales : le sud de la côte orientale, entre Aleria et Bonifacio, où 28 témoignages furent recueillis; la région du Cap Corse; et la côte nord-occidentale, aux alentours de la presqu'île de Scandola. En l'état actuel de notre enquête, cette distribution ne saurait être interprétée, dans la mesure où elle recouvre étroitement la répartition de notre réseau d'observateurs. En d'autres termes, les Tortues ne nous sont régulièrement signalées que dans les zones où les pêcheurs (et plaisanciers) sont régulièrement interrogés par des personnes résidant sur place; là où ces enquêtes ne sont pas menées, nous n'obtenons pas ou très peu d'informations, c'est par exemple le cas des deux principaux ports de pêche de la Corse, Ajaccio et Bastia.

Sur la côte sud-orientale, région la mieux connue, les observations réalisées par des pêcheurs montrent que les Caouannes sont très souvent vues ou capturées dans certaines zones relativement bien délimitées (sud-est des Cerbicale et côtes entre Aleria et Favone, en particulier), alors qu'elles semblent nettement plus rares dans d'autres zones parfois toutes proches. Au sud de Travo, par exemple, un chalutier travaillant régulièrement dans cette zone, n'en a jamais pris, alors qu'à quelques kilomètres plus au nord, de nombreuses Tortues sont régulièrement pêchées ou vues. Aux alentours de Bonifacio, les Caouannes semblent beaucoup moins fréquentes que dans les environs de Porto Vecchio. Ces quelques données suggèrent l'existence de zones préférentiellement fréquentées par les Caouannes, probablement pour s'y nourrir.

Remarques diverses : sexes, alimentation, parasites, accompagnateurs

Nous ne possédons qu'une seule observation sur le sexe des Caouannes observées, il s'agit d'une femelle (n° 6) mesurant 76 cm (LT), et qui portait des oeufs, apparemment prêts à être pondus, « de la taille d'une balle de ping-pong ».

Deux données apportent quelques renseignements sur l'alimentation des Caouannes. La première, et la plus complète, fut obtenue par l'analyse du contenu stomacal d'un individu mort dans les filets (n° 15), son estomac contenait : trois « becs de perroquets » (restes de Céphalopodes dont les parties molles sont présumées digérées), un *Pteroides*, des feuilles de plastique de diverses couleurs, des boulettes de mazout et de nombreuses feuilles de chou ! (l'animal avait probablement suivi ou croisé un bateau), d'après Boudouresque (1979) et *in litt.* 7/1986. Le second témoignage (n° 33), signale qu'une Tortue avait un crabe coincé dans la gorge.

Une des 2 Tortues observées par L. Laurent (n°19), portait une dizaine de *Lepas anatifera* fixés à l'arrière de la carapace. Des parasites, qui d'après leur description semblaient être des Mollusques Bivalves, étaient présents en grand nombre sur la carapace du jeune individu n° 24. Il ne s'agissait apparemment pas d'espèces facilement identifiables telles *Ostrea edulis* ou *Mytilus edulis* qui semblent se fixer fréquemment sur *C. caretta* en Méditerranée (Frazier *et al.*, 1985).

Deux Poissons-pilotes *Naucrates ductor* accompagnaient une Tortue (n° 16) et un nombre indéterminé de Poissons, appartenant très probablement à la même espèce, environnaient un second individu (n° 24).

Discussion

De nos jours, *Caretta caretta* semble encore assez bien représentée dans les eaux corses. Toutefois, la plupart des témoignages convergent pour constater

une forte régression de l'espèce au cours des 20 ou 30 dernières années, mais nous manquons de données anciennes permettant d'apprécier l'ampleur de cette régression. Les Caouannes semblaient communes dans la région de Bonifacio où, jusque dans les années 1960-1965, elles étaient traditionnellement consommées par les pêcheurs, le jour de la Saint Erasme (le 2 juin, selon le Larousse Encyclopédique du XXème siècle, Ed.1930). Les Tortues étaient capturées une semaine à l'avance et étaient gardées vivantes dans le port, attachées par les pattes à des cordages.

Cette espèce est encore mal connue en Méditerranée, les premières données présentées ici restent très parcellaires et l'on ne dispose pas de résultats d'enquêtes similaires réalisées dans d'autres régions, qui permettraient d'estimer l'importance numérique de la « population » fréquentant les eaux corses plusieurs mois par an.

L'origine des animaux observés en Corse n'est pas connue. Dans l'état actuel des connaissances (voir chapitre I), on ne sait pas s'ils proviennent des sites de nidification actuellement connus en Méditerranée orientale ou en Afrique du Nord; ou d'autres sites probables, mais non-contrôlés, en Afrique du Nord; ou encore, de sites aujourd'hui abandonnés ou en passe de l'être (Corse, Sardaigne, Sicile, Italie...). Il est également possible qu'une partie (peut-être importante) des animaux fréquentant la Méditerranée ne soient pas originaires de cette mer.

b) *Dermochelys coriacea*

Les 2 observations de *Dermochelys coriacea* recueillies dans le cadre de cette enquête (Tabl. I), portent à 4 le nombre de Tortues Luth signalées le long des côtes de Corse (Bruno & Maugeri, 1976; Oliver, 1986, et remarques chap. I). Duguy (1983) signalait par erreur une observation en Corse (Duguy *in litt.*, IX/1986). La première donnée recueillie remonte à 1965 et la seconde est récente (23 novembre 1985). Le premier individu a été observé en juillet, d'après Duguy (1983); c'est au cours des mois d'été que sont réalisées le plus grand nombre d'observations (Duron-Dufrenne, 1986; Margaritoulis, 1986; Oliver, 1986). Fait plus inhabituel, la seconde Tortue fut observée à la fin novembre. Cette constatation peut être mise en parallèle avec la fréquentation préférentielle de l'espèce des eaux froides et tempérées des côtes européennes atlantiques. Duguy (1983) a discuté l'apparente contradiction de ce phénomène avec la distribution nettement tropicale de l'espèce. Mrosovsky & Pritchard (1971) ont mis en évidence les aptitudes de *D. coriacea* à maintenir sa température interne à un niveau plus élevé que celle du milieu ambiant. L'espèce pratique une thermorégulation beaucoup plus efficace que les autres Tortues de mer étudiées par ces auteurs (*Chelonia mydas* et *Lepidochelys olivacea*).

Les observations de Corse sont le fait d'individus isolés, comme c'est le plus souvent le cas dans les Pertuis charentais (Duguy, 1983). A notre connaissance, toutes les Tortues Luth signalées en Méditerranée étaient isolées, à l'exception de celles signalées à Gibraltar par Fernandez-Moreno (1984) et Duron-Dufrenne (1986). Les 2 Tortues capturées étaient de taille adulte, cependant la taille et le poids du premier individu ont probablement été surestimés (remarques de Duguy, 1983).

La présence de Rémoras *Remora remora* accompagnant les Tortues Luth a été notée maintes fois (Moreau, 1881; Crisafi, 1957; Fretey, 1978; Duguy, 1983). Notre observation ne présente donc aucun caractère exceptionnel. En revanche, le fait que 2 *D. coriacea* de Corse (ainsi que 2 *C. caretta*), aient été environnés de Poissons-pilotes *Naucrates ductor*, est plus remarquable. En effet, il semble que ce phénomène soit relativement peu fréquent en Atlantique où Duguy (1983) ne l'a constaté que 2 fois. Fretey (1978) rapporte cependant 3 observations en Atlantique et 1 en Méditerranée (Tunisie). Il serait intéressant de savoir si la répartition de ces Poissons est limitée par les températures plus froides rencontrées sur les côtes européennes atlantiques.

Il est probable que les Tortues Luth observées en Corse, comme dans le reste de la Méditerranée, proviennent dans leur très grande majorité de l'Océan Atlantique (chapitre I).

2. Reproduction de *Caretta caretta* en Corse

Méthodes

Afin de clarifier le statut de *Caretta caretta* en Corse, nous avons entrepris une recherche bibliographique aussi exhaustive que possible. Par ailleurs, la population a été invitée à nous communiquer les éventuels témoignages, récents ou anciens, de Tortues marines vues à terre. Cette initiative a été relayée par les principaux organes de la presse écrite et parlée de l'île. En outre, une enquête a été oralement menée par l'un de nous (MD), auprès des habitants de la côte orientale, dans les régions les plus favorables à la nidification des Tortues de mer.

Résultats

a) Données de la littérature

Les 2 principales études de synthèse sur la faune herpétologique de la Corse (Bedriaga, 1883; Mertens, 1957) ne contiennent aucune information sur les Tortues marines. En 1925, Despax inclut *Thalassochelys caretta* dans la liste des espèces de Corse, sans que l'on puisse savoir si elle est mentionnée en tant que reproductrice ou comme visiteuse.

