

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 40 n° 4 – Déc. 1990

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), 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 1990

	FRANCE	AUTRES PAYS
Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i> 590 F	770 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

PRODUCTION PRIMAIRE DANS UNE BAIE TROPICALE EUTROPHE : INFLUENCE DE LA DESTRATIFICATION

Primary production in a tropical eutrophic bay : influence of destratification

B. SOULEMANE

Centre de Recherches Océanographiques
B.P.V 18 Abidjan, Côte d'Ivoire

PRODUCTION PRIMAIRE
BAIE TROPICALE
DESTRATIFICATION

RÉSUMÉ – La production phytoplanctonique a été étudiée en un point fixe dans la région centrale de la baie de Biétri (baie eutrophe tropicale généralement stratifiée) en onze campagnes dont huit pendant la stratification et trois pendant la destratification. La destratification, qui donne lieu à une diminution importante de sels nutritifs au niveau de l'hypolimnion, a peu d'effet sur la biomasse algale et la production primaire. Le caractère conservatif des sels nutritifs dans la zone trophogène, est utilisé pour expliquer cet effet très amorti de la destratification sur la biomasse et la production phytoplanctoniques. L'activité respiratoire moyenne reste presque constante dans la couche euphotique (0 à 2 m), tandis que le profil vertical de l'activité photosynthétique y subit une nette décroissance.

PRIMARY PRODUCTION
TROPICAL BAY
DESTRATIFICATION

ABSTRACT – Primary production was studied in a fixed position in the central area of the Biétri bay (generally stratified eutrophic bay). Eleven field works of which eight during stratification and three during destratification period, were undertaken. Data show that destratification which causes an important decrease in nutrient concentrations in the hypolimnion, only has little effect on algal biomass and primary production. Nutrient conservative behavior in the euphotic zone, is utilized to explain this insignificant effect of destratification on biomass and phytoplanktonic production. Mean respiratory activity almost remains constant in the euphotic zone (0 to 2 m), while vertical profile of photosynthetic activity undergoes a rapid decrease.

INTRODUCTION

La production du phytoplancton représente une quantité de matière synthétisée par unité de volume ou de surface et par unité de temps; la productivité étant le rapport entre la production et un élément du système producteur comme par exemple la biomasse et l'énergie (Jacques, 1970). Les facteurs essentiels de la production primaire sont le rayonnement solaire, les sels nutritifs, la température, le pH et l'oxygène dissous (Dufour et Durand 1982).

En région d'estuaire, les apports d'eau océaniques et continentaux, déterminent une stratification verticale (Dufour, 1984). Ces apports dépendant des variations climatiques, un même milieu pourra présenter des degrés de stratification

variables au cours du temps (Guiral *et al.*, 1989). La disparition de ce gradient de densité, suite à une intensification de l'instabilité, provoque l'arrivée dans la colonne d'eau, de nutriments stockés dans les zones profondes (Webb et D'Elia, 1980), induisant un développement explosif de phytoplancton (Platt, 1972; Vandeveld *et al.*, 1987).

La baie de Biétri est une baie estuarienne tropicale. Incluse dans la zone urbaine d'Abidjan, cette baie, appartenant au système lagunaire Ebrié de Côte d'Ivoire (Fig. 1), couvre une superficie d'environ 550 ha pour un volume de 21.10^6 m³ et une profondeur moyenne de 3,50 m avec quelques dépressions profondes de 10 à 14 m (Guiral, 1984). Elle est soumise à d'importants rejets domestiques et industriels faisant d'elle, un milieu eutrophe (Dufour et Slepouka, 1975). Une étude de son cycle hydrologique fait état d'une double

zonation horizontale et verticale (Arfi *et al.*, 1988); cette dernière se caractérise par la superposition d'une couche supérieure oxygénée et d'une couche anoxique riche en sulfures (Carmouze et Caumette, 1985). Une déstratification se produit en janvier pendant la saison sèche lors de l'upwelling côtier (Guiral *et al.*, 1989). Le présent travail est consacré à l'étude de la production phytoplanctonique en baie de Biétri avant et pendant la déstratification qui a eu lieu le 30 janvier 1987. 8 campagnes avant la déstratification et 3 après, ont pour cela, été réalisées.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les prélèvements d'eau ont été effectués avec une bouteille Niskin de 10 l montée horizontalement à différentes profondeurs et à une station fixe

avant et après l'incubation, à l'aide d'un oxymètre YSI 58. La production primaire journalière est calculée grâce à l'utilisation d'un facteur empirique déterminé à partir de cycles journaliers comprenant 10 incubations par niveau réalisées toutes les heures entre 6 h et 15 h.

La respiration est déterminée à partir d'échantillons mis à incuber en double, dans des flacons sombres de 300 ml pendant 6 h.

La production brute d'oxygène est obtenue par différence entre les flacons clairs et les flacons sombres.

La chlorophylle a et les phéopigments sont extraits au méthanol et dosés par fluorimétrie selon la méthode de Yentsch et Menzel (1963), avant et après acidification.

L'énergie lumineuse incidente a été mesurée quotidiennement toutes les heures (ou toutes les 10 mn pour les cycles journaliers), à l'aide d'un pyranomètre type LI-200 SB. La fraction de cette

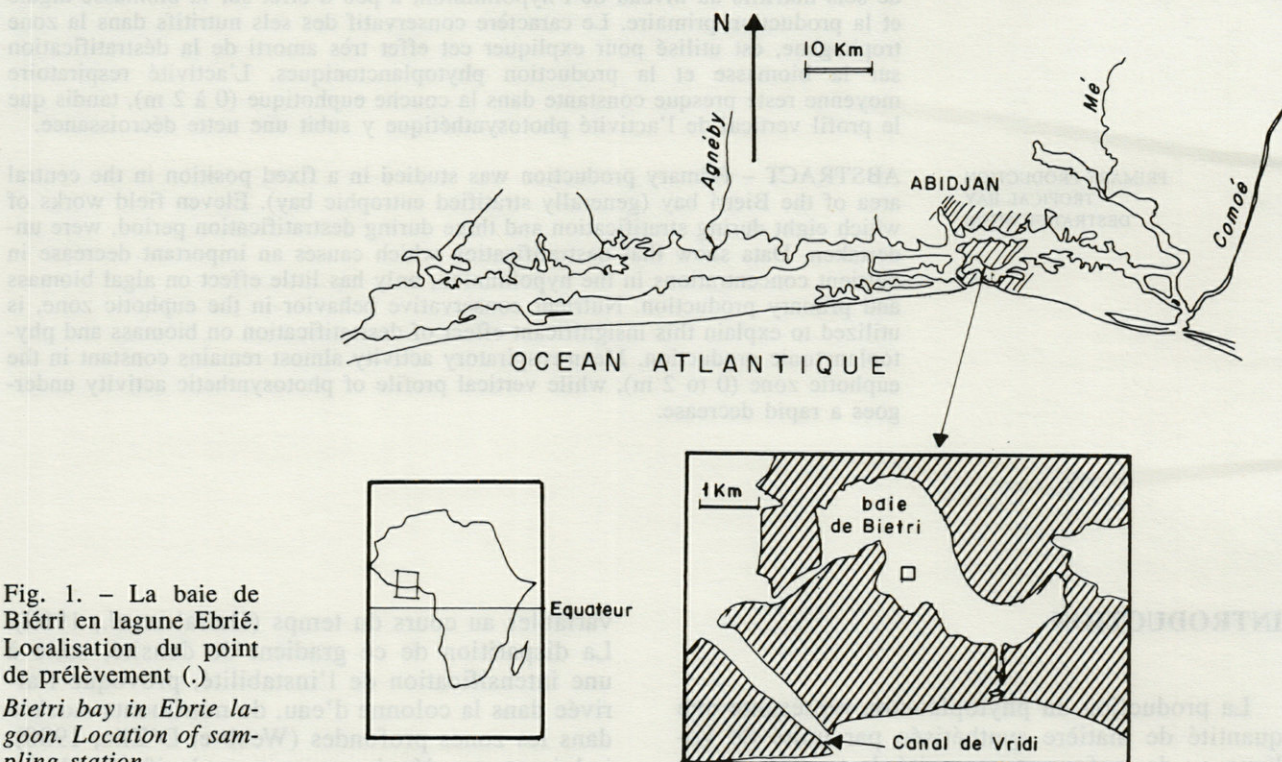


Fig. 1. - La baie de Biétri en lagune Ebrié. Localisation du point de prélèvement (.)

Bietri bay in Ebrie lagoon. Location of sampling station.

située dans la partie centrale de la baie de Biétri (Fig.1).

La baie de Biétri étant connue pour être un milieu très productif, nous avons choisi la méthode de l'oxygène pour l'estimation de la production primaire, des échantillons d'eau prélevés à 0,5, 1, 1,5 et 2 m sont incubés aux niveaux d'origine, par 3 dans des flacons de 300 ml type Wheaton, pendant 3 h (10 h à 13 h), l'oxygène étant déterminé

énergie diffusant dans la colonne d'eau a été déterminée à différentes profondeurs à l'aide d'un quantummètre immergeable LI-193 SB. Ces 2 cellules sensibles aux radiations comprises entre 400 et 700 nm sont reliées à un appareil de mesure LI-COR, LI-188 B qui affiche des valeurs exprimées en $W.m^{-2}$ avec le pyranomètre et en $\mu E.s^{-1}.m^{-2}$ avec le quantummètre.

La salinité a été mesurée avec un salinomètre YSI model 33.

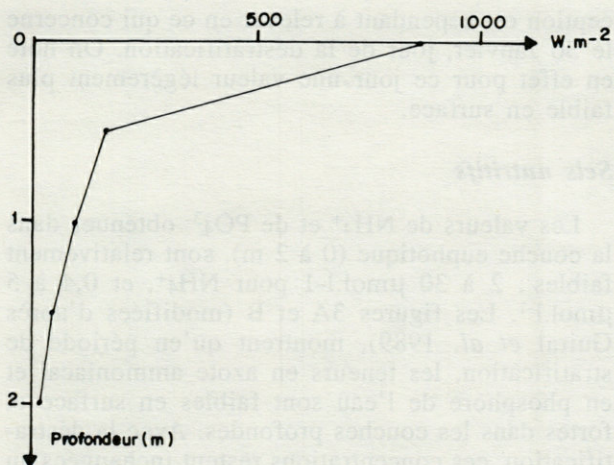


Fig. 2. - Profil vertical moyen de l'énergie lumineuse (exprimées en $W.m^{-2}$) des 11 campagnes.

Mean vertical profile of light energy (in $W.m^{-2}$) of eleven field works.

Tabl. I. - En haut, valeurs mètre par mètre des coefficients d'extinction. En bas, corrélations partielles portant sur l'ensemble des valeurs obtenues au cours des 11 campagnes. Le nombre d'observations est mis entre parenthèses.

Above, meter per meter extinction coefficients data. Below, partial correlations related to total data obtained during the eleven field works. Observations number is in parentheses.

Dates	Epaisseur d'eau			
	0-1m	1-2m	2-3m	3-4m
13/01/87	2,15	1,51	1,34	1,43
14/01/87	1,40	1,36	1,27	1,23
15/01/87	1,99	1,30	1,46	1,38
16/01/87	2,49	1,30	1,46	1,38
17/01/87	2,25	1,25	1,15	1,25
18/01/87	2,39	1,29	1,32	1,31
19/01/87	1,79	0,99	0,96	0,96
29/01/87	2,35	1,25	1,20	1,21
30/01/87	1,10	1,35	1,36	1,35
Moyenne	1,99	1,29	1,28	1,29

	O2	CHLA	ENER
O2		0,04 (62)	0,58 (62)
CHLA	0,04 (62)		0,06 (62)
ENER	0,58 (62)	0,06 (62)	

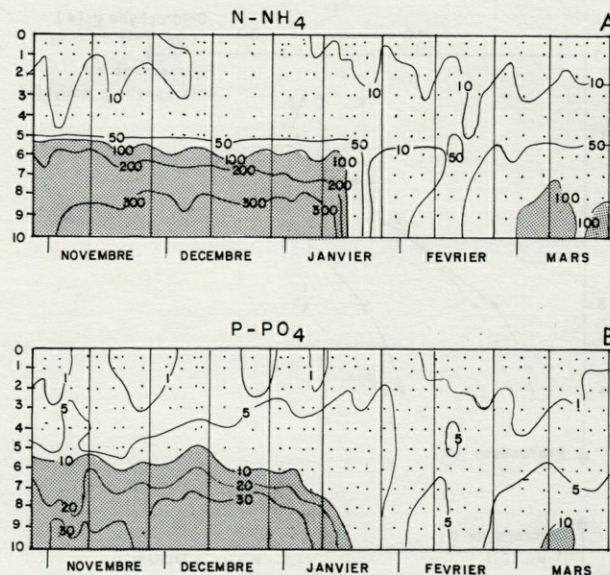


Fig. 3. - Evolution spatio-temporelle des concentrations (exprimées en $mol.l^{-1}$) en éléments nutritifs : (A) $N-NH_4^+$, (B) $P-PO_4^{3-}$ (modifié d'après Guiral *et al.*, 1989).

