

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 39 n° 3/4 - Sept.-Déc. 1989

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 A. GUILLE, 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. A. GUILLE, 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 (Brest), 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), 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 1989

	FRANCE	AUTRES PAYS
Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i>	560 F	720 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*

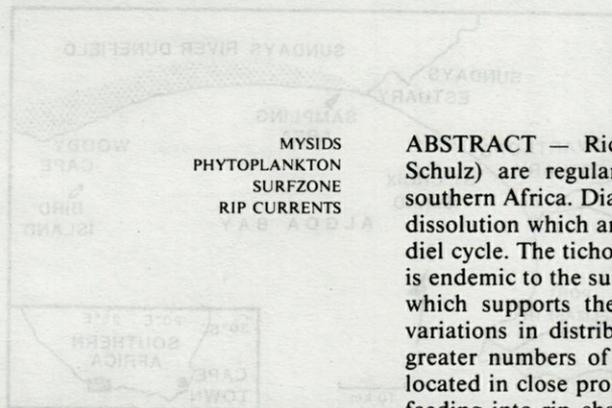
Numéros séparés de l'année, volumes antérieurs, suppléments et faunes des Pyrénées-Orientales, collections complètes, disponibles / *Back Issues and volumes, supplements and Faunas of Pyrénées-Orientales, complete collections, available* :

VIE ET MILIEU — Laboratoire Arago — F. 66650 BANYULS-SUR-MER

THE SPATIAL AND TEMPORAL DISTRIBUTION OF MYSID SHRIMPS AND PHYTOPLANKTON ACCUMULATIONS IN A HIGH ENERGY SURFZONE

T.H. Wooldridge

Dept of Zoology and Institute for Coastal Research,
University of Port Elizabeth, P.O. Box 1600,
Port Elizabeth, 6000, South Africa



ABSTRACT — Rich concentrations of the diatom, *Anaulus australis* (Drebes and Schulz) are regularly recorded in high-energy surfzones along the south coast, southern Africa. Diatom accumulations exhibit well defined patterns of formation and dissolution which are closely linked to the morphodynamic state of the beach and the diel cycle. The tichoplanktonic mysid shrimp, *Gastrosaccus psammodytes* O. Tattersall, is endemic to the surfzone and feeds extensively on this diatom. Evidence is presented which supports the hypothesis that the mysid responds to spatial and temporal variations in distribution of the primary food source. During the day, significantly greater numbers of mysids are regularly associated with diatom patches which are located in close proximity to rip systems adjacent to the beach. While lateral currents feeding into rip channels are probably the main forcing function in dictating mysid distribution patterns, relatively low energy surf conditions would permit mysids, particularly adults, to respond to a concentration gradient and exploit the rich food supply. At night, *A. australis* becomes endopsammic and is not available to mysids foraging in the water column. Previous studies have shown that at this time, the brooding component of the population remains inshore becoming more carnivorous in their feeding behaviour. Other classes (non-brooding component) disperse more widely, ranging beyond the breaker line where then exploit an alternate food supply available to them.

RÉSUMÉ — De fortes concentrations de la Diatomée *Anaulus australis* (Drebes et Schulz) sont régulièrement observées sur la côte sud de l'Afrique du Sud, dans les zones à très fort hydrodynamisme. Les accumulations de Diatomées présentent des motifs bien distincts de formation et de dissolution qui sont en relation étroite avec l'état morphodynamique de la plage et le cycle journalier. Le Mysidacé tichoplanktonique *Gastrosaccus psammodytes* O. Tattersall, est endémique de la zone où les vagues déferlent et se nourrit massivement de cette Diatomée. Le Mysidacé réagit aux variations spatio-temporelles de la répartition de sa source nutritive essentielle. Pendant le jour, des nombres nettement supérieurs de Mysidacés sont régulièrement associés aux concentrations de Diatomées qui sont localisées près des systèmes de rides proches du rivage. Alors que des courants latéraux entrant dans les canaux de rides sont probablement en grande partie responsables des aires de répartition des Mysidacés, des vagues de faible impact permettraient aux Mysidacés, en particulier aux adultes, de réagir à un gradient de concentration et d'exploiter la riche ressource alimentaire. Pendant la nuit, *A. australis* devient endopsammique et n'est plus alors disponible pour les Mysidacés cherchant leur nourriture en eau libre. Les travaux antérieurs ont montré que la composante reproductrice de la population reste près du rivage la nuit et montre un mode d'alimentation plus carnivore. D'autres classes d'âge (composante non-reproductive) s'écartent du rivage en exploitant une autre source alimentaire.

MYSIDACEA
PHYTOPLANKTON
ZONE DE DEFERLEMENT
COURANTS DE RETOUR

INTRODUCTION

The tichoplanktonic mysid shrimp *Gastrosaccus psammodytes* O. Tattersall, is abundant along sandy shores in southern Africa (Wooldridge, 1983). It contributes significantly to the surfzone macrofaunal food web along the Sundays river beach (McLachlan and Bate, 1985), where it feeds extensively on the diatom *Anaulus australis* (Drebes and Schulz)(Webb *et al.*, 1988). This diatom (formerly *A. birostratus* accounts for over 95% of total annual primary production in the system and this has been estimated to be 480 g Cm⁻² yr⁻¹ or 120 kg C per running meter of surfzone per year (Campbell and Bate, 1988).

A distinctive feature of *Anaulus australis* is the regular occurrence of visible accumulations (McLachlan and Lewin, 1981) which are generally associated with rip-current activity in the surf (Talbot and Bate, 1987a). Clear patterns of diel periodicity are evident, the concentration of cells in the water column decreasing significantly after dark (Talbot and Bate, 1986, 1987a).

During the day, the concentration of cells is also greater near the water surface compared to the water column. This surface accumulation of cells is due to their positive buoyancy by cell adherence to air bubbles. A neustonic mode of life aids retention within the surfzone and is effected through onshore shear stress of wave bores which impart a net shoreward vector of surface water layers (Talbot and Bate, 1988a). Cells entrained in the water column are advected seawards through rip systems, the seaward shift of entrained cells extending to the limit of rip-head activity. When rips discharge into relatively calm water, *A. australis* cells sink due to a reduction in air bubble formation as waves cease to overtop.

Anaulus australis also exhibits a well defined pattern of temporal variability. In the late afternoon cells become psammophilic, adhering to sediment particles as a consequence of anatomical changes at the surface of the cell's frustule (Talbot and Bate, 1988a). As a result, cells disappear from the water column and are not available to foraging mysids.

Both *Anaulus australis* and *Gastrosaccus psammodytes* are primarily associated with the breaker zone, becoming quantitatively unimportant further offshore (McLachlan and Bate, 1985; Talbot and Bate 1988b; Wooldridge, 1983). This degree of endemism and the distinctive pattern in the distribution of *Anaulus australis* led to the hypothesis that *G. psammodytes* may itself respond to temporal and spatial variations in the distribution of the primary food source (Wooldridge, 1983). This possibility prompted the following questions: 1) does *G. psammodytes* occur in greater numbers in association with the phytoplankton accumulations than in areas of relatively low diatom concentrations?, and 2) if so, is this association a response to physical and/or biological influences?

STUDY SITE

Surveys were carried out 2 km from the mouth of the Sundays estuary in the eastern sector of Algoa Bay (Fig. 1). The beach is uninterrupted for 42 km and although occasionally dissipative, its modal morphodynamic state is classified as Intermediate (Short and Wright, 1983). In this state the beach is characterized by active rip systems separated by welded bars occurring at a frequency of two per running kilometre of beach (Talbot and Bate, 1987b). Surfzone width is generally 300 m and median sand particle size ca 260 μ m (McLachlan and Hanekom, 1979). Wave height at the breakpoint ranges from 1 to 6 m (McLachlan and Bate, 1985). Intertidal width is 50 - 60 m (McLachlan, 1980b). Tides are semidiurnal subequal with a maximum spring range of 2.1 m (McLachlan and Bate, 1985).

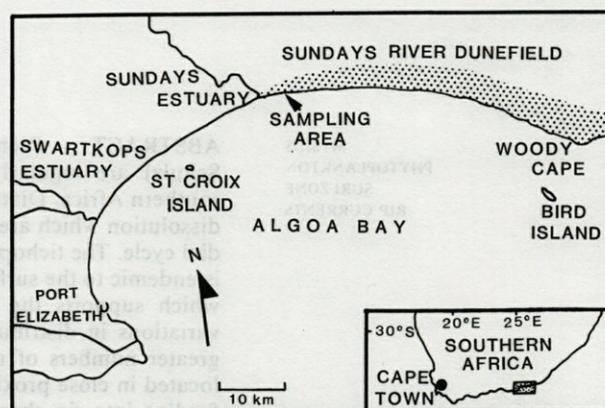


Fig. 1. — Map illustrating the locality of the Sundays river beach in Algoa Bay, South Africa.

METHODS

Microtopography of the study area was surveyed on each of nine visits spanning a period of 18 m (Table 1). These visits cover a range of morphodynamic states. On each occasion, up to ten transect lines were established at 25 m intervals perpendicular to the shoreline. Transects were marked by a series of poles beginning at spring high water and extending into the surf to a depth of ca 1.5 m. Surveys were done using a dumpy level and stadia rod. Isobaths were drawn by eye.

Mysids were sampled using a sled 50 cm wide towed for a distance of 20 m along each transect line. Sampling commenced about 1 h before low water of spring tide (10h 00) on each occasion, beginning at Station 1. A sampling session was completed in about 3 h. Tows were undertaken by a single operator wading in the surf. The bottom leading edge of the sled was inverted and serrated, removing the top cm of substrate when towed. Sand and organisms present were swept towards the back

Table I. — Summary of results for the longshore distribution of adult and immature *Gastrosaccus psammodytes* (O.S. Tattersall) along the Sundays river beach. Statistical treatment of the nine sampling exercises described in the text. Sampling around low spring tide (10 h 00).

Description and Sampling date	Remarks
Active rip and <i>Anaulus birostratus</i> accumulation visible (Fig. 2). 24 May 1986	Adults significantly more abundant in association with the phytoplankton accumulation. No significant difference between other locations. Immatures significantly more abundant in the patch and along the edge of the eastern rip.
Active rip and <i>Anaulus birostratus</i> accumulation visible (Fig. 3). 19 April 1985	Adults and immatures significantly more abundant in association with phytoplankton patch and along edge of rip than on beach terrace.
Active rip and <i>Anaulus birostratus</i> accumulation visible. 20 March 1985	Remarks as for Fig. 2, described above.
Active rip and <i>Anaulus birostratus</i> accumulation visible. 8 April 1986	Adults and immatures homogeneously distributed along the beach, except for the former which were significantly less abundant along the rip edge.
Active rip and <i>Anaulus birostratus</i> accumulation visible. 9 April 1986	Adults and immatures significantly more abundant in association with the patch than at other localities
Active rip, but no phytoplankton visible. 2 March 1985	Adults homogeneously distributed, immatures significantly more abundant along edge of the rip.
Active rip, but no phytoplankton visible. 25 May 1986	Adults and immatures homogeneously distributed along the beach.
No rips or phytoplankton accumulations present. 6 August 1986	Adults and immatures homogeneously distributed along the beach.
No rips or phytoplankton accumulations present. 21 August 1986	Adults and immatures homogeneously distributed along the beach.

of the sled, the sand filtering through an inclined stainless-steel mesh floor (1 mm aperture). Mysids were retained in a plankton net attached behind the sled.

Replicate samples were taken at all stations, the sled held at arms-length and to the side of the worker so that the advancing sled sampled untrampled substrate during the course of a tow. Maximum depth to which the sampler could be handled was about 1.5 m. In the laboratory entire samples were enumerated. Mysids were separated into adult and immature classes, based on the form of the female brood pouch or male third pleopod.

Longshore distribution of mysids was statistically tested using one-way Analysis of Variance (ANOVA). Data from individual transect lines were pooled into three sets, depending on locality relative to rip systems. Variance homogeneity was tested using Bartlett's test. In the absence of rips (Dissipative beach state), individual transect lines were compared. Differences between data sets were then tested using Multiple range analysis.

PHYTOPLANKTON DISTRIBUTION

The accumulation or patch formation of the diatom *Anaulus australis* in the inshore surfzone is the result of hydrodynamic interactions between the shoreward advection of water through wave activity and return currents via rip systems. Along the Sundays river beach such rip activity occurs at relatively short intervals along the shore, forming a permanent feature of the hydrology (Talbot and Bate, 1987b). As a consequence of these physical processes, the diatom may form distinct brown accumulations easily visible to the naked eye. During a series of aerial surveys along the Sundays river beach, Talbot and Bate (1987a) encountered 176 visible patches, 94% of which were in close proximity (10 to 20 m) to rips. The position of diatom accumulations represent hydrodynamically calmer areas between offshore-flowing rip currents and return flow patterns. These rip systems may be localized, discharging into the longshore trough (Talbot and Bate, 1987b), while others may operate on a larger scale across the outer boundary into the nearshore.

In an intensive investigation of the dynamics of *Anaulus australis* along the Sundays river beach, Campbell (1988) recorded average chlorophyll *a* concentrations of 14 - 15 mg m⁻³ in areas outside the phytoplankton patches. Patches first become visible at 40 - 100 mg chlorophyll m⁻³. Concentration is maximal in surface foam (adherence to air bubbles), but regular redispersion into the water column occurs as a result of wave turbulence. During her study, Campbell (1988) visually rated the intensity of patches on a scale of 1 to 10 and regressed these values against chlorophyll *a* concentration. On this scale a patch intensity of 10 related to a concentration of 15 000 mg m⁻³. The relationship was exponential and was expressed as $y = 341.1 \cdot \exp(0.348 \cdot x)$, F statistic = 0.410, d.f. = 31 and $p = 0.75$ for surface foam. Using this rating system, recorded patch intensity during the present study gave an average chlorophyll *a* concentration of 1000 - 2000 mg m⁻³ in phytoplankton patches adjacent to rip systems.

RESULTS AND DISCUSSION

During the day, visible phytoplankton accumulations were present in the surfzone on five of the nine visits and all were closely associated with active rips during the duration of sampling (ca 3 h.). On the first occasion (Fig. 2, Table I), a mean of 76 (95% confidence level ± 12 , $n = 4$) adult mysids per 10 m² was present in association with the *A. australis* patch. This was significantly higher than mean abundance on the adjacent beach terrace where no phytoplankton was visible (21 ± 7 , $n = 12$).

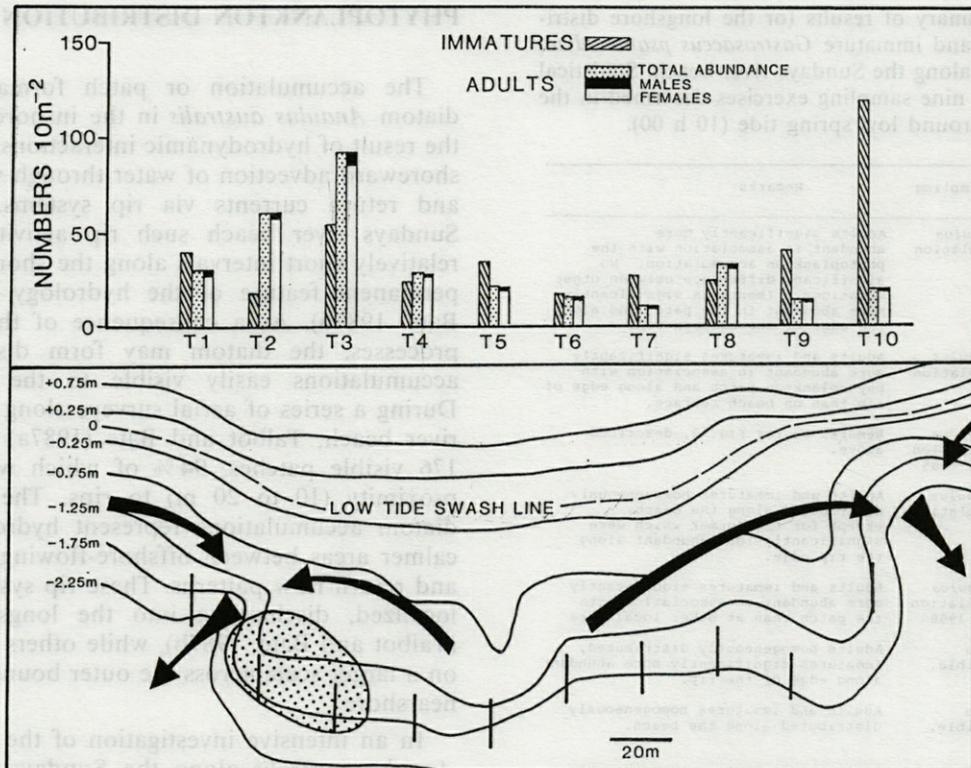


Fig. 2. — Longshore distribution (numbers 10 m^{-2}) of adult (stipled) and immature (hatched) *Gastrosaccus psammodytes* along 10 transect lines on the Sundays river beach. Abundance of males (shaded) and females (non-shaded) as components of the adult population also illustrated. Position of the sampling lines relative to the beach isobaths (50 cm intervals) illustrated in lower section. Arrows indicate direction of feeder and main rip currents determined by drogue deployment and by the release of coloured dye. Stippled area illustrates the position of the phytoplankton accumulation during the sampling exercise.

Corresponding numbers of immature mysids averaged 36 and 26 respectively with no significant difference between locations. At the eastern end of the terrace, an active rip was also evident, but no *A. australis* accumulation was present. Along this rip edge, abundance of immature mysids averaged $118 (\pm 20, n = 2)$. This was significantly higher than their abundance on the adjacent terrace. Adults averaged $20 (\pm 12, n = 2)$ along this transect line (T10) and this was significantly lower than their abundance in the phytoplankton patch near the western rip. Along T 10, adult numbers did not differ significantly from that recorded on the beach terrace.

During a further exercise (Fig. 3, Table I), adult numbers were significantly higher in the patch area ($80 \pm 16, n = 2$) than on the beach terrace ($44 \pm 10, n = 4$). No phytoplankton was visible on the opposite side of the rip and here mean adult abundance was lower relative to the patch area, but the difference was not significant at the 95% level ($51 \pm 16, n = 2$). The distribution of immature mysids followed the pattern described in Fig. 2, with

significantly greater numbers present in the patch ($51 \pm 25, n = 2$) than on the beach platform where no phytoplankton was visible ($18 \pm 17, n = 4$). Again numbers were higher on the edge of the rip ($96 \pm 25, n = 2$) than in the phytoplankton patch, but the difference was not statistically significant.

Results for the remaining exercises are not illustrated, but are fully discussed with a summary presented in Table I. On the third occasion when phytoplankton was visible in the surf, adult patterns of distribution mirrored that illustrated in Fig. 2. Significantly greater numbers were recorded in association with the patch ($174 \pm 41, n = 2$) than along the rip-edge ($28 \pm 32, n = 3$), or on the beach terrace ($20 \pm 40, n = 2$); effectively the latter two groups of samples had few or no mysids present. Immature mysids occurred in significantly greater numbers in association with the patch ($31 \pm 14, n = 2$) and along the rip edge ($29 \pm 14, n = 2$) than on beach terrace ($8 \pm 10, n = 3$).

Adult mysids were homogeneously distributed along the beach on a single occasion when *Anaulus australis* patches were visible ($59 \pm 20, n = 5$ and

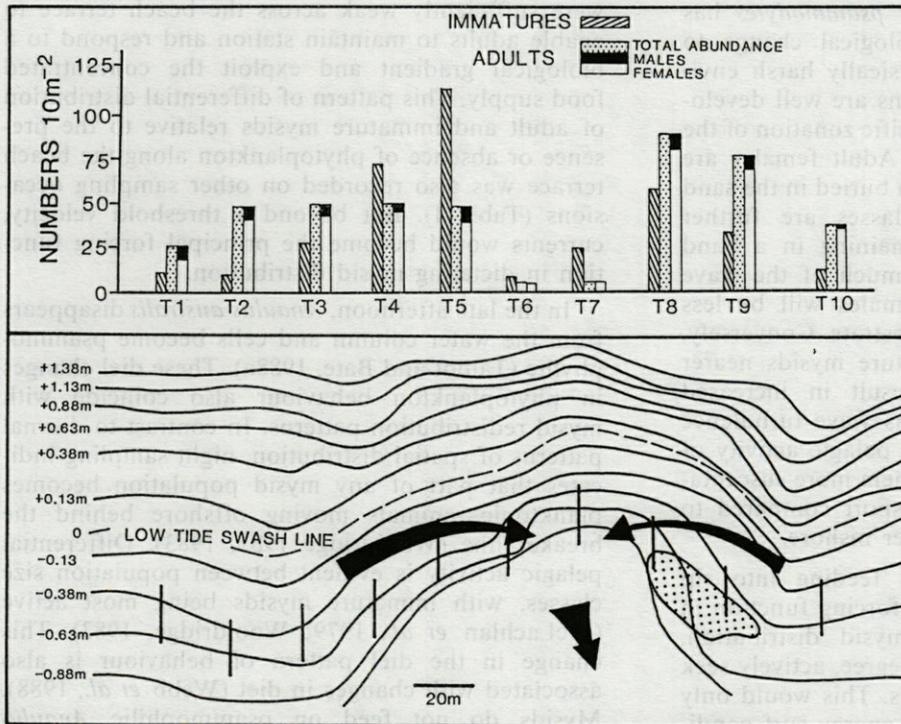


Fig. 3. — Longshore distribution (numbers 10^{-2}) of adult and immature *Gastrosaccus psammodytes* along 10 transect lines on a second occasion along the Sundays river beach. Isobaths at 25 cm intervals. A single rip present in the sampling area. Remaining details as for figure 2.

50 ± 13 , $n = 11$ for the patch and beach terrace respectively). Abundance was significantly less along the edge of the rip (2 ± 33 , $n = 2$). Immature mysids were similarly distributed, with no significant difference between locations (163 ± 107 , $n = 5$ in the locality of the patch and 234 ± 73 , $n = 11$ on the beach terrace). Numbers were less along the edge of the rip for both adults and immatures, but mean densities did not differ significantly from other areas sampled.

On the following day, the same locality was sampled for *Gastrosaccus psammodytes*. The phytoplankton patch was relatively small and only visible at a single transect site. Here, adult abundance was significantly greater (92 ± 17 , $n = 2$) than at the other seven transects where abundance was statistically homogeneous with the mean not exceeding 33 at any site. Immature *G. psammodytes* followed the same pattern, with significantly greater numbers associated with the *Anaulus* patch (116 ± 24 , $n = 2$). Mean abundance at the other localities did not exceed 56.

No phytoplankton was visible in the surfzone on a further two occasions. Neither visit reflected any significant difference in longshore distribution of adult mysids, but immatures on one occasion were significantly more abundant on the edge of the rip (181 ± 32 , $n = 2$) than on the beach terrace (41 ± 30 , $n = 2$). On the second visit, longshore abundance of immature mysids was not statistically different.

The remaining two sampling sessions were undertaken shortly after storm waves resulted in a dissipative surfzone state. The visits were separated by two weeks during which time no rips were present. On both occasions the longshore distribution of adult and immature mysids was statistically homogeneous.

The occurrence of increased mysid abundance in association with phytoplankton accumulations may be due to longshore transport of animals by water currents as they flow into rip channels, or mysids may actively seek out increased concentrations of the food source. Both would result in greater numbers of mysids adjacent to active rips. However, the degree to which each influences redistribution probably fluctuates, the latter becoming more important when current velocity is relatively low. Current velocity may vary on a spatial and temporal scale; increasing towards rip channels, as well as responding to short-term oscillations between waves. Maximum velocity, however, is associated with rip channels where they may average up to 1 m sec^{-1} , but velocities exceeding 2 m sec^{-1} have been recorded (Talbot and Bate, 1987c).

The potential redistribution of mysids by currents will be determined by a number of factors, including water velocity, the spatial distribution of the population, the degree of pelagic activity displayed by different size-classes as well as swimming ability of individuals. Smaller mysids would be more vulnerable to translocation compared to their adult counterparts since their swimming ability would be less effective in holding station against relatively strong

currents. Although *Gastrosaccus psammodytes* has not undergone specific morphological change to facilitate survival in such a physically harsh environment, behavioural adaptations are well developed. These are linked to intraspecific zonation of the population (Wooldridge, 1983). Adult females are closest inshore where they remain buried in the sand below the swashline. Other classes are further distant from the beach. By remaining in a band higher up on the shore where much of the wave energy has dissipated, adult females will be less frequently disturbed from the substrate. Conversely, the greater proportion of immature mysids nearer the wave breakpoint would result in increased disturbance from the substrate as wave turbulence reworks the sediment. Increased pelagic activity of immature mysids would render them more susceptible to relocation by water transport compared to their brooding counterparts closer inshore.

Although longshore currents feeding into rip channels are probably the main forcing function in observed spatial patterns of mysid distribution, larger individuals may to some degree, actively seek out phytoplankton accumulations. This would only be possible under relatively low energy surf conditions. Once present in a foodpatch, greater swimming ability would aid them in maintaining station during forays to the surface to exploit a rich food supply. Prevailing water velocities would be a critical factor and would imply that larger individuals are less transient than immature mysids.

Phytoplankton accumulations and adult mysid females generally occur in overlapping depth bands along the beach. Reproductive activity is a continuous process in *Gastrosaccus psammodytes*, with individual females producing multiple broods of up to 80 young per brood (Wooldridge, 1983). These are released at intervals of 10 days under summer conditions, the interval between brood release and extrusion of a further batch of eggs being about 24 h. Reproductive demands are therefore high, and it would be advantageous for adult females to conserve energy by maintaining a proportionally greater benthic existence as well as exploiting a concentrated food source. In this respect, brooding females were always well represented in samples collected in the vicinity of the *Anaulus australis* accumulations (Fig. 2 and 3).

Two active rips were present during the exercise illustrated in Fig. 2, but only the rip system at the western end of the beach terrace has an associated phytoplankton patch. Although numbers of immature mysids were significantly higher along the margins of each rip, increased numbers of adults were only present in association with the phytoplankton patch at the western end. These data support the hypothesis that although current velocity might have been the principal forcing function in determining distribution of smaller mysids, they

were sufficiently weak across the beach terrace to enable adults to maintain station and respond to a biological gradient and exploit the concentrated food supply. This pattern of differential distribution of adult and immature mysids relative to the presence or absence of phytoplankton along the beach terrace was also recorded on other sampling occasions (Table I). But beyond a threshold velocity, currents would become the principal forcing function in dictating mysid distribution.

In the late afternoon, *Anaulus australis* disappears from the water column and cells become psammophilic (Talbot and Bate, 1988a). These diel changes in phytoplankton behaviour also coincide with mysid redistribution patterns. In contrast to diurnal patterns of spatial distribution, night sampling indicates that part of any mysid population becomes planktonic, animals moving offshore behind the breaker line (Wooldridge 1981, 1983). Differential pelagic activity is evident between population size classes, with immature mysids being most active (McLachlan *et al.*, 1979; Wooldridge, 1983). This change in the diel pattern of behaviour is also associated with changes in diet (Webb *et al.*, 1988). Mysids do not feed on psammophilic *Anaulus australis* and the absence of this diatom in the water column at night (Talbot and Bate, 1986), results in a marked change towards a carnivorous diet in that component of the population which remains in the inner surfzone at this time (Webb *et al.*, 1988). The continued presence of mysids inshore is largely due to the brooding component of the population (Wooldridge, 1983), and this general benthic existence would again conserve energy otherwise spent in pelagic activity.

Diurnal entrainment of particles in rip currents would result in offshore transport (Talbot and Bate, 1988b). Since *Anaulus australis* remains in the inner surfzone because of its association with airbubbles, cells periodically lost to the inner zone and transported behind the breaker line would begin to settle out in this calmer area due to the lack of airbubble formation. Consequently, increased concentrations of *A. australis* may accumulate near the bottom behind the breakers where they remain until stirred up and advected shorewards by an increase in wave energy (Talbot and Bate, 1988c). Accumulations of these cells behind the breakers in hypothesized for the nocturnal offshore migration of *Gastrosaccus psammodytes*. In the absence of the availability of *A. australis* in the inner surfzone at night, pelagic mysids can continue to exploit accumulations of food through migration. Conversely, mysids generally located offshore during the day, could migrate onshore and also exploit the same foodsource. This has been shown for the gregarious species, *Mesopodopsis slabberi* which occurs in high numbers (up to 15 000 m⁻³) just above the substrate and immediately behind the breaker line at this time (Webb *et al.*, 1987).

The distribution and behaviour of these two mysid species is thus closely associated with the spatial and temporal periodicities of the primary foodsource along the Sundays river beach. This association is particularly evident for the diatom *Anaulus australis* and *Gastrosaccus psammodytes*, both of which are endemic to the surfzone ecosystem.

ACKNOWLEDGEMENTS. — Financial support from the Department of Environmental Affairs is acknowledged. I am also indebted to colleagues who helped in the field, particularly T. Donn, H. McMurray and B. Talbot. T.D., B.T. and A. McLachlan reviewed earlier drafts of the manuscript and provided valuable comment.

REFERENCES

- CAMPBELL E.E., 1988. The estimation of phytomass and primary production of a surfzone. Ph.D. thesis, University of Port Elizabeth. 429 p.
- CAMPBELL E.E. and G.C. BATE, 1988. The estimation of annual primary production in a high energy surf zone. *Bot. Mar.*, 31 : 337-343.
- MCLACHLAN A., 1980. Intertidal zonation of macrofauna and stratification of meiofauna on high energy sandy beaches in the eastern Cape, South Africa. *Trans. Roy. Soc. S. Afr.*, 44 : 213-223.
- MCLACHLAN A. and G. BATE, 1985. Carbon budget for a high energy surf zone. *Vie Milieu*, 34 : 67-77.
- MCLACHLAN A. and N. HANEKOM, 1979. Aspects of the biology, ecology, and seasonal fluctuations in biochemical composition of *Donax serra* in the East Cape. *S. Afr. J. Zool.*, 14 : 183-193.
- MCLACHLAN A. and J. LEWIN, 1981. Observations on surf phytoplankton blooms along the coasts of South Africa. *Bot. Mar.*, 24 : 553-557.
- MCLACHLAN A., T. WOOLDRIDGE and G. Van der HORST, 1979. Tidal movements of the macrofauna on an exposed sandy beach in South Africa. *J. Zool. Lond.*, 187 : 433-442.
- SHORT A.D. and L.D. WRIGHT, 1983. Physical variability of sandy beaches. In : *Sandy beaches as ecosystems*. Edited by A. McLachlan & T. Erasmus. Junk, The Hague. p. 133-144.
- SLOFF D.S., A. MCLACHLAN and G.C. BATE, 1984. Spatial distribution and diel periodicity of *Anaulus birostratus* Grunow in the surf zone of a sandy beach in Algoa Bay, South Africa. *Bot. Mar.*, 27 : 461-465.
- TALBOT M.M.B. and G.C. BATE, 1986. Diel periodicities in cell characteristics of the surf zone diatom *Anaulus birostratus* : their role in the dynamics of cell patches. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 32 : 81-89.
- TALBOT M.M.B. and G.C. BATE, 1987a. The spatial dynamics of surf diatom patches in a medium energy, cusped beach. *Bot. Mar.*, 30 : 459-465.
- TALBOT M.M.B. and G.C. BATE, 1987b. Distribution patterns of rip frequency and intensity in Algoa Bay, South Africa. *Mar. Geol.*, 76 : 319-324.
- TALBOT M.M.B. and G.C. BATE, 1987c. Rip current characteristics and their role in the exchange of water and surf diatoms between the surf zone and nearshore. *Estuar. Coastal shelf Sci.*, 25 : 707-720.
- TALBOT M.M.B. and G.C. BATE, 1988a. The use of false buoyancies by the surf diatom *Anaulus birostratus* in the formation and decay of cell patches. *Estuar. Coastal shelf Sci.*, 26 : 155-167.
- TALBOT M.M.B. and G.C. BATE, 1988b. Distribution patterns of the surf diatom *Anaulus birostratus* in an exposed surf zone. *Estuar. Coastal shelf Sci.*, 26 : 137-153.
- TALBOT M.M.B. and G. BATE, 1988c. The response of surf diatom populations to environmental conditions. Changes in the extent of the planktonic fraction and surface patch activity. *Bot. Mar.*, 31 : 109-118.
- WEBB P., R. PERISSINOTTO and T.H. WOOLDRIDGE, 1987. Feeding of *Mesopodopsis slabberi* (Crustacea : Mysidacea) on naturally occurring phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 38 : 115-123.
- WEBB P., PERISSINOTTO and T.H. WOOLDRIDGE, 1988. Diet and feeding of *Gastrosaccus psammodytes* (Crustacea : Mysidacea) with special reference to the surf diatom *Anaulus birostratus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 45 : 255-261.
- WOOLDRIDGE T.H., 1981. Zonation and distribution of the beach mysid *Gastrosaccus psammodytes* (Crustacea, Mysidacea). *J. Zool. Lond.*, 193 : 183-189.
- WOOLDRIDGE T.H., 1983. Ecology of beach and surf zone mysid shrimps in the eastern Cape, South Africa. In : *Sandy beaches as ecosystems*. Eds. McLachlan A. & Erasmus, T. Junk, The Hague. p. 449-460.

Reçu le 8 mars 1989; received March 8, 1989

Accepté le 21 avril 1989; accepted April 21, 1989

OBSERVATIONS ON RECRUITMENT AND GROWTH OF *EUNICE HARASSII* AUDOUIN & MILNE EDWARDS (POLYCHAETA, EUNICIDAE) IN THE MEDITERRANEAN SEA

Adriana GIANGRANDE

Dipartimento di Biologia, Università di Lecce, Via Provinciale Lecce-Monteroni, 73100 Lecce, Italy

POLYCHAETA
EUNICIDAE
MER MEDITERRANEE
RECRUTEMENT
CROISSANCE

RÉSUMÉ — Ce travail présente des observations sur le recrutement et la croissance de l'espèce *Eunice harassii* Audouin & M. Edwards (Polychaeta, Eunicidae) commune en Méditerranée. Les échantillons sont récoltés sur une paroi rocheuse de février 1985 à octobre 1986, tous les deux mois et à un mètre de profondeur. En Méditerranée, *E. harassii* se reproduit en automne en synchronisme avec l'ensemble de la population; les jeunes peuvent être suivis facilement pendant la première année de croissance, de décembre à octobre de l'année suivante. Pour les autres classes d'individus, la méthode de lecture des stries de croissance sur les mâchoires est utilisée pour obtenir une indication de l'âge, les stries étant liées à la taille de l'animal. Sur la base de ces observations, une courbe théorique de croissance est tracée pour cette espèce. Ces données montrent que *E. harassii* est une espèce polytéléc vivante au moins 5 ans et qui se reproduit une fois par an.

POLYCHAETA
EUNICIDAE
MEDITERRANEAN SEA
RECRUITMENT
GROWTH

ABSTRACT — Observations on the recruitment and growth of *Eunice harassii* Audouin & M. Edwards (Polychaeta, Eunicidae) were made on samples collected between February 1985 and October 1986. In the Mediterranean the reproduction of this species occurs in Autumn with synchronism within the population; therefore young individuals can be easily followed during the first year of growth, from December to the following October. In addition, the method of counting the number of growth lines on the mandibles was used to determine the age of the remaining non-juvenile forms. After correlating several features, such as width of the fifth setiger, total length, wet weight, and number of growth lines on the mandibles, a theoretical growth curve was computed. *E. harassii* is a polytelic long living species, reproducing once a year and with a natural lifespan of at least 5 years.

INTRODUCTION

During a study on Polychaeta distribution along a vertical cliff, the species *Eunice harassii* Audouin & M. Edwards was found to be abundant especially at 1 m depth. Consequently, this zone was chosen to investigate certain aspects of its life history.

E. harassii is a species commonly found in the Mediterranean sea, where it inhabits hard substrata covered by photophilic algae (cantone, 1971; Abbiati *et al.*, 1987). This species is reported to spawn from May to June in the English Channel (George & Hartmann-Schroeder, 1985).

The family Eunicidae is well-known from the reproductive point of view (Schroeder & Hermans, 1975). Data based on field and laboratory observation of sexual maturation and schizogamy are available for *E. viridis* (Von Haffner, 1961; Hauen-schild *et al.*, 1968; Caspers, 1984), for *E. schemace-phala* = *E. fucata* (Clark Hess, 1940) and for *E. siciliensis* (Hofmann, 1974). Yet many phenomena, such as the spawning periodicity of *E. viridis*, are still not understood and await further observation. Studies on the embryology and the first developmental stages of *E. kobsiensis* are also available (Akesson, 1967). However no data exist on the lifespan and

population dynamics among the members of this family, whereas the closely related Onuphidae and Lumbrineridae have been amply studied (Emerson, 1975; Faucauld, 1982, 1983; Retiere, 1984; Vai Derhaug, 1985).

MATERIAL AND METHODS

Samples were collected at Capo Romito (Leghorn, Italy, Tyrrhenian sea) at the depth of 1 m, at a frequency of every two months between February 1985 and October 1986. The algal cover at the site was characterized by the presence of a dominant species Rodophyceae *Corallina elongata*, as well as by *C. granifera*, *Stypocaulon scoparium* and *Jania rubens*.

Samples were taken by scuba divers scraping off a surface of 400 cm², in accordance with the procedure outlined for qualitative and quantitative studies by Bellan Santini (1969).

Only formalin-preserved material was used. The total length, number of segments and wet weight were recorded for a subsample, while for all the individuals collected, the width of the fifth setiger was measured, using a binocular dissecting microscope fitted with a micrometer disc-piece. In addition, the method of counting the dark growth lines on the mandibles was used to determine the age of the individuals (Kirkegaard, 1970; Olive, 1977; Paxton, 1980; Duchêne, 1982; Valderhaug, 1985).

Regression analysis was done on all the parameters measured, in accordance with Curtis (1977), and Duchêne (1982). These correlations were very important, because the process of sorting and preservation of *E. harassii*, as for several other Polychaete species, can result in breakage of a high percentage of the specimens.

The theoretical growth curve of the species was computed using the formula of Von Bertalanffy: $L_t = L_{\infty} (1 - e^{-K(t-t_0)})$

RESULTS

a. Recruitment and growth during the first year

Mature females were collected in September 1986. They measured from 2 to 3 cm in length. The diameter of the eggs was about 320 μm. In October neither mature females nor juveniles were found. In December a large number of juveniles were present (90% of the total), population density of adults was about 10 individuals/400 cm², while that of juveniles was about 90 individuals/400 cm². These small worms measuring about 1 mm in length and having 6 setigers, probably correspond to two-month old individuals, as in the closely related species *E.*

kobiensis (Akesson, 1967). They had only one prostomial antenna (Fig. 1a).

It was easy to follow juvenile forms in time: in February the characteristic acicular seta appeared in the last segment and 3 prostomial antennae were present (Fig. 1b). In May the individuals still had 3

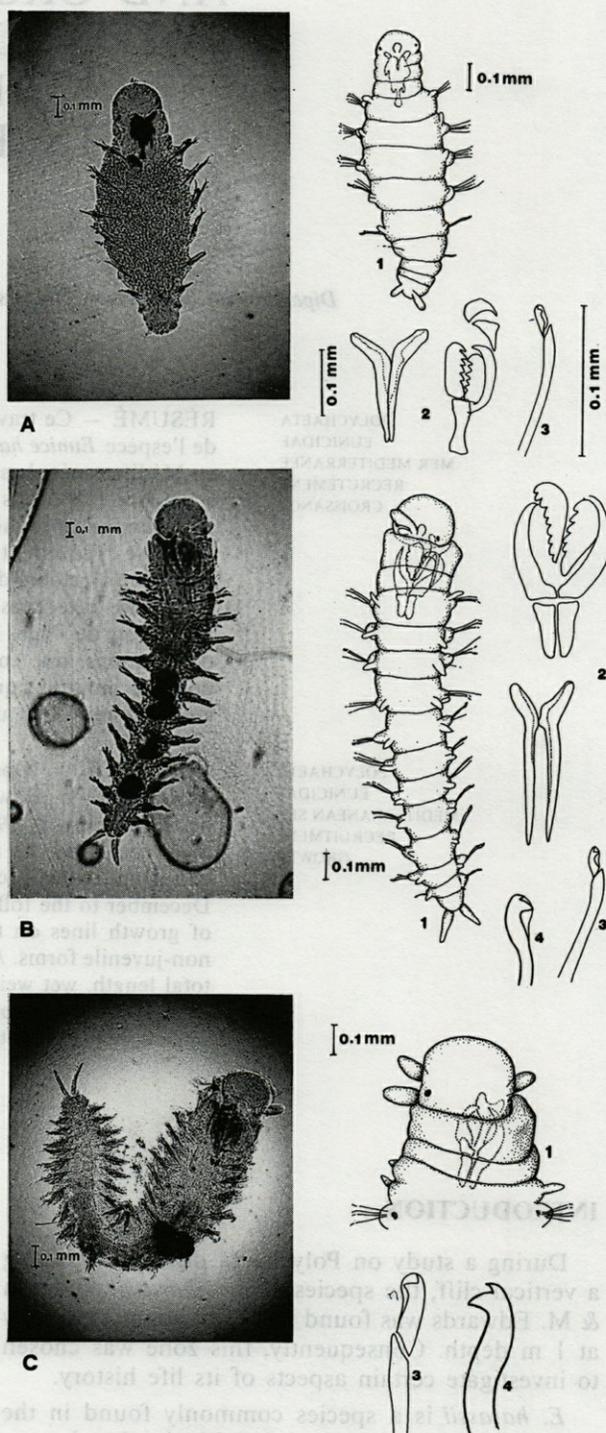


Fig. 1. — *Eunice harassii*: young specimen collected on A, December (about two months old); B, February; C, May; 1 entire worm; 2 mandibles; 3 compound seta; 4 acicular seta.

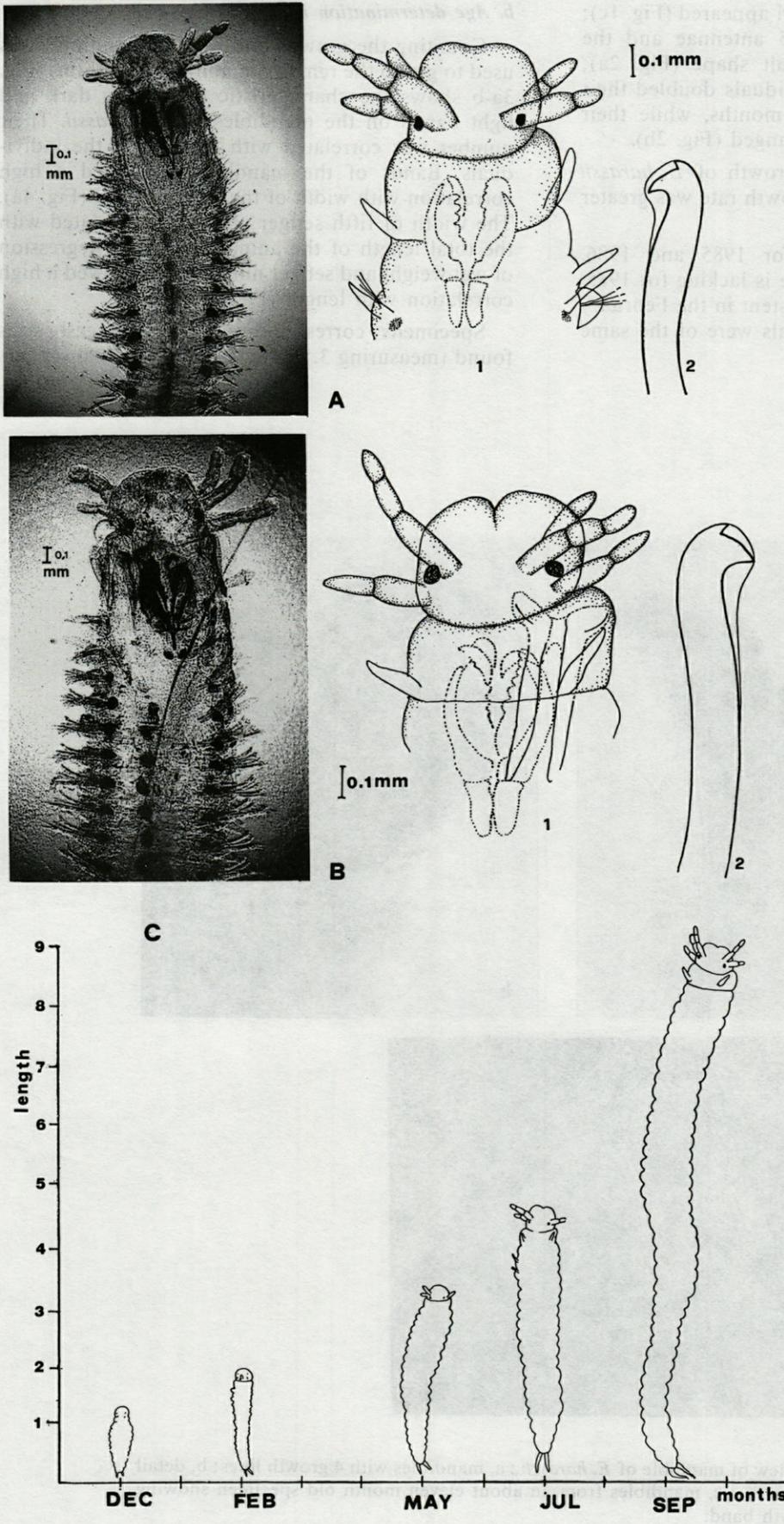


Fig. 2. — *E. harassii* : young specimen collected on A, July; B, September; 1, dorsal view of prostomium; 2, acicular seta; C, growth pattern during the first year of life.

antennae and the tentacular cirri appeared (Fig. 1c); in July, the individuals had 5 antennae and the acicular seta assumed the adult shape (Fig. 2a); finally, in September, the individuals doubled their size in the space of about 2 months, while their external aspect remained unchanged (Fig. 2b).

Figure 2c summarizes the growth of *E. harassii* during the first year of life. Growth rate was greater in the summer months.

This pattern is constant for 1985 and 1986. Although the December sample is lacking for 1985, the recruitment appeared consistent in the February sample and the small individuals were of the same size as in February 1986.

b. Age determination in Eunice harassii

Counting the growth lines on the mandibles was used to group the remaining non-juvenile forms. Fig. 3a-b shows the characteristic alternating dark and light bands on the mandibles of *E. harassii*. Their number was correlated with the size of the individuals. Bands of the mandibles presented a high correlation with width of the fifth segment (Fig. 4a). The width of fifth setiger was highly correlated with the total length of the animal (Fig. 4b). Regression of wet weight and setiger number also showed a high correlation with length (Fig. 5 a-b).

Specimens corresponding to the largest sizes found (measuring 3.5 - 4 cm, having 80 - 90 setigers

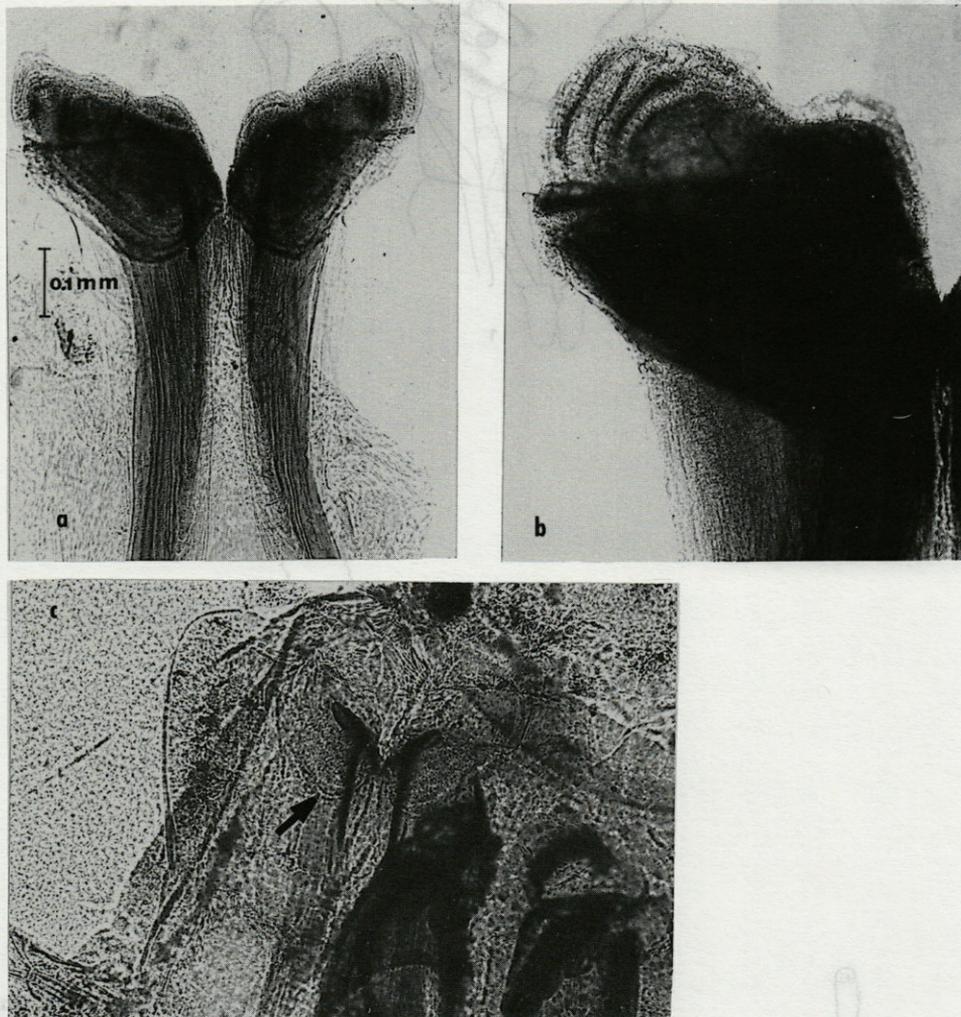


Fig. 3. — Ventral view of mandible of *E. harassii*: a, mandibles with 4 growth lines; b, detail of the same mandibles; c, mandibles from an about eleven month old specimen showing the first dark growth band.

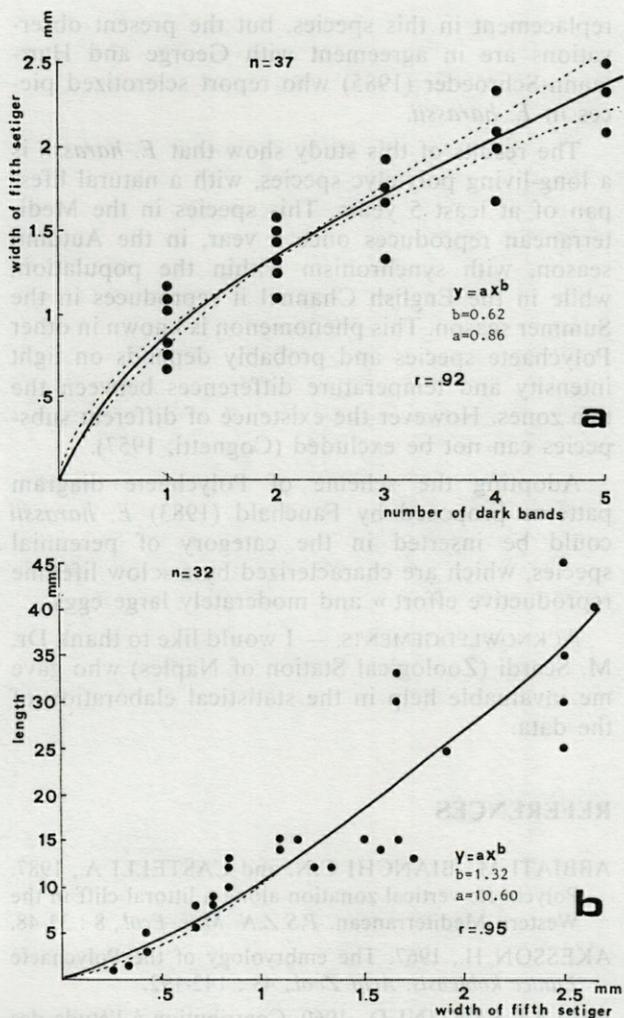


Fig. 4. — a, correlation between the number of growth lines on the mandibles and the width of 5th setiger. $0.534 < b < 0.716$; $0.80 < a < 0.926$; $F = 194.311$. Deviation from the curve not significant ($P < 0.05$); b, correlation of 5th thoracic setiger width to total length. $1.163 < b < 1.49$; $10.413 < a < 9.57$; $F = 266/255$. Deviation from the curve not significant ($P < 0.05$).

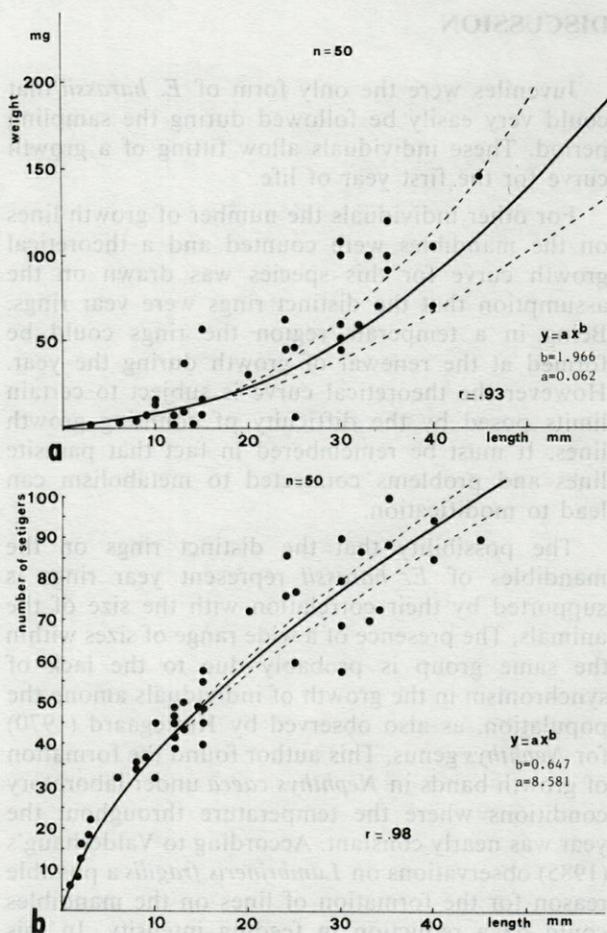


Fig. 5. — a, correlation of total length to wet weight. $1.735 < b < 2.198$; $0.034 < a < 9.112$; $F = 291.831$. Deviation from the curve not significant ($P < 0.05$); b, correlation of total length to number of setigers; $0.050 < b < 0.069$; $7.693 < a < 9.571$; $F = 934.483$. Deviation from the curve not significant ($P < 0.05$).

and weighing about 1g), had 5 bands on the mandibles, while the mature females collected, which were from 2 to 3 cm in length, had 3 - 4 bands on the mandibles. The first dark band appeared in small individuals after the month of September during the first year of growth (Fig. 3c).

If we assume that the formation of the band is annual as occurs in other Polychaete species (Kirkegaard, 1970; Olive, 1977; Paxton, 1980; Valderhaug, 1985), a theoretical growth curve for *E. harassii* could be computed (Fig. 6).

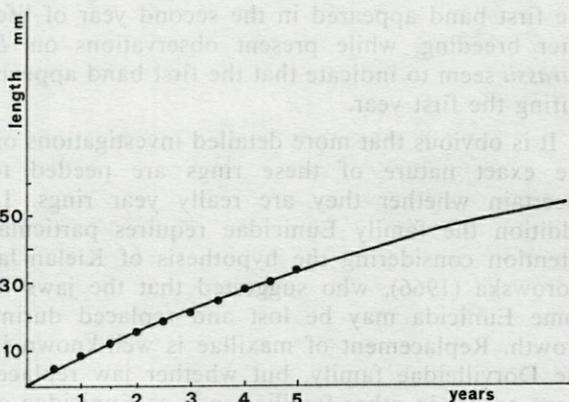


Fig. 6. — *E. harassii*: theoretical growth curve. $L = 101.921$; $K = 0.765457$; $T_0 = -0.16148$.

DISCUSSION

Juveniles were the only form of *E. harassii* that could very easily be followed during the sampling period. These individuals allow fitting of a growth curve for the first year of life.

For other individuals the number of growth lines on the mandibles were counted and a theoretical growth curve for this species was drawn on the assumption that the distinct rings were year rings. Being in a temperate region the rings could be formed at the renewal of growth during the year. However the theoretical curve is subject to certain limits posed by the difficulty of counting growth lines. It must be remembered in fact that parasite lines and problems connected to metabolism can lead to modification.

The possibility that the distinct rings on the mandibles of *E. harassii* represent year rings is supported by their correlation with the size of the animals. The presence of a wide range of sizes within the same group is probably due to the lack of synchronism in the growth of individuals among the population, as also observed by Kirkegaard (1970) for *Nephtys* genus. This author found the formation of growth bands in *Nephtys caeca* under laboratory conditions where the temperature throughout the year was nearly constant. According to Valderhaug's (1985) observations on *Lumbrineris fragilis* a possible reason for the formation of lines on the mandibles could be a reduction in feeding intensity. In this species dark bands were formed during the winter, while in *E. harassii* the dark band seems to form in late summer. The species studied by Valderhaug presents a reproductive period during the Spring-Summer month, while *E. harassii* reproduces in the Autumn-Winter season. Therefore it could be hypothesized that the formation of these bands has more than one physiological implication, being perhaps linked to the reproductive cycle and pattern of endogenous growth, as well as feeding intensity.

Furthermore, Olive (1977) found in *Nephtys* that the first band appeared in the second year of life, after breeding, while present observations on *E. harassii* seem to indicate that the first band appears during the first year.

It is obvious that more detailed investigations on the exact nature of these rings are needed to ascertain whether they are really year rings. In addition the family Eunicidae requires particular attention considering the hypothesis of Kielan-Jaworowska (1966), who suggested that the jaws of some Eunicida may be lost and replaced during growth. Replacement of maxillae is well-known in the Dorvilleidae family, but whether jaw replacement occurs in other families such as Eunicidae or not, is still to be established. Paxton (1980) suggested that the white soft ridges present in *E. harassii* in place of sclerotized mandibles, indicate a possible

replacement in this species, but the present observations are in agreement with George and Hartmann-Schroeder (1985) who report sclerotized pieces in *E. harassii*.

The results of this study show that *E. harassii* is a long-living polytelyc species, with a natural lifespan of at least 5 years. This species in the Mediterranean reproduces once a year, in the Autumn season, with synchronism within the population, while in the English Channel it reproduces in the Summer season. This phenomenon is known in other Polychaete species and probably depends on light intensity and temperature differences between the two zones. However the existence of different subspecies can not be excluded (Cognetti, 1957).

Adopting the scheme of Polychaete diagram patterns proposed by Fauchald (1983) *E. harassii* could be inserted in the category of perennial species, which are characterized by a « low lifetime reproductive effort » and moderately large eggs.

ACKNOWLEDGEMENTS. — I would like to thank Dr. M. Scardi (Zoological Station of Naples) who gave me invaluable help in the statistical elaboration of the data.

REFERENCES

- ABBIATI M., BIANCHI C.N. and CASTELLI A., 1987. Polychaete vertical zonation along a littoral cliff in the Western Mediterranean. *P.S.Z.N. Mar. Ecol.*, 8 : 33-48.
- AKESSON H., 1967. The embryology of the Polychaete *Eunice kobiensis*. *Acta Zool.*, 48 : 142-192.
- BELLAN SANTINI D., 1969. Contribution à l'étude des peuplements infralittoraux sur substrats rocheux. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 47 : 1-124.
- CANTONE G., 1971. Ricerche sui Policheti della Sicilia. *Boll. Gioenia Sci. Nat. Catania*, 4 (10) : 914-944.
- CASPERS H., 1984. Spawning periodicity and habitat of the Palolo worm *Eunice viridis* (Polychaeta, Eunicidae) in the Samoan island. *Mar. Biol.*, 79 : 229-236.
- CLARCK L.B. and HESS W.N., 1940. The swarming of the atlantic Palolo *Leodice fucata* (Ehlers). *Carnege Inst. Was. Pap. Mar. Biol.*, 33 (524) : 21-70.
- COGNETTI G., 1957. I Sillidi del Golfo di Napoli. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli.*, 30 : 1-100.
- CURTIS M.A., 1977. Life cycles and population dynamic of marine benthic Polychaetes from Disko Bay area of West Greenland. *Ophelia*, 16 : 9-58.
- DUCHENE M., 1982. Problèmes liés à la croissance chez les Annélides Polychètes. *Oceanis*, 8(7) : 493-504.
- EMERSON R.R., 1975. The biology of a population of *Diopatra ornata* at Santa Catalina Island, California. Dissertation University of Southern California, Los Angeles, 325 p.
- FAUCHALD K., 1982. Description of *Mooreonuphis jonesi* a new species of Onuphid Polychaete from shallow water in Bermuda, with comments on variability and population ecology. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 94(4) : 807-825.

- FAUCHALD K., 1983. Life diagram patterns in benthic Polychaetes. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 96(1) : 160-177.
- GEORGE J.D. and HARTMANN-SCHRODER G., 1985. Polychaetes : British Amphinomida, Sphinterida & Eunicida. Linn. Soc. London, 32 : 1-221.
- HAFFNER K. (von), 1961. Der bau und die Verwandtschaftsbeziehungen des palolowurms *Eunice viridis* (Gray). *Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol.*, 46 : 184-204.
- HAUENSCHILD C., FISHER A. and HOFMANN D.K., 1968. Untersuchungen am pazifischen Palolo wurm *W. Eunice viridis* (Polychaeta) in Samoa. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 18 : 254-259.
- HOFMANN D.K., 1974. Maturation, epitoky and regeneration in the Polychaete *Eunice siciliensis* under field and Laboratory condition. *Mar. Biol.*, 25 : 149-161.
- KIRKEGAARD J.B., 1970. Age determination of *Nephtys* (Polychaeta, Nephthyidae). *Ophelia*, 7 : 272-282.
- KIELAN-JAWOROWSKA Z., 1966. Polychaete jaw apparatus from the Ordovician and Silurian of Poland and comparison with the modern forms. *Paleontol. Pol.*, 16 : 1-52.
- OLIVE P.J.W., 1977. The life history and population structure of the Polychaete *Nephtys caeca* and *N. hombergii* with special references to the growth rings in the teeth. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 57 : 133-150.
- PAXTON H., 1980. Jaw growth and replacement in Polychaeta. *J. Nat. Hist.*, 14 : 543-546.
- RETIERE C., 1984. Biologie des populations de Polychètes. *Oceanis*, 10(7) : 697-813.
- SCHROEDER P.C. and HERMANS C.O., 1975. Annelida Polychaeta. In Giese and Pearse (eds.), *Reproduction of Marine Invertebrates*, 1 : 1-213.
- VALDERHAUG V.A., 1985. Population structure and reproduction of *Lumbrineris fragilis* (Polychaeta, Lumbrineridae) in the Oslofjord (Norway) with a note on metal content of jaws. *Mar. Biol.*, 86 : 203-211.