En 1973, Dumont apporte la première précision importante en écrivant page 36 : « Devant les

menaces déjà matérialisées contre le littoral, le moment est venu de dire ce que nous avons très soigneusement tu durant des années. Des Caouannes (*Caretta caretta*) viennent encore pondre de façon irrégulière le long de la côte orientale, entre l'étang de Sale et l'étang de Diane ». A notre demande, M. Dumont a bien voulu nous communiquer le document sur lequel il s'était appuyé pour écrire son article de 1973. Il s'agit d'une lettre datée du 25 mars 1970 et signée par G. Testa, chargé du Service des Collections (Musée Océanographique de Monaco), qui écrivait : « ... je puis vous indiquer, sous toutes réserves, d'après quelques notes laissées par mon prédécesseur, quelques précisions sur les régions où ces oeufs furent trouvés. Il s'agit de la côte orientale de la Corse, formée par des immenses plages de sable fin. Ces découvertes ont été faites en 1923, 1928, 1932, dans les régions de Cervione après Moriani plage et Aleria, entre l'Etang de Diane et l'Etang del Sale. Je n'ai malheureusement pas de précisions sur l'importance de ces pontes, il s'agissait paraît-il d'oeufs de *Thalassochelys caretta*. Mon prédécesseur étant décédé, il m'est impossible d'avoir de plus amples renseignements ». A notre connaissance, ce document contient la première mention sérieuse, quoique par trop imprécise, concernant la reproduction de *C. caretta* en Corse. Jusqu'à présent, nous ne sommes pas parvenus à obtenir de plus amples informations. Nous ne connaissons ni les saisons d'observations, ni leurs auteurs, ni le nombre de pontes trouvées, et nous n'avons pas réussi à savoir si des oeufs avaient été collectés alors (leur examen pourrait confirmer qu'il s'agit bien de Caouannes), ce qui ne semble pas être le cas; aucun oeuf de *Caretta caretta* de Corse n'étant conservé dans les collections du Musée de Monaco, à notre connaissance.

En 1974, Dumont revient sur ces écrits antérieurs, en écrivant page 227 : « La Corse présente un intérêt tout à fait exceptionnel pour cette espèce puisqu'elle est le seul lieu de ponte signalé en Métropole durant ces dernières décennies. Il est indispensable de faire des recherches pour vérifier si les plages sont toujours fréquentées... » (c'est nous qui soulignons). Cet important rectificatif semble malheureusement avoir été ignoré dans la plupart des articles publiés ultérieurement.

Ainsi, diverses publications ont mentionné la reproduction de la Caouanne en Corse, en se basant, semble-t-il, sur les écrits de Dumont (1973 ou 1974) et dans certains cas sur le document de Monaco. C'est sans doute le cas de Bruno (1973 : 44) pour qui « Le stazione di riproduzione sono Archachon (sic) ma soprattutto le spiagge della Corsica, ove le uova ed i piccoli sono stati ripetutamente osservati nel 1923, 1928 e 1932 ». Ce travail de Bruno (1973) est à interpréter avec prudence, dans la mesure où il comporte de nombreuses inexactitudes (reproduction de *C. caretta* à Archachon !; mentions de « piccoli » observés sur les plages de Corse, alors que

seuls des oeufs semblent avoir été signalés; *Hemidactylus turcicus* qui serait pratiquement éteint de la région de Toulouse (p. 145) où il n'a jamais été signalé à notre connaissance ... peut-être s'agit-il de Toulon ?) et aussi parce que cet auteur que nous avons interrogé sur l'origine de ses informations concernant la Corse, nous avait écrit n'en posséder aucune fiable (Bruno *in litt.* 8/1984). Pour Fretey (1975), la zone de nidification sur le littoral corse n'est pas encore prouvée; Honneger (1978) écrit : « Cette Tortue est probablement la seule à se reproduire sur les côtes de la Corse (Fretey, 1975; Dumont, 1974). La dernière ponte y a été observée en 1932 (Bruno, 1973) ». Fretey & Lescure écrivaient en 1981 : « Sa nidification dans le sud-est de la Corse est aujourd'hui rendue difficile par l'aménagement des plages »; dans un rapport du Ministère de la Protection de la Nature et de l'Environnement (Anon. non-daté), on pouvait lire à propos de la plage de Cervione : « Plus au sud, cette plage est un des deux seuls points de ponte de Tortues marines que l'on connaisse en France ». Groombridge (1982) mentionne page 138 : « with possibly some residual nesting in Southern Italy, Sardinia and Corsica », puis, page 140 : « last recorded nesting in Corsica in 1932 » sans indiquer précisément la source de ses informations, il semble se référer à la note de Argano (1978), qui ne contient cependant aucun renseignement sur la Corse. Fretey *in de* Beaufort (1983) classe l'espèce dans la catégorie des Reptiles disparus et écrit à son propos : « L'espèce nidifiait autrefois en Corse, entre Aléria et Cervione; l'aménagement du littoral semble avoir fait disparaître cette plage de ponte ... »; Matz & Weber (1983 : 266) précisent que l'espèce est « encore relativement abondante en Méditerranée (d'où elle franchit le Bosphore), mais abandonne néanmoins peu à peu les plages qu'elle fréquentait pour se reproduire (par exemple Provence, Corse), à cause de la présence humaine »; en 1986, p. 20, Fretey, tenu informé de l'avancement de notre enquête, écrit qu'elle « a peut-être pondu ou pond peut-être encore sporadiquement vers Aleria ».

Dans le livre rouge des Vertébrés menacés de la Corse, Thibault, Delaugerre & Noblet (1984) plaçaient la Caouanne dans la catégorie « espèce au statut ou à la présence incertains » en soulignant l'imprécision des données publiées jusqu'alors. Dans ce travail, nous avons fait état d'un témoignage recueilli auprès d'un habitant de Ghisonaccia, qui nous avait dit, en octobre 1984, avoir assisté à plusieurs reprises à des pontes de Caouannes sur la plage de Pinia dans les années 1960. Lors d'un nouvel entretien, en août 1985, il revint sur ces précédentes déclarations pour dire que les Tortues vues par lui avaient en fait été capturées par des pêcheurs de Calzarellu il y a 35-40 ans. Il est par conséquent nécessaire de rectifier la donnée erronée mentionnée page 55 du livre rouge (Thibault, Delaugerre et Noblet, 1984).

En résumé, il ressort de l'examen des données de la littérature, que toutes les mentions publiées sur la reproduction de *Caretta caretta* en Corse, sont issues, de manière plus ou moins directe et plus ou moins précise, d'une seule et unique source : le document du Musée Océanographique de Monaco.

b) Résultats de l'enquête orale

En août 1985, nous avons cherché à recueillir des témoignages sur la nidification de *C. caretta* en interrogeant de nombreux habitants de la côte orientale de la Corse, dans une zone comprise entre l'anse de Favone, au Sud, et Moriani-plage, au Nord. Cette étude nous a permis de réunir les éléments suivants :

1) A l'exception de 2 d'entre-eux, tous nos interlocuteurs nous ont déclaré ne jamais avoir vu ou entendu parler de Tortues marines à terre, ni d'oeufs, de jeunes nouvellement éclos ou de traces. Les pêcheurs nous ont affirmé sans hésitation ne jamais avoir pris dans leurs filets de très jeunes Tortues.

2) A Solenzara, des pêcheurs avaient entendu parler de sites de ponte et ils conseillèrent à l'un d'entre nous (MD) de rencontrer M. Jeannot (Jean-Baptiste) Lanzada, ce qui fut fait. Au cours d'un entretien de plus de 2 heures, il raconta qu'enfant, vers 1935-1940, il avait accompagné son grand-père et un ami de celui-ci sur une plage avec des dunes proche d'Aléria. A cet endroit, ils avaient ramassé un plein sac d'oeufs de Tortues (de la taille d'une balle de ping pong). Par ailleurs, son grand-père était douanier, et à ce titre, patrouillait régulièrement en barque la côte entre Porto Vecchio et Aléria. Il se souvient que son grand-père et son père lui ont dit qu'il leur arrivait de ramener des oeufs de Tortues récoltés au cours de leurs tournées (vers 1910). Michel Lanzada, frère de Jeannot, arrivé impromptu au cours de notre discussion, a en tous points confirmé les dires de son frère. Il lui semblait que leur père avait parlé de l'anse de Favone comme site de ponte.

3) M. Ange Marie Tiberi, patron pêcheur à Solenzara, a dit à l'un d'entre nous (RM) qu'il avait vu en juin 1981, tôt le matin, une Tortue monter à terre sur la plage de Casabianda, alors qu'il était en train de relever des filets très proches de la côte.

Conclusions

Les éléments d'informations recueillis par l'examen des données bibliographiques, comme par l'enquête orale, sont trop ambigus pour apporter une réponse définitive à la question : La Tortue Caouanne se reproduisait-elle en Corse ? Ces données permettent toutefois d'avancer 2 hypothèses.

1) Il est très peu probable que les Tortues marines soient venues se reproduire sur les plages de la côte orientale de la Corse au cours des 20 ou 30 dernières

années. La fréquentation de cette région s'est en effet considérablement accrue pendant les années 1950-1960 et la venue de Caouannes à terre aurait difficilement pu passer inaperçue à cette époque. Les témoignages recueillis vont dans le sens de cette hypothèse et nous avons vu les raisons pour lesquelles la mention de reproduction signalée par Dumont en 1973 ne devait pas être tenue pour valide. Le témoignage de M. Tiberi suggère cependant que des nidifications ou des tentatives de nidifications pourraient avoir lieu, très exceptionnellement, encore de nos jours. Certaines portions du littoral (Casabianda, Pinia) sont encore peu fréquentées et seraient susceptibles d'accueillir des femelles reproductrices.