Spatial and temporal evolution of nutrient concentrations (in $mol.l^{-1}$) : (A) $N-NH_4^+$, (B) $P-PO_4^{3-}$ (modified according to Guiral & *al.*, 1989).

Les sels nutritifs ont été dosés sur une chaîne d'autoanalyseur technicon (R) selon la méthode de Strickland et Parsons (1972).

Le potentiel d'oxydo-réduction a été mesuré à l'aide d'un potentiomètre type Schott Gerate.

RÉSULTATS

Au cours de notre étude, la déstratification s'est produite le 30/01/87.

Lumière

L'énergie lumineuse, pour des heures données de la journée, varie de façon non négligeable d'un jour à l'autre; en effet, les écarts-types des distributions sont respectivement de 445, 88, 47, 25 et 13 pour 0 m, 1 m, 1,5 m et 2 m; les coefficients de variation correspondants sont de 52 %, 53 %, 54 %, 58 % et 55 %. Pour toutes les valeurs obtenues au cours des 11 campagnes, le rapport moyen de l'énergie lumineuse disponible sous la surface subsuperficielle sur l'énergie lumineuse incidente, varie entre 0,43 et 0,84 : ce qui correspond à une perte par réflexion à la surface de l'eau de 15 à 57 %. La fraction utile du spectre lumineux de longueur d'onde comprise entre 400 et 700 nm est évaluée à 44 % du rayonnement global incident (Lemoalle, 1973; Talling, 1957). L'énergie lumineuse décroît avec la profondeur (Fig.2). L'épaisseur de la couche euphotique déterminée par le 1 % de la lumière incidente, appelée encore

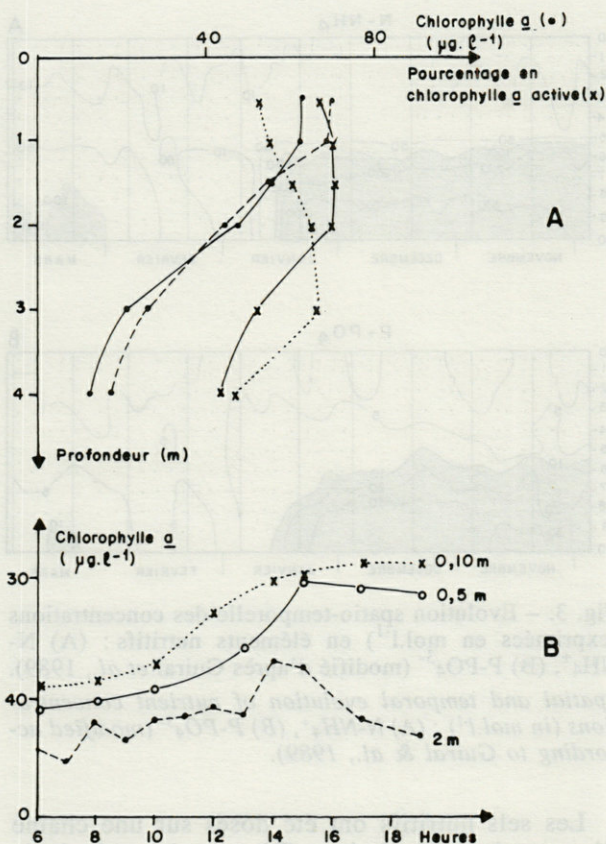


Fig. 4. — Profils verticaux moyens de la chlorophylle *a* (●) et du pourcentage de chlorophylle *a* active, (+) avant (—) et après (---) la déstratification (A), et évolution horaire de la chlorophylle *a*, le 10-2-87, sur un même échantillon d'eau par niveau (0,1, 0,5 et 2 m) (B).

Mean vertical profiles of chlorophyll *a* (●) and active chlorophyll *a* percentage (+), before (—) and after (---) de-stratification (A), and hourly evolution of chlorophyll *a*, the 10-2-87, on a same sample by deep (0.1, 0.5 & 2 m) (B).

profondeur de compensation où la photosynthèse est supposée équilibrer la respiration, varie entre 1,98 m et 3,10 m avec une moyenne de 2,5 m. Ces valeurs sont en accord avec celles trouvées par Dufour et Slepoukha (1975), Pagès *et al.*, (1981). Les coefficients d'extinction, déterminés graphiquement pour chaque jour, fluctuent entre 1,3 et 2,2, avec une moyenne de 1,78 et un coefficient de variation de 16 %. Le test de l'hypothèse nulle ($H_0 = 0$), montre que ces coefficients sont différents d'un jour à l'autre, ce qui dénote une hétérogénéité du milieu. Les coefficients d'extinction calculés, m par m, sont résumés dans le tableau I. Ces valeurs mettent en évidence l'existence de 2 couches distinctes. Une couche supérieure caractérisée par des coefficients d'extinction élevés, et une couche sous-jacente dominée par des coefficients faibles et variant peu avec la profondeur; ce que montrent avec plus de netteté les valeurs moyennes par niveau. Une ex-

ception est cependant à relever en ce qui concerne le 30 Janvier, jour de la déstratification. On note en effet pour ce jour une valeur légèrement plus faible en surface.

Sels nutritifs

Les valeurs de NH_4^+ et de PO_4^{3-} obtenues dans la couche euphotique (0 à 2 m), sont relativement faibles : 2 à 30 $\mu\text{mol.l}^{-1}$ pour NH_4^+ , et 0,4 à 5 $\mu\text{mol.l}^{-1}$. Les figures 3A et B (modifiées d'après Guiral *et al.* 1989), montrent qu'en période de stratification, les teneurs en azote ammoniacal et en phosphore de l'eau sont faibles en surface et fortes dans les couches profondes. Avec la déstratification, ces concentrations restent inchangées au niveau de l'épilimnion, mais chutent dans l'hypolimnion.

La salinité dans la couche photique, passe en valeur moyenne de 23 à 30 ‰ avec la déstratification.

Pigments chlorophylliens

La distribution verticale des concentrations de chlorophylle *a* présente jusqu'à 1 m (Fig. 4A), des valeurs élevées et homogènes, puis une décroissance vers le bas. Les fluctuations observées d'un jour à l'autre, admettent un coefficient de variation de 10 % à 0,5 m, 41 % à 1 m et 45 % à 2 m. On voit donc que la chlorophylle *a* varie peu dans la couche supérieure. L'évolution journalière est par contre très nette; en effet, un suivi des teneurs de chlorophylle *a* d'une même masse d'eau, montre, quelque soit le niveau, une augmentation progressive au cours de la journée jusqu'à une certaine heure de l'après-midi, suivie d'une phase de décroissance (fig. 4B). Cette figure montre, qu'après la déstratification, les teneurs de chlorophylle *a* suivent le même profil vertical avec des valeurs quasiment de même ordre de grandeur. A la légère augmentation de ces teneurs en surface après la déstratification, correspond une baisse du pourcentage de chlorophylle *a* active, dans des proportions presque équivalentes.

Production primaire

La production brute journalière par niveau, moyennée sur la période d'étude, décroît régulièrement avec la profondeur (Fig. 5A). L'oxygène est produit, pour 55 % entre 0,5 et 1m, 28 % entre 1 et 1,5m, enfin 17 % entre 1,5 et 2m. Les coefficients de variation de la production primaire sont de 23 % à 0,5m, 30 % à 1m, 53 % à 1,5m et 61 % à 2m. Les variations sont donc plus importantes dans les couches profondes où la production est plus faible. Par contre, les fluctuations au cours d'une même journée sont plus remarquables dans les zones superficielles (Fig. 5B). Les productions

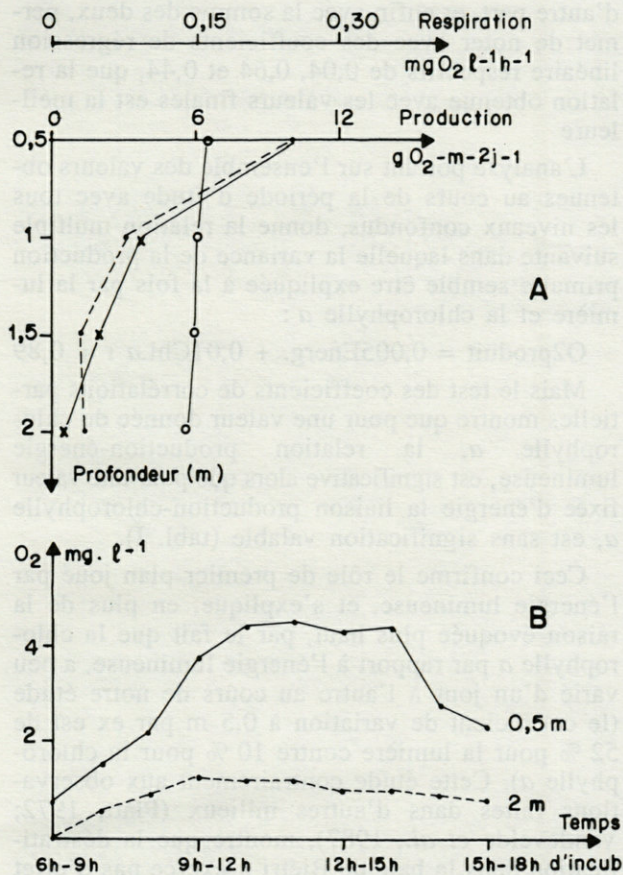


Fig. 5. - Profils verticaux moyens de la production primaire exprimée en $g\ O_2 \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$ avant (-+-) et après (-o-) la déstratification et de la respiration horaire (-o-) (A), évolution diurne de la production d'oxygène exprimée en $mg \cdot l^{-1}$ en 3 h d'incubation, avec des incubations réalisées toutes les heures le 11-02-87, à 0,5 et 2 m de profondeur (B).

Mean vertical profiles of primary production (in $g\ O_2 \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$) before (-+-) and after (-o-) destratification and of hourly respiration (-o-) (A); diurnal evolution of oxygen production during three hours of incubation. The incubations were done every hour at 0,5 and 2 m deep, the 11-2-87 (B).

journalières intégrées sur la zone trophogène vont de 8 à $38\ g\ O_2 \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$. Ces valeurs comparativement à celles trouvées par Dufour en 1982 (5 à $16\ g\ O_2 \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$) pour la même période et la même zone, sont plus élevées.

IL n'existe pas de différence appréciable de production d'oxygène entre les deux états stratifié et déstratifié (Fig.5A).

Des numérations bactériennes et l'étude de la production de biomasse par incorporation de thymidine réalisées simultanément à ce travail donnent les valeurs moyennes respectives suivantes : $2,01 \cdot 10^{10}$ cellules/l et $4,5\ g\ de\ c \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$ au cours de la stratification, contre $1,14 \cdot 10^{10}$ cellules/l et $5,5\ g\ de\ c \cdot m^{-2} \cdot j^{-1}$ pendant la déstratification (Torreton *et al.*, 1989).

Respiration

La respiration mesurée et moyennée par niveau sur la période d'étude (Fig.5A), varie peu dans la couche euphotique; le coefficient de variation est de 4,8 %. Les fluctuations temporelles donnent lieu à des coefficients de variation de 29 %, 32 %, 32 % et 63 % pour respectivement 0,5, 1, 1,5 et 2m de profondeur.

Les pourcentages moyens par rapport à la production primaire sont de 10 % à 0,5m, 20 % à 1m, 37 % à 1,5m et 51 % à 2m. Ces valeurs sont en accord avec les chiffres avancés par Harris (1978) qui, dans une étude bibliographique, montre que la respiration représente entre 1 et 50 % de la photosynthèse. Les 10 % du rapport moyen généralement admis se trouvent ici vérifiés seulement pour 0,5m.

DISCUSSION

La déstratification se traduit par la baisse de la valeur du coefficient d'extinction en surface due sans nul doute à la remontée d'eau marine moins chargée en matière en suspension. En effet les particules apportées par les eaux continentales et la remise en suspension des sédiments, entraînent une augmentation de la turbidité; ces processus provoquent une rapide atténuation verticale de la lumière et réduisent l'épaisseur de la couche photique. Cette atténuation est plus attribuable aux matières en suspension qu'au phytoplancton (Lawrence *et al.*, 1986). Ceci explique qu'en dépit des teneurs en chlorophylle ayant peu changé en surface, on assiste à une diminution du coefficient d'extinction le 30 janvier, jour de la déstratification à cause de la remontée d'eau marine (salinité = 30 ‰ contre 23 ‰ en moyenne avant le 30 Janvier).

Avec l'apparition du jour, l'énergie lumineuse favorise la transformation de produits cellulaires en chlorophylle *a* active, partiellement absente pendant les heures d'obscurité et donc nécessaire à reconstituer chaque jour (Angot et Robert, 1966). Cette assertion est étayée par nos résultats qui présentent un maximum de chlorophylle *a*, autour de midi correspondant aux valeurs les plus élevées de lumière. Des résultats similaires ont été obtenus par Le Bouteiller et Herbland (1982) qui expliquent cela comme étant la résultante du décalage entre la synthèse de chlorophylle pendant le jour et la consommation continue de phytoplancton par le zooplancton herbivore.

La teneur en chlorophylle *a* augmente légèrement en surface avec la déstratification, suite à une bonne pénétration lumineuse. Dans le même temps, les teneurs en sels nutritifs qui chutent au niveau de l'hypolimnion pendant la déstratification, présentent très peu de changement en surface.