Reçu le 22 mars 1988; received March 22, 1988

Accepté le 14 décembre 1988; accepted December 14, 1988

ADELPHOPHAGIE ET BIOLOGIE LARVAIRE CHEZ *BOCCARDIA POLYBRANCHIA* (CARAZZI) (ANNÉLIDE POLYCHÈTE SPIONIDAE) EN PROVINCE SUBANTARCTIQUE

*Adelphophagy and larval biology of *Boccardia polybranchia* (Carazzi)
(Polychaete, Spionidae) in subantarctic province*

J.C. Duchêne

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

POLYCHÈTES
REPRODUCTION
DÉVELOPPEMENT LARVAIRE
ADELPHOPHAGIE

Résumé — La biologie larvaire d'une espèce d'Annélide Polychète Spionidae est étudiée en province subantarctique. La présence de cocons constitués de logettes accolées contribue à protéger les jeunes larves durant leur développement. L'existence d'œufs de nutrition allonge la durée de vie intra-capsulaire en fournissant une nourriture à la larve avant sa sortie. Les modalités du développement larvaire, en particulier sa lenteur, ainsi que la fécondation d'un nombre limité d'ovocytes semblent être, sur la station étudiée, les principales causes de la prolongation de la vie intra-capsulaire et de la diminution de la phase de dispersion planctonique.

POLYCHAETES
REPRODUCTION
LARVAL DEVELOPMENT
CANNIBALISM

Abstract — The larval biology of the polychaete family Spionidae was studied in the Kerguelen archipelago in the subantarctic. Cocoons composed of a sequence of contiguous capsules protect the larvae during their development. Nutrimentary eggs are found within the capsules, these contribute to the nutrition of the embryos and thus permit an extended period of intra-capsular life prior to hatching. The slowness of larval development associated with the fertilisation of only a small number of the oocytes released into the capsules are the main reasons for the extended intra-capsular life and a reduced planctonic dispersal phase in this species.

Introduction

Le genre *Boccardia* appartient, avec les genres *Polydora*, *Pseudopolydora*, *Polydorella* et *Paraboccardia*, au complexe des Polydorides. *Boccardia polybranchia*, initialement décrite sur la côte australienne par Haswell en 1885, voit sa diagnose complétée en 1893 par Carazzi à partir d'échantillons récoltés à Naples. Blake et Kudenov (1978) signalent l'espèce en Nouvelle Galles du sud, en Tasmanie et à Macquarie. Rainer (1973) émet des doutes quant aux signalisations de *Boccardia polybranchia* sur les côtes de Nouvelle Zélande. Hartman (1966) dans son étude sur les Polychètes de l'Antarctique donne comme aire de répartition la région de Sydney, la Nouvelle Galles du sud, l'Amérique du Sud australe et les îles Falkland. Cette aire de répartition peut

être complétée par les données de Monro (1939) qui englobent la Manche, la Méditerranée, l'Atlantique, le Brésil, le Détroit de Magellan, l'Australie et le Japon. Ainsi cette espèce semble avoir une aire de répartition très étendue, mais avec deux zones où l'endémisme est important (Light 1978) : autour de l'Australie et de la Nouvelle Zélande d'une part et sur les côtes occidentales de l'Amérique du Nord d'autre part.

L'éclatement générique des Polydorides (Woodwick 1964), a rendu nécessaire des remises à jour sur la taxonomie du genre *Boccardia* (Blake & Woodwick 1971). Malgré les caractères divers qui individualisent ces genres, la famille est homogène. Pourtant il est possible d'observer, parfois au sein même d'une espèce, des modifications du type de reproduction.

On peut ainsi caractériser deux types de développement larvaire chez *Boccardia* comme chez les Polydorides :

- un développement planctotrophe;
- un développement de type lécithotrophe à stade planctonique très raccourci ou absent.

En général lorsque le développement est de type planctotrophe, les larves émergent des cocons à partir des stades à 3-5 segments sétigères. Lorsque ce développement est de type lécithotrophe, la sortie du cocon se fait à des stades plus avancés (il peut atteindre 18 segments sétigères pour *B. polybranchia*). Ce type de développement est étroitement associé au phénomène de cannibalisme. L'adelphophagie représente en effet le moyen pour les jeunes larves menant une vie intra-capsulaire d'obtenir de la nourriture.

B. polybranchia est échantillonnée pour la première fois à Kerguelen par Monro (1939) qui fait référence aux descriptions de Fauvel (1927) et Soderstrom (1920). Monro récolte cette espèce à marée basse dans la baie de l'Observatoire, une baie située à l'intérieur du Golfe du Morbihan, où elle est assez abondante. L'espèce est par la suite citée à Kerguelen dans les travaux de Rullier (1966). Sa biologie est abordée récemment (Duchène 1984) : un développement de type lécithotrophe est observé, avec protection des jeunes larves dans un cocon constitué par des logettes juxtaposées. Les larves ingèrent des réserves présentes sous la forme d'œufs de nutrition. Il n'y a pas de stade planctonique visible. Les modalités du développement soulèvent des problèmes : en particulier celui de la présence au sein d'une même logette de larves d'âges différents et donc du développement larvaire intra-capsulaire à deux vitesses. Les implications au niveau de la survie larvaire dans la zone subantarctique étudiée sont discutées. Les observations réalisées sur des pontes sont présentées ainsi que les implications de ce type de développement sur la répartition des adultes dans une station particulière du Golfe du Morbihan, à Kerguelen.

MATERIEL ET METHODES

L'étude est réalisée à partir de prélèvements réalisés à marée basse ainsi qu'en plongée sous-marine durant les campagnes d'été 1988 et 1989, à Port-aux-Français, dans l'archipel de Kerguelen (Fig. 1-A B). Cet archipel se situe en zone subantarctique, par 50° de latitude sud, très légèrement au sud de la position actuelle de la convergence antarctique, qui sépare les eaux froides antarctiques au sud des eaux tempérées froides subantarctiques au nord. Il est important de signaler que dans cette région de l'Océan Indien Sud, les convergences antarctique et subtropicale ne sont éloignées que de 4 ou 5 degrés de latitude. Ceci met en présence, de part et d'autre

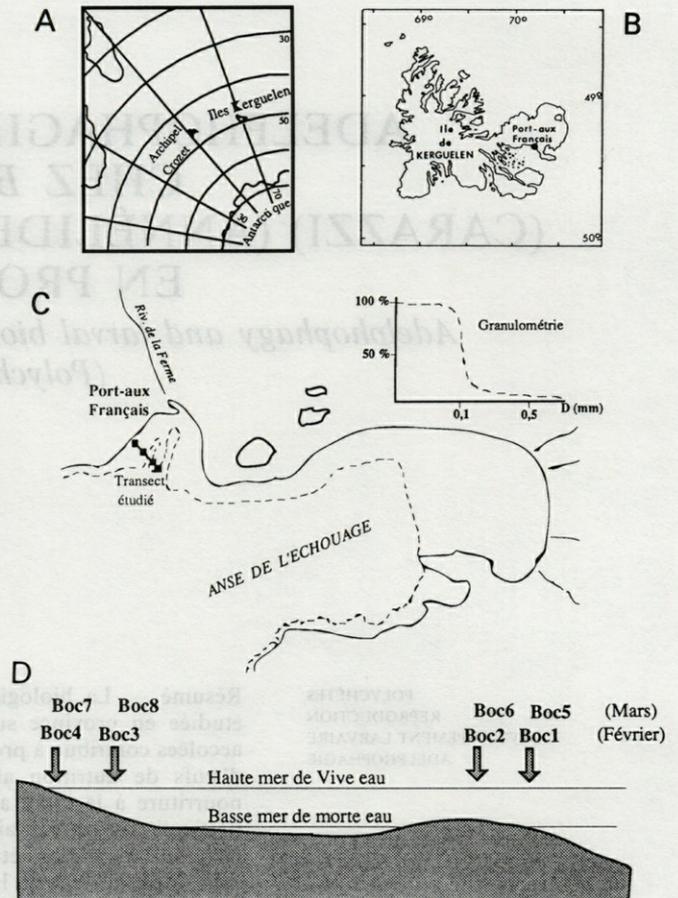


Fig. 1. — Station de Port-aux-Français, Archipel de Kerguelen. A, Localisation de l'archipel. B, Carte de Kerguelen. C, Carte de la station. D, Transect étudié et localisation des prélèvements.

Sampling site in Port-aux-Français, Kerguelen archipelago. A, Location of Kerguelen archipelago. B, Map of Kerguelen. C, Sampling station. D, Transect and sampling areas.

du front polaire ainsi constitué, des eaux tempérées subtropicales, des eaux subantarctiques (qui s'étendent sur une couronne péri-mondiale entre les deux convergences) et des eaux froides polaires.

La zone d'étude se trouve située dans une anse sableuse en bordure d'un herbier de *Macrocystis pyrifera*. La répartition bathymétrique s'étend de la zone de balancement des marées à l'infralittoral supérieur (Fig 1-C D). On retrouve des individus un peu plus bas parmi la faune des *Macrocystis*, mais en quantités moindres (Duchène, 1982). La station correspond à la plage nord de l'Anse de l'Echouage dans un milieu sableux noyant de gros galets basaltiques. C'est un milieu extrêmement battu, soumis aux déferlantes très fréquentes par tempêtes de sud-ouest et d'ouest. Les *Boccardia* se trouvent essentiellement dans la zone de balancement des marées dans un sable bien calibré, dont le diamètre moyen est de l'ordre de 150 μm . Les représentants de cette espèce sont également caractéristiques des

faciès de désalure. Dans la zone étudiée, ils se trouvent en grande abondance au niveau de l'embouchure de la rivière de la Ferme (Fig. 1).

A partir des prélèvements, les individus, ainsi que leur pontes éventuelles sont triés en laboratoire, placés en élevage pour observation. Les prélèvements sont de deux types : quantitatifs (sur des quadrats de 10 x 10 cm sur 3-4 cm de profondeur)

et qualitatifs (pour mesures morphométriques, prélèvements d'adultes et de pontes). Les tris sont réalisés à l'aide d'une colonne de tamis allant de 50 à 200 μm de vide de maille. Ceci permet de récupérer des individus très jeunes, qui supportent très bien le tamisage. Des individus sont ensuite placés pour observation dans des tubes de verre fixés sur des portoirs verticaux. Le diamètre des individus est

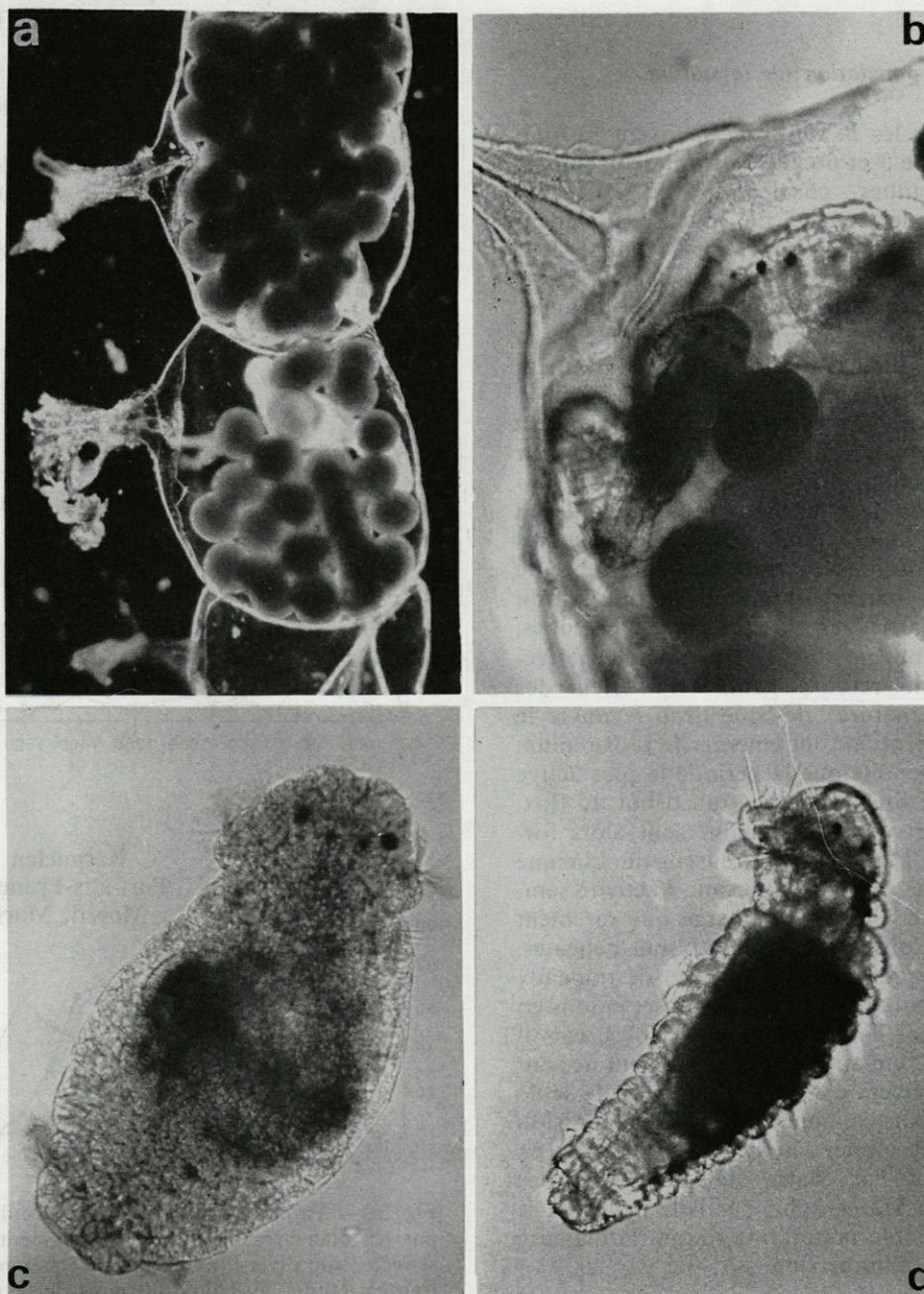


Fig. 2. — Photographie des pontes de *B. polybranchia*, à Kerguelen. A, logettes de ponte avec de jeunes larves. B, ponte âgée avec deux types de larves, à trois et à dix sétigères. C, jeune larve à trois sétigères sortie de la logette. D, larve à dix sétigères.

Photographs presenting spawning of *B. polybranchia*, in Kerguelen. A, capsule with young larvae. B, old cocoon with different sized larvae, with 3 and 10 setigerous segments. C, 3 setiger old larva. D, 10 setiger old larva taken out of the cocoon.

mesuré au niveau du 5ème segment sétigère modifié (Fig. 2). Une étude précédente (Duchène, 1984) a montré que la relation liant le nombre total de segments (N) au diamètre (D) présente une bonne corrélation ($r = 0,96$) : $N = 38,83 D + 11,79$. Ces paramètres sont confirmés par le présent travail.

RESULTATS

1. Aspects de la population sur la station

A marée basse, les *B. polybranchia* vivent au fond de leur tube, entre 3 et 6 cm de profondeur dans le sédiment. Ces tubes, construits avec du sable consolidé par une couche de mucus, atteignent jusqu'à 12 cm de long et ne sont visibles que par leur orifice à la surface du sédiment, à marée basse. Lorsque l'eau recouvre le sédiment ils sont difficilement visibles car la partie supérieure du sable est la plupart du temps mal consolidée et le mouvement des vagues remet en suspension le sédiment, masquant ainsi les orifices. Les tubes, parallèles, suivent souvent la courbe des galets et des blocs qui leur servent de protection. L'humectation demeure importante au niveau de la partie la plus profonde du tube. C'est sans doute pour cette raison que les individus maintenus en aquarium, dans des tubes de verre totalement immergés, restent la plupart du temps dans les parties les plus profondes des tubes, le prostomium souvent dirigé vers le bas en effectuant de fréquents retournements à l'intérieur des tubes. En milieu naturel, dès que l'eau recouvre le sédiment, les *Boccardia* font émerger le prostomium et les palpes. Il semble que la période la plus active corresponde à la fin du reflux et au début du flux. Dans les cuvettes de rétention qui sont alors formées, les palpes s'agitent vigoureusement. Lorsque l'hydrodynamisme devient important, l'activité semble plus interne et l'animal n'émerge que rarement de son tube. Les observations *in situ* sont délicates, car du fait de la présence de vagues et de rouleaux importants dans toute cette zone, les observations en plongée à marée haute sont impossibles car il apparaît que les 2 cm au-dessus du sédiment ne sont formés le plus souvent que par une couche de sable en suspension. Dans ces conditions l'effet d'abrasion du sédiment peut limiter l'activité des animaux en dehors des tubes. Par contre dans les failles des rochers battus du Marégraphe, l'activité tentaculaire des *Boccardia* semble importante durant la majeure partie des temps d'immersion.

2. Densité de la population

Des densités très importantes sont observées. Des comptages sont réalisés sur un transect allant de la partie haute de la plage, jusqu'aux niveaux ne découvrant qu'aux basses mers de vive eau. 4

sous-stations sont définies en 4 points de ce transect. Ces stations sont groupées par 2 : les 2 stations de haut de plage découvrent quelle que soit l'amplitude de la marée, tandis que les 2 stations en bas du transect, séparées des précédentes par une cuvette permanente, n'émergent que lors des marées de forte amplitude (l'amplitude maximale des marées à Kerguelen, et en particulier à la station de Port-aux-Français, ne dépasse pas 2 m). Les densités sont très importantes et les tris sont effectués sur des séries de tamis allant jusqu'à 50 μ m pour les plus petits vides de maille. Ceci permet de retenir les petits individus, mal échantillonnés lors d'une précédente étude (Duchène, 1984). Les densités obtenues sont donc bien supérieures et vont jusqu'à 750 individus par quadrat de 10 cm sur 10 cm (pour une profondeur moyenne de pénétration de l'ordre de 3-4 cm). Ces densités de l'ordre de 50 à 60.000

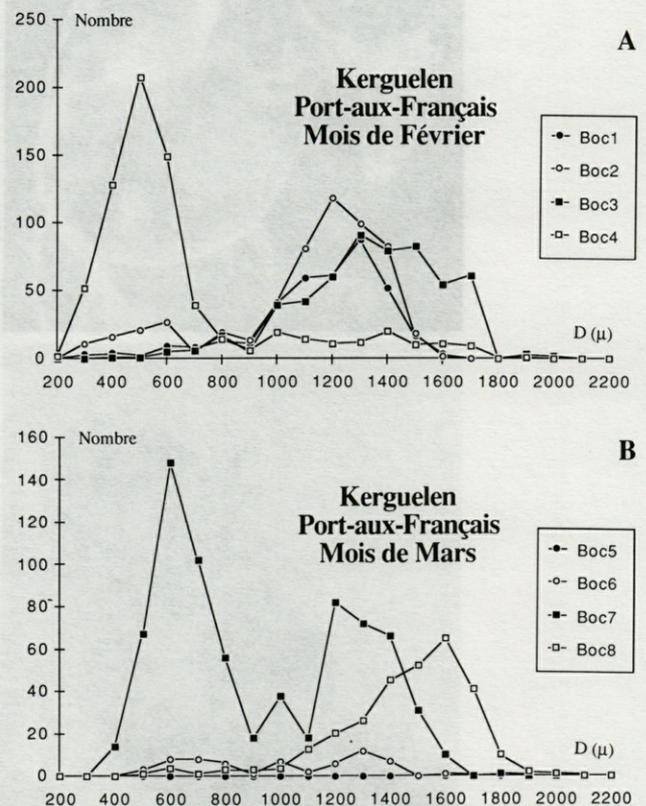


Fig. 3. — Variations numériques des tailles, représentées par les diamètres au niveau du segment modifié du 5^e sétigère, sur divers prélèvements échelonnés le long du transect étudié, au cours des mois de février (A) et mars (B) 1989. La présence d'une importante cohorte de très jeunes individus est visible dans les hauts niveaux.

Numeric variations of sizes, represented by body diameter on the modified fifth setiger, on different sampling across the studied transect, in February (A) and March (B) 1989. Presence of a high class of very young individuals may be seen on high level samplings.

individus/m² sont trouvées sur du sédiment dont la surface est occupée à 90 % par des galets et des blocs basaltiques. Le volume moyen de sédiment prélevé dans le quadrat est de l'ordre de 350 ml; sur ce volume 190 à 250 ml sont occupés par des galets (soit de 54 à 71 % du volume). Il est donc probable que la quasi-totalité du sédiment meuble présent dans ces stations est inclus dans la structure des tubes des *Boccardia*.

La figure 1-D montre le transect étudié sur la station. Il va du haut de plage jusqu'à l'infralittoral supérieur dans une zone très battue par les vagues. Les différences entre parties haute et basse du transect ne concernent principalement que la durée d'émersion. L'examen des figures 3-A et 3-B montre que des différences marquées sont observées entre les diverses parties du transect, différences touchant la répartition des classes de taille. Ces différences soulignent la présence d'une cohorte très importante de très jeunes individus dans les stations de haut de plage (station Boc4-Boc7 et station Boc3-Boc8). Au sein de ce groupe de stations les densités les plus importantes de jeunes individus correspondent à la station la plus côtière : le pic correspondant à cette cohorte est surtout marqué dans les stations Boc4 (février) et Boc7 (mars). Ce pic se retrouve de façon moins marquée dans la moins profonde des stations de bas de plage (Boc2-Boc6). Les pics de juvéniles correspondent à des accumulations importantes d'individus, partageant souvent le même tube : jusqu'à 6 jeunes, présentant encore des chromatophores larvaires peuvent être sortis d'un seul tube. Mais la texture même des tubes (du sable aggloméré de façon assez lâche) peut sans doute permettre une circulation des jeunes à l'intérieur du sédiment. Il faut remarquer qu'aucun adulte n'est trouvé dans ces tubes.

3. Période de reproduction et ponte

Dans le Golfe du Morbihan, des pontes sont récoltées entre les mois d'octobre et de fin février, en densités très variables. La période de ponte est pratiquement terminée en mars et les femelles ne contiennent plus aucun ovocyte de grande taille. La fécondation est actuellement en cours d'étude. Des pontes sont retrouvées dans le sédiment. Elles doivent être retirées avec précaution du sédiment, car la texture des tubes est telle que les parois s'effritent lors des tris.

Les pontes, oblongues, sont fixées verticalement dans les tubes, à 2-3 cm de l'orifice en général (Fig.2). Elles atteignent 20 mm de long et comportent un maximum de 18 logettes, ce qui correspond au nombre maximal de segments fertiles observé sur les adultes. Il est probable que chaque logette correspond à un segment particulier. Chaque logette présente une coque de mucus épaisse, cylindrique et mesure environ 800 µm de diamètre pour une

hauteur de 900-1000 µm. Elle est ancrée au tube par 2 ou 3 trabécules de mucus d'une longueur maximale de 400 µm. Elle est accrochée à la logette suivante et n'en est séparée que par une paroi plus mince que la coque externe. La première logette de la ponte est de forme conique et contient en général moins d'œufs. Le nombre d'œufs introduits dans la ponte semble d'ailleurs variable : suivant les femelles le nombre maximum peut aller de 60 à 105 œufs pondus.

Il apparaît que le nombre moyen d'œufs par logette est de $74,08 \pm 5,94$ (intervalle de confiance à 95 % pour une centaine de logettes). Sur ce nombre d'œufs pondus une moyenne de $2,58 \pm 0,96$ (soit 3,48 %) donne des larves immédiatement. Mais cette proportion se modifie avec le temps car d'autres œufs entament leur division de façon beaucoup plus tardive et donnent une deuxième génération de larves ce qui porte le nombre des œufs qui se divisent à une moyenne de $3,63 \pm 0,844$ (soit 4,9 %). Ce dernier pourcentage ne reflète qu'imparfaitement la réalité puisque certaines logettes ne contiennent aucune larve. De plus au fil du temps le nombre d'œufs de nutrition diminue au fur et à mesure que les larves contenues dans les logettes grandissent. Les Fig. 4 A, B et C montrent des exemples de comptages sur une ponte de plus de 2 semaines. Un exemple de nombre d'œufs et de larves trouvés dans une ponte jeune est présenté tableau 1. La sortie des larves, associée à une rupture des parois des cocons muqueux empêche de savoir si d'autres œufs pourraient encore se développer. Le reste des œufs présents dans les logettes peut donc, avec cette réserve, être considéré comme des œufs de nutrition. Ils sont d'ailleurs utilisés par les larves en croissance.

Tabl. I. — Ponte de quelques heures : les larves trouvées dans les logettes numérotées arbitrairement de 1 à 12 font partie du premier groupe de larves, celui à développement rapide. Les autres larves ne sont pas encore différenciées.

N° de logette	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Nb d'œufs	56	51	67	74	71	69	67	61	70	68	65	63
Nb de larves	3	3	6	2	3	4	2	3	2	2	0	1

4. Répartition des juvéniles

B. polybranchia est récolté dans plusieurs endroits du Golfe du Morbihan en zone intertidale, à marée basse et au cours de prélèvements en plongée (dans les petites baies à proximité de Port-Bizet, sur l'île Longue). Dans tous les cas, la station est caractérisée par la présence d'une fraction sableuse et des ruissellements notables d'eau douce. Il est également possible de trouver *Boccardia* dans les fissures de rocher, vers la limite des basses mers (cas des rochers du Marégraphe, devant Port-aux-Français). Dans toutes les stations observées les déplacements

potentiels liés à l'action des vagues et des courants sont importants. L'absence de phase planctonique libre n'interdit pas une dissémination passive liée à l'action des masses d'eau. Pourtant le mode de vie des très jeunes individus observés en aquarium montre une nette tendance à l'enfouissement.

Les comptages réalisés sur des transects de la station de Port-aux-Français, montrent en février et mars une répartition irrégulière des adultes et des jeunes. En effet, les pics de juvéniles se retrouvent de façon stable dans les zones les plus exondées du transect. Dans ces endroits, les jeunes trouvés en février sont en fait des post-larves, présentant encore les chromatophores dorsaux des larves intra-capsulaires, chromatophores qui disparaissent ensuite.

5. Compétition avec les *Mesospio moorei*

Un phénomène de compétition apparaît vers les niveaux les plus bas (représentés sur les figures par

les stations Boc4, de février, et Boc5 de mars). Dans ces stations le nombre de *B. polybranchia* peut être très réduit, voire nul. Les observations sur la faune associée montrent que les stations de haut de plage sont pratiquement mono-spécifiques au niveau du sédiment. Une faune vagile importante et temporaire trouve abri sous les blocs de rocher, durant la marée basse, mais ne se retrouve pas en profondeur. Cette zone côtière, fortement exondée présente des densités de *Boccardia* très importantes, coïncidant avec une absence de faune associée. Les seules espèces retrouvées dans ce sédiment sont de grosses Némertes et quelques Amphipodes.

Dans les stations situées plus bas sur le gradient d'émersion la faune associée augmente rapidement. Une autre espèce de Spionidae, *Mesospio moorei*, apparaît en effet en abondance très notable et parvient même à remplacer parfois totalement *Boccardia*. Dans cette zone les populations se présentent en effet sous la forme de taches et les prélèvements

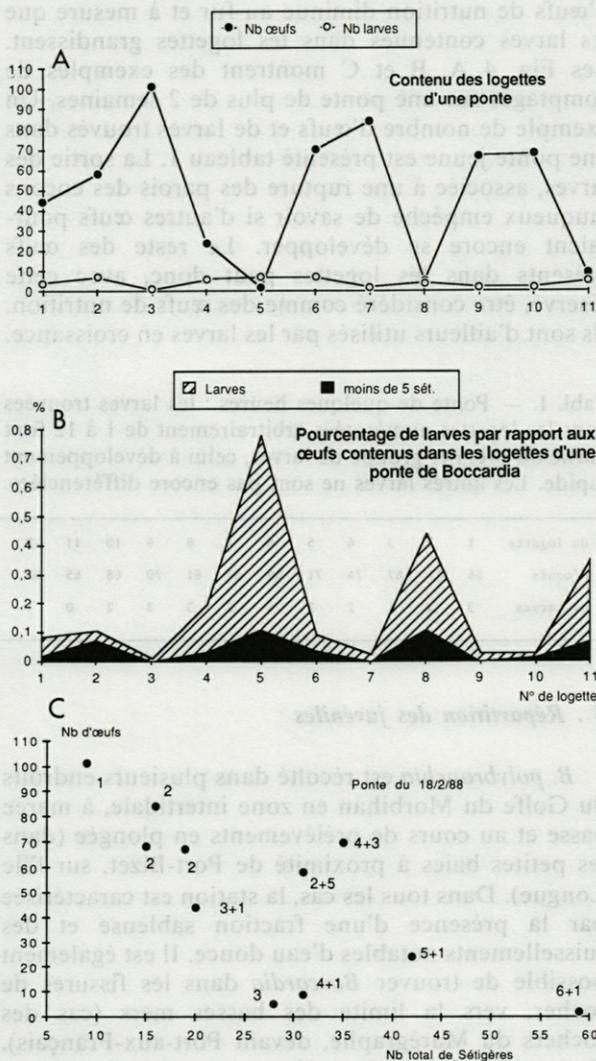


Fig. 4. — A, Contenu des logettes d'une ponte de *B. polybranchia*. Les logettes sont numérotées arbitrairement depuis l'extrémité supérieure. Les nombres d'œufs et de larves montrent une consommation différente des œufs de nutrition liée non pas au nombre de larves dans la logette considérée mais au stade de développement des larves dans ces logettes. Les logettes 5 et 8 contiennent les larves les plus grandes. B, Représentation en pourcentages des nombres de larves âgées et jeunes au sein des logettes d'une même ponte, par rapport au nombre d'œufs de nutrition présents dans les logettes. Les logettes 2 et 5 contiennent un nombre identique de larves, mais tandis que la logette 2 présente 2 larves âgées et 5 jeunes, la logette 5 montre 6 larves âgées et 1 jeune. La diminution du nombre des œufs de nutrition est liée essentiellement à la présence de nombreuses larves âgées qui sont les grosses consommatrices d'œufs de nutrition. C, Cumul du nombre de segments sétigères au sein des diverses logettes en fonction du nombre d'œufs de nutrition restant. Ce nombre est inversement proportionnel au nombre des larves de 1ère génération trouvées dans les logettes (à côté de chaque point est représenté le nombre de larves âgées, suivi éventuellement du nombre de larves plus jeunes).

A, Capsules of a *B. polybranchia* spawning. Numbering of capsules is arbitrary and begins from top capsule. Numbers of eggs and larvae reflect a different feeding on nutrition eggs related not to the number of larvae within a capsule but to the development stage of the larvae. Capsules number 5 and 8 present the higher number of larvae. B, Percentage of number of old and young larvae within capsules of a same spawning, against their number of nutrition eggs present in the capsules. Capsules 2 and 5 show the same number of larvae but capsule 2 have 2 old and 5 young larvae, when capsule 5 have 6 old and 1 young larvae. Decrease of number of nutrition eggs is related to old larvae presence. C, Addition of number of setigerous segments within every capsule against number of remaining nutrition eggs. This number is in inverse ratio with number of first generation larvae found within capsules (the number of old larvae is shown near every point of the diagram, with eventually the number of young larvae).

reflètent cette hétérogénéité. Ainsi, la présence de *M. moorei* a été signalée en 1976 par Chardy *et al.*, qui indiquent que des densités importantes, de l'ordre de 5000 individus/m², peuvent être trouvées.

La transition des fonds sableux et du début des fonds de blocs ensablés servant de support à des *Macrocystis pyrifera* correspond à l'apparition d'une strate algale développée. Dans le chenal entre l'herbier de *Macrocystis* et la côte sableuse *Boccardia* est toujours présent, associé à *M. moorei* (Duchêne, 1982).

DISCUSSION

A Kerguelen, les larves planctoniques n'ont pu être trouvées et seul le développement de type lécithotrophe existe. Ceci s'inscrit dans le cadre des observations réalisées dans l'archipel sur la reproduction des Invertébrés marins : cette reproduction se caractérise par une diminution importante des phases planctoniques, que ce soit du fait de développements lécithotrophes, directs, d'incubations ou du fait d'une réduction temporelle importante des périodes de présence dans le plancton. La persistance de *Boccardia* dans l'archipel est peut-être liée à ce type de développement avec métamorphose intra-capsulaire et vie benthique immédiate. En effet Kerguelen est plongée dans les grands courants d'ouest et il est probable que les espèces à durée de vie planctonique longue doivent être entraînées régulièrement au large de l'archipel. Dans ce contexte le succès de la survie d'espèces passant de longues périodes dans le plancton peut être relié à des phénomènes hydrologiques locaux permettant un piégeage des larves libres dans des masses d'eaux côtières. Certains Spionidae ont été décrits comme présentant des possibilités de développement aussi bien planctotrophe que lécithotrophe : c'est le cas de *Polydora quadrilobata* (Blake, 1969) ou de *Boccardia proboscidea* (Woodwick, 1977). Le rapport des nombres de larves planctotrophes sur celui des larves lécithotrophes est respectivement de 350/24 et de 104 à 131/5 à 6 pour ces deux espèces. A Kerguelen, des essais d'ouverture de logettes pour tenter de forcer un développement différent se sont soldés par des échecs. Toutefois les conditions d'élevage n'étaient pas optimales.

Décalages de la reproduction avec *Mesospio*

Les prélèvements réalisés au cours de la campagne d'été 1989 montrent un décalage marqué de la période de reproduction chez les deux espèces partageant le biotope dans les niveaux bas. En mars, la période de reproduction est pratiquement terminée chez *Boccardia*. Il n'est plus possible de trouver la moindre ponte dans le sédiment et les femelles adultes ne présentent plus aucun ovocyte mûr dans

leurs segments fertiles. A cette époque, les adultes de *Mesospio* sont pour la plupart fertiles avec un grand nombre d'ovocytes visibles dans le cœlome. Le décalage des pontes permet à la population de haut de plage de *Boccardia* de se maintenir, car les juvéniles ont fabriqué leur tube lorsque la ponte des *Mesospio* débute. Aussi, il est probable que la compétition ne se produit de façon marquée qu'aux niveaux bas de la station, où les adultes de *Mesospio* entrent en conflit territorial avec les larves libérées au niveau de taches de sédiment où abondent des *Boccardia*.

Développement larvaire

Woodwick (1977) fournit des courbes de croissance larvaire pour des espèces à croissance planctonique et lécithotrophe. Il s'avère que la croissance des formes lécithotrophes est représentée par des sigmoïdes, alors que la croissance des formes planctotrophes ne présente pas cette phase d'accélération du taux de croissance correspondant à l'ingestion de la nourriture intra-capsulaire. De fait les larves libres dans le plancton dépensent une énergie considérable pour la recherche de nourriture, et la présence de cette nourriture peut être aléatoire.

Les formes lécithotrophes sont assurées de la présence d'une nourriture lors des phases précédant la métamorphose. De ce fait leur dissémination est plus faible mais les stades jeunes ont une probabilité de survie élevée au niveau d'une station occupée par des géniteurs. En février et mars, des quantités énormes de juvéniles de *Boccardia polybranchia*, associés à des larves âgées portant encore leurs chromatophores dorsaux sont retrouvées dans le sédiment, sur les tamis de vide de maille de 100 µm. Ces juvéniles proviennent tous des pontes locales : ils se retrouvent par dizaines à l'intérieur d'un même tube d'adulte où devait se trouver la série de logettes qui les a vu naître. Cette localisation particulière des jeunes suggère que la dispersion est assez réduite chez les phases larvaires, ce qui s'oppose au type de développement incluant une phase planctonique.

Ce type de développement est particulier en ce qui concerne sa mise en œuvre : en effet les observations menées sur le développement de *B. polybranchia* indiquent clairement que le développement des œufs ne se fait pas à une vitesse constante. L'observation de ce phénomène, est favorisée par le développement très lent des œufs, généralement rencontré chez les Invertébrés des eaux subantarctiques de Kerguelen. En effet lorsque la croissance des larves est très rapide, le télescopage des événements masque leur succession. Ainsi Woodwick (1977) signale la présence, dans un même cocon, de deux tailles larvaires différentes à un stade donné du développement de *B. proboscidea*, mais indique que juste avant l'éclosion toutes les jeunes larves et tous les œufs de nutrition ont disparu.

Les observations réalisées par Myohara (1980) sur des *Pseudopolydora paucibranchiata* placés en élevage montrent un développement de type planctonique avec sortie des larves au stade à 3 sétigères. Les 7-10 capsules formées contiennent chacune de 35 à 50 œufs. L'auteur indique la présence d'œufs non fertilisés : ceci peut être relié aux problèmes spécifiques des fertilisations obtenues à l'aide de spermatophores gérés par la femelle. En effet des fragments de spermatophores peuvent être observés dans certaines capsules. Les femelles peuvent effectuer des ovipositions dans des capsules en l'absence de mâles; pourtant au-delà de 3 ovipositions les œufs placés dans les capsules ne sont plus fertilisés. Ceci correspond à ce qui peut se trouver chez *B. polybranchia* à Kerguelen. En observant la Fig. 4 A, on remarque que le nombre de larves se développant dans les logettes varie et diminue de façon importante toutes les 3 logettes. Il semble que chez *B. polybranchia* le succès de la fertilisation diminue après deux ovipositions.

Une différence importante qui apparaît dans les populations de Kerguelen semble liée à la lenteur du développement larvaire. En effet tous les œufs de *Pseudopolydora* observés par Myohara donnent des larves trochophores non segmentés dans les deux jours suivant l'oviposition. Pourtant, Myohara observe trois types de clivages présentant une chronologie régulière : un type se développe d'abord (le DD-type, caractérisé par des déformations des cellules en divisions), suivi une heure plus tard par les deux autres types (un type sans déformation cellulaire et un type intermédiaire avec des déformations n'intervenant qu'après début du clivage). Il est probable qu'un ralentissement du développement larvaire peut amener à des différences importantes de développement au sein d'une même logette. Les larves observées par Myohara se métamorphosent deux semaines après la ponte, alors que les individus observés à Kerguelen sont encore à des stades peu avancés.

Les observations faites par Myohara, en 1979, sur *Pseudopolydora kempji japonica* montrent quant à elles des individus à développement de type planctonique avec des larves qui émergent au stade à trois segments sétigères, mais qui ont auparavant ingéré des réserves présentes dans la logette sous la forme d'œufs de nutrition. Les jeunes trochophores présentes dans les logettes commencent à ingérer des granules provenant d'œufs de nutrition en désagrégation deux jours seulement après leur ponte. La sortie de la capsule se fait entre 4 et 8 j, suivant la quantité d'œufs de nutrition présente dans la capsule. La taille des larves varie également en fonction de cette quantité. Cette espèce présente apparemment une transition entre les formes à développement planctonique et les formes dont la métamorphose se réalise à l'intérieur des cocons protecteurs : en effet la sortie s'effectue à un stade à 3 sétigères

comme chez les espèces à développement planctonique, mais les larves sont de plus ou moins grande taille et plus ou moins chargées en réserve. La sortie au stade à 3 sétigères implique une vie planctonique (la métamorphose a d'ailleurs lieu entre 15 et 30 j après la sortie du cocon), mais la possibilité de présence de réserves modifie le temps de recherche active de nourriture dans le plancton. L'adelphophagie peut donc dans ce cas aller de pair avec un développement planctonique. Chez les *B. polybranchia* de Kerguelen, la lenteur du développement larvaire associée à cette adelphophagie contribue à supprimer quasi totalement la phase libre.

La différence entre le développement planctonique et protégé ne peut donc être réduite à la présence d'œufs de nutrition. Il semble donc plus probable que ces différences doivent être reliées soit à la fécondation plus ou moins complète des œufs dans les logettes, soit à la vitesse de développement des larves à croissance lente. Il apparaît en effet que le nombre d'œufs qui se développent est susceptible de varier d'une logette à l'autre. La lenteur du développement observé à Kerguelen permet de séparer des phénomènes moins visibles lorsque les croissances des 2 ou 3 types d'œufs se télescopent. Il semble possible que l'adelphophagie ne s'applique qu'à une certaine catégorie d'œufs. En effet dans les eaux de Kerguelen la lenteur du développement permet de trouver des larves relativement grandes alors que certains œufs commencent seulement à évoluer vers des trochophores. La lenteur des phénomènes touche donc aussi bien la vitesse du métabolisme puisque l'ingestion demeure limitée. Les jeunes trochophores se mouvant dans les logettes peuvent a priori se nourrir sur n'importe lequel des œufs présents dans les logettes. Le fait que 15 j plus tard de nouvelles larves jeunes apparaissent au sein des pontes indique que leur nombre correspond soit à une probabilité de survie d'un stock en croissance (qui serait donc plus important que celui effectivement observé, les jeunes de ce stock étant considérées lors de la nutrition sur un même plan que les autres œufs de nutrition, avec une ponction statistique sur leur effectif) soit à une différenciation en stocks d'œufs utilisables et non utilisables par les larves de première génération. Dans ce second cas cette différenciation peut provenir soit de la larve elle-même (reconnaissance chimique), soit de la texture physique de la surface des œufs appartenant à des stocks différents (relargage possible de granules de réserve par les œufs de nutrition, ce qui implique que leur développement ultérieur n'est pas possible) soit à un mélange des deux. Il est en effet difficile de savoir dans l'état actuel des observations sur l'adelphophagie quel est le rôle effectif des larves sur cette nutrition et quelle est leur part dans la dégradation des œufs de nutrition : ceux-ci se dégradent-ils naturellement, relarguant leur réserves dans le milieu confiné où évolue la larve, ou bien celle-ci, après reconnaissance éventuelle, racle la

surface et arrive à récupérer de façon dynamique les réserves nécessaires à sa croissance ?

La présence du mâle semble nécessaire de façon épisodique pour la fécondation, les contacts se réduisant à la transmission de spermatophores. La femelle utilise ensuite ces spermatophores pour la fécondation des ovocytes qu'elle place dans les logettes. La production des spermatophores met en jeu la paire de néphridies des segments fertiles (Rice, 1980). L'émersion d'un spermatophore chez *Polydora ligni* est un phénomène durant à peu près 3 minutes (Rice, 1978) et donc la mise à disposition de spermatophores pour les femelles durant la période de ponte implique des contacts d'individus matures et la reconnaissance ainsi que le stockage des spermatophores par les femelles. Ce comportement de ponte est sans doute à l'origine des variations observées dans la fécondation des œufs dans les logettes. La présence de logettes pleines d'œufs mais sans larves chez *B. polybranchia* en est une manifestation. La présence de plusieurs types de clivage, associée à des vitesses de développement différentes accentue la diversification des processus conduisant à l'émersion des larves. Suivant la température et le niveau du métabolisme, les réserves seront mobilisées plus ou moins vite, conduisant à un resserrement des classes de larves de tailles différentes observées au sein d'une ponte. Ceci permet une sortie de larves planctoniques de *Pseudopolydora kempfi* entre 4 et 8 j en moyenne après la ponte, et ce après ingestion complète des œufs de nutrition, alors qu'à Kerguelen cette sortie se fait après des périodes pouvant dépasser 30 j. La vitesse de croissance est la cause d'une homogénéité dans les tailles larvaires des espèces à émersion rapide, même lorsqu'il y a adelphophagie. A Kerguelen elle permet de trouver dans le sédiment des larves dont le nombre de sétigères oscille entre 10 et 18 au moment de l'émersion du cocon.

CONCLUSIONS

Il semble que les causes principales de la suppression de la phase planctonique à Kerguelen soient le ralentissement de la vitesse de développement larvaire, associée à la fécondation d'un nombre limité d'ovocytes, qui procure une source trophique directe aux larves. Les observations de Myohara sur les larves de *Pseudopolydora kempfi japonica* montrent une sortie de la ponte au stade à trois sétigères, après ingestion des réserves présentes dans les logettes. Ceci suggère que la présence de ces réserves n'est pas suffisante à elle seule pour entraîner un retard de la sortie. Les larves se nourrissent des produits de désagrégation des œufs de nutrition et la vitesse à laquelle les produits nutritifs sont libérés peut par contre ralentir leur sortie. Les observations de Woodwick sur *Boccardia proboscidea* montrent une

sortie au stade 14-15 sétigères, après 15-17 jours passés dans la ponte. *Boccardia polybranchia* de Kerguelen sort après une trentaine de jours, à un stade atteignant au maximum 18 sétigères. Le taux d'ingestion des réserves est lié à la quantité de nourriture accessible à un moment donné et la croissance lente des larves de *Boccardia* semble le fait de leur métabolisme aussi bien que de la mise à disponibilité de réserves dans la logette.

BIBLIOGRAPHIE

- BLAKE J.A., 1969. Reproduction and larval development of *Polydora* from northern New England (Polychaeta : Spionidae). *Ophelia*, 7 :1-63.
- BLAKE J.A., 1981. *Polydora* and *Boccardia* species (Polychaeta : Spionidae) from Western Mexico, chiefly from calcareous habitats. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 93(4) :947-962.
- BLAKE J.A. and J.D. Kudenov. 1978. The Spionidae (Polychaeta) from southeastern Australia and adjacent areas with a revision of the genera. *Mem. Nat. Mus. Vic.*, 39 :171-280.
- BLAKE J.A. and K.H. Woodwick. 1971. A review of the genus *Boccardia* Carazzi (Polychaeta : Spionidae) with description of two new species. *Bull. So. Calif. Acad. Sci.*, 70 :31-42.
- BLAKE J.A. and K.H. Woodwick. 1975. Reproduction and larval development of *Pseudopolydora paucibranchiata* (Okuda) and *Pseudopolydora kempfi* (Southern) (Polychaeta : Spionidae). *Biol. Bull.*, 149 :109-127.
- CARAZZI D., 1893. Revisione del genere *Polydora* Bosc, e cenni su due specie che vivono sulle ostriche. *Mitt. Zool. Stat. Neapel*, 11 :4-45.
- CHARDY P., D. DESBRUYÈRES & A. LAUREC. 1976. Analyse multivariable des taxocénoses annéliennes du Golfe du Morbihan. *C.N.F.R.A.*, 39 :97-106.
- DUCHENE J.C., 1982. Etudes comparées de la biologie d'Annélides Polychètes considérées en différentes zones climatiques. Thèse d'Etat, Univ. P.M.Curie, Paris, 317p.
- DUCHENE J.C., 1984. Reproductive biology of *Boccardia polybranchia* (Carazzi) in Kerguelen (Subantarctic Province). *Polar Biol.*, 2 :251-257.
- DUCHENE J.C., 1984. Données descriptives sur le macrobenthos annélien dans le Golfe du Morbihan, Kerguelen. *C.N.F.R.A.*, 55 :75-94
- FAUVEL P., 1927. Faune de France. Polychètes Sédentaires. Chevalier Ed., Paris. 494 p.
- HARTMAN O., 1966. Polychaeta Myzostomidae and Sedentaria of Antarctica. Amer. Geophysical Union (Publ. 1414). *Antarctic Res. Ser.*, 7 :1-158, 46 pls.
- HASWELL W.A., 1885. On a destructive parasite of the rock-oyster (*Polydora ciliata* and *P. polybranchia* n.sp.). Proceedings of the Linnean Society of New South Wales, 10 :272-275.
- LIGHT W.J., 1978. Spionidae. Polychaeta Annelida. W.L. Lee Ed., The Boxwood Press. 211 pp.

MONRO C.C.A., 1939. Polychaeta. B.A.N.Z. Ant. Res. Exp., 1929-1931, Adelaide, Australia. Report Ser. B, 4(4) :89-156.

MYOHARA M. 1979. Reproduction and development of *Pseudopolydora kempii japonica* (Polychaeta : Spionidae), with special reference to the polar lobe formation. *Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool.* 21(4) :355-364.

MYOHARA M. 1980. Reproduction and development of *Pseudopolydora paucibranchiata* (Polychaeta : Spionidae) under laboratory conditions, with special regard to the polar lobe formation. *Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool.* 22(2) :145-155.

RAINER S., 1973. *Polydora* and related genera (Polychaeta : Spionidae) from Otago waters. *J. Royal Soc. New Zealand*, 3(4) :545-564.

BLAKE I.A. 1981. *Polydora* and *Boccardia* species (Polychaeta : Spionidae) from Western Mexico, chiefly from calcareous habitats. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 93(4) :947-962.

BLAKE I.A. and I.D. KUDASOV. 1978. The Spionidae (Polychaeta) from southern Australia and adjacent areas with a revision of the genera. *Mem. Mus. Nat. Hist. Austr.* 39 :171-280.

BLAKE I.A. and K.H. WOODWICK. 1971. A review of the genus *Boccardia* (Polychaeta : Spionidae) with description of two new species. *Bull. So. Calif. Acad. Sci.* 70 :31-42.

BLAKE I.A. and K.H. WOODWICK. 1975. Reproduction and larval development of *Pseudopolydora paucibranchiata* (Polychaeta : Spionidae) and *Pseudopolydora kempii* (Polychaeta : Spionidae). *Biol. Bull.* 149 :109-127.

CARAZZI D., 1983. Révision des genres *Polydora* Boccardi et *Boccardia* (Polychaeta : Spionidae). *Ann. Hist. Nat. Mus. Nat. Hist. Austr.* 44 :1-45.

GHARBY P., D. DESBRUYÈRES & A. LAUREC. 1976. Analyse multivariée des taxocènes annéliennes du Golfe du Morbihan. *C.N.F.R.A.* 39 :97-106.

DUCHENE J.C., 1982. Etudes comparées de la biologie d'Annélides Polychètes considérées en différentes zones climatiques. Thèse d'Etat. Univ. P.M.C. Paris. 317 p.

DUCHENE J.C., 1984. Reproductive biology of *Boccardia paucibranchiata* (Carazzi) in Kerguelen (Subantarctic Province). *Polar Biol.* 2 :231-237.

DUCHENE J.C., 1984. Données descriptives sur 16 macrobenthos annéliennes dans le Golfe du Morbihan. *C.N.F.R.A.* 35 :75-94.

FAUVEL P., 1927. Faune de France. Polychètes sédentaires. *Chevalier Ed., Paris.* 494 p.

HARTMAN O., 1966. Polychaeta Myxostomidae and Sedentaria of Antarctica. *Antarct. Geophys. Union (Publ. 1414)*. Antarctic Res. Ser. 7 :1-28. 46 pls.

HASWELL W.A., 1885. On a destructive parasite of the rock-oyster *Polydora elliptica* and *P. polybranchia* n.sp. *Proceedings of the Linnæan Society of New South Wales.* 10 :212-215.

LIGHT W.L., 1978. Spionidae. *Polychaeta*. *Annels*. W.L. Lee Ed., The Boxwood Press. 311 pp.

RICE S.A., 1978. Spermatophores and sperm transfer in spionid polychaetes. *Trans. Am. Micros. Soc.*, 97 :160-170.

RICE S.A., 1980. Ultrastructure of the male nephridium and its role in spermatophore formation in Spionidae Polychaetes (Annelida). *Zoomorphologie*, 95 :181-194.

RULLIER F., 1966. Quelques Annélides Polychètes des Iles Kerguelen. *C.N.F.R.A.*, 15(3) :17-28.

SÖDERSTROM A., 1920. Studien über die Polychaeten-Familie Spionidae. 286 pp., Dissertation, Uppsala.

WOODWICK K.H., 1964. *Polydora* and related genera (Annelida, Polychaeta) from Eniwetok, Majuro and Bikini atolls, Marshall Islands. *Pac. Sci.*, 18 :149-159.

WOODWICK K.H., 1977. Lecithotrophic larval development in *Boccardia proboscidea* Hartman. In : *Essay on Polychaetous Annelids in Memory of Dr. O. Hartman*. A. Hancock Found., 347-371.

CONCLUSIONS

Il semble que les causes principales de la suppression de la phase planctonique à Kerguelen soient le ralentissement de la vitesse de développement larvaire, associé à la fécondation d'un nombre limité d'ovocytes, qui procure une source trophique directe aux larves. Les observations de Myohara sur les larves de *Pseudopolydora kempii japonica* montrent une sortie de la ponte au stade à trois ségités, après ingestion des réserves présentes dans les logettes. Ceci suggère que la présence de ces réserves n'est pas suffisante à elle seule pour entretenir un retard de la sortie. Les larves se nourrissent des produits de désintégration des œufs de nutrition et la vitesse à laquelle les produits nutritifs sont libérés peut par contre ralentir leur sortie. Les observations de Woodwick sur *Boccardia paucibranchiata* montrent une

REPRODUCTION DE *MICROTUS (PITYMYS) DUODECIMCOSTATUS* (DE SELYS-LONGCHAMPS, 1839) (MAMMALIA : RODENTIA) DANS LE SUD DE L'ESPAGNE

The reproduction of Microtus (Pitymys) duodecimcostatus (Mammalia : Rodentia) in the south of Spain

L.J. PALOMO, J.M. VARGAS et A. ANTÚNEZ

Departamento de Biología Animal, Facultad de
Ciencias, Universidad de Málaga, Apdo 59,
29080 Málaga, Espagne

MICROTUS DUODECIMCOSTATUS
REPRODUCTION
ACTIVITE SEXUELLE
SUD DE L'ESPAGNE

RÉSUMÉ — Ce travail aborde l'étude de la biologie de la reproduction de *Microtus duodecimcostatus*, tout au long de l'année dans l'embouchure du fleuve Guadiaro (Cádiz, sud de l'Espagne). Sept classes d'âge relatif (I-VII) ont été établies, selon la longueur du diastème (DIA). Les mâles atteignent la maturité sexuelle dès la classe I et ils sont sexuellement actifs à partir de la classe III. Les premières femelles en gestation apparaissent dans la classe II. Le nombre moyen d'embryons par portée est inférieur (différences significatives) à celui des individus provenant d'autres régions plus septentrionales. Le cycle reproducteur de l'espèce est saisonnier, avec une phase de diminution de l'activité de juin à septembre.

MICROTUS DUODECIMCOSTATUS
REPRODUCTION
SEXUAL ACTIVITY
SOUTHERN SPAIN

ABSTRACT — This paper deals with breeding biology in *M. duodecimcostatus* throughout the year in the mouth of Guadiaro river (Cádiz, south of Spain). According to diastema length (DIA) seven classes of relative age (I-VII) were established. The males become sexually mature in class I and they are sexually active from class III onward. The first pregnant females appear in class II. The average litter size was lower than (significantly different) that found in northern Spain. The breeding cycle of the species is seasonal, a decrease in activity occurring from June to September.

I. INTRODUCTION

Les études sur la bionomie de *Microtus duodecimcostatus* sont peu nombreuses : voir la révision bibliographique de Niethammer (1982). Les données qui existent sur la reproduction, n'abordent qu'un aspect très partiel du problème, aussi bien dans la nature qu'en captivité : croissance postnatale avec mention de la taille des portées en laboratoire (Lefevre, 1966); taille des portées et fréquence de l'implantation embryonnaire utérine (Vericad, 1970); taille des portées dans des peuplements sauvages et en captivité (Winking, 1976). Les seules contributions connues sur le cycle reproducteur de l'espèce à l'état sauvage sont celles de Claramunt (1976).

Ce travail aborde l'étude de la biologie de la reproduction de *M. duodecimcostatus* sur le cycle annuel, en essayant de combler le manque d'information qui existe sur l'activité sexuelle des femelles et des mâles, dans le sud de l'Espagne.

II. MATERIEL ET METHODE

1. Zone d'étude

Elle comprend une plaine alluviale, située à l'embouchure du fleuve Guadiaro, dans la localité de Sotogrande (Cádiz). Du point de vue bioclimati-

que, elle correspond à l'étage thermoméditerranéen subhumide (Rivas-Martínez, 1984). La végétation est caractérisée par des formations arbustives disséminées où dominent *Tamarix africana* Poiret, *Pistacia lentiscus* Linné, *Rubus ulmifolius* Schoff et *Calycotome villosa* (Poiret) Link. Le reste de la surface est occupé par une formation herbacée composée principalement d'*Oxalis pes-caprae* Linné, dont les bulbes entrent pour une grande part dans le régime alimentaire de *M. duodecimcostatus*. Ces bulbes sont accumulés dans des galeries élargies et consommées ultérieurement.

Divers auteurs (Winking, 1976; Soriguer et Amat, 1980) ont mis en évidence la dépendance trophique de *M. duodecimcostatus*, vis-à-vis de certaines géophytes.

Le déficit hydrique estival s'accompagne d'un durcissement du sol, qui entraîne une diminution des possibilités de creusement des campagnols. L'activité est alors limitée au couvert des arbustes et les galeries sont creusées à une plus grande profondeur.

2. Matériel analysé

Entre mars 1983 et mai 1985 inclus, 210 individus ont été prélevés (112 ♂, 98 ♀) selon la séquence suivante : 1983 : mars 8 ♂, 9 ♀ ; avril 18 ♂, 10 ♀ ; mai 12 ♂, 10 ♀ ; juin 3 ♂, 4 ♀ ; nov 10 ♂, 10 ♀ ; déc 6 ♂, 5 ♀ ; 1984 : janv 5 ♂, 7 ♀ ; févr 5 ♂, 1 ♀ ; mars 5 ♂, 10 ♀ ; avr, 11 ♂, 4 ♀ ; mai 9 ♂, 9 ♀ ; juin 3 ♂, 5 ♀ ; juillet 2 ♂, 2 ♀ ; août 4 ♂, 1 ♀ ; sept 1 ♂, 1 ♀ ; oct 3 ♂, 6 ♀ ; 1985 : mai 7 ♂, 4 ♀.

Les individus ont été capturés à l'aide de pinces d'acier et de tapettes à Souris conventionnelles situées à l'entrée des galeries.

3. Evaluation de l'état sexuel

La maturité sexuelle des ♂ est déterminée par la taille des testicules (longueur testiculaire (LT) \pm 4.0), la présence de spermatozoïdes (frottis et coloration selon la méthode « Diff-Quick » d'après Gosálbez *et al.*, 1979) et la longueur de la vésicule séminale (LV) \pm 4.0). La position des testicules dans le scrotum, a été aussi considérée. Pour les ♀, la présence d'embryons (nombre et développement) et de macules cyanosées, selon l'état du vagin (ouvert ou fermé) le degré d'irrigation et de développement des utérus, ont été pris en considération.

4. Evaluation de l'âge relatif

Il n'existe, actuellement, aucun critère permettant de déterminer l'âge de *M. duodecimcostatus* à l'état sauvage. La plupart des auteurs utilisent la longueur

du diastème (DIA) pour établir des classes d'âge relatif (Herrera, 1973; Saint Girons, 1973a; Sans-Coma *et al.*, 1976; Claramunt, 1976). Généralement, on considère que les individus dont la mesure DIA ne dépasse pas 7.0 mm sont juvéniles (Herrera, 1973; Claramunt, 1976). Pour sa part, Winking (1976) expose la relation entre le DIA et l'âge absolu obtenue à partir de 10 Campagnols élevés en laboratoire.

Ce critère a été utilisé dans le présent travail, mais le nombre des classes d'âge a été augmenté, 7 classes d'âge relatif ont été établies (I-VII), en fonction de la longueur du diastème. Classe I : < 6.8; classe II : 6.8-7.0; classe III : 7.1-7.3; classe IV : 7.4-7.6; classe V : 7.7-7.9; classe VI : 8.0-8.2; classe VII : > 8.2. Les valeurs moyennes de la longueur de la tête et du corps (CC), le poids et la longueur condylobasale (LCB) de chaque classe d'âge, sont reportés dans le tableau I.

Tabl. I. — Valeurs moyennes (\bar{x}) et écart type (s) des variables longueur de la tête et du corps (CC), poids et longueur condylobasale (LCB), pour chaque classe d'âge relatif (I-VII). n = nombre d'individus.

Averages (\bar{x}) and standard deviation (s) of head and body length (CC), weight and condylobasal length (LCB) in different age classes (I-VII). n = sample size.

		CC	poids	LCB
I	\bar{x}	78.1	11.3	18.3
	s	9.0	4.5	0.8
	n	7	7	7
II	\bar{x}	90.4	16.4	12.9
	s	4.1	2.1	0.3
	n	14	14	14
III	\bar{x}	90.9	17.0	13.2
	s	4.4	2.5	0.2
	n	24	24	19
IV	\bar{x}	95.9	19.5	13.6
	s	3.6	2.6	2.4
	n	34	33	26
V	\bar{x}	98.3	20.7	14.0
	s	3.8	2.6	0.3
	n	48	45	40
VI	\bar{x}	99.0	21.3	14.3
	s	4.0	2.2	0.4
	n	47	46	39
VII	\bar{x}	102.4	22.9	14.8
	s	4.2	2.9	0.5
	n	30	30	28

III. RESULTATS ET DISCUSSION

1. *Activité sexuelle des mâles*

Les longueurs du testicule (LT) et de la vésicule séminale (LV) sont mises en relation avec l'âge de l'animal. Les valeurs de ces paramètres augmentent avec l'âge relatif (fig. 1). La LT, la LV et la longueur du testicule, par rapport à celle de la tête et du corps (LT/LV x 100) augmentent considérablement dans les premières classes d'âge (classes I-III). L'augmentation de ces variables s'atténue dans les classes d'âge suivantes.