2) Les Caouannes ont-elles fréquenté plusieurs sites de ponte sur cette côte jusque dans les années 1940 ? Cette hypothèse reste assez fragile, remarquons toutefois qu'elle repose sur 2 éléments indépendants et convergents : la donnée émanant du Musée de Monaco (reprise sous une forme ou une autre par Dumont, 1973 et Bruno, 1973), et le témoignage de M. Lanzada.

Tout en restant extrêmement prudent, on peut penser qu'un petit nombre de Tortues venaient effectivement déposer leurs oeufs, plus ou moins régulièrement, au début de ce siècle. La côte orientale corse n'aurait sans doute représenté qu'un site relativement marginal pour la reproduction de l'espèce. Les plages de Corse auraient été peu à peu désertées par les Caouannes, parallèlement au déclin de l'espèce en Méditerranée, et peut-être aussi parce que les femelles n'y trouvaient plus la tranquillité nécessaire pour y déposer leurs oeufs ; remarquons cependant que ces plages auraient été abandonnées dans la première moitié de ce siècle, alors qu'elles n'avaient pas encore été touchées par le développement touristique ou une quelconque urbanisation, qui sont responsables de la disparition de nombreux sites de ponte en Méditerranée comme dans d'autres régions du monde. Jusqu'à l'après guerre et aux campagnes antimalaria menées par l'armée américaine, cette portion du littoral était particulièrement peu humanisée et l'on peut concevoir que la reproduction des Tortues ait pu alors passer inaperçue.

REMERCIEMENTS. - Cette étude a été financée par le Parc Naturel Régional de la Corse, et a été activement soutenue par Ch.-H. Bianconi, J.-M. Caillaud, M. Leenhardt et J.-C. Thibault. Elle n'aurait pu être menée à bien sans le concours des nombreuses personnes qui ont bien voulu nous communiquer leurs témoignages, et en particulier les pêcheurs du Sud de l'île. J. Fretey nous a aidé à mettre au point le questionnaire ayant servi de base à cette enquête. Nos recherches bibliographiques ont été facilitées grâce à l'aide amicale que nous ont apporté C.-F. Boudouresque, R. Bour, L. Laurent et J. Lescure. La première version de ce travail a bénéficié de très nombreuses critiques constructives

du relecteur anonyme de Leiden, qui nous a, en outre, fourni une abondante aide bibliographique. C. et R. Delaugerre ont supporté la gestation de ce manuscrit. A tous, merci.

BIBLIOGRAPHIE

- ANGEL, F., 1946. Faune de France. 45. Reptiles et Amphibiens. Paris, Lechevalier : 204 p.
- ANON., non daté. Ministère de la Protection de la Nature et de l'Environnement. Milieu naturel et environnement littoraux. I. Rapport général. Bureau MAR, Paris.
- ARGANO, R., 1978. Project 1474 Marine Turtles. West and Central Mediterranean. WWF Yearbook 1977-78 : 154.
- ARGANO, R. & BALDARI, F., 1983. Status of Western Mediterranean Sea Turtles. *Rapp Comm. int. Mer Médit.*, 28 (5) : 233-235.
- BASOGLU, M., 1973. Diniz kaplumbagalari ve komsu memleketlerin sahillerinde kaydidilen turler. *Turk Biyoloji Dergisi. Cilt*, 23 : 1-124. non vu.
- BASOGLU M. & BARAN I., 1977. The Reptiles of Turkey. part I. The Turtles and Lizards. Ege Univ. Fak. Kitaplar, Serisi, 76 : VI + 272 p.
- BEDRIAGA, J.v., 1883. Beiträge zur Kenntniss der Amphibien und Reptilien der fauna von Korsica. *Archiv. für Naturges.*, Berlin, 98 : 124-273.
- BIBRON, G. & BORY DE SAINT VINCENT, J.B., 1833. Expédition scientifique en Morée. Tome III. 1ère partie, 1ère section, Reptiles et Poissons. Paris, Strasbourg, F. Levrault : 57-80.
- BODINIER J.L., 1981. Etat des Reptiles et Amphibiens de Corse. Parc Naturel Régional de la Corse, Ajaccio : 1-88.
- BOSCA E., 1880. Catalogue des Reptiles et Amphibiens de la Péninsule Ibérique et des Iles Baléares. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 5 (5-6) : 240-287.
- BOUDOURESQUE C.F., 1979. Premier compte-rendu scientifique de la mission « Scandola VII » (Façade maritime Parc Régional Corse). Rapport dactylographié, 3p.
- BOUDOURESQUE C.F., 1985-1986. Compte-rendu et résultats scientifiques de la mission Scandola XXVIII (du 2 au 31 août 1984). GIS Posidonies et *Trav. sci. Parc natur. rég. et rés. natur. Corse* (1986), 2 : 1-58.
- BRONGERSMA L.D., 1972. European Atlantic Turtles. *Zool. Verhandl.*, Leiden, 121 : 1-318.
- BRONGERSMA L.D. & CARR A.F., 1983. *Lepidochelys kempfi* (Garman) from Malta. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.*, Ser C, 86 (4) : 445-454.
- BRUNO S., 1969. Tartarughe marine nel Mediterraneo. WWF, Roma, 4 : 12-13.
- BRUNO S., 1970. Anfibi e Rettili di Sicilia. *Atti Acc. Gionea Sci. Nat.*, Catania, 2 : 1-144.
- BRUNO S., 1973 (?). Problemi di conservazione nel campo dell'herpetologia. *Atti. 3e Simp. naz. Cons. Nat.* Bari, 2 : 117-126.
- BRUNO S., 1978. Le Tartarughe marine nei mari italiani e nel Mediterraneo. *Natura e Montagna*, 3 : 5-17.
- BRUNO S., 1986. Guida a Tartarughe e Sauri d'Italia. Giunti Martello, Firenze : 255 p.
- BRUNO S. & MAUGERI S., 1976. Rettili d'Italia. Tartarughe e Sauri, I. Aldo Martello-Giunti, Firenze : 160 p.
- CETTI F., 1777. Appendice alla storia Naturale dei Quatrupedi di Sardegna. Sassari : 63 p.
- CAPOCACCIA L., 1966. Variabilità della popolazione mediterranea di *Caretta caretta* (L.) (Testudines). *Ann. Mus. Civ. St. Nat.*, Genova, 76 : 1-22.
- CAPOCACCIA L., 1968. La *Dermochelys coriacea* (L.) nel Mediterraneo (Reptilia, Testudinata). *Atti Accad. ligure Sc. lett.*, 24 (1967) : 318-327.
- CAPRA F., 1949. La *Dermochelys coriacea* (L.) nel Golfo di Genova e nel Mediterraneo. *Ann. Mus. Civ. St. Nat.* Genova, 63 : 270-282.
- CRISAFI P., 1957. Su una recente cattura di *Dermochelys coriacea* (L.) nelle acque dello Stretto di Messina. *Atti Soc. Peloritana Sci. Fis. Mat. Nat.*, 3 (3) : 261-266.
- DE BEAUFORT F., (éditeur), 1983. Livre rouge des espèces menacées en France. I. Vertébrés. Secrétariat de la Faune et de la Flore, Paris : 231 p.
- DELAUGERRE M., 1986. Les Tortues marines en Corse. *Trav. sci. Parc natur. rég. et Rés. natur. Corse*, 5 : 1-29.
- DE METRIO G., G. PETROSINO, A. MATARESE, A. TURSI & C. MONTANARO, 1983. Importance of the fishery activities with drift lines on the populations of *Caretta caretta* (L.) and *Dermochelys coriacea* (L.) (Reptilia, Testudines) in the Gulf of Taranto. *Oebalia*, 9 n.s. : 43-53.
- DEMETROPOULOS A & HADJICHRISTOPHOU M., 1980. Project proposal, WWF Proj. 1815. non vu.
- DERANIYAGALA P.E.P., 1951. Mass movement in some marine Turtles and Cuttle Fish. *Spolia Zeylan. Bull. Nat. Mus. Ceylon*, 26 (1) : 17.
- DESPAX R., 1925. Les Reptiles et les Batraciens. Histoire du peuplement de la Corse. Etude biogéographique. *Bull. Soc. Sci. Hist. Nat. Corse*, 473-476 : 117-130.
- DESPOTT G., 1915. The Reptiles of the Maltese Islands. *The Zoologist*, 4e ser., 19 (891) : 321-327.
- DI PALMA M.G., 1978. Notizie sulle Tartarughe marine in Sicilia (Reptilia, Testudines). *Naturalista Siciliano*, 2 (1-2) : 1-6.
- DODERLEIN P., 1881. Rivista della fauna sicula dei vertebrati. *Nuove effemeridi Siciliane*, Palermo : 1-92.
- DOUMERGUE, F., 1901. Essai sur la faune herpétologique de l'Oranie ... *Bull. Soc. Géogr. Archéol. Oran.*, 19-21 : 404 p + 27 pl.
- DUGUY, R., 1983. La Tortue Luth sur les côtes de France. *Ann. Soc. Sci. nat. Charente maritime*, suppl. mars 1983 : 7-38.
- DUMONT M., 1973. Le point sur les Tortues marines. *Bêtes et Nature*, 108 : 34-36.
- DUMONT M., 1974. Les Chéloniens de France. *Le courrier de la nature*, 33 : 224-227.
- DURON-DUFRENNE M., 1986. Fréquentation de la Tortue Luth *Dermochelys coriacea* L. en Méditerranée occidentale de juin 1985 à juillet 1986. *Mésogée*, 46(1) : 63-65.
- ENGELMAN W.E., J. FRITZSCHE, R. GUNTHER & F.J. OBST, 1986. Lurche und Kriechtiere Europas. München, Deutscher Taschenbuch Verlag, Stuttgart : Ferdinand Enke Verlag : 420 p.
- EUZET L., C. COMBES & A. TRIQUELL, 1972. Sur deux Trématodes de *Caretta caretta* (L.) des côtes méditerranéennes françaises. *Vie Milieu*, 23 (1A) : 157-166.
- FERNANDEZ P.G. & S.C. MORENO, 1984. Embarrancamiento masivo de ejemplares de Tortuga Laud (*Dermochelys coriacea* L.) en las costas de Ceuta (España, Norte de Africa). *Donana, Acta Vertebrata*, 11 (2) : 312-320.