L'abondance et la production phytoplanctonique sont régulées par la distribution de lumière et de sels nutritifs dans le temps et dans l'espace (Lawrence *et al.*, 1986). Ces auteurs notent, dans la baie de Chesapeake, parallèlement à une augmentation de la profondeur de la couche trophogène, une diminution des teneurs en nutriments et de la biomasse phytoplanctonique, et suggèrent que les nutriments, plus que la lumière, contrôlent la croissance phytoplanctonique. Herbland et Voituriez (1977) observent, dans l'Atlantique tropical, une bonne corrélation entre la profondeur du sommet de la nitratocline et la valeur de la production primaire. La couche du maximum de cette production nouvelle consommant de l'azote sous forme de nitrates, coïncide avec celle riche en nitrates et en chlorophylle. Les nitrates issus certainement des ions ammonium qui proviennent des couches profondes, stimulent la croissance du phytoplancton qui à son tour, entraîne un accroissement de la production primaire. L'énergie solaire, la température, la biomasse algale et les nutriments affectent la photosynthèse et donc la production primaire (De Lafontaine et Peters, 1986).

En baie de Biétri, en plus du caractère conservatif de NH_4^+ et de PO_4^{3-} en surface, la diminution constatée de ces sels dans les couches profondes n'est guère suivie d'une augmentation de nitrates ou de nitrates dissous ou particulaires (Guiral *et al.*, 1989). Il en résulte que la chlorophylle *a* et la production primaire varient peu lorsqu'on passe de l'état stratifié à l'état déstratifié; la légère augmentation de chlorophylle *a* constatée en surface étant presque compensée, par une baisse simultanée du pourcentage d'activité. Par contre le compartiment bactérien subit une diminution de densité et donc de productivité avec la déstratification (Torreton *et al.*, 1989). En acceptant avec Pagès *et al.* (1979), l'idée que les sels nutritifs sont toujours excédentaires dans la baie de Biétri, on peut s'attendre à ce que la variance de la production primaire soit essentiellement expliquée par la lumière. Une analyse de régression linéaire portant sur des données obtenues au cours d'une même journée donne une corrélation significative seulement avec l'énergie lumineuse. Les relations obtenues en supposant la production nulle pour une énergie nulle, sont les suivantes :

$$\text{O}_2 \text{ produit} = 0,003\text{Energ. } r = 0,99 \text{ à } 0,5 \text{ m}$$

$$\text{O}_2 \text{ produit} = 0,008\text{Energ. } r = 0,97 \text{ à } 2 \text{ m}$$

Cette absence de corrélation entre la production primaire et la chlorophylle *a* au cours d'une même journée, peut être due à ce que les teneurs en chlorophylle utilisées, sont celles déterminées au début de chaque incubation, donc ne tenant pas compte de la variation ultérieure. L'analyse statistique réalisée sur d'autres données, mais portant sur le même milieu (Bambara, données non publiées), avec des valeurs initiales de chlorophylle d'une part, des valeurs obtenues en fin d'incubation

d'autre part, et enfin avec la somme des deux, permet de noter avec des coefficients de régression linéaire respectifs de 0,04, 0,64 et 0,44, que la relation obtenue avec les valeurs finales est la meilleure.

L'analyse portant sur l'ensemble des valeurs obtenues au cours de la période d'étude avec tous les niveaux confondus, donne la relation multiple suivante dans laquelle la variance de la production primaire semble être expliquée à la fois par la lumière et la chlorophylle *a* :

$$\text{O}_2\text{produit} = 0,005\text{Energ.} + 0,01\text{Chl.}a \quad r = 0,89$$

Mais le test des coefficients de corrélations partielles montre que pour une valeur donnée de chlorophylle *a*, la relation production-énergie lumineuse, est significative alors que pour une valeur fixée d'énergie la liaison production-chlorophylle *a*, est sans signification valable (tabl. I).

Ceci confirme le rôle de premier plan joué par l'énergie lumineuse, et s'explique, en plus de la raison évoquée plus haut, par le fait que la chlorophylle *a* par rapport à l'énergie lumineuse, a peu varié d'un jour à l'autre au cours de notre étude (le coefficient de variation à 0,5 m par ex est de 52 % pour la lumière contre 10 % pour la chlorophylle *a*). Cette étude contrairement aux observations faites dans d'autres milieux (Platt, 1972; Vandeveld *et al.*, 1987), montre que la déstratification dans la baie de Biétri n'exerce pas d'effet stimulateur sur la production primaire phytoplanctonique. Cette situation semble liée au fait que l'enrichissement généralement engendré par l'homogénéisation, fait place ici à un appauvrissement des couches profondes, sans modification de la zone euphotique. Des réactions de complexation, dues à une inversion des conditions d'oxydo-réduction dans l'hypolimnion, seraient à l'origine de la chute des teneurs de nutriments (Guiral *et al.*, 1989). Des études portant sur la nature et l'évolution des combinaisons chimiques dans lesquelles sont engagés les sels nutritifs devraient nous permettre de corroborer les explications fournies et les hypothèses avancées sur les conséquences de la déstratification sur le cycle des éléments fertilisants et sur le maillon primaire.

Bibliographie

- ANGOT M. et G. ROBERT, 1966. Hydrologie et phytoplancton de l'eau de surface en Avril 1965 à Nossy. *Cah. ORSTOM, ser. Océan.* 4 (1): 95-136.
- ARFI R., D. GUIRAL et J.P. TORRETON. Cycle hydrologique annuel d'une baie eutrophe : la baie de Biétri (lagune Ebrié, Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. Trop.* (sous presse).
- CARMOUZE J.P. et P. CAUMETTE, 1985. Les effets de la pollution organique sur les biomasses et activités du phytoplancton et des bactéries hétérotrophes

- dans la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. Trop.* **18** : 183-211.
- DUFOUR P., 1982. Modèles semi-empiriques de la production phytoplantonique en milieu lagunaire tropical. *Acta Oecologica* **3** (2) : 223-239.
- DUFOUR P., 1984. Variabilité spatiale et temporelle des concentrations chlorophylliennes dans une lagune tropicale et différents écosystèmes aquatiques. *Rev. Fr. Sci. Eau* **3** (3) : 321-334.
- DUFOUR P. et SLEPOUKHA, 1975. Influences de l'hydroclimat et des pollutions. Docu. Scient. C.R.O Abidjan **6** (2) : 75-118.
- DUFOUR P. et J.R. DURAND, 1982. La production végétale des lagunes de Côte d'Ivoire. *Rev. Hydrobiol. Trop.* **15** (3) : 209-230.
- GUIRAL D., 1984. Devenir de la matière organique particulaire dans un milieu eutrophe tropical. *Rev. Hydrobiol. Trop.* **17** : 191-206.
- GUIRAL D., R. ARFI et J.P. TORRETON. Mécanismes et incidences écologiques de l'homogénéisation annuelle de densité dans un milieu eutrophe stratifié. *Hydrobiologia* (sous presse).
- HARRIS G.P., 1978. Photosynthesis, productivity and growth : the physiological ecology of phytoplankton productivity in lake Constance. *Limnol. Oceanogr.* **28** (5) : 833-846.
- HERBLAND A., B. VOITUREZ, 1977. Production primaire, nitrate et nitrite dans l'Atlantique tropical. I distribution du nitrate et production primaire. *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr.* **15** (1) : 47-55.
- JACQUES G., 1970. Sur les concepts de production et de productivité (exemples au niveau du phytoplankton). *Vie Milieu* **21** (2B) : 513-516.
- DE LAFONTAINE Y. et R.H. PETERS, 1986. Empirical relationship for marine primary production : the effect of environmental variables. *Oceanol. acta* **9** (1) : 65-71.
- LAWRENCE W. H., Jr. BLANCHE, W. MEESON & THOMAS R. F.Jr, 1986. Phytoplankton production in two east coast estuaries : Photosynthesis light functions and patterns of carbon assimilation in Chesapeake and Delaware bays. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **23** : 773-806.
- LE BOUTEILLER A., A. HERBLAND, 1982. Diel variation of chlorophyll a as evidenced from a 13 day station in the equatorial Atlantic Ocean. *Oceanol. Acta* **5** (4) : 433-441.
- LEMOALLE J., 1973. L'énergie lumineuse et l'activité photosynthétique du phytoplankton dans le Lac Tchad. *Cahier ORSTOM, sér. Hydrobiol.* **7** (2) : 95-116.
- PAGÈS J. L. LEMASSON et P. DUFOUR 1979. Eléments nutritifs et production primaire dans les lagunes de Côte d'Ivoire : cycle annuel. *Arch. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan* **5** (1) : 1-60.
- PAGÈS J., L. LEMASSON et P. DUFOUR. 1981. Primary production measurement in brackish tropical lagoon : effect of light as studied at some stations by the ¹⁴C method. *Rev. Hydrobiol. Trop.* **14** (1) : 3-15.
- PLATT T. 1972. Local phytoplankton abundance and turbulence. *Deep Sea Res.* **19** : 183-187.
- STRICKLAND J.D.H. and T.R. PARSONS, 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Board Can.* 167 p.
- TALLING J.F. 1957. The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. *New phytol.* **56** : 133-149.
- TORRETON J.P., D. GUIRAL et R. ARFI 1989. Bacterioplankton biomass and production during destratification in a monomictic bay in a tropical lagoon. *Mar. ecol. progr. ser.* (sous presse).
- VANDEVELDE T., L. LEGENDRE, J.C. THERIAULT, S. DERMERS et A. BAH. 1987. Subsurface chlorophyll maximum and hydrodynamics of water column. *J. Mar. Research.* **45** : 377-396.
- WEBB K.L. and C.F. D'ELIA. 1980. Nutrient and oxygen redistribution during a spring neap tidal cycle in a temperature estuary. *Science* **207** : 983-984.
- YENTSCH C.S and D.W. MENZEL, 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep Sea Res.* **10** : 221-231.

Reçu le 31 mars 1989; received March 31, 1989
 Accepté le 20 avril 1989; accepted April 20, 1989

RELATIONSHIP BETWEEN VIABLE AND DIRECT BACTERIOLOGICAL COUNTS IN SOUTHERN POLAR MARINE WATERS

D. DELILLE * and M. BOUVY **

* Observatoire Océanologique de Banyuls, Université P. et M. Curie, U.A. CNRS 117, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France

** C.R.O. ORSTOM, BP V18 Abidjan, Côte d'Ivoire

TOTAL BACTERIA
HETEROTROPHIC BACTERIA
ANTARCTICA

ABSTRACT – While microscopic direct counts are related to total bacterial biomass, viable bacterial counts are assumed to be representative of only a relatively small part of seawater bacteria. Such an assumption is certainly true in conditions of low nutrient concentrations, but must be considered carefully in more eutrophic situations as showed in this paper. Great similarities between viable and direct bacterial counts were indeed observed from several studies in southern polar zones.

BACTÉRIES TOTALES
BACTÉRIES HÉTÉROTROPHES
ANTARCTIQUE

RÉSUMÉ – Alors que les comptages microscopiques directs sont reliés à la biomasse bactérienne les comptages viables sont considérés comme représentatifs d'une proportion relativement faible des microflores bactériennes marines. Une telle observation est certainement vérifiée dans les milieux oligotrophes mais doit être considérée avec précautions dans des milieux soumis à des conditions plus eutrophiques. Une grande similarité entre comptages bactériens totaux et viables est en effet observée dans plusieurs situations eutrophes rencontrées en milieu polaire austral.

INTRODUCTION

Recent advances on counts technology have led to increase the notion of bacterial biomass necessary to understand the trophic food webs (Horowitz *et al.* 1983). Total bacterial numbers or biomass determinations yield valuable information on standing stock without however reflecting the real metabolic activity (review by Es Van & Meyer-Reil 1982). One of the concerns in microbial ecology is to elucidate the relation between the active viable bacteria and the total bacterial community. It is obvious that the plate count method is insufficient to obtain a realistic picture of active bacteria (Zobell 1946, Jannasch & Jones 1959). One of the first report of the large discrepancy between viable and total direct counts was that of Razumov (1932). The high ratios between these counts are explainable in part by the predominancy of obligate oligotrophs which cannot grow on rich media (Ishida *et al.* 1986). Excellent reviews on the subject are provided by Es Van & Meyer-Reil (1982) and Staley & Konopka (1985). Some approaches using autoradiography (Meyer-

Reil 1978), tetrazolium salts reduction (Zimmermann *et al.* 1978) or nalidixic acid inhibition (Kogure *et al.* 1979) reveal that 10 % of the bacteria counted by microscopic methods are usually alive in the aquatic environment.

This note focuses on a comparison of the ratio between viable counts (V.C.) and direct counts (D.C.) in southern polar marine waters where drastic modifications of the environment (from low nutrient to high nutrient concentrations) induce significant growth of viable heterotrophic bacteria (Delille & Bouvy 1989).