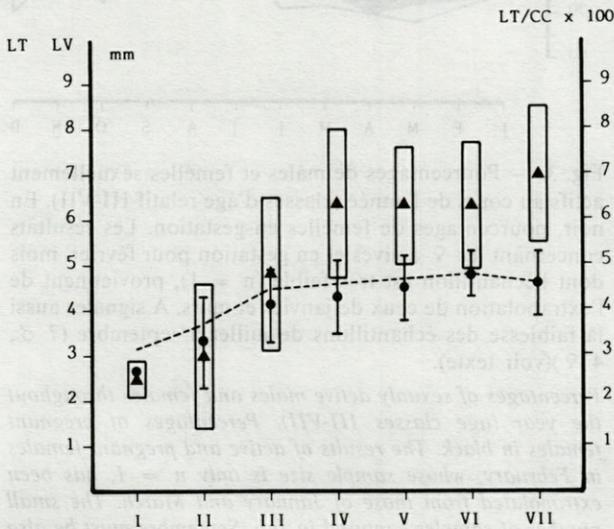


Fig. 1. — Représentation graphique de la longueur du testicule (LT), de la longueur de la vésicule séminale (LV) et du quotient LT/CC x 100 (----) en relation avec l'âge relatif. Les moyennes et les écart types des différentes LT (●) et LV (▲) de chaque classe d'âge sont représentés.

Graphic representation of testicle (LT) and seminal vesicle length (LV), and quotient LT/CC x 100 (----) in relation to age classes. The averages and standard deviations of LT (●) and LV (▲) from each age class are also represented.

Les mâles les plus précoces de la classe I atteignent la maturité puisque quelques individus présentent des spermatozoïdes : classe I : 50 % (n = 2), classe II : 44,4 % (n = 9); classe III : 86,7 % (n = 15); classe IV : 95,0 % (n = 20); classe V : 92,0 % (n = 25); classe VI : 100 % (n = 23); classe VII : 100 % (n = 17). La majorité des ♂ de la classe III sont actifs, et les LT et LV sont d'une valeur moyenne de 4,0 mm. Le pourcentage d'activité sexuelle (selon les critères signalés dans le chapitre de matériel et méthode), dans les différentes classes d'âge devient ainsi : classe I (0 %); classe II (11,1 %); classe III (60,0 %); classe IV (80,0 %); classe V (86,3 %); classe VI (95,7 %); classe VII (100 %).

La vésicule séminale et le testicule suivent le même mode de croissance. Cependant, la vésicule

atteint des valeurs relativement plus élevées à partir de la classe d'âge III. La taille du testicule des animaux de la classe VII diminue, tandis que celle de la vésicule augmente. Ce phénomène est peut-être à mettre en relation avec une diminution de l'activité sexuelle, chez les individus les plus vieux.

Les valeurs moyennes LT et LV ne présentent aucune tendance particulière si l'on compare les différents prélèvements mensuels.

2. *Activité sexuelle des femelles*

Il n'existe aucune donnée sur l'âge de la maturité sexuelle des ♀ de *M. duodecimcostatus*. *M. subterraneus* acquiert la maturité sexuelle à 8-9 semaines, selon Toschi (1965) ou à environ 3 mois, selon Schröpfer (1977). Dans ce travail, les premiers signes d'activité sexuelle (présence d'embryons et de macules cyanosées) ont été détectés dans la classe d'âge II et pourtant on peut dire que la maturité s'acquiert à cette classe d'âge relatif. Le pourcentage de ♀ gestantes augmente dans les classes d'âge IV-VI (Fig. 2).

Le nombre d'embryons visibles dans l'utérus, si l'on exclut les foetus avec symptômes de réabsorption, a été utilisé pour évaluer la taille des portées. 37 ♀ en gestation, porteuses de 74 embryons viables, ont été analysées. Deux ♀ ont été trouvées avec un seul embryon en état de réabsorption.

Le nombre d'embryons par portée varie de 1 à 4 avec pour valeur moyenne $2,0 \pm 0,8$. Les portées de 2 embryons sont les plus fréquentes. Les valeurs

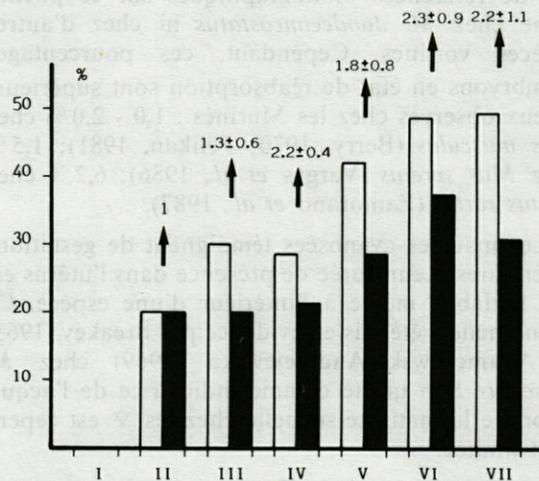


Fig. 2. — Pourcentages de femelles en gestation (□) et pourvus de macules (■), selon les classes d'âge. La taille moyenne des portées et l'écart type sont indiqués pour chaque classe d'âge.

Percentages of pregnant females (□) and females carrying placental scars (■) according to age classes. The average and standard deviation of the litter size for each age class are also shown.

obtenues par d'autres auteurs sont supérieures à celles-ci : dans les Pyrénées, à l'état sauvage ($\bar{x} = 2,2$, mode = 2, Vericad, 1970), en Catalogne ($\bar{x} = 2,7$, valeurs extrêmes = 1 et 5, Claramunt, 1976, $p < 0,01$, test T-Student) et dans le NO de l'Espagne ($\bar{x} = 3,0$ valeurs extrêmes = 2 et 4, Winking, 1976). Les résultats de ce travail sont aussi inférieurs à ceux obtenus avec des individus captifs ($\bar{x} = 2,7$ valeurs extrêmes = 1 et 4, Lefèvre 1966, $p < 0,01$; $\bar{x} = 2,4$, 1 et 3, Winking, 1976). Ceci coïncide avec la diminution du nombre d'embryons par portée, selon un gradient N-S, observée pour les espèces européennes de *Microtus* (Niethammer, 1972) malgré le comportement fouisseur particulier de *M. duodecimcostatus*.

La taille moyenne des portées ne varierait pas pendant un cycle annuel. Cependant, il sera nécessaire d'augmenter l'échantillon pour valider ultérieurement cette observation.

Le nombre d'embryons chez les Muridés est influencé par le poids de la mère ou par l'existence de mise-bas antérieures. Ceci explique la grande variation des tailles des portées recueillies dans la bibliographie. En général, les ♀ les plus âgées portent un nombre plus élevé d'embryons (Toschi, 1965; Berry, 1970; Pelikan 1981; Cheylan, 1982; Vargas *et al.*, 1986). Dans ce travail, on observe une tendance à l'augmentation de la taille de la portée en fonction de l'âge de l'individu (Fig. 2); ce phénomène est évident si l'on compare les ♀ les plus jeunes et les plus âgées.

Sept embryons, en état de régression, ont été analysés soit 8,6 % du total étudié, et concernent 6 portées (15,4 % des femelles gestantes). Il n'existe pas de références bibliographiques sur ce phénomène chez *M. duodecimcostatus* ni chez d'autres espèces voisines. Cependant, ces pourcentages d'embryons en état de réabsorption sont supérieurs à ceux observés chez les Murinés : 1,0 - 2,0 % chez *Mus musculus* (Berry, 1970; Pelikan, 1981); 1,5 % chez *Mus spretus* (Vargas *et al.*, 1986); 6,2 % chez *Rattus rattus* (Zamorano *et al.*, 1987).

Les macules cyanosées témoignent de gestations antérieures. Leur durée de présence dans l'utérus est très variable, même à l'intérieur d'une espèce. Ce phénomène a été mis en évidence par Breakey (1963) et Adamczewska-Andrzejewska (1969) chez *M. musculus*. Son utilité comme indicatrice de l'acquisition de la maturité sexuelle chez les ♀ est cependant limitée.

Les pourcentages de ♀ avec macules sont toujours inférieurs à ceux de ♀ en gestation (Fig. 2). 28 ♀ avec macules ont été observées (30,1 % des ♀ adultes) et le nombre moyen de macules par ♀ est de $2,2 \pm 1,0$.

Parmi les 74 embryons observés, 48 sont situés dans l'utérus droit et 26 dans le gauche. Cette différence est significative ($X^2 = 6,54$; $p < 0,05$).

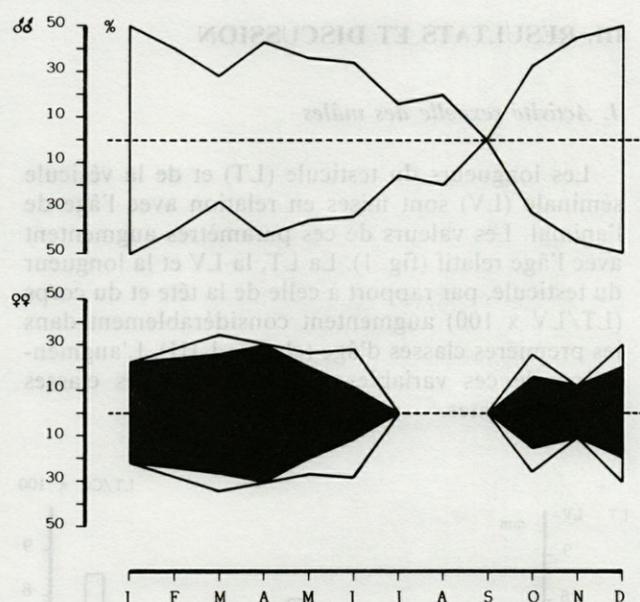


Fig. 3. — Pourcentages de mâles et femelles sexuellement actifs au cours de l'année (classes d'âge relatif III-VII). En noir, pourcentages de femelles en gestation. Les résultats concernant les ♀ actives et en gestation pour février, mois dont l'échantillon est très faible ($n = 1$), proviennent de l'extrapolation de ceux de janvier et mars. A signaler aussi la faiblesse des échantillons de juillet à septembre (7 ♂, 4 ♀) (voir texte).

Percentages of sexually active males and females throughout the year (age classes III-VII). Percentages of pregnant females in black. The results of active and pregnant females in February, whose sample size is only $n = 1$, has been extrapolated from those of January and March. The small number of samples captured in July-September must be also taken into account (7 ♂, 4 ♀) (see text).

Les pourcentages de réabsorption sont supérieurs dans l'utérus gauche (10,8 %, 7,7 % dans le droit). Cependant, la distribution des macules ne montre pas de différences significatives entre les 2 utérus ($X^2 = 0,58$; $p > 0,05$).

3. Période de reproduction

Les résultats sur la durée de la période de reproduction chez *M. duodecimcostatus* sont rares. Vericad (1970) trouve des ♀ en gestation dans les Pyrénées entre décembre et avril, tandis que Claramunt (1976) trouve des ♂ et des ♀ actifs tout au long de l'année en Catalogne. Selon cet auteur, 80 % des ♂ sont actifs toute l'année. Les ♀ présentent un pic d'activité en automne (84,0 %) et un minimum en hiver (49,0 %).

Les stratégies des autres espèces congénériques varient géographiquement. Niethammer (1982) trouve des ♀ actives toute l'année, avec un minimum entre juillet et octobre chez *Microtus subterraneus*, en Europe centrale. Saint Girons (1973b)

trouve en France, pour cette même espèce, une activité sexuelle entre mars et novembre, et entre le printemps et l'été chez *Microtus multiplex*.

Dans la zone d'étude, *M. duodecimcostatus* présente un cycle reproducteur saisonnier, marqué par une phase de diminution de l'activité de juin à novembre (Fig. 3). Le déficit de ♀ gestantes observées, de juillet à septembre, est peut-être dû à un échantillonnage trop faible (seulement 4 ♀ capturées) ne permettant pas de confirmer l'arrêt total de la reproduction en été.

Des ♂ actifs peuvent être observés toute l'année (Fig. 3). Par conséquent la durée de la période de reproduction est contrôlée par les ♀. Ce phénomène a été mis en évidence pour d'autres espèces de Muridés (voir : Breakey, 1963; Vargas *et al.*, 1986; Zamorano *et al.*, 1987).

L'indépendance vis-à-vis du milieu reconnue chez les espèces à mode de vie souterrain favorise l'existence d'une plus longue durée de la saison de reproduction; cependant, les conditions de milieu, défavorables en été, provoquent une diminution de la reproduction chez *M. duodecimcostatus*, qui peut aller jusqu'à un arrêt, plus ou moins prolongé.

4. Composition du peuplement selon l'âge et le sexe

La composition saisonnière du peuplement, selon l'âge, appelle quelques remarques. Pendant l'hiver, les individus des classes VI et VII sont les plus nombreux (69,4 %, n = 49). Les juvéniles (classe I-III) font une apparition importante en mars-juin (26,7 %, n = 142), quand le maximum de reproduction est atteint. A cette période disparaissent les individus les plus âgés (VI-VII) nés l'année précédente (fréquence de capture 3,5 %). La période juillet-octobre ne comportant qu'un faible échantillon (n = 20), toute conclusion à cet égard serait prématurée.

Sur 210 exemplaires étudiés, 53,3 % sont des ♂. Ces résultats coïncident avec la proportion théorique 1 : 1 ($X^2 = 0,87$; $p > 0,05$) et avec ceux de Winking (1976) pour d'autres peuplements ibériques.

REMERCIEMENTS — Les auteurs expriment ici leur reconnaissance à M. le D.A. Johnson de la Station Biologique Tour de Valat et à Mme M. Istria pour la révision du texte en français. La C.A.I.C.Y.T. a accordé une participation financière et matérielle : projet 1416/82.

REFERENCES

- ADAMCZEWSKA-ANDRZEJEWSKA K.A., 1969. Estimations of young born on the basis of placental scars count in the laboratory mouse. *Acta Theriol.*, 14 : 263-271.
- BERRY R.J., 1970. The natural history of the house mouse. *Fld. Stud.*, 3 : 219-262.
- BREAKEY D.R., 1963. The breeding season and age structure of feral house mouse populations near San Francisco Bay, California. *J. Mamm.*, 44 (2) : 153-167.
- CLARAMUNT T., 1976. Sobre la actividad sexual de *Pitymys duodecimcostatus* de Séllys-Longchamps, 1839, en Cataluña. *P. Dept. Zool.*, 1 : 47-54.
- CHEYLAN G., 1982. Les adaptations écologiques et morphologiques de *Rattus rattus* à divers environnements insulaires méditerranéens : étude d'un cas d'évolution rapide. D.E.A., 66 p.
- GOSALBEZ J., M.J. LOPEZ-FUSTER et M. DURFORT, 1979. Ein neues Färbungsverfahren für Hodenzellen von Kleinsäugetieren. *Säugetierkd. Mitt.*, 27 : 303-305.
- HERRERA C.M., 1973. Biometría y sistemática de *Pitymys duodecimcostatus* de Séllys-longchamps, 1839 (Mammalia, Rodentia) en el sur de España. *Arq. Mus. Boc.*, 4 (12) : 261-276.
- LEFEVRE C., 1966. Etude de la croissance en élevage de *Pitymys duodecimcostatus* de Séllys-Longchamps originaires du Gard. *Mammalia*, 27(1) : 111-118.
- NIETHAMMER J., 1972. Die Zahl der Mammal bei *Pitymys* und bei den Microtinen. *Bonn. Zool. Beitr.* 23 : 49-60.
- NIETHAMMER J., 1982. *Microtus duodecimcostatus* (de Séllys-Longchamps, 1839) : Mittelmeer-Kleinwühlmaus. In : Handbuch der Säugetiere Europas. II., Akademische Verlagsgesellschaft. Wiesbaden. 463-475.
- PELIKAN J., 1981. Patterns of Reproduction in the House Mouse. *Symp. zool. Soc. Lond.*, 47 : 205-229.
- RIVAS-MARTINEZ S., 1984. Pisos bioclimáticos de España. *Lazaroa*, 5 : 33-43.
- SAINT GIRONS M.C., 1973a. L'âge des Micromammifères dans le régime de deux rapaces nocturnes, *Tyto alba* et *Asio otus*. *Mammalia* 37(3) : 439-456.
- SAINT GIRONS M.C., 1973b. Les Mammifères de France et du Benelux. Ed. Doin, Paris, 481 p.
- SANS-COMA V., T. CLARAMUNT et J. GOSALBEZ, 1976. Die Mittelmeer-Kleinwühlmaus, *Pitymys duodecimcostatus* (de Séllys-Longchamps, 1839), in der Ernährung der Schleiereule (*Tyto alba*) in katalonien (Spanien). *Säugetierkd. Mitt.*, 24 (1) : 77-79.
- SCHRÖPFER R., 1977. Die postnatale Entwicklung der Kleinwühlmaus, *Pitymys subterraneus* de Séllys-Longchamps, 1836 (Rodentia, Cricetidae). *Bonn. Zool. Beitr.*, 28 : 249-268.
- SORIGUER R.C. et J.A. AMAT, 1980. On the Structure and Function of the Burrows of the Mediterranean vole (*Pitymys duodecimcostatus*). *Acta Theriol.*, 25 (21) : 268-270.
- TOSCHI A., 1965. Fauna d'Italia. vol. VII. Mammalia. Ed. Calderini, Bologna, 647 p.
- VARGAS J.M., L.J. PALOMO, M. ESPAÑA, A.C. DURAN et V. SANS-COMA, 1986. Über die Geschlechtsfähigkeit der ♀, und die Populationstruktur von *Mus spretus* Lataste, 1883 in Südspanien. *Z. angewandte Zool.*, 73 : 219-229.

VERICAD J.R., 1970. Estudio faunístico y biológico de los Mamíferos montaraces del Pirineo. *Publ. Cent. pir. Biol. Exp.*, 4 : 1-231.

WINKING H., 1976. Karyologie und Biologie der beiden iberischen Wühlmausarten *Pitymys mariae* und *Pitymys duodecimcostatus*. *Z. zool. Syst. Evolut. forsch.*, 14 (2) : 104-129.

CHEYLAN G., 1982. Les adaptations écologiques et morphologiques de *Rattus norvegicus* à divers environnements maritimes méditerranéens : étude d'un cas d'évolution rapide. D.E.A. de p.

GOSALBEZ, M.J. LOPEZ-FUSTER et M. DURFORT, 1979. Ein neues Färbungsverfahren für Hodenzellen von Kleinsäugetieren. *Zoologischer Anz.*, 27 : 303-305.

HERRERA C.M., 1973. Biometría y sistemática de *Pitymys duodecimcostatus* de Silesio-Langschamp, 1839 (Mammalia, Rodentia) en el sur de España. *Act. Mus. Zool.*, 4 (12) : 261-276.

LEPÉVRE C., 1966. Etude de la croissance en élevage de *Pitymys duodecimcostatus* de Silesio-Langschamp, origines du Nord. *Mammalia*, 30(1) : 111-118.

NIETHAMMER J., 1973. Die Zahl der Mammal bei *Pitymys* und bei den Nistkasten. *Bonn. Zool. Bot.*, 31 : 49-60.

NIETHAMMER J., 1982. *Mitovus duodecimcostatus* (de Silesio-Langschamp, 1839) : Mammal-Kleinsäugetier. In: *Handbuch der Säugetiere Europas*, H. Adams, 2. Aufl., 443-472.

PELKA J., 1981. Patterns of Reproduction in the House Mouse. *Evolution*, 35(4) : 505-529.

RIVAS-MARTINEZ S., 1984. *Pitymys duodecimcostatus* de España. *Luzon*, 2 : 33-43.

SAINT-GIRONS M.C., 1973. L'âge des Mammifères dans le régime de deux espèces nocturnes. *Yves et alia* et *Acta Mus. Mammalia*, 1973.

SAINT-GIRONS M.C., 1973b. Les Mammifères de France et du Benelux. Ed. Donn, Paris, 481 p.

SANS-COMA V. T. CLARAMUNT et J. GOSALBEZ, 1976. Die Mittelmeer-Kleinsäugetier *Pitymys duodecimcostatus* (de Silesio-Langschamp, 1839), in der Ernährung der Schiefer (Type) und in Katalonien (Spanien). *Zoologischer Anz.*, 24 (1) : 71-79.

SCHRÖPFER R., 1977. Die postnatale Entwicklung der Kleinsäugetier *Pitymys duodecimcostatus* de Silesio-Langschamp, 1839 (Rodentia, Cricetidae). *Bonn. Zool. Bot.*, 35 : 249-268.

SORIGUER R.C. et J.A. AMAT, 1980. On the Structure and Function of the Burrows of the Mediterranean vole (*Pitymys duodecimcostatus*). *Acta Theriol.*, 25 (2) : 268-270.

TOSCHI A., 1966. Fauna d'Italia, vol. VII. Mammalia. Ed. Calderini, Bologna, 847 p.

VARGAS J.M., L.J. PALOMO, M. ESPARZA, A.C. DURAN et V. SANS-COMA, 1986. Über die Geschlechtsstigkeit der ♀, und die Populationsstruktur von *Pitymys duodecimcostatus* (Lacépède, 1809) in Südspanien. *Z. angewandte Zool.*, 33 : 219-229.

ZAMORANO E., J.M. VARGAS et L.J. PALOMO, 1987. Estrategias de la reproducción de *Rattus rattus* Linnaeus, 1758 en el sur de la Península Ibérica. In : *Mamíferos y Helmintos - homenaje al Prof. Dr. Dr. Hermann Kahmann en su 81 aniversario*, Ed. Ketres, Barcelona : 99-110.

Reçu le 19 mai 1987; received May 19, 1987
 Accepté le 15 juillet 1987; accepted July 15, 1987

L'indépendance vis-à-vis du milieu reconnue chez les espèces à mode de vie souterrain favorise l'existence d'une plus longue durée de la saison de reproduction; cependant, les conditions de milieu, défavorables en été, provoquent une diminution de la reproduction chez *M. duodecimcostatus* qui peut aller jusqu'à un arrêt plus ou moins prolongé.

4. Composition du peuplement selon l'âge et le sexe

La composition saisonnière du peuplement, selon l'âge, appelle quelques remarques. Pendant l'hiver, les individus des classes VI et VII sont les plus nombreux (69,4% n = 49). Les juvéniles (classes I-III) font une apparition importante en mars-juin (26,7% n = 14), quand le maximum de reproduction est atteint. A cette période disparaissent les individus les plus âgés (VI-VII) dès l'année précédente (fréquence de capture 3,2%). La période juillet-octobre ne comportant qu'un faible échantillon (n = 20), toute conclusion à cet égard serait prématurée.

Sur 210 exemplaires étudiés, 53,3% sont des ♀. Ces résultats coïncident avec la proportion théorique 1 : 1 (X² = 0,87; p > 0,05) et avec ceux de Winking (1976) pour d'autres peuplements ibériques.

REMERCIEMENTS — Les auteurs expriment ici leur reconnaissance à M. le D.A. Johnson de la station Biologique Tour de Valat et à Mme M. Istra pour la révision du texte en français. La C.A.I.C.Y.T. a accordé une participation financière et matérielle; projet 1416/83.

REPERENCES

ADAMCZEWSKA-ANDRZEJEWSKA K.A., 1969. Estimation of young born on the basis of placental scars count in the laboratory mouse. *Acta Theriol.*, 14 : 263-271.

EPIGENETICAL CHANGES IN *CAPITELLA* (POLYCHAETA, CAPITELLIDAE) IN THE ENSENADA DE LOURIZAN (NW SPAIN)

M. PLANAS* and J. MORA**

* Instituto de Investigaciones Marinas, CSIC, Eduardo Cabello, 6, 36208 Vigo, Spain
** Departamento de Biología Animal, Facultad de Biología, Universidad de Santiago de Compostela, 15706 Santiago de Compostela, Spain

CAPITELLA
CHANGEMENTS EPIGÉNÉTIQUES
MORPHOLOGIE

RÉSUMÉ — La présence de différentes formes thoraciques chez *Capitella* rend l'identification de ces espèces difficile parce que le nombre de sétigères avec des soies capillaires intervient dans la taxonomie. L'identification peut être plus facile quand les changements du thorax au cours du temps sont bien connus. Des exemplaires de *Capitella* ont été obtenus à partir de l'échantillonnage mensuel (Déc.1981-Déc.1983) de 3 stations intertidales à Ensenada de Lourizán (NO Espagne). La zone est très polluée par les rejets de sous-produits d'une usine de pâte à papier et de chlorure de sodium. Morphologiquement, les Vers ont été identifiés comme des *C. capitata* (Fabricius). Les différentes morphologies thoraciques observées sont probablement la conséquence de changements épigénétiques. La séquence du développement thoracique est décrite; la plupart des individus sont sexuellement matures quand ils ont au moins 4 sétigères portant des soies capillaires (aprox. 2,5 mm de longueur thoracique).

CAPITELLA
EPIGENETICAL CHANGES
MORPHOLOGY

ABSTRACT — The presence of different thoracic types in *Capitella* makes difficult identification of their species because the taxonomy is mainly based on the number of setigers with capillary setae. Identification might be easier knowing the thoracic changes during the life of this polychaete. Specimens of *Capitella* were collected from 25 monthly samples (Dec. 1981-Dec. 1983) at 3 intertidal sandy stations in the Ensenada de Lourizán (NW Spain). The area was highly polluted by a pulp and chlorine-soda industrial complex. Individuals were morphologically identified as *C. capitata* (Fabricius). The different thoracic morphologies observed are probably a consequence of epigenetic changes. Sequential thoracic development has been described and it was found that possibly most individuals attained the sexual maturity when they had at least 4 setigers with capillary setae (aprox. 2.5 mm in thoracic length).

INTRODUCTION

The first problem in the study of *Capitella* species is taxonomic. This genus was described by Fabricius in 1780 and now is very complex. Their individuals are cosmopolites and they are generally used as pollution indicators. The most important morpho-

logical aspect in *Capitella* is the distribution of the setae in the thorax. Capillary setae are supported by the first thoracic setigers while the others carry hooded hooks. The identification of the species of this genus is difficult because of morphological changes during growth. Warren (1976a) differentiated up to 8 species and Wu (1964) up to 7. Both of

them based the identifications on morphological criteria.

For a survey on the macrobenthic dynamics of the Ensenada de Lourizán (NW Spain) (Mora *et al.*, in press; Planas and Mora, a,b in press), individuals of *Capitella* were collected. A regular sequence of epigenetical changes in the thorax was established from a morphological study.

MATERIAL AND METHODS

The individuals were collected from monthly samples (Dec. 1981 to Dec. 1983) on the intertidal sandy bottom in the Ensenada de Lourizán (NW Spain). A sample of 1,156 cm² (30 liters) was monthly taken using a shovel at 3 intertidal stations affected in a different way by the organic pollution of a wood pulp and chlorine-soda factory. The samples were washed and sieved (1mm) and the remaining fauna was anesthetized and preserved in formalin (4%). This study is part of another more important concerning the macrobenthos in Lourizán and this is why we used 1mm mesh. This implies that the youngest individuals will pass through the mesh,

but we consider that this information is wide enough to follow the morphological evolution of the thorax.

Thoracic lengths of 2,168 individuals were measured with a Nikon Labophot microscope (0.1 mm of precision) and the thorax types were classified as follows : aC-bM-cH, with :

- aC : a number « a » of setigers (neuro and notopodia) with only capillary setae (C),
- bM : a number « b » of mixed (M) setigers (capillary setae and hooded hooks),
- cH : a number « c » of setigers only with hooks (H) (genital setae included).

Individuals were considered as matures when gametocytes were present in the coeloma.

RESULTS

All individuals have 9 thoracic segments, all setigers; the first 3 with capillary setae and the last 2 with hooded hooks, substituted in the notopodia of the males by genital setae. In other setigers both capillary setae and hooded hooks can appear mixed or not.

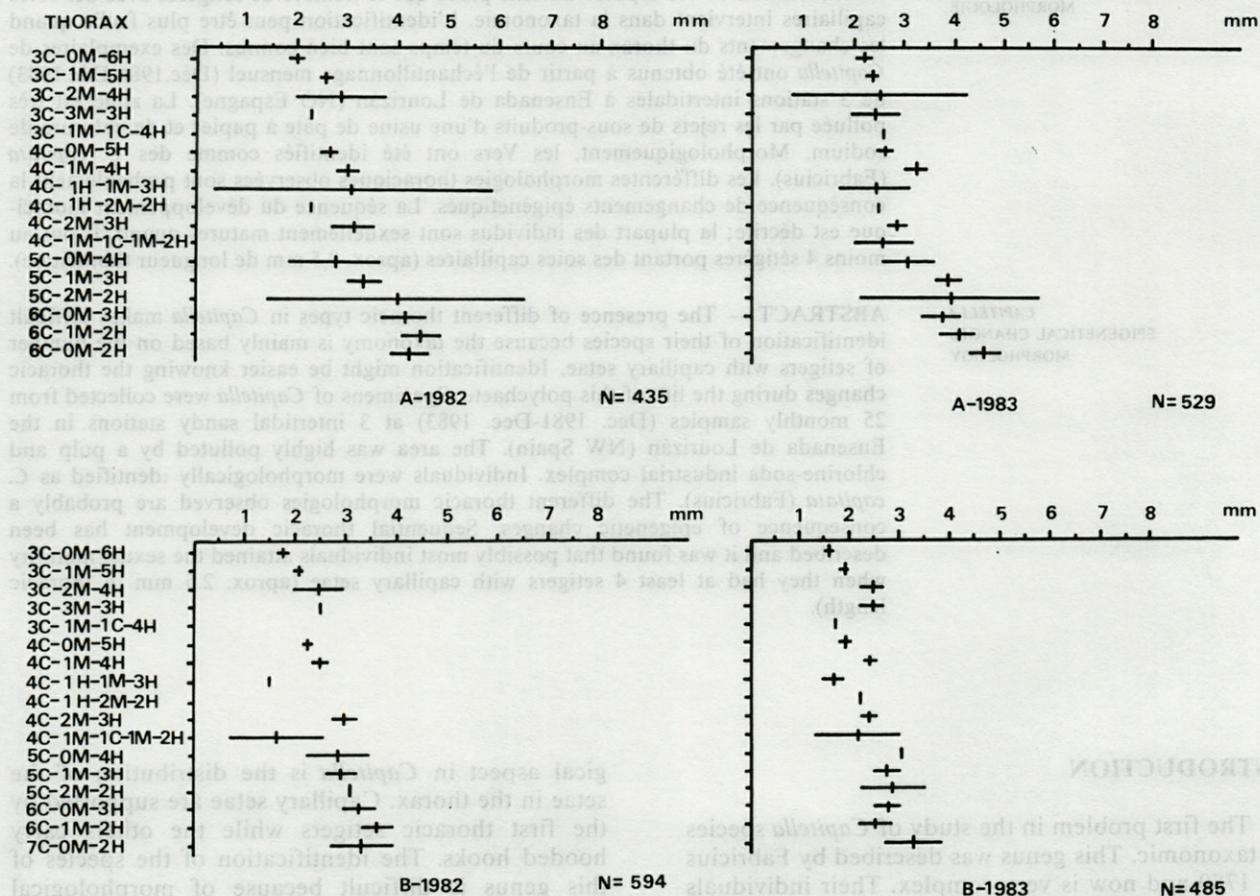


Fig. 1. — Relationship between thoracic lengths and thorax morphologies at stations A and B (confidence limits : 95 %).

Figure 1 shows all 17 thorax types observed; some isolated cases of atypical morphologies were also observed (they included deformations like the presence of setigers with 2 or 3 setal insertions instead of 4).

The simultaneous presence of oocytes and genital setae was never observed, consequently all the individuals with such setae were considered as males.

In Figure 1 a positive relationship between thoracic length and types can be seen (in some thorax types the confidence limits of mean are high because of their low frequency).

Therefore, the individuals studied have a clear tendency to substitute capillary setae in the thoracic setigers for hooded hooks as the worms age and growth, changing from stage 3C (3C-0M-6H), in the youngest individuals, to the stage 7C (7C-0M-2H), in the oldest at station B. We have noticed a lower diversity of types at station C, probably due to the small size of the sample.

Some of the morphologies recorded are rare and represent only deformations or ephemeral transition

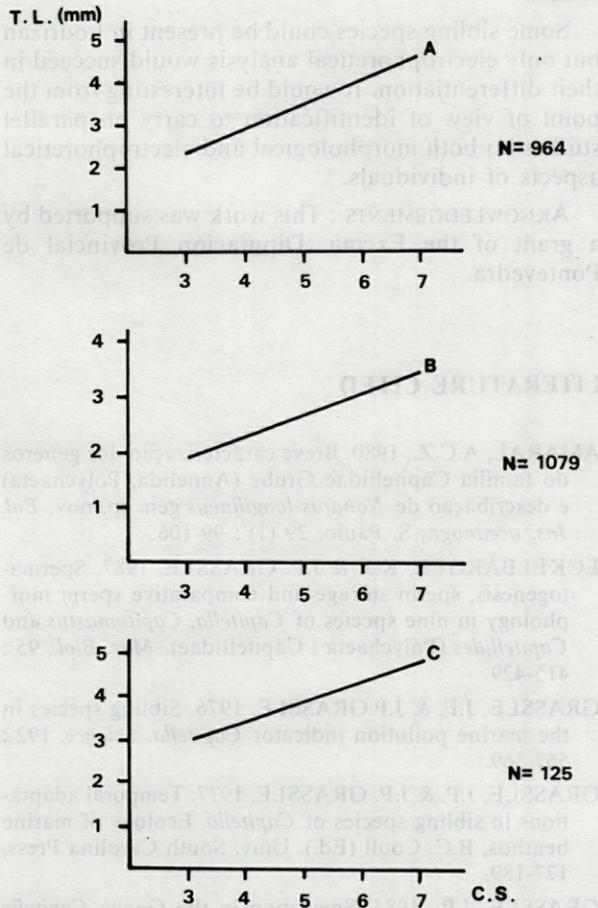


Fig. 2. — Relationship between thoracic lengths (T.L.) and number of setigers with only capillary setae at stations A, B and C (see the regression lines in the text).

stages from one stage to another (i.e. 3C-1M-1C-4H).

The relationship between number of setigers carrying only capillary setae (x) and thoracic length (y) was established as follows (Fig. 2) :

Station A $y = 0.562x + 0.654$; $n = 964$ ($p < 0.01$)

Station B $y = 0.391x + 0.754$; $n = 1079$ ($p < 0.01$)

Station C $y = 0.460x + 1.638$; $n = 125$ ($p < 0.01$)

The data show lower thoracic length values at station B, where stage 7C was attained at smaller size than at stations A and C, the latter having the greatest size.

Sexual dimorphism and maturity were observed from 2 mm of thoracic length. At this stage both males and females had 5-7 setigers with capillary setae, but sometimes they had only 4 or 3.

Figure 3 shows that the proportion of individuals carrying eggs in brood tubes is equivalent to the percentage of individuals in the stages 5C, 6C or 7C. This percentage of individuals carrying eggs is specially high in March 1982 and in January, February, July and September 1983. From December 82 to May-83 the salinity decreased (occasionally below 10ppm). This could be one of the reasons why recruitment is not detected and population density decreases (Planas, 1986). Consequently the proportion of worms carrying eggs is maintained at low levels.

One month after the detection of a high number of mature worms the percentage of young individuals (stage 3C) increases. Therefore, the time required for an egg to develop into a young worm may be 2-4 weeks. Following this argument, 3 months are required for a young worm to reach the stages 6C or 7C (see Figure 3B).

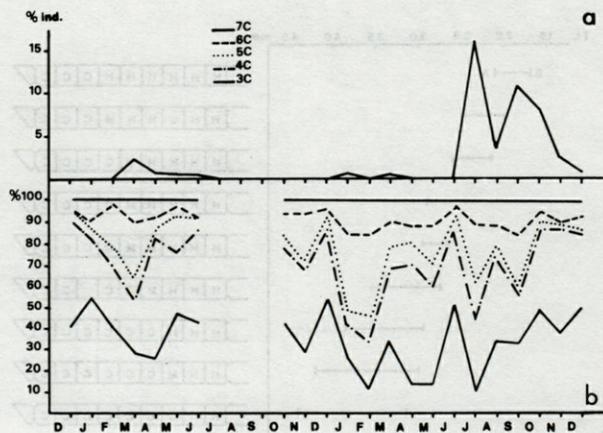


Fig. 3. — a, percentage of mature individuals at the station A; b, cumulative percentage of the different thoracic stages at station A.

DISCUSSION

The collected worms were identified as *C. capitata*. This species has been subdivided into several species, subspecies or types (Warren, 1976a; Amaral, 1980). According to both life history and electrophoretic studies this species is a mixture of at least six sibling species (Grassle and Grassle, 1976). The individuals belong probably to the subspecies *C. capitata capitata* (Warren, 1976a), adults having capillary setae in setigers 1 to 6 followed by a segment with several setae distributions. The females have hooded hooks in setigers 8 and 9. This setigers are modified in the notopodia of males as genital setae.

The most frequent thoracic morphologies are shown in Figure 4. An individual reaches a full reproduction capacity when it has attained a thoracic length equivalent to the stage 4C or 5C. 75 % of the mature females found in this study were bigger than 2.5 mm in thoracic length. This agrees with Tsutsumi and Kikuchi (1984), who observed sexual dimorphism in individuals bigger than 10 mm in total length.

Moreover, almost all the individuals longer than 10-15 mm were mature. According to Planas (1986) individuals of these lengths have a thorax length of 2.0-2.5 mm.

Young worms were not detected after a scarcity of old individuals. Therefore a population will increase if a minimum presence of worms with that characteristic (3-3.5 mm of thorax) exists.

From the temporal development of different thoracic stages in figure 3 the age of worms in stage 7C could be estimated around 12-16 weeks considering that we detect young individuals when they are 2-4 months old.

These results agree with those of Tsutsumi and Kikuchi (1984) who indicated that first maturity

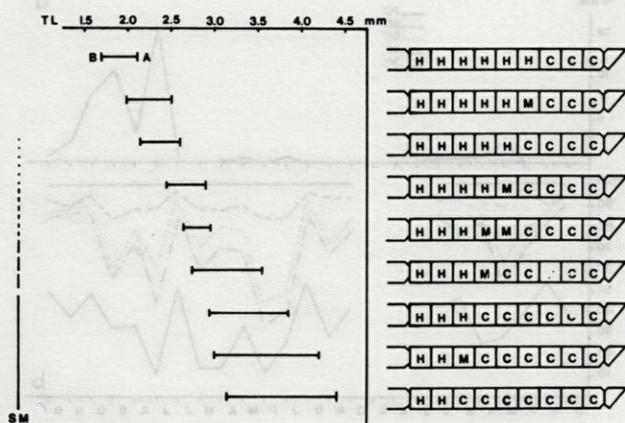


Fig. 4. — Mean thoracic lengths (TL) of *C. capitata* in the stations A and B for the most frequent thoracic morphologies. SM : presence of sexual maturity.

occurred 3-4 months after recruitment in nature and after 46-48 days in the laboratory at 12.6-17°C and 31-34 days at 16.4-22°C. Warren (1976b) pointed out that worms with 1.13 and 4 mm of thoracic length are 2 and 7-8 months old respectively, but according to the Japanese authors these values are overestimated.

Grassle (1984) and Whitlatch and Zajac (1985) observed in *C. capitata* type I a generation time of 30-40 days and a planktonic phase of several hours. Therefore our individuals collected were around 1 month old.

The changes in thoracic morphology with age increase the difficulty in identifying species. Difficulties increase when new species are established using electrophoretic analysis. Grassle and Grassle (1976, 1977) studied 8 allozyme loci and distinguished 6 species in the *C. capitata* group with slight morphological differences between them, but with a clear separation in their life history and reproductive patterns. Nevertheless the knowledge of the epigenetic changes and the studies based on other morphological characters of individuals, such as the study of Eckelberger *et al.* (1987) on sperm morphology, will provide useful information for identification.

Some sibling species could be present in Lourizán but only electrophoretic analysis would succeed in their differentiation. It would be interesting from the point of view of identification to carry on parallel studies on both morphological and electrophoretic aspects of individuals.

ACKNOWLEDGEMENTS : This work was supported by a grant of the Excm. Diputación Provincial de Pontevedra.

LITERATURE CITED

- AMARAL, A.C.Z., 1980. Breve caracterização dos generos da familia Capitellidae Grube (Annelida, Polychaeta) e descrição de *Nonatus longilineus* gen. sp. nov. *Bol. Ins. oceanogr.*, S. Paulo, 29 (1) : 99-106.
- ECKELBARGER, K.J. & J.P. GRASSLE, 1987. Spermatogenesis, sperm storage and comparative sperm morphology in nine species of *Capitella*, *Capitomastus* and *Capitellides* (Polychaeta : Capitellidae). *Mar. Biol.*, 95 : 415-429.
- GRASSLE, J.F. & J.P. GRASSLE, 1976. Sibling species in the marine pollution indicator *Capitella*. *Science*, 192 : 567-569.
- GRASSLE, J.P. & J.P. GRASSLE, 1977. Temporal adaptations in sibling species of *Capitella*. Ecology of marine benthos, B.C. Coull (Ed.). Univ. South Carolina Press, 177-189.
- GRASSLE, J.P., 1984. Speciation in the Genus *Capitella* (Polychaeta, Capitellidae). *Fortschritte der Zoologie*, 29 : Polychaete Reproduction, Fischer-Verlag, Stuttgart, 293-298.

- MORA, J., M. PLANAS & R. SILVA. Impacto de la contaminación orgánica en la ensenada de Lourizán (PROYECTO ESCORP). I- El medio físico y la macrofauna bentónica. *Cah. Biol. Mar.* (in press).
- PLANAS, M., 1986. Dinámica de las poblaciones de la macrofauna bentónica intermareal de la Ensenada de Lourizán - Ría de Pontevedra. Ph.D. dissert., Univ. de Santiago de Compostela, 533 p.
- PLANAS, M. & J. MORA (a). Impacto de la contaminación orgánica en la ensenada de Lourizán (PROYECTO ESCORP). III - Aspectos cuantitativos de la dinámica poblacional del macrobentos. *Thalassas*. (in press).
- PLANAS, M. & J. MORA (b). Impacto de la contaminación orgánica en la ensenada de Lourizán. IV - Estructura trófica del macrozoobentos. *Thalassas*. (in press).
- TSUTSUMI, H. & T. KIKUCHI, 1984. Study of the life history of *Capitella capitata* (Polychaeta : Capitellidae) in Amakusa, South Japan, including a comparison with other geographical regions. *Mar. Biol.*, 80 : 315-321.
- WARREN, L.M., 1976a. A review of the Genus *Capitella* (Polychaeta, Capitellidae). *J. Zool.*, 180 : 195-209.
- WARREN, L.M., 1976b. A population study of the polychaete *Capitella capitata* at Plymouth. *Mar. Biol.*, 38 : 209-216.
- WHITLATCH, R.B. & R.N. ZAJAC, 1985. Biotic interactions among estuarine infaunal opportunistic species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 21 : 299-311.
- WU, B.L., 1964. Subspecific differentiation and ecological characteristics of *Capitella capitata* (Fabricius, 1780) (Polychaeta, Capitellidae). *Oceanol. Limnol. Sin.*, 6 : 266- 271.
- Reçu le 9 octobre 1987; received October 9, 1987
 Accepté le 23 février 1989; accepted February 23, 1989

Herrn Cagnan
 Bat. IV R3 - Porte 309
 118 route de Narbonne
 31062 Toulouse-cédex
 Tél. : 61 57 56 46

**U.F.R. DES SCIENCES DE LA VIE
ET DE LA TERRE
LABORATOIRE DES ARTIGUES**

Le laboratoire des Artigues a pour vocation d'accueillir des enseignants et des chercheurs désirant entreprendre ou poursuivre des travaux dans les divers domaines où une activité de terrain s'avère indispensable (écologie, botanique, hydrobiologie, entomologie, géologie...).

La station est située dans les Pyrénées Centrales, à 7 km de Bagnères de Luchon et à 1 000 m d'altitude sur l'ancienne route de l'Hospice de France, en surplomb de la Vallée de la Pique; elle se trouve donc voisine de l'arboretum de Jouéou.

Le climat général est assez froid et l'ensoleillement faible par suite de l'encassement de la Vallée. La station est normalement accessible de mai à octobre, les conditions climatiques rendent l'accès et le séjour difficiles en hiver.

Le bâtiment se compose de 3 chambres, un coin cuisine, une salle d'eau (douche chaude). Il est équipé d'un chauffage central. Une grande salle agrémentée d'une cheminée constitue une salle de

réunion très agréable. Au sous-sol, deux pièces équipées de paillasses peuvent faire office de laboratoires.

La capacité d'accueil est de l'ordre de 10 à 15 personnes avec possibilité de camper à proximité immédiate pendant la période estivale.

Ce site peut aussi accueillir de petites colloques ou séminaires, des stages d'étudiants... ou être le cadre idéal pour le chercheur désireux de s'isoler quelque temps pour une réflexion ou la rédaction d'un travail.

Il est ouvert aussi bien à des membres de l'U.P.S. qu'à des personnes d'autres établissements.

Pour tous renseignements complémentaires, s'adresser à :

Henri Cagniant
Bât. IV R3 — Porte 309
118, route de Narbonne
31062 Toulouse cédex
Tél : 61 55 76 46

CYCLE BIOLOGIQUE ET FONCTIONNEMENT OVARIEN DE *SITONA DISCOIDEUS* GYLLENHAL (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE) DANS LE SUD DU MAROC

*Biological cycle and ovarian functioning of Sitona discoideus Gyllenhal
(Coleoptera, Curculionidae) in southern Morocco*

C. HERBAUT (1), A. AIT EL KOCH (2) et J.Y. LE GALLO (2)

(1) Université de Lille I, Laboratoire de Biologie Animale,
59655 Villeneuve d'Ascq Cédex, France

(2) Faculté des Sciences, Département de Biologie,
Bd de Safi, B.P. S-15, Marrakech, Maroc

COLEOPTERA
SITONA DISCOIDEUS
MAROC
CYCLE ANNUEL
ACTIVITE OVARIENNE

RÉSUMÉ — L'analyse des variations de densité des populations de chacun des stades de *S. discoideus* dans le sud marocain, pendant près de deux années, permet d'établir un cycle annuel pour l'espèce dans la région d'étude. L'émergence des adultes s'effectue au printemps. La ponte ne débute qu'après l'été et s'étend jusqu'au printemps suivant; les œufs sont pondus dans la couche superficielle du sol. Les premières larves sont trouvées en décembre; elles demeurent dans le sol, de même que les nymphes, à l'abri des gelées nocturnes hivernales. Le cycle est comparé à celui qui a été décrit pour la même espèce en Nouvelle Zélande. Le degré d'infestation des luzernières des stations présahariennes (Achouria, Zagora, Er-Rachidia) est toujours beaucoup plus élevé que celui qui est observé du nord de l'Atlas (Marrakech). L'activité ovogénétique est maximale en automne; elle est ralentie pendant l'hiver et s'annule au début du printemps. La fécondité moyenne annuelle a été établie. La vie imaginaire semble durer de 12 à 14 mois.

COLEOPTERA
SITONA DISCOIDEUS
MOROCCO
ANNUAL LIFE-CYCLE
OOGENETIC ACTIVITY

ABSTRACT — Analyzing changes in population densities of different stages of *S. discoideus* in southern Morocco for two years led us to propose a life-cycle for this species in the area studied. New adults emerge in spring. Egg-laying starts in late summer and lasts till following spring. Eggs are laid in the surface soil (a few cm depth). Hatching begins in December but larvae and pupae spend winter in the soil and thus avoid night frost. This cycle is compared to that one established in New-Zealand for the same species. Infestation in lucern fields is much higher at presaharian stations (Achouria, Zagora, Er-Rachidia) than at those we observed at the north-atlasiian stand (Marrakech). Oogenetic activity is at its highest in autumn. It decreases in winter and stops in early spring. The average fecundity has been established. Imaginal life seems to last from 12 to 14 months.

INTRODUCTION

La luzerne est largement cultivée dans les oasis présahariennes du Sud marocain, en raison de ses qualités fourragères et du climat favorable qu'elle rencontre dans ces régions. Toutefois, sa densité en palmeraies irriguées favorise la prolifération de

ravageurs, parmi lesquels *Sitona discoideus* est de première importance, compte tenu du niveau de ses populations, de sa présence quasi permanente et des attaques sur les racines (larves) et sur le feuillage (adultes).

La répartition géographique de *S. discoideus* a été établie au Maroc (Aeschlimann, 1975a; Toutain,

1977); son incidence sur les récoltes a été soulignée (Aeschlimann, 1978). Le cycle biologique de *S. discoideus* a été décrit en région paléarctique (Müller, 1963; Aeschlimann, 1984) et en Nouvelle-Zélande (Goldson *et al.*, 1984).

Le cycle de cette espèce est étudié dans le milieu sud-atlasique afin de mieux le comprendre, et parallèlement, le fonctionnement ovarien, par l'observation des variations morphométriques.

MATERIEL ET METHODES

Stations de récolte

Les échantillons ont été collectés dans 4 stations : 3 stations agronomiques situées au sud de l'Atlas (Zagora, Er-Rachidia, Achouria) et la 4e au nord de l'Atlas, près de Marrakech, pour comparaison (Fig. 1).

Echantillonnages

L'étude s'est déroulée d'octobre 84 à juin 86. Les adultes ont été récoltés au filet-fauchoir, méthode relativement fiable pourvu que la luzerne ait une hauteur d'au moins 10 cm et que les mouvements soient répétés d'une façon standardisée (Aeschlimann, 1978). Les individus sont dénombrés à chaque récolte puis expédiés au laboratoire pour les études ultérieures.

La plupart des larves se trouve dans les 15 cm superficiels du sol. Aussi, pour le dénombrement des larves, nymphes et adultes hypogés, 25 cubes de sol de 20 x 20 cm en surface et 15 cm de profondeur sont extraits au hasard, chaque mois et dans chacune des 4 stations. Les spécimens sont séparés du sol, soigneusement émiétés sur une surface blanche. Les larves du premier stade peuvent échapper à l'observation, non seulement du fait de leur taille réduite, mais parce qu'elles peuvent se trouver dans les nodosités de la luzerne.

Les œufs de *Sitona* se trouvent à faible profondeur. Afin de déterminer l'épaisseur de sol à analyser, nous avons étudié la répartition verticale des œufs dans le sol. Le test s'est déroulé en novembre 84, à la station d'Achouria. Trois couches de sol ont été décapées successivement sur 5 surfaces de 1 m² chacune : de 0 à 1 cm, de 1 à 4 cm et de 4 à 15 cm. Le tableau I résume les résultats. Il montre clairement que l'analyse du premier cm de sol est tout à fait suffisante.

La séparation des œufs du sol a été effectuée selon la méthode d'Aeschlimann (1975b), c'est-à-dire après lavages soigneux au travers de filtres calibrés, suivis de flottaison sur eau salée. Une fois collectés, les œufs sont comptés sous la loupe binoculaire.

Tabl. I. — Répartition verticale des œufs de *S. discoideus* dans le sol (station d'Achouria, nov. 84).

Vertical distribution of S. discoideus' eggs in the soil.

Numéro de la surface	Profondeurs		
	0 à 1 cm	1 à 4 cm	4 à 15 cm
1	2400 (86,80%)	365 (13,20%)	0
2	2460 (86,02%)	400 (13,98%)	0
3	2130 (86,87%)	322 (13,13%)	0
4	2730 (86,67%)	420 (13,33%)	0
5	2430 (86,57%)	377 (13,43%)	0
Moyennes	2430 (86,58%)	376,8 (13,42%)	0

Les valeurs numériques obtenues pour chaque stade ont été converties en $\log(n+1)^2$, généralisation de la loi de Taylor (Frontier, 1973) ce qui nous a permis d'établir des graphes lisibles.

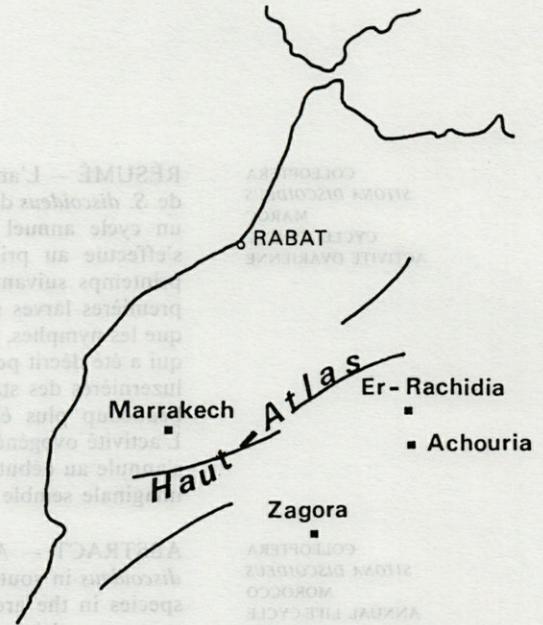


Fig. 1. — Situation géographique des différentes stations de récolte : 1/100 000 000.

Geographical situation of the different sampling stations : 1/100 000 000.

Variations morphométriques de l'ovaire

L'ovaire de *S. discoideus* est constitué de 2 paires d'ovarioles, de taille très voisine. Le volume réduit de l'ovaire entraînant d'importantes erreurs à la pesée, nous avons préféré mesurer les dimensions de l'organe.

Des femelles de *S. discoideus*, capturées dans les différentes stations, sont rapidement amenées au laboratoire pour examen. Après extirpation de

l'ovaire dans le liquide de Ringer, les 4 ovarioles sont étalés à l'aide d'une aiguille afin de rendre apparentes les différentes parties de l'appareil génital. Les mensurations suivantes sont relevées, sous la loupe, à l'aide d'un micromètre oculaire : longueur totale de l'ovariole (filament terminal excepté), longueur et diamètre du germarium. Pour chaque individu, la valeur retenue correspond à la moyenne des valeurs mesurées pour les 4 ovarioles. Oocyttes en vitellogénèse (reconnaissable à leur couleur blanc laiteux à jaunâtre) et oocytes mûrs dans les oviductes sont dénombrés. 30 femelles sont examinées chaque mois, d'octobre 84 à novembre 85 inclus.

La moyenne des valeurs obtenues est établie pour chaque lot mensuel. De plus, pour la longueur de l'ovariole, sont calculés l'écart-type, la variance et l'erreur standard sur la moyenne. La signification des différences observées entre les moyennes est donnée par l'écart-réduit ou par le test t, quand l'effectif des populations est faible (cas de 2 populations au sein d'un même lot mensuel).

Fécondité de *S. discoideus*

Une analyse expérimentale de la fécondité moyenne des femelles de *S. discoideus* a été menée au laboratoire, sur des femelles émergeant en avril 85. Elles sont élevées isolément puis, fin août, associées à des mâles fraîchement récoltés dans la nature; 50 couples sont placés dans des boîtes de Petri et alimentés régulièrement sous conditions contrôlées ($24 \pm 1^\circ\text{C}$; humidité relative : 65 %; photopériode : 12/12). La ponte est prélevée quotidiennement.

RESULTATS

A. Cycle biologique

L'infestation est toujours plus élevée à Achouria, où les valeurs observées sont généralement doubles de celles des autres stations sud-atlasiques et 20 fois plus importantes qu'à Marrakech (Fig. 2, Tabl. II).

Les œufs apparaissent début décembre. Leur nombre s'accroît rapidement et demeure élevé jusqu'en décembre; il décroît lentement en février, mais brutalement en mars, et s'annule fin mars-début avril.

Les larves apparaissent fin décembre. Elles sont rencontrées le plus fréquemment en mars et disparaissent en avril.

Les nymphes apparaissent fin janvier. Leur nombre est maximal en avril. Elles disparaissent fin mai.

Les adultes émergent de fin mars à fin juin. Leur collecte au filet-fauchoir est possible toute l'année. Toutefois, ce mode de récolte ne donne que des

effectifs faibles ou nuls en janvier. Une légère baisse intervient en mai-juin suivie d'un accroissement qui dure jusqu'en octobre.

Un résumé du cycle annuel de *S. discoideus* à la station d'Achouria est proposé figure 3.

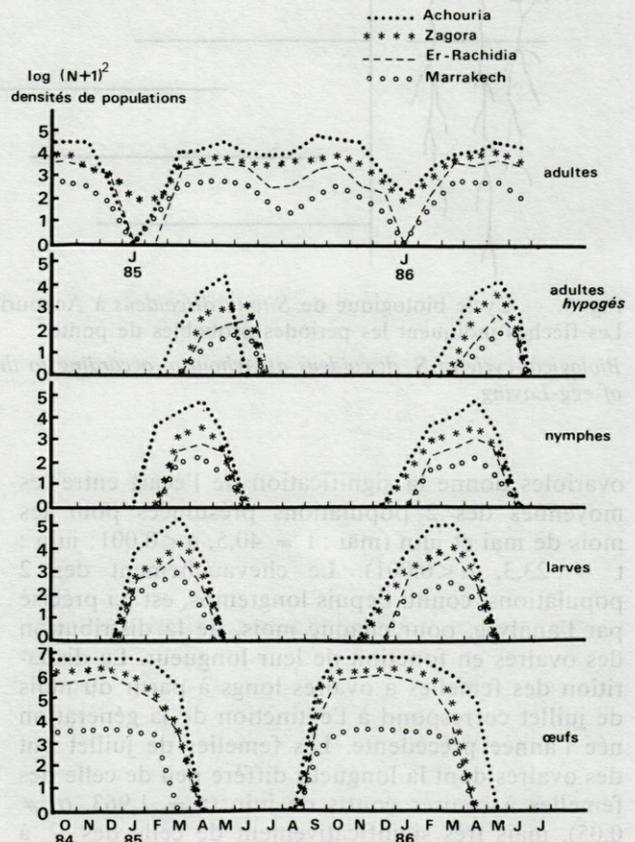


Fig. 2. — Variations des densités de population des différents stades de *Sitona discoideus* exprimées en valeurs de $\log (n + 1)^2$.

Variations in population densities of the different *Sitona discoideus* stages, given in $\log (n + 1)^2$ values.

B. Etude du fonctionnement ovarien

Les valeurs chiffrées des différentes mensurations et calculs afférents permettent de déterminer les générations successives et d'analyser les variations morphométriques de l'ovaire au cours de la vie de l'animal (Tabl. III).

a. détermination des générations successives

Deux lots d'individus semblent se dégager parmi les femelles récoltées en mai et juin; les unes à ovaires courts et les autres à ovaires longs. En effet, le tableau III montre des disparités importantes entre les tailles moyennes de chacun des lots. L'application du test t à la seule longueur des

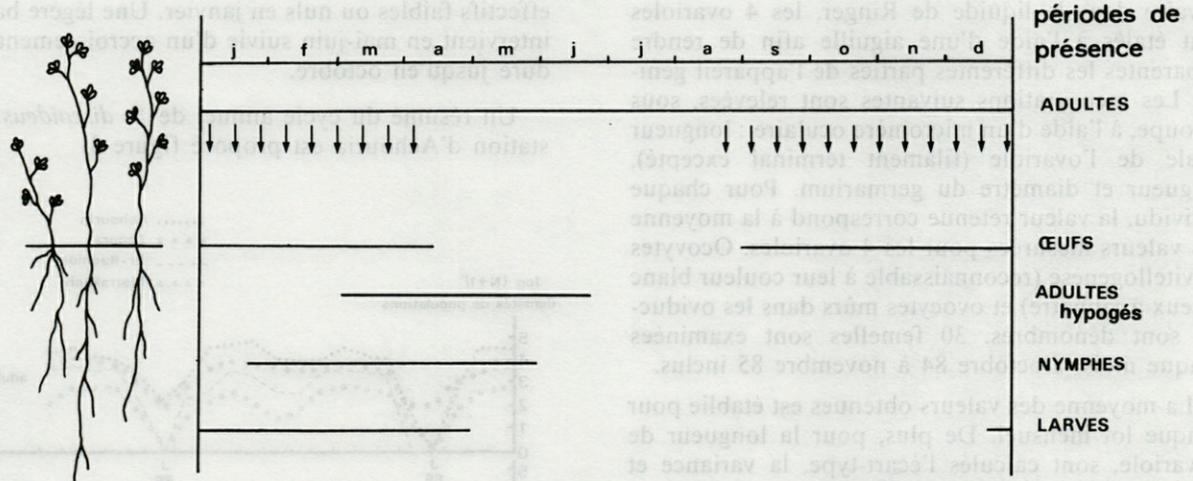


Fig. 3. — Cycle biologique de *Sitona discoideus* à Achouria, établi selon les résultats de la fig. 2 et du tabl. II. Les flèches indiquent les périodes probables de ponte.

Biological cycle of *S. discoideus* at Achouria, according to the results in figure 2 and table II. Arrows show probable periods of egg-laying.

ovarioles donne la signification de l'écart entre les moyennes des 2 populations présumées pour les mois de mai et juin (mai : $t = 40,5$, $\alpha < 0,001$; juin : $t = 23,3$, $\alpha < 0,001$). Le chevauchement des 2 populations, connu depuis longtemps, est ici précisé par l'analyse, pour chaque mois, de la distribution des ovaires en fonction de leur longueur. La disparition des femelles à ovaires longs à partir du mois de juillet correspond à l'extinction de la génération née l'année précédente. Les femelles de juillet ont des ovaires dont la longueur diffère peu de celle des femelles à ovaires courts de juin ($t = 1,963$, $\alpha \neq 0,05$), mais très significativement de celle des ♀ à ovaires longs de ce même mois ($t = 19,9$, $\alpha < 0,001$). L'élevage au laboratoire confirme d'ailleurs ces déductions : des individus placés en élevage en avril 85 ont survécu au mieux jusqu'en juin 86.

b. variations morphométriques de l'ovaire

Les résultats des mesures (Tabl. III), la répartition des ovarioles suivant leur longueur (fig. 4) et l'analyse statistique des différences observées, permettent

de décrire l'évolution ovarienne de *S. discoideus* au cours de la vie imaginale.

La croissance de l'ovaire est rapide de juillet à septembre, période au cours de laquelle l'ovaire parvient presque à doubler sa longueur (juillet/août : $\epsilon = 13,52$; août/septembre : $\epsilon = 25,28$; dans les 2 cas, α très petit). Un raccourcissement léger et progressif de l'ovariole est constaté d'octobre à janvier; il est toujours significatif et α a toujours une valeur inférieure à 0,01. Ce raccourcissement est suivi, en février, d'un nouvel allongement qui permet à l'ovaire de reprendre sa longueur maximale, observée initialement en septembre-octobre (janvier/février : $\epsilon = 5,47$; $\alpha < 0,01$. L'ovariole garde enfin une longueur à peu près constante jusqu'en juin (valeurs élevées de α). Ces variations de longueur concernent également le germarium; remarquons toutefois que les fluctuations diamétrales du germarium importantes au début de la croissance ovarienne pendant l'été, sont par la suite moins sensibles que les variations de longueur.