- FOURNET J., 1853. Recherches sur la distribution et sur les modifications des caractères de quelques animaux aquatiques du Bassin du Rhône. *Ann. Soc. Agric. Lyon*, 2 (5) : 1-120.
- FRAZIER J., D. MARGARITOU LIS, K. MULDOON, C.W. POTTER, J. ROSEWATER, C. RUCKDESCHEL & S. SALAS, 1985. Epizoan communities on marine Turtles. I. Bivalve and gastropod Mollusks. P.S.Z.N.I. *Mar. Ecol.*, 6(2) : 127-140.
- FRETEY J., 1975. Guide des Reptiles et Batraciens de France. Paris, Hatier : 239 p.
- FRETEY J., 1978. Accompagnement à terre de Tortues Luth *Dermochelys coriacea* (Linné) par des Rémoras. *Rev. fr. Aquariol.*, 2 : 49-54.
- FRETEY J., 1986a. Les Reptiles de France métropolitaine et des îles satellites. Tortues et Lézards. Paris, Hatier : 128 p.
- FRETEY J., 1986b. Méditerranée. Tortues marines, ignorance et surconsommation. *Greenpeace* (France) : 26 : 4.
- FRETEY J. & J. LESCURE, 1981. Présence et protection des Tortues marines en France métropolitaine et d'outre-mer. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 19 : 7-14.
- GELDIAY R., 1981. On the status of Sea Turtle populations (*Caretta caretta* L. and *Chelonia mydas* L.) in the Northern Mediterranean Sea, Turkey. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 27 (5) : 233-234.
- GELDIAY R., T. KORAY & S. BALIK, 1982. Status of Sea Turtle populations (*Caretta c. caretta* and *Chelonia m. mydas*) in the Northern Mediterranean Sea, Turkey. In Bjørndal K. (Ed). *The Biology and Conservation of Sea Turtles*, Smithsonian Instit. Press, Washington D.C. : 425-434.
- GENE J., 1839. Synopsis Reptilium Indigenorum Sardiniae. *Mem. r. Accad. sci. Fis. mat.*, Torino 2(1), (1838) : 257-286.
- GROOMBRIDGE B., 1982. The IUCN Amphibia - Reptilia Red Data Book. I. Testudines Crocodylia Rhynchocephalia. IUCN & Gresham Ed. Gland, XLIII + 426 p.
- GRUVEL A., 1926. L'industrie des pêches sur les côtes tunisiennes. *Bull. Station Oceanogr. Salammbô*, 4 : 135 p.
- GRUVEL A., 1931. Les Etats de Syrie, richesses marines et fluviales, exploitation actuelle, avenir. Société d'Édition Géographique, Maritime et Coloniale, Paris : 453 p.
- HONNEGER R.E., 1978. Amphibiens et Reptiles menacés en Europe. Strasbourg, Conseil de l'Europe. Collection Sauvegarde de la Nature, 15 : 127 p.
- HONNEGER R.E., 1982. Schildkröten-verhrt und begehrt. *Natur und Museum*, 112 (9) : 294.
- HOOFIEN J.H., 1972. A taxonomic list of the reptiles of Israel and its administrated areas according to the status on may 31st, 1972. Department of Zoology, Tel Aviv University : 4 p.
- KNOEPFFLER L.P., 1961. Contribution à l'étude des Amphibiens et des Reptiles de Provence. I. Généralités. *Vie Milieu*, 12 (1) : 67-76
- KNOEPFFLER L.P., 1962. Une curieuse anomalie de la carapace chez *Caretta caretta caretta* (L. 1758). *Vie Milieu*, 13 (2) : 327-331.
- LANTERI A., 1982. Note sur un important rassemblement de *Caretta caretta* (Reptilia, Testudines) au large de la côte oranaise. *Bull. Soc. Herp. Fr.*, 23 : 63-65.
- LORTET L.C., 1883. Etudes zoologiques sur la faune du lac de Tibériade suivie d'un aperçu sur la faune des lacs d'Antioche et de Homs. I Poissons et Reptiles du lac Tibériade et de quelques autres parties de la Syrie. *Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, 3 : 100-194.
- LOVERIDGE A. & E.E. Williams 1957. Revision of the African Tortoises and Turtles of the suborder Cryptodira. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 115 (6) : 163-557.
- MAIGRET J., 1986. Statut actuel des Tortues de mer en Méditerranée. Rapport CIESM, 30(2) : 243.
- MARCELIN P., 1926. (sans titre, compte-rendu de la séance de zoologie du 7 novembre 1924). *Bull. Soc. Etu. Sci. Nat. Nîmes*, 44 (1924-1926) : 151-152.
- MARGARITOU LIS D., 1980. Nesting of the Sea Turtles *Caretta caretta* on Zakynthos island. *Nature Bulletin. Hellenic Society for the protection of Nature*, 22 : 41-43.
- MARGARITOU LIS D., 1982. Observations on Loggerhead Sea Turtles *Caretta caretta* activity during three nesting seasons (1977-79) in Zakynthos, Greece. *Biological Conservation*, 24 : 193-204.
- MARGARITOU LIS D., 1983. The inter-nesting interval of Zakynthos Loggerheads. In *Adaptation to terrestrial Environments* (Eds., N.S. Margaris, M. Arianoutsou-Faraggitaki, R.J. Reiter), Plenum press, N.Y. : 135-144.
- MARGARITOU LIS D., 1986. Captures and strandings of the Leatherback Sea Turtle, *Dermochelys coriacea*, in Greece (1982-1984). *J. herpet.*, 20 (3) : 471-474.
- MARGARITOU LIS D., T. ARAPIS, E. KORNA RAKI & C. MYTILINEOU, 1986. Three specimens of the Green Sea Turtle *Chelonia mydas* (L.) recorded in Greece. *Biol. Gallo-hellenica*, 12 : 237-243.
- MARINOU P., 1984. Synopsis of information on Sea Turtles in the Eastern Mediterranean area. *Biologia Gallo-hellenica*, 11 (1) : 19-25.
- MARX H., 1968. Checklist of the Reptiles and Amphibians of Egypt. United States Naval Medical Research Unit n° 3, Cairo : 91 p + 37 fig.
- MASSA B. Appunti sulla biogeografia delle isole Egadi. *L'Universo*, 54 : 789-804. non vu.
- MATZ G. & D. WEBER, 1983. Guide des Amphibiens et Reptiles d'Europe. Delachaux et Niestlé : 292 p.
- MAYET, V., 1903. Catalogue raisonné des Reptiles et Batraciens de la Tunisie. Exp. Scient. Tunisie, Paris : 32p.
- MAYOL J., 1985. Reptils i Amfibis de les Balears. Palma de Mallorca, Ed. Moll : 236 p.
- MERTENS R., 1957. Die Amphibien und Reptilien Korsicas. *Senck. Biol., Frankf. a. M.*, 38 : 175-192.
- MERTENS R., 1959. Zur Kenntniss der Lacerten auf der Insel Rhodos. *Senck. biol., Frankf. a. M.*, 40 (1-2) : 15-24.
- MERTENS R. & H. WERMUTH, 1960. Die Amphibien und Reptilien Europas. Frankfurt, Kramer : i-xi + 1-264.
- MINGAUD G., 1894. Capture d'une Chélonée Caouane. *Bull. Soc. Etu. Sci. Nat. Nîmes*, 22 : 74.
- MOREAU E., 1881. Histoire naturelle des Poissons de la France. Tome 2, Paris, Masson : 1-571 non vu.
- MOURGUE M., 1909. Capture de *Chelone imbricata* femelle, en rade de Marseille. *Feuil. Jeun. Nat.*, 4 (39) 463 : 144.
- MROSOVSKY N & P.C.H. PRITCHARD, 1971. Body temperature of *Dermochelys coriacea* and other Sea Turtles. *Copeia*, 4 : 624-631.
- OLIVER G., 1986. Captures et observations de Tortues Luth, *Dermochelys coriacea* (Linnaeus, 1766), sur les côtes françaises de Méditerranée. *Vie Milieu*, 36 (2) : 145-149.