MATERIALS AND METHODS

The bacterioplankton was sampled in Adélie Land (6640'S; 14001'E) and in Kerguelen Archipelago (4923'S; 7012'E). Site description and details of water sampling procedures were previously reported (Delille 1987, Bouvy & Delille 1988). Total bacteria were enumerated by the direct microscopic method according to Hobbie *et*

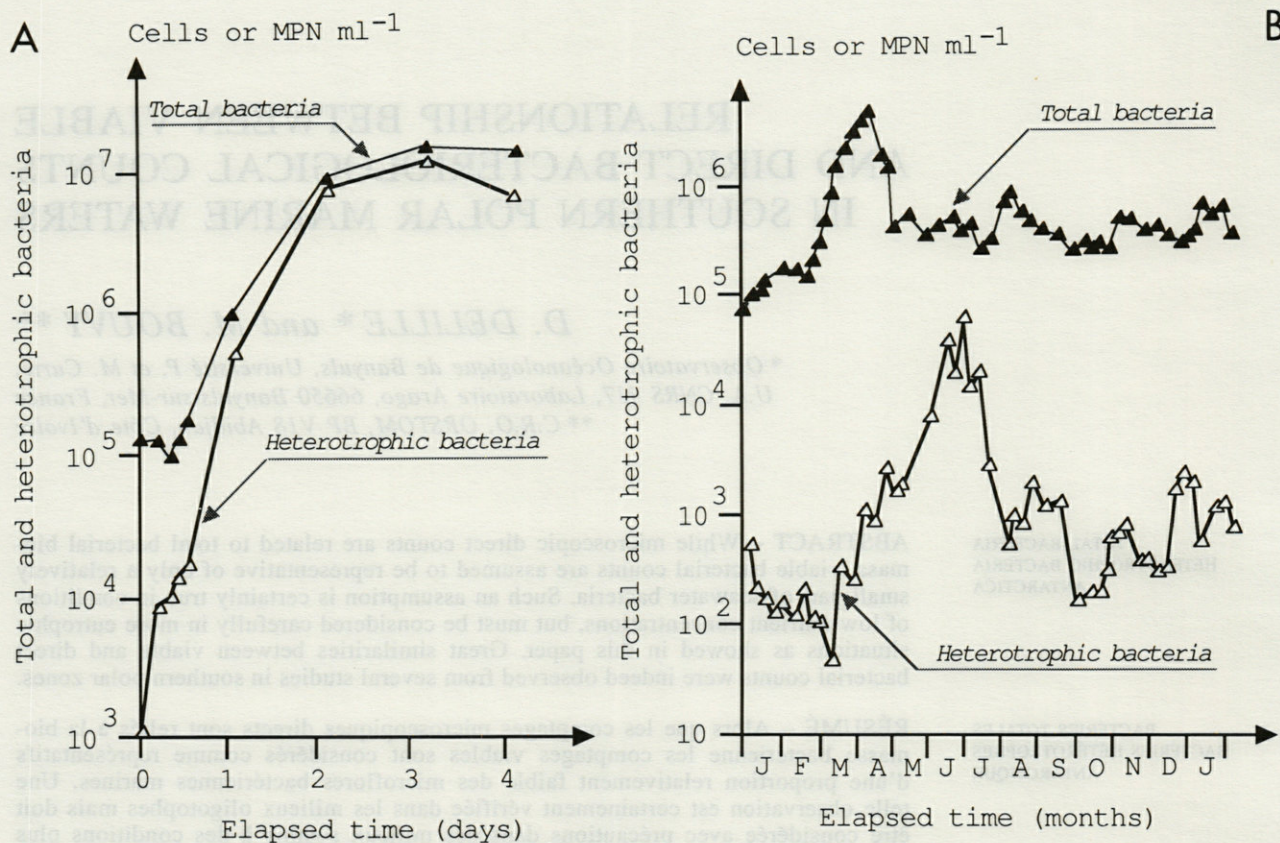


Fig. 1. - A, daily variations in direct and viable bacterial counts in enriched batch experiments conducted with subAntarctic coastal seawater; B, seasonal variations in direct and viable bacterial counts in subAntarctic surface seawater.

al. (1977). Viable heterotrophic bacteria were estimated using the 2216 E medium (Oppenheimer & Zobell 1952) which is considered as the conventional medium in marine microbiology (Ishida *et al.* 1981). Previous studies in southern polar zones showed that the most probable number (MPN) method (6 tubes per dilution) gave bacterial counts one order of magnitude higher than the plate counts (Imbaud 1987); this fact was also reported by Simidu *et al.* (1986) in similar environment. Thus, the application of this technique was preferred for the quantitative determinations of viable heterotrophic bacterial community. All the inoculates were incubated at 18 C for 20 days. In the investigated polar regions, this temperature allowed to reduce the incubation time without significant alteration of the final counts (Delille *et al.* 1988, Delille & Perret 1989).

RESULTS AND DISCUSSION

Our previous short or long term studies showed that the changes in the viable heterotrophic bacterial abundances were always much greater than those of the total bacterial community. The sea-

sonal variation of heterotrophic bacterial numbers generally exceeded three orders of magnitude while total bacterial counts did not vary on average over more than one order of magnitude in the natural environment. From these previous investigations, three examples were chosen to illustrate our point: two natural surveys (Fig. 1 and 2) and one experiment of artificial enrichment (Fig. 1 B). In the absence of specific enrichments such as penguin manuring in the Antarctic area (Delille 1987) or macrophytes decay in the subAntarctic area (Bouvy *et al.* 1986) or before artificial supply during experiments (Fig. 1 A), natural polar conditions are generally considered as nutrient-poor conditions. Overall values of D.C./V.C. ratio range from 100 to 1000.

However, when obvious and significant organic inputs occurred, we always observed lower D.C./V.C. ratios due to sudden increases of heterotrophic viable counts (Delille & Bouvy 1989). SubAntarctic bacterioplankton surveys clearly demonstrated this phenomenon as revealed during the autumnal months (april to July; Fig. 1 B). Natural organic inputs such as penguin manuring in the Antarctic coastal water induced an increase of the viable counts (Fig. 1); this obvious growth of bacteria was significantly correlated with the

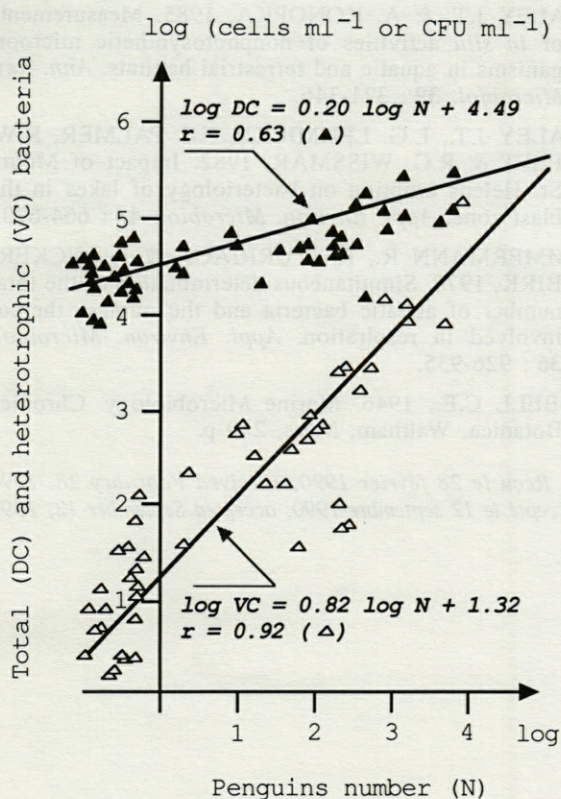


Fig. 2. - Correlation between total bacterial counts (D.C.), viable heterotrophic counts (V.C.) and the penguin number (N) in Antarctic coastal seawater.

penguin numbers (Delille 1987). Organic inputs can be artificially simulated (Fig. 1 A); the changes in bacterial counts were followed in the subAntarctic seawater for 4 days during batch experiments with organic carbon supplement at the concentration of 100 mg.l⁻¹ (Delille & Cahet 1984). Similarities between viable and direct counts appeared already after 36 hours at the *in situ* temperature. The low C.D./V.C. ratios suggest that a fairly large proportion of the bacterial population in southern polar zones would have the ability to grow actively in natural or artificial eutrophic habitats. A similar observation was reported by Staley *et al.* (1982) after the Mount St. Helens eruption; after, the lakes in the blast zone were rapidly transformed from «oligotrophy» to «eutrophy» by the eruption, viable enumerations provided growth of up to 81.5 % of the total bacteria.

Although the changes observed in D.C./V.C. ratio are hardly interpretable, they may indicate realistic modifications of the bacterial communities. Thus, even if direct counts provide the best picture of bacterial biomass, this parameter does not necessarily reflect the metabolic activity of the total bacterial community (Es Van & Meyer-Reil 1982). The results of the viable bacterial counts greatly depend on the counting methods used but they can give complementary information on the

physiological state of the total bacterial community which is not simply revealed by other bacteriological methods.

ACKNOWLEDGEMENTS : This work was supported by the «Terres Australes et Antarctiques Françaises» and «Expéditions Polaires Françaises».

REFERENCES

- BOUVY M., M. LeROMANCER & D. DELILLE, 1986. Significance of microheterotrophs in relation to the degradation process of subAntarctic kelp beds (*Macrocystis pyrifera*). *Polar Biol.* **5** : 249-253.
- BOUVY M. & D. DELILLE, 1988. Spatial and temporal variations of subAntarctic and Antarctic bacterioplankton. *Neth. J. Sea Res.* **22** : 139-147.
- DELILLE D., 1987. Spatial distribution of coastal Antarctic seawater bacteria : relationship with avifauna. *Polar Biol.* **8** : 55-60.
- DELILLE D. & M. BOUVY, 1989. Bacterial responses to natural inputs in a marine subAntarctic area. *Hydrobiologia* **182** : 225-238.
- DELILLE D. & G. CAHET, 1984. Croissance de populations hétérotrophes subantarctiques soumises à des enrichissements azotés. Effets des hydrocarbures. (Ed) CNRS Paris, Bact. Mar., Mai 1982, p. 213-219.
- DELILLE D. & E. PERRET, 1989. Influence of temperature on the growth potential of southern polar marine bacteria. *Microb. Ecol.* **18** : 117-123.
- DELILLE D., M. BOUVY & G. CAHET, 1988. Short-term variations of bacterioplankton in Antarctic zone : Terre Adélie area. *Microb. Ecol.* **15** : 293-309.
- ES VAN F.B. & L.A. MEYER-REIL, 1982. Biomass and metabolic activity of heterotrophic marine bacteria. *Adv. Microbiol. Ecol.* **6** : 111-170.
- HOBBIE J.E., R.J. DALEY & S. JASPER, 1977. Use of Nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.* **33** : 1225-1228.
- HOROWITZ A., M.I. KRICHEVSKY, R.M. ATLAS, 1983. Characteristics and diversity of subarctic marine oligotrophic, stenoheterotrophic, and euryheterotrophic bacterial populations. *Can. J. Microbiol.* **29** : 527-535.
- IMBAUD P., 1987. Dynamique saisonnière d'une communauté bactérioplanctonique subAntarctique (Archipel de Kerguelen). Thèse Univ. Lyon, 139 p.
- ISHIDA Y., H. KADOTA, 1981. Growth patterns and substrate requirements of naturally occurring obligate oligotrophs. *Microb. Ecol.* **7** : 123-130.
- ISHIDA Y., M. EGUCHI & H. KADOTA, 1986. Existence of obligately oligotrophic bacteria as a dominant population in the South China Sea and the West Pacific Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **30** : 197-203.
- JANNASCH H.W. & G.E. JONES, 1959. Bacterial populations in seawater as determined by different methods of enumeration. *Limnol. Oceanogr.* **4** : 128-129.

KOGURE K., U. SIMIDU, N. TAGA, 1979. A tentative direct microscopic method for counting living marine bacteria. *Can. J. Microbiol.* **25** : 415-420.

MEYER-REIL L.A., 1978. Autoradiography and epifluorescence microscopy combined for the determination of number and spectrum of actively metabolizing bacteria in natural waters. *Appl. Environ. Microbiol.* **36** : 506-512.

OPPENHEIMER C.H. & C.E. ZOBELL, 1952. The growth and viability of sixty three species of marine bacteria as influenced by hydrostatic pressure. *J. Mar. Res.* **11** : 10-18.

RAZUMOV A.S., 1932. Interrelation between bacteria and plankton in connection with some problems of water hygien. *Mikrobiol.* **1** : 131-146.

SIMIDU U., K. KOGURE, K. FUKAMI & C. IMADA, 1986. Heterotrophic bacterial flora of the Antarctic ocean. *Mem. Natl Inst. Polar Res.* **40** : 405-412.

STALEY J.T. & A. KONOPKA, 1985. Measurements of *in situ* activities of nonphotosynthetic microorganisms in aquatic and terrestrial habitats. *Ann. Rev. Microbiol.* **39** : 321-346.

STALEY J.T., L.G. LEHMICKE, F.E. PALMER, R.W. PEET & R.C. WISSMAR, 1982. Impact of Mount St. Helens eruption on bacteriology of lakes in the blast zone. *Appl. Environ. Microbiol.* **43** : 664-670.

ZIMMERMANN R., R. ITURRIAGA & J. BECKER-BIRK, 1978. Simultaneous determination of the total number of aquatic bacteria and the number thereof involved in respiration. *Appl. Environ. Microbiol.* **36** : 926-935.