L'examen du tableau III donne des indications

Tabl. II. — Variations de densité de populations des différents stades évolutifs de *S. discoideus* par m², à la station d'Achouria; (1) : jeunes imagos avant leur sortie du sol; (2) : adultes capturés au filet-fauchaïr (nombres/50 coups).

Changes in population density/m² of different stages of *S. discoideus* at Achouria; (1) : young adults before leaving the soil; (2) adults captured with the sweep-net (numbers are given for 50 sweeps).

Mois	O 84	N	D	J 85	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J 86	F	M	A	M	J
Oeufs	2430	2500	2600	2210	1850	432	0	0	0	0	0	542	2519	2592	2713	2609	1913	901	302	0	0
Larves	0	0	0	84	192	494	59	0	0	0	0	0	0	0	13	93	318	412	73	0	0
Nymphes	0	0	0	0	70	123	218	39	0	0	0	0	0	0	0	8	82	99	232	51	0
Adultes (1)	0	0	0	0	0	14	67	149	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	71	127	0
Adultes (2)	182	179	20	0	10	93	112	180	100	86	102	122	191	180	31	12	42	103	111	191	120

Tabl. III. — Evolution de l'état ovarien de *S. discoideus*, d'octobre 84 à novembre 85 (récoltés dans le sud-marocain); A : longueur de l'ovariole; B : autres paramètres; : obtenu par comparaison avec les valeurs du mois précédent; .. nombre d'individus de chaque groupe pour mai et juin; pour chacun des autres mois, 30 femelles ont été examinées.

Development of S. discoideus ovary from October 84 to November 85; A : ovariole length; B : other parameters

A Mois	O 84	N	D	J 85	F	M	A	M ^{25**}	M ^{5**}	J ^{10**}	J ^{20**}	J	A	S	O	N
Moyenne	4,17	3,96	3,82	3,63	4,11	4,17	4,16	4,09	1,82	4,08	2,24	2,38	3,06	4,19	4,22	3,94
Ecart-type	0,14	0,20	0,22	0,21	0,40	0,09	0,07	0,11	0,06	0,08	0,27	0,25	0,20	0,14	0,14	0,28
Variance	0,02	0,04	0,05	0,04	0,16	0,08	0,05	0,01	0,04	0,06	0,07	0,06	0,04	0,02	0,02	0,08
Erreur standard sur la moyenne	0,03	0,04	0,04	0,04	0,07	0,02	0,01	0,02	0,03	0,03	0,06	0,05	0,04	0,03	0,03	0,05
ε ou t*		4,47	2,55	2,74	5,39	0,67	0,15	0,54		0,26*	3,83*	1,96*	13,52	25,28	0,82	4,85
α		0,01	0,01	0,01	0,01	0,5	0,88	0,69			0,001	0,05	très petit	très petit	0,41	0,01

B Mois	O 84	N	D	J 85	F	M	A	M ²⁵	M ⁵	J ¹⁰	J ²⁰	J	A	S	O	N
Moyenne des longueurs de germarium	0,85	0,78	0,74	0,83	1,05	1,17	1,24	1,22	0,41	1,26	0,35	0,45	0,67	0,92	0,90	0,81
Moyenne des largeurs de germarium	0,26	0,23	0,21	0,24	0,26	0,22	0,24	0,21	0,10	0,22	0,10	0,11	0,13	0,26	0,26	0,24
Nombre moyen d'ovocytes en vitellogenèse	10,83	10,03	8,80	1,57	1,30	0,33	0,20	0	0	0	0	0	0,97	8,13	11,03	10,57
Nombre moyen d'ovocytes mûrs dans les oviductes	3,03	2,87	2,80	0,77	1,03	0,23	0	0	0	0	0	0	0	1,03	3,87	3

Tabl. IV. — Evolution de la fécondité de *S. discoideus* en condition d'élevage expérimental, pendant une saison de ponte. *Variation of S. discoideus' fecundity in experimental rearing conditions, during an egg-laying season.*

Mois et semaines	S 85	O	N	D	J 86	F	M	A	M
Minimum d'oeufs pondus/ /semaine	0 0 0 2	4 14 12 9	14 12 14 16	25 21 40 28	35 39 38 18	32 25 18 29	17 21 22 23	31 13 9 2	0 0 0 0
Maximum d'oeufs pondus/ /semaine	1 2 7 7	14 21 20 20	27 24 38 30	41 54 72 82	101 70 60 63	60 50 64 80	44 50 61 60	40 30 20 19	3 0 0 0
Moyenne d'oeufs pondus/ /mois	6,6	55,5	76,1	157,1	193,1	190,1	140,1	87,7	0,8

relatives à l'état ovarien. Des ovocytes en vitellogenèse ou mûrs apparaissent respectivement en août et septembre et sont toujours en quantité importante de septembre à décembre. Leur nombre décroît brutalement entre décembre et janvier. L'activité vitellogénétique s'affaiblit encore en mars et s'annule en mai. L'absence d'ovocytes mûrs dans les voies génitales dès avril laisse supposer le non aboutissement à maturité des ovocytes en vitellogenèse encore présents dans l'ovaire à cette époque.

L'étude expérimentale de la fécondité dans les conditions d'élevage au laboratoire permet de préciser l'activité ovarienne.

c. étude expérimentale de la fécondité

Quelques femelles meurent en cours d'expérimentation et les valeurs moyennes indiquées sont toujours rapportées au nombre d'individus encore présents (Tabl. IV).

Les œufs apparaissent début septembre. Leur nombre croît progressivement jusqu'à fin décembre, période au cours de laquelle il atteint une valeur moyenne de 50 par semaine. Ce rythme est maintenu jusqu'à début mars. Par la suite il s'affaiblit, lentement d'abord, puis plus brutalement à partir de la mi-avril, pour s'annuler début mai. La valeur moyenne cumulée s'élève à 908,2 œufs pour une année complète.

DISCUSSION

A. Cycle biologique et fécondité

Comme c'est le cas pour la plupart des Sitones étudiés jusqu'à présent, *S. discoideus* ne se reproduit et se développe dans le sud marocain que lorsque les températures ne sont pas trop élevées, approxi-

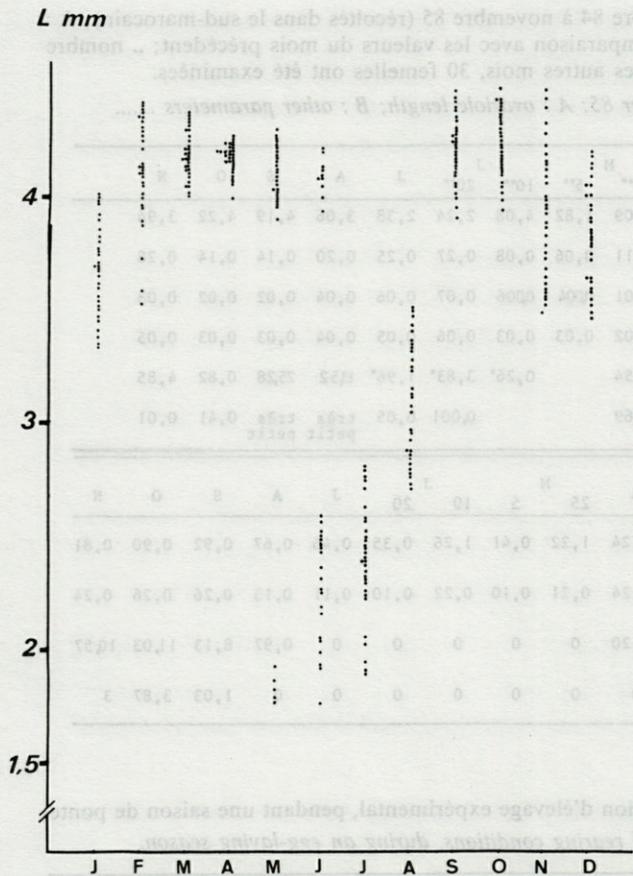


Fig. 4. — Distribution en fonction de la longueur, des ovarioles de *S. discoideus* récoltés mensuellement.

Distribution of ovarioles in function of their length, of monthly collected S. discoideus.

mativement de l'automne au printemps. La ponte n'a été observée au champ que pendant l'automne et le début de l'hiver alors qu'elle persiste jusqu'au printemps, pour la même espèce, dans les régions tempérées (France, Aeschlimann, 1978 et Nouvelle-Zélande, Goldson et coll., 1984), avec néanmoins deux pics, l'un au début de l'hiver et l'autre au printemps. Le maintien de l'activité de ponte que nous avons obtenu au laboratoire pendant l'hiver permet d'avancer un rôle prépondérant de la température dans l'arrêt de ponte observé dans notre région d'étude. Il est en outre possible que la remontée brutale des températures au printemps dans les zones présahariennes empêche la ponte; des études préliminaires relatives à l'effet de la température sur le développement ont montré un effet létal des températures à 30°C (Ait El Koch, 1986). Un effet direct des températures externes sur la ponte a été également noté chez une autre espèce à reproduction hivernale, *S. hispidulus* (Powell et Campbell, 1984). Chez *S. cylindricollis* par contre, seules les femelles ayant hiberné sont capables de pondre (Garthe, 1970).

Les valeurs de fécondité moyenne totale relevées au laboratoire (908) sont proches de celles qui ont été données pour la même espèce à Saint-Martin de Crau, en France (1009) et pour *S. humeralis* (1098), espèce biologiquement voisine de *S. discoideus* (Aeschlimann, 1984).

Le long délai entre l'apparition des premiers œufs et celle des premières larves peut paraître surprenant, mais nous l'avons retrouvé pendant deux automnes consécutifs. D'ailleurs Aeschlimann (1978) signale qu'au Maroc, en automne sont rencontrés les œufs et les adultes, alors que le printemps est la période favorable pour la capture de tous les stades. D'autre part, l'analyse expérimentale du développement embryonnaire en fonction de la température a montré l'effet létal des températures élevées (Ait El Koch, 1986). Un retard programmé du développement en automne dans les régions semi-arides peut être envisagé.

Une chute importante des populations est observée entre les œufs et les larves. Une telle décroissance est un phénomène bien connu chez les Insectes; les processus impliqués ont été abondamment décrits et discutés pour *S. humeralis* (Aeschlimann, 1979).

L'accroissement printanier du nombre d'individus capturés au filet-fauchoir correspond vraisemblablement à une reprise de l'activité de vol chez les Charançons ayant hiberné puis, en mai, à l'apparition des imagos émergents. La baisse légère des effectifs à la fin du printemps pourrait matérialiser la disparition de la génération de l'année précédente, ou un vol estival hors des luzernières, tel qu'il a été décrit, pour la même espèce, en Nouvelle-Zélande (Goldson et coll., 1984). La superposition des deux générations a été observée dans toutes les stations que nous avons retenues.

La période d'apparition des larves, nymphes et adultes émergents, semble varier suivant les stations. Les conditions climatiques peuvent expliquer les différences. En effet, selon la classification d'Emberger (1955) concernant les régions méditerranéennes, Achouria et Zagora se trouvent en zone saharienne, Marrakech en zone aride et Er-Rachidia à la limite entre ces deux zones. Notons que des variations annuelles peuvent modifier l'importance des différences, voire les annuler.

B. Fonctionnement ovarien

L'activité ovogénétique principale se déroule en automne, période au cours de laquelle les ovocytes en vitellogenèse ou mûrs sont nombreux dans les ovaires et les œufs abondants dans le sol. Le raccourcissement de l'ovaire en décembre-janvier coïncide vraisemblablement avec la fin de cette activité intense et avec l'expulsion d'un grand nombre d'ovocytes mûrs. La nouvelle extension observée à

partir de février pourrait correspondre à un relâchement des tissus, en particulier de la gaine périovarienne. Une étude histologique actuellement en cours permettra de préciser certains aspects du fonctionnement ovarien chez *S. discoideus* (type d'ovaires, relations intercellulaires, etc...).

Bien que nous n'ayons pas mesuré l'incidence économique de *S. discoideus* dans les luzernières présahariennes, il convient de rappeler que, dans le sud de la France, les dégâts causés par les adultes sont sensibles à partir d'une densité de 90 individus par 50 coups de filet-fauchoir (Aeschlimann, 1986); au sud de l'Atlas, seule la station d'Achouria présente de telles valeurs pendant quelques mois de l'année. Par ailleurs, l'incidence des larves serait importante à partir de 3 000 individus au m² dans le sud de la France (Aeschlimann, 1986) et, en Nouvelle Zélande, de 1 200 individus par m² en saison sèche et 2 100 au m² en saison humide (Goldson et coll., 1985). Il semble difficile d'extrapoler ces résultats au fragile écosystème oasien. Des études rigoureuses devraient nous permettre d'évaluer l'incidence économique de *S. discoideus* dans le sud du Maroc, soit par les méthodes de mesure de perte foliaire (Rotrekl, 1979; Schumann et Fritz, 1983) soit par celle des pertes de production de luzerne (Goldson et coll., 1985).

BIBLIOGRAPHIE

- AESCHLIMANN J.P., 1975a. Rapport de mission de C.S.I.R.O. à la recherche de *Sitona* spp. (Col., Curcul.) au Maroc en 1975. Document de travail du C.S.I.R.O.
- AESCHLIMANN J.P., 1975b. A method for the extraction of *Sitona* (Coleoptera, Curculionidae) eggs from soil and occurrence of a Mymarid (Hymenoptera, Chalcididae) in the mediterranean region. *Entomophaga*, 20 : 403-408.
- AESCHLIMANN J.P., 1978. Heavy infestations of *Sitona humeralis* (Coleoptera, Curculionidae) on lucerne in southern Morocco. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, 10 : 221-225.
- AESCHLIMANN J.P., 1979. Sampling methods and construction of life tables for *Sitona humeralis* (Coleoptera, Curculionidae) populations in mediterranean climatic areas. *J. app. Ecol.*, 16 : 405-415.
- AESCHLIMANN J.P., 1984. Distribution, host plants, and reproductive biology of the *Sitona humeralis* Stephens group of species (Col., Curcul.). *Z. ang. Entomol.*, 98 : 298-309.
- AESCHLIMANN J.P., 1986. Distribution and effectiveness of *Anaphes diana* (= *Patasson lameerei*)(Hym. : Mymaridae) a parasitoid of *Sitona* spp. eggs (Col. Curculionidae) in the mediterranean region. *Entomophaga*, 31 : 163-172.
- AIT EL KOCH A., 1986. Contribution à l'étude du cycle biologique et du fonctionnement ovarien de *Sitona discoideus* Gyll. (Coléoptère, Curculionidae). Thèse 3e cycle, Fac Sci de Marrakech.
- EMBERGER L., 1955. Une classification biogéographique des climats. *Rec. Trav. Lab. Géol. Zool. Fac. Sci.*, Montpellier, sér. Bot. : 13-43.
- FRONTIER S., 1973. Etude statistique de la dispersion du zooplancton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 12 : 229-262.
- GARTHE W.A., 1970. Development of the female reproductive system and effect of males on oocyte production in *Sitona cylindricollis* (Coleoptera, Curculionidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 63 : 367-370.
- GOLDSON S.L., DYSON C.B. and PROFFITT J.R., 1985. The effect of *Sitona discoideus* Gyllenhal (Coleoptera : Curculionidae) on lucerne yields in New Zealand. *Bull. ent. Res.*, 75 : 429-442.
- GOLDSON S.L., FRAMPTON E.R., BARRAT B.I.P. and FERGUSON C.M., 1984. Seasonal aspects of the reproductive biology of *Sitona discoideus* Gyllenhal (Coleoptera, Curculionidae), an introduced pest of New-Zealand lucerne. *Bull. ent. Res.*, 41 : 249-259.
- MULLER H., 1963. Zur Populationsdynamik von *Sitona Germar* (Curculionidae) auf Luzerne und Rotklee unter besonderer Berücksichtigung entomophager Parasiten. *Zool. Jahrb. Abt. Syst. Okol. Geogr. Tiere*, 90 : 659-669.
- POWELL G.S. and CAMPBELL W.V., 1984. Seasonal aspects of the reproductive biology of *Sitona hispidulus* (Coleoptera Curculionidae) in North Carolina. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 11 : 108-114.
- ROTREKL J., 1979. The destructive effect of weevils on emerging lucerne. *Sbor. Uvtiz-Ochr. Rostl.*, 15 : 139-144.
- SCHUMANN K. und FRITZ E., 1983. Eine Methode zur Charakterisierung der Schadsituation durch blattfressende Schaderreger in Luzernbeständen. *Arch. Phytopathol. u. Pflanzenschutz*, 19 : 127-133.
- TOUTAIN G., 1977. Eléments d'Agronomie Saharienne. De la recherche au développement; Marrakech. Imp. Jouve : 276 p.

Reçu le 14 mars 1988; received March 14, 1988

Accepté le 13 septembre 1988; accepted September 13, 1988

LE REGIME ALIMENTAIRE ET LA FECONDITE DE *NEZUMIA AEQUALIS* (POISSON, MACROURIDAE) DANS LA MER CATALANE

Diet and fecundity of N. aequalis (Pisces, Macrouridae) in the Catalan sea

M. CARRASSON et J. MATALLANAS

Dpt. de Zoología, Universidad Autónoma de Barcelona,
Bellaterra, Barcelona, España

ALIMENTATION
FECONDITE
NEZUMIA AEQUALIS
MEDITERRANEE
POISSONS

RÉSUMÉ — Les contenus stomacaux de 542 spécimens de *Nezumia aequalis* capturés au chalut dans la mer Catalane (Méditerranée occidentale) entre avril 1984 et mars 1985, à une profondeur comprise entre 480 et 900 m, et la fécondité de 55 femelles adultes, ont été analysés. Les composants principaux du régime alimentaire sont les Amphipodes (*Eusirus* sp., *Orchomenella* sp.), les Décapodes (*Calocaris macandreae*) et les Mysidacés (*Pseudomma* sp.). L'indice d'intensité alimentaire moyen, Km et l'ordre d'importance des espèces-proies, ne varient pas significativement d'après la taille ou les saisons. *N. aequalis* se reproduit tout au long de l'année, principalement en janvier-février, avril-mai et octobre et sa fécondité est en corrélation positive avec le poids du Poisson éviscéré.

DIET
FECONDITY
NEZUMIA AEQUALIS
MEDITERRANEAN
PISCES

ABSTRACT — The stomach contents of 542 specimens of *Nezumia aequalis*, trawled from the Catalan sea (W. Mediterranean) between April 1984 and March 1985 at depths ranging from 480 to 900 m, and the fecundity based on 55 mature females, are analysed. The principal dietary components are Amphipods (*Eusirus* sp. *Orchomenella* sp.), Decapods (*Calocaris macandreae* mainly) and Mysids (*Pseudomma* sp.). The Km index, and the order of importance of the food-items, showed no significant differences between size groups and seasons. *N. aequalis* spawn over the whole year, mostly in January-February, April-May and October. The fecundity is positively correlated with the weight of eviscerated specimens.

INTRODUCTION

Nezumia aequalis (Guenther, 1878), Poisson benthopélagique (Geistdoerfer, 1986), vit entre 200 et 2 300 m dans l'Atlantique et en Méditerranée (Mars-hall, 1973a); son centre de distribution se situe entre 400 et 1 000 m (Grey, 1956), les individus les plus jeunes se trouvant dans les zones les moins profondes.

Un certain nombre de recherches récentes ont été consacrées à l'étude de l'alimentation de cette espèce. Geistdoerfer (1975), qui n'étudia que 21 individus, affirme que l'alimentation est mixte, benthopélagique, constituée de petites proies, avec une dominance relative des Mysidacés. Macpherson (1979), avec 135 individus, observe que les Polychètes représentent 33 % et *Calocaris macandreae* 32,4 % du poids de la nourriture; les Amphipodes,

le Mysidacé *Pseudomma* et les Ophiures ne représentent que des valeurs moindres. Relini & Wurtz (1979), qui étudient des individus du Golfe de Gênes, identifient 45 types de proies dont les plus représentatifs sont les Polychètes *Calocaris macandreae*, les Amphipodes et les Mysidacés. Mauchline & Gordon (1984) analysent des estomacs de *N. aequalis* de l'Atlantique nord-est, déterminent les proies jusqu'au niveau de la famille et constatent que l'alimentation est dominée par les Amphipodes; les Mysidacés sont significativement abondants alors que les Polychètes et les Isopodes, ainsi que les Décapodes, le sont moins.

Excepté quelques travaux de Farran (1924), qui déterminent le diamètre des œufs de *N. aequalis*, les études relatives à la taille des œufs et à la fécondité de cette espèce sont rares et les spécialistes sont très partagés sur ce point. Ainsi Gordon (1979) affirme qu'il existe chez *N. aequalis* un cycle reproductif

saisonnier, tandis que Relini et Wurtz (*op. cit.*) démontrent qu'il n'existe pas de modifications saisonnières des gonades chez *N. aequalis*.

L'observation approfondie d'un nombre élevé d'individus de *N. aequalis* recueillis pendant une année, nous permet de donner la composition qualitative et quantitative annuelle de l'alimentation, ainsi que ses variations saisonnières et par tailles. Elle nous permet, également, de trancher la question des cycles reproductifs possibles et d'évaluer la fécondité de l'espèce.

MATERIEL ET METHODES

542 individus de *N. aequalis* récoltés d'avril 1984 à mars 1985, au chalut, face aux côtes de Blanes (Mer Catalane), profondeur 480 à 900 m. Nombre de spécimens mensuels, par ordre chronologique de janvier à décembre : 36, 62, 59, 77, 24, 59, 28, 48, 2, 93, 23 et 31. Fixation à bord, au formol à 10 %. Mesures, dissections et sexe des Poissons déterminés au laboratoire (pour ceux dépassant 20 mm de longueur préanale); estomac conservé dans l'alcool à 70° jusqu'à l'analyse ultérieure. Le Poisson éviscéré est pesé avec une précision de 0,1 g et les estomacs sont ouverts et vidés dans une boîte de Pétri pour analyser leurs contenus à la loupe binoculaire. Proies comptées et déterminées aussi souvent que possible, jusqu'au niveau de l'espèce ou du genre. Proies de chaque espèce séchées entre 2 papiers-filtres et pesées (précision 0,1 mg).

Des femelles de *N. aequalis* avec des œufs mûrs étant récoltés tout au long de l'année, nous avons étudié les ovaires de 55 femelles seulement provenant des 3 périodes de l'année pendant lesquelles le pourcentage des œufs murs était le plus élevé : janvier-février, avril-mai et octobre. Les ovaires ont été conservés dans l'alcool à 70° pour permettre le décompte ultérieur des œufs par la méthode gravimétrique.

Pour déterminer l'importance quantitative de chaque groupe de proies dans le régime alimentaire de *N. aequalis*, nous avons utilisé les indices de coefficients suivants, définis par Hureau (1970) :

— l'indice de fréquence (f) d'une proie est le rapport entre le nombre n de Poissons dont l'estomac contient cette proie et le nombre d'estomacs examinés.

— le pourcentage en nombre (Cn) est le rapport entre le nombre d'individus d'une proie déterminée et le nombre total des diverses proies.

— le pourcentage en poids (Cp) est le rapport entre le poids total des individus d'une proie déterminée et le poids total des diverses proies.

— le poids moyen des proies (Pm) est le rapport entre le poids total et le nombre total de proies.

— le coefficient alimentaire (Q) est le produit de Cn x Cp.

Nous avons également utilisé l'indice d'importance relative, IRI, de Pinkas *et al.* (1971) = $f(Cn + V)$, où V, volume, a été substitué par Cp. Cette substitution se justifie par un argument d'Hyslop (1980) : « A major problem with direct estimates of volume based on displacement is that the water trapped within the items may cause large errors in the estimate ». Enfin, on utilise l'indice d'intensité alimentaire, proposé par Aoyama (*In Yasuda*, 1960), nommé K par Cardenas (1977). K est le pourcentage entre le poids du contenu stomacal et le poids total du Poisson. L'intensité alimentaire moyenne, Km = $\Sigma K / \text{nombre d'estomacs contenant de la nourriture}$. Le test X2 de Friedman à classification double permet de déterminer si l'indice d'intensité alimentaire moyen varie de façon significative. Pour mettre en évidence des différences, ou des ressemblances de régime suivant les saisons ou les tailles, nous avons utilisé le coefficient de corrélation ordonnée de Spearman.

Afin de décrire les variations de l'alimentation au cours de la croissance, nous avons séparé les individus de 4 classes de taille : classe I.- $L_p < 29,7$ mm (72 spécimens); classe II.- $28,8 < L_p < 39,7$ (173 sp.); classe III.- $39,8 < L_p < 49,7$ (170 sp.) et classe IV.- $L_p > 49,8$ mm (56 sp.) ou L_p représente la longueur préanale.

De la même façon, nous avons étudié l'alimentation pendant les 4 saisons de l'année (par trimestre en commençant en janvier).

La fécondité absolue (F.A.) est exprimée par le nombre d'œufs par femelle; la fécondité relative = f. absolue rapportée à la longueur du Poisson (F.R. = F.A./ L_p). Pour établir une relation entre la fécondité et la longueur préanale, le poids du Poisson éviscéré et le poids des gonades, nous avons utilisé une fonction puissance, linéarisée par transformation logarithmique : $\ln F = \ln a + b \ln x$, avec F = fécondité, x = longueur du Poisson, ou poids du Poisson ou poids des gonades.

En nous basant sur l'indice gonadosomatique (IGS) nous avons tenté de détecter une éventuelle périodicité dans la production des œufs en appliquant une analyse de la variance aux 3 périodes étudiées et en réalisant un T-test de Student sur le critère œufs mûrs/œufs non mûrs. De la même façon, nous avons étudié la distribution de fréquences du diamètre des ovocytes dans l'ovaire.

RESULTATS

A. Généralités sur le régime alimentaire

Parmi les 542 individus analysés, 68 représentaient une évagination de l'estomac (12,65 %). Cette

évagination étant due à la décompression lors de la remontée dans le chalut, ces Poissons n'ont pas été pris en compte dans les calculs ultérieurs. 3 avaient l'estomac vide, ce qui suppose un coefficient de vacuité de 0,63 % (pratiquement nul) et 471 l'avaient plein, avec un total de 5 240 proies représentant 30 espèces déterminées et 3 autres groupes faunistiques correspondant à une détermination moins approfondie pour un poids total de 13,85 g. Le nombre moyen de proies par estomac est de 11,13 pour un poids moyen de 0,0294 g. L'indice d'intensité alimentaire moyen est de 0,1339 (Tabl. I).

La base de l'alimentation de *N. aequalis* est constituée de Crustacés qui, numériquement, repré-

Tabl. I. — Composition qualitative et quantitative annuelle du régime alimentaire de *N. aequalis*. Pm : poids moyen des proies; f : indice de fréquence; Cn : pourcentage en nombre; Cp : pourcentage en poids; Q : coefficient alimentaire; IRI : indice d'importance relative.

Qualitative and quantitative annual diet composition of *N. aequalis*.

Indices	Pm	f	Cn	Cp	Q	IRI
PROIES						
POLYCHETES	0.0105	30.57	2.74	10.90	29.96	417.39
MOLLUSQUES	0.0021	2.76	0.24	0.19	0.05	1.22
Bivalves	0.0008	0.63	0.05	0.01	0.00	0.05
Indéterminés	0.0024	2.12	0.19	0.17	0.03	0.78
CRUSTACÉS	0.0024	97.45	91.25	2.97	7572.19	16979.47
Ostracodes	0.0010	12.52	1.45	0.55	0.80	25.07
Cypridina mediterranea	0.0010	11.04	1.20	0.45	0.55	18.35
Cythere sp.	0.0010	11.04	0.15	0.05	0.01	0.22
Indéterminés	0.0010	1.06	0.09	0.03	0.00	0.14
Copépodes	0.0002	32.69	7.34	0.43	3.19	254.45
Cumacés	0.0006	22.71	2.84	0.69	1.98	80.38
Leucon longirostris	0.0004	15.71	1.94	0.32	0.64	35.71
Makrocyllindrus sp.	0.0010	2.54	0.24	0.09	0.02	0.86
Diastylis cornuta	0.0009	1.48	0.17	0.05	0.01	0.34
Diastylis rathkei	0.0029	1.48	0.15	0.16	0.03	0.47
Diastylodes biplicata	0.0003	0.63	0.05	0.00	0.00	0.04
Indéterminés	0.0005	2.76	0.26	0.05	0.01	0.88
Isopodes	0.0042	9.97	1.24	1.95	2.42	31.84
Cirolana sp.	0.0064	5.73	0.70	1.70	1.21	13.83
Munna sp.	0.0010	1.69	0.20	0.08	0.02	0.50
Indéterminés	0.0013	3.18	0.32	0.16	0.05	1.55
Leptostracés	0.0006	2.97	0.64	0.15	0.10	2.38
Nebalia sp.	0.0006	2.97	0.64	0.15	0.10	2.38
Amphipodes	0.0016	89.59	46.96	28.51	1339.04	6762.46
Amp. Gammariens	0.0016	85.77	42.70	26.44	1129.54	5931.92
Eusirus sp.	0.0021	62.20	14.08	11.02	155.26	1561.91
Eusirus longipes	0.0030	1.91	0.24	0.27	0.07	1.01
Eusiridae indet.	0.0022	14.43	1.60	1.33	2.13	42.35
Orchomenella sp.	0.0014	19.95	16.73	8.78	147.11	509.45
Ichnopus taurus	0.0011	12.52	1.58	0.64	1.02	27.88
Ampelisca sp.	0.0013	9.34	1.60	0.81	1.31	22.59
Ampeliscidae indet.	0.0013	9.76	1.12	0.57	0.65	16.60
Idunella picta	0.0012	4.03	0.38	0.17	0.07	2.23
Westwoodilia sp.	0.0011	9.97	1.46	0.61	0.91	20.84
Leucothoe pachycera	0.0013	3.39	0.49	0.24	0.12	2.53
Lilljeborgia sp.	0.0020	4.67	0.80	0.60	0.49	6.57
Monoculodes subnudus	0.0026	2.12	0.26	0.25	0.07	1.12
Gammariens indet.	0.0012	16.34	2.30	1.08	2.52	55.57
Amp. Hiperiens	0.0006	4.03	0.40	0.09	0.04	2.00
Amp. Caprelliens	0.0007	1.48	0.13	0.03	0.00	0.25
Amp. Indéterminés	0.0014	24.20	3.70	1.90	7.05	135.71
MYSIDACES	0.0013	50.74	11.90	5.90	70.35	904.03
Pseudomma sp.	0.0011	20.80	5.85	2.53	14.83	174.57
Frythrops sp.	0.0030	7.64	0.87	1.00	0.88	14.37
Paramblyops rostrata	0.0012	9.76	1.90	0.84	1.61	26.90
Mysis sp.	0.0005	0.21	0.03	0.00	0.00	0.01
Indéterminés	0.0012	18.47	3.22	1.52	4.91	87.67
DECAPODES	0.0108	55.83	8.81	36.11	313.39	2508.77
Calocaris macandreae	0.0106	50.74	7.74	31.17	241.57	1975.25
Crangron cataphractus	0.0227	2.54	0.22	1.96	0.45	5.59
Clibanarius misanthropus	0.0159	0.21	0.01	0.11	0.00	0.03
Grapsus sp.	0.0127	0.42	0.03	0.18	0.01	0.09
Pasiphaea sp.	0.0102	2.12	0.24	0.95	0.24	2.55
Indéterminés	0.0085	5.73	0.53	1.71	0.92	12.90
Crustacés indét.	0.0023	55.20	10.03	8.65	86.93	1032.16
ECHINODERMES	0.0018	18.68	3.45	2.31	8.01	107.85
Ophiopecten sp.	0.0018	18.68	3.45	2.31	8.01	107.85
RESTES INDETERMINES	0.0042	25.69	2.29	3.61	8.27	151.59

Estomacs pleins : 471 Coefficient de vacuité : 0,63
 Nombre moyen de proies par estomac : 11,13
 Poids moyen des contenus estomacaux : 0,029
 Indice d'intensité alimentaire : 0,13

sentent 91,26 % des proies et 82,97 % du poids total de celles-ci avec une importance relative, IRI, de 16 979,45 et un coefficient alimentaire, Q, de 7 572,19.

Les proies préférentielles de *N. aequalis* sont les Amphipodes (Fig. 1A) avec Q = 1 339, et en particulier les Gammariens, caractérisés par une fréquence (f) = 85,77 %, Q = 1 129 et IRI = 5 931,93, avec un poids moyen par proie de 1,6 mg. Parmi les 12 groupes déterminés, le plus important est *Eusirus* sp. pour lequel Q = 155,26 et IRI = 1 561,91, suivi de *Orchomenella* sp. avec Q similaire (147,11) mais avec un IRI un peu inférieur (509,45).

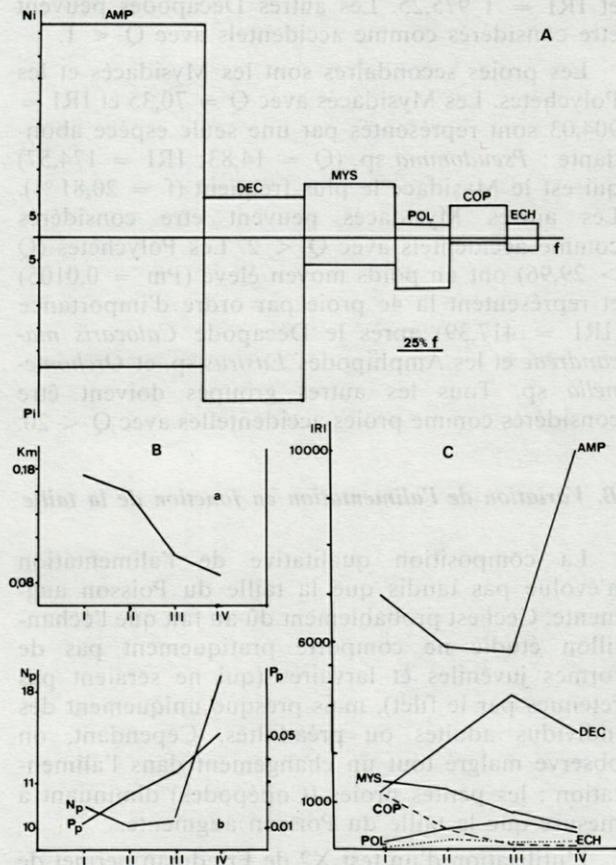


Fig. 1. — A, importance relative des différents groupes les plus importants de Crustacés. L'aire est proportionnelle à l'IRI. B, a : variation de l'indice d'intensité alimentaire moyen, Km en fonction de la taille; b : variation du nombre moyen de proies par estomac, Np, et du poids moyen des proies par estomac, Pp, en fonction de la taille. C, variation de l'IRI des principaux groupes faunistiques en fonction de la taille. AMP = Amphipodes; DEC = Décapodes; MYS = Mysidacés; POL = Polychètes; COP = Copépodes et ECH = Echinodermes.

A, relative importance of the Crustacea. The square is proportional to the IRI. B, a : variation of the mean number of prey per stomach, Np, and of the mean weight of prey per stomach, Pp, with regard to size. C, modification of the IRI with regard to size. AMP = Amphipodes; DEC = Decapods; MYS = Mysids; POL = Polychaetes; COP = Copepods; ECH = Echinoderms.

L'importance de la 1ère proie tient au fait de ce qu'elle est l'espèce la plus fréquente ($f = 62,12$), tandis que la seconde est celle qui est consommée en plus grande quantité ($Cn = 16,74$). Les autres Amphipodes sont des espèces occasionnelles, avec une importance relativement faible dans l'alimentation. Les Décapodes sont aussi des proies préférentielles, avec $Q = 313,39$ et $f = 55,84\%$; leur importance réside, essentiellement, dans leur poids important car bien que peu nombreuses ($Cn = 8,81\%$), ce sont les proies qui représentent le plus grand pourcentage du poids de la nourriture ($Cp = 36,11\%$). Parmi ceux-ci, *Calocaris macandreae* est l'unique espèce-proie préférentielle avec $Q = 241,57$ et $IRI = 1\,975,25$. Les autres Décapodes peuvent être considérés comme accidentels avec $Q < 1$.

Les proies secondaires sont les Mysidacés et les Polychètes. Les Mysidacés avec $Q = 70,35$ et $IRI = 904,03$ sont représentés par une seule espèce abondante : *Pseudomma* sp. ($Q = 14,83$; $IRI = 174,57$) qui est le Mysidacé le plus fréquent ($f = 20,81\%$). Les autres Mysidacés peuvent être considérés comme accidentels avec $Q < 2$. Les Polychètes ($Q > 29,96$) ont un poids moyen élevé ($Pm = 0,0105$) et représentent la 4e proie par ordre d'importance ($IRI = 417,39$) après le Décapode *Calocaris macandreae* et les Amphipodes *Eusirus* sp. et *Orchomenella* sp. Tous les autres groupes doivent être considérés comme proies accidentelles avec $Q < 20$.

B. Variation de l'alimentation en fonction de la taille

La composition qualitative de l'alimentation n'évolue pas tandis que la taille du Poisson augmente. Ceci est probablement dû au fait que l'échantillon étudié ne comporte pratiquement pas de formes juvéniles et larvaires (qui ne seraient pas retenues par le filet), mais presque uniquement des individus adultes ou préadultes. Cependant, on observe malgré tout un changement dans l'alimentation : les petites proies (Copépodes) diminuant à mesure que la taille du Poisson augmente.

L'utilisation d'un test X2 de Friedman permet de conclure que l'indice d'intensité alimentaire moyen (Km) ne varie pas de façon significative en fonction de la taille du Poisson (Fig. 1B, a et b). Les calculs ont été réalisés à partir de données trimestrielles pour chaque classe de taille. La diminution de Km correspond, sauf aux tailles I et II, à une augmentation du nombre moyen de proies par estomac (Np) et à une augmentation du poids moyen des proies. En termes absolus, il y a une augmentation de la biomasse ingérée qui reste masquée par l'accroissement du poids du Poisson au cours de sa croissance (Fig. 1B, a et b).

Au point de vue qualitatif, nous n'avons pas observé de variations importantes de l'alimentation, sauf au niveau des proies occasionnelles ou secondaires, ce qui ne modifie pas la base du régime

alimentaire. 25 des 45 espèces ou groupes déterminés, y compris les 7 proies principales (*C. macandreae*, *Eusirus* sp., *Orchomenella* sp., Polychètes, Copépodes, *Pseudomma* sp. et *Ophiocten* sp.) sont communes aux 4 classes de taille. Dans l'ensemble, elles représentent 57,98 % du nombre total des proies et 67,18 % du poids total de celles-ci. Les différences dans l'ordre d'importance des groupes de proies en fonction de la taille ne sont pas significatives. Les valeurs assez élevées du coefficient de corrélation de Spearman entre classes de tailles indiquent que les régimes sont assez similaires. On doit cependant signaler la diminution de l'IRI des Mysidacés et des Copépodes à mesure que la taille augmente (Fig. 1C). De la taille III à IV, on observe une augmentation notable de l'importance des Amphipodes qui s'accompagne de la diminution des autres groupes : Décapodes, Polychètes et Copépodes. Cette importance des Amphipodes est due à l'augmentation de leur fréquence et nombre, leur poids moyen restant presque constant, autour de 0,0015 g. Au contraire, les Décapodes présentent surtout une augmentation de f , leur Cn varie peu et le Cp augmente brusquement. La proie la plus importante, *C. macandreae*, a un poids moyen qui augmente en fonction de la taille du Poisson. Les grands Décapodes, bien que peu importants, suivent également cette évolution. Ce sont toutes ces proies qui font croître l'indice de fréquence (f) du groupe. Les Mysidacés, Cumacés, Isopodes et Copépodes régressent à mesure que la taille augmente. Cette diminution est presque semblable pour les 3 indices (f , Cn , Cp), ce qui indique qu'il y a une diminution réelle de l'importance de ces groupes dans tous les sens.

C. Variation saisonnière de l'alimentation

L'alimentation reste pratiquement stable toute l'année. Le test X2 de Friedman indique que l'indice d'intensité alimentaire moyen (Km) ne présente pas de variation significative en fonction des saisons (Fig. 2A).

Le nombre moyen de proies diminue de l'hiver à l'été et reste stable au trimestre suivant. Au printemps, tandis que le poids moyen des proies augmente, le nombre moyen de celles-ci diminue; cette augmentation semble donc due, non à une augmentation du nombre des captures, mais probablement au fait que les proies ingérées sont d'un poids plus élevé (Fig. 2B,C).

On observe des changements dans la composition qualitative des Polychètes et des Echinodermes aux différentes saisons; les autres variations correspondent toutes à des proies secondaires ou accidentelles. Parmi les 45 espèces ou groupes déterminés, 33 sont présents toute l'année (73,33 % du total des proies). Le coefficient de corrélation ordonnée de Spearman indique qu'il n'y a pas de différences significatives en fonction des saisons; l'alimentation est par

conséquent, pratiquement toujours semblable. Les corrélations les plus faibles correspondent à la comparaison de l'échantillon d'été avec celui des autres saisons; une augmentation de l'importance relative des Mysidacés correspond au fait que le nombre de captures des autres groupes diminue, en particulier celui de *C. macandreae*, de *Eusirus* sp. et des *Polychètes*. Dans le cas des *Polychètes*, leur poids moyen diminue également en été.

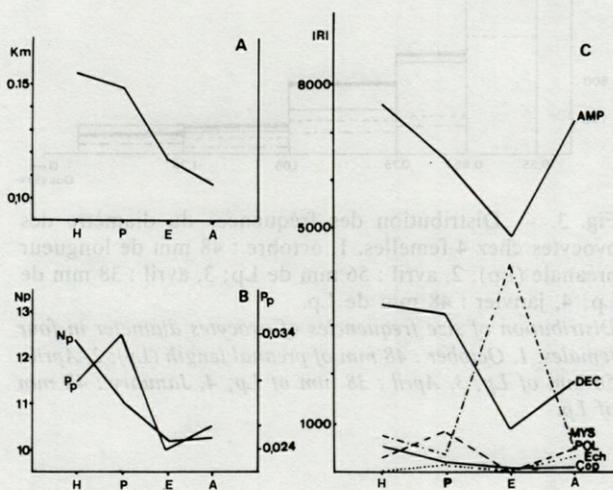


Fig. 2. — A, évolution de l'indice d'intensité alimentaire moyen, Km, en fonction des saisons. B, évolution du nombre moyen de proies par estomac, Np, et du poids moyen des proies par estomac, Pp, en fonction des saisons. C, variation saisonnière de l'IRI (abréviations cf. fig. 1). A, evolution of the Km with regard to seasons. B, seasonal evolution of both, Np and Pp. C, seasonal variation of the IRI (abbreviation cf. fig. 1).

Pendant les autres saisons, les proies principales sont, en alternance, *C. macandreae*, *Eusirus* sp. et *Orchomenella* sp. avec des valeurs d'IRI supérieures à 600; *C. macandreae* prédomine en hiver et en été et *Orchomenella* sp. en automne. D'une manière générale, on observe, lors de la période printemps-été, une diminution du nombre des Amphipodes et des Décapodes capturés, compensée par une augmentation des Mysidacés. Quant au poids moyen des proies, celui des Amphipodes, des Mysidacés et des Copépodes varie à peine, les groupes de proies les plus volumineux étant ceux qui présentent les plus grandes variations. Les Décapodes augmentent de l'hiver au printemps, l'augmentation la plus importante se situe en été et diminue ensuite. Les Polychètes suivent une évolution inverse, diminuent du printemps à l'été pour augmenter ensuite jusqu'au retour de cette époque. L'augmentation des Décapodes est due principalement à la taille et au poids plus importants de la proie préférentielle, *C. macandreae*, qui atteint une valeur de 0,0178 g de poids moyen.

D. Fécondité

64 % des Poissons étudiés sont des femelles, c'est-à-dire, 1,73 femelle pour 1 mâle. La longueur moyenne des femelles analysées est de 47,42 ± 4,5 mm et le poids moyen des éviscérées de 37,07 ± 12,5 g. La relation existant entre la longueur préanale du Poisson et les fécondités absolues et relatives (Tabl. II) montre des variations plus faibles pour un calcul rapporté au nombre total d'œufs.

Tabl. II. — Relation entre la longueur préanale (Lp) et les fécondités absolues (F.A.) et relatives (F.R.). T0 = fécondité absolue (total d'œufs); TOR = fécondité relative (du total d'œufs); OM = fécondité absolue (œufs murs); OMR = fécondité relative (œufs murs).

Relation between preanal length (Lp) and absolute (FA) and relative fecundities (FR).

LP mm	n	OM	T0	OMR	TOR
38	1	086.00±000.00	04050.00±0000.00	02.26±0.00	106.58±000.00
39	1	576.00	05430.00	02.26	164.87
41	1	558.00	08200.00	13.61	200.00
42	2	130.00±090.51	04577.50±1304.61	03.09±2.15	108.99±031.06
43	7	223.57±096.25	06172.86±1574.43	05.20±2.24	143.55±036.61
44	8	265.86±125.00	07624.37±3371.85	06.04±2.84	173.28±076.63
45	2	182.00±042.43	08650.00±4245.47	04.04±0.94	192.22±094.34
46	6	359.00±113.88	09268.33±2709.35	07.80±2.48	201.48±058.90
47	3	359.33±279.10	09715.33±1021.18	07.65±5.94	206.71±021.73
48	4	358.00±088.04	10376.75±4136.15	07.46±1.83	216.18±086.17
49	3	327.67±239.50	13940.00±6584.14	06.69±4.89	284.49±134.31
50	3	346.67±066.04	12276.00±2949.88	06.93±1.32	245.52±059.00
51	4	219.25±157.74	09292.75±1483.98	04.30±3.09	182.21±029.10
52	2	512.00±149.91	11534.00±2254.26	09.85±2.88	221.81±043.35
53	3	261.00±106.24	14771.33±7261.86	04.92±2.00	278.70±137.02
54	1	260.00	14342.00	04.81	265.59
55	5	150.40±139.74	11154.40±3249.33	02.73±2.54	202.81±059.08
56	1	640.00	11634.00	11.43	207.75

TOTAL 57 290.95±162.17 09483.37±3971.82 06.17±3.47 197.28±074.02

L'ajustement de la fonction puissance (convertie en logarithmes) aux fécondités (Tabl. III) donne des coefficients de régression significatifs pour les fécondités absolues et relatives du nombre total d'œufs avec la longueur préanale, le poids du Poisson et le poids des gonades. Les valeurs obtenues pour les fécondités, en considérant les œufs murs, ne semblent pas corrélées (0,35 < r < 0,98), alors que pour le total des œufs, les valeurs sont plus significatives puisqu'elles oscillent entre 0,41 et 0,79 pour α < 0,001. La régression la plus significative est celle de la fécondité en fonction du poids des gonades (r = 0,79), tandis que la fécondité avec la longueur préanale donne les valeurs les plus basses (r = 0,58). On obtient toujours une meilleure corrélation avec la fécondité absolue qu'avec la fécondité relative.

La corrélation poids du Poisson éviscéré et poids des gonades est aussi significative (r = 0,71) avec α < 0,001.

Tabl. III. — A, matrice des coefficients de régression des fécondités absolues et relatives avec la longueur préanale, le poids du Poisson et le poids des gonades pour les 55 femelles analysées; B, étude des variations de l'IGS entre les trois périodes de l'année au moyen de l'analyse des variances.

A, matrix of regression coefficients of the fecundities absolute and relative with the weight of fish and the weight of gonads in the 55 females analysed; B, study of the variations of the gonadosomic index between three periods of the year by means of a variance analysis.

A	OM	OMR	TO	TOR	PE
LP	r=-0,14070 s= 0,15	r=-0,23092 s= 0,04	r=0,58569 s= 0,00	r=0,41718 s= 0,00	
PE	r=-0,0985 s=0,23	r=-0,18321 s=0,09	r=0,62697 s=0,00	r=0,48050 s=0,00	
PG	r=0,35697 s=0,01	r=0,29310 s=0,01	r=0,79181 s=0,00	r=0,73810 s=0,00	r=0,71186 s=0,00

B	IGS= (PG/PE) x 100	
Période I	5,064 ± 1,607	
Période II	4,852 ± 1,324	0,8453
Période III	4,786 ± 1,694	

La relation entre la fécondité absolue et le nombre total d'œufs et la longueur préanale, le poids du Poisson et le poids des gonades donne les droites de régression :

$$\text{Ln Ft} = -1,50064 + 2,74155 \cdot \text{Ln Lp} \quad r = 0,59; \alpha = 0,00$$

$$\text{Ln Ft} = 6,20173 + 0,80586 \cdot \text{Ln Pe} \quad r = 0,63; \alpha = 0,00$$

$$\text{Ln Ft} = 8,66861 + 0,80475 \cdot \text{Ln Pg} \quad r = 0,79; \alpha = 0,00$$

avec Ft : fécondité absolue, en nombre total d'œufs

Lp : longueur préanale, en mm

Pe : poids, en g, du poisson éviscéré

Pg : poids des gonades, aussi en g.

et celles de la fécondité relative au nombre total d'œufs (Frt) avec les 3 variables :

$$\text{Ln Frt} = -1,50064 + 1,74155 \cdot \text{Ln Lp} \quad r = 0,42; \alpha = 0,00$$

$$\text{Ln Frt} = 3,25395 + 0,55081 \cdot \text{Ln Pe} \quad r = 0,48; \alpha = 0,00$$

$$\text{Ln Frt} = 4,88115 + 0,66903 \cdot \text{Ln Pg} \quad r = 0,74; \alpha = 0,00$$

L'analyse de la variance appliquée à l'indice gonadosomatique pendant les 3 périodes (Tabl. IIIB), livre des résultats négatifs ($F < 0,05$), c'est-à-dire que l'on n'observe pas de changements dans le développement des gonades en fonction des périodes. Si la taille des gonades ne présente pas d'augmentation significative, il pourrait y avoir évolution de la maturation des œufs à une époque précise; une analyse T test de Student, toutes les 2 périodes, appliquée à la relation « œufs mûrs - œufs non mûrs » donne des résultats également négatifs (T-test $< 0,05$, Tabl. IV).

Le même type de distribution des tailles des oocytes est observé (Fig. 3) sauf pour la f d'octobre pour laquelle le nombre d'œufs de la dernière taille (mûrs) est moins important que le nombre d'œufs de la taille précédente.

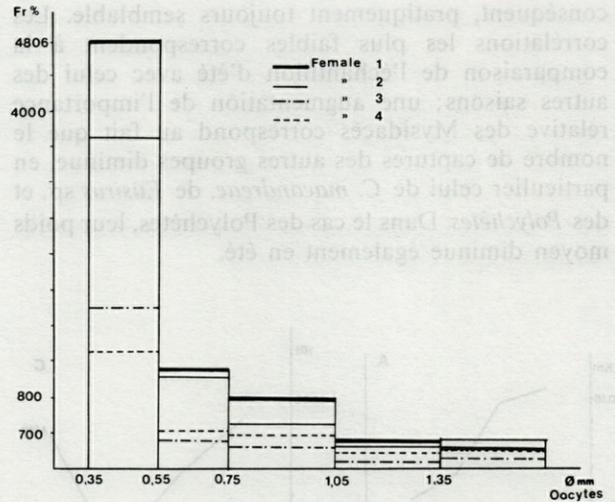


Fig. 3. — Distribution des fréquences du diamètre des ovocytes chez 4 femelles. 1, octobre : 48 mm de longueur préanale (Lp); 2, avril : 56 mm de Lp; 3, avril : 38 mm de Lp; 4, janvier : 48 mm de Lp.

Distribution of size frequencies of ovocytes diameter in four females. 1, October : 48 mm of preanal length (Lp); 2, April : 56 mm of Lp; 3, April : 38 mm of Lp; 4, January : 48 mm of Lp.

Tabl. IV. — Test T de Student appliqué à la relation œufs mûrs - œufs non mûrs; comparaison des périodes 2 à 2.

T of student test for the relation mature ovocytes/non mature ovocytes; the periods are compared two to two.

	OM/ONM
Période I	0,039 ± 0,022
Période II	0,031 ± 0,016 = 0,181
Période I	0,039 ± 0,022
Période III	0,031 ± 0,010 = 0,235
Période II	0,031 ± 0,016
Période III	0,031 ± 0,019 = 0,998

DISCUSSION

A. Régime alimentaire

N. aequalis est une espèce euryphage (Sorbe, 1972) qui possède une alimentation très variée, basée sur de petits organismes aussi bien benthiques que benthopélagiques. Ceci est en accord avec les observations de Fayton & Hesler (1972) qui ont montré qu'une alimentation peu spécialisée pouvait traduire une adaptation à la vie en profondeur. Ce point de vue concorde avec les observations d'IVLEV (1961)

qui trouve une alimentation plus diversifiée à mesure que la densité de proies diminue, et s'oppose à celui de Sanders (1968, dans Geistdoerfer, 1979). Du point de vue du degré de spécialisation du régime alimentaire, nous pouvons affirmer que la prédation s'exerce sur l'épifaune mobile qui est étroitement associée à la surface du sédiment et en particulier sur le plancton épibenthique, faune nectobenthique et faune benthique.

Chez les Macrouridae, la relation existant entre le type d'alimentation et l'anatomie du Poisson est importante. Marshall & Bourne (1964) montrent comment bon nombre de ces Poissons possèdent une nageoire anale plus grande que la dorsale, ce qui les « oblige » à nager inclinés vers le fond. Dans le cas de *N. aequalis*, en plus de cette caractéristique, la bouche subterminale fait penser, encore davantage, à une alimentation à base d'organismes benthiques ou benthopélagiques. De par la longueur de son rostre, *N. aequalis* appartient au groupe des espèces moyennement évoluées de Macrouridae (McLellan, 1977), un museau allongé indiquant une alimentation benthique et un museau court, une alimentation pélagique, le museau intermédiaire joint à l'alimentation variée, à la fois benthique et pélagique de *N. aequalis*, corrobore davantage ces observations.

D'après McLellan (1977), *Coelorhynchus* utilise son rostre pour remuer le sédiment et pour localiser les proies enfouies. Macpherson (1979) signale le même comportement chez *Trachyrhynchus* lors de la capture de *C. macandreae*, proie qui vit dans le sédiment (Buchanan, 1963). Si l'on tient compte du fait que *C. macandreae* est la proie la plus importante en poids dans l'alimentation de *N. aequalis* et que cette espèce n'a pas de rostre long pour la saisir, le doute subsiste quant à la façon dont il la capture.

Quant à la composition qualitative de l'alimentation, nos résultats coïncident, en partie, avec ceux de Geistdoerfer (1975) sur des individus de l'Atlantique NE. Cet auteur constate que les Mysidacés jouent un rôle essentiel dans l'alimentation de *N. aequalis*, les Polychètes, les Amphipodes et les Décapodes étant des proies secondaires. Cependant, dans notre étude, les Amphipodes et les Décapodes sont les proies préférentielles, les Mysidacés restant au second plan. Cette différence peut être attribuée au petit nombre d'individus analysés par Geistdoerfer (*op. cit.*).

Macpherson (1979) trouve que les proies les plus importantes sont les Polychètes (Cp = 33 %), suivis de *C. macandreae* (32,4 %), tandis que les Amphipodes représentent seulement 7,4 %. Les données de Relini & Wurtz (1979) concordent avec celles de Macpherson (*op. cit.*).

Il est probable que nous ayons sous-estimé l'importance réelle des Polychètes car ils sont plus rapidement digérés que les Crustacés. Ainsi, Macpherson (1983), qui étudie les contenus stomacaux de *N. aequalis* de l'Atlantique SE à partir d'estomacs

fixés à bord, trouve que les Polychètes représentent le groupe le plus important de l'alimentation, suivi des Crustacés. Quant aux conclusions tirées de Mauchline et Gordon (1984) sur des individus de l'Atlantique NE, elles sont en concordance avec notre étude, sauf en ce qui concerne les Décapodes qui sont, ici, des proies accidentelles. En accord avec nous, ils observent des changements saisonniers apparents dans l'alimentation de cette espèce et affirment la nature épibenthique de celle-ci.

L'absence de juvéniles dans l'échantillon étudié expliquerait l'inexistence de variations qualitatives de l'alimentation en fonction de la taille; pour Macpherson (1983), les juvéniles (5-9 mm de longueur totale) se nourrissent exclusivement de Copépodes dont l'importance diminue progressivement chez les individus plus grands qui consomment des Polychètes et d'autres Crustacés.

L'absence de données sur l'abondance relative des Invertébrés dans les fonds étudiés, ne nous permet pas de prévoir si *N. aequalis* sélectionne ou non les proies. En accord avec Relini & Wurtz (*op. cit.*) cette espèce se nourrit de façon continue à l'échelle de la journée.

B. Fécondité

Compte-tenu des difficultés que présente l'étude de la fécondité par suite du vide total ou partiel des gonades provoqué par la décompression lors de la remontée du chalut, les données obtenues -même sans être définitives- sont entachées d'une certaine approximation.

Nous observons, en premier lieu, la présence d'œufs mûrs chez les femelles recueillies pendant la période 1984-85 ce qui permet d'affirmer que *N. aequalis* est une espèce qui se reproduit tout au long de l'année.

Le poids des gonades est en corrélation étroite avec le poids du Poisson éviscéré; ceci permet de valider l'équation :

$$\ln Pg = -2,70587 + 0,90026 \cdot \ln Pe \quad r = 0,712 \quad \alpha = 0,00$$

avec Pg = poids des gonades en g et Pe = poids du Poisson éviscéré (en g).

Le nombre d'œufs mûrs n'est pas en rapport avec le poids des gonades, ce qui indique que leur maturation est totalement indépendante de l'époque de l'année et de la taille du Poisson.

Étant donné l'absence de relation entre le nombre d'œufs mûrs et les autres caractéristiques, une série d'équations exprime la fécondité (total d'œufs) en fonction de la longueur préanale ou du poids du Poisson. De telles relations ne sont pas hautement significatives, sauf celle qui met en rapport fécondité et poids, et dont l'utilité pourrait permettre la prédiction de la fécondité absolue de l'espèce ($r = 0,63$). Les calculs de régression de la fécondité

relative par rapport à la longueur préanale et au poids du Poisson ne possèdent par contre, de par leur faible signification, qu'une simple valeur indicative.

La tentative faite pour mettre en évidence un développement différentiel des gonades entre les trois périodes (analyse de la variance à l'IGS) se solde par un échec, ce qui corrobore l'affirmation antérieure au sujet de la façon dont cette espèce se reproduit. L'analyse des moyennes, de la relation « œufs mûrs - œufs non mûrs » n'est pas non plus significative, ce qui confirme à nouveau ce qui a été dit antérieurement.

Nos résultats coïncident, en partie, avec ceux de Gordon (*op. cit.*) qui, traitant des aspects saisonniers de la biologie des Poissons de profondeur de l'ouest d'Ecosse, affirme que les ovaires de *N. aequalis* contiennent des œufs de tailles différentes à divers stades de développement. Cependant, nos résultats ne nous conduisent pas au cycle saisonnier reproductif, avec une longue saison de frai d'avril à octobre établi par lui. Comme nous avons trouvé un grand nombre de femelles adultes en janvier et février, nous sommes amenés à étendre la période de frai à presque toute l'année.

La synchronisation d'un cycle reproductif chez les Poissons des eaux profondes dépendant souvent de la disponibilité des sources trophiques (Gordon *op. cit.*), nous avons justement constaté que chez *N. aequalis* il n'existait aucune différence qualitative ou quantitative dans l'alimentation entre les saisons, même pour différentes tailles des Poissons. Ce qui prouve, à nouveau, l'absence d'un cycle saisonnier reproductif cyclique, avec une saison de frai prépondérante chez *N. aequalis*, ainsi que le montrent Relini et Wurtz (*op. cit.*).

CONCLUSIONS

Du point de vue de l'alimentation, *N. aequalis* est un carnivore euryphage qui se nourrit principalement de Crustacés de l'épifaune. Ses proies préférentielles sont les Amphipodes (*Eusirus* sp. et *Orchome-nella* sp.) et les Décapodes (avec *C. macandreae*, sa première espèce-proie). Les proies secondaires sont les Mysidacés, *Pseudomma* sp. étant le plus important, et les Polychètes. Toutes les autres proies sont accidentelles.

L'indice d'intensité alimentaire moyen (Km) ne varie pas de façon significative, ni avec la taille, ni avec la saison. Les valeurs de Km les plus faibles apparaissent pour les Poissons les plus grands et les valeurs les plus élevées pour les plus petits. Malgré cela, le poids moyen des proies par estomac augmente avec la taille. Le Km présente un maximum en hiver qui est dû à une augmentation du nombre des captures.

Nous n'avons pas trouvé de différences significatives dans l'ordre d'importance des espèces-proies d'après la taille ou d'après les saisons. Cependant, les Mysidacés présentent une augmentation de leur importance en été, due à la diminution des Amphipodes et des Décapodes. A mesure que la taille des Poissons augmente, apparaît une diminution du nombre des petites proies qui sont substituées par des proies plus grandes.

N. aequalis est une espèce qui se reproduit tout au long de l'année dans la mer Catalane, avec une proportion plus importante de femelles mûres en janvier-février, avril-mai et octobre. Les ovaires mûrs présentent des œufs de tailles variées et à divers stades de développement, avec une plus grande abondance des plus petits dont le nombre diminue à mesure que la taille du Poisson augmente. Le nombre total d'œufs est en corrélation avec le poids du Poisson éviscéré, et pourrait donc être utilisé pour prédire la fécondité absolue de l'espèce.