- OLIVIER E., 1894. Herpétologie algérienne ou catalogue raisonné des Reptiles et Batraciens observés jusqu'à ce jour en Algérie. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, 7 : 98-131.
- ONDRIAS J.C., 1968. Liste des Amphibiens et Reptiles de Grèce. *Biol. Gallo-hellenica*, 1(2) : 111-135.
- PASCUAL X., 1985. Contribucion al estudio de las tortugas marinas en las costas Espanolas. I : distribucion. *Miscellanià Zoológica*, 9 : 287-294.
- PASTEUR G. & J. BONS, 1960. Catalogue des Reptiles actuels du Maroc. Révisions de formes d'Afrique, d'Europe et d'Asie. *Trav. Inst. sci. Chérifien*, sér. Zool., Rabat, 21 : 135 p.
- REY J.C., J.A. CAMINAS, E. ALOT & A. RAMOS, 1986. Captures de requins associées à la pêche espagnole de palangre en Méditerranée occidentale, 1984, 1985. I Aspects halieuthiques. *Rapport CIESM*, 30 (2) : 240.
- RIEDL R., 1963. Fauna und Flora der Adria. Paul Parey, Hamburg. non vu.
- ROSS J.P., 1982. Historical decline of Loggerhead, Ridley, and Leatherback Sea Turtles. In Bjorndal, K. (Ed). *The Biology and Conservation of Sea Turtles*, Smithsonian Inst. Press, Washington D.C. : 189-195.
- SELLA Y., 1980. Too late for Sea Turtles ? *Israel-Land and Nature*, 5 (4) : 150-153.
- SELLA I., 1982. Sea Turtles in the Eastern Mediterranean and the Northern Red Sea. In Bjorndal, K. (Ed). *The Biology and Conservation of Sea Turtles*. Smithsonian Institut. Press, Washington D.C. : 417-423.
- STERNBERG J., 1981. The worldwide distribution of Sea Turtle nesting beaches. Center for environmental Education, Washington D.C. non vu.
- THIBAUT J.C., M. DELAUGERRE & J.F. NOBLET., 1984. Livre rouge des Vertébrés menacés de la Corse (espèces non-exclusivement marines). Parc Naturel Régional de Corse, Ajaccio : 117 p.
- TORTONESE E. & B. LANZA, 1968. Piccola Fauna Italiana. Pesci, Anfibi e Rettili. A. Martello Ed., Milano : 188 p.
- VANDONI C., 1914. I Rettili d'Italia. Con appendice pei collezionisti di Rettili ed Anfibi. Hoepli, Milano : 274 p.
- WERMUTH H. & R. MERTENS, 1961. Schildkröten, Krokodile und Brückenechsen Jena (VEB G. Fischer verlag) : XXVI + 422 p.
- Reçu le 14 avril 1986; received April 14, 1986
 Accepté le 11 septembre 1986; accepted September 11, 1986

DONNEES NOUVELLES SUR LES CRUSTACES PERACARIDES AQUATIQUES SOUTERRAINS DU LIBAN (1)

New data on peracarid crustaceans from subterranean waters of Lebanon

N.J. ALOUF

Université Libanaise, Faculté des Sciences, Section I, Hadath - Beyrouth (Liban)

CRUSTACES
AMPHIPODES
ISOPODES
EAUX SOUTERRAINES

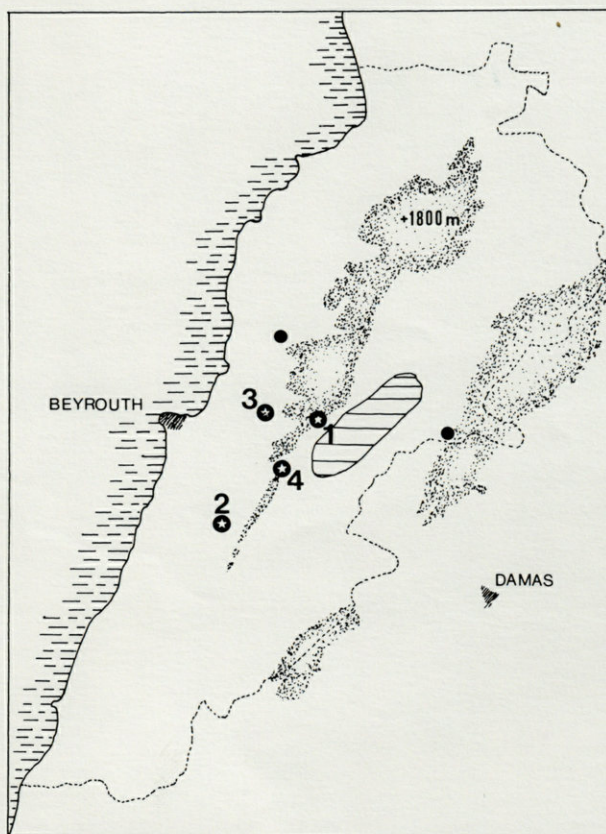
CRUSTACEA
AMPHIPODA
ISOPODA
SUBTERRANEAN WATERS

RÉSUMÉ - L'auteur signale l'extension de l'aire de répartition de l'Amphipode *Niphargus nadarini* aux massifs du Liban et de l'anti-Liban, et confirme que cette espèce est un stygobionte interstitiel karstique. L'Isopode *Proasellus bardaunii* vit dans les eaux libres du karst d'altitude.

ABSTRACT - An extension of the distributional area of the amphipod *Niphargus nadarini* in the mounts of Lebanon and anti-Lebanon is reported; this species is a genuine karstic-interstitial stygobiont. The isopod *Proasellus bardaunii* lives free in the waters of the karst mountains.

L'Amphipode *Niphargus nadarini* Alouf, 1972 est une espèce libanaise vivant dans les eaux interstitielles des karsts et des alluvions quaternaires. Elle n'était connue jusqu'à présent que dans la plaine de Biqa' (Alouf, 1972). De nouvelles prospections nous ont permis de la découvrir dans d'autres régions; en effet, deux nouveaux individus ont été récoltés; le premier, au printemps 1981, a été capturé avec un filet Surber dans la rivière Yahfufah qui coule sur le versant occidental de l'Anti-Liban; le second individu, long de 10 mm, a été recueilli au printemps de 1985 dans un suintement de surface sous un pont à Yahshoush, dans une région qui fait partie du bassin versant du Nahr Ibrahim (fig. 1).

Fig. 1. — Nouvelles stations de Péracarides souterrains au Liban. Zones pointillées : régions à plus de 1800 m d'altitude; zone hachurée : aire de répartition antérieurement connue pour *Niphargus nadarini*; disques noirs : stations nouvelles de *N. nadarini*; étoiles : stations de *Proasellus bardaunii* : 1, station type; 2, massif du Barouk in Dia et Henry (1984); 3, Nabh aar'aar; 4, Wadi Dalam. *New stations of subterranean Peracarids of Lebanon. Dotted areas : regions above 1800 m; hatched area : distributional area formerly known for Niphargus nadarini; black dots : new stations for N. nadarini; stars : Proasellus bardaunii : 1, type station; 2, Barouk mountains in Dia and Henry (1984); 3, Nabh aar'aar; 4, Wadi Dalam.*



Ces nouvelles récoltes confirment le fait que *N. nadarini* vit dans les interstices karstiques, le lit de ces deux rivières étant creusé dans le karst. Le domaine géographique de cette espèce couvre donc les massifs du Liban et de l'Anti-Liban, les limites d'extension méridionale et septentrionale restant encore à définir.

L'Isopode *Proasellus bardaunii* Alouf, Henry et Magniez, 1981 est aussi une espèce des réseaux karstiques. Elle occupe un biotope différent de celui de *N. Nadarini*, celui des eaux libres du karst. Dia et Henry (1984) signalent sa présence dans des sources d'altitude élevée, dans le massif du Barouk, au sud de la station-type. Les différences morphologiques au niveau du pléopode II témoignent de la variabilité de l'espèce. Un Aselle appartenant à l'espèce *P. bardaunii* a été récolté le 27/4/78 dans une source située à 930 m d'altitude, à l'est de la station-type, le Nabh Aar'aar, sur le versant ouest du Mont-Liban. Un autre individu a été récolté le 3/3/79 dans une source située vers 1150 m d'altitude, dans la vallée de Wadi Dalam, à mi-chemin de la station-type et des stations citées par Dia et Henry.

Le fait que tous ces Crustacés aient été récoltés au printemps indique que le milieu souterrain est bien leur biotope naturel; la montée des eaux au sein du karst lors de la fonte des neiges permet leur capture « à l'extérieur », par suite de leur entraînement par les émergences alors en crue.

Projet de Recherche n° 51008 du CNRS au Liban.