ZOBELL C.E., 1946. *Marine Microbiology*. Chronica Botanica, Waltham, Mass, 240 p.

Reçu le 28 février 1990; received February 28, 1990
 Accepté le 12 septembre 1990; accepted September 12, 1990

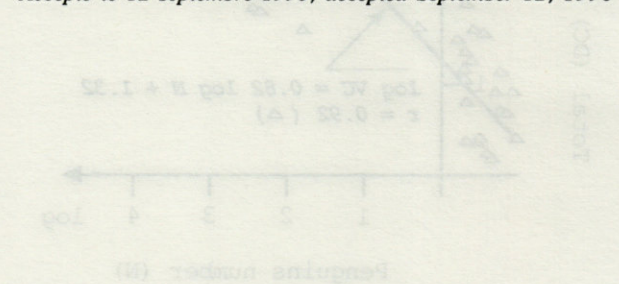


Fig. 2 - Correlation between total bacterial counts (log N) and the log of viable heterotrophic counts (log VC) in Antarctic coastal seawater.

DELILLE D. 1987. Spatial distribution of coastal Antarctic seawater bacteria: relationship with salinity. *Polar Res.* **8** : 25-66.

DELILLE D. & M. BOUVY, 1989. Bacterial response to annual inputs in a marine subantarctic area. *Hydrobiologia* **182** : 223-238.

DELILLE D. & G. CAHET, 1984. Coexistence de populations bactériennes saprophytiques soumise à des enrichissements azotés. *Étude des hydrocristaux* (Ed) CNRS Paris, *Bact. Mar.*, Mai 1985, p. 213-218.

DELILLE D. & H. PERRET, 1989. Influence of temperature on the growth potential of southern polar marine bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **117** : 117-123.

DELILLE D., M. BOUVY & G. CAHET, 1988. Seasonal variations of bacterioplankton in Antarctic zone: *Zone Adélie* area. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **12** : 293-309.

ES VAN DER LINDEN, J.A. MEYER-REIL, 1982. Biomass and metabolic activity of heterotrophic marine bacteria. *Adv. Microbiol. Ecol.* **6** : 111-170.

HOBGIE J.E., R.J. DALBY & S. JASPER, 1977. The use of a fluorescent filter for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.* **35** : 1222-1228.

HOROWITZ A., M.I. KRICHEVSKY, R.M. ATLAS, 1983. Characteristics and diversity of sedimentary oligotrophic, stenohalotrophic, and euryhalotrophic bacterial populations. *Can. J. Microbiol.* **29** : 527-532.

IMBAUD P., 1987. Dynamique saisonnière d'une communauté bactérienne subantarctique. *Arch. Inst. Oceanogr.* **25** : 139 p.

ISHIDA Y., H. KADOTA, 1981. Growth patterns and substrate requirements of naturally occurring oligotrophic bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **7** : 113-130.

ISHIDA Y., M. BOUCHI & H. KADOTA, 1986. Ecological characteristics of oligotrophic bacteria as a dominant population in the South China Sea and the West Pacific Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **38** : 187-201.

JANNASCH H.W. & G.E. JONES, 1959. Bacterial populations in seawater as determined by different methods of enumeration. *Limnol. Oceanogr.* **4** : 128-139.

DELILLE D. (1987). Organic inputs can be artificially simulated (Fig. 1 A); the changes in bacterial counts were followed in the subantarctic seawater for 4 days during batch experiments with organic carbon supplement at the concentration of 160 µg l⁻¹ (Delille & Cahet, 1984). Similarities between viable and direct counts appeared already after 36 hours at the in situ temperature. The low C.D./V.C. ratios suggest that a fairly large proportion of the bacterial population in southern polar zone would have the ability to grow actively in natural or artificial oligotrophic habitats. A similar observation was reported by Staley et al. (1982) after the Mount St. Helens eruption; after the lakes in the blast zone were rapidly transferred from «oligotrophy» to «eutrophy» by the eruption, viable enumerations provided growth of up to 81.5 % of the total bacterial counts. Although the changes observed in D.C./V.C. ratios are hardly interpretable, they may indicate realistic modifications of the bacterial community. Thus, even if direct counts provide the best picture of bacterial biomass, this parameter does not necessarily reflect the metabolic activity of the total bacterial community (Es Van der Linden & Meyer-Reil, 1982). The results of the viable bacterial counts greatly depend on the counting methods used but they can give complementary information on the

SCREENING AND BIOASSAYS FOR TOXIC SUBSTANCES IN SPONGES FROM WESTERN MEDITERRANEAN SEA AND NORTH BRITTANY

G. VAN DE VYVER⁽¹⁾, J. HUYSECOM⁽¹⁾,
J.C. BRAEKMAN⁽²⁾ and D. DALOZE⁽²⁾

⁽¹⁾ Laboratoire de Biologie Animale et Cellulaire

⁽²⁾ Laboratoire de Chimie Bio-organique, Faculté des Sciences, Université Libre de Bruxelles,
50 avenue F.D. Roosevelt, 1050 Brussels, Belgium

ÉPONGES
TOXICITÉ
ESSAIS BIOLOGIQUES

RÉSUMÉ – La toxicité d'extraits organiques de 27 espèces d'Eponges communes le long des côtes nord de Bretagne et de 26 espèces communes en Méditerranée occidentale a été mise en évidence au moyen de deux tests biologiques. L'un d'eux est un test de cytotoxicité qui évalue, dans des conditions standardisées, la capacité des cellules d'une Eponge d'eau douce dissociée à s'agréger et à reconstituer des Eponges fonctionnelles. L'autre est un test classique d'ichthyotoxicité utilisant le Guppy *Lebistes reticulatus*. Pour les Eponges récoltées le long des côtes de Bretagne, 60 % des espèces manifestent une forme de toxicité, soit dans l'un des deux tests, soit dans les deux, tandis que pour les Eponges méditerranéennes, 65 % des espèces sont apparues toxiques. Nos résultats suggèrent que les Eponges marines produisent des substances toxiques à large spectre d'activité de défense.

SPONGES
TOXICITY
BIOASSAYS

ABSTRACT – Extracts of twenty-seven common sponge species from North Brittany and twenty-six from the Western Mediterranean coast have been investigated for toxicity using two bioassays. One is a new and practical toxicity test which evaluates, under standard conditions, the influence of the extract on the capacity of dissociated sponge cells to aggregate and to reconstitute functional sponges. The other is a classical ichthyotoxicity test using the fish *Lebistes reticulatus*. Sixty percent of the North Brittany sponges studied were found to be active in one or both tests, whereas for the Mediterranean sponges, 65 % of the species appeared to be toxic. Our results suggest that the observed toxicity is not aimed at a particular organism but could reflect a more general biocidal activity required for an overall defense.

INTRODUCTION

Among marine organisms, sponges appear to be one of the phyla richest in toxicogenic species. Indeed, many sponge extracts have been reported to be toxic to a wide range of organisms including microorganisms, invertebrates, vertebrates and algae (Jackson and Buss, 1975; Green, 1977; Bergquist and Bedford, 1978; Bakus, 1981; Amade *et al.*, 1982; Thompson *et al.*, 1985). It has been repeatedly suggested that this toxicity protects sponges against their potential predators and competitors.

In a few cases it has been demonstrated that this toxicity is associated with the presence of specific secondary metabolites (Faulkner, 1984). Several ichthyotoxic metabolites have been isolated from sponges obviously avoided by fishes (Albericci *et al.*, 1982; Groweiss *et al.*, 1983; Braekman and Daloze, 1986). A guanidinoterpene is responsible for the inhibition of coral growth around the base of the oscular chimney of the burrowing sponge *Siphonodictyon* sp. (Sullivan *et al.*, 1983). Antibacterial metabolites, which may be released into seawater, have been shown to display a broad spectrum of biological activities against adults and dispersive stages of algae, invertebrates

and fish (Thompson *et al.*, 1985; Thompson, 1985; Walker *et al.*, 1985).

These data, although still scarce and sometimes based on indirect observations, support the view that the ecological role of sponge secondary metabolites is to minimize predation and/or to serve as weapons in spatial competition.

Recently, we started a research program to study in more detail the role and the mode of action of sponge-produced toxins in the interspecies interactions faced by sponges living in coastal temperate waters. To this end, we needed to develop a practical, reliable and sensitive bioassay to screen for cytotoxicity. This test is described in the present paper as well as its application to the screening of twenty-six sponge species from the Western Mediterranean sea and twenty-seven species from North Brittany. The results are compared with those obtained from a classical ichthyotoxicity test.

MATERIAL AND METHODS

Sponges

Sponges were collected between 0 and 40 m deep by SCUBA diving or by dredging in the Banyuls area (42° 29' N, Western Mediterranean sea, France) and in the intertidal zone or by dredging in the Roscoff area (48° 43' N, North Brittany, Channel, France).

The specimens, cut into small pieces, were placed in methanol for extraction. Corresponding samples were preserved in 70 % ethanol and utilized for species identification. The systematic works of Borgevie *et al.* (1968), Boury-Esnault (1971), Cabioch (1968) and Topsent (1890 to 1945, review in Boury-Esnault 1971) were used to identify the species tested in the present work.

A systematic list of species investigated together with data on their biological characteristics and geographical origin is given in table 1.

Extraction procedure

The methanolic extracts of freshly collected sponges were filtered and the resulting filtrates were concentrated by evaporation under reduced pressure. The residual aqueous solution was then extracted successively with dichloromethane (extract A) and dichloromethane/ethanol 3:2 (extract B). Evaporation to dryness of the remaining aqueous solution yielded extract C containing mostly inorganic salts.

Bioassays

Each sponge extract was tested for toxicity against the fish *Lebistes reticulatus* and the freshwater sponge *Ephydiatia fluviatilis*.

Ichthyotoxicity test

Lebistes reticulatus has been used successfully in previous toxicity studies (Albericci *et al.*, 1982). For each test, two fishes were put into a vial containing 100 ml tapwater added with 5 mg of crude extract dissolved in 1 ml of ethanol. Survival of the fishes was checked after 12 and 24 h. Extracts killing the fish within 12 h are referred to as highly toxic (++), extracts killing the fish after 24 h were referred to as toxic (+).

Cytotoxicity test

This test evaluates, under standard conditions, the sponge extract activity on the viability of dissociated sponge cells and particularly on their capacity to reaggregate and to reconstitute functional sponges. The freshwater sponge *Ephydiatia fluviatilis*, strain δ (Van de Vyver, 1970, 1975), was grown from gemmules in Petri dishes containing mineral medium (Rasmont, 1961). After 7 days of incubation, the sponge was mechanically dissociated by pipetting. The spicules and the empty gemmule shells were discarded and the dissociated cells centrifuged (10 min at 1000 RPM) and resuspended in mineral medium at a final concentration of 10^6 cells/ml. For each test 0.1 mg of the extract to be tested was dissolved in ethanol and added to 1 ml of cell suspension placed in a microtest plate.

About 2 h after dissociation, control cell suspensions of *E. fluviatilis* aggregated into small spherules which fused together during the following hours before to settle on the bottom of the walls (fig. 1). 24 h later, the settled aggregates had reconstituted complete sponges, characterized by a functional aquiferous system (fig. 2). In the presence of toxic extracts, this process is more or less disturbed.

The extract were referred to as highly toxic (++++) when they prevent any aggregation, killing the cell suspension within 2 h (fig. 3,4); referred to as moderately toxic (++) when they allow cell aggregation but that the aggregates degenerate before the time of settlement. Extracts were defined as weakly toxic (+) when the aggregates after formation remained healthy but are unable to settle. Non-toxic extracts did not disturb normal cell aggregation or settlement; they were referred to as inactive (-).