REFERENCES

- BUCHANAN J.B., 1963. The biology of *Calocaris macandreae* (Crustacea : Thalassinidae). *J. mar. Ass. U.K.*, 43 : 729-747.
- CARDENAS S., 1977. Régimen alimentario de sapo, *Halobatrachus didactylus* (Pisces, Batrachoidae) en la Bahía de Cádiz (España Sudoccidental). *Vie Milieu*, 27 (1A) : 111-129.
- DAYTON P.K. & R.R. HESSLER, 1972. Role of biological disturbance in maintaining diversity in the deep sea. *Deep Sea Res.*, 19 : 199-208.
- FARRAN G.P., 1924. Seventh report of the fishes of the Irish Atlantic Slope. The macrourid fishes (Coryphaenoididae). *Proc. R. Ir. Acad.*, 36 : 91-143.
- GEISTDOERFER P., 1975. Ecologie alimentaire des Macrouridae (Téléostéens, Gadiformes). Alimentation. Morphologie et histologie de l'appareil digestif. Place des Macrouridae dans la chaîne alimentaire profonde. Thèse doct. Etat, Univ. Paris VI, CNRS A.O. 11, 826 : 315 p.
- GEISTDOERFER P., 1979. Connaissances nouvelles sur la biologie de la famille des Macrouridae (Téléostéens, Gadiformes). *Vie Milieu*, 28-29 (2AB) : 323-351.
- GEISTDOERFER P., 1986. Macrouridae. In *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. Edited by P.J.P. Whitehead, M.L. Bauchot, J.C. Hureau, J. Nielsen and E. Tortonese. Unesco, Paris, 644-676.
- GORDON J.D.M., 1979. Seasonal reproduction in deep sea fish. In *Cyclic phenomena in marine plants and animals*. Proceeding of the 13th European Marine biology Symposium, Isle of Man, 1978. E. Naylor & R.G. Hartnoll Ed., Pergamon Press, 223-229.
- GREY M., 1956. The distribution of fishes found below a depth of 2000 meters. *Fieldiana Zool.*, 36(2) : 75-337.
- HUREAU J.C., 1970. Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae). *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 68 (1391) : 244 p.
- HYSLOP E.J., 1980. Stomach contents analysis - a review methods and their application. *J. Fish Biol.*, 17 : 411-429.

- IVLEV V.S., 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes. Yale Univ. Press, New Haven, 302 p.
- MACPHERSON E., 1979. Ecological overlap between Macrourids in the western Mediterranean Sea. *Mar. Biol.*, 53 : 149-159.
- MACPHERSON E., 1983. Ecología trófica de peces en las costas de Namibia. I. Hábitos alimentarios. *Res. Exp. Cient.*, 11 : 81-137.
- MARSHALL N.B., 1973. Family Macrouridae. *Mem. Sears Found. Mar. Res.*, 1 (6) : 496-537.
- MARSHALL N.B. & D.W. BOURNE, 1964. A photographic survey of benthic fishes in the Red Sea and Gulf of Aden, with observations on their population density, diversity and habits. *Bull. Mus. comp. Zool., Harvard Univ.*, 132(2) : 223-244.
- MAUCLINE J. & J.D.M. GORDON, 1984. Diets and bathymetric distributions of the macrourid fish of the Rockall Trough, northeastern Atlantic Ocean. *Mar. Biol.*, 81 : 107-121.
- MCLELLAN T., 1977. Feeding strategies of the macrourids. *Deep Sea res.*, 24 : 1019-1036.
- PINKAS L. *et al.*, 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. *Fish. Bull.*, 152 : 105 p.
- RELINI L. & P. WURTZ, 1979. Biologia de *Nezumia aequalis* (Osteichthyes, Macrouridae) sui fondi da pesca batiali Liguri. *Quad. Civ. Staz. Idrobiol. Milano*, 7 : 75-96.
- SORBE J.C., 1972. Ecologie et éthologie alimentaire de l'ichtyofaune chalutable du plateau continental sud-Gascogne. Thèse 3e cycle Aix-Marseille, 125 p.
- YASUDA F., 1960. The types of food habits of fishes assured by stomach contents examination. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.*, 26 : 653-662.

Reçu le 14 décembre 1987; received December 14, 1987
Accepté le 30 mars 1988; accepted March 30, 1988

SEPIOLINAE (MOLLUSCA, CEPHALOPODA) FROM THE LIGURIAN SEA

L. ORSI RELINI and M. BERTULETTI

Laboratori di Biologia Marina ed Ecologia Animale,
Istituto di Zoologia dell'Università, Via Balbi 5,
Genova, Italia

SEPIOLINAE
DISTRIBUTION
MATURITY
LIGURIAN SEA

ABSTRACT — A collection of 130 specimens of *Sepiolo* (*ligulata*, *robusta*, *rondeletii*, *intermedia*), 115 *Rondeletiola minor*, 90 *Sepietta* (*obscura*, *neglecta*) and more abundant samples of *S. oweniana* obtained by trawl fishing in the Ligurian Sea are briefly illustrated in terms of depth distribution, sex ratio and maturity stages.

SEPIOLINAE
DISTRIBUTION
MATURITE
MER LIGURE

RÉSUMÉ — Une collection de 130 spécimens de *Sepiolo* (*ligulata*, *robusta*, *rondeletii*, *intermedia*), 115 *Rondeletiola minor*, 90 *Sepietta* (*obscura*, *neglecta*) et des nombres plus importants de *S. oweniana* récoltés par chalutage en Mer Ligure sont étudiés au sujet de la distribution selon la profondeur, la sex-ratio, et les stades de maturité sexuelle.

INTRODUCTION

Among the Cephalopods, especially those of commercial value, the Sepiolinae (family Sepiolidae, order Sepioidea or Sepioloidea Fioroni, 1981) are one of the lesser known groups with regard to distribution and life history in the sea. However, in some of its species it has been possible to observe the entire life cycle in captivity (Boletzky *et al.*, 1971); to study the use and control of bacterial light (Herring *et al.*, 1981); to make detailed observations of embryology and comparative anatomy (Fioroni, 1981). In contrast to these specialized studies, our approach has more scope for field aspects; we identify the numerous species in the Ligurian Sea with the aim of recording their role, however small, in the fishing grounds.

Taking Naef (1923) as her source, Mangold-Wirz (1963) lists 15 species of Sepiolidae in the Western Mediterranean; Torchio (1968) lists 16, also taking into account *Heteroteuthis atlantis* G. Voss, 1955, which Voss himself (1955) reported at Messina. This last list has remained unchanged in the register of

Mediterranean Cephalopods which has recently been brought up to date by Bello (1986). The sub-family Sepiolinae in particular, which includes 11 of the 16 species of the family, has, as far as we know, never been studied in the Gulf of Genoa. In fact, one has to go back to Vérany (1851) to find a text which deals with this subject, and even that is limited to two varieties of *Sepiolo rondeletii*, a taxon which at that time included not only different species of *Sepiolo*, but also sepiolids belonging to other genera. Vérany states that « ... Les Sépioles vivent sur toutes nos plages ...; leur chair est délicate et estimée : elle porte le nom de Sponcia-courrenti et malnascui à Gènes ... ».

Naef gave the present status to the subfamily describing the genera *Sepietta* and *Rondeletiola* (1912a; 1916) and seven species (1912b, c; 1916). In the very abundant material which he examined he mentioned some specimens of *Sepietta oweniana*, *S. rondeletii* and *S. steenstrupiana* coming from Villefranche, i.e. from the western sector of the Ligurian Sea (Naef, 1923). For the description of the latter species Ligurian material was used both by Levy (1912) and by Naef (1912b) almost at the same time;

Table I. — Records of Sepiolinae in the Mediterranean subprovince.

	GULF OF NAPLES	ADRIATIC	CATALAN COAST	N. TYRRHENIAN	ISRAEL AND CYPRUS	CADIZ	LIGURIAN SEA
	Naef 1923	Rudolph 1932 Lumare 1974 Bello & Motolese 1983	Mangold Wirz 1963 Boletzky <i>et al.</i> 1971 Sanchez & Morales 1986	Lumare 1970	Ruby & Knudsen 1972 Knudsen 1981	Guerra 1982	Levy 1912 Naef 1923 Orsi & Bertuletti 1986
<i>Sepiolo steenstrupiana</i> Lévy	+	+			+		+
<i>Sepiolo aurantiaca</i> Jatta	+						
<i>Sepiolo ligulata</i> Naef	+	+	+	+			+
<i>Sepiolo rondeletii</i> Leach	+	+	+		+	+	+
<i>Sepiolo intermedia</i> Naef	+	+	+	+		+	+
<i>Sepiolo affinis</i> Naef	+	+	+	+			
<i>Sepiolo robusta</i> Naef	+	+	+		+		+
<i>Rondeletiola minor</i> Naef	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sepietta obscura</i> Naef	+	+	+	+	+		+
<i>Sepietta neglecta</i> Naef	+	+	+		+	+	+
<i>Sepietta oweniana</i> d'Orbigny	+	+	+	+	+	+	+

by only a few days Levy's specific name gained priority (*).

Sepiolinae have been the objects of recent observations off the Catalan coast (Mangold-Wirz, 1963; Boletzky *et al.*, 1971; Sanchez and Morales, 1986), in the Tyrrhenian sea (Lumare, 1970), off the coasts of Israel and Cyprus (Ruby and Knudsen, 1972; Knudsen 1981), in the Gulf of Cadiz (Guerra, 1982) and in the Adriatic Sea (Bello and Motolese, 1983; Bello 1984); the species recorded in these areas are shown in Table I.

Recently we have had the opportunity of gathering information about this group thanks to a fishing programme (1982-1983) promoted by the « Ministero della Marina Mercantile » on the problems of the limits of trawl fishing and on the protection of the coastal strip. Catches were carried out at monthly intervals, at levels between 20 and 90 meters. The use of a tightly-meshed net, which was specifically designed as a commercial net for Cephalopod juveniles (*Eledone cirrhosa*, in particular), made it possible to collect good material, to which were added previous small collections also taken from trawl fishing carried out in the Ligurian Sea. Finally, more recently, further material was gathered

during the 1985 programme on the « Evaluation of Demersal Resources » financed by the « Ministero della Marina Mercantile » (Relini, 1985).

We have already provided a table which summarises our finds of Sepiolinae (Orsi Relini and Bertuletti, 1986); here we shall give the essential details of the material examined.

METHODS AND MATERIALS

In 1982-83 samples were taken at monthly intervals from the trawlable bottoms situated on the Eastern Riviera roughly off the coast at Chiavari. Professional equipment hired for the purpose from the Santa Margherita fishing fleet was used: a trawler of 18 tons gross tonnage, equipped with a 150 Hp engine, echo-sounding gear and radar and a 3-man crew. The net was an otter-trawl, belly 400 meshes of 25 mm; lower body 120 meshes of 30 mm; wings 200 meshes of 45 mm; cod end 420 meshes of 6 mm side; lower and upper edge each 70 meshes of 35 mm; sweep lines of 200 m; warps of 250-1000 m; otter board of 100 x 170 cm.

Each monthly sampling consisted of one-hour effective trawls carried out during day-light hours at four different depths: 20, 30, 50 and 90 m. Other occasional samples were taken at the same depth during the night and at depths of 10, 85 and 300 m.

Minor samples were also taken on board trawlers which were engaged in commercial trawl fishing in various part of the Ligurian Sea; these included: a) samples obtained during the four seasons in 1975-76

* Levy (1912) also mentioned *S. desvigniana* from Villefranche-sur-Mer and *S. atlantica* from Nice. It is very difficult to establish the identity of the former species (named *S. desvigniana* in the original description by Gervais and van Beneden, 1838). The latter species is well identified by the number of rows of suckers on the ventral arms. On the basis of this work (Levy, 1912) *S. atlantica* seems to belong to the Mediterranean fauna; however, since then no other record has appeared in the literature.

on the neritic bottoms between Genoa and Portofino at depths between 30 and 180 m; b) samples obtained from red shrimp fishing between 500 and 700 m on the Eastern and Western Riviera.

During the Programme « Evaluation of Demersal Resources (1985) », the trawlable bottoms situated between Arenzano and the mouth of the Magra and depths between 0 and 700 m were explored using 56 hourly trawls. These were divided into 5 layers by the depths 50, 100, 200, 450 m in numbers proportional to the extension of each layer. The net had 500 meshes at the mouth and 500 at the cod end of 7.5 mm side.

The materials listed were fixed on board in 10 % formalin in sea water, with the exception of the last samples (1985), which were frozen.

Systematic identification was made according to the suggestions of Naef (1912b, c, 1916, 1923), i.e. mainly by observing the hectocotylized arm of the male and the visceral mass of the female in which the extension and the profile of the empty bursa is critical. At the Zoological Station of Naples, some of Naef's collections of *S. atlantica*, *S. intermedia*, *S. affinis*, *S. robusta*, *S. ligulata*, *Sepietta oweniana*, *S. obscura* and *Rondeletiola minor* were also examined.

Naef gained such wide experience both in fresh and fixed Sepiolid that he was able to recognize the species simply on the basis of general external features and colour. His collections include numerous small undissected specimens. Unfortunately, by now these materials have become colourless and very deformed by the fixatives; however, they may still be useful in recognizing the main anatomical characteristics mentioned above.

With regard to our collections, as we had specimens which were subjected to different kinds of fixation and for varying length of time, we were not able to use distinctive features based upon colour patterns.

In listing the examined material we give the dorsal mantle length measured as indicated by Mangold-Wirz (1963). The zone of fishing refers to the locality on the coast off which the trawl was effected (generally parallel to the shore). The notes about the maturity stage are based upon the storage of spermatophores in the males (few sp. = maturing; abundant sp. = ready to spawn) and the diameters of eggs in the females, as suggested by Mangold-Wirz (1963) (for the sake of comparison we recall that this author gives the following size for eggs in advanced maturation: *Sepiola rondeletii* 2.5-3 mm; *Sepietta oweniana* 2.1-2.6 mm).

All measurements were effected on specimens preserved in formalin.

RESULTS

Sepiola

Sepiola ligulata

The identification of this species on the basis of the hectocotylized arm and of the *bursa*, respectively, is straightforward. In our material the portion of *bursa* that extends on the right side beyond the central mantle *septum* is sometimes almost as large as the left portion.

S. ligulata is one of the smallest species of Mediterranean sepiolids and its records are generally scarce. Only in the Adriatic has a group of 45 specimens been obtained in a single haul (Lumare, 1974). In the laboratory the embryonic development, the hatching and the growth to a final length of about 9 mm ML were observed by Boletzky *et al.* (1971). Our records indicate a sexual maturity at only 11 mm ML in the male and 14 mm ML in the female.

The depth range was 65-125 m in the Adriatic (Lumare, 1974) and 50-90 m in the Ligurian Sea.

Sepiola robusta

On the characteristic features of the hectocotylized arm is the great enlargement of one of the three basal suckers. The small suckers in the fourth and fifth rows above the copulatory apparatus give the appearance of a central narrowing of the arm, which in Naef's figure is not shown.

The female *bursa* may be larger than that represented by Naef, and sometimes leans on the central *septum* (it does not however, extend to the right side, as in *S. rondeletii*).

This « large » species is well known in many aspects of its biology having been the object of long and exhaustive observations by Boletzky which he summarizes in his review on this subject (Boletzky, 1983). In captivity female spawning was observed at about 170 days after birth and at a ML of 17 mm; males are mature at a slightly smaller size. The present field data confirm the same minimum spawning size. The depth range here observed (60-90 m) appears restricted compared to that of the Catalan coast (from a few meters to about 100).

Sepiola rondeletii

Our material is composed only of small females. We have considered critical for the identification the presence of a protrusion of the *bursa* on the right side, passing across the ventral *septum*, but not in the form of a hernia as in *S. ligulata*.

As important samples of *S. rondeletii*, including adult males and females, have been obtained in

shallow water and also in lagoons, this species is considered strictly littoral (Mangold-Wirz, 1963). However, Guerra (1982) recently obtained two immature females at 190 m. Since also the present specimens, fished at the least between 20 and 50 m, are all immature, a greater dispersal of young may be supposed.

Sepiola intermedia

A very characteristic feature of the hectocotylized arm is the presence of two large suckers above the copulatory apparatus. The enlarged suckers are the median first and second or, in some cases, the median second and the third. This is the commonest species of the genus *Sepiola* in our material, probably because of its eurybathic distribution. In the present collection we have registered its presence in the range 20-135 m, but other data taken from the « Evaluation of demersal resource » programme now in progress (1986) extend the range to 220 m. We obtained a maximum of 15 specimens per hour of trawling during the night.

This species seems to have a patchy distribution in the Mediterranean; Naef quoted only specimens from Naples. Lumare, in extensive surveys on the Tyrrhenian coast, found it only south of Rome. E. Mauris (pers. comm.) found it at Banyuls-sur-Mer.

Sanchez and Morales (1986) recently obtained a single specimen from the Catalan coast. The record of Guerra (1982) at Cadiz seems questionable, since that specimen has a different hectocotylus. The biology of this species is poorly known. We have registered an overall sex-ratio in favour of males (1 to 0.7). Adults in spawning condition are present throughout the year. Minimal spawning sizes were 11 mm ML in the male and 17 mm ML in the female.

Rondeletiola

Rondeletiola minor

This species is easily recognized by its peculiar luminous organs. In the trawl catches taken in the Ligurian Sea it is usually associated with *Sepietta oweniana*; in number it represents a maximum of 10% and in weight a maximum of 5%. In the eastern sector it was registered at deep circalittoral and epibathyal levels, in the western sector also at 500-700 m, perhaps due to sleeker bottoms. The overall sex-ratio was 1 male : 1.4 female. Maturity may be reached at only 12 mm ML in the male and at 12 mm ML in the female. The present data suggest a long reproductive season (at least from April to December).

Sepietta

Within this genus, a separation of the group *oweniana-neglecta* from *S. obscura* is generally made by the number of suckers at the base of the copulatory apparatus, that is four and three, respectively. However, we have noted frequent variations in this characteristic. In *Sepietta oweniana*, the most abundant of the three species, the number of basal suckers may be one, two, three, four, five, six with a total incidence of anomalous forms of 7% compared to those bearing four suckers. The anomalous forms have the following incidence (counted in 212 males captured in one haul of 60 minutes duration) : 1 basal sucker in 1.4% of the males; 2 b.s. in 2.3%; 3 b.s. in 1.4%; 5 b.s. in 0.94%; 6 b.s. in 0.94%. However, the distinction of *S. obscura* is also based on other morphological characteristics such as the club structure.

Recent descriptions of the distinctive features of female and male *S. neglecta* have been given by Bello and Motolese (1983) and by Sanchez and Morales (1986).

Sepietta obscura

S. obscura was studied in captivity by Boletzky *et al.* (1971) who observed its development, hatching and growth to a final length of 24 mm ML in two males.

Table II. — Distribution of Sepiolineae in the Ligurian Sea for each month of the year : 1 *Sepiola intermedia*, 2 *S. robusta*, 3 *S. ligulata*, 4 *S. rondeletii*, 5 *Rondeletiola minor*, 6 *Sepietta oweniana*, 7 *S. neglecta*, 8 *S. obscura*. Blanks represent absence of species in the trawl samples, broken lines are for periods and depths at which no sampling was done. Bare numbers represent the respective species taken in day samples, underlined numbers those taken in night samples.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
20 m	8	1			<u>4</u>	1		<u>1</u>				8
		8				8		<u>8</u>				
30 m	1	1	1	1	<u>1</u>	8		<u>1</u>				
		7		8	<u>4</u>			<u>8</u>				
					<u>8</u>			1				
50 m		1		1	<u>8</u>	1	1	<u>1</u>	1	1	1	1
		4		8		2	8	<u>6</u>	<u>8</u>	8	8	7
		8						8				8
90 m	1	7		1			1	<u>6</u>	<u>2</u>	1	5	1
	2	8		8			2	7	6	2	8	7
	3						5	8	8	3		7
							5				5	5
100-200 m	---	---	---	6		---	---	6	6	---	---	---
								7				
200-300 m	---	---	---	6	5	6	5	5	5	---	---	---
				7	6	7	6	6	6			
300-450 m	---	---	---		6			5	6	---	---	---
								6				
450-700 m	---	---	---		6		5	6	6	---	---	---
							6					

Table III. — List of specimens taken of each species in chronological order, with indication of individual size, fishing zone, depth of trawling, and stage of sexual maturation in both males and females. ab. sp. = abundant spermatophores; f. sp. = few spermatophores; imm. = immature; l.e.d. = largest egg diameter in mm; mat. = mature.

n°	dorsal mantle length mm	date	zone	depth m	reprod. stage
<i>Sepiolo ligulata</i> Naef, 1912					
males					
1	13	23.09.76	Camogli	50	ab. sp.
1	12	26.01.83	Chiavari	90	ab. sp.
1	11	08.12.83	Chiavari	75	ab. sp.
females					
2	14	26.01.83	Chiavari	90	l.e.d. 3-3.5
1	10	14.09.83	Chiavari	90	imm.
<i>Sepiolo robusta</i> Naef, 1912					
males					
1	13	29.01.82	Chiavari	90	imm.
1	18	12.08.82	Chiavari	90	f. sp.
night					
1	12	03.11.82	Chiavari	90	imm.
2	17;22	26.01.83	Chiavari	90	f. sp.
1	20	19.07.83	Chiavari	90	ab. sp.
2	11	14.09.83	Chiavari	90	imm.; f. sp.
2	15;17	14.09.83	Chiavari	90	ab. sp.
females					
1	14	04.08.75	Camogli	50-100	imm.
1	24	25.10.75	Camogli	50	l.e.d. 3.5
1	11	23.09.76	Camogli	50	imm.
1	17	22.02.78	Camogli		mat. ^
1	23	12.08.82	Chiavari	90	l.e.d. 4.5
night					
1	9	19.07.83	Chiavari	90	imm.
1	20	14.09.83	Chiavari	90	l.e.d. 5
<i>Sepiolo rondeletii</i> Leach, 1817					
females					
1	14	04.08.75	Camogli	50-100	imm.
1	13	23.09.76	Camogli	20-50	imm.
1	15	18.05.82	Chiavari	30	imm.
night					
1	15	18.05.82	Chiavari	20	imm.
night					
^ poorly preserved eggs					
<i>Sepiolo intermedia</i> Naef, 1912					
males					
3	15;17;17.5	04.08.75	Camogli	50-100	ab. sp.
1	14	09.10.75	Camogli	50-100	ab. sp.
2	10;14	23.09.76	Camogli	20-50	ab. sp.
1	13	24.11.76	Camogli	100-150	ab. sp.
1	16.5	10.03.78	Camogli	ab. sp.	ab. sp.
5	13;14;15;16;17	29.01.82	Chiavari	90	ab. sp.
1	20	24.03.82	Chiavari	90	ab. sp.
1	12	28.04.82	Chiavari	30	ab. sp.
1	11	18.05.82	Chiavari	30	ab. sp.
night					
3	15;15;18	29.06.82	Chiavari	50	ab. sp.
1	10	29.07.82	Chiavari	50	imm.
1	17.5	12.08.82	Chiavari	70	ab. sp.
night					
5	14;14;15;16;16	12.08.82	Chiavari	30	ab. sp.
night					
4	12;15;17;17	12.08.82	Chiavari	30	ab. sp.
night					
2	14;15	12.08.82	Chiavari	50	f. sp.
night					
4	13;16;16;17	04.10.82	Chiavari	50	f. sp.
4	8;8;9;13	04.10.82	Chiavari	50	imm.
1	13.5	04.10.82	Chiavari	90	f. sp.
3	15;16;16	03.11.82	Chiavari	50	ab. sp.; imm.
1	13	03.11.82	Chiavari	90	ab. sp.
1	10	24.02.83	Chiavari	30	imm.
1	11	24.02.83	Chiavari	50	ab. sp.
2	9;14	02.06.83	Chiavari	20	imm.; f. sp.
1	15	19.07.83	Chiavari	50	imm.
2	11;17	19.07.83	Chiavari	90	imm. or spent?
1	9	10.08.83	Chiavari	90	imm.
2	12;13	14.09.83	Chiavari	50	imm.; ab. sp.
2	10;13	14.09.83	Chiavari	90	imm.
4	16;16;18;18	08.12.83	Chiavari	90	ab. sp.
1	17	08.12.83	Chiavari	75	ab. sp.

n°	dorsal mantle length mm	date	zone	depth m	reprod. stage
2	15;18	01.04.85	Camogli	50	ab. sp.
4	7;16;16;19	01.04.85	Tigullio	26	ab. sp.
1	12	29.08.85	5 Terre	40	ab. sp.
1		20.03.86	P. Manara	135	
1	16	21.03.86	5 Terre	119	ab. sp.
1	16	02.05.86	Camogli	50	ab. sp.
females					
1	19	04.08.75	Camogli	50-100	l.e.d. 3
1	21	25.10.75	Camogli	50-100	l.e.d. 3
4	11;16 ; 17;20	18.05.82	Chiavari	30	imm.; l.e.d. 2.5
night					
1	14	29.07.82	Chiavari	50	imm.
2	14;14	12.08.82	Chiavari	30	imm.; l.e.d. 2.5
night					
2	7;11	12.08.82	Chiavari	50	imm.
night					
1	16	03.12.82	Chiavari	50	l.e.d. 3.5
2	14;17	26.01.83	Chiavari	30	l.e.d. 2.5; l.e.d. 3
1	18	24.02.83	Chiavari	20	l.e.d. 3
1	12	24.02.83	Chiavari	50	imm.
1	17.5	02.06.83	Chiavari	20	l.e.d. 3
3	9;14;17	19.07.83	Chiavari	50	2 imm.; l.e.d. 3
5	10;13;13;14.5;15	19.07.83	Chiavari	90	imm.
1	15	10.08.83	Chiavari	90	imm.
3	9;10;17	14.09.83	Chiavari	50	2 imm.; l.e.d. 3
4	13;14;15;16	14.09.83	Chiavari	90	3 imm.; l.e.d. 3
1	17	08.12.83	Chiavari	75	mat.
4	16;17;20;21	01.04.85	Tigullio	26	mat.
1	19	01.04.85	Camogli	50	mat. ^
2	20;21	01.04.85	Tigullio	85	mat. ^
1	19	29.08.85	5 Terre	62	l.e.d. 3
1	11.5	31.08.85	Tigullio	30	imm.
1		20.03.86	P. Manara	135	
3	16;19;20	02.05.86	Camogli	50	l.e.d. 3
^ poorly preserved eggs					
<i>Rondeletiola minor</i> Naef, 1912					
males					
1	17	11.08.75	Camogli	100-150	ab. sp.
1	13	19.07.83	Chiavari	90	ab. sp.
1	14	19.07.83	Chiavari	300	ab. sp.
1	13	10.08.83	Chiavari	300	ab. sp.
4	12;13;14;14	14.09.83	Chiavari	90	ab. sp.
5	10;11;11;15;17.5	08.12.83	Chiavari	90	ab. sp.
2	9;9	08.12.83	Chiavari	90	imm.
2	15;17.5	01.04.85	P. Manara	180	ab. sp.
5	12;16;16;17;19	26.04.85	La Spezia	220	ab. sp.
2	16;18	27.07.85	Ventimiglia	550-700	spent?
1	14	27.07.85	Ventimiglia	550-700	f. sp.
1	12	29.08.85	Deiva	190	imm.
4	14;16;16 ; 17	29.08.85	Deiva	190	ab. sp.; spent?
4	14;16;17;18	29.08.85	Tigullio	322	ab. sp.
1	15	29.08.85	Portofino	380	ab. sp.
3	15;20;20	09.09.85	Magra estu.	117	ab. sp.
3	16 ; 17;18	09.09.85	Magra estu.	117	spent? ; ab. sp.
4	18;18;18;18	12.09.85	Cinque Ter.	225	ab. sp.
3	16;17;17	12.09.86	Cinque Ter.	225	ab. sp.
females					
2	16;19	11.08.75	Camogli	100-150	l.e.d. 2; 2.5
1	13	19.07.83	Chiavari	90	imm.
1	19	19.07.83	Chiavari	300	l.e.d. 2
3	12;13;15	19.07.83	Chiavari	300	imm.
1	18	10.08.83	Chiavari	300	l.e.d. 2
3	12;12;16	14.09.83	Chiavari	90	imm.
4	12;13;13;15	14.09.83	Chiavari	90	l.e.d. 2
3	15;17;17	08.12.83	Chiavari	90	l.e.d. 2
3	14;15;19	08.12.83	Chiavari	90	l.e.d. 2
4	17.5;18;18;18	01.04.85	P. Manara	180	l.e.d. 2
4	14;17;20;22	01.04.85	P. Manara	180	l.e.d. 2
1	19	26.04.85	P. Mesco	220	l.e.d. 2
2	15;17	26.04.85	La Spezia	220	imm.
6	17;18;21;21;21;21	27.04.85	Levanto	240	l.e.d. 2.5
2	15;16	27.04.85	Levanto	240	imm.
1	16	04.05.85	Portofino	250	l.e.d. 2.5
1	14	27.07.85	Ventimiglia	550-700	imm.
3	19;20;21	29.08.85	Deiva	190	l.e.d. 2.5
1	17	29.08.85	Deiva	190	imm.
1	12	29.08.85	Chiavari	322	l.e.d. 2.5
1	18	09.09.85	La Spezia	240	l.e.d. 2
1	12	09.09.85	Magra estu.	117	imm.
4	17;17;17;20	09.09.85	Magra estu.	117	l.e.d. 2
1	21	09.09.85	Magra estu.	117	l.e.d. 2.5
4	16;16;22;22	12.09.85	Cinque Ter.	225	l.e.d. 2
4	17;19;20;20	12.9.85	Cinque Ter.	225	l.e.d. 2.5
3	15;17;18	12.09.85	Cinque Ter.	225	l.e.d. 2
1	15	20.03.86	Levanto	82	l.e.d. 2
3		20.09.86	P. Manara	135	

n°	dorsal mantle length	date	zone	depth m	reprod stage	n°	dorsal mantle length	date	zone	depth m	reprod stage
<i>Septetta obscura</i> Naef, 1916											
males											
1	11.5	23.09.76	Camogli	25-50	ab. sp.	73	17-31	14.09.83	Chiavari	300	
2	13;13	29.01.82	Chiavari	90	ab. sp.	1	25	08.12.83	Chiavari	90	
4	12;13;16;17	18.05.82	Chiavari	30	ab. sp.	14	18-25	01.04.85	Nervi	180	
		night				8	14-26	27.04.85	Genoa	240	
1	10	18.05.82	Chiavari	30	imm.	5	22;23;24;26;28	04.05.85	Portofino	250	
		night				1	21	13.05.85	Sanremo		
2	13;15	12.08.82	Chiavari	30	ab. sp.	3	17;22;22.5	30.05.85	La Spezia	455	
		night				34	16-23	31.05.85	La Spezia	430	
5	16;17;18;18;19	12.08.82	Chiavari	50	ab. sp.	4	17;18;22;22	03.08.85	Cinque Terr		
		night				4	22;22;22;29	17.08.85	Portofino	430-700	
1	16	03.12.82	Chiavari	50	imm.	131	14-28	22.08.85	Cinque Terr	425	14-16 imm.
1	15	26.01.83	Chiavari	20	ab. sp.						15-20 f. sp.
1	17.5	24.02.83	Chiavari	20	ab. sp.	123	14-30	22.08.85	Cinque Terr	468	14-16 imm.
1	11	24.02.83	Chiavari	50	ab. sp.						15-20 f. sp.
1	9	02.06.83	Chiavari	20	imm.						17-28 ab. sp.
1	18	19.07.83	Chiavari	50	ab. sp.	1	20	22.08.85	Cinque Ter	520	
2	9;9	10.08.83	Chiavari	50	imm.	1	25	22.08.85	Sestri L.	500	
1	12	14.09.83	Chiavari	90	ab. sp.	36	18-27	22.08.85	Cinque Terr	520	
1	11	14.09.83	Chiavari	90	imm.	212	16-29	22.08.85	La Spezia	470	
1	11	08.12.83	Chiavari	50	imm.	3	20-23-26	23.08.85	Chiavari	530	
1	15	01.04.85	Tigullio	26	ab. sp.	1	22	23.08.85	Chiavari	530	imm.
2	14;14	20.03.86	Levanto	82	ab. sp.	2	22;23	29.08.85	Chiavari	190	
females											
1	12	04.08.75	Camogli	50-100	imm.	23	16-25	29.08.85	Portofino	322	ab. sp.
2	15-17	29.01.82	Chiavari	90	imm.	1	19	31.08.85	Recco	235	imm.
1	15.5	18.05.82	Chiavari	50	imm.	12	15-18	09.09.85	La Spezia	117	
		night				80	14-29	09.09.85	La Spezia	240	
1	22	18.05.82	Chiavari	30	l.e.d. 3	36	18-29	09.09.85	La Spezia	465	ab. sp.
		night				18	17-21	12.09.85	Cinque Terr	225	
4	12 ; 15;15;18	18.05.82	Chiavari	30	imm.l.e.d. 2	2	25;27	12.09.85	P. Mesco	425	ab. sp.
1	23	29.06.82	Chiavari	50	mat.	4	19-20	08.05.86	La Spezia	220	ab. sp.
1	19	12.08.82	Chiavari	20	l.e.d. 2.5	females					
		night				1	32	04.08.75	Camogli	50-100	l.e.d. 3
2	16;19	12.08.82	Chiavari	30	l.e.d. 3	2	18;23	11.08.75	Camogli	100-180	imm.
		night				3	23;24;28	15.01.76	Camogli	100-180	l.e.d. 3
2	15;18	12.08.82	Chiavari	30	l.e.d. 2	1	18	15.01.76	Camogli	100-180	
		night				1	22	18.02.76	Camogli	50-100	l.e.d. 3.5
6	15;15 ; 17;17;19;19	12.08.82	Chiavari	90	imm.l.e.d.2.5	2	26;37	18.02.76	Camogli	100-180	l.e.d. 3
		night				3	20;22;24	30.06.76	Camogli	300	2 imm.; l.e.d.2
1	15	26.01.83	Chiavari	90	imm.	1	26	20.08.76	Camogli	100-180	l.e.d. 3.5
3	13;15;18	19.07.83	Chiavari	50	imm.; 2 l.e.d. 2	2	18;26	22.02.78	Camogli	100-180	l.e.d. 3
1	15	10.08.83	Chiavari	50	imm.	1	29	10.05.78	Camogli	100-180	l.e.d. 3
1	12	10.08.83	Chiavari	90	imm.	1	32	29.07.82	Chiavari	300	l.e.d. 3
2	12;18	14.09.83	Chiavari	50	imm.	5	12;18;18;19;21	02.06.83	Chiavari	300	
1	17.5	14.09.83	Chiavari	90	mat.	53	10-34	19.07.83	Chiavari	300	
4	10;11;14;17	14.09.83	Chiavari	90	imm.	16	15-28	10.08.83	Chiavari	300	
1	10	08.11.83	Chiavari	20	imm.	50	16-34	14.09.83	Chiavari	300	
1	12	08.11.83	Chiavari	50	imm.	6	18-31	01.04.85	Nervi	180	l.e.d. 3.5
2	17;23	01.04.85	Tigullio	26	l.e.d. 3	3	24;26;28	26.04.85	Cinque Terr		in 27-31
1	17	01.04.85	Camogli	50	imm.	3	23 ; 24;28	26.04.85	La Spezia	220	l.e.d. 3 ; 4
1	19	01.04.85	Tigullio	85	l.e.d. 3	1	23	26.04.85	La Spezia	220	
1	17	24.08.85		70	imm.	6	22-30	27.04.85	Genoa	240	
1	20	02.05.86	Camogli	50	l.e.d. 3	2	24;27	04.05.85	Portofino	250	
1	16	02.05.86	Camogli	50	imm.	1	26	13.05.85	Sanremo		
<i>Septetta neglecta</i> Naef, 1916											
males											
2	17;20	30.04.76	Camogli	50-100	ab. sp.	1	26	17.05.85	Cinque Terr	423	
1	21	26.01.83	Chiavari	90	ab. sp.	1	30	17.05.85	Cinque Terr	439	
1	14	24.02.83	Chiavari	30	f. sp.	3	18;25;28	30.05.85	La Spezia	455	
1	22	19.07.83	Chiavari	90	ab. sp.	33	15-25	31.05.85	La Spezia	430	l.e.d. 3-3.7
1	21	08.12.83	Chiavari	75	ab. sp.	1	20	03.08.85	Cinque Terr		in 22-25
1	14	26.04.85	La Spezia	220	imm.	3	21;29;31	17.08.85	Portofino	430-700	
1	15	09.09.85	Magra estu	117	imm.	86	10-32	22.08.85	Cinque Terr	425	10-22: imm.
females											
1	14	04.10.82	Chiavari	90	imm.						22-27: l.e.d. 3
1	12	28.12.82	Chiavari	50	imm.	94	14-30	22.08.85	Cinque Terr	468	25-30: l.e.d. 3.5
5	14;14;18;17;17	26.01.83	Chiavari	90	imm. 2 l.e.d. 2.5						14-25: imm.
1	17	02.06.83	Chiavari	300	l.e.d. 2.5	183	12-32	22.08.85	La Spezia	470	18-25: l.e.d. 2.5-3
1	12	08.11.83	Chiavari	90	l.e.d. 2						24-30: l.e.d. 3.5
1	17	08.12.83	Chiavari	90	l.e.d. 3						12-26: imm.
<i>Septetta ovata</i> d'Orbigny, 1835											
males											
1	23	11.08.75	Camogli	100-180	ab. sp.	2	26;26	22.08.85	Sestri L.	500	20-32: l.e.d. 3
4	16;18;18;18	11.08.75	Camogli	100-180	imm.	37	14-29	22.08.85	Cinque Terr	520	
1	28	15.01.76	Camogli	100-180	ab. sp.	3	23;23;27	23.08.85	Chiavari	530	
1	15	15.01.76	Camogli	100-180	imm.	1	24	23.08.85	Chiavari	530	imm.
1	26	18.02.76	Camogli	100-180	f. sp.	1	31	24.08.85	Cinque Terr	110	l.e.d. 4
4	20;22;24;25	18.02.76	Camogli	100-180	ab. sp.	2	16;21	29.08.85	Chiavari	190	
3	22;23;26	30.06.76	Portofino	about 300	ab. sp.	4	20;27;29;29	29.08.85	Portofino	322	mat.
1	17	22.12.76	Camogli	100-180	imm.	5	20-23	29.08.85	Portofino	322	
1	21	22.02.78	Camogli		ab. sp.	2	26;26	31.08.85	Recco	450	
6	19-29	02.06.83	Chiavari	300		15	13-28	09.09.85	La Spezia	117	
90	14-32	19.07.83	Chiavari	300	mat.fr.20 mm ML	21	12-24	09.09.85	La Spezia	240	
37	16-29	10.08.83	Chiavari	300	mat.fr.20 mm ML	18	22-33	09.09.85	La Spezia	465	
						13	14-35	12.09.85	Cinque Terr	225	
						1	34	12.09.85	P. Mesco	425	mat.

The Ligurian specimens were fished both on infralittoral and circalittoral bottoms. Minimum spawning sizes were 12 mm ML in the male and 16 mm ML in the female (fixed spec.); the sex-ratio was in favour of females (1.4 : 1); the spawning season was long (at least April-September).

Sepietta neglecta

S. neglecta was kept in the aquarium from hatching to a final length of 15 mm ML by Boletzky *et al.* (1971). We have occasionally fished this species from infralittoral to bathyal grounds, as could be expected from recent records in the Adriatic (30-50 m), in the Gulf of Cadiz (70-475 m) and off Taragona (315-363 m).

Minimum spawning sizes were 17 mm ML in the male and 17 mm ML in the female.

Sepietta oweniana

Mangold-Wirz (1963) and Bergstrom and Summers (1983) give exhaustive accounts of the life-cycle of *S. oweniana* on the basis of many observations made both in the field and in the laboratory.

S. oweniana is very abundant in some fishing grounds of the eastern sector of the Ligurian Sea, where we have recorded a maximum of 395 individuals per hour of trawling. The denser samples were obtained at 400-500 m at a distance from the coast of about 20-25 miles.

Males range from 14 to 30 mm ML and females from 10 to 35 mm ML (fixed specimens). Minimum spawning sizes are 18 and 20, respectively, in male and female. Mature animals are present throughout the year. In contrast, the bathyal population is not stable, because the spring sampling gave a number of animals corresponding to only 10% of the summer sampling. A peak of hatching and/or a migration toward deeper waters takes place in the late spring or at the beginning of the summer.

DISCUSSION

Considering the Mediterranean records (Table I), three species, *S. affinis*, *S. steenstrupiana* and *S. aurantiaca*, are found missing in this collection of Sepiolinae from the Gulf of Genoa.

We suppose that our sampling methods were not suitable for the capture of *S. affinis*, which lives « at depth of a few metres on sandy bottoms » (Naef, 1923). One of us has ascertained its presence in the Gulf of Genoa by examining the small sepiolids, generally labelled as *S. rondeletii*, which form the collection of the Museum of Natural History in Genoa (M.N.H.G.). Out of a total of 35 specimens of *Sepiola*, 14 are *S. affinis*; the Ligurian records of

this species extend from 1905 to 1966, but are mainly from the oldest time period, when artisanal coastal fisheries were probably more common than now. Therefore, this species can be definitely added to the cephalopods of the Ligurian Sea and considered quite common.

S. steenstrupiana, described on the basis of specimens from Villefranche, was found also in the Gulf of Salerno and near Naples (Naef, 1923) in the Adriatic (Rudolph, 1932) and in Haifa Bay (Knudsen, 1981). Considering these few records, it seems a rare species which lives at infralittoral levels (5-20 m in the Adriatic; 47 m in Haifa Bay on sandy mud). No Ligurian records are to be found at the M.N.H.G.

S. aurantiaca was described by Jatta (1896). Naef (1923) saw only preserved specimens coming from Naples and the Atlantic coasts (Roscoff, Firth of Forth, Bergen, North Sea); he stated that it probably lived in deep waters at about 200-400 m, although it is not clear on which observations he based this remark. This species seems the rarest in the Mediterranean, with no records after Naef, and it represents the only species actually lacking till now in the Ligurian Sea.

From the data collected in our area the ecological distribution of the five commoner species of *Sepiola* may be summarized as follows :

- a) shallow water species : *S. rondeletii*, *S. affinis*
- b) circalittoral species : *S. robusta*, *S. ligulata*
- c) eurybathic species : *S. intermedia*

The scarce records of *S. steenstrupiana* have so far suggested that it belongs to group a). On the other hand, if Naef's supposition proves correct, *S. aurantiaca* will be the only species of *Sepiola* living entirely along the slope.

The distribution of *S. robusta* in areas different from the Ligurian Sea seems larger than that above indicated. Data of Mangold-Wirz (1963) and Boletzky (1983) state its presence on infralittoral bottoms along the Catalan coast, i.e. in the same zone where the absence (or a very scarce presence) of *S. intermedia* was registered. An enlargement of the niche of *S. robusta* in this particular case may perhaps be supposed.

In general, the species of the genus *Sepietta* seem to be even more eurytopic than *Sepiola*. *S. obscura* lives in neritic waters, from the shore to about 100 m, exposed to a range of temperatures and other environmental factors similar to *S. intermedia*. *S. neglecta* has a larger range, reaching bathyal levels. *S. oweniana* is well known for its presence from about 50 to more than 900 m (Mangold-Wirz, 1963).

The eight species in our collection are all found in a belt between the depths of 50 and 100 m (Table II). In this particular range the temperature is almost constant (13-14°C) from December to April, and variable with the thermocline (13-19°C) from May to

November. If egg laying takes place here, different clusters of eggs laid at slightly different depths in spring, may hatch at very different times. This fact may help to maintain a continuity of spawning conditions during the year in shortlived semelparous species.

ACKNOWLEDGEMENT. — We are indebted to Dr. G. Bello (Laboratorio di Biologia Marina and Acquario, Bari) for valuable discussions and literature supply.

LITERATURE CITED

- BELLO G., 1984. Sepioidei del litorale di Bari. *Nova Thalassia*, 6 : 707-709.
- BELLO G., 1986. Catalogo dei Molluschi Cefalopodi viventi nel Mediterraneo. *Boll. Malacologico*, 22 (9112) : 197-214.
- BELLO G. and MOTOLESE G., 1983. Sepioids from the Adriatic Sea (Mollusca, Cephalopoda). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, Monaco, 28 (5) : 281-282.
- BERGSTROM B. and SUMMERS W.C., 1983. *Sepietta oweniana*. In : Cephalopod Life Cycles, I, P.R. Boyle, ed., Academic Press, N.Y. & London : 75-91.
- BOLETZKY (von) S., 1983. *Sepioloa robusta*. In : Cephalopod Life Cycles, I, P.R. Boyle, ed., Academic Press, N.Y. & London : 53-67.
- BOLETZKY (von) S., BOLETZKY (von) M.V., FROSCHE D. and GATZI V., 1971. Laborator rearing of *Sepiolinae* (Mollusca : Cephalopoda). *Mar. Biol.*, 8 : 82-87.
- FIORONI P., 1981. Die Sonderstellung der Sepioliden, ein Vergleich der Ordnungen der rezenten Cephalopoden. *Zool. Jb. Syst.*, 108 : 178-228.
- GERVAIS M.P. and VAN BENEDEN P.J., 1838. Sur les malacozoaires du genre Sépiole. *Bull. Acad. Sci. Bruxelles*, 5 : 421-430.
- GUERRA A., 1982. Cefalopodos capturados en la campana « Golfo de Cadiz-81 ». *Res. Exp. Cient.*, 10 : 17-49.
- HERRING P.J., CLARKE M.R., BOLETZKY (von) S. and RYAN K.P., 1981. The light organs of *Sepioloa atlantica* and *Spirula spirula* (Mollusca : Cephalopoda) : bacterial and intrinsic systems in the order Sepioidea. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 61(4) : 901-916.
- JATTA G., 1896. I Cefalopodi viventi nel Golfo di Napoli. *Fauna flora Golf. Naepel* : 268 p.; 31 tavv.
- KNUDSEN J., 1981. Three Sepiolidae new to the eastern Mediterranean (Mollusca : Cephalopoda). *Argamon, Isr. J. Malac.*, 7 : 45-50.
- LEVY F., 1912. Observations sur les Sépioles des côtes de France. *Archs. Zool. Exp. Gén.*, 9, Notes et Revue, 3 : 54-59.
- LUMARE F., 1970. Note sulla distribuzione di alcuni Cefalopodi del Mar Tirreno. *Boll. Pesca Pesci. Idrobiol.*, 25 : 313-344.
- LUMARE F., 1974. Occurrence of Cephalopods *Sepioloa ligulata* (Naef, 1912) and *Rondeletiola minor* (Naef, 1912) in the Adriatic. *Biljeske-Notes Inst. oceanogr. rib. Split.*, 33 : 1-7.
- MANGOLD-WIRZ K., 1963. Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. *Vie Milieu*, suppl. 13 : 285 p.
- NAEF A., 1912a. Teuthologische Notizen. *Zool. Anz.*, 39 : 241-248.
- NAEF A., 1912b. Teuthologische Notizen. *Zool. Anz.*, 39 : 262-271.
- NAEF A., 1912c. Teuthologische Notizen. *Zool. Anz.*, 40 : 78-85.
- NAEF A., 1916. Ueber neue Sepioliden aus dem Golf von Neapel. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 1 : 1-10.
- NAEF A., 1923. Die Cephalopoden. *Fauna Flora Golf. Neapel*; 35 (I. Teil, I. Band : Systematik) 863 p., 19 tavv. Traduzione in inglese di A. Mercado, 1972. Smithsonian Inst., Washington, 917 p.
- ORSI RELINI L. and M. BERTULETTI, 1986. Notes on the presence and distribution of the *Sepiolinae* in the Ligurian Sea. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 30 (2) : 247.
- RELINI G., 1985. Programme of the Italian Ministry of the Merchant Marine for the demersal resources survey in the area 37/3. FAO Fish Rep., 336 : 119-123.
- RUBY G. and KNUDSEN J., 1972. Cephalopoda from the Eastern Mediterranean. *Isr. J. Zool.*, 21 : 83-97.
- RUDOLPH H., 1932. Die Sepioliden der Adria. *Zool. Anz.*, 101 : 112-120.
- SANCHEZ P. and MORALES E., 1986. Nota sobre la presencia de cuatro especies de Sepiolidae (Mollusca : Cephalopoda) en el Mediterraneo nordoccidental español. *Inv. Pesq.*, 50(1) : 137-144.
- TORCHIO M., 1968. Elenco dei cefalopodi del Mediterraneo con considerazioni biogeografiche ed ecologiche. *Ann. Civ. Mus. St. Nat. Genova*, 77 : 257-269.
- VERANY J.B., 1851. Mollusques méditerranéens observés, décrits, figurés et chromolithographiés d'après le vivant. I. Céphalopodes de la Méditerranée. Gênes : 132 p., 41 pls.
- VOSS G.L., 1955. The Cephalopoda obtained by the Harvard Havana-Expedition off the Coast of Cuba in 1938-1939. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribbean*, 5 (2) : 81-115.

Reçu le 18 février 1988; received February 18, 1988

Accepté le 28 février 1988; accepted February 28, 1988

ÉCOLOGIE DE LA LOUTRE (*LUTRA LUTRA*) DANS LE MARAIS POITEVIN

I. Etude de la consommation d'Anguilles (*)

*Ecology of the European otter, Lutra lutra,
in the Marais Poitevin area. I. The consumption of eels*

R.M. LIBOIS ⁽¹⁾ et R. ROSOUX ⁽²⁾

⁽¹⁾ Institut de zoologie, Quai Van Beneden, 22
B-4020 Liège (Belgique)

⁽²⁾ Parc naturel régional du Marais Poitevin,
Val de Sèvre et Vendée, La Ronde, 17170 Courçon, France

LOUTRE
ANGUILLE
PREDATION
REGIME ALIMENTAIRE

RÉSUMÉ — Entre 1982 et 1987, 165 échantillons d'épreintes de Loutre ont été récoltés dans le Marais Poitevin. 158 d'entre eux ont livré les restes de 490 Anguilles dont la taille et le poids furent estimés. Ce Poisson est la proie la plus abondante des Loutres dans la région puisqu'il représente près d'un tiers du nombre total d'occurrences et 40 % du nombre total de proies. L'abondance de l'Anguille dans le régime ne montre pas de variations saisonnières. Les Anguilles capturées ont une taille comprise entre 9 et 65 cm, mais la majeure partie d'entre elles (75 %) ont moins de 30 cm (taille moyenne : 28 cm). Ces petits individus constituent toutefois un apport alimentaire faible, ne représentant que 30 % de la biomasse totale des Anguilles ingérées. La comparaison des distributions de fréquence de la taille des Anguilles consommées par la Loutre et des Anguilles pêchées (électricité, engins) montre que le prédateur n'exerce aucune sélection quant à la taille de cette proie.

OTTER
EEL
PREDATION
DIET

SUMMARY — From 1982 to 1987, 165 otter scat samples were collected in the Marais Poitevin area (Western France). Eel was present in 158 of them. In our study area, eel was the main prey of the otter : its relative frequency of occurrence in the otter's faeces amounted to 32.7 % and its relative abundance to 40 %. We did not find any dietary seasonal variation in terms of eel size or eel number. Prey size ranged from 9 to 65 cm (mean = 28 cm; n = 490) but mostly (75 %) less than 30 cm. In contrast, these small individuals made up only 30 % of the total eel weight represented by remains in the faeces. Eel size frequency distribution was compared in the otter's diet and in the rivers (data from Legault, 1987 : electrofishing and fishing tackles). No significant difference was found, indicating that there was no selection at all in terms of prey size.

1. INTRODUCTION

Le régime alimentaire de la Loutre européenne, *Lutra lutra* (L., 1758), a fait l'objet de maintes publications qui ont montré que ce carnivore avait un régime essentiellement ichtyophage. Aucune spécialisation particulière n'a été mise en évidence : la Loutre adapte son régime à l'ichtyofaune des milieux qu'elle fréquente et complète son menu par d'autres types de proies : Mammifères, Oiseaux,

Amphibiens, Arthropodes, Mollusques ... Une synthèse des données publiées sur la question a été faite par Broyer et Erome (1982) ainsi que par Mason et Macdonald (1986). Elles doivent être complétées par des travaux effectués récemment dans le sud de l'Espagne (Lopez-Nieves et Hernando, 1984; Adrian et Delibes, 1987; Delibes et Adrian, 1987) ou en France (Bouchardy, 1986; Libois, Hallet-Libois et Lafontaine, 1987). Ces études mettent en évidence l'importance des Amphibiens, des Reptiles ainsi que des Ecrevisses dans l'alimentation des Loutres (Espagne) et illustrent la dominance numérique des proies de très petite taille (France). Tout n'a cependant pas été dit sur le sujet.

* Contribution du groupe « Loutre » de la Société française pour l'étude et la protection des Mammifères.

Les études relatives à l'alimentation des carnivores, de la Loutré en particulier, sont en effet rarement précises dans la formulation des résultats. Ceux-ci sont presque toujours exprimés en pourcentage d'occurrence, absolue ou relative. Nous avons montré à quel point ces modes d'expression donnent une image déformée du régime véritable et nous avons proposé, dans le cas de la Loutré, une autre méthode de travail faisant intervenir l'estimation des biomasses consommées (Libois *et al.*, 1987a). Nous l'avons appliquée à l'étude de l'alimentation de la Loutré dans le Marais Poitevin, zone où l'espèce est encore relativement bien représentée, et où l'on dispose d'études relatives au peuplement ichtyologique (Gascuel, 1985; Legault, 1987). Dans ce premier article, nous présentons les résultats concernant l'Anguille (*Anguilla anguilla*), Poisson très abondant dans la région et y faisant l'objet d'une exploitation commerciale. Les autres aspects du régime seront abordés ultérieurement.

2. ZONE D'ETUDE

Le Marais Poitevin est la plus vaste des zones humides des « Marais de l'Ouest » compris entre la Vilaine et la Gironde. A elle seule, cette zone couvre approximativement 81 000 ha et est parcourue de plus de 20 000 km de fleuves, rivières, canaux et fossés. Ce marais du Bas-Poitou, drainé par 3 fleuves (Sèvre niortaise, Lay et Curé) et quelques rivières affluentes, est limité au nord et à l'est par la plaine calcaire de Vendée et des Deux-Sèvres et au sud par le bas plateau calcaire d'Aunis.

De formation marine, le Marais Poitevin est le résultat d'une évolution morphologique et d'une pédogenèse relativement récentes. A l'origine, son territoire était occupé par l'ancien Golfe du Poitou, apparu voici 10 000 ans lors de la transgression marine flandrienne; ce dernier va connaître, au cours des siècles, un atterrissement par l'apport de vases, de sables et d'argiles d'origine marine et, dans une moindre mesure, d'alluvions fluviales. Ce processus de comblement naturel ainsi que l'action conjuguée des aménagements hydro-agricoles et des poldérisations ont contribué à la transformer en une vaste étendue plane, entrecoupée de fossés, de canaux et de digues. Ainsi, la Baie de l'Aiguillon actuelle, matérialisant l'estuaire de la Sèvre et du Curé, représente la zone relictuelle de cet ancien golfe marin semé d'îles calcaires.

Le paysage du marais s'organise selon une trame parcellaire régulière, doublée d'un réseau hydraulique composé de fossés d'écoulement encadrant les parcelles agricoles, généralement exploitées en cultures céréalières et en prairies permanentes. Compte tenu de l'évolution et de l'usage de ce milieu anthropisé, il convient de ne plus considérer le

Marais Poitevin comme une zone humide naturelle mais plutôt comme un agroécosystème composite.

Schématiquement, il se différencie, selon le régime de son réseau hydraulique, en 5 secteurs géographiques distincts :

- les marais mouillés ou inondables,
- les marais desséchés protégés des eaux de mer et des eaux de crue par des digues,
- les marais intermédiaires partiellement asséchés et subissant localement les crues,
- les polders récents ou « prises », anciens domaines de schorre gagnés sur la mer et enfin,
- les vasières intertidales.

Ces différents marais aménagés à des fins agricoles sont drainés par des canaux et des fossés qui évacuent les eaux douces et saumâtres par deux systèmes d'écoulement très complexes, s'ouvrant sur l'océan par des ouvrages hydrauliques empêchant les eaux marines de pénétrer dans les marais intérieurs.

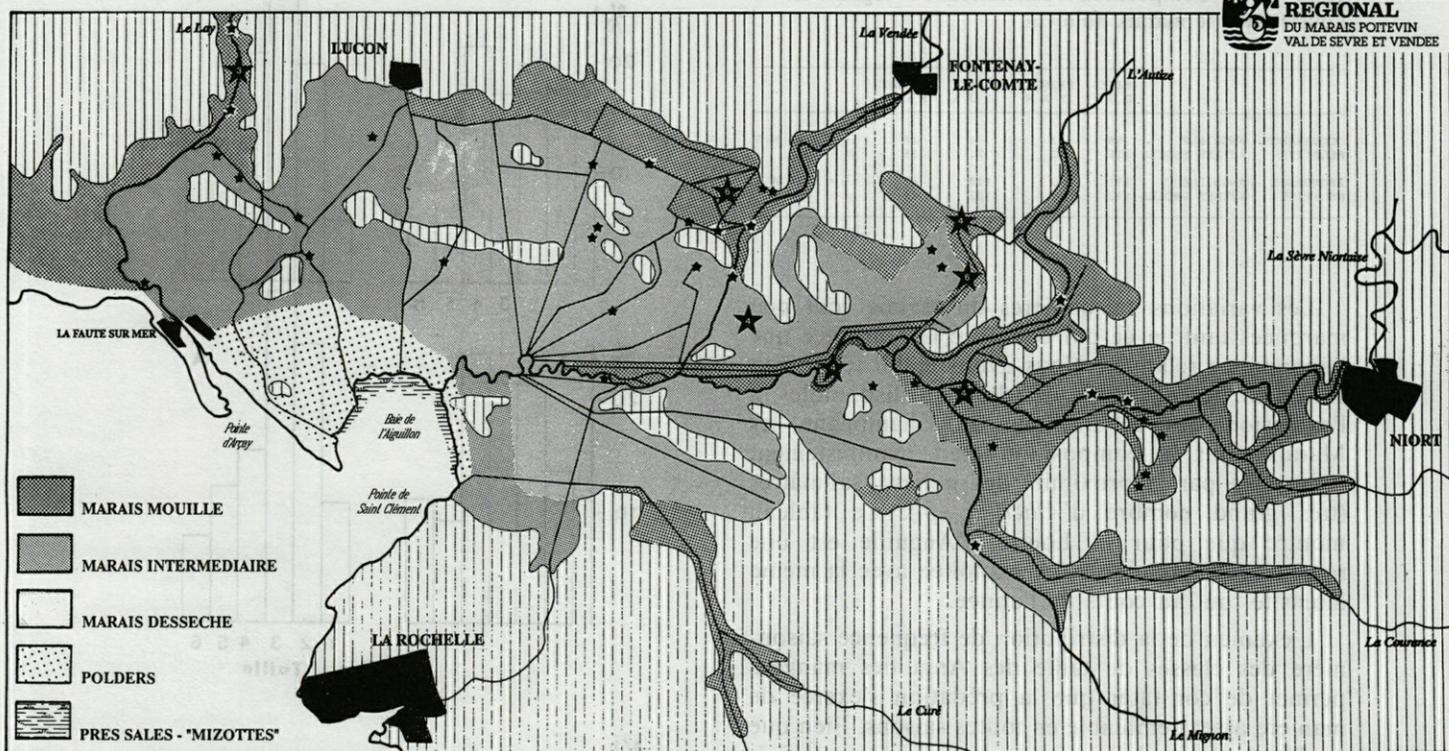
L'ensemble de ce réseau hydraulique est constitué de cours d'eau calibrés et de canaux accueillant les communautés dulçaquicoles du Métapotamon ou région cyprinicole inférieure. Ces milieux aquatiques eutrophes, à forte productivité biologique abritent essentiellement des cyprinidés (*Abramis brama*, *Blicca bjoerkna*, *Cyprinus carpio*, *Rutilus rutilus* et *Tinca tinca*) et l'Anguille. Les zones interfaces limitrophes de l'océan comptent quelques espèces typiques des eaux saumâtres des estuaires (*Atherina presbyter*, *Platichthys flesus* ...) et représentent par ailleurs, des zones de transition pour les espèces migratrices (Anguille, Aloses, Truite de mer ...).

Le climat, le régime ombrothermique et la gestion hydraulique des eaux de la région impliquent des conditions de vie très contrastées pour les biocénoses aquatiques. L'hiver et le printemps se caractérisent par des périodes de fortes pluies (env. 750 mm/an répartis sur quelques mois) et d'inondations prolongées. L'été et l'automne sont généralement très chauds et secs. Cette situation hydraulique est accentuée par les actuelles pratiques agricoles qui favorisent, de plus en plus, les grandes cultures de printemps réclamant des niveaux d'eau très bas.

3. MATERIEL ET METHODES

3.1. Récolte des échantillons

Notre matériel est constitué par 165 prélèvements d'éprouettes réalisés entre 1982 et 1987. Les récoltes effectuées avant 1986 avaient un caractère occasionnel et ne concernent que 49 échantillons. En 1986 et 1987, les collectes furent plus régulières et totalisent respectivement 55 et 61 échantillons répartis sur



LEGENDE : ★ Site de marquage isolé

★ Localité regroupant plusieurs sites de marquage

FEVRIER 1988

Fig. 1. — Situation des localités de prélèvement de fèces de Loutre dans le Marais Poitevin.

Distribution of the sampling points (sprainting sites) in the study area.

toute l'année. Les sites de récolte sont localisés fig. 1. L'ensemble du domaine dulçaquicole et subsaumâtre du Marais Poitevin a été couvert. Un seul site (Champagné les Marais) se trouve au voisinage d'anciens marais salants, non loin des portes à la mer.

3.2. Traitement des échantillons, identification et dénombrement des proies

Les épreintes sont conservées à sec puis traitées suivant une procédure décrite précédemment (Libois *et al.*, 1987a). Pour l'identification des Poissons, nous nous sommes basés sur la découverte de pièces osseuses caractéristiques de chaque espèce (Libois, Hallet-Libois et Rosoux, 1987; Libois et Hallet-Libois, 1988). Pour les autres proies, nous avons procédé comme dans notre précédent travail.