TRAVAUX CITES

ALOUF N.J., 1972. Description d'un nouvel Amphipode Gammaride des eaux souterraines du Liban, *Niphargus nadarini* n. sp. *Ann. Spéol.*, 27 : 547-558.
 ALOUF N.J., 1982. Répartition des Gammaridés d'eau douce du Liban. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 29 : 247-253.
 ALOUF N.J., J.P. HENRY et G. MAGNIEZ, 1981. Faune souterraine rejetée par une exurgence temporaire du Liban : *Proasellus bardaunii* n. sp. *Vie Milieu*, 31 : 93-99.
 DIA A. et J.P. HENRY, 1984. Nouvelles données sur les Asellides du Liban (Crustacea, Isopoda). *Ann. Limnol.*, 20 : 193-198.

Reçu le 28 octobre 1985; received October 28, 1985
 Accepté le 9 janvier 1986; accepted January 9, 1986

ABSTRACT - An extension of the distribution area of the amphipod *Niphargus nadarini* in the mountains of Lebanon and anti-Liban is reported; this species is a genuine karstic-interstitial isopod. The isopod *Proasellus bardaunii* lives in the waters of the karst mountains.

CRUSTACEA
 AMPHIPODA
 ISOPODA
 SUBTERRANEAN WATERS

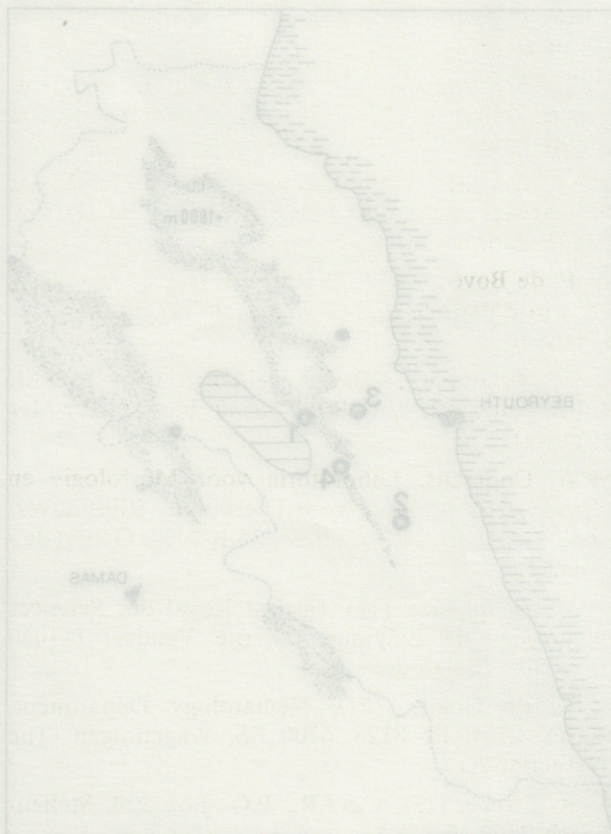


Fig. 1. — Nouvelles stations de Pétracariés souterrains au Liban. Zones pointillées : régions à plus de 1800 m d'altitude; zone hachurée : aire de répartition antérieure; zone noire : aire connue pour *Niphargus nadarini*; disques noirs : stations nouvelles de *N. nadarini*; étoiles : stations de *Proasellus bardaunii*. 1, station type; 2, massif du Barouk; 3, Nabh Aar'aar; 4, Wadi Dalam.

L'Amphipode libanais vivant dans les eaux interstitielles des karsts et des alluvions quaternaires. Elle n'était connue jusqu'à présent que dans la plaine de Bida' (Alouf, 1972). De nouvelles prospections nous ont permis de la découvrir dans d'autres régions; en effet, deux nouveaux individus ont été récoltés; le premier, au printemps 1981, a été capturé avec un filet surber dans la rivière Yabulab qui coule sur le versant occidental de l'Anti-Liban; le second individu, long de 10 mm, a été recueilli au printemps de 1982 dans un suintement de surface sous un pont à Yashoush, dans une région qui fait partie du bassin versant du Nahr Ibrahim (fig. 1).

SIXIEME SYMPOSIUM INTERNATIONAL
SUR LES NEMATODES AQUATIQUES
6th I.S.A.N., Banyuls-sur-Mer, 5-9 juillet 1987
6th International Symposium on Aquatic Nematodes

F. de BOVÉE

Laboratoire Arago, U.A. CNRS 117
Université P. & M. Curie F - 66650 Banyuls-sur-Mer

Le sixième symposium international sur les Nématodes aquatiques s'est déroulé au Laboratoire Arago (Université P. et M. Curie, Paris VI) à Banyuls-sur-Mer. Il s'inscrit dans le cadre général des recherches entreprises par le groupe d'écologie benthique au sein de l'U.A. 117 avec le C.N.R.S.

L'importance quantitative du groupe est bien établie. Ainsi, il est possible de trouver des Nématodes dans la quasi totalité des substrats benthiques. Cette très vaste distribution est certainement à relier non seulement à des diversités spécifiques élevées, mais aussi à des possibilités variées d'utilisation des capacités trophiques du milieu, à des stratégies de la reproduction ou des adaptations physiologiques variées selon les espèces.

Ces problèmes divers sont à l'origine d'une spécialisation de plus en plus forte des différents chercheurs. Le but des symposium sur les Nématodes aquatiques est de tenter de fournir, tous les 2 ans, une vision générale de l'ensemble des recherches entreprises sur le groupe. Les précédents symposium se sont déroulés à Gent (1977), Bremerhaven (1979), Plymouth (1981), Roscoff (1983), Vienne (1985). Le septième symposium organisé par C. Heip aura lieu aux Pays-Bas en 1990.

Le sixième symposium a réuni au Laboratoire Arago 33 scientifiques de 11 nationalités. 22 communications ont été présentées sous forme d'exposé oral, de poster ou de document vidéo.

LISTE DES PARTICIPANTS

Le chiffre entre parenthèses permet d'identifier la personne sur la photo.

Ph. Albert, Laboratoire Arago, Univ. P. & M. Curie Paris VI, C.N.R.S., 66650 Banyuls-sur-Mer (France)

N. Bailly, (18), Laboratoire Arago, Univ. P. & M. Curie Paris VI, C.N.R.S., 66650 Banyuls-sur-Mer (France)

B. Bett, (15), Heriot Watt University Department of Brewing and Biological Sciences, Chambers Street, Edinburg EH1 1HX, Scotland (England)

J.Y. Bodiou, Laboratoire Arago, Univ. P. & M. Curie Paris VI, C.N.R.S., 66650 Banyuls-sur-Mer (France)

M. Bouvy, Laboratoire Arago, Univ. P. & M. Curie Paris VI, C.N.R.S., 66650 Banyuls-sur-Mer (France)

T.A.M. Bongers, (3), Nematology Department, Agric. Univ. Pb 8123, 6700 ES, Wageningen (The Netherlands)

G. Boucher, (6), Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins, M.N.H.N., 65, rue de Buffon, 75231 Paris Cédex 05 (France)

F. de Bovée, (10), Laboratoire Arago, Univ. P. & M. Curie Paris VI, C.N.R.S., 66650 Banyuls-sur-Mer (France)

J.C. Colomines, Laboratoire Arago, Univ. P. & M. Curie Paris VI, C.N.R.S., 66650 Banyuls-sur-Mer (France)

A. Coomans, Laboratoria voor Morfologie en Systematiek, Museum voor Dierkunde, Rijksuniversiteit-Gent, Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent (Belgium)

W. Decraemer, (12), Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, 29 rue Vautier, B-1040 Bruxelles (Belgique)

R. de Goede, (21), Nematology Department, Agric. Univ. Pb 8123, 6700 ES, Wageningen (The Netherlands)

R. Fricke, (13), C.S.I.R., P.O. Box 320, Stellenbosch 7600 (R.S.A.)



Planche I. — Les participants.

Cune Paris VI, C.N.R.S., 66650 Banyuls-sur-Mer
R. F. (13), C.S.I.R., P.O. Box 350, Stellen-
bosch (S.A.)
(France)

S.A. Gerlach, (23), Institut für Meereskunde an der Universität Kiel, Dusternbrooker Weg 20, D-2300 Kiel 1 (F.R.G.)

N. Goubault, (11), Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins, M.N.H.N., 65 rue de Buffon, 75231 Paris Cédex 05 (France)

L. Guidi, (28), Laboratoire Arago, Univ. P. & M. Curie Paris VI, C.N.R.S., 66650 Banyuls-sur-Mer (France)

G. Haspelslagh, (9), Laboratoria voor Morfologie en Systematiek, Museum voor Dierkunde, Rijksuniversiteit-Gent, Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent (Belgium)

C. Heip, (14), Delta Institute for Hydrobiological Research, Vierstraat 28, NL-4401 EA, Yerseke (The Netherlands)

L.J. Jacobs, (2), Laboratoria voor Morfologie en Systematiek, Museum voor Dierkunde, Rijksuniversiteit-Gent, Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent (Belgium)

S. Lorenzen, (7), Christian Albrechts Universität zu Kiel, Zoologisches Institut, Olshausenstrasse 40, Biologiezentrum, D-2300 Kiel 1 (F.R.G.)