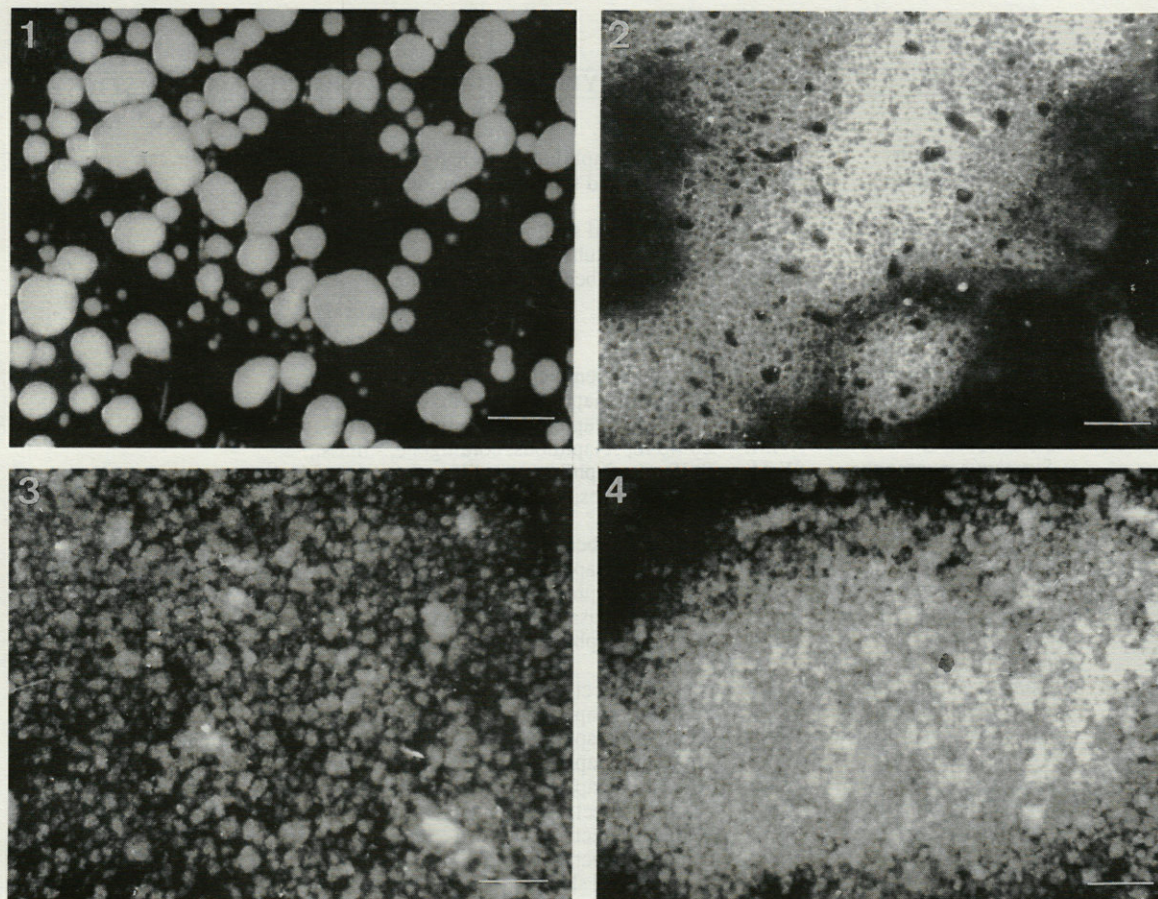


Plate 1. – Control cell suspension of the fresh water sponge *E. fluviatilis*, 2 h after dissociation. Small aggregates are formed. 2, Control cell suspension 24 h later. The settled aggregates reconstitute a functional sponge. 3, Cell suspension of *E. fluviatilis* in presence of 0.1 mg/ml of extracts A + B of *Crambe crambe*, 2 h after dissociation. No aggregation occurred, dead cells are laying on the substrate. 4, The same suspension, 24 h later. Scale bar = 200 μ m.

RESULTS

All the sponges collected have been screened for toxicity by means of two different bioassays, one using a vertebrate organism (ichthyotoxicity test) the other using a lower invertebrate cell suspension (cytotoxicity test). Only results obtained on extracts A and B will be considered, since extract C proved to be always non-toxic.

Western Mediterranean species

The 26 species which were screened for toxicity (table 1, WM) belong to one order of calcareous sponges and six orders of Demosponges. Most examined species were collected in shaded biotopes, on subvertical rocky walls under algae, on overhangs, or on cave ceilings. Two species, *Crambe crambe* and *Hamigera hamigera* very common at low depth, and *Aplysina aerophoba* living between 10-35 m are photophilous, growing on exposed surfaces.

The ichthyotoxic and cytotoxic properties of the species studied are reported in table 2. 14 species (54 %) were found to be toxic to *L. reticulatus*, and among them, 7 were highly toxic. Indeed, extracts A and B of *Topsentia genitrix* and *C. crambe*, extract A of *Acanthella acuta*, *Hemimycala columella* and *Cacospongia scalaris* and extract B of *Tethya aurantium*, *Cliona viridis*, *Dictyonella incisa* and *Reniera fulva* killed the fish within 12 h.

Extracts A and/or B of 4 other species, *Clathrina clathrus*, *Aaptos papillata*, *Hamigera hamigera*, *Dysidea tupha* killed the fish between 12 and 24 h, whereas extracts of 12 species (46 %) were totally innocuous at the concentration tested (50 mg/l). 14 species (54 %) showed a cytotoxic activity on the dissociated freshwater sponge cells. For 8 of them, after 2 h of contact with extracts A and B of *A. papillata*, *A. acuta*, *H. columella*, *D. incisa*, *D. tupha* and *C. scalaris*, the cell suspension of *E. fluviatilis* was reduced to a layer of dead cells covering the bottom of the microtest plate. The extracts that killed the dissociated cells

SPECIES	AREA	TYPICAL HABITAT AND CHARACTERISTICS
CALCAREA		
<i>Calcinea</i>		
<i>Clathrina clathrus</i>	W.M.	5-40 m, sciaphilous, overhangs, caves, - encr., yellow
<i>Clathrina coriacea</i>	N.B.	intertidal and shallow, - encr., white
<i>Calcaronea</i>		
<i>Sycon raphanus</i>	N.B.	intertidal and shallow, - tube, greyish white
<i>Grantia compressa</i>	N.B.	intertidal, - tube, white
<i>Leuconia johnstoni</i>	N.B.	intertidal to benthic, - encr., white
DEMOSPONGIAE		
<i>Astrophorida</i>		
<i>Pachymatisma johnstoni</i>	N.B.	shallow to benthic, - mass., grey
<i>Geodia cydonium</i>	W.M.	20-40 m, sciaphilous, coralligene, - mass.,
<i>Stelletta dorsigera</i>	W.M.	15-35 m, sciaphilous, coralligene, - mass.,
<i>Stelletta stelleta</i>	W.M.	20-40 m, sciaphilous, coralligene, - mass.,
<i>Stryphnus mucronatus</i>	W.M.	8-35 m, sciaphilous, coralligene, - mass., black
<i>Chondrosia reniformis</i>	W.M.	5-40 m, caves, - mass., grey to white
<i>Hadromerida</i>		
<i>Tethya aurantium</i>	N.B.	intertidal to benthic, - mass., orange
<i>Tethya aurantium</i>	W.M.	10-35 m, sciaphilous, coralligene, - mass., orange
<i>Aaptos papillata</i>	W.M.	2-40 m, sciaphilous, coralligene, - mass., grey, purple, orange, yellow
<i>Cliona celata</i>	N.B.	benthic, - mass., yellow
<i>Cliona viridis</i>	W.M.	5-40 m, sciaphilous, rocky walls, - mass., green to yellow
<i>Axinella</i>		
<i>Axinella dissimilis</i>	N.B.	benthic, - erect, yellow
<i>Axinella polypoides</i>	W.M.	20-40 m, sciaphilous, bottoms, - erect, yellow
<i>Axinella damicornis</i>	W.M.	15-40 m, sciaphilous, rocky walls, caves, - erect, yellow
<i>Axinella verrucosa</i>	W.M.	15-40 m, sciaphilous, rocky walls, - erect, yellow
<i>Acanthella acuta</i>	W.M.	10-25 m, sciaphilous, rocky walls, - erect, orange
<i>Phakellia ventilabrum</i>	N.B.	benthic, - erect, greyish white
<i>Raspailia hispida</i>	N.B.	benthic, - erect, dark brown
<i>Raspailia ramosa</i>	N.B.	benthic, - erect, dark brown
<i>Polymastia mamillaris</i>	N.B.	intertidal and shallow, - encr. with erect processes, yellow
<i>Polymastia robusta</i>	N.B.	benthic, - mass., yellow
<i>Ficulina ficus</i>	N.B.	benthic, - mass., orange
<i>Halichondria</i>		
<i>Halichondria panicea</i>	N.B.	intertidal and shallow, - encr., green to yellow-orange
<i>Halichondria bowerbanki</i>	N.B.	intertidal and shallow, - encr., green to yellow-orange
<i>Hyeniacidon sanguinea</i>	N.B.	intertidal and shallow, - encr., red
<i>Hemimycale columella</i>	N.B.	shallow to benthic, - encr., pink
<i>Hemimycale columella</i>	W.M.	5-40 m, sciaphilous, rocky walls, - encr., pink
<i>Dictyonella incisa</i>	W.M.	20-40 m, sciaphilous, rocky walls, - mass., orange
<i>Reniera fulva</i>	W.M.	sciaphilous, coralligene, - erect, purple
<i>Petrosia ficiformis</i>	W.M.	5-25 m, sciaphilous, overhangs, caves, - mass., purple to white
<i>Topsentia genitrix</i>	W.M.	35 m, sciaphilous, rocky walls, - mass., yellow
<i>Poecilosclerida</i>		
<i>Myxilla rosacea</i>	N.B.	shallow to benthic, - encr., yellow-orange
<i>Anchinoe fictitius</i>	N.B.	shallow to benthic, - encr., red
<i>Pronax plumosum</i>	N.B.	intertidal to benthic, - encr., red
<i>Ophlitaspongia seriata</i>	N.B.	intertidal to benthic, - encr., red
<i>Crella elegans</i>	W.M.	5-40 m, sciaphilous, rocky walls, - encr. or mass., white
<i>Crambe crambe</i>	W.M.	0-20 m, photophilous, rocky walls, - encr., red
<i>Hamigera hamigera</i>	W.M.	0-10 m, photophilous, rocky walls, - encr., pink
<i>Haplosclerida</i>		
<i>Haliclona elegans</i>	N.B.	intertidal to benthic, - erect, greyish
<i>Haliclona indistincta</i>	N.B.	intertidal to shallow, - encr., greyish
<i>Haliclona viscosa</i>	N.B.	benthic, - mass., light brown
<i>Adocia simulans</i>	N.B.	intertidal to benthic, - erect, greyish
<i>Dictyoceratida</i>		
<i>Dysidea fragilis</i>	N.B.	shallow to benthic, - mass., greyish-white
<i>Dysidea tupha</i>	W.M.	20-35 m, sciaphilous, coralligene, - erect, pink-brown
<i>Cacospongia scalaris</i>	W.M.	
<i>Aplysina aerophoba</i>	W.M.	10-35 m, photophilous, rocky walls, - mass., yellow
<i>Aplysina cavernicola</i>	W.M.	1-12 m, sciaphilous, cave, - mass., yellow
<i>Ircinia fasciculata</i>	W.M.	10-25 m, sciaphilous, rocky walls, - mass., black

Table I. – Systematic list of investigated species, with data on their characteristics and their geographical origin. The growth forms of sponges are divided in 4 groups: encrustations (encr.), massive forms (mass.), erect forms (erect) and tube or vase shapes (tube). W.M. = Western Mediterranean sea, N.B. = North Brittany (Channel).

Sponge species	% of dry weight of sponges		Bioassay results			
	A	B	<i>L. reticulatus</i>		<i>E. fluviatilis</i>	
			A	B	A	B
<i>Clathrina clathrus</i>	1.4	1.1	+	-	+	-
<i>Geodia cydonium</i>	0.6	0.2	-	-	-	-
<i>Chondrosia reniformis</i>	0.3	0.2	-	-	++	-
<i>Stelletta dorsigera</i>	2.15	0.75	-	-	+	-
<i>Stelletta stelletta</i>	0.3	0.3	-	-	-	-
<i>Strychnus mucronatus</i>	2.1	2.3	-	-	-	-
<i>Cliona viridis</i>	1.9	0.6	-	++	-	-
<i>Aaptos papillata</i>	0.2	0.7	+	+	+++	-
<i>Tethya aurantium</i>	0.4	0.15	-	++	-	-
<i>Axinella polypoides</i>	1.2	0.2	-	-	-	-
<i>Axinella damicornis</i>	1.4	1.3	-	-	-	-
<i>Axinella verrucosa</i>	1.9	4.2	-	-	-	++
<i>Acanthella acuta</i>	2.2	0.6	++	+	+++	++
<i>Hemimycale columella</i>	7.0	5.0	++	+	+++	-
<i>Dicyonella incisa</i>	2.2	8.9	-	++	+++	++
<i>Reniera fulva</i>	3.5	2.2	-	++	-	-
<i>Petrosia ficiformis</i>	1.0	0.4	-	-	-	-
<i>Topsentia genitrix</i>	0.45	2.4	++	++	+++	+++
<i>Crella elegans</i>	2.4	1.5	-	-	-	-
<i>Crambe crambe</i>	-	-	++	++	+++	+++
<i>Hamigera hamigera</i>	2.1	0.6	+	-	+	++
<i>Dysidea nupha</i>	2.4	0.05	+	+	+++	++
<i>Aplysina aerophoba</i>	2.1	0.3	-	+	-	+
<i>Aplysina cavernicola</i>	3.3	2.5	-	-	-	-
<i>Ircinia fasciculata</i>	2.9	0.1	-	-	-	-
<i>Cacospongia scalaris</i>	0.4	0.5	++	-	+++	-
<i>Clathrina coriacea</i>	1.8	0.4	+	-	-	-
<i>Sycon ciliatum</i>	3.7	0.2	-	-	-	+++
<i>Grantia compressa</i>	1.6	1.2	+	-	+++	-
<i>Leuconia johnstoni</i>	0.7	0.7	+	-	+++	-
<i>Pachymatisma johnstoni</i>	1.5	0.4	-	++	+++	+++
<i>Tethya aurantium</i>	2.8	0.6	-	-	-	-
<i>Cliona celata</i>	1.2	0.3	-	++	-	+++
<i>Polymastia mamillaris</i>	1.6	1.1	+	-	+++	+++
<i>Polymastia robusta</i>	4.1	4.5	-	-	++	++
<i>Ficulina ficus</i>	2.8	0.8	-	-	-	-
<i>Axinella dissimilis</i>	2.7	1.8	-	-	-	-
<i>Phakellia ventilabrum</i>	0.9	0.5	+	+	+++	+++
<i>Raspailia hispida</i>	3.0	0.1	+	-	-	-
<i>Raspailia ramosa</i>	3.3	0.1	-	-	-	-
<i>Halichondria panicea</i>	2.5	2.3	-	-	-	-
<i>Halichondria bowerbanki</i>	n.a.	n.a.	-	-	-	-
<i>Hyeniacion sanguinea</i>	0.6	0.1	-	-	-	-
<i>Hemimycale columella</i>	3.4	0.4	-	-	-	-
<i>Myxilla rosacea</i>	3.7	1.0	-	+	+	++
<i>Anchinoe fictitius</i>	5.7	2.1	-	+	+++	+++
<i>Pronax plumosus</i>	7.6	2.0	-	-	-	-
<i>Ophlitaspongia seriata</i>	2.2	0.9	++	-	-	-
<i>Haliclona elegans</i>	6.2	1.2	-	-	-	-
<i>Haliclona indistincta</i>	2.6	2.0	-	-	-	-
<i>Haliclona viscosa</i>	3.0	0.4	+	-	++	+++
<i>Adocia simulans</i>	3.5	0.2	-	-	++	-
<i>Dysidea fragilis</i>	2.1	0.3	+	-	++	++

n.a. : not available

Table II. - Bioassay results for toxic metabolites obtained from Western Mediterranean sponges. (Upper extract A (dichloromethane), Extract B (dichloromethane/ethanol). For *L. reticulatus*, toxic activity is defined by death of the fish either within 12 h (++) or between 12 and 24 h (+). For *E. fluviatilis*, toxicity is defined by the degree of alteration of cell aggregation and sponge reconstitution. Extracts are referred to as highly toxic (+++), moderately toxic (++) or weakly toxic (+).