3.3. Estimation de la taille et de la biomasse des Anguilles

Les os crâniens ou, à défaut, les vertèbres abdominales des Anguilles ont été mesurés au moyen d'un projecteur de profil Nikon 6 C2 (précision 1/10 mm au moins) en nous conformant aux indications

portées sur les dessins ostéologiques de notre recueil (Libois *et al.*, 1987b). La taille et le poids de chaque Anguille identifiée ont ensuite été estimés en utilisant les relations calculées d'une part entre la longueur des os et celle du Poisson et, d'autre part, entre la longueur totale du Poisson et son poids. Lorsque les pièces crâniennes manquaient dans l'échantillon, nous avons eu recours aux corrélations établies par Wise (1980) entre la longueur totale du Poisson et la longueur vertébrale moyenne.

4. RESULTATS

Nous avons trouvé des restes d'Anguilles dans 158 des 165 échantillons analysés (95,7%). Aucune autre proie n'est aussi régulière dans le régime alimentaire des Loutres du Marais Poitevin.

L'occurrence relative de l'Anguille est également très élevée puisqu'elle représente 32,7% du nombre total d'occurrences (483). Par rapport au nombre total de proies dénombrées, l'importance de l'Anguille apparaît plus grande encore : ce Poisson compte pour 40,6% du nombre total de proies, Invertébrés compris.

Tabl. I. — Composition saisonnière du régime de la Loutre dans le marais poitevin.

		HIVER		PRINTEMPS		ETE		AUTOMNE			
		D	J	M	A	M	J	J	A	S	O
OCCURRENCE RELATIVE	ANGUILLE	58	33	36	18	$\chi^2 = 0,95$ N.S. $p \gg 0,5$					
	AUTRES PROIES	115	52	71	38						
ABONDANCE RELATIVE	ANGUILLE	171	93	118	65	$\chi^2 = 2,80$ N.S. $p > 0,3$					
	AUTRES PROIES	192	83	103	66						

Les variations saisonnières du régime sont peu marquées tant en ce qui concerne l'occurrence que l'abondance relatives. Nous avons établi le tableau I à partir de l'ensemble des données disponibles, à l'exclusion des échantillons de Champagné les Marais dont la composition était manifestement influencée par la proximité des milieux saumâtres (très grand nombre d'*Atherina* sp.). Ce tableau montre que pour la Loutre, l'Anguille est une ressource de premier ordre exploitée avec la même intensité tout au cours de l'année.

L'examen de la distribution de fréquence saisonnière des classes de taille des Anguilles mangées permet de constater que la prédation s'exerce de manière assez semblable en toutes saisons. Bien que la fig. 2 (haut) laisse apparaître un léger déficit hivernal en Anguilles de taille moyenne et un net déficit printanier en petits individus, les variations décelables ne sont pas significatives ($\chi^2 = 0,3$).

La fig. 3 montre que les Anguilles capturées ont une taille comprise entre 9 et 66 cm et que la plupart d'entre elles sont de petite taille : un pic s'observe pour les classes 15/18 à 24/27 cm tandis que la taille moyenne est de 28 cm.

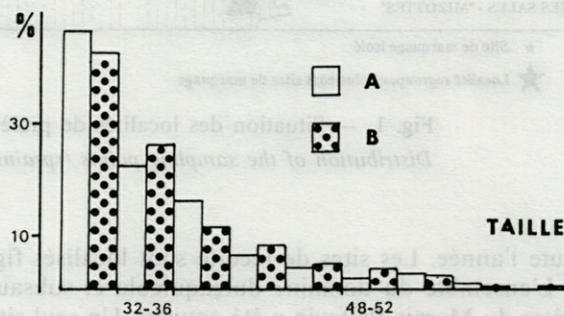
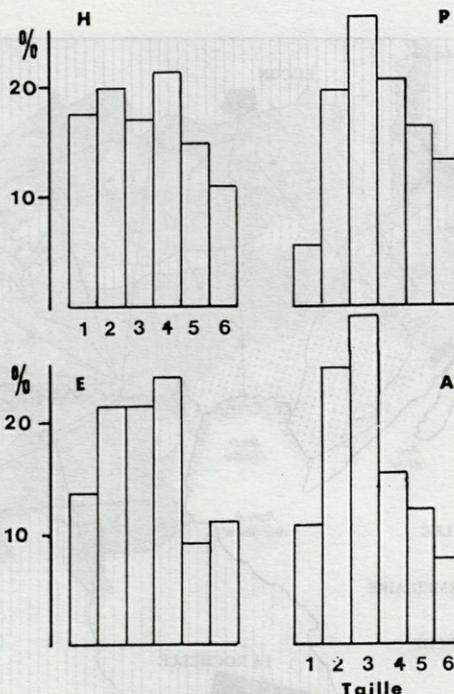
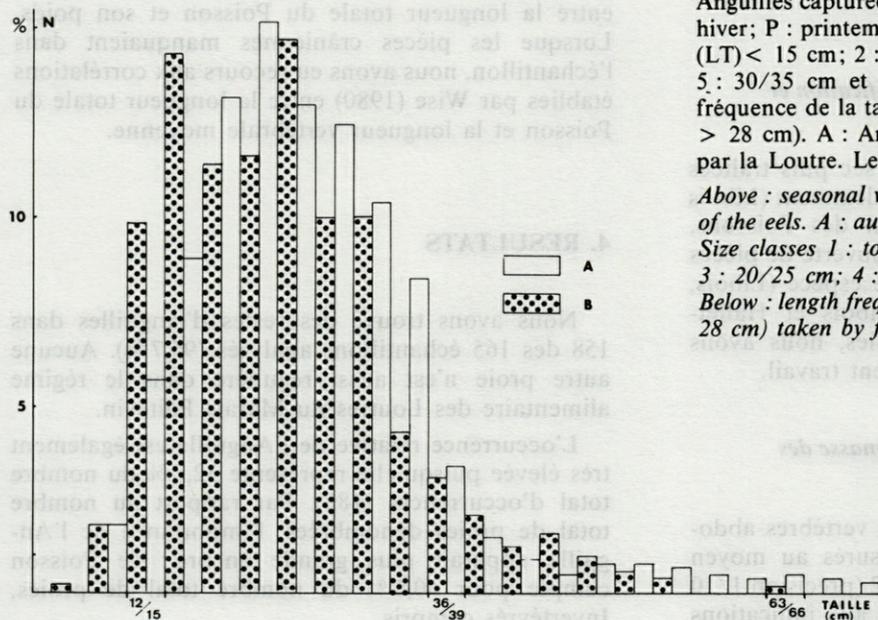


Fig. 2. — En haut : variations saisonnières de la taille des Anguilles capturées par la Loutre. A, automne; E : été; H : hiver; P : printemps. Classes de taille : 1 : longueur totale (LT) < 15 cm; 2 : 15/20 cm; 3 : 20/25 cm; 4 : 25/30 cm; 5 : 30/35 cm et 6 : > 35 cm. En bas : distribution de fréquence de la taille des Anguilles « commerciales » (LT > 28 cm). A : Anguilles pêchées; B : Anguilles mangées par la Loutre. Les classes de taille sont de 4 cm.

Above : seasonal variation in the size frequency distribution of the eels. A : autumn; E : summer; H : winter; P : spring. Size classes 1 : total length (LT) > 15 cm; 2 : 15/20 cm; 3 : 20/25 cm; 4 : 25/30 cm; 5 : 30/35 cm; 6 : < 30 cm. Below : length frequency distribution of « trade-eels » (LT > 28 cm) taken by fishermen (A) and by otters (B).

Fig. 3. — Distribution de fréquence de la taille des Anguilles dans le Marais Poitevin. A : Anguilles pêchées; B : proies de la Loutre. Classe de taille : 3 cm.

Length frequency distribution of eels taken by fishing techniques (A) and otters (B).

La fig. 3 compare aussi la distribution de fréquence des classes de taille des Anguilles mangées par la Loutre ($n = 489$) avec celle des Anguilles présentes dans différents affluents de la Sèvre ou de la Vendée ($n = 737$) étudiés par Legault (1987). Ces deux distributions se superposent relativement bien mais il est possible de déceler que la Loutre exerce une prédation proportionnellement plus forte sur les Anguilles de petite taille (9/12, 12/15, 15/18 et 24/27) que sur les grandes (18 à 24 cm et 27 à 36 cm; $\chi^2 = 40,7$; $p < 0,001$). Par rapport aux Anguilles capturées par les pêcheurs ($LT > 28$ cm) et mesurées par Legault (1987) ($n = 100$), la distribution de fréquence de taille des exemplaires présents dans le régime de la loutre ($n = 168$) est pratiquement identique ($\chi^2 = 1,81$; $p > 0,5$) (fig. 2, bas).

Lorsque les résultats sont exprimés en termes de biomasse et que la biomasse relative cumulée pour chaque classe de taille de 1 cm est reportée sur graphique (fig. 4), les points s'alignent sur une courbe à allure sigmoïde décalée par rapport à la courbe de la proportion relative cumulée. Ce graphique montre que les Anguilles de petite taille sont les plus nombreuses mais constituent un apport nutritionnel minime : les exemplaires plus petits que 30 cm constituent 75 % du nombre total des proies mais à peine plus de 30 % de la biomasse ingérée.

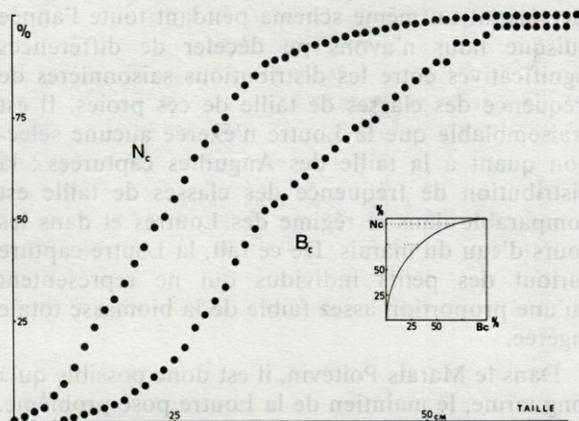


Fig. 4. — Proportion (N_c) et biomasse (B_c) relatives cumulées des Anguilles consommées en fonction de leur longueur totale.

Cumulative number (N_c) and biomass (B_c) percentages of eels as a function of their total length (data only from otters diet).

A l'opposé, un très petit nombre de gros individus (5 %) représente la même fraction de la biomasse (30 %). La relation qui lie proportion relative cumulée (N_c) et biomasse relative cumulée (B_c) a la forme d'un arc de cercle dont l'équation s'écrit :

$$N_c = 1.003 \sqrt{2B_c - B_c^2} - 0,003 \quad (r^2 = 0,999).$$

5. DISCUSSION

5.1. Part de l'Anguille dans le régime

Il est bien établi que le régime de la Loutre européenne comprend surtout du Poisson. L'éventail des proies disponibles varie toutefois très fort d'une région ou d'un milieu à l'autre. Dans les systèmes oligotrophes, les proies les plus fréquentes sont les Salmonidés (Fairley et Wilson, 1972; Callejo-Rey *et al.*, 1979; Chanin, 1981; Bouchardy, 1986), la Lotte (*Lota lota*) (Erlinge, 1967) et le Chabot (*Cottus gobio*) (Libois *et al.*, 1987a). En milieu eutrophe, les proies dominantes sont l'Anguille (Webb, 1975; Jenkins *et al.*, 1979; Adrian et Delibes, 1987) et les Cyprinidés (Wise *et al.*, 1981; Lopez-Nieves et Hernando, 1984). Les résultats obtenus dans le Marais Poitevin concordent parfaitement avec ces observations puisque l'Anguille y est la proie la plus fréquente et la plus abondante.

5.2. Variations saisonnières

Dans le Marais Poitevin, nous n'avons pas réussi à mettre en évidence des différences saisonnières du régime de la Loutre, du moins en ce qui concerne l'Anguille. Cette absence de variations significatives se constate aussi bien lorsque l'on étudie la distribution de fréquence de la taille des Anguilles capturées que leur abondance ou leur occurrence relatives.

Comme certains échantillons récoltés n'étaient plus très frais au moment de leur collecte et bien que, sur le terrain, les épreintes disparaissent très rapidement (Mason et Mac Donald, 1986), nous avons pensé qu'il était nécessaire de vérifier cette conclusion en regroupant les mois différemment. Nous avons donc recommencé les tests d'homogénéité de proportions (χ^2) en considérant deux autres arrangements saisonniers (hiver = J,F,M ou hiver = N,D,J,...) et en opposant l'Anguille à l'ensemble des autres proies consommées. Aucun des χ^2 calculés n'est significatif, ce qui confirme bien l'absence de variations autres qu'aléatoires de l'occurrence relative ou de l'abondance de ce Poisson dans le régime des Loutres étudiées. En procédant de la même manière pour la distribution de fréquence de taille, nous n'avons trouvé aucune différence significative.

Ces observations concordent avec celles de Webb (1975) et de Jenkins et Harper (1980) (lac d'Ecosse). Par contre, la plupart des auteurs qui ont étudié les variations saisonnières du régime ont pu mettre en évidence d'importantes différences portant sur la consommation d'Anguilles : minimum hivernal net et maximum estival marqué (Jenkins *et al.*, 1979; Jenkins et Harper, 1980 (rivière); Chanin, 1981; Wise *et al.*, 1981). Le climat étant plus clément en Vendée qu'en Grande-Bretagne, l'activité des An-

guilles ne s'estompe probablement pas aussi fort. On peut dès lors penser que leur disponibilité dans le milieu reste importante, même en hiver.

Qu'il n'y ait aucune variation saisonnière dans la taille des captures peut paraître plus surprenant car le peuplement d'Anguilles se modifie profondément au cours d'un cycle annuel. Deux phénomènes influencent la structure de taille des populations : il s'agit d'une part de l'avalaison des Anguilles argentées et, d'autre part, de la migration anadrome des Civelles qui débute en mars-avril et se poursuit jusqu'en juillet (Legault, 1987).

5.3. Taille des Anguilles

Nos observations sur la taille des Anguilles ingérées sont parfaitement conformes aux indications de Fairley (1972) qui signale n'avoir jamais trouvé de vertèbres d'Anguilles d'une longueur supérieure à 3,5 mm (LT = 40 cm), ainsi qu'à celles de Webb (1975), de Jenkins et Harper (1980) ou encore de Jenkins *et al.* (1979). Ces auteurs ont en effet constaté que la plupart des Anguilles figurant au menu des Loutres étaient de petite taille, respectivement de 20 à 30 cm, de 23 à 32 cm et de 22 à 42 cm. Par rapport à l'étude de Wise *et al.* (1981), notre histogramme de fréquence de taille a la même allure mais est décalé vers les tailles plus petites (pic entre 25 et 35 cm chez ces auteurs). La même constatation vaut aussi pour un des deux sites étudiés (étang) par Adrian et Delibes (1987).

Il apparaît donc que la prédation de la Loutre s'effectue généralement sur des Anguilles de taille petite ou moyenne. Les grands individus ne sont consommés qu'à titre exceptionnel. Nous allons voir que ce schéma de prédation n'est pas le résultat d'une quelconque sélection de la taille.

5.4. Sélectivité de la prédation

De l'examen de la fig. 3 se dégage l'impression d'une sélection des Anguilles de petite taille. Toutefois, le graphique de référence des Anguilles pêchées est établi à partir d'échantillons récoltés nettement plus en amont que notre zone d'étude. Or, Legault (1987) a clairement montré qu'il existait, à l'échelle du bassin de la Sèvre niortaise, une relation étroite entre le poids individuel moyen (P) des Anguilles prélevées à une station et la distance (D) de cette station à la mer ($\log P = 0,997 + 0,03 D$). Il est donc probable qu'il n'y a aucune sélection de la taille et que les Loutres consomment les Anguilles d'une taille donnée dans les proportions où elles les trouvent dans le milieu. C'est un fait que Wise *et al.* (1981) constataient déjà.

Cette conclusion est renforcée par deux observations :

1. Il n'y a pas de différence significative entre la distribution de fréquence des « grosses » Anguilles prises (au hasard ?) par les pêcheurs du marais ou par les Loutres (Fig. 4).

2. Si nous décalons d'une classe de taille l'histogramme des Anguilles pêchées par Legault (Fig. 3) pour tenir compte de « l'effet de distance » et que nous effectuons un nouveau test d'homogénéité de proportions avec les données relatives au régime des Loutres, le χ^2 calculé s'élève à 20,97, valeur se trouvant à la limite de la signification au risque 0,05 (pour un risque de 0,02, le χ^2 théor. est de 22,62). C'est un indice supplémentaire d'une absence de sélection.

Il n'est toutefois pas exclu que les méthodes de pêche utilisées n'atteignent que certaines catégories de taille (sous-estimation des individus les plus gros due à la sélectivité des engins de pêche). Dans ce cas, il conviendrait de nuancer nos conclusions.

5. CONCLUSIONS

Cette étude sur la consommation de l'Anguille par la Loutre dans le Marais Poitevin montre que ce Poisson est la proie la plus fréquente et la plus abondante en toutes saisons dans le régime des Loutres de l'endroit.

La ressource « Anguille » semble, de plus, exploitée suivant un même schéma pendant toute l'année puisque nous n'avons pu déceler de différences significatives entre les distributions saisonnières de fréquence des classes de taille de ces proies. Il est vraisemblable que la Loutre n'exerce aucune sélection quant à la taille des Anguilles capturées : la distribution de fréquence des classes de taille est comparable dans le régime des Loutres et dans les cours d'eau du marais. De ce fait, la Loutre capture surtout des petits individus qui ne représentent qu'une proportion assez faible de la biomasse totale ingérée.

Dans le Marais Poitevin, il est donc possible qu'à long terme, le maintien de la Loutre pose problème. En effet, alors que l'exploitation commerciale de l'Anguille continue à progresser (pêche civellière), on assiste à un déclin marqué des stocks disponibles (Gascuel, 1985).

REMERCIEMENTS — Nous remercions les responsables et l'équipe scientifique du Parc naturel régional du Marais Poitevin, val de Sèvre et Vendée, qui nous ont accordé une appréciable aide financière et technique pour réaliser ce travail. Le Dr. J.C. Philippart a accepté de relire et de critiquer notre manuscrit, nous lui en sommes très reconnaissants.

BIBLIOGRAPHIE

- ADRIAN M.I. et M. DELIBES, 1987. Food habits of the otter (*Lutra lutra*) in two habitats of the Doñana National Park, SW. Spain. *J. Zool. Lond.*, 212 : 399-406.
- BOUCHARDY C., 1986. La Loutre. Sang de la Terre, Paris, 174 p.
- BROYER J. et G. EROME, 1982. Eléments d'écologie de la Loutre *Lutra lutra* (L.). Premières données bibliographiques. *Bièvre*, 4 : 33-58.
- CALLEJO-REY A., J.G. RIVERA, S. BAS-LOPEZ, J.L. SANCHEZ-CANALS et A. DE CASTRO-LORENZO, 1979. Primeros datos sobre la dieta de la nutria, *Lutra lutra* (L.) en aguas continentales de Galicia. *Doñana Acta Vertebr.*, 6(2) : 191-202.
- CHANIN P., 1981. The diet of the otter and its relation with the feral mink in two areas of Southwest England. *Acta Theriol.*, 26 (1-7) : 83-95.
- DELIBES M. et I. ADRIAN, 1987. Effects of crayfish introduction on Otter, *Lutra lutra*, food in the Doñana National Park, SW. Spain. *Biol. Conserv.*, 42 : 153-159.
- ERLINGE S., 1967. Food habits of the fish-otter in South Swedish habitats. *Viltrevy*, 4 : 371-438.
- FAIRLEY J.S., 1972. Food of otters (*Lutra lutra*) Co. Galway, Ireland and notes on other aspects of their biology. *J. Zool. Lond.*, 166 : 469-474.
- FAIRLEY J.S. et S.C. WILSON, 1972. Autumn food of otters (*Lutra lutra*) on the Agivey river, Co. Londonderry, Northern Ireland. *J. Zool. Lond.*, 166 : 468-469.
- GASCUEL D., 1985. La civelle d'anguille dans l'estuaire de la Sèvre niortaise. Biologie, écologie, exploitation. Vol. II : Biologie et écologie, dynamique de migration. Rapport Parc nat. rég. Marais poitevin, Val de Sèvre et Vendée et E.N.S.A., Rennes, 231 p.
- JENKINS D. et R.J. HARPER, 1980. Ecology of otters in Northern Scotland. II. Analyses of otter and mink faeces from Deeside (N.E. Scotland) in 1977-78. *J. Anim. Ecol.*, 49 : 737-754.
- JENKINS D., J.G.K. WALKER et D. McCOWAN, 1979. Analyses of otter (*Lutra lutra*) faeces from Deeside, N.E. Scotland. *J. Zool. Lond.*, 187 : 235-244.
- LEGAULT A., 1987. L'anguille dans le bassin de la Sèvre niortaise. Biologie, écologie, exploitation. Public. Dpt. halieutique n° 6, Ec. nat. sup. agron. Rennes, 305 p + ann.
- LIBOIS R.M. et C. HALLET-LIBOIS, 1988. Eléments pour l'identification des restes crâniens des poissons dulçaquicoles de Belgique et du nord de la France. II. Cypriniformes. Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie, sér. A, n° 4, CRA-CNRS, Valbonne, 24 p.
- LIBOIS R.M., C. HALLET-LIBOIS et L. LAFONTAINE, 1987. Le régime de la Loutre (*Lutra lutra*) en Bretagne intérieure. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 42 : 135-144.
- LIBOIS R.M., C. HALLET-LIBOIS et R. ROSOUX, 1987. Eléments pour l'identification des restes crâniens des poissons dulçaquicoles de Belgique et du Nord de la France. I. Anguilliformes, gastérostéiformes, cyprinodontiformes, perciformes. Fiches d'ostéologie animale pour l'archéologie, sér. A, n° 3, CRA-CNRS, Valbonne, 15 p.
- LOPEZ-NIEVES P. et J.A. HERNANDO, 1984. Food habits of the otter in the central Sierra Morena (Cordoba, Spain). *Acta theriol.*, 29 (32) : 383-401.
- MASON C.F. et S.M. MACDONALD, 1986. Otters : ecology and conservation. Cambridge University Press, 236 p.
- WEBB J.B., 1975. Food of the otter (*Lutra lutra*) on the Somerset levels. *J. Zool. Lond.*, 177 : 486-491.
- WISE M.H., 1980. The use of fish vertebrae in scats for estimating prey size of otter and mink. *J. Zool. Lond.*, 192 : 25-31.
- WISE M.H., I.J. LINN et C.R. KENNEDY, 1981. A comparison of the feeding biology of mink, *Mustela vison*, and otter, *Lutra lutra*. *J. Zool. Lond.*, 195 : 181-213.

Reçu le 28 mars 1988; accepté le 8 novembre 1988
Received March 28, 1988; accepted November 8, 1988

POLYMORPHISME DANS LES COLONIES DE *CEPAEA HORTENSIS* ET DE *C. NEMORALIS* DU DOUBS

Polymorphism in Cepaea hortensis and C. nemoralis populations from the Doubs

Marie-Anne GUERRUCCI

Ecole Normale Supérieure, Laboratoire de Zoologie
46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cédex 05

Nouvelle adresse : Institut Curie, Section de physique-chimie,
11, rue P. et M. Curie, 75231 Paris Cédex 05

CEPAEA
POLYMORPHISME
VARIATION SPATIALE
SELECTION

CEPAEA
POLYMORPHISM
SPATIAL VARIATION
SELECTION

RÉSUMÉ — La comparaison des variations du polymorphisme de la coquille dans les populations des espèces jumelles *Cepaea nemoralis* et *C. hortensis* provenant de la même région montre qu'un certain nombre de formes, particulièrement les divers systèmes de bandes, apparaissent avec des fréquences très différentes dans les deux espèces, définissant ainsi pour une espèce donnée un faciès caractéristique de la région. La similitude entre ce faciès et celui observé dans les régions voisines témoigne de la relative stabilité spatiale du polymorphisme. Les divers caractères ne sont cependant pas répartis de manière homogène dans la région. Il existe en particulier des différences notables entre les fréquences des caractères jaune et sans-bande dans les populations situées le long des deux vallées qui la traversent. Cette variation suggère l'intervention d'une sélection par les facteurs microclimatiques, en particulier sur le caractère coloration jaune, dont les fréquences moyennes varient dans le même sens chez les deux espèces. Toutefois, l'absence de corrélation entre les fréquences de ce caractère dans les échantillons des deux espèces provenant de colonies mixtes, pourrait traduire la prédominance, à cette échelle, de phénomènes fortuits (effet de fondateur, fluctuations fortuites), en liaison avec l'histoire de la colonie.

ABSTRACT — Comparison of variations of shell polymorphism in populations of *Cepaea nemoralis* and *Cepaea hortensis* from eastern France shows that some phenotypes, specially in the various banding systems, appear in the two species with different frequencies, which are characteristic of the region for both species. However the distribution of these characters in the region is not homogeneous. Particularly great differences are observed between the frequencies of yellow and unbanded characters among populations living along the two rivers which cross the region. This variation suggest the influence of a selection by microclimatic factors, specially for the yellow character frequencies, which vary in the same direction in both species. However, the lack of correlation between the frequencies of this character in two samples taken in mixed populations could be the expression of random phenomena (i.e. founder effect, random fluctuations) in relation with the history of the colonies.

INTRODUCTION

Les espèces *Cepaea nemoralis* et *C. hortensis* présentent une remarquable similitude du polymorphisme de la coquille. L'occurrence, dans une même région et surtout dans une même colonie, d'animaux appartenant à l'une et à l'autre espèce permet donc de comparer les variations des fréquences des

mêmes phénotypes dans des populations soumises à des modifications identiques des facteurs du milieu.

Les animaux ont été récoltés dans une partie du département du Doubs où se rencontrent à la fois des colonies monospécifiques de chacune des deux espèces et des colonies mixtes. La région prospectée s'étend d'est en ouest sur 54 km entre Baume-les-Dames et Dôle, et sur 34 km environ du nord au sud,

englobant une partie des derniers plateaux jurassiens ainsi que les collines qui prolongent au nord les avant-monts. Deux affluents de la Saône, le Doubs et l'Ognon traversent la région parallèlement du nord-est au sud-ouest.

Le climat, de type continental, est froid en hiver avec en moyenne 60 à 80 jours de gelée par an. L'été est chaud (20 à 21° en moyenne en juillet), mais rarement sec grâce à d'abondantes précipitations orageuses.

1. Traits généraux de la répartition de *Cepaea* dans la région

Tout en montrant, en général, une nette prédilection pour les milieux rudéraux, *Cepaea* possède une bonne aptitude à coloniser des biotopes variés. Pourtant, en dépit de conditions en apparence favorables à son développement dans cette région (sol calcaire, forte humidité, peu de zones cultivées, nombreuses prairies et bosquets), il n'y est pas très abondant. Sa répartition y est, en outre, fort irrégulière les colonies étant plus nombreuses et plus importantes à proximité des vallées du Doubs et de l'Ognon. La majorité des animaux provient de milieux à végétation herbacée (Graminées, Urtica-

cées, Ombellifères, Composées), peu ligneuses (*Rubus* sp.) ou arbustives (*Cornus* sp., *Crataegus* sp., *Sambucus* sp., *Sorbus* sp., *Corylus avellana*), bordant les routes, les rivières, les taillis ou les bosquets.

Sur les 129 prélèvements effectués, 60 — soit moins de la moitié — ne renferment qu'une seule espèce; c'est pour 30 d'entre eux *C. nemoralis* et pour les 30 autres *C. hortensis*. Dans les 69 échantillons où les deux espèces se rencontrent ensemble, l'une d'elles est, en général, prépondérante : 13 colonies présentent ainsi plus de 70 % de *C. nemoralis* et 40 plus de 70 % de *C. hortensis*. Les deux espèces ne se trouvent en proportions voisines — entre 30 et 70 % — que dans 16 échantillons (Fig.1A).

Cette variation de la composition spécifique des colonies paraît en rapport avec leur localisation. En effet, comme dans la plupart des régions où les 2 espèces sont présentes simultanément (départements de l'Eure, de l'Indre et Loire, du Cher, de l'Indre et de la Vienne), *C. hortensis* est généralement plus abondant dans les vallées (Fig. 1B), ce qui n'exclut pas la présence de quelques populations ne comportant que *C. nemoralis* dans la vallée de l'Ognon et de colonies constituées uniquement de *C. hortensis* sur le plateau.

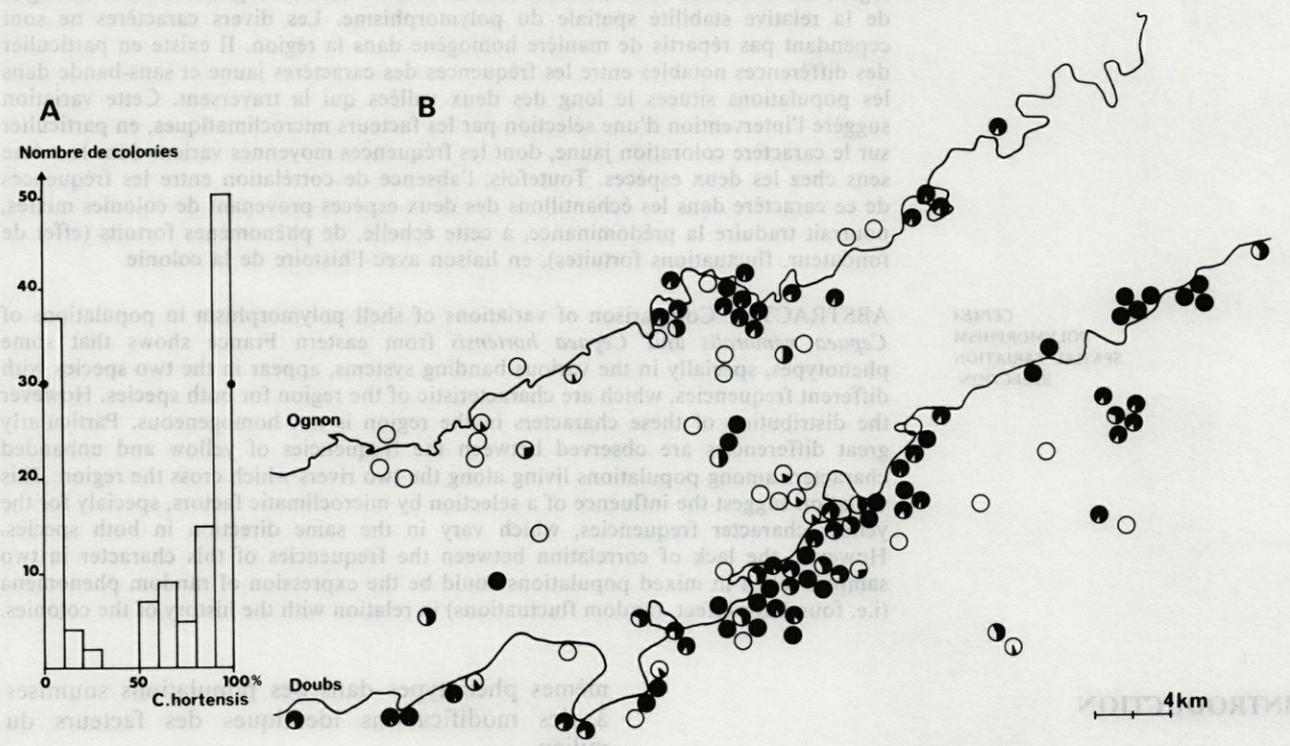


Fig. 1.— A, fréquences relatives de *Cepaea hortensis* et *Cepaea nemoralis* dans les populations du Doubs (les repères placés sur l'axe des ordonnées indiquent le nombre de colonies monospécifiques) ; B, composition spécifique des colonies de *Cepaea* du Doubs (le secteur noir correspond à la fréquence de *C. hortensis*).

A, relative frequencies of *C. hortensis* and *C. nemoralis* in populations from Doubs (black circle on the vertical axis shows the number of monospecific colonies); B, species composition of colonies of *Cepaea* from Doubs (black sector shows the frequency of *C. hortensis*).

2. Polymorphisme de la coquille chez *Cepaea hortensis*

Les populations de *Cepaea hortensis* étudiées présentent un certain nombre de caractéristiques communes qui confèrent à la région son originalité (Tabl. IA). On y trouve en moyenne moins de coquilles jaunes, moins de coquilles sans-bande et moins de coquilles à péristome pigmenté que dans l'ensemble de la France. L'abondance exceptionnelle des bandes à pigmentation réduite (bandes pâles) est également caractéristique du secteur, de même que la faible diversité des systèmes de bandes : la forme à cinq bandes 12 345 regroupe 92,6 % des individus à bandes et seuls les systèmes 00300, 10005 et 10345 apparaissent avec une fréquence non négligeable (Tabl. IB).

Tabl. I. — A, fréquences moyennes relatives (en %) des principaux phénotypes observés dans les populations de *C. hortensis* du département du Doubs, du Nord-Est de la France et de l'ensemble de la France; B, fréquence des principaux systèmes de bandes parmi les individus à bandes.

A, average frequencies (in %) of the main phenotypes in populations of *C. hortensis* in Doubs department, in North-Eastern France and entire France. B, frequencies of the main banding systems, among banded shells.

A. Phénotypes	Fréquences dans le Doubs	Fréquences* dans le Nord-Est	Fréquences* en France
Jaune	79	85	84
00000	45	49	68
Péristome blanc	86	92	67
Bandes pâles*	58	32	15

B. Systèmes de bandes	Fréquences dans le Doubs	Fréquences* dans le Nord-Est*	Fréquences* en France*
00300	5,88	6,35	20,30
00005	0,04	-	0,10
10005	0,55	-	0,20
00340	0,04	1,02	0,27
12300	0,09	-	0,03
10305	0,013	0,91	5,27
10045	0,09	-	0,10
00345	0,13	4,09	0,83
12045	0,13	-	0,13
10345	0,37	14,04	3,89
12345	92,59	72,01	6,96

*Fréquences calculées parmi les individus à bandes

*d'après M.-A. Guerrucci 1978

La distribution des fréquences des principaux phénotypes dans les populations (Fig. 2A) montre une relative dispersion des valeurs en particulier de celles relatives au caractère sans-bande. Cette dispersion est, en partie, liée à la variation géographique des fréquences (Fig. 2B,C,D). Ainsi, il existe en moyenne, significativement plus de coquilles jaunes dans la vallée du Doubs (79 %) que le long de l'Ognon (57 %) ($P < 0.01$). Cette dernière vallée se distingue également par l'abondance des coquilles sans-bande (68 %) dont la fréquence tombe à 27 %

et 25 % respectivement dans les populations situées le long du Doubs et des voies d'accès au plateau. La fréquence de ce caractère remonte toutefois sur le plateau pour y atteindre en moyenne 52 %.

L'abondance du phénotype à bandes pâles dépend elle aussi fortement de la localisation des colonies. Particulièrement fréquent dans les populations de la vallée du Doubs où il se rencontre dans 71 % des coquilles à bandes, il est plus rare dans la vallée de l'Ognon (31 %), secteur en revanche plus riche en péristomes colorés (38 %) que l'ensemble de la région (14 %).

Loin de constituer un ensemble homogène, la région apparaît donc subdivisée en secteurs locaux qui présentent d'importantes différences entre les fréquences des divers caractères. L'abondance simultanée, dans la plupart des populations de la vallée du Doubs, des caractères jaune et avec bandes, et, inversement, dans la vallée de l'Ognon l'abondance des caractères rose et sans-bande, pourrait être mise en relation avec une association préférentielle de ces caractères puisque sur 24 colonies 5, soit plus de 20 %, présentent en effet un excès significatif (au seuil de 5 %) de jaunes à bandes tandis qu'une seule montre le déséquilibre inverse.

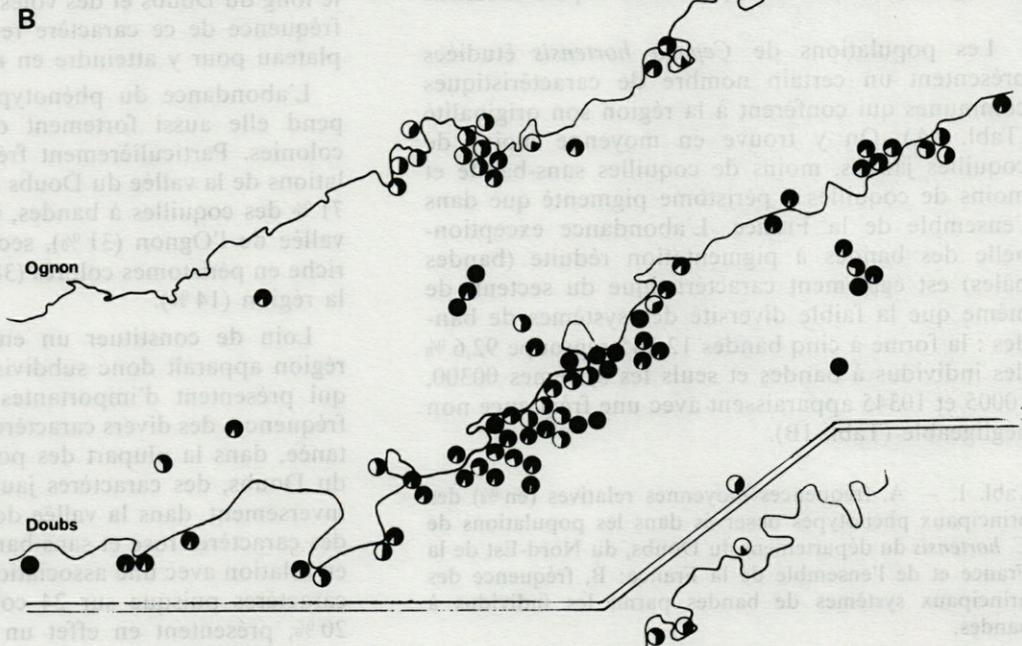
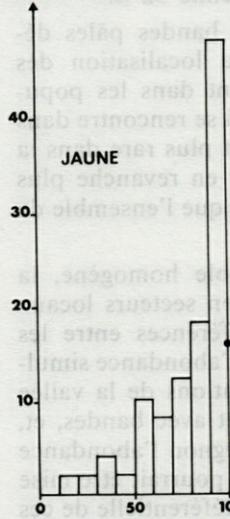
3. Polymorphisme de la coquille chez *C. nemoralis*

Les populations de *C. nemoralis* de la région se distinguent de celles du reste de la France par une plus grande abondance des individus sans-bande (45 % contre 29 %) et, parmi les individus avec bandes, par l'importance de la forme 00345. Inversement, la fréquence de la forme 12345 est relativement faible (Tabl. II).

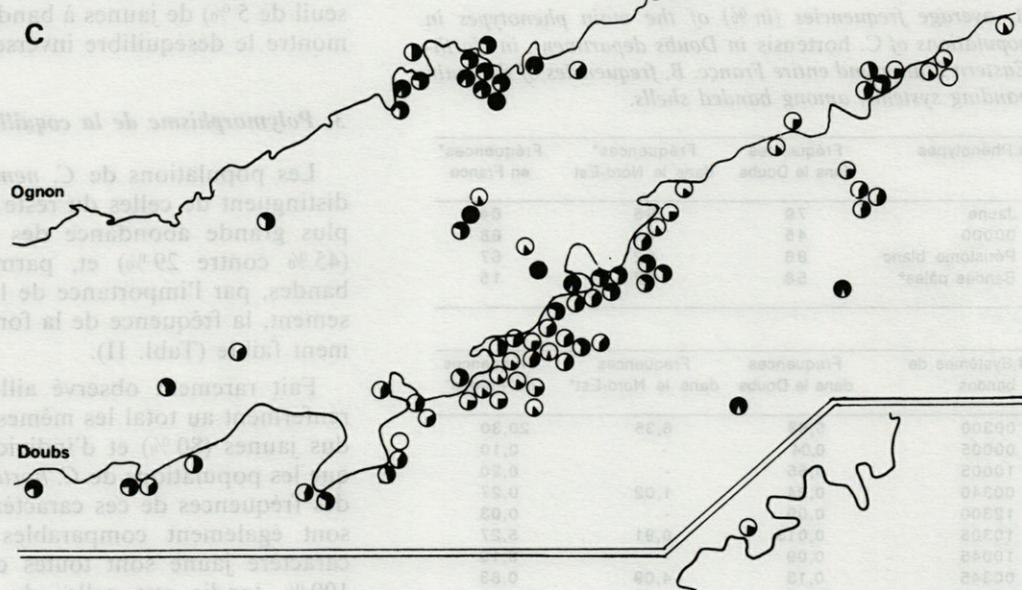
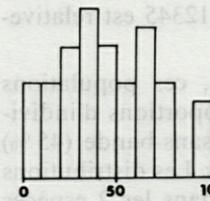
Fait rarement observé ailleurs, ces populations renferment au total les mêmes proportions d'individus jaunes (80 %) et d'individus sans-bande (45 %) que les populations de *C. hortensis*. Les distributions des fréquences de ces caractères dans les 2 espèces sont également comparables : les fréquences du caractère jaune sont toutes comprises entre 50 et 100 %, tandis que celles du caractère sans-bande varient de 0 à 95 % (Fig. 3A). En revanche, contrairement à ce qui s'observe dans l'autre espèce, le caractère bandes pâles est très peu représenté dans la région chez *C. nemoralis*, avec seulement 3 individus en tout. Quant aux péristomes, ils sont tous colorés comme c'est habituellement la règle dans cette espèce en dehors des Pyrénées.

Les systèmes de bandes autres que 12345 sont bien plus abondants que chez *C. hortensis*, encore que très diversement représentés. Les formes 00345 (35 % des individus à bandes), 00300 (32 %) et 12345 (31 %) sont les plus courantes tandis que, sans être rares, les systèmes 00045 (6 %), 00305 (2 %) et 10345 (1,2 %) sont nettement moins communs et que les formes 00005, 00340 et 12045 n'apparaissent qu'exceptionnellement.

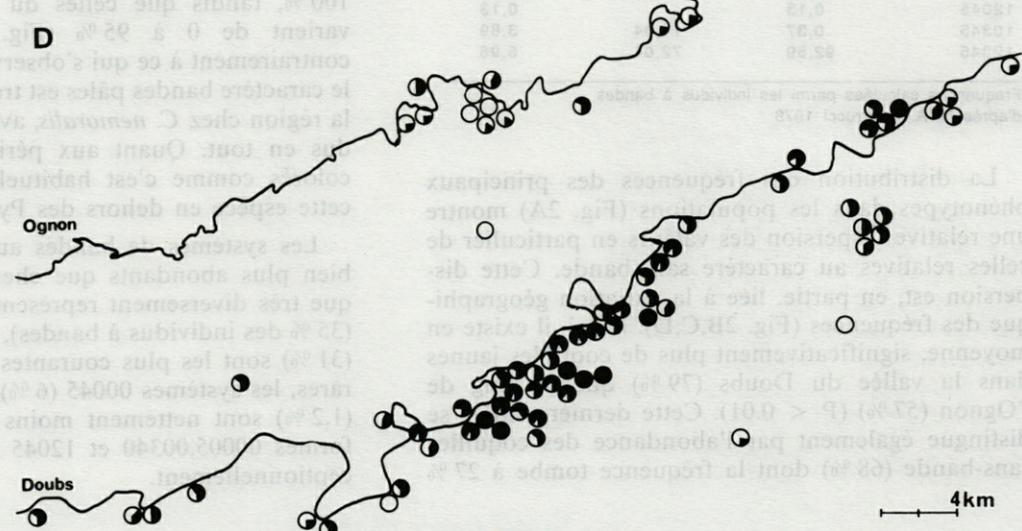
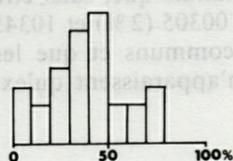
A
Nombre de colonies



SANS BANDES



BANDES PÂLES



4km

Les populations de *C. nemoralis* de la région de la vallée du Doubs et de la vallée de l'Ognon ont été étudiées. Elles ont été caractérisées par leur polymorphisme de bande. On a observé trois formes principales : la forme à bandes jaunes (JAUNE), la forme sans bandes (SANS BANDES) et la forme à bandes pâles (BANDES PÂLES). La répartition géographique de ces formes est présentée sur la carte. La forme JAUNE est la plus fréquente dans la vallée du Doubs, tandis que la forme SANS BANDES est la plus fréquente dans la vallée de l'Ognon. La forme BANDES PÂLES est présente dans les deux vallées.

Forme	Vallée du Doubs	Vallée de l'Ognon
JAUNE	78	12
SANS BANDES	18	62
BANDES PÂLES	4	20

La répartition géographique de ces formes est présentée sur la carte. La forme JAUNE est la plus fréquente dans la vallée du Doubs, tandis que la forme SANS BANDES est la plus fréquente dans la vallée de l'Ognon. La forme BANDES PÂLES est présente dans les deux vallées.

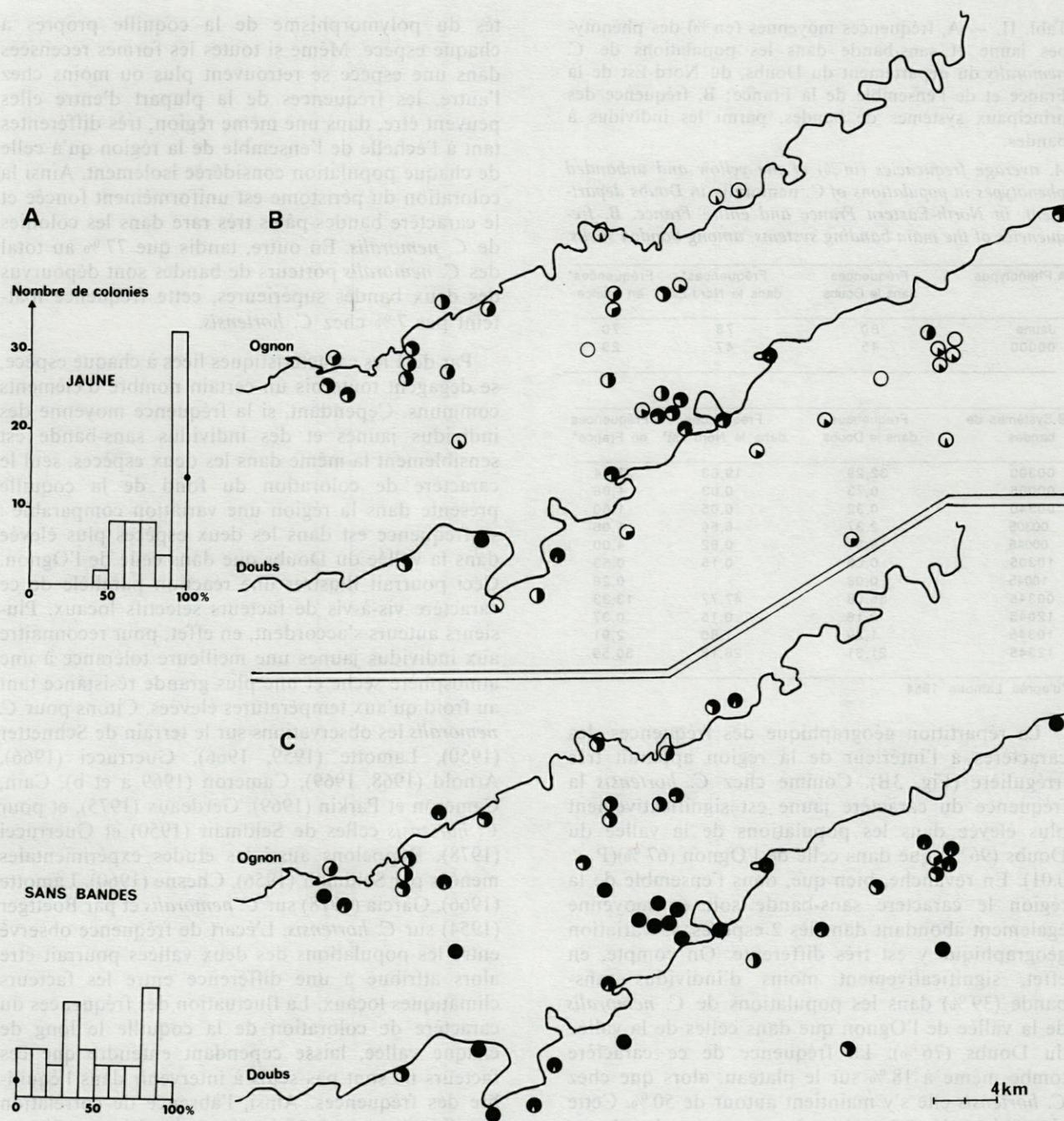


Fig. 3. — A, distribution des fréquences (en %) des caractères jaune et sans-bande dans les populations de *C. nemoralis* du Doubs (le repère placé sur l'axe des ordonnées indique le nombre de colonies où la fréquence du caractère est de 0 % ou de 100 %); fréquence (secteur noir) des caractères jaune (B) et sans-bande (C) de *C. nemoralis* du Doubs.

A, frequencies distribution of yellow and unbanded phenotypes in populations of *C. nemoralis* from Doubs (black circle on the vertical axis shows the number of colonies with 0 % or 100 % of individuals of one phenotype); frequency (black sector) of yellow (B) and unbanded (C) phenotypes.

Fig. 2. — A, distribution des fréquences (en %) des caractères jaune, sans-bande et bandes-pâles dans les populations de *C. hortensis* du Doubs (le repère placé sur l'axe des ordonnées indique le nombre de colonies où la fréquence du caractère est de 100 %); fréquence (secteur noir) des caractères jaune (B), sans-bande (C) et bandes-pâles (D) dans les populations de *C. hortensis* du Doubs.

A, frequencies distribution of yellow, unbanded and pale-banded phenotypes in populations of *C. hortensis* from Doubs (black circle on the vertical axis shows the number of colonies with 100 % individuals of one phenotype); frequency (black sector) of yellow (B), unbanded (C) and pale-banded (D) phenotypes.

Tabl. II. — A, fréquences moyennes (en %) des phénotypes jaune et sans-bande dans les populations de *C. nemoralis* du département du Doubs, du Nord-Est de la France et de l'ensemble de la France; B, fréquence des principaux systèmes de bandes, parmi les individus à bandes.

A, average frequencies (in %) of the yellow and unbanded phenotypes in populations of *C. nemoralis* in Doubs department, in North-Eastern France and entire France. B, frequencies of the main banding systems, among banded shells.

A. Phénotypes	Fréquences dans le Doubs	Fréquences* dans le Nord-Est	Fréquences* en France
Jaune	80	78	70
00000	45	47	29

B. Systèmes de bandes	Fréquences dans le Doubs	Fréquences dans le Nord-Est*	Fréquences en France*
00300	32,29	19,63	27,04
00005	0,73	0,03	1,06
00340	0,32	0,05	1,60
00305	2,37	6,56	1,06
00045	6,31	0,82	4,00
10305	0,08	0,15	0,53
10045	0,08	-	0,28
00345	35,08	47,77	13,33
12045	0,16	0,15	0,37
10345	1,29	1,80	2,91
12345	21,31	26,16	50,59

*d'après Lamotte 1954

La répartition géographique des fréquences des caractères à l'intérieur de la région apparaît très irrégulière (Fig. 3B). Comme chez *C. hortensis* la fréquence du caractère jaune est significativement plus élevée dans les populations de la vallée du Doubs (96 %) que dans celle de l'Ognon (67 %) ($P < 0.01$). En revanche, bien que, dans l'ensemble de la région le caractère sans-bande soit en moyenne également abondant dans les 2 espèces, sa variation géographique y est très différente. On compte, en effet, significativement moins d'individus sans-bande (39 %) dans les populations de *C. nemoralis* de la vallée de l'Ognon que dans celles de la vallée du Doubs (76 %). La fréquence de ce caractère tombe même à 18 % sur le plateau, alors que chez *C. hortensis* elle s'y maintient autour de 50 %. Cette répartition des caractères jaune et sans-bande ne paraît pas devoir être mise ici en relation avec une association préférentielle entre les caractères. Si dans 5 populations sur 12 les caractères de coloration de la coquille et de présence de bandes ne sont pas statistiquement indépendants, le déséquilibre apparaît être autant en faveur des jaunes sans-bande (2 populations) que des jaunes à bandes (3 populations).

DISCUSSION-CONCLUSION

L'ensemble des données qui viennent d'être présentées fait apparaître l'existence de particulari-

tés du polymorphisme de la coquille propres à chaque espèce. Même si toutes les formes recensées dans une espèce se retrouvent plus ou moins chez l'autre, les fréquences de la plupart d'entre elles peuvent être, dans une même région, très différentes tant à l'échelle de l'ensemble de la région qu'à celle de chaque population considérée isolément. Ainsi la coloration du péristome est uniformément foncée et le caractère bandes-pâles très rare dans les colonies de *C. nemoralis*. En outre, tandis que 77 % au total des *C. nemoralis* porteurs de bandes sont dépourvus des deux bandes supérieures, cette fréquence n'atteint pas 7 % chez *C. hortensis*.

Par delà les caractéristiques liées à chaque espèce, se dégagent toutefois un certain nombre d'éléments communs. Cependant, si la fréquence moyenne des individus jaunes et des individus sans-bande est sensiblement la même dans les deux espèces, seul le caractère de coloration du fond de la coquille présente dans la région une variation comparable : sa fréquence est dans les deux espèces plus élevée dans la vallée du Doubs que dans celle de l'Ognon. Ceci pourrait illustrer une réaction parallèle de ce caractère vis-à-vis de facteurs sélectifs locaux. Plusieurs auteurs s'accordent, en effet, pour reconnaître aux individus jaunes une meilleure tolérance à une atmosphère sèche et une plus grande résistance tant au froid qu'aux températures élevées. Citons pour *C. nemoralis* les observations sur le terrain de Schnetter (1950), Lamotte (1959, 1966), Guerrucci (1966), Arnold (1968, 1969), Cameron (1969 a et b), Cain, Cameron et Parkin (1969), Gerdeaux (1975), et pour *C. hortensis* celles de Seldmair (1950) et Guerrucci (1978). Rappelons aussi les études expérimentales menées par Seldmair (1956), Chesne (1960), Lamotte (1966), Garcia (1978) sur *C. nemoralis* et par Boettger (1954) sur *C. hortensis*. L'écart de fréquence observé entre les populations des deux vallées pourrait être alors attribué à une différence entre les facteurs climatiques locaux. La fluctuation des fréquences du caractère de coloration de la coquille le long de chaque vallée, laisse cependant entendre que ces facteurs ne sont pas seuls à intervenir dans l'équilibre des fréquences. Ainsi, l'absence de corrélation significative entre les fréquences du phénotype jaune de *C. hortensis* et *C. nemoralis* issus de colonies mixtes ($P < 0.01$), traduit vraisemblablement la prédominance à cette échelle de facteurs liés à l'histoire de ces colonies comme l'origine et la qualité de leurs fondateurs, leur ancienneté et leur effectif efficace à chaque génération.

L'absence, dans la région, de variation géographique de même sens dans les deux espèces pour les autres caractères, ne doit pas toutefois conduire à écarter l'hypothèse d'une action de facteurs sélectifs. Même si elle n'intervient pas directement sur ces phénotypes, la sélection peut s'exercer par le jeu d'interactions épistatiques différentes dans les deux espèces.

Il est remarquable d'ailleurs qu'à l'intérieur de chacune d'elles les fréquences de certaines formes typiques comme jaune, 00000, 00345 ou 10345 chez *C. nemoralis* et 00000, 00300 ou péristome blanc chez *C. hortensis* sont relativement stables dans un vaste ensemble géographique : elles se retrouvent dans la région avoisinante avec des fréquences moyennes de même ordre de grandeur (Tabl. I et II). Cette étonnante stabilité dans la distribution spatiale de phénotypes rares par ailleurs, ne peut être attribuée aux seuls échanges entre populations, au demeurant peu importants, un individu qui s'éloigne de sa colonie d'origine ayant peu de chances de retrouver une seule colonie. Si des transferts de gènes se produisent entre populations, ils s'effectuent très lentement et nécessitent parfois plusieurs générations durant lesquelles les fluctuations fortuites affectent la fréquence des allèles, particulièrement lors des réductions accidentelles de l'effectif des populations. Le maintien de phénotypes à des fréquences proches dans des colonies voisines montre à travers la stabilité du polymorphisme l'existence de forces sélectives régionales intervenant en faveur des gènes qui les déterminent ou de gènes qui leur sont étroitement liés.

BIBLIOGRAPHIE

- ARNOLD R.W., 1968. Studies on *Cepaea*. VII. Climatic selection in *Cepaea nemoralis* (L.) in the Pyrénées. *Phil. Trans. Roy. Soc. (B)*, 253 : 549-593.
- ARNOLD R.W., 1969. The effects of selection by climate on the land snail *Cepaea nemoralis* (L.). *Evolution*, 23 : 370-378.
- BOETTGER C.R., 1954. Zur Frage der Verteilung bestimmter Varianten bei der Landschneckengattung *Cepaea*. *Held. Biol. Zbl.*, 73 : 318-333.
- CAIN A.J., R.A.D. CAMERON et D.T. PARKIN, 1969. Ecology and variations of some helicid snails in Northern Scotland. *Proc. Malac. Soc. Lond.*, 38 : 269-299.
- CAMERON R.A.D., 1969a. Predation by song-trushes *Turdus ericetorum* (Turton) on the snails *Cepaea hortensis* (Müll.) and *Arianta arbustorum* (L.) near Rickmansworth. *J. Animal. Ecol.*, 38 : 547-553.
- CAMERON R.A.D., 1969b. The distribution and variation of three species of land snail near Rickmansworth, Hertfordshire. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 48 : 83-111.
- CHESNE J., 1960. Recherches sur le comportement de divers phénotypes de *Cepaea nemoralis* vis-à-vis de la température. D.E.S., Paris.
- GARCIA M.C., 1972. Recherches sur l'échauffement de l'escargot *Cepaea nemoralis* (L.) par l'énergie rayonnée. Thèse doct. 3e cycle, Paris.
- GERDEAUX D., 1978. Le polymorphisme de *Cepaea nemoralis* en Provence; ses relations avec le milieu. *Arch. Zool. exp. gén.*, 119 : 565-584.
- GUERRUCCI M.A., 1966. Recherches sur les populations naturelles de *Cepaea nemoralis* en Bretagne. *Arch. Zool. exp. gén.*, 107 : 369-417.
- GUERRUCCI M.A., 1978. Le polymorphisme de la coquille dans les populations naturelles de *Cepaea hortensis* (M.) : étude des facteurs de diversité et de maintien du polymorphisme. *Publ. Lab. Zool. E.N.S.*, 13 : 1-218.
- LAMOTTE M., 1951. Recherches sur la structure génétique des populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.). *Bull. Biol. France*, suppl. 35 : 1-239.
- LAMOTTE M., 1954. Distribution en France des divers systèmes de bandes chez *Cepaea nemoralis* (L.). *J. Conch. Paris*, 44 : 125-147.
- LAMOTTE M., 1959. Polymorphisme of natural populations of *Cepaea nemoralis*. Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol., 24 : 65-80.
- LAMOTTE M., 1966. Les facteurs de la diversité du polymorphisme dans les populations naturelles de *Cepaea nemoralis* (L.). *Lav. Soc. Malacologia Ital.*, 3 : 33-73.
- SCHNETTER M., 1950. Veränderungen der genetischen Konstitution in natürlichen Population der polymorphen Banderschnecken. *Verh. deut. Zool. Marburg* : 192-206.
- SELDMAIR H., 1956. Verhaltens-, Resistenz-, und Gehäuse Unterscheide bei den polymorphen Banderschnecken *Cepaea hortensis* (M.) und *Cepaea nemoralis* (L.). *Biol. Zbl.*, 75 : 281-313.

Reçu le 17 septembre 1987; received September 17, 1987

Accepté le 23 juin 1988; accepted June 23, 1988

DAILY FORAGING ACTIVITY AND FOOD COLLECTION OF THE THERMOPHILIC ANT *CATAGLYPHIS CURSOR* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE)

X. CERDA⁽¹⁾, J. RETANA⁽¹⁾, J. BOSCH⁽²⁾ and A. ALSINA⁽²⁾

⁽¹⁾ Departamento de Biología animal, Biología Vegetal y Ecología, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Barcelona, Bellaterra, 08193 Barcelona, España

⁽²⁾ Departamento de Biología Animal, Facultad de Biología, Universidad de Barcelona, c/ Diagonal 645, 08028 Barcelona, España

FOURMI
CATAGLYPHIS CURSOR
REGIME ALIMENTAIRE
ACTIVITE DE RECOLTE
NICHE THERMIQUE

RÉSUMÉ — L'activité de récolte et le régime trophique de la Fourmi *Cataglyphis cursor* ont été étudiés sur une pelouse xérophyle sur la côte méditerranéenne. *C. cursor* est une Fourmi zoonécrophage qui se nourrit principalement de cadavres d'Insectes, surtout de Fourmis. La coopération entre les ouvrières pour le transport des proies est très rare, ce qui explique que le poids des proies ne dépasse pas celui que les ouvrières peuvent transporter individuellement. L'activité journalière est strictement diurne. Il s'agit d'une Fourmi très thermophile qui atteint son maximum d'activité lorsque la température est la plus élevée. Cette niche thermique constitue un grand avantage pour l'espèce car aux heures les plus chaudes, les autres Fourmis ne sortent pas et l'efficacité de la récolte des *Cataglyphis* est maximale.

ANT
CATAGLYPHIS CURSOR
DIETARY SPECTRUM
FORAGING ACTIVITY
THERMAL NICHE

ABSTRACT — Foraging activity and diet of the scavenger ant *Cataglyphis cursor* have been studied in a savanna-like grassland on the Mediterranean coast. *C. cursor* is a zoonecrophagous ant that collects mainly corpses of insects, specially ants. Cooperation in food transport is very rare in this species so that the weight of items does not exceed what workers can drag individually. Daily activity is strictly diurnal. It is a highly thermophilic species whose greatest activity takes place when the temperature is highest. This thermal niche confers an important advantage to the species, because at the hottest times of the day, they are the only ants present on the ground surface and its foraging efficiency is at its highest.

INTRODUCTION

Cataglyphis cursor Fonscolombe is a Mediterranean ant characterised by its relatively large size (mean body length of workers 7.2 ± 1.8 mm, Cagniant, 1983), its dark colour and fast movements.

From the systematic point of view, the group *C. cursor*, including *C. cursor* var. *cursor* Fonsc., 1846, *C. cursor* var. *piliscapa* Forel, 1901, and *C. cursor* var. *tibialis* Bondroit, 1918, is now under review, and preliminary results indicate that the studied populations of Canet de Mar should be assigned to the variety *piliscapa*, probably to be regarded as a good species (Espadaler, pers. com).