D. Masalles, (27), C./Sor Eloisa 31, Ap. 110, 21400 Ayamonte, Huelva (España)

W.L. Nicholas, (1), The Australian National University, Department of Zoology, GPO Box 4, Canberra, ACT 2601 (Australia)

R. Novak, (24), Institut für zoologie der Universität Wien, Dept. Marine Biology, Althanstr. 14, A-1090 Vienna (Austria)

C. Palacin-Cabanas, (8), Instituto Ciencias del Mar (C.S.I.C.), Paseo nacional S/n, 08003 Barcelona (España)

C.T. Pastor de Ward, (26), 28 de Julio, 9120 Puerto Madryn, Chubut (Argentina)

H.M. Platt, (25), British Museum (Natural History), London SW7 5BD (England)

K. Prejs, (20), Department of Hydrobiology, Zoological Institute, University of Warsaw, 00-046 Warsaw, Nowy Swiat 67 (Poland)

F. Riemann, (4), Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Columbus Center, D-2850 Bremerhaven (F.R.G.)

R. Romeyn, (16), D.G.W. Biological Centre, KB 205, Kerklaan 30, 9750AA Haren (The Netherlands)

N. Smoll, (5), Laboratoria voor Morfologie en Systematiek, Museum voor Dierkunde, Rijksuniversiteit-Gent, Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent (Belgium)

K. Soetaert, (22), Laboratoria voor Morfologie en Systematiek, Museum voor Dierkunde, Rijksuniversiteit-Gent, Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent (Belgium)

A. Vanreusel, (9), Laboratoria voor Morfologie en Systematiek, Museum voor Dierkunde, Rijksuniversiteit-Gent, Ledeganckstraat 35, B-9000 Gent (Belgium)

R.M. Warwick, (17), Institute for Marine Environmental Research, Prospect Place, The Hoe, Plymouth, Devon, PL1 3DH (England)

COMMUNICATIONS

BAILLY N. & F. DE BOVEE. On the utilisation of pelagic fecal pellets by marine nematodes.

BETT B. Sewage sludge dumping and marine nematodes. BOUCHER G. & J. VIDAKOVIC. Meio and macrofauna in oyster beds sediments.

DE BOVEE F. Dynamic of a sublittoral community. A synthetic approach.

DE BOVEE F. Quantitative and size structures of deep-sea nematodes.

CHEN G. Study of the meiobenthos in the southern Bight of the North Sea and its use in Ecological Monitoring.

COOMANS A. The demanian system : a multi purpose organ ?

DECRAEMER W. & N. GOURBAULT. *Bathypsilonema* and *Leptepsilonema* from the Lesser Antilles.

FRICKE A. Meiofauna in coarse estuarine sediment exposed to short term-salinity changes.

GERLACH S.A. Productivity of marine nematodes (commentary to a 1971 publication 16 years later).

GOURBAULT N. Comparative structure of the reproductive system of marine nematodes of the family Sphaerolaimidae.

HEIP C. Nematodes and ecological monitoring : results from the Geep-workshop (Oslo, 1986).

JACOBS L.J. A system for the Monhysteridae.

NEHRING S., S. LORENZEN & P. JENSEN. *Ptycholaimellus ponticus* : tube construction and its consequence for the water-sediment interface.

NICOLAS W.L. The ecology of Nematodes in Mangrove Mud-flats.

NOVAK R. The role of nematodes in a mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) ecosystem- an exercise in estimating.

PLATT H. The dirty sea.

PLATT H. Scientific visit to the Soviet nematologists 1986.

RIEMANN F. Why are many aquatic nematodes microoxyphylic ?

SOETAERT K. Some preliminary results from a survey of deep-sea nematodes.

VINCX M. Phylogenetic analysis of the Desmodoridae s.l.

WARWICK R.M. Nematode response to pollution in mesocosm studies.

REMERCIEMENTS. - Nous remercions le Laboratoire Arago pour son aide à la réalisation de ce symposium, les présidents des séances pour l'organisation des débats et l'ensemble des participants pour la qualité des travaux présentés et l'animation des discussions.

VIE ET MILIEU : Volume 37

TABLE DES MATIERES - TABLE OF CONTENTS

N.J. ALOUF. Données nouvelles sur des Crustacés Péracarides aquatiques souterrains du Liban <i>New data on peracarid crustaceans from subterranean waters of Lebanon</i>	265
A. ALSINA, cf. J. BOSCH	237
F. ATHIAS-BINCHE. Modalités de la cicatrisation des écosystèmes méditerranéens après incendie : cas de certains Arthropodes du sol. 3. Les Acariens Uropodides <i>Regeneration pattern of Mediterranean ecosystems after fire : the case of some soil arthropods. 3. Uropodid mites</i>	39
S. von BOLETZKY. On egg and capsule dimensions in <i>Loligo forbesi</i> (Mollusca : Cephalopoda) : a note	187
J. BONNIN, C. RODRIGUEZ BABIO et F. RUBIO. Contribution à la connaissance de <i>Kelliella miliaris</i> (Philippi, 1844, Mollusc, Bivalve, Eulamellibranch) from the European coast <i>Contribution to the knowledge of Kelliella miliaris (Philippi, 1844, Mollusc, Bivalve, Eulamellibranch) from the European coast</i>	181
J. BOSCH, A. ALSINA, X. CERDA et J. RETANA. Incidence du cycle biologique et de la disponibilité des ressources alimentaires sur le régime trophique d'une Fourmi <i>Incidence of life cycle and food availability on the diet of an Ant</i>	237
M. BOUVY, cf. C. THIRIOT-QUIEVREUX	175
A. BOUZIDI, cf. J. GIUDICELLI	201
F. de BOVEE. Saisie semi automatisée de paramètres biométriques <i>Automated processing of biometrical data</i>	21
F. de BOVEE. Sixième symposium international sur les Nématodes aquatiques. 6th I.S.A.N., Banyuls-sur-Mer, 5-9 juillet 1987 <i>6th international symposium on Aquatic Nematodes</i>	267
H.J. BROMLEY, cf. G. DEGANI	99
E. CARAGITSOU, cf. C. PAPACONSTANTINOU	77
X. CERDA, cf. J. BOSCH	237
M. CLERGUE-GAZEAU. L'Urodèle <i>Euproctus asper</i> (Dugès) dans les Pyrénées-Orientales : répartition géographique et cycle sexuel à basse altitude <i>The newt Euproctus asper (Duges) in the eastern Pyrenees : geographical distribution and sexual cycle at low altitude</i>	133
D. DEBOUZIE, cf. J. MATHIEU	193
G. DEGANI, H.J. BROMLEY, R. ORTAL, Y. NETZER and N. HARARI. Diets of Rainbow Trout (<i>Salmo gairdneri</i>) in a thermally constant stream	99
M. DELAUGERRE. Statut des Tortues marines de la Corse (et de la Méditerranée) <i>Status of marine turtles in the Mediterranean (with particular reference to Corsica)</i>	243
M. DESPREZ, cf. J.G. WILSON	1
J.P. DUCROTOY, cf. J.G. WILSON	1
F. DUPONT et C. GABRION. 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>	123
B. ELKAIM, cf. J.G. WILSON	1
C. GABRION, cf. F. DUPONT	123

G. GEESEY, cf. E. JACQ.....	59
N. GIANI, cf. E. MARTINEZ-ANSEMIL	53
J.M. GILI, J.D. ROS and F. PAGES. Types of bottoms and benthic Cnidaria from the trawling grounds (Littoral and Bathyal) off Catalonia (N.E. Spain)	85
J. GIUDICELLI et A. BOUZIDI. Les Blepharicérides (Diptera) du Maroc. Taxonomie et écologie <i>The Net-Winged Midges of Morocco (Diptera : Blepharicidae). Taxonomy and ecology</i>	201
N. HARARI, cf. G. DEGANI	99
E. JACQ, G.GEESEY, D. PRIEUR. 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 vente (White-Point, Southern California, U.S.A.)</i>	59
E. JACQ, cf. D. PRIEUR	149
E. JARAMILLO. Sandy Beach Macroinfauna from the Chilean Coast : zonation patterns and biogeography	165
C. JEANTHON, cf. D. PRIEUR.....	149
M.M. KANDEEL, cf. M.A.H. SAAD.....	229
J. KOUWENGERG, S. TAN, B. SNOEK and S. PINKSTER. 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>	105
D. MARTIN, cf. J. MATHIEU	193
E. MARTINEZ-ANSEMIL et N. GIANI. Une nouvelle espèce marine de Tubificidae (Oligochaeta) d'Espagne : <i>Tubificoides galiciensis</i> n. sp. <i>A new marine species of Tubificidae (Oligochaeta) from Spain : Tubificoides galiciensis n.sp.</i>	53
J. MATHIEU, D. DEBOUZIE et D. MARTIN. Influence des conditions hydrologiques sur la dynamique d'une population phréatique de <i>Niphargus rhenorhodanensis</i> (Amphipode souterrain) <i>Influence of hydrological conditions on the dynamics of a subterranean population of Niphargus rhenorhodanensis</i>	193
Y. NETZER, cf. G. DEGANI	99
R. ORTAL, cf. G. DEGANI	99
F. PAGES, cf. J.M. GILI	85
I. PALOMERA, cf. A. SABATES	207
C. PAPACONSTANTINO et E. CARAGITSOU. Caractérisation des peuplements macrozoobenthiques de l'estuaire de la Loire <i>Characterization of the Loire estuary macrozoobenthic assemblages</i>	77
A. PAVESE. 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>	139
S. PINKSTER, cf. J. KOUWENBERG	105
D. PONT, cf. A. THIERY	115
D. PRIEUR, cf. E. JACQ	59
D. PRIEUR, C. JEANTHON et E. JACQ. Les communautés bactériennes des sources hydrothermales profondes du Pacifique Oriental <i>Bacterial communities of east Pacific deep sea hydrothermal vents</i>	149
J.A. RAGA. Redescription de <i>Crassicauda grampicola</i> Johnston et Mawson, 1941 (Nematoda : spirurida), parasite de <i>Grampus griseus</i> (Cuvier, 1812) (Cetacea : Delphinidae) <i>Redescription of Crassicauda grampicola Johnston and Mawson, 1941 (Nematoda : Spirurida) a parasite of Grampus griseus (Cuvier, 1812) (Cetacea : Delphinidae)</i>	215
J. RETANA, cf. J. BOSCH.....	237
J.P. RIEB. L'estivo-hibernation et le contrôle de la dynamique du cycle évolutif dans le genre <i>Culicoides</i> (Diptères, Cératopogonidés) <i>Aestivo-hibernation and control of life cycle dynamics in the genus Culicoides (Diptera, Ceratopogonidae)</i>	23