before the early aggregation were considered as highly toxic. The extracts of three species; *Chondrosia reniformis* (extract A), *Axinella verrucosa* and *Hamigera hamigera* (extract B) allowed the constitution of aggregates, but the aggregates were unable to settle and degenerated after a few hours. These extracts were considered as moderately toxic.

Extract A of *C. clathrus* and *Stelletta dorsigera*, and extract B of *A. aerophoba* allowed aggregation to occur normally. But despite the fact that the aggregates looked healthy for several days, they never settled or reconstituted organized sponges. 12 species (46 %) were completely non-toxic to *E. fluviatilis*. They were referred to as inactive (-).

The results obtained from both bioassays were in complete agreement for 20 species among the 26 tested. Indeed, 11 species (42 %) were lethal to the fish and the sponge cells, whereas 9 (35 %) were completely inactive. In contrast, 3 species (*Tethya aurantium*, *Cliona viridis*, *Reniera fulva*) were lethal only to the fish and three others (*C. reniformis*, *S. dorsigera*, *A. verrucosa*) only to *E. fluviatilis*.

North Brittany species

27 species which were investigated for toxic activity (Table 1, N.B.) belong to two orders of Calcareaan sponges and seven orders of Demosponges.

Most examined species were non-cryptic and were collected either on pebbly bottoms or on exposed rocky walls. Nevertheless, the four calcareaan sponges tested (*C. coriacea*, *S. ciliatum*, *Grantia compressa*, *Leuconia johnstoni*) and the Demosponge *Pachymatisma johnstoni* were collected in shaded biotopes, under algae or on cave ceilings. Similarly, *Polymastia mamillaris*, growing in the open light appears shaded by a layer of sand.

The ichthyotoxicity and cytotoxicity properties of all the species studied are reported in table II.

13 species (48 %) were found to be toxic to *L. reticulatus*. Extract A of *Ophlitaspongia seriata* and extract B of *P. johnstoni* and *Ciona celata* killing the fish within twelve hours were referred to as highly toxic. Extracts A and/or B obtained from the 10 other species *Phakellia ventilabrum*, (extract A and B), *C. coriacea*, *Grantia compressa*, *L. johnstoni*, *P. mamillaris*, *Raspailia hispida*, *Haliclona viscosa*, *Dysidea fragilis* (extract A), *Myxilla rosacea* and *Anchinoe fictitius* (extract B) were lethal to the fish after more than 20 h.

Finally, 14 species (52 %), one calcareaan sponge and 13 Demosponges were non-toxic at the concentration tested (50 mg/l).

Extracts of 13 species modified the pattern of aggregation settlement and sponge reconstitution of *E. fluviatilis* cell suspensions.

Extracts A and B of *P. johnstoni*, *P. mamillaris*, *Phakellia ventilabrum*, *Anchinoe fictitus*, extract A of *G. compressa*, *L. johnstoni* and extract B of *S. ciliatum* and *C. celata* that killed the cell suspensions of *E. fluviatilis* within 2 h were considered as highly toxic.

Extracts A and B of *Polymastia robusta*, extract A of *Haliclona indistincta*, *H. viscosa* and *adocia simulans*, extract B of *Myxilla rosacea* and *Dysidea fragilis*, that allowed cell aggregation only, were referred to as moderately toxic. Extract A of *M. rosacea* permitted aggregation to occur normally. The aggregates looked healthy for several days but they never settled.

Both extracts A and B of 14 species, one calcarean and thirteen Demosponges appeared to be non-toxic.

Comparing the results obtained from both bioassays, it appeared that for 21 species among the 17 screened for the North Brittany coast, the results are in complete agreement. 10 species (37 %) appeared to be toxic both to *L. reticulatus* and *E. fluviatilis*, whereas, 11 (41 %) were completely inactive in the two tests. In contrast, 3 species (*C. coriacea*, *Raspailia hispida*, *Ophlitaspongia seriata*) were found to be lethal only to the fish and three others (*S. ciliatum*, *P. robusta*, *Adocia simulans*) were toxic only to the sponge.

DISCUSSION

Twenty-six sponge species collected along the Western Mediterranean sea coast and 27 species from North Brittany have been screened for toxic metabolites by two different bioassays, one using a vertebrate organism (ichthyotoxicity test), the other using an invertebrate cell suspension (cytotoxicity test). The measurement of viability of *L. reticulatus* in presence of sponge extracts allows an easy detection of ichthyotoxic activity. The second screening method is based on the analysis of reactions of isolated cells obtained from mechanical dissociation of the freshwater sponge *E. fluviatilis*. This new biological test allows to work at the cellular level in standardized conditions. It is easy to perform and since it requires few quantities of extracts, it allows to multiply the number of experiments. Repetitive experiments with the same sponge extract demonstrate that the test is qualitatively sensitive and reliable.

For the sponges tested in the present work, it is worth mentioning that few differences have been detected between the results obtained from both bioassays. Indeed, the degree of similarity reaches 60 % for the North Brittany species and 65 % for the Western Mediterranean sea species. These results suggest that the observed toxicity is not aimed at a particular organism but could re-

fect a more general biocidal activity required for an all-directional defense.

It has been demonstrated by Bakus and Green (1974) that the percentage of ichthyotoxic species is decreasing with increasing latitude. The high percentage of toxic species we found along the European coasts was quite unexpected. Indeed, in their screening along the West American coast, at a latitude corresponding to that of North Brittany, Bakus and Green (1974) only found 9 % of ichthyotoxic sponge species, whereas we obtained ichthyotoxic extracts from 48 % of the species tested.

A comparison of our screening results (table II) with the systematic classification provided in table I shows that toxic activity is found in Calcarean sponges and all orders of Demosponges.

For the species studied, no correlation between toxicity and either depth or microhabitat has been observed. The incidence of toxic openly exposed sponge species was not found to be higher than the incidence of toxic cryptic species, e.g. among the three Mediterranean photophilous species, *Crambe crambe* is highly toxic, *Hamigera hamigera* moderately toxic, and *Aplysina aerophoba* non toxic at all. Our observations restricted to temperate zone species differ from those made in coral reefs by Green (1977) and Bakus (1981) who reported that the most common exposed sponges prove to be highly toxic to fish. This discrepancy may be explained by the increased species diversity in tropical shallow water fishes, resulting in a more intense food competition and hence the natural selection of chemically protected species.

No relationship was found either between toxicity and morphological characteristics of sponges like growth form or color. Among the four most ichthyotoxic species, one is grey, another yellow, a third red and the last brown. Similarly, all kinds of color were observed in non-toxic species. Absence of aposematic color in toxic sponges has also been reported for Caribbean species (Bakus and Thun, 1978).

The toxicity tests described in this paper allowed us to select a series of sponge species for chemical examination. This led to the isolation and structure determination of several new toxic metabolites, e.g., sesquiterpene isonitriles from *A. acuta* (Braekman *et al.*, 1987), indole derivatives from *T. genitrix* (Bartik *et al.*, 1987, Braekman *et al.*, 1989) and a polyoxygenated steroid from *D. tupha* (Braekman *et al.*, 1988).

It is suggested that sponge toxic substances could be multipurpose defensive weapons whose broad spectrum of bioactivities may have been selected for by the diversity of predators and competitors they have to face.

ACKNOWLEDGEMENTS : This study was supported by grants from the FRFC (n 2.451585) and

the «Ministère de l'Emploi et du Travail» (CST. 20564). The authors are indebted to Prof. J. Soyer, director of the Arago Laboratoire (Banyuls-sur-Mer, France), and to Prof. P. Lasserre, director of the Roscoff Marine Station (Brittany, France) for provision of laboratory facilities and services. They gratefully acknowledge the competent assistance given by the Laboratoire Arago's professional divers, J. Mabit and G. Boyer. They want to thank Dr. N. Boury-Esnault for helpful discussions on sponge taxonomy.

REFERENCE

- ALBERICCI M., J.C. BRAEKMAN, D. DALOZE, B. TURSCH, 1982. The chemistry of three norsesterterpene peroxides from the sponge *Sigmosceptrella laevis*. *Tetrahedron* **38** : 1881-1890.
- AMADE Ph., D. PESANDO, L. CHEVOLOT, 1982. Antimicrobial activities of marine sponges from French Polynesia and Brittany. *Mar. Biol.* **70** : 223-228.
- BAKUS G.J., 1981. Chemical defense mechanisms on the Great barrier reef, Australia. *Science* **211** : 497-499.
- BAKUS G.J., G. GREEN, 1974. Toxicity in sponges and holothurians : a geographic pattern. *Science* **185** : 951-953.
- BAKUS G.J., M.A. THUN, 1978. Bioassays on the toxicity of Caribbean sponges. In : *Biologie des spongiaires*. Coll. Int. CNRS, 291 : 417-422. Levi C. and Boury-Esnault N. eds.
- BARTIK K., J.C. BRAEKMAN, D. DALOZE, C. STOLLER, J. HUYSECOM, G. VAN DE VYVER, R. OTTINGER, 1987. Topsentins, new toxic bis-indole alkaloids from the marine sponge *Topsentia genitrix*. *Can. J. Chem.* **65** : 2118-2121.
- BERGQUIST P.R., J.J. BEDFORD, 1978. The incidence of antibacterial activity in Marine Demospongiae, systematic and geographic considerations. *Mar. Biol.* **46** : 215-221.
- BOROJEVIC R., L. CABIOCH, C. LEVI, 1968. Inventaire de la faune marine de Roscoff. Spongiaires.
- BOURY-ESNAULT N., 1971. Spongiaires de la zone rocheuse littorale de Banyuls sur mer. I. Ecologie et Répartition. *Vie Milieu* **22** : 159-191. II. Systématique. *Vie Milieu* **22** : 287-350.
- BRAEKMAN J.C., D. DALOZE, F. DENEUBOURG, J. HUYSECOM, G. VAN DE VYVER, 1987. 1-Isocyanaromadendrane, a new isonitrile sesquiterpene from the sponge *Acanthella acuta*. *Bull. Soc. Chim. Belg.* **96** : 539-543.
- BRAEKMAN J.C., D. DALOZE, B. MOUSSIAUX, G. VAN DE VYVER, R. RICCIO, 1988. Cholest-6-en-11b,19-epoxy-3b,5a,8a,9a-tetrol, a novel polyoxygenated steroid from the sponge *Dysidea tupha*. *Bull. Soc. Chim. Belg.* **97** : 293-296.
- BRAEKMAN J.C., D. DALOZE, B. MOUSSIAUX, C. STOLLER, F. DENEUBOURG, 1989. Sponge secondary metabolites : new results. *Pure Appl. Chem.* **61** : 509-512.
- CABIOCH L., 1968. Contribution à la connaissance de la faune des spongiaires de la Manche Occidentale. Demosponges de la région de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.* **9** : 211-246.
- FAULKNER D.J., 1984. Marine natural products : metabolites of marine invertebrates. *Natural Products Reports*, **1** : 551-598.
- GREEN G., 1977. Ecology of toxicity in marine sponges. *Mar. Biol.* **40** : 207-215.
- GROWEISS A., U. SHMUELI, Y. KASHMAN, 1983. Marine toxins of *Latrunculia magnifica*. *J. Org. Chem.* **48** : 3512-3516.
- JACKSON J.B.C., L.W. BUSS, 1975. Allelopathy and spatial competition among coral reef invertebrates. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **72** : 5160-5163.
- RASMONT R., 1961. Une technique de culture des éponges d'eau douce en milieu contrôlé. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.* **91** : 147-156.
- SULLIVAN B., D.J. FAULKNER, L. WEBB, 1983. Siphonodictidine, a metabolite of the burrowing sponge *Siphonodictyon* sp. that inhibits coral growth. *Science* **221** : 1175-1176.
- THOMPSON J.E., R.P. WALKER, D.J. FAULKNER, 1985. Screening and bioassays for biologically-active substances from forty marine sponge species from San Diego, California, USA. *Mar. Biol.* **88** : 11-22.
- THOMPSON J.E., 1985. Exudation of biologically-active metabolites in the sponge *Aplysina fistularis*. I. Biological evidence. *Mar. Biol.* **88** : 23-26.
- VAN DE VYVER G., 1970. La non-confluence intraspécifique chez les spongiaires et la notion d'individu. *Ann. Embryol. Morph.* **3** : 251-262.
- VAN DE VYVER G., 1975. Phenomena of cellular recognition in sponges. *Curr. Top. Dev. Biol.* **10** : 123-140.
- WALKER R.P., J.E. THOMPSON, D.J. FAULKNER, 1985. Exudation of biologically-active metabolites in the sponge *Aplysina fistularis*. II. Chemical evidence. *Mar. Biol.* **88** : 27-32.