C. cursor piliscapa is found on the Mediterranean coast, from west of the Rhône and the whole Camargue to the proximity of Barcelona in Spain.

In the last years, several studies on *C. cursor* have been published, dealing with the thelytokous parthenogenesis of its workers (Cagniant, 1979, 1980, 1982; Lenoir & Cagniant, 1986); its distribution and life cycle (Cagniant, 1976 a,b); intra and inter-colony recognition by workers (Lenoir *et al.*, 1982; Lenoir, 1984; Isingrini & Lenoir, 1984; Nowbahari & Lenoir, 1984); and several aspects of its foraging ecology in the field (Pondicq, 1983; Retana *et al.*, 1984, 1986; Bosch *et al.*, 1987). In this paper we shall describe the dietary spectrum and foraging activity of this ant in the field.

MATERIAL AND METHODS

This study has been carried out in Canet de Mar (40 km northeast of Barcelona, on the Catalan coast) in a grassland of *Hyparrhenia hirta*, one of the most disturbed communities of the original live-oak grove coastal ecosystem.

During four years (1983 to 1986), on a total of 45 sampling days, the activity and behaviour of *C. cursor* workers were observed and five nests were monitored. At each nest entrance, the number of entries and exits was registered during the first ten minutes of each hour on every sampling day. From these data, the values for every hour and sampling day were calculated. The average mean of entries and exits has been used as an index of activity. Besides, the following environmental parameters have been hourly registered: temperature at the soil surface in the shade, temperature of the soil at different levels, relative humidity and light intensity.

Items brought to the nest by workers of *C. cursor* were collected for later identification and measurement in the laboratory. To ascertain whether or not there existed some food preferences on the part of the workers, they were offered different types of items they could easily find in the field: dead arthropods, dead snails, excrements of vertebrates, plant remains and seeds. Responses were considered positive when the ant seized the item and tried to carry it to the nest, and negative when, after encountering the item, the ant abandoned it having not made any attempt to collect it.

Presence of liquid food in the crop of workers was studied by gently pressing their gaster as explained in a previous paper (Retana *et al.*, 1986). Censuses at liquid food sources (nectar of flowers and honeydew of aphids) were carried out every two hours on previously marked plants of different species.

To compare the density of workers of *C. cursor* on the ground with regard to other ant species, six squares of one m² were laid out, and every two hours the number of ants of each species on each square was noted.

We also distributed, all over the study area, several food items (mainly corpses of arthropods that could be carried by workers), and waited for an ant to find and collect them. When this happened, we noted the ant species and the time elapsed. This way, foraging efficiency of *C. cursor* workers depending on time of day and presence of other ants could be evaluated.

RESULTS AND DISCUSSION

Dietary spectrum

As all other species of the genus (Delye, 1968; Harkness, 1977; Wehner *et al.*, 1983) *C. cursor* is a zoonecrophagous ant that collects mainly corpses of insects and other arthropods (Retana *et al.*, 1986)(Table I). There are no significant differences between three successive years (chi square test, $p < 0.001$). Ants account for most of the diet of *C. cursor*, which has also been observed in other species of the genus (Harkness, 1979; Cerda, 1986). This is in agreement with the fact that *C. cursor* workers collect any dead arthropod they find (see below) and that ants are the most abundant group in the area (Bosch *et al.*, 1987). Other important groups in the diet of the species are heteropterans and homopterans, specially aphids which are collected in their period of greatest abundance (June). Other groups of items usually account for less than 3%, but seeds (most of them of *Centaurea aspera*) attain higher percentages.

Table I. — Number and percentage of each type of item brought to the nest by *C. cursor* workers in three consecutive years.

Types of items	1983		1984		1985		Total	
	N	%	N	%	N	%	N	%
= Animal remains								
Ants	128	53.1	323	47.4	114	53.0	565	49.7
Heteropterans	21	8.8	34	5.1	7	3.2	62	5.4
Homopterans - Aphids	8	3.3	69	10.1	15	7.0	92	8.1
Homopterans - Others	2	0.8	19	2.8	2	0.9	23	2.0
Spiders	8	3.3	18	2.6	7	3.3	33	2.9
Coleopterans	6	2.5	14	2.1	8	3.7	28	2.4
Dipterans	5	2.1	16	2.4	6	2.8	27	2.3
Lepidopterans	3	1.2	6	0.9	3	1.4	12	1.1
Orthopterans	3	1.2	7	1.0	2	0.9	12	1.1
Other Hymenopterans	1	0.4	6	0.9	4	1.9	11	1.0
Dictyopterans	1	0.4	1	0.1	—	—	2	0.2
Snails	1	0.4	7	1.0	3	1.4	11	1.0
Neuropterans	—	—	3	0.4	—	—	3	0.3
Thysanopterans	—	—	2	0.3	—	—	2	0.2
Psocopterans	—	—	2	0.3	—	—	2	0.2
Diplopoda	—	—	1	0.1	—	—	1	0.1
Unidentified remains	28	11.6	84	12.3	24	11.2	136	11.9
= Plant remains								
Seeds	18	7.6	53	7.8	14	6.5	85	7.5
Other	8	3.3	16	2.4	6	2.8	30	2.6
Totals:	241	100	681	100	215	100	1137	100

According to Bosch *et al.* (1987), the dietary spectrum of *C. cursor* depends on the interaction of three factors: a) the simultaneity between the appearance of potential prey and the period of higher food requirements of colonies, b) the accessibility of this prey, and c) a certain selection on the part of workers. Table II shows that there is no preference between different types of arthropods since those of hard cuticula such as coleopterans and hymenopterans, as well as those of soft integument such as orthopterans, dipterans and larvae, are equally accepted. They are only refused at the beginning of the season, when colony requirements are very low and items taken to the nest by workers are scarce.

Table II. — Items accepted or rejected by *C. cursor* workers in the field.

Type of item	Accepted	Rejected
Hard arthropods corpses	82	7
Soft arthropods corpses	84	8
Snails	16	15
Excrements of vertebrates	0	21
Plant remains	1	21
<i>Centaurea</i> seeds	24	1
<i>Centaurea</i> seeds without elaiosome	0	25
Other seeds	0	15

Results concerning snails, which are actively collected by other ants such as *Aphaenogaster senilis* and *Tapinoma nigerrimum*, are not so clear : nearly half of the times they were offered to *C.cursor* workers, they triggered a negative response. The rest of items tested (excrements of vertebrates, plant remains and most seeds) are only very rarely accepted : workers walk onto them without paying them any attention. On the other hand, seeds of *Centaurea aspera* are always collected. However, when we removed the elaiosome placed at the base of the seed, they were ignored. From the point of view of ants, elaiosomes are analogous to insect corpses (Carrol & Janzen, 1973), which indicates that *Centaurea* seed collection by *C. cursor* is not a sign of granivory.

Besides the above-mentioned preferences, size of the items is another factor influencing its collection. Mean length of preys brought to the nest by *C. cursor* workers is 4.2 mm, with more than 95 % of the items ranging from 1 to 8 mm and only 5 % between 8 and 15 mm (Fig. 1A). This is attributable to the fact that cooperation in food transport is very rare in this species (Querard, 1985, and pers. obs.) so that a single worker is unable to carry prey exceeding a certain weight. Although body weight of *C. cursor* ranges from 2 to 15 mg (Cagniant, 1983), they can easily drag items of 50 mg (nearly up to 25 times its own body weight for small ants). Heavier prey such as bees (about 60 mg) are only carried to the nest with difficulty and provided the surface of the ground is more or less even and bereft of obstacles. Food items weighting more than 80-90 mg cannot be transported by individual workers, which end up by abandoning the prey, that are eventually collected by other ants of the area such as *Aphaenogaster senilis* and *Pheidole pallidula*.

The proportion of *C. cursor* workers that go back to the nest with a solid item is relatively small (13-27 %) in Canet de Mar (Retana *et al.*, 1986). This low efficiency is normal in other insectivorous ants (Levieux, 1983; Cerda, 1986) which according to Carrol & Janzen (1973) is due to the fact that insect corpses are an unpredictable food source, both from the point of view of location and quantity.

However, in *C. cursor*, many of the foragers that do not carry an item to the nest, do transport liquid food in their crops (50 % of them in 1984, Retana *et al.*, 1986). The origin of this liquid food is still

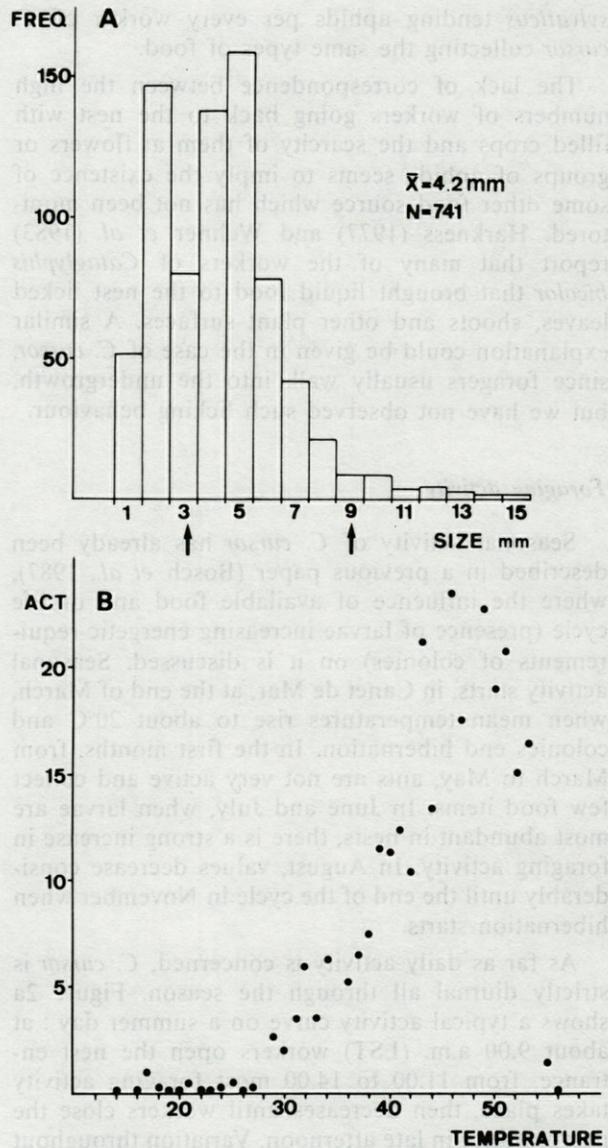


Fig. 1. — A, distribution of size (body length) of items brought to the nest by workers of *C. cursor*. Y-axis : frequency. X-axis : length in mm. Arrows indicate range of body length of *C. cursor* workers. B, activity of *C. cursor* (Y-axis) as a function of open ground surface temperature (X-axis). Dots represent average mean values for each temperature (for ten minutes).

unclear. Workers of *C. cursor* are only occasionally found collecting nectar or honeydew. They only appear in considerable numbers on fennel plants (*Foeniculum vulgare*) where they usually collect nectar (80 % of observed workers) and sometimes tend aphids of the species *Aphis fabae* (20 % of observed workers). The number of foragers involved in such duties is very small when compared with those of other more specialized ant species. For instance, we found 50 workers of the nectarivorous ant *Camponotus foreli* on flowers, and nearly 600 workers of the aphids tending ant *Camponotus*

sylvaticus tending aphids per every worker of *C. cursor* collecting the same types of food.

The lack of correspondence between the high numbers of workers going back to the nest with filled crops and the scarcity of them at flowers or groups of aphids seems to imply the existence of some other food source which has not been monitored. Harkness (1977) and Wehner *et al.* (1983) report that many of the workers of *Cataglyphis bicolor* that brought liquid food to the nest licked leaves, shoots and other plant surfaces. A similar explanation could be given in the case of *C. cursor*, since foragers usually walk into the undergrowth, but we have not observed such licking behaviour.

Foraging activity

Seasonal activity of *C. cursor* has already been described in a previous paper (Bosch *et al.*, 1987), where the influence of available food and of life cycle (presence of larvae increasing energetic requirements of colonies) on it is discussed. Seasonal activity starts, in Canet de Mar, at the end of March, when mean temperatures rise to about 20°C and colonies end hibernation. In the first months, from March to May, ants are not very active and collect few food items. In June and July, when larvae are most abundant in nests, there is a strong increase in foraging activity. In August, values decrease considerably until the end of the cycle in November when hibernation starts.

As far as daily activity is concerned, *C. cursor* is strictly diurnal all through the season. Figure 2a shows a typical activity curve on a summer day: at about 9.00 a.m. (LST) workers open the nest entrance, from 11.00 to 14.00 most foraging activity takes place, then decreases until workers close the nest entrance in late afternoon. Variation throughout the day of open surface temperature is shown in the same figure. *C. cursor* is, as all other species of the genus (Delye, 1968; Harkness, 1977; Cerda, 1986), a highly thermophilic ant since its greatest activity takes place when open ground surface temperature is highest. This pattern is unalterable along the season. An exception of this rule is seen in figure 2b: on this unusual day there was a sudden drop of activity of the colony at midday (also observed in other nearby colonies) caused by high temperature registered at that time. This phenomenon, unique in four years of field work in the study area, shows that there exists an upper thermal limit for *C. cursor*, at least in Canet de Mar, the southern limit of the distribution of the species, because such high temperatures are not attained in other areas where *C. cursor* occurs.

Among all the environmental parameters registered, open ground surface temperature is the one which has the highest correlation with activity of the species ($R = 0.7286$, $P < 0.001$). *C. cursor*'s activity

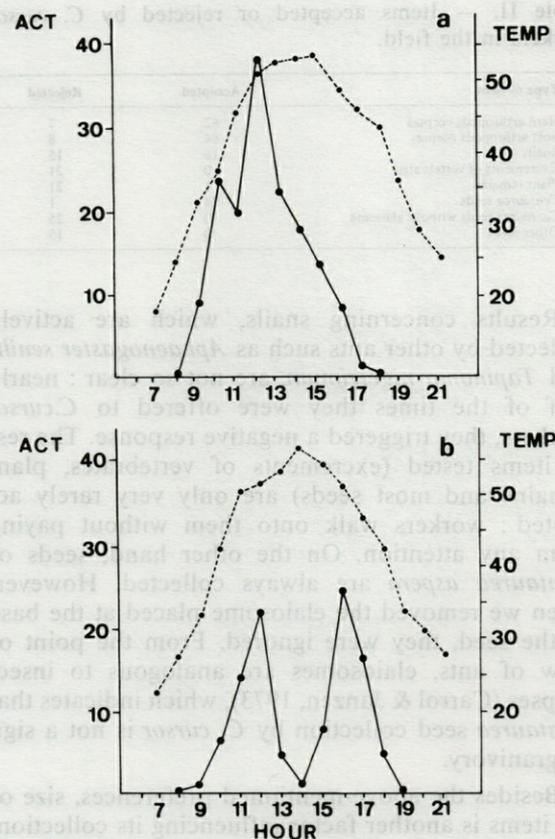


Fig. 2. — Two daily activity curves of a *C. cursor* colony in 1985; (a) July 1, (b) July 24. Right scale: ground surface temperature in the sun, in °C (dashed line). Left scale: activity measured as the average mean of entries and exits per ten minutes (solid line). X-axis: time of day.

(Fig. 1B) drops below 28°C and above 53°C. Between these values it increases as the temperature rises, giving a regression line of $ACT = 0.98 T - 27.98$ ($R = 0.7371$, $P < 0.0001$). These results are in agreement with those obtained by Delye (1967), who establishes the temperature limits of *C. cursor* normal activity in the laboratory between 18°C and 45°C, and the critical temperature of the species at 48°C (53°C at ground surface temperature correspond to 46-47°C at 0.5 cm above the ground, which is the temperature that foraging ants sense).

The other ants of the area cannot withstand such high temperatures, so at the hottest times of day, *C. cursor* are the only ants present on the ground surface. This thermal niche confers an important advantage to the species. Table III shows the proportion of food items laid out on the ground that were collected by *C. cursor* workers at different times of the day; they are also indicated the mean time spent in finding them and the absolute and relative abundance of the species with regard to other ants (measured at the squares). As we can see, in early morning there are few *C. cursor* workers and they find few items. As the temperature increases, the proportion of items found by *C. cursor* rises as well

Table III. — Foraging efficiency of *C. cursor* workers depending on time of day and presence of other ants. Data from May 9, 1986. (1) time of the day (LST). (2), air temperature in the shade in °C. (3), number of prey collected by *C. cursor* workers and percentage (in brackets) of total prey offered in this hour. (4), mean time (\pm standard deviation) spent in finding them (in seconds). (5), number of *C. cursor* workers found at six squares (1x1 m) and percentage that is represented of the total number of ants found there (in brackets).

Time of day	Air temperature	Items collected by <i>C. cursor</i>	Mean time	<i>C. cursor</i> workers counted
(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
10	27	1 (9%)	600 \pm 0	1 (0.4%)
11	27.5	5 (71%)	418 \pm 120	7 (28.0%)
12	28	13 (100%)	242 \pm 192	7 (70.0%)
13	29	26 (100%)	164 \pm 134	8 (88.9%)
15	25	4 (40%)	264 \pm 121	9 (56.2%)
16	23	2 (10%)	260 \pm 140	8 (20.4%)
17	21.5	0 (0%)	—	1 (0.4%)

as its relative abundance on the ground, although the absolute number of workers is almost the same. This indicates that when there are no other species, foraging efficiency of *Cataglyphis* is at its highest and time spent in finding food items diminishes considerably.

CONCLUSIONS

Two aspects are essential to understand *C. cursor* foraging ecology: the type of food it exploits, mainly dead arthropods, and the particular thermal conditions it is able to withstand.

Corpses of insects are distributed widely and unpredictably in space and time (Carroll & Janzen, 1973; Wehner *et al.*, 1983). Individual foraging is a sensible strategy to deal with such a food distribution (Wehner *et al.*, 1983; Fresneau, 1985), and there is no kind of communication or group action, because the fact that the food items being searched for are single, distributed at random and not individually renewable at the site, may of itself tend to separate activities of individuals (Harkness & Maroudas, 1985). Oster & Wilson (1978) refer to such type of food searching behaviour as diffuse foraging. As a consequence of its individual foraging strategy, *C. cursor* workers must exploit in a very efficient way food sources corresponding to their transport capability, since memory confers on other species a greater efficiency at collecting large-sized items (Deneubourg *et al.*, 1985). In these species, the size range of prey is expanded by social mechanisms beyond the relatively small range that individual foragers can retrieve (Traniello, 1983).

This compels *C. cursor* workers to concentrate their foraging times to the hours at which there are few other ants on the ground surface. The fact that *Cataglyphis* and other ants with similar thermal niches, such as *Ocymyrmex barbiger* (Marsh, 1985) withstand temperatures at which most other insects

die (Delye, 1967), confers a great advantage on them, since they are able to forage at times of day when there are probably plenty of corpses of insects killed by heat, and no other ants, which are obliged to seek shelter in their nests. This places *C. cursor* in a unique position among all ant species co-occurring in the study zone.

ACKNOWLEDGEMENTS — We are grateful to X. Espadaler (Bellaterra) and to A. Lenoir (Paris) who made helpful comments on a draft of the manuscript.

REFERENCES

- BOSCH J., A. ALSINA, X. CERDA & J. RETANA, 1987. Incidence du cycle biologique et de la disponibilité de l'aliment sur le régime trophique d'une fourmi. *Vie Milieu*, 37(3/4) : 237-242.
- CAGNIANT H., 1976a. Distribution, écologie et nid de la Fourmi *Cataglyphis cursor*. *Vie Milieu*, 26 (2C) : 265-276.
- CAGNIANT H., 1976b. Cycle biologique de la fourmi *Cataglyphis cursor*. *Vie Milieu*, 26 (2C) : 277-281.
- CAGNIANT H., 1979. La parthénogenèse thélytoque et arrhénotoque chez la fourmi *Cataglyphis cursor*. Cycle biologique en élevage des colonies avec reine et des colonies sans reine. *Ins. Soc.*, 26 (1) : 51-60.
- CAGNIANT H., 1980. La parthénogenèse thélytoque et arrhénotoque chez la fourmi *Cataglyphis cursor*. Etude en élevage de la productivité de sociétés avec reine et de sociétés sans reine. *Ins. Soc.*, 27 (2) : 157-174.
- CAGNIANT H., 1982. La parthénogenèse thélytoque et arrhénotoque chez la fourmi *Cataglyphis cursor*. Etude des œufs pondus par les reines et les ouvrières : morphologie, devenir, influence sur le déterminisme de la caste reine. *Ins. Soc.* 29 (2) : 175-188.
- CAGNIANT H., 1983. La parthénogenèse thélytoque et arrhénotoque chez la fourmi *Cataglyphis cursor*. Etude biométrique des ouvrières et de leurs potentialités reproductrices. *Ins. Soc.*, 30 (3) : 241-254.
- CARROLL C.R., D.H. JANZEN, 1973. Ecology of foraging by ants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4 : 231-257.
- CERDA X., 1986. Contribución al estudio de la etología y la ecología de *Cataglyphis iberica*. Tesis Licenciatura, Bellaterra, 172 p.
- DELYE G., 1967. Physiologie et comportement de quelques fourmis du Sahara en rapport avec les principaux facteurs du climat. *Ins. Soc.*, 14 (4) : 323-338.
- DELYE G., 1968. Recherches sur l'écologie, la physiologie et l'éthologie des fourmis du Sahara. Thèse doct. Univ. Aix-Marseille, 146 p.
- DENEUBOURG J.L., S. GOSS, J.M. PASTEELS & G. JOSENS, 1985. Le rôle de la mémoire et de la taille des ouvrières dans le bilan énergétique du fourragement des Fourmis. *Act. Coll. Insectes Soc.*, 2 : 167-176.
- FRESNEAU D., 1985. Individual foraging and path fidelity in a Ponerine ant. *Ins. Soc.*, 32 (2) : 109-116.
- HARKNESS R.D., 1977. Quantitative observations on the foraging of nests of an ant (*Cataglyphis bicolor*) in Greece. *Acta Entom. Jugsl.* 13 (1/2), 21-33.
- HARKNESS R.D., 1979. Duration and lengths of foraging paths of *Cataglyphis bicolor*. *Ent. Monthl. Mag.*, 115 : 1-9.

- HARKNESS R.D. & N.G. MAROUDAS, 1985. Central place foraging by an ant (*Cataglyphis bicolor*): a model of searching. *Anim. Behav.*, 33 : 916-928.
- ISINGRINI M. & A. LENOIR, 1984. Le développement de la reconnaissance coloniale dans les soins au couvain chez la fourmi *Cataglyphis cursor*. Coloquio Intern. Etologia, SFECA : 99-109, Bellaterra, abril 1984.
- LENOIR A., 1984. Brood-colony recognition in *Cataglyphis cursor*. *Anim. Behav.*, 32 : 942-944.
- LENOIR A., M. ISINGRINI & L. NOWBAHARI, 1982. Le comportement d'ouvrières de *Cataglyphis cursor* introduites dans une colonie étrangère de la même espèce. Coll. Intern. UIEIS, s. franç., 107-114, Bellaterra, septembre 1982.
- LENOIR A. & H. CAGNIANT, 1986. Role of worker thelytoky in colonies of the ant *Cataglyphis cursor*. *Entomol. Gener.*, 11 (3/4) : 153-157.
- LEVIEUX J., 1983. Mode d'exploitation des ressources alimentaires épigées de savanes africaines par la fourmi *Myrmicaria eumenoides*. *Ins. Soc.*, 30 (2) : 165-176.
- MARSH A.C., 1985. Microclimatic factors influencing foraging patterns and success of the thermophilic desert ant *Ocymyrmex barbiger*. *Ins. Soc.*, 32(3) : 286-296.
- NOWBAHARI M. & A. LENOIR, 1984. La fermeture des sociétés de la fourmi *Cataglyphis cursor* : relations avec la distance géographique. Coloquio Intern. Etologia, SFECA, 457-462. Bellaterra, abril, 1984.
- OSTER G.F. & E.O. WILSON, 1978. Caste and ecology in the Social Insects. Monographs in Population Biology 12. Princeton, New Jersey, Princeton University Press, 352 pp.
- PONDICQ N., 1983. Etude des territoires chez la fourmi *Cataglyphis cursor*. DEA Ecol., Univ. Tours, 39 p.
- QUERARD L., 1985. Reproduction et exploitation de l'habitat chez la fourmi *Cataglyphis cursor*. DEA Ecol. Expér. Univ. de Tours, 50 p.
- RETANA J., J. BOSCH & A. ALSINA, 1984. Quelques données sur le régime trophique et l'efficacité de récolte chez la fourmi *Cataglyphis cursor*. Coll. Intern. Etologia, SFECA, 471-476, Bellaterra, abril 1984.
- RETANA J., J. BOSCH, X. CERDA & A. ALSINA, 1986. Importancia del alimento sólido y del alimento líquido en *Cataglyphis cursor*. Sessions d'Entomologia. I.C.H.N. - S.C.L., 4 : 139-146.
- TRANIELLO J.F.A., 1983. Social organization and foraging success in *Lasius neoniger*: behavioral and ecological aspects of recruitment communication. *Oecologia* (Berlin), 59 : 94-100.
- WEHNER R., R.D. HARKNESS & P. SCHMID-HEMPEL, 1983. Foraging strategies in individually searching ants *Cataglyphis bicolor*. Information Processing in Animals, vol. 1, ed. M. Lindauer, 80 p.

Reçu le 22 mai 1987; received May 22, 1987

Accepté le 30 octobre 1987; accepted October 30, 1987

Two aspects are essential to understand *C. cursor* foraging ecology: the type of food it exploits, mainly dead arthropods, and the particular thermal conditions it is able to withstand.

Corpses of insects are distributed widely and unpredictably in space and time (Carrot & Janzen, 1973; Wehner et al., 1983). Individual foraging is a sensitive strategy to deal with such a food distribution (Wehner et al., 1983; Fersen, 1985), and there is no kind of communication or group action, because the fact that the food items being searched for are single, distributed at random and not individually retrievable at the site, may of itself tend to separate activities of individuals (Harkness & Maroudas, 1985). Oster & Wilson (1978) refer to such type of food searching behaviour as diffuse foraging. As a consequence of its individual foraging strategy, *C. cursor* workers must exploit in a very efficient way food sources corresponding to their transport capability, since memory control on other species a greater efficiency at collecting large-sized items (Denobourg et al., 1985). In these species the size range of prey is expanded by social mechanisms beyond the relatively small range that individual foragers can retrieve (Traniello, 1983).

This compels *C. cursor* workers to concentrate their foraging times to the hours at which there are few other ants on the ground surface. The fact that *Cataglyphis* and other ants with similar thermal niches such as *Ocymyrmex barbiger* (Marsh, 1985) withstand temperatures at which most other insects

SOME ASPECTS OF THE BIOLOGY OF *SEPIA ELEGANS* (CEPHALOPODA, SEPIOIDEA) FROM THE RIA DE VIGO, NW SPAIN

A. GUERRA and B.G. CASTRO

*Instituto de Investigaciones Marinas
CSIC, Muelle de Bouzas, 36208 Vigo, Spain*

CEPHALOPODA
SEPIIDAE
SEPIA ELEGANS
BIOLOGIE
ESPAGNE NORD-OUEST

RÉSUMÉ — *Sepia elegans* se répartit de préférence dans les zones vaseuses des bassins central et externe de la ria de Vigo. Elle ne pénètre pas dans la partie interne de la ria qui subit d'importantes fluctuations de salinité et de température. Son abondance reste la même pendant toute l'année sauf en été où elle est nettement plus faible. Les animaux mesurent 3,3 mm à l'éclosion, les plus grands mâles 61 mm et les femelles 67 mm. Les relations taille-poids indiquent une croissance allométrique. Les mâles sont plus précoces que les femelles. On trouve des mâles et des femelles matures selon les mêmes proportions durant toute l'année. La ponte semble se produire toute l'année. Avant l'éclosion les œufs mesurent 4,6 mm de diamètre. Le nombre d'œufs par femelle mature à une taille de 40-65 mm varie entre 42 et 59. Les mâles sont plus abondants que les femelles, dans l'échantillon total, au printemps et en automne.

CEPHALOPODA
SEPIIDAE
SEPIA ELEGANS
BIOLOGY
NW SPAIN

ABSTRACT — *Sepia elegans* is distributed preferentially in muddy zones of the central and outer basins of the ria de Vigo. It does not enter the internal part of the ria, where important fluctuations in salinity and temperature exist. Abundance is similar throughout the year except in summer when it is significantly lower. The hatchling has a mantle length (ML) of 3.3 mm. The biggest males observed measured 61 mm ML, the females 67 mm. The mantle length-weight relationships indicate the existence of growth allometries. Males are more precocious than females. A high proportion of mature males and females are found the whole year round. The spawning period seems to cover all the year. Before hatch the eggs measure 4.6 mm in diameter. The number of eggs per mature female of 40-67 mm ML range from 42 to 59. Males were more abundant than females in spring and autumn in the total sample.

INTRODUCTION

Sepia elegans Blainville, 1827 has a geographical distribution which extends in the Eastern Atlantic from 15° to 50°N, and throughout the Mediterranean Sea (Mangold-Wirz, 1963; Roper *et al.*, 1984). It is a species with a depth range from 2 to 430 m (Guerra, 1985).

Although *S. elegans* is quite abundant in different Atlantic and Mediterranean zones, its biology has not yet been thoroughly studied. The only known report on this aspect is that published by Mangold-Wirz (1963) for the Western Mediterranean.

The aim of this work is to provide some data on the biology of this species in the ria de Vigo, and to compare them with those found in the Mediterranean (Mangold-Wirz, 1963).

STUDIED AREA, MATERIAL AND METHODS

The ria de Vigo is a drowned tectonic valley of about 170 km² of surface. The maximum depth is about 50 m. The water circulation is estuarine. Seasonal upwellings of water from the Atlantic Ocean produce very high rates of productivity. The inner part of the ria undergoes heavy fluctuations in

salinity and temperature (Anadon *et al.*, 1961; Fraga and Margalef, 1979).

The ria was divided into 8 zones according to the following criteria: 1) hydrographic, mainly salinity and temperature variations; 2) nature of the bottom; 3) bottom profile, and 4) depth. These zones are as follows (Fig. 1):

— Zone A. The San Simon inlet, with important salinity and temperature fluctuations, absent elsewhere. Depth range 2-22 m. Here the bottom is muddy and heavily covered by algae, *Zostera marina*, and the sponge *Ficulina fiscus*.

— Zone B. The central part of the ria, which comprises the central basin and the adjoining coastline zones. Depth range 2-45 m. The bottom is mainly muddy with plenty of shell fragments, rocky in some zones close to the banks. Algae are generally very abundant.

— Zone C. The external basin of the ria, with a depth ranging from 30 to 45 m. The bottom is of sludge type without algae.

— Zone D. The coastal zone between Punta Molino and Monteferro, whose bottom is made up of rock and shell sand covered by algae. Its depth ranges from 0 to 30 m.

— Zone E. The coastal area stretching from Borneira to Cape Home. Its depth ranges from 0 to 23 m. With a bottom similar to that of the foregoing zone.

— Zone F. The northern mouth of the ria, whose bottom is rocky without algae. Depth range 0-45 m.

— Zone G. The Cies islands area where the bottom is made up of rock and shells and in the middle, muddy in the deepest zone (30 m) and sandy near the coast. Algae being quite abundant.

— Zone H. The southern mouth of the ria, whose bottom is rock and shell sand, with abundant algae in some places. Depth range 0-50 m.

In order to study the composition and structure of the bottom communities of the ria de Vigo, a total of 539 bottom trawls of 15 minutes of duration were made from April 1982 to February 1987. The gear used was mainly a small bottom trawl of the type called « baca » with 30 mm cod-end mesh size, the weight of each trawl board of the gear was 15 kg. A stratified random sampling was carried out. Details on the sampling methodology, the characteristic of the gear used, hauls and the methods employed on board ship to process the catches has been described by Alonso-Allende and Guerra (1984); Guerra (1984), and Guerra *et al.* (1986).

A total of 717 specimens of *Sepia elegans*, 388 males and 329 females, provide the data. The mantle length (ML), total body weight (WT), sex and maturation stage were determined in all specimens. The maturation was determined according the scale shown in Table I, established in keeping with the indications of Mangold-Wirz (1963), and according to our own observations.

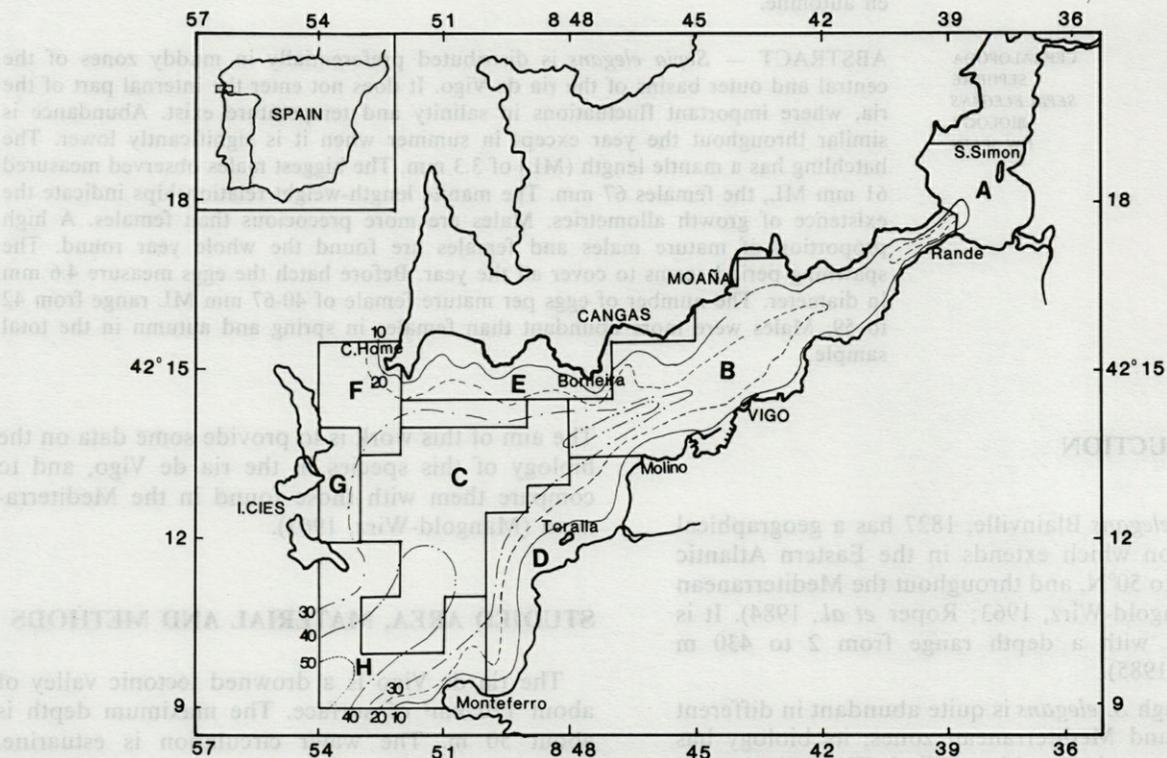


Fig. 1. — Map of the ria de Vigo showing the zones into which it was divided. The isobars are in meters.

Table I. — Scale of sexual maturation of *Sepia elegans*.

STAGE	MALES
1	Gonads hardly visibles
2	Spermatophoric sac hardly visible. Testis small.
3	Spermatophoric sac medium-size. Testis visible. With spermatozoids in vas deferens. No spermatophores.
4	Spermatophoric sac and testis large. With spermatophores in the spermatophoric sac.
5	Post-reproduction.

STAGE	FEMALES
1	Ovary very small. The glands are unnoticeable. Very small eggs up to 1.0 mm.
2	Ovary medium-sized. The glands can be seen. Small eggs 1.1-2 mm.
3	Ovary large. The glands are visible but small. Medium-sized eggs: 2.1-3.0 mm.
4	Ovary large. Large nidamental glands. Accessory glands red. Large-sized eggs: 3.1-4.5 mm.
5	Post-spawning.

Seasons were defined as follow :

- I Winter = January-March
- II Spring = April-June
- III Summer = July-September
- IV Autumn = October-December

During sampling three spawns of *S. elegans* were caught, one consisting of 25 eggs laid on a red sea-whip on 27 April 1982 in zone B at 25 m depth, another of 20 eggs in the same zone and also fixed on a red sea-whip on 10 July 1985 between 16 and 26 m depth, and a third one on 31 July 1986 between 16 and 20 m depth in zone C with 23 eggs fixed on an alcionid. The eggs, which do not form clusters, were carried out to the laboratory and placed into a tank with a sea water closed system. All them containing embryos in different stages of development. Ten freshly laid eggs just before hatching were measured. The 36 newly hatched *S. elegans* obtained were preserved into 70 % ethyl alcohol, and measured and weighted to the nearest mg in a H80 Mettler balance, after the excess of alcohol was drained.

RESULTS

Relative abundance and distribution

Table IIA shows the relative abundance of *S. elegans* in each zone, and its presence in the total of trawls carried out in each zone 43 trawls including two zones and 23 failed ones were not considered. For the comparison of the zones use was made of the presence-absence records. The Chi square obtained between the number of trawls in which the

Table II. — A, relative abundance and presence of *Sepia elegans* in each zone in which the ria de Vigo was divided; B, significance levels obtained by comparing the zones among themselves by means of a Chi square test.

A						
Zone	Depth	Type of substrate	Number of specimens	Number of trawls	Presence in trawls	Presence in trawls Number of trawls
A	2-22	Mud-algae	0	54	0	0
B	2-45	Mud-shell rock,algae	394	220	112	0.51
C	30-45	Mud	88	62	30	0.48
D	0-30	Rock,shell sand,algae	54	35	11	0.31
E	0-23	Rock,shell sand,algae	44	49	12	0.24
F	0-45	Rock,shell sand	0	11	0	0
G	0-30	Rock,shell sand,mud,algae	12	13	5	0.38
H	0-50	Rock,shell sand,algae	13	29	5	0.17

B							
ZONES	B	C	D	E	F	G	H
A	xxx	xxx	---	xxx	---	---	---
B		n.s.	x	xx	xx	n.s.	xx
C			n.s.	x	---	n.s.	xx
D				n.s.	---	---	n.s.
E					---	---	n.s.
F						---	---
G							---

xxx= p<0.001; xx= p<0.01; x= p<0.05; n.s.=not significant; ---=comparison not possible.

Table III. — A, relative seasonal abundance of *Sepia elegans* by number; B, mantle length-weight relationship (WT=aML^b) in *Sepia elegans* of the ria de Vigo.

A			
SEASON	Number of Trawls	Specimens number	No.specimens No.Trawls
I	129	219	1.69
II	149	245	1.64
III	81	72	0.89
IV	92	181	1.96

B					
SEASON	SEX	No.specimens	a	b	r
Winter	♂	105	0.0015	2.3311	0.9725
	♀	114	0.0016	2.3418	0.9128
Spring	♂	142	0.0024	2.1898	0.9831
	♀	103	0.0042	2.0718	0.9529
Summer	♂	34	0.0011	2.4095	0.9539
	♀	38	0.0021	2.2607	0.9538
Autumn	♂	107	0.0017	2.3025	0.9649
	♀	74	0.0011	2.4521	0.9631
Total	♂	388	0.0016	2.3110	0.9637
	♀	329	0.0020	2.2716	0.9542

species appears versus the number wherein it does not appear was 84.06, the significance level being $p < 0.001$, thus indicating that the frequency of appearance is not similar in all the zones.

Table IIB provides the significance level obtained by comparing the zones among themselves by means of a Chi square. The null hypothesis being that the zones compared are the same as regard presence. These results show the existence of a high and similar appearance frequency area of *S. elegans*, comprising zones B, C and G, a intermediate zone D, zones E and H with similar low appearance frequency, and zones A and F where the species does not appear.

Table IIIA provides the variation in seasonal relative abundance in number of *S. elegans*. Effective trawls (516) only were taken into account, and those made in zones A and F were deduced. From these data the conclusion is that the abundance was not significantly homogeneous $p < 0,05$, throughout all the seasons, which is due to the low abundance in summer.

Size frequencies and growth

Figure 2 provides the length (ML) frequency distributions of all the specimens examined, per

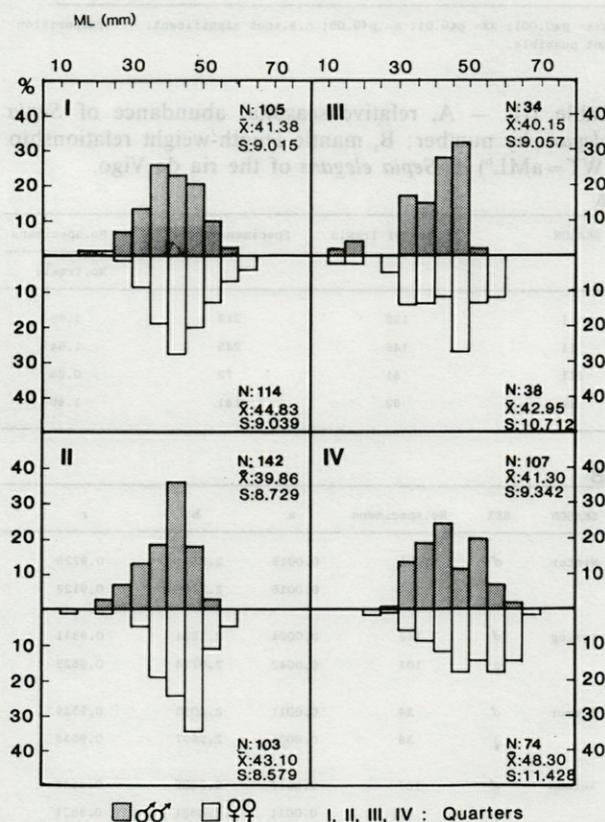


Fig. 2. — Percentages of males and females of *Sepia elegans* from the ria de Vigo in each maturation stage for each season of the year.

sexes and seasons. The mean and standard deviation of each distribution is shown. The largest male observed was 61 mm ML, and the largest females measured 67 mm ML. There is a trend for increase in ML from the winter to the autumn, but it is very difficult to follow growth from movement of modes through time. Bhattacharya's (1967) method for separating mixtures of normal distribution was employed, but the modes were not clear enough.

Mantle length-weight relationship

Table IIIB displays the values of the parameters of the exponential equation $WT = a ML^b$, where WT is given in g and ML in mm. The values of the correlation coefficient (r) are also shown. The data are provided for each sex separately taking into account the total sample and the seasons. It is seen that the values for b are under 3, indicating that the body growth is allometric.

Proportion of sexes

Table IV provides the results of the Chi square test applied to the proportion of sexes observed in each season of the year and in the total. These results indicate that males were significantly ($p < 0.05$) more abundant than females in spring, autumn and in the total sample.

Table IV. — Sex ratios comparison of *Sepia elegans* by means of a Chi square test.

SEASON	No. of males	No. of females	p
Winter	105	114	n.s
Spring	142	103	x
Summer	34	38	n.s
Autumn	107	74	x
Total	388	329	x

x = $p < 0.05$ n.s = not significant

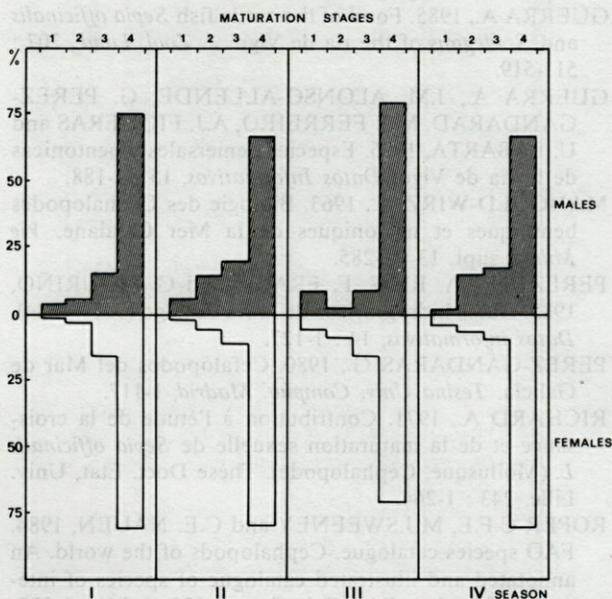
Sexual maturation, spawning period and place (Table V, Fig. 3)

Table V and figure 3 show that 1) the males are more precocious than females; there are mature males of 25 mm ML while the first mature females measure 30 mm; 2) sexual maturity may be attained at different sizes; 3) there are immature and mature males and females throughout the year, and 4) no main maturation period can be recognized.

The eggs number counted in 30 females in stage 4 of 40-67 mm ML (8.8-22.8 g), ranges from 42 to 59. There was not a significant relationship between the eggs number and the female size.

Table V. — Percentage of specimens of *Sepia elegans* in each maturation stage according to ML.

ML (mm)	MALE MATURATION STAGES (%)					FEMALES MATURATION STAGES (%)				
	1	2	3	4	No	1	2	3	4	No
10	100				1	100				2
15	66.7	33.3			3	100				1
20	80.0	10.0	10.0		5	100				2
25	20.0	45.0	25.0	10.0	20	75.0	25.0			8
30	5.8	25.0	26.9	42.3	52	16.0	48.0	32.0	4.0	25
35		11.5	15.3	73.2	78	5.8	19.2	55.8	19.2	52
40		10.1	23.8	66.1	109	11.6	26.1	62.5	69	
45		2.8	9.7	87.5	72	4.8	31.7	63.5	82	
50			5.5	95.5	36	2.2	23.9	73.9	46	
55				100	10		7.4	92.6	27	
60				100	2			100	14	
65				---	---			100	1	

Fig. 3. — Length (ML) frequency distributions of *Sepia elegans* by sexes and seasons of the year.

Spawns have been caught in zones B and C of the ria between 16 and 25 m depth on April and July. The eggs do not form clusters, they were fixed to red sea-whip and alcionids. The eggs caught on 27 April 1982 start to hatch one month after, the end of the hatching was on 18 June. The temperature of the water ranges from 20 to 22°C.

Eggs and newly hatched size

Freshly laid eggs are smooth, soft and gelatinous. The color of the external envelop before hatching is brown. The greatest diameter (N = 10) was 4.6 mm (s = 0.46), and the minimal diameter was 4.2 mm (s = 0.20).

The mean and standard deviation of ML, total length and WT of the 36 hatching *Sepia elegans* measured were 3.3 mm and 0.42; 5.5 mm and 0.53; 11.5 mg and 4.8 respectively.

DISCUSSION

Sepia elegans from the ria de Vigo attains smaller ML compared to those observed on the Galician continental shelf. Pérez-Gandaras (1980) points out that there the females reach 80 mm ML and the males 65 mm. The largest male caught in the ria measured 61 mm ML, this size coinciding with that observed by Mangold-Wirz (1963) in the Catalanian sea, but there the largest females (76 mm) were bigger than those from the ria de Vigo (67 mm ML).

The absence of animals less than 10 mm ML in our samples is due to the selectivity of the cod-end employed (30 mm mesh size).

The absence of *S. elegans* in the San Simon inlet, and presence in the internal part of the zone B, is taken to reflect the non adaptation of this species to the fluctuating or low salinities, or to temperature variations. Anadon *et al.* (1961) indicate that in an hydrographic station site in S.Simon the salinity ranges from 35.5 to 20 ‰, and the temperature from 22 to 11°C, while in the station site near Moaña (Zone B, fig. 1) they were 35.5-33 ‰ and 16-11°C taking into account the whole year. And Prego (per. comm.) indicates that in a station site in Rande (Zone B) the salinity ranges from 35.4 to 31 ‰ in 1986 and the temperature from 17.9 to 12.5°C, these values being 35.6-34.4 ‰ and 15.6-12.2°C in a station near Vigo port (Zone B). However, controlled experiments are necessary to provide a complete evidence of this. On the contrary, a related species, *Sepia officinalis*, not only does occupy zone A, but also has its main spawning area there (Alonso-Allende and Guerra, 1984; Guerra, 1985). *S. elegans* is distributed preferentially in muddy zones of the zones B and C of the ria de Vigo. Its high frequency of appearance in zone G was always in the deepest zone where mud is abundant. A similar preference for muddy bottoms was observed by Mangold-Wirz (1963) in June and July in the Catalanian sea, when *S. elegans* population is located in coastal waters. This preference can not be due to a bias in the sampling, because sandy and shell sand bottoms were well sampled.

The seasonal distribution of *S. elegans* in the ria de Vigo seems to be different from that observed by Mangold-Wirz (1963) in the continental shelf of the Western Mediterranean. This author indicates that the abundance of *S. elegans* increases during summer, and decreases during autumn and winter in coastal waters, while in the ria the abundance is similar throughout the year, except the decrease observed in Summer.

The Bhattacharya's method employed for separating mixtures of normal distribution did not give enough clear results, probably due to a constant recruitment of the species and to changes in growth rates with temperature like have been observed in *Sepia officinalis* (Richard, 1971). Nevertheless, the trend of the modes indicates a growth rate of 2 mm ML per month from the middle of February to the middle of November. Mangold-Wirz (1963) has obtained growth rates of 1.5 mm DML from May to September in specimens of the same sizes than the ria de Vigo ones. However, Mangold-Wirz (1963) has observed the growth rate is faster during the initial period of the life cycle. There are specimens of 35-50 mm ML throughout the year but the proportions vary through seasons; females are always larger than males by an average of 5 mm. Mangold-Wirz (1963) indicates that females growth faster than males, and the something similar may to occur in the ria de Vigo.

The sexual maturation, fecundity and spawning of *S. elegans* in the ria de Vigo coincide essentially with that observed by Mangold-Wirz (1963). Perhaps the only difference is that in this zone of the Atlantic, a principal spawning period can not be recognized, and the spawns seems to take place the whole year, according with the sexual maturation data, while a main period exists in the Mediterranean, from March to October, where the spawning occurs.

Mangold-Wirz (1963) indicated that *S. elegans* hatchling measured about 4 mm of ML. This value is in agreement with our observations, differences probably due to a bring back of the mantle caused by the alcohol.

ACKNOWLEDGEMENT : We express our thanks to M. T. Fernández, F. Martínez and J.R. Caldas for their technical help. Also to all the other members of the fishery Biology Team for their cooperation, and to Dr. Sigurd v. Boletzky for his advices. This work has been carried out with the financial support of CAICYT and CSIC (Project number PR84-0069).

REFERENCES

- ALONSO-ALLENDE J.M. and A. GUERRA, 1984. Crustáceos Decápodos y Molluscos Cefalópodos de la ria de Vigo. Premio Investigación 1984. Diputación Pontevedra Ins. Inv. Mar. Vigo : 1-152.
- ANADON E., F. SAIZ and M.L. BENITO, 1961. Estudio hidrográfico de la ria de Vigo. III. *Inv. Pesq.*, 20 : 17-67.
- BHATTACHARYA C.C., 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics*, 23 : 115-35.
- FRAGA F. and R. MARGALEF, 1979. Las rias gallegas. In: Estudio y explotación del Mar de Galicia. Universidad de Santiago de Compostela : 101-121.
- GUERRA A., 1984. Cefalópodos de la ria de Vigo. Resultados preliminares. *Cuad Area Cienc. Mar. Sem. Est. Gal.*, 1 : 333-48.
- GUERRA A., 1985. An extension of the known depth range for *Sepia elegans* Blainville, 1827 (Cephalopoda : Sepioidea). *Veliger*, 28(2) : 217-18.
- GUERRA A., 1985. Food of the cuttle fish *Sepia officinalis* and *S. elegans* of the ria de Vigo. *J. Zool. Lond.*, 207 : 511-519.
- GUERRA A., J.M. ALONSO-ALLENDE, G. PEREZ-GANDARAD, M.J. FERREIRO, A.J. FIGUERAS and U. LABARTA, 1986. Especies demersales y bentónicas de la ria de Vigo. *Datos Informativos*, 15 : 1-188.
- MANGOLD-WIRZ K., 1963. Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. *Vie Milieu*, suppl. 13 : 1-285.
- PEREZ F.F., A. RIOS, F. FRAGA and C. MOURIÑO, 1985. Datos hidrográficos de la ria de Vigo (1979-1984). *Datos informativos*, 14 : 1-127.
- PEREZ-GANDARAS G., 1980. Cefalópodos del Mar de Galicia. *Tesina Univ. Complut. Madrid*, 1-117.
- RICHARD A., 1971. Contribution à l'étude de la croissance et de la maturation sexuelle de *Sepia officinalis* L. (Mollusque, Céphalopode). Thèse Doct. Etat, Univ. Lille, 243 : 1-264.
- ROPER C.F.E, M.J.SWEENEY and C.E. NAUEN, 1984. FAO species catalogue. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries. *FAO Fish. Synop.*, 125 (vol.3) : 1-277.

Reçu le 14 décembre 1987; received December 14, 1987

Accepté le 15 février 1988; accepted February 15, 1988

ETUDE EN MICROSCOPIE A BALAYAGE DES OEUFS DE QUELQUES ESPECES DE *RHITHROGENA* EATON GROUPE *ALPESTRIS* (*Ephemeroptera*, *Heptageniidae*)*

*The eggs of some species of Rhithrogena Eaton of the alpestris group
(Ephemeroptera, Heptageniidae) : a scanning electron microscopy study*

E. GAINO ⁽¹⁾ M. MAZZINI ⁽²⁾ C. DEGRANGE ⁽³⁾ et R. SOWA ⁽⁴⁾

⁽¹⁾ Istituto di Zoologia, Via Balbi 5, 16126 Genova, Italie

⁽²⁾ Istituto Difesa Piante, Università della Tuscia,

Via S. Camillo de Lellis, 01100 Viterbo, Italie ⁽³⁾ Université Scientifique, Technologique et Médicale de Grenoble, Laboratoire
de Zoologie et Biologie animale, B.P. 68, 38402 Saint-Martin-d'Hères Cédex, France

⁽⁴⁾ Université Jagellonne, Institut de Biologie de l'Environnement, Oleandry 2a, 30-063 Cracovie, Pologne

OEUFS
TAXINOMIE
STRUCTURE DU CHORION
MICROSCOPIE A BALAYAGE
EPHEMEROPTERA

RÉSUMÉ — L'étude en microscopie à balayage des œufs de cinq espèces européennes de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* (*R. alpestris*, *R. landai*, *R. vaillanti*, *R. allobrogica*, *R. kimminsi*) a mis en évidence deux types de formations adhésives très différents portées par le chorion. Celles du premier type sont volumineuses et constituées d'un filament torsadé enroulé attaché directement au chorion, et terminé par un disque adhésif. Ces formations qui sont concentrées au pôle postérieur de l'œuf de *R. kimminsi* sont réparties jusque dans la région moyenne de l'œuf chez les autres espèces mais avec une taille réduite. Les formations du deuxième type, plus petites, sont portées par une saillie basale d'où se détache un filament enroulé et terminé par un disque apical; elles sont réparties sur le reste du chorion. La structure des formations adhésives, de la surface du chorion et du bord des plages micropylaires constitue un ensemble de caractères distinctifs des différentes espèces. Le déroulement et la fixation des formations adhésives peut prévenir l'entraînement des œufs dans les milieux lotiques où ils sont déposés.

EGGS
TAXONOMY
CHORIONIC SCULPTURING
SCANNING ELECTRON MICROSCOPE
EPHEMEROPTERA

ABSTRACT — Scanning electron microscope observations made on eggs of five European species of *Rhithrogena* of the *alpestris* group (*R. alpestris*, *R. landai*, *R. vaillanti*, *R. allobrogica*, *R. kimminsi*), have revealed their fine chorionic organisation. Two kinds of chorionic projections could be distinguished. Those of the first kind are made of a twisted thread, which is attached directly to the chorion and ends in an adhesive disc. These projections are all assembled on the posterior pole of the egg for *R. kimminsi* and are all quite large. For the other species, they are dispersed on the posterior half of the egg, but are reduced in size as they get further to the pole. The projections of the second type, smaller than the first ones, are each attached to a basal excrescence of the chorion, which sends forth a coiled thread ending in an apical disc; they are dispersed on part of the chorion, which does not have threads of the first kind. The structure of the adhesive projections and that of the micropyle margins furnish a series of characters which can be used in taxonomy at the specific level. The eggs mentioned in this paper are all laid in lotic environments; the unwinding of their threads and the attachment of their respective adhesive discs can in many cases prevent these eggs from being carried away by the flow.

(*) Recherche effectuée avec l'aide d'un contrat M.P.I. sous « Gruppo di Biogeografia del Mediterraneo Occidentale » et M.P.I. 60 %.

INTRODUCTION

Les espèces européennes de *Rhithrogena* Eaton du groupe *alpestris* sont très caractéristiques, surtout par leurs larves au corps court et trapu mais néanmoins hydrodynamique, à la coloration vive et contrastée de la face dorsale de l'abdomen visible même à l'œil nu.

Il semble que ce groupe d'espèces soit endémique de l'arc alpino-carpatique - à l'exclusion de *R. kimminsi* Thomas (1970) très vraisemblablement endémique des Pyrénées - leurs représentants vivent dans les eaux courantes de haute et moyenne montagne.

Le nombre des espèces connues s'est accru récemment avec la description de taxons nouveaux par Tanasijevic (1985), Sowa et Degrange, 1987, compte tenu également des travaux de Sowa, 1984 et de Sowa et Soldàn, 1984. Néanmoins, les 9 espèces décrites jusqu'ici sont pour la plupart insuffisamment connues, comme en témoignent les données rassemblées dans le tableau I.

MATERIEL ET TECHNIQUES D'ETUDE

Les œufs ont été prélevés par dissection de nymphes de dernier stade, fixées dans l'alcool, des espèces suivantes : *Rhithrogena alpestris* Eaton, 1883-88. Ruisseau Nant de Dière, en aval de Sallanches à 525 m, le 2.VII.1958, Haute Savoie, France. Leg. Ch. Degrange;

Rhithrogena landai Sowa et Soldàn, 1984. Rivière Arly en amont du confluent avec le torrent Doron de Beaufort, 350 m, le 1.VII.1958, Savoie, France. Leg. Ch. Degrange;

Rhithrogena vaillantii Sowa et Degrange, 1987. Torrent Laussa Bach, 460 m, le 1.IX.1985, Altmärkt, Styria, Autriche. Leg. V. Puthz.

Rhithrogena allobrogica Sowa et Degrange, 1987. Torrent le Giffre, en aval de Taninges, 600 m, le 3.VI.1959, Haute Savoie, France. Leg. Ch. Degrange;

Rhithrogena kimminsi Thomas, 1970. Ruisseau d'Ourtigué, 1180 m, le 20.VIII.1986, et Ruisseau de la Musquère, 950 m, le 19.VII.1985. Leg. A. Thomas.

Tabl. I. — Stades de développement connus des espèces européennes des *Rhithrogena* du groupe *alpestris*.

Developmental stages of European species of Rhithrogena of the alpestris group as known so far.

Sous-groupes	imago	subimago	larve	oeuf
	♂	♀		
a) <i>R. alpestris</i> Eaton, 1885	+	+	+	+
<i>R. delphinensis</i> Sowa et Degrange, 1987			+	
<i>R. landai</i> Sowa et Soldàn, 1984	+	+	+	+
<i>R. neretvana</i> Tanasijevic, 1985	+			
<i>R. vaillantii</i> Sowa et Degrange, 1987			+	+
b) <i>R. allobrogica</i> Sowa et Degrange, 1987			+	+
<i>R. bogoescui</i> Sowa et Degrange, 1987	+			
= <i>alpestris</i> : Bogoescu, 1958				
<i>R. henschi</i> Klapálek, 1906	+			
c) <i>R. kimminsi</i> Thomas, 1970	+	+	+	

La morphologie des œufs est connue pour 4 de ces espèces seulement. Elle a été étudiée au microscope optique sans l'utilisation de l'immersion sur préparations microscopiques au liquide de Faure (Sowa et Soldàn, 1984; Sowa et Degrange, 1987). La méthode est rapide et pratique et permet de déterminer les caractéristiques principales de la morphologie externe de l'œuf et de distinguer les différences les plus importantes entre espèces. Cependant c'est seulement avec l'aide du microscope à balayage qu'il est possible de préciser la structure des formations les plus fines utilisées pour établir les affinités entre les différents taxons.