B. ROBINEAU. Caractérisation des peuplements macrozoobenthiques de l'estuaire de la Loire <i>Characterization of the Loire estuary macrozoobenthic assemblages</i>	67
C. RODRIGUEZ BABIO, cf. J. BONNIN	181
J.D. ROS, cf. J.M. GILI	85
F. RUBIO, cf. J. BONNIN.....	181
M.A.H. SAAD and MM. KANDEEL. Oceanographic investigations on the Red Sea waters in front of Al-Ghardaqa. I. Hydrography	229
A. SABATES et I. PALOMERA. Répartition des larves du Rouget de vase (<i>Mullus barbatus</i> L., 1758) le long de la côte catalane. Méditerranée occidentale <i>Larval distribution of a goatfish (Mullus barbatus L., 1758) off Catalan coast (Western Mediterranean)</i>	207
B. SNOEK, cf. J. KOUWENBERG	105
J. SOYER, cf. C. THIRIOT-QUIEVREUX	175
G. TABERLY. Compléments sur le cycle de vie de <i>Thypochthonius tectorum</i> (Berlese)(Acarien, Oribate). Influence de la température <i>Additional investigations on the life cycle of Thypochthonius tectorum (Berlese)(Acari, Oribatei). Temperature influence</i>	221
S. TAN, cf. J. KOUWENBERG	105
J.D. TAYLOR. Feeding ecology of some common intertidal Neogastropods at Djerba, Tunisia	13
A. THIERY et D. PONT. <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>	115
C. THIRIOT-QUIEVREUX, J. SOYER et M. BOUVY. Etude des chromosomes du Bivalve Protobranch <i>Malletia sabrina</i> Hedley, 1916 <i>Study of the chromosomes in the bivalve Protobranch Malletia sabrina Hedley, 1916</i>	175
J.G. WILSON, J.P. DUCROTOY, M. DESPREZ et B. ELKAIM. Application d'indices de qualité écologique des estuaires en Manche centrale et orientale. Comparaison de la Seine et de la Somme. <i>Application of two estuary quality indices to the central and western channel : status of the Somme and Seine estuaries (France)</i>	1

Les référés suivants ont examiné les manuscrits publiés dans le tome 37. La rédaction leur exprime sa reconnaissance pour leurs analyses critiques.

The following persons have reviewed manuscripts published in volume 37. Their constructive comments have been valuable for the authors and are greatly appreciated by the editorial board.

M. Alcher, Paris; J.D. Allan, College Park; G. Bachelet, Arcachon; R. Brinkhurst, Sidney; L.D. Brongersma, Leiden; D. Cherix, Lausanne; J.W. Deming, Shady Side; D. Desbruyères, Brest; R. Duguay, La Rochelle; G.W. Esch, Winston-Salem; C. Erseus, Göteborg; R.N. Gibson, Oban Argyll; M. Glemarec, Brest; J. Giudicelli, Marseille; M. Henry, Dijon; J. Jourdane, Perpignan; A.J. Kohn, Washington; P. Lubet, Caen; M. Luxton, Liverpool; C. Maillard, Brest; J.P. Mocquard, Poitiers; N. Nixon, New-Barnet; T.H. Pearson, Oban Argyll; M. Le Pennec, Brest; A. Petter, Paris; J.P. Quignard, Montpellier; P. Rancurel, Marseille; N.H. Ringler, Syracuse; R. Rouch, Moulis; H. Salemaa, Helsinki; J. Sardou, Villefranche-sur-Mer; R. Seed, Bangor; J. Travé, Banyuls-sur-Mer; P. Trehen, Paimpont.

Directeur gérant de la publication : J. SOYER

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

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

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

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

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.

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 (3/4)

SOMMAIRE - SUMMARY

Les communautés bactériennes des sources hydrothermales profondes du Pacifique Oriental <i>Bacterial communities of east Pacific deep sea hydrothermal vents</i>	D. PRIEUR, C. JEANTHON, E. JACQ	149
Sandy Beach Macroinfauna from the Chilean Coast : zonation patterns and biogeography	E. JARAMILLO	165
Etude des chromosomes du Bivalve Protobranch <i>Malletia sabrina</i> Hedley, 1916 <i>Study of the chromosomes in the bivalve Protobranch Malletia sabrina Hedley, 1916</i>	C. THIRIOT-QUIÉVREUX, J. SOYER et M. BOUVY	175
Contribution à la connaissance de <i>Kelliella miliaris</i> (Philippi, 1844) Mollusque, Bivalve, Eulamelli- branche des côtes d'Europe <i>Contribution to the knowledge of Kelliella miliaris (Philippi, 1844, Mollusc, Bivalve, Eula- mellibranch from the European coast</i>	J. BONNIN, C. RODRIGUEZ BABIO et F. RUBIO	181
On egg and capsule dimensions in <i>Loligo forbesi</i> (Mollusca : Cephalopoda) : a note	S. von BOLETZKY	187
Influence des conditions hydrologiques sur la dynamique d'une population phréatique de <i>Niphargus rhenorhodanensis</i> (Amphipode souterrain) <i>Influence of hydrological conditions on the dynamics of a subterranean population of Niphargus rhenorhodanensis</i>	J. MATHIEU, D. DEBOUZIE et D. MARTIN	193
Les Blepharicérides (Diptera) du Maroc. Taxonomie et écologie <i>The Net-Winged Midges of Morocco (Diptera : Blepharicidae). Taxonomy and ecology</i>	J. GIUDICELLI et A. BOUZIDI	201
Répartition des larves du Rouget de vase (<i>Mullus barbatus</i> L., 1758) le long de la côte catalane. Méditerranée occidentale <i>Larval distribution of a goatfish (Mullus barbatus L., 1758) off Catalan coast (Western Mediterranean)</i>	A. SABATES et I. PALOMERA	207
Redescription de <i>Crassicauda grampicola</i> Johnston et Mawson, 1941 (Nematoda : spirurida), parasite de <i>Grampus griseus</i> (Cuvier, 1812) (Cetacea : Delphinidae) <i>Redescription of Crassicauda grampicola Johnston and Mawson, 1941 (Nematoda : Spirurida) a parasite of Grampus griseus (Cuvier, 1812) (Cetacea : Delphinidae)</i>	J.A. RAGA	215
Compléments sur le cycle de vie de <i>Trhypochthonius tectorum</i> (Berlese)(Acarien, Oribate). Influence de la température <i>Additional investigations on the life cycle of Trhypochthonius tectorum (Berlese)(Acari, Oribatei). Temperature influence</i>	G. TABERLY	221
Oceanographic investigations on the Red Sea waters in front of Al-Ghardaqa. I Hydrography	M.A.H. SAAD and M.M. KANDEEL	229
Incidence du cycle biologique et de la disponibilité des ressources alimentaires sur le régime trophique d'une Fourmi <i>Incidence of life cycle and food availability on the diet of an Ant</i>	J. BOSCH, A. ALSINA, X. CERDA et J. RETANA	237
Statut des Tortues marines de la Corse (et de la Méditerranée) <i>Status of marine turtles in the Mediterranean (with particular reference to Corsica)</i>	M. DELAUGERRE	243
Données nouvelles sur les Crustacés Péracarides aquatiques souterrains du Liban <i>New data on peracarid crustaceans from subterranean waters of Lebanon</i>	N.J. ALOUF	265
Sixième symposium international sur les Nématodes aquatiques . 6th I.S.A.N., Banyuls-sur-Mer, 5 - 9 juillet 1987 <i>6th International Symposium on Aquatic Nematodes</i>	F. de BOVÉE	267