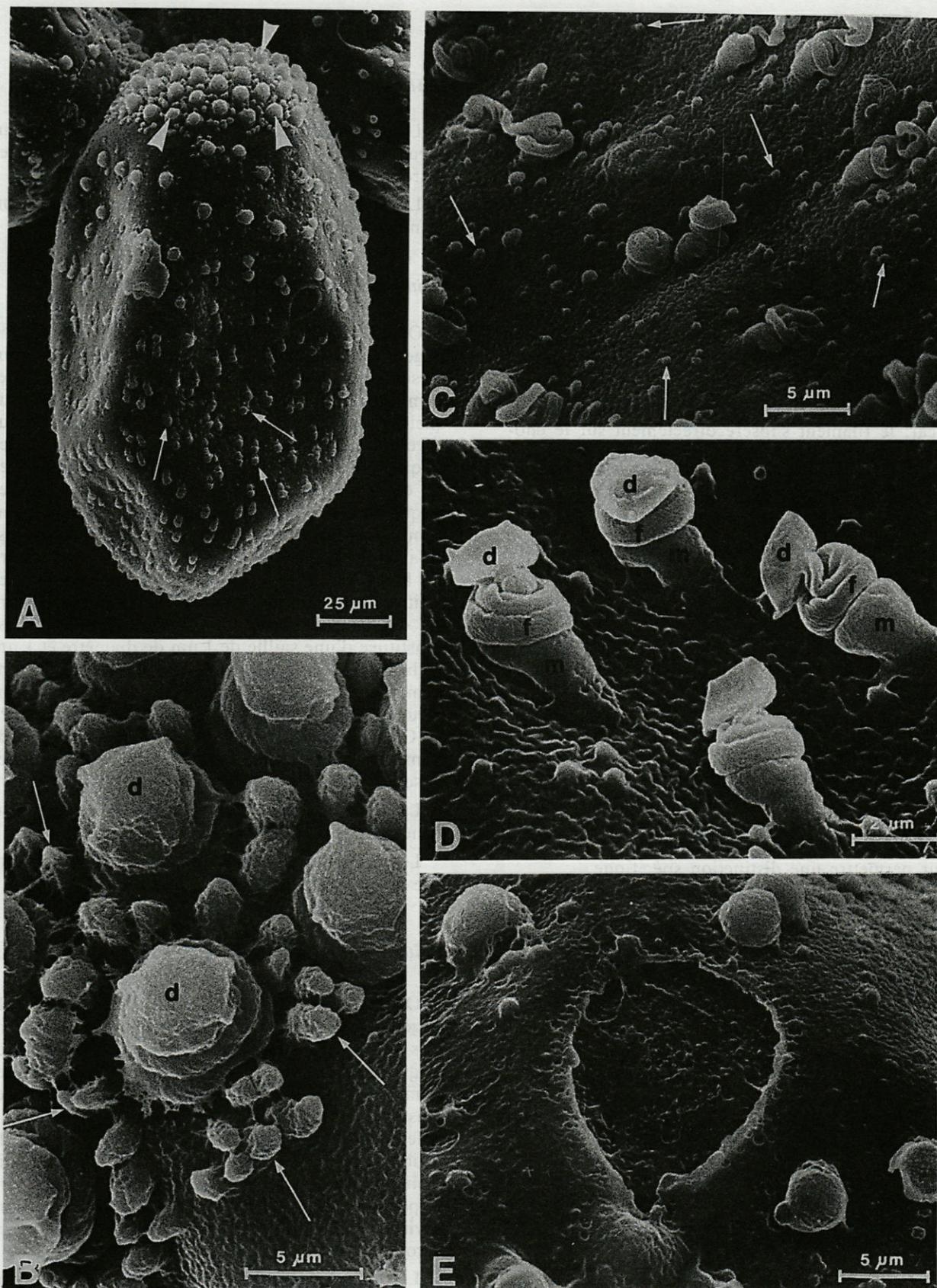
Cette étude est consacrée à la mise en évidence des structures du chorion des œufs des espèces de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* observés en microscopie à balayage.

Pour l'examen en microscopie à balayage, les œufs ont été déshydratés par les alcools et séchés à l'air. Certains œufs ont été préparés par la méthode du point critique au CO₂ liquide (appareil Bomar). Tous les échantillons ont été recouverts d'un film d'or-palladium et observés au microscope à balayage PHILIPS 505.

OBSERVATIONS

Les œufs des espèces de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* étudiées sont caractérisés par un chorion recouvert de dispositifs de fixation et de granulations.

Les appareils de fixation sont de 2 types répartis différemment à la surface du chorion :



Pl. I. — Morphologie de l'œuf de *Rhithrogena alpestris*. A, vue d'ensemble de l'œuf montrant la répartition des différents éléments adhésifs. Les grands éléments concentrés au pôle postérieur (têtes de flèche) et les petits éléments sur le reste du chorion (flèches); B, grands éléments adhésifs du pôle postérieur. Chacun d'eux entouré par des macrogranules (flèches) est formé d'un filament enroulé et coiffé d'un disque (d). C, répartition des éléments avec saillie basale, entre ceux-ci granulations du chorion (flèches). D, détail des éléments avec saillie basale (m), filament enroulé (f) et disque (d); E, plage micropylaire à bord faiblement granulé.

Egg morphology of Rhithrogena alpestris. A, whole egg showing the arrangement of attachment projections : large coiled threads (arrow-heads) at posterior pole and excrescences supporting disc-terminated coiled threads (arrows) scattered on the chorion; B, detail of the disc-terminated coiled threads (d) separated from one another by a ring of granules (arrows); C, arrangement of the excrescences supporting disc-terminated coiled threads on the granular chorion (arrows); D, magnification of the excrescences supporting disc-terminated coiled threads showing basal excrescences (m), coiled threads (f) and terminal disc (d); E, micropylar rim showing a slight granular appearance.

— les uns, plus volumineux, sont presque entièrement localisés au pôle postérieur de l'œuf, bien que certains d'entre eux de taille progressivement décroissante puissent être observés jusque dans la région équatoriale de l'œuf.

— les autres, plus petits, plus nombreux, clairsemés, constituent des formations en relief sur le reste du chorion y compris au pôle antérieur de l'œuf.

La microscopie à balayage a permis de déterminer la structure fine des appareils de fixation de ces deux types. Chacun des appareils les plus volumineux est formé d'un filament complexe, torsadé, enroulé en spirale et coiffé d'un disque adhésif apical; le filament s'insère directement sur le chorion et est constitué d'éléments plus fins; pour les formations plus petites du 2^e type, le filament, également enroulé et coiffé d'un disque, est fixé au sommet d'une saillie du chorion.

Chacun des grands éléments est constitué d'un filament enroulé et torsadé terminé par un disque adhésif de 5 μm de diamètre. Non déroulé, l'élément se présente sous forme d'un relief coiffé de son disque (fig. B). Ces grands éléments sont entourés de macrogranules de 1,2 μm environ, acuminés ou arrondis, formant une couronne autour d'eux (fig. B). Sur le reste du chorion les macrogranules sont nombreux mais généralement de plus petite taille, disséminés mais également regroupés autour des grands éléments adhésifs dispersés.

La morphologie, les dimensions, la répartition des appareils adhésifs ainsi que des granules du chorion représentent des caractéristiques très importantes pour permettre une distinction spécifique.

Le nombre des micropyles est variable (3 à 4) leur localisation est typiquement équatoriale, mais la structure du bord de la plage micropylaire peut être également considérée comme un caractère taxonomique.

Rhithrogena alpestris Eaton (Pl. I, A-E)

Oeuf ovale à pôles arrondis, mesurant 190 μm de longueur sur 110 μm de largeur environ.

Grands éléments adhésifs présents au pôle postérieur de l'œuf où ils sont concentrés tandis que des éléments isolés de même type mais de taille plus réduite sont répartis jusque dans la région équatoriale de l'œuf (Pl. I, A). Les petits éléments adhésifs clairsemés sont implantés au pôle antérieur de l'œuf et jusque dans la région équatoriale (Pl. I, A,C,D). Ils mesurent 4 μm de hauteur et 2 μm de diamètre et sont constitués d'un filament enroulé en spirale fixé par sa base à une saillie du chorion et terminé par un disque apical adhésif de 2 μm de diamètre (Pl. I, D). La saillie campaniforme du chorion est plus étroite à sa base qu'au sommet qui sert de point d'attache au filament.

La surface du chorion est chagrinée et les nombreux microgranules ont des dimensions comprises entre 0,4 et 1,2 μm de diamètre (Pl. I, C,D).

Le bord de la plage micropylaire est légèrement granuleux (Pl. I, E).

Rhithrogena landai Sowa et Soldan (Pl. II, A-E)

Oeuf de 170 μm de longueur sur 100 μm de largeur environ. Les grands éléments adhésifs sont présents au pôle postérieur seulement (Pl. II, A) et terminés par un disque de 4,5 μm (Pl. II, B). Sur quelques documents ces éléments paraissent entourés d'une substance muqueuse qui relie entre eux les disques apicaux (Pl. II, B). Des formations adhésives de ce type, de taille décroissante, sont réparties jusque dans la région moyenne de l'œuf où elles sont remplacées par des éléments du second type jusqu'au pôle opposé (Pl. II, A). La moitié antérieure de l'œuf est ainsi recouverte seulement par ces petites formations de 2 μm de hauteur et de 3 μm de diamètre (Pl. II, C). Chaque formation est constituée d'une saillie de 1 μm de diamètre et 1 μm de hauteur, autour de laquelle s'enroule le filament terminé par le disque apical (Pl. II, D). De nombreux granules, de taille moyenne, 1 μm environ (Pl. II, C), sont répartis en couronne autour des grands éléments adhésifs comme il est possible de l'observer lorsque les filaments sont déroulés (Pl. II, D).

La surface du chorion apparaît légèrement chagrinée dépourvue de microgranules (Pl. II, C).

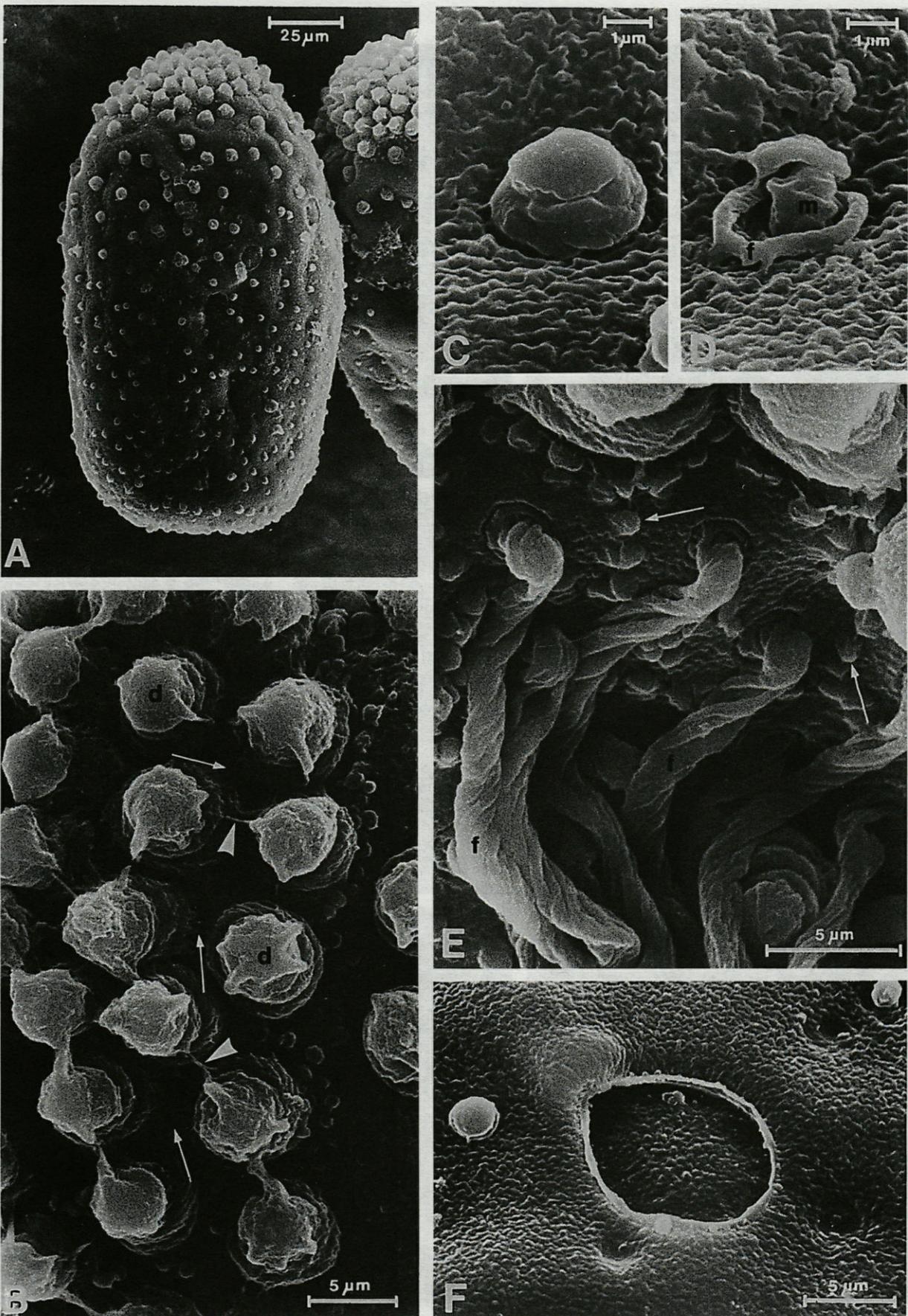
Le bord externe de la plage micropylaire présente une microgranulation à peine visible (Pl. II, E).

Rhithrogena vaillanti Sowa et Degrange (Pl. III, A-E)

Oeufs de 165 μm de longueur sur 105 μm de largeur environ. Grands éléments adhésifs rassemblés au pôle postérieur (Pl. III, A-B), remplacés jusque dans la région moyenne de l'œuf par des éléments de même type mais moins volumineux et plus clairsemés (Pl. III, A-B). Les éléments situés au pôle postérieur ont un diamètre de 5 μm , ceux de la région moyenne de l'œuf ont une taille moitié moindre. Autour des grands éléments adhésifs sont disposés en couronne des macrogranules de 1,6 μm environ, bien visibles lorsque les filaments sont déroulés (Pl. III, D).

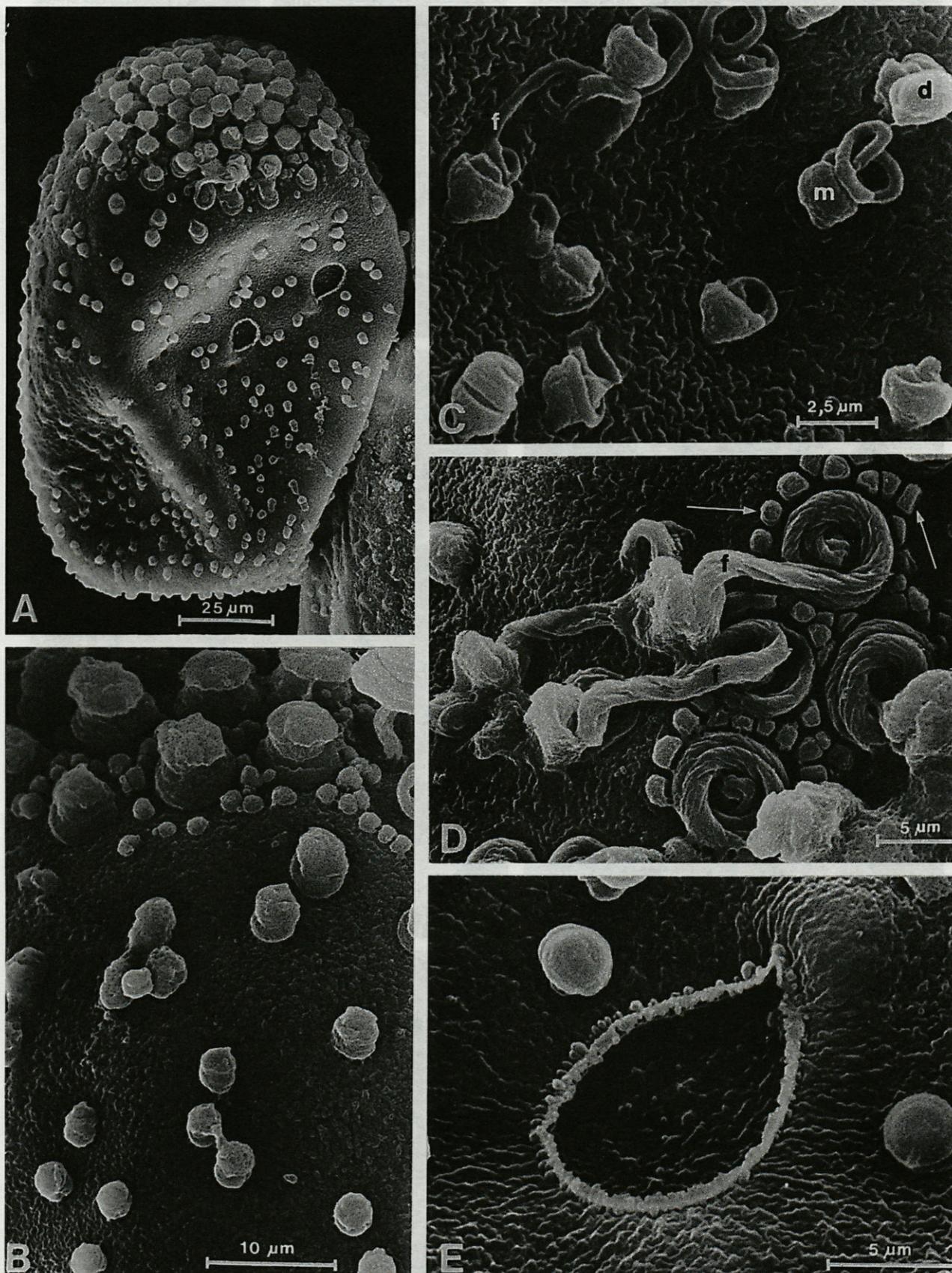
Le reste de la surface du chorion, pôle antérieur compris, est recouvert d'éléments adhésifs de second type de 3 μm de hauteur et de 2 μm de diamètre. Chacun d'eux est formé d'une saillie campaniforme fortement rétrécie au point de rattachement au chorion et à peu près de même hauteur, que l'élément, lorsque le filament est enroulé (Pl. III, C).

La surface du chorion apparaît légèrement chagrinée, dépourvue de microgranules (Pl. III, B,C).



Pl. II. — Morphologie de l'œuf de *Rhithrogena landai*. A, vue d'ensemble de l'œuf; B, détail des grands éléments adhésifs du pôle postérieur entourés de mucus (flèches). Les disques apicaux (d) sont reliés par des ponts muqueux (tête de flèche); C, détail d'un petit élément avec saillie basale et filament enroulé; D, petit élément adhésif avec saillie basale (m) et filament déroulé (f); E, nombreux granules (flèche) disposés en couronne autour des grands éléments adhésifs avec leurs filaments (f) déroulés; F, plage micropylaire à bord légèrement granulé.

Egg morphology of Rhithrogena landai. A, whole egg; B, detail of the large adhesive projections at the posterior pole with mucous coat at their base (arrows). Terminal discs (d) are connected by mucous strands (arrow-head); C, detail of a small adhesive projection, with its basal excrescence and its thread which is coiled; D, small adhesive projection, with its basal excrescence (m) and its thread which is here outstretched; E, numerous granules (arrows) arranged in a circle around each large adhesive element, with their threads (f) outstretched; F, micropylar rim showing a slight granular appearance.



Pl. III. — Morphologie de l'œuf de *Rhithrogena vaillanti*. A, vue d'ensemble de l'œuf; B, répartition des grands éléments adhésifs montrant leur taille décroissante à partir du pôle postérieur vers la région moyenne de l'œuf; C, petits éléments adhésifs avec saillie basale (m) supportant le filament enroulé (f) coiffé de son disque (d); D, granules en couronne (flèches) autour des gros éléments adhésifs montrant leurs filaments déroulés (f); E, plage micopylaire à bord très épais et granulé.

Egg morphology of Rhithrogena vaillanti. A, whole egg; B, distribution of the large adhesive projections showing that their size diminishes from the posterior pole towards the equatorial region; C, small adhesive projections with their basal excrescence (m) sheathed by their coiled thread (f) and ending in their disc (d); D, large adhesive projections with their threads extended (f) and surrounded by granules arranged in circles (arrows); E, micropylar rim thick and with a granular appearance.

Le bord externe de la plage micropylaire très épais, présente une granulation irrégulière (Pl. III, E).

***Rhithrogena allobrogica* Sowa et Degrange (Pl. IV, A-E)**

Longueur de l'œuf 150 µm, largeur 100 µm environ. Structure du chorion (Pl. IV, A) très comparable à celle des espèces du sous-groupe précédent en ce qui concerne la répartition des grands éléments adhésifs à l'un des pôles et leur taille progressivement décroissante jusqu'au niveau de la région moyenne de l'œuf (Pl. IV, A-B). Cependant, *R. allobrogica* s'en distingue : 1) par les dimensions supérieures des grands éléments adhésifs polaires, qui atteignent 7 µm de diamètre; 2) par le nombre moindre de macrogranules (de dimension moyenne de 1 µm environ) autour de ces grands éléments et leur disposition plus irrégulière (Pl. IV, B); 3) par la morphologie des éléments adhésifs de second type (Pl. IV, C) : pour chacun de ceux-ci le filament enroulé et coiffé de son disque est bien plus volumineux (2 µm) que le support campaniforme de 1,2 µm de hauteur et d'un diamètre maximum de 2,2 µm (Pl. IV, D).

La Planche IV B montre des filaments de grands éléments adhésifs en cours de déroulement. La surface du chorion apparaît légèrement chagrinée avec des microgranules de 0,5 µm de diamètre épars sur toute la surface (Pl. IV, C). Bord externe de la plage micropylaire avec une granulation à peine visible (Pl. IV, E).

***Rhithrogena kimminsi* Thomas (Pl. V, A-F)**

Longueur de l'œuf 210 µm, largeur 100 µm environ. Par la structure du chorion et la forme, l'œuf diffère complètement de ceux des espèces précédentes (Pl. V, A). La fixation est assurée non seulement par les grands éléments du pôle postérieur (Pl. V, B) mais également par des éléments adhésifs du second type, très nombreux et répartis sur toute la surface restante du chorion (Pl. V, A) y compris le pôle antérieur (Pl. V, C). Chacun des éléments adhésifs de ce dernier type comporte une saillie particulièrement développée en forme de cylindre de 5 µm de longueur sur 2 µm de largeur et se prolonge par un filament mince et court terminé par un disque de 2,8 µm de diamètre (Pl. V, C). Tous les cylindres sont couchés et dirigés vers le pôle antérieur (Pl. V, D).

Surface du chorion peu chagrinée et portant des granulations clairsemées, de dimensions variables de 1 à 2,2 µm (Pl. V E).

Granules entourant les grands éléments adhésifs particulièrement volumineux, de 3 µm de diamètre environ.

Le bord externe de la plage micropylaire porte des granulations à peine visibles (Pl. V F).

CONCLUSION

Les œufs des espèces étudiées de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* présentent au pôle postérieur de nombreux éléments adhésifs de grande taille formés chacun d'un filament torsadé et enroulé terminé par un disque apical. Ces formations ont déjà été observées en microscopie optique dans le genre *Rhithrogena*, aussi bien que dans d'autres genres tels que *Heptagenia* et *Ecdyonurus* (Degrange, 1960; Koss, 1968, 1973; Koss et Edmunds, 1974).

L'étude en microscopie à balayage a permis de mieux définir la structure de ces formations et de préciser l'organisation d'éléments dispersés à la surface du chorion, découverts en microscopie optique et désignés alors sous le terme de « macrogranules » (Sowa et Soldan, 1984). Il s'est révélé que ces éléments étaient en réalité des structures adhésives mais différentes par leur morphologie, de celles de grande taille situées au pôle postérieur de l'œuf.

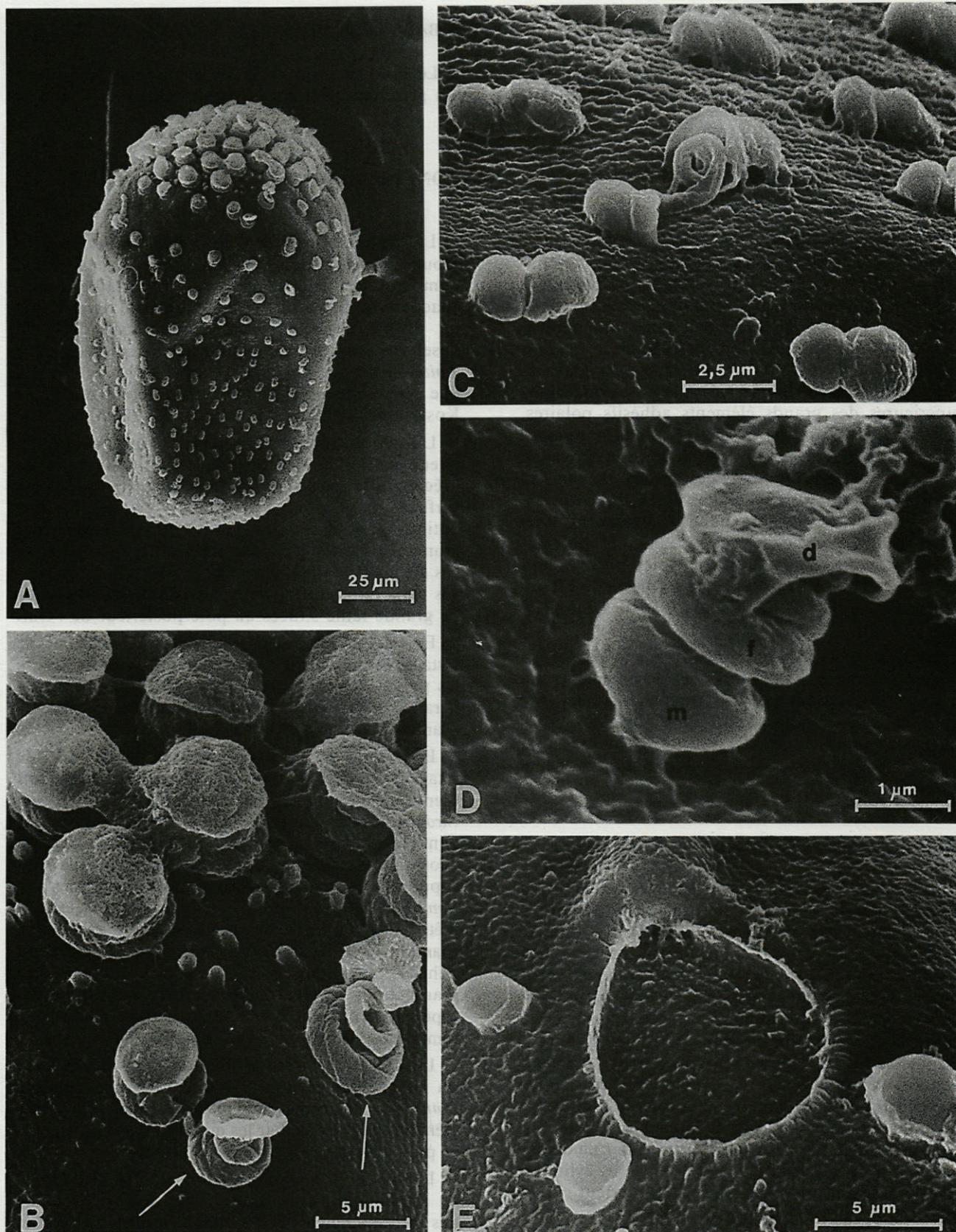
En effet alors que les grands éléments adhésifs se rattachent par leur filament directement au chorion, les petits éléments comportent une saillie ou protubérance basale du chorion à laquelle est fixé le filament terminé par un disque.

Bien que le processus de déroulement et de fixation des éléments de grande et petite taille soit identique chez toutes les espèces étudiées de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* il existe des différences dans les dimensions et la forme des saillies du chorion auxquelles se rattachent les filaments. Ces supports ont leur dimensions maximum chez *R. kimminsi* et se réduisent chez les autres espèces à n'être plus qu'un axe autour duquel s'enroule le filament chez *R. landai*. La structure des éléments adhésifs ainsi que la taille et la répartition des granulations portées par le chorion des différentes espèces permettent de faire un certain nombre de remarques sur les œufs des *Rhithrogena* étudiées.

L'œuf de *R. alpestris* diffère des œufs des espèces du même sous-groupe (c.-à-d. *R. landai* et *R. vaillanti*) par la forme des protubérances des petits éléments adhésifs et par les microgranules plus petits et plus clairsemés à la surface du chorion.

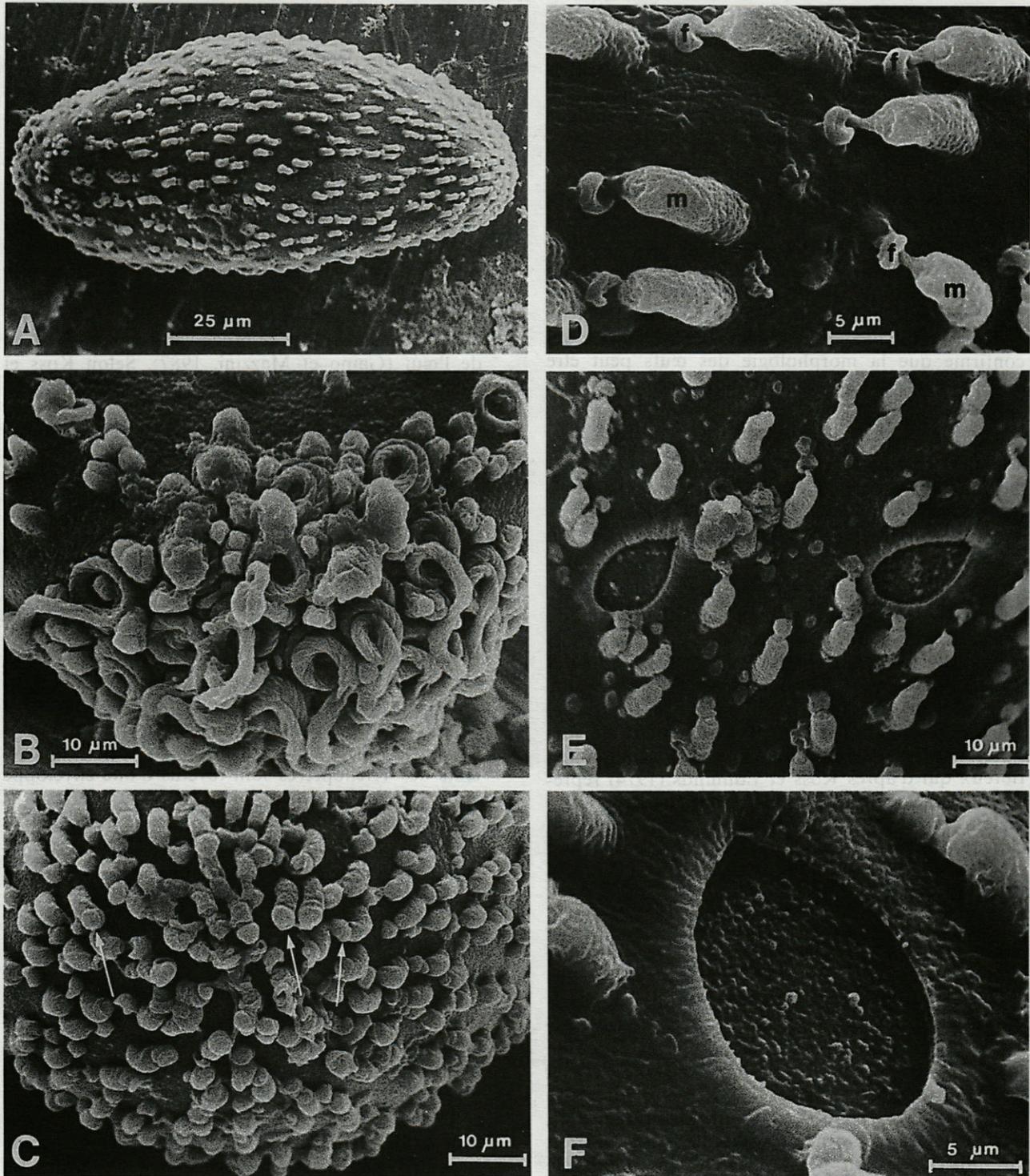
L'œuf de *R. landai* se distingue surtout de celui de *R. vaillanti* par la forme cylindrique particulière des protubérances et la dimension des granules situés entre les grands éléments adhésifs du pôle postérieur.

L'œuf de *R. allobrogica* se sépare de celui des espèces précédentes par les dimensions plus grandes des éléments de fixation du pôle postérieur, par l'aspect campaniforme des protubérances des petits



Pl. IV. — Morphologie de l'œuf de *Rhithrogena allobrogica*. A, vue d'ensemble; B, répartition des grands éléments adhésifs montrant leur réduction de taille vers la région moyenne de l'œuf. Filaments en début de déroulement (flèches); C, détail des petits éléments adhésifs avec saillie basale montrant leur répartition sur le chorion; D, petit élément adhésif avec saillie basale (m), filament enroulé (f) et disque apical (d); E, plage micropylaire à bord faiblement granulé.

Egg morphology of Rhithrogena allobrogica. A, whole egg; B, distribution of the large adhesive projections showing their size which diminishes from the posterior pole towards the equatorial region. Threads are beginning to extend (arrows); C, small adhesive projections with their basal excrescence, their coiled thread and their apical disc; D, small adhesive projection, with basal excrescence (m), coiled thread (f) and terminal disc (d) with a higher magnification; E, micropylar rim showing a slight appearance.



Pl. V — Morphologie de l'œuf de *Rhithrogena kimminsi*. A, vue d'ensemble; B, détail du pôle postérieur avec ses gros éléments adhésifs. La plupart avec leurs filaments déroulés; C, détail du pôle antérieur de l'œuf avec ses petits éléments adhésifs à saillie basale coiffée d'un disque (flèches); D, détail des petits éléments adhésifs à saillie montrant leur forme en bâtonnet (m) et le filament enroulé (f); E, région micropylaire montrant les éléments adhésifs à saillie inclinés vers le pôle antérieur de l'œuf; F, plage micropylaire à bord sans granulation.

Egg morphology of Rhithrogena kimminsi. A, whole egg; B, distribution at the posterior pole of the large adhesive projections, most of them have their threads outstretched; C, small adhesive projections of the anterior pole with their basal excrescence and their apical disc (arrows); D, small adhesive projections with their respective basal excrescences (m) and their coiled threads (f); E, micropylar region showing its rod-shaped excrescences all bowing towards the anterior pole; F, micropylar rim without granules.

éléments adhésifs dont la hauteur du filament enroulé dépasse celle de la saillie qui le porte.

Pour l'œuf de *R. kimminsi* la structure des petits éléments de fixation est tout à fait singulière : les protubérances de forme cylindrique y atteignent leur plus grand développement.

En conséquence dans le genre *Rhithrogena* et à l'intérieur même du groupe *alpestris*, la structure du chorion apparaît caractéristique de l'espèce comme l'a montré la microscopie à balayage pour d'autres *Heptageniidae* (Flowers, 1980, 1986; Gaino *et al.*, 1987) pour les *Leptophlebiidae* (Gaino et Mazzini, 1984; Mazzini et Gaino, 1985; Pescador et Peters, 1982) et les *Caenidae* (Malzacher, 1982, 1986). Ce qui confirme que la morphologie des œufs peut être utilisée pour des études taxonomiques (Kopelke, 1980; Koss, 1968, 1973; Koss et Edmunds, 1974).

Selon Koss et Edmunds (1974) les dispositifs adhésifs constitués de filaments enroulés et terminés par un disque représentent un caractère apomorphique de même que leur concentration à l'un des pôles serait apomorphique par rapport à une répartition clairssemée.

Les structures adhésives à saillie en protubérance basale découvertes sur les œufs des *Rhithrogena* du groupe *alpestris* diffèrent de celles des grands éléments du pôle postérieur à filaments implantés directement sur le chorion puisqu'il existe une structure intermédiaire (saillie ou protubérance) entre le chorion et le filament. Il s'agirait donc, à la différence des filaments, d'un type de formation non fibreux qui d'après Koss et Edmunds (1974) représenterait la condition la plus primitive et en raison de leur support les petits filaments conserveraient un caractère plésiomorphe.

Il est difficile d'affirmer que cette structure est réellement primitive, mais cette hypothèse est appuyée par la texture des filaments simples par comparaison à celle des filaments torsadés du pôle postérieur de l'œuf. En effet, la présence de petits filaments enroulés et terminés par un disque, disséminés sur le chorion, n'est pas rare chez les *Heptageniidae*. Ils ont été notamment mis en évidence en microscopie à balayage chez *Electrogena lateralis* et *E. grandiae* (Gaino *et al.*, 1987) où ces filaments se détachent directement du chorion. En conséquence, l'existence d'une structure intermédiaire pourrait être une condition plus primitive qui aurait été perdue dans les autres genres d'*Heptageniidae*. La structure des petits éléments adhésifs des œufs de *R. landai* où chaque protubérance ne supporte pas son filament enroulé mais est entourée par celui-ci paraît conforter l'hypothèse d'une telle tendance évolutive.

Chez les Ephéméroptères il a été tenté de mettre en parallèle la structure du chorion et les milieux où les œufs sont déposés. Les larves des *Rhithrogena* du groupe *alpestris* vivent dans des eaux courantes de haute et de moyenne montagne où les œufs dont elles proviennent pourraient être très facilement entraînés lors de leur abandon. La présence d'un dispositif d'adhérence comportant des éléments volumineux concentrés au pôle postérieur et des éléments plus réduits sur le reste du chorion doit jouer un rôle dans la fixation de l'œuf au substrat. En effet, comme il a été montré chez *Electrogena zebrata*, lorsque les filaments se déroulent les disques apicaux sont projetés vers l'extérieur pour adhérer au substrat et ce processus assure la fixation de l'œuf (Gaino et Mazzini, 1987). Selon Koss et Edmunds (1974) les dispositifs de fixation plus réduits et répartis sur le reste de la surface du chorion pourraient établir une première liaison avec le substrat qui serait néanmoins insuffisante pour retenir les œufs et leur fixation définitive s'effectuerait par l'intermédiaire des grands filaments adhésifs du pôle postérieur de l'œuf.

Il faut toutefois noter que dans ces mêmes milieux où vivent les larves de *Rhithrogena*, existent des larves d'*Epeorus alpicola* ou *E. sylvicola* dont les œufs sont dépourvus de tout dispositif adhésif (Degrange, 1960).

Des dispositifs d'adhérence ont été décrits dans d'autres groupes d'insectes qui déposent leurs œufs dans le milieu aquatique; ainsi pour de nombreuses espèces de Plécoptères, de Diptères ... alors que les œufs des Trichoptères sont revêtus d'une enveloppe mucilagineuse assurant l'adhérence au substrat (*cf.* Hinton, 1981).

Des couches adhésives ont été observées autour du chorion d'œufs de différentes espèces d'éphémères (Kopelke et Müller-Liebenau, 1981 a et b et 1982; Mazzini et Gaino, 1985) en particulier chez des espèces à ponte sur support immergé comme *Baetis alpinus* et *B. rhodani* (Degrange, 1960).

Cependant, pour les espèces de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* où les éléments adhésifs sont disséminés sur toute la surface du chorion, le mucus présent pourrait représenter une sécrétion de l'oviducte destinée à faciliter l'expulsion des œufs.

Enfin, on peut noter que les œufs de quatre des espèces de *Rhithrogena* du groupe *alpestris* ont une structure relativement homogène ce qui confirme les affinités de ces différentes espèces aux stades larvaires et imaginaires. Par contre, *R. kimminsi* en raison de la structure très particulière du chorion semble se séparer de toute les autres espèces actuellement connues de ce groupe.

BIBLIOGRAPHIE

- DEGRANGE Ch., 1960. Recherches sur la reproduction des Ephéméroptères. *Trav. Lab. Hydrobiol. Pisc. Univ. Grenoble*, 51 : 7-193.
- FLOWERS R.W., 1980. A review of the nearctic *Heptagenia* (Heptageniidae, Ephemeroptera) : 93-102. In J.F. Flannagan & K.E. Marshall (eds.). *Advances in Ephemeroptera biology*. Plenum Press, New York, London.
- FLOWERS R.W., 1986. Holarctic distribution of three taxa of Heptageniidae (Ephemeroptera). *Ent. News*, 97 : 193-197.
- GAINO E., C. BELFIORE, M. MAZZINI, 1987. Ootaxonomic investigations on the Italian species of the genus *Electrogena* (Ephemeroptera, Heptageniidae). *Boll. Zool.*, 54 : 169-175.
- GAINO E. et M. MAZZINI, 1984. Scanning electron microscope study of the eggs of some *Habrophlebia* and *Habroleptoides* species (Ephemeroptera, Leptophlebiidae), pp. 193-202. In V. Landa *et al.* (eds.). *Proc. IV Int. Conf. Ephemeroptera*.
- GAINO E. et M. MAZZINI, 1987. Scanning electron microscopy of the egg attachment structures of *Electrogena zebrata* (Ephemeroptera : Heptageniidae). *Trans. Am. Micr. Soc.*, 106(2) : 114-119.
- HINTON H.E., 1981. *Biology of insect eggs*. Pergamon Press, Oxford, pp. 1-1125.
- KOPELKE J.P., 1980. Morphologische Studien an den Eiern der Eintagsfliegen (Ephemeroptera) aus der Emergenz der zentralafrikanischen Bergbaches Kallongo. *Mitt. Schweiz. Entomol. Ges.*, 53 : 297-311.
- KOPELKE J.P. et I. MULLER-LIEBENAU, 1981a. Eistrukturen bei Ephemeroptera und deren Bedeutung für die Aufstellung von Artengruppen am Beispiel der europäischen Arten der Gattung *Baetis* Leach, 1815 (Insecta : Baetidae). Teil II : *rhodani-vernus-* und *fuscatus-* Gruppe. *Spixiana*, 4 : 39-54.
- KOPELKE J.P. et I. MULLER-LIEBENAU, 1981b. Eistrukturen bei Ephemeroptera und deren Bedeutung für die Aufstellung von Artengruppen am Beispiel der europäischen Arten der Gattung *Baetis* Leach, 1815 (Insecta : Baetidae). Teil III : *bucerus-atrebatinus-*, *niger-*, *gracilis-* und *muticus-* Gruppe. *Dtsch. Entomol. Z.N.F.*, 28 : 1-6.
- KOPELKE J.P. et I. MULLER-LIEBENAU, 1982. Eistrukturen bei Ephemeroptera und deren Bedeutung für die Aufstellung von Artengruppen am Beispiel der europäischen Arten der Gattung *Baetis* Leach, 1815 (Insecta : Baetidae). Teil I : *alpinus-*, *lutheri-*, *pavidus-* und *lapponicus-* Gruppe. *Gew. Abw.*, 68/69 : 7-25.
- KOSS R.W., 1968. Morphology and taxonomic use of Ephemeroptera eggs. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 61 : 696-721.
- KOSS R.W., 1973. The significance of the egg stage to taxonomic and phylogenetic studies of the Ephemeroptera, pp. 73-78. In W.L. Peters & J.G. Peters (eds.). *Proc. I. Int. Confer. Ephemeroptera*.
- KOSS R.W. et G.F. EDMUNDS, 1974. Ephemeroptera eggs and their contribution to the phylogenetic studies of the order. *Zool. J. Linn. Soc.*, 55 : 267-349.
- MALZACHER P., 1982. Eistrukturen europäischer Caenidae (Insecta, Ephemeroptera). *Stutt. Beitr. Nat. Ser. A*, 356 : 1-15.
- MALZACHER P., 1986. Caenidae aus dem Amazonasgebiet. *Spixiana*, 9 : 83-104.
- MAZZINI M. et E. GAINO, 1985. Fine structure of the egg shells of *Habrophlebia fusca* (Curtis) and *H. consiglioi* Biancheri (Ephemeroptera : Leptophlebiidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 14 : 327-334.
- PESCADOR M.L. et W.L. PETERS, 1982. Four new genera of Leptophlebiidae (Ephemeroptera : Atalophlebiinae) from southern South America. *Aquatic Insects*, 4 : 1-19.
- SOWA R., 1984. Contribution à la connaissance des espèces européennes de *Rhithrogena* Eaton (Ephemeroptera, Heptageniidae) avec le rapport particulier aux espèces des Alpes et des Carpates : 37-52. In V. Landa *et al.* (eds.). *Proc. IV Int. Conf. Ephemeroptera*.
- SOWA R. et Ch. DEGRANGE, 1987. Taxinomie et répartition des *Rhithrogena* Eaton du groupe *alpestris* (Ephemeroptera, Heptageniidae) des Alpes et des Carpathes. *Pol. Pismo Entomol.* 57 : 475-493.
- SOWA R. et T. SOLDAN, 1984. Two species of *Rhithrogena* Eaton (Ephemeroptera, Heptageniidae) from Central Europe, pp. 75-84. In V. LANDA *et al.* (eds.). *Proc. IV Int. Conf. Ephemeroptera*.
- SOWA R. et T. SOLDAN, 1986. Three new species of the *Rhithrogena hybrida* group from Poland and Czechoslovakia with a supplementary description of *R. hercynia* Landa, 1969 (Ephemeroptera, Heptageniidae). *Pol. Pismo Entomol.*, 56 : 557-572.
- TANASIJEVIC M., 1985. *Rhithrogena hercegovina* sp. n. i *Rhithrogena neretvana* sp. n. : dvije nove Heptageniidae (Ephemeroptera) iz zapadne Hercegovine. *Godisnjak Biol. inst.*, 37 (1984) : 201-210.
- THOMAS A., 1970. Sur la taxonomie de deux *Rhithrogena* des Pyrénées (Ephemeroptera, Heptageniidae). *Annls Limnol.*, 6 : 305-315.

Reçu le 26 mars 1987; received March 26, 1987
 Accepté le 6 mai 1987; accepted May 6, 1987

ANALYSES D'OUVRAGES / BOOK REVIEWS

ANDERSON O.R. (1983) - Radiolaria. Springer Berlin + New York, 355 pp + 64 fig. DM 159.

Depuis la monographie importante d'Ernst Haeckel en 1862 (572 p.), aucun travail comparable n'est paru et le présent ouvrage d'Anderson comble cette énorme lacune. Il est clair que les nombreuses publications sur ces *Protozoaires holoplanctoniques* méritaient une reprise en main par un travail global bien que cet ouvrage ne veuille pas être une monographie *sensu stricto*, mais doit être considéré comme un véritable traité.

Nous retrouvons les formes extraordinaires des squelettes calcaires chers à Ernst Haeckel, mais les dessins magnifiques de ce dernier sont remplacés par des photographies au Microscope Electronique à Balayage ce qui confère à cette architecture fantastique des Radiolaires un aspect encore plus plastique. Les plus belles photos au MEB en couleur se trouvent in : Nachtigall W. (1980) - *Faszination des Lebendigen*. Herder Freiburg 223 p + 95 fig.

Dans le chapitre II (85 - 172), l'auteur traite d'une manière très exhaustive la structure fine des Radiolaires, la spécialisation cellulaire et les interactions Radiolaires - Algues symbiotiques. Dans la partie Physiologie et Ecologie (173 - 270) sont traités les relations trophiques, l'alimentation en général et le métabolisme intra- et extracapulaire, un domaine qui a connu surtout ces dernières années, un grand intérêt dans le cadre des études sur la production primaire océanique. L'auteur termine avec un chapitre sur l'Evolution et la Paléontologie (271 - 308). La bibliographie est importante (309 - 328), un glossaire (331 - 337) explique la terminologie spécialisée. Ce livre est un travail de référence important.

Armin Heymer

Mammiferos y Helminos. SANS-COMA, MAS-COMA, GOSALBEZ. Ketres Editora, Barcelona, 1987, 338 p.

Cet ouvrage collectif, édité en hommage au Professeur Herman Kahmann pour son 81ème anniversaire, réunit 22 articles consacrés principalement aux populations de Micromammifères d'Espagne et à leur helminthofaune.

Dans la partie mammalogique, on trouve des données très complètes sur la morphologie, la biométrie, la biologie, l'écologie, la phylogénie et la biogéographie de plusieurs espèces de Micromammifères de la péninsule ibérique. Plusieurs articles portant sur la Souris *Mus spretus*, espèce caractéristique du bassin méditerranéen occidental, fournissent une documentation très détaillée

sur la dynamique de la mue, les stratégies de reproduction et le cycle d'activité nyctéméral et saisonnier de cette espèce peu connue. Une étude sur la variabilité des caractères morphométriques de plusieurs populations de *Sorex coronatus* du Nord de l'Espagne précise l'identité systématique de cette Musaraigne, décrite pour la première fois par Meylan (1964) sur la base de caractères uniquement caryologiques. Les problèmes très passionnants concernant les peuplements insulaires en Méditerranée sont aussi abordés pour deux espèces : *Erinaceus algerus* et *Eliomys quercinus*.

La partie relative de l'helminthofaune des Micromammifères a retenu plus particulièrement notre attention par la diversité des travaux qui lui sont consacrés. La plupart des articles sont l'oeuvre de notre collègue espagnol Mas-Coma, et de ses élèves, dont on connaît la contribution importante dans la connaissance de l'helminthofaune des Micromammifères d'Espagne. A côté des données d'ordre faunistique, écologique et biogéographique sur les Helminthes parasites de *Erinaceus algerus*, *Eliomys quercinus* dans les îles Baléares et de *Arvicola terretis* et *Apodemus sylvaticus* sur le continent, l'ouvrage comporte plusieurs articles de synthèse passionnants sur les caractères des faunes parasitologiques insulaires : sont analysés notamment dans le modèle Helminthes de Micromammifères de l'archipel des Baléares, des aspects tels que la spécificité qualitative et quantitative des faunes parasitologiques insulaires, l'origine de ces faunes en relation avec les caractéristiques zoogéographiques des différentes îles et leur possible rôle de régulation sur la population des hôtes Vertébrés.

Trois articles sur les stratégies de reproduction et de transmission des Trématodes des *Brachylaemidae*, en relation avec leur conquête du milieu terrestre, terminent de façon remarquable la partie parasitologique.

On regrettera que cet ouvrage inclut aussi deux articles sur la faune parasitologique des Amphibiens, des Reptiles et des Cétacés qui, bien que d'un excellent niveau, rompent quand même l'homogénéité de l'ensemble élaboré autour de l'axe Micromammifère, auquel le Professeur Kahmann consacra l'essentiel de sa carrière scientifique.

Cet ouvrage sera certainement très apprécié par les mammalogistes qui y trouveront, même dans la partie parasitologique, de nombreux éléments de discussion sur la phylogénie des Micromammifères, par les parasitologistes spécialistes de l'helminthofaune des Micromammifères, et par tous les biologistes intéressés par la biologie des populations en milieu insulaire.

J. Jourdan et R. Fons

VIE ET MILIEU : Volume 39

TABLE DES MATIERES - TABLE OF CONTENTS

ABRIL E., cf. P. ALMOR..... 57

AIT EL KOCH A., cf. C. HERBAUT 165

ALCOVER J.-A., cf. J.-C. BEAUCOURNU 41

ALMOR P., J.A. RAGA, E. ABRIL, J.A. BALBUENA et R.DUGUY. Parasitisme de la Tortue Luth, *Dermochelys coriacea* (Linnaeus, 1766) dans les eaux européennes par *Pyelosomun renicapite* (Leidy, 1856)
Parasitism of a Leatherback turtle, Dermochelys coriacea (Linnaeus, 1766) in the European waters by Pyelosomun renicapite (Leidy, 1856)..... 57

ALSINA A., cf. X. CERDA 207

ANTUNEZ A., cf. L. PALOMO 153

BACH C., cf. A.M. CARDENAS 93

BALBUENA J.A., cf. R. DUGUY 000

BEAUCOURNU J.-C., J.-A. ALCOVER et H. LAUNAY. Les Puces (Siphonaptera) des Iles Canaries. Description de *Xenopsylla guancho* n.sp.
The fleas (Siphonaptera) from Canary Islands. Description of Xenopsylla guancho n.sp 41

BOUCHEREAU J.L, J.C. JOYEUX et J.P. QUIGNARD. Structure de la population de *Pomatoschistus microps* (Kroyer, 1838) (Poissons, Gobiidés), lagune de Manguio (France)
Structure of the Pomatoschistus microps population (Kroyer, 1838), Pisces, Gobiidae, in lagoon of Manguio (France)..... 19

BERTULETTI M., cf. L. ORSI-RELINI 183

BOLOGA A.S. Present state of seaweed production along the romanian Black Sea shore 105

BOSCH J., cf. X. CERDA 207

CAMPIGLIA S. et R. LAVALLARD. Contribution à la biologie de *Peripatus acacioi* Marcus et Marcus (Onychophora, Peripatidae). VI. La mue à la naissance.
Contribution to the biology of Peripatus acacioi Marcus and Marcus (Onychophora, Peripatidae). VI. On the ecdysis at birth..... 49

CARDENAS A.M. and C. BACH. The effect of some abiotic factors on the distribution and selection of habitat by the carabid beetles in the central Sierra Morena Mountains (SW Cordoba, Spain) 93

CARRASSON M. et J. MATALLANAS. Le régime alimentaire et la fécondité de *Nezumia aequalis* (Poisson, Macrouridae) dans la mer Catalane
Diet and fecundity of N. aequalis (Pisces, Macrouridae) in the Catalan sea 173

CASTRO B.G., cf. A. GUERRA 213

CERDA X., J. RETANA, J. BOSCH and A. ALSINA. Daily foraging activity and food collection of the thermophilic ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera, Formicidae)..... 207

CLANZIG S. Evolution des peuplements malacologiques de la lagune méditerranéenne de Nador (Maroc).
Temporal changes of mollusc communities in the Mediterranean lagoon of Nador (Morocco) 71

DEGRANGE C., cf. E. GAINO	219
DEVILLERS J. Toxicité aiguë des nitrophénols vis-à-vis de <i>Daphnia magna</i> <i>Acute toxicity of nitrophenols to Daphnia magna</i>	87
DUCHENE J.-C. Adelphophagie et biologie larvaire chez <i>Boccardia polybranchia</i> (Carazzi) (Annélide Polychète Spionidae) en province subantarctique <i>Adelphophagy and larval biology of Boccardia polybranchia (Carazzi) (Polychaeta, Spionidae)</i> <i>in subantarctic province</i>	143
DUGUY R., cf. P. ALMOR	57
DU MERLE P., cf. X. ESPADALER	121
ESPADALER X., et P. DU MERLE. <i>Leptothorax fuentei</i> Santschi, 1919, en France (Hymenoptera, Formicidae) <i>Leptothorax fuentei Santschi, 1919, in France (Hymenoptera, Formicidae)</i>	121
FRILIGOS N. Nutrients status in a eutrophic mediterranean lagoon	63
GAINO E., M. MAZZINI, C. DEGRANGE et R. SOWA. Etude en microscopie à balayage des oeufs de quelques espèces de <i>Rhithrogena</i> Eaton groupe <i>alpestris</i> (Ephemeroptera, Hepta- geniidae) <i>The eggs of some species of Rhithrogena Eaton of the alpestris group (Ephemeroptera,</i> <i>Heptageniidae) : a scanning electron microscopy study</i>	219
GIANGRANDE A. Observations on recruitment and growth of <i>Eunice harasii</i> Audoin & Milne Edwards (Polychaeta, Eunicidae) in the Mediterranean sea	135
GUERRA A. and B.G. CASTRO. Some aspects of the biology of <i>Sepia elegans</i> (Cephalopoda, Sepioidea) from the Ria de Vigo, NW Spain).	213
GUERRUCCI A.-M. Polymorphisme dans les Colonies de <i>Cepaea hortensis</i> et de <i>C. nemoralis</i> du Département du Doubs <i>Polymorphism in Cepaea hortensis and C. nemoralis populations from population of the Doubs</i>	199
HERBAUT C., A. AIT EL KOCH et J.Y. LE GALLO. Cycle biologique et fonctionnement ovarien de <i>Sitona discoideus</i> Gyllenhal (Coleoptera, Curculionidae) dans le sud du Maroc <i>Biological cycle and ovarian functioning of Sitona discoideus Gyllenhal (Coleoptera, Curcu-</i> <i>lionidae) in southern Morocco</i>	165
JACQUES G. Primary production in the open Antarctic ocean during the austral summer. A review	1
JOYEUX J.C., cf. J.L. BOUCHEREAU	19
LAUNAY H., cf. J.-C. BEAUCOURNU	41
LAUNAY H. Facteurs écologiques influençant la répartition et la dynamique des populations de <i>Xenopsylla cunicularis</i> Smit, 1957 (Insecta : Siphonaptera), Puce inféodée au Lapin de Garenne, <i>Oryctolagus cuniculus</i> (L.) <i>Ecological factors acting on the distribution and the population dynamics of Xenopsylla</i> <i>cunicularis Smit, 1957 (Insecta : Siphonaptera) a flea parasitic on the European rabbit,</i> <i>Oryctolagus cuniculus (L.)</i>	111
LAVALLARD R., cf. S. CAMPIGLIA	49
LE GALLO J.Y., cf. C. HERBAUT	165
LIBOIS R.M. et R. ROSOUX. Ecologie de la Loutre (<i>Lutra lutra</i>) dans le Marais Poitevin. Etude de la consommation d'Anguilles. <i>Ecology of the European otter, Lutra lutra, in the Marais Poitevin area. I. The consumption</i> <i>of eels</i>	191
MATALLANAS J., cf. M. CARRASSON	173
MAZZINI M., cf. E. GAINO	219
MORA J., cf. M. PLANAS	159
ORSI RELINI L. Sepioliinae (Mollusca, Cephalopoda) from the Ligurian sea	183
PALOMO L., J. VARGAS et A. ANTUNEZ. Reproduction de <i>Microtus (pitimys) duodecimcostatus</i> (De Sélys- Longchamps, 1839) (Mammalia : Rodentia) dans le sud de l'Espagne. <i>The reproduction of Microtus (Pitimys) duodecimcostatus (Mammalia : Rodentia) in the</i> <i>south of Spain</i>	153
PAPATHANASSIOU E., cf. I. SIOKOU-FRANGOU	77

PLANAS M. and J. MORA. Epigenetical changes in <i>Capitella (Polychaeta, Capitellidae)</i> in the ensenade de Lourizan (NW Spain).....	159
POINSOT-BALAGUER N., cf. N. SADAKA.....	33
QUIGNARD J.P., cf. J.L. BOUCHEREAU	19
RAGA J.A., cf. P. ALMOR	57
RETANA J., cf. X. CERDA.....	207
ROSOUX R., cf. R.M. LIBOIS	191
SADAKA N., N. POINSOT-BALAGUER et J. TALIN. Relations trophiques feuilles de Chêne vert (<i>Q. ilex L.</i>) — Collemboles. Influence de la qualité du matériel foliaire sur la biologie d' <i>Onychiurus zschokkei</i> Handschin et <i>Folsomia candida</i> Willem. <i>Trophic relations evergreen oak leaves (Quercus ilex L.)- Collembola. The influence of leaf material quality on the biology of Onychiurus zschokkei Handschin and Folsomia candida Willem</i>	33
SCANABISSI F., cf. S. TOMMASINI.....	29
SIOKOU-FRANGOU I. et E. PAPATHANASSIOU. Aspects du zooplancton côtier de l'île de Rhodes (Mer Egée) <i>Aspects of coastal zooplankton of the Rhodes island (Aegean Sea, Greece)</i>	77
SOWA R., cf. E. GAINO	219
TALIN J., cf. N. SADAKA	33
TOMMASINI S., F. SCANABISSI SABELLI and M. TRENTINI. Scanning electron microscope study of eggshell development in <i>Triops cancriformis</i> (Bosc) (Crustacea, Notostraca)	29
TRENTINI M., cf. S. TOMMASINI	29
VARGAS J., cf. L. PALOMO.....	153
WOOLDRIDGE T.H. The spatial and temporal distribution of mysid shrimps and phytoplankton accumulations in a high energy surfzone	127

Directeur gérant de la publication : A. GUILLE

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

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 traduites en anglais.

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

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

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

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

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

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

ILLUSTRATIONS

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

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

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

ÉPREUVES ET TIRÉS À PART

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

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

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

TEXT

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

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

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

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

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

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

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

Footnotes and acknowledgments should be as brief as possible.

ILLUSTRATIONS

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

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

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

GALLEY-PROOFS AND REPRINTS

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

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

VIE ET MILIEU, 1989, 39 (3/4)

SOMMAIRE - SUMMARY

The spatial and temporal distribution of mysid shrimps and phytoplankton accumulations in a high energy surfzone	T.H. WOOLDRIDGE	127
Observations on recruitment and growth of <i>Eunice harasii</i> Audoin & Milne Edwards (Polychaeta, Eunicidae) in the Mediterranean sea	A. GIANGRANDE	135
Adelphophagie et biologie larvaire chez <i>Boccardia polybranchia</i> (Carazzi) (Annélide Polychète Spionidae) en province subantarctique	J.-C. DUCHENE	143
Reproduction de <i>Microtus (pitymys) duodecimcostatus</i> (De Sélys-Longchamps, 1839) (Mammalia : Rodentia) dans le sud de l'Espagne.		
<i>The reproduction of Microtus (Pitymys) duodecimcostatus (Mammalia : rodentia) in the south of Spain</i>	L. PALOMO, J. VARGAS et A. ANTUNEZ	153
Epigenetical changes in <i>Capitella</i> (Polychaeta, Capitellidae) in the ensenada de Lourizan (NW Spain)	M. PLANAS and J. MORA	159
Cycle biologique et fonctionnement ovarien de <i>Sitona discoideus</i> Gyllenhal (Coleoptera, Curculionidae) dans le sud du Maroc		
<i>Biological cycle and ovarian functioning of Sitona discoideus Gyllenhal (Coleoptera, Curculionidae) in southern Morocco</i>	C. HERBAUT, A. AIT EL KOCH et J.Y. LE GALLO	165
Le régime alimentaire et la fécondité de <i>Nezumia aequalis</i> (Poisson, Macrouridae) dans la mer Catalane		
<i>Diet and fecundity of N. aequalis (Pisces, Macrouridae) in the Catalan sea</i>	M. CARRASSON et J. MATALLANAS	173
Sepiolinae (Mollusca, Cephalopoda) from the Ligurian sea	L. ORSI RELINI and M. BERTULETTI	183
Ecologie de la Loutre (<i>Lutra lutra</i>) dans le Marais Poitevin. I. Etude de la consommation d'Anguilles		
<i>Ecology of the European otter, Lutra lutra, in the Marais Poitevin area. I. The consumption of eels</i>	R.M. LIBOIS et R. ROSOUX	191
Polymorphisme dans les colonies de <i>Cepaea hortensis</i> et de <i>C. Nemoralis</i> du Département du Doubs		
<i>Polymorphism in Cepaea hortensis and C. nemoralis populations from the Doubs</i>	A.-M. GUERRUCCI	199
Daily foraging activity and food collection of the thermophilic ant <i>Cataglyphis cursor</i> (Hymenoptera, Formicidae)	X. CERDA, J. RETANA, J. BOSCH and A. ALSINA	207
Some aspects of the biology of <i>Sepia elegans</i> (Cephalopoda, Sepioidea) from the Ria de Vigo, NW Spain	A. GUERRA and B.G. CASTRO	213
Etude en microscopie à balayage des œufs de quelques espèces de <i>Rhithrogena</i> Eaton groupe <i>alpestris</i> (Ephemeroptera, Heptageniidae)		
The eggs of some species of <i>Rhithrogena</i> Eaton of the alpestris group (Ephemeroptera, Heptageniidae): a scanning electron microscopy study	E. GAINO, M. MAZZINI, C. DEGRANGE et R. SOWA	219
Analyses d'ouvrages / Book reviews		231
Table des matières du tome 39 (table of contents number 39)		233