Reçu le 14 octobre 1988; received October 14, 1988

Accepté le 29 mai 1989; accepted May 29, 1989

PRELIMINARY NOTE ON THE GENETIC ISOLATION OF *CIONA* SPECIES (ASCIDIACEA, UROCHORDATA)

C. LAMBERT⁽¹⁾, F. LAFARGUE⁽²⁾ and G. LAMBERT⁽¹⁾

⁽¹⁾ Biology Dept. California State University, Fullerton, California 92634, USA

⁽²⁾ Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire Arago, UA 117 CNRS, Banyuls-sur-Mer, France

CIONA SPECIES
ASCIDIACEA
CROSSES
GENETICS

ABSTRACT – *Ciona intestinalis* is a solitary ascidian found in virtually all seas of the world. *C. savignyi*, originally described from Japanese seas is now also found in Long Beach and Los Angeles Harbors (California, USA). *C. edwardsi* and *C. roulei* are presently known from the Mediterranean Sea where they occur at deeper depths than *C. intestinalis*. We have removed sperm and eggs from *C. intestinalis* and *C. savignyi* collected from Long Beach Harbor and attempted heterologous and homologous fertilizations (homologous fertilizations used sperm and eggs from different individuals). Normal development was obtained from the homologous crosses but none of the eggs cleaved from the heterologous crosses in either direction. Similar crosses were attempted with *C. intestinalis*, *C. edwardsi* and *C. roulei* collected from the Mediterranean near Banyuls-sur-Mer (France). All of the homologous fertilizations resulted in normal cleavage but none of the six possible heterologous fertilizations resulted in cleavage except *C. intestinalis* sperm crossed with *C. roulei* eggs. The reciprocal cross failed to develop. From these studies we conclude that these species of *Ciona* are genetically isolated where they co-occur.

ESPÈCES DE *CIONA*
ASCIDIACEA
CROISEMENTS
GÉNÉTIQUE

RÉSUMÉ – *Ciona intestinalis* est une Ascidie solitaire qui vit dans pratiquement toutes les mers du monde. *C. savignyi*, originellement décrite des mers japonaises se rencontre actuellement aussi dans les ports de Long Beach et de Los Angeles (California, USA). *C. edwardsi* et *C. roulei* sont actuellement connues de la mer Méditerranée où elles apparaissent à des profondeurs supérieures à celles de *C. intestinalis*. Nous avons recueilli le sperme et les oeufs de *C. intestinalis* et *C. savignyi* récoltés dans le port de Long Beach, et tenté de réaliser des fécondations hétérologues et homologues (pour les fécondations homologues nous avons utilisé le sperme et les oeufs de différents individus). Les croisements homologues ont donné un développement normal chez les deux espèces dans l'une et l'autre direction. Des croisements similaires ont été tentés avec *C. intestinalis*, *C. edwardsi* et *C. roulei* récoltés en Méditerranée dans la région de Banyuls-sur-mer (France). Toutes les fécondations homologues ont donné des segmentations normales mais aucune des six fécondations hétérologues possibles n'a donné de divisions, excepté le sperme de *C. intestinalis* croisé avec les oeufs de *C. roulei*. Le croisement réciproque n'a pas été suivi de développement. Nous concluons de ces études que ces espèces de *Ciona* sont génétiquement isolées là où elles vivent conjointement.

INTRODUCTION

Ciona is a genus of large conspicuous solitary ascidians which while of global distribution contains only a few species. Opinions concerning speciation in this wide-spread genus have varied through time. *C. intestinalis* (Linné, 1767) is found in virtually all the seas of the world and has been widely used in physiological and

developmental research. In the Mediterranean *C. intestinalis* is widely distributed. *C. roulei* Lahille, 1890 is rarer but clearly distinguishable on morphological grounds (Harant and Vernières, 1933). *C. edwardsi* (Roule, 1886), originally described from the Mediterranean, was synonymized with *C. intestinalis* (Harant and Vernières, 1933) but subsequently shown to be a distinct species based upon the structure of the branchial basket and very large egg size (Copello, Devos and Lafargue,

1981). All three species can be collected from the Mediterranean in the region around Banyuls-sur-Mer, France (Fiala-Médioni, 1974). *Ciona intestinalis* is generally found at shallower depths than *C. roulei* and *C. edwardsi*.

In addition to the ubiquitous *C. intestinalis*, Japanese waters also contain dense populations of *C. savignyi* Herdman, 1882 (Hoshino and Nishikawa, 1985). In their reconsideration of the genus Hoshino and Nishikawa (1985) concluded that *C. edwardsi* was indistinguishable from *C. intestinalis* and suggested that *C. intestinalis* and *C. savignyi* were the only species present in temperate onshore waters of the world. We have now found that *C. savignyi* co-exists with *C. intestinalis* in Long Beach Harbor, California. Hybridization was attempted between the California species and also between the Mediterranean species. The preliminary evidence from these *in vitro* studies shows that all of the species are genetically isolated where they co-occur. Based on this evidence we suggest that there are actually a total of four *Ciona* species found in temperate near shore habitats.

MATERIALS AND METHODS

C. intestinalis and *C. savignyi* were collected from floating docks in Long Beach (Los Angeles County, California) and held at 15 °C until used. *C. intestinalis*, *C. edwardsi* and *C. roulei* were collected in the Mediterranean Sea by SCUBA near the Laboratoire Arago in Banyuls-sur-Mer, France. Eggs and sperm were removed from the gonoducts by dissection and the eggs washed several times in filtered sea water. Sperm were stored «dry» on ice until diluted just before use. Fertilizations were performed at 23 °C using heterologous and homologous inseminations using gametes from two different individuals. Development was assessed at 50 minutes when homologously fertilized controls had divided.

RESULTS

California Species

The eggs of the two species are similar in size and morphology. Neither the *C. intestinalis* sperm x *C. savignyi* eggs nor *C. savignyi* sperm x *C. intestinalis* eggs resulted in cleavage, although homologous fertilizations between two individuals yielded essentially 100 % normal development.

Mediterranean Species

The eggs of *C. intestinalis* and *C. roulei* are quite similar in appearance and about half the diameter of *C. edwardsi* eggs which are about 200 µm in diameter exclusive of the vitelline coat (chorion). Furthermore the follicle cells of *C. edwardsi* eggs have up to 6 birefringent bodies while the other 3 species each have only a single birefringent body. All of the homologous inseminations gave high proportions of normal two cell stages. All heterologous crosses yielded no hybrids except *C. intestinalis* sperm x *C. roulei* eggs, which developed into normal appearing tadpoles. The reciprocal cross failed to fertilize.

DISCUSSION

Most ascidian species have effective barriers to interspecific hybridization at the level of the vitelline coat (Minganti, 1959; 1974). However, *Corella inflata* and *C. willmeriana* can be hybridized easily in both directions in the laboratory with no morphological intermediates being found in nature where the two species co-occur (Lambert, Lambert and Abbott 1981). Thus the fact that two species can be hybridized in the laboratory does not necessarily place them in the same species. The situation is different in the converse; demonstrated interspecific sterility in the laboratory constitutes excellent evidence that one is dealing with distinct species. In the hybridization experiments reported here we support the conclusion that *C. intestinalis* and *C. savignyi* are distinct species as reported by Hoshino and Nishikawa based upon morphological grounds (1985). We disagree with their not distinguishing *C. edwardsi* from *C. intestinalis* on the basis of both possessing the endostylar appendage. The fact that this structure is missing in *C. savignyi* does not mean that all *Ciona* with it are *C. intestinalis*. Also, in addition to the hybridization data, these two species have been distinguished by branchial basket structure and egg size (Copello, Devos and Lafargue, 1981) as well as the differences in follicle cell morphology in this report.

The failure of *C. roulei* sperm to fertilize *C. intestinalis* and *C. edwardsi* eggs also argues for discrimination of this species from the other two. That *C. intestinalis* sperm could fertilize *C. roulei* eggs while not being able to fertilize those of *C. edwardsi* may indicate that *C. roulei* and *C. intestinalis* diverged more recently than the other species pair.

Although the experiments reported here are limited in scope and need many more replicates, they clearly show that genetic isolation is well developed between these species. This study

clearly supports the concept of four species of *Ciona* in temperate shallow seas and serves as a starting point for a more extensive study including morphology and behavior of the larvae as well as physiological differences in the adults.

ACKNOWLEDGEMENTS: We are grateful to Dr. M. Wahl for assistance in collecting and valuable suggestions; M. J. Mabit, G. Boyer and the other fishermen and staff of the Laboratoire Arago have our thanks for help in collecting and in providing a congenial place where the work could be carried out. We thank Dr. T. Nishikawa for confirming our identification of *C. savignyi* and K. Kotzan for help in the collection and hybridization studies of this species in California.

BIBLIOGRAPHIE

COPELLO M., L. DEVOS et F. LAFARGUE, 1981.
Ciona edwardsi (Roule, 1886) espèce littorale de

Méditerranée distincte de *Ciona intestinalis* Linné, 1767. *Vie Milieu* **31** : 243-253.

FIALA-MEDIONI A., 1974. Ascidies du benthos rocheux de Banyuls-sur-Mer. Inventaire faunistique et notes écologiques. *Vie Milieu* **24** : 193-207.

HARANT H. and P. VERNIERES, 1933. Tuniciers. Faune de France **27** : 1-93.

HOSHINO Z. and T. NISHIKAWA, 1985. Taxonomic studies of *Ciona intestinalis* L. and its allies. *Publ. Seto Mar. Biol. Lab.* **30** : 61-79.

LAMBERT G., C. LAMBERT and D. ABBOTT, 1981. *Corella* species in the American Pacific Northwest: distinction of *C. inflata* Huntsman, 1912 from *C. willmeriana* Herdman, 1898 (Asciacea, Phlebobranchiata). *Can. J. Zool.* **59** : 1493-1504.

MINGANTI A., 1959. Lo sviluppo embrionale il comportamento dei cromosomi in ibridi tra 5 specie di Ascidi. *Acta Embryol. Morphol. Exptl.* **2** : 269-301.

MINGANTI A., 1974. Hybrid larvae between *Ascidia callosa* Stimpson and *Ascidia paratropa* (Huntsman). *Acta Embriol. Exptl.* **1** : 43-50.

Reçu le 29 mai 1989; received May 29, 1989

Accepté le 3 septembre 1990; accepted September 3, 1990

L'HISTOIRE DE LA CONNAISSANCE DU COMPORTEMENT ANIMAL DES ORIGINES A NOS JOURS

COLLOQUE INTERNATIONAL

*Université de Liège-Belgique
11-14 mars 1992*

Le colloque a pour but de mettre en évidence :

- les indices qui témoignent, depuis les périodes les plus reculées jusqu'au temps présent, de l'attention portée par l'homme, de manière empirique ou systématique selon les cas, au comportement des animaux;
- les aspects qui ont été, les premiers, approfondis;
- les motivations qui ont orienté l'observation et l'étude;
- les méthodes et moyens mis en oeuvre pour réaliser l'une et l'autre;

- les conséquences qui ont résulté de ces approches tant pour la genèse, le développement et les orientations de l'éthologie et de la psychologie animale à l'époque contemporaine que pour les conceptions générales des rapports entre l'homme et l'animal et leur évolution actuelle.

Communications orales et affichées.

Publication des actes : volume 3 des « Colloques d'histoire des connaissances zoologiques »

Date limite de dépôt des résumés : Février 1991.

11th INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON CHIRONOMIDAE 12-14 August 1991

*Amsterdam
THE NETHERLANDS*

The Symposium will cover the whole field of research on Chironomidae. Contributions will be expected to span the following range of subjects :

1. Ecology
2. Environmental changes : pollution, water quality and ecotoxicology
3. Physiology and Biochemistry
4. Taxonomy and Systematics.

The programme includes an invited lecture (Thienemann lecture), contributed papers and posters.

Proceedings will be published after the Symposium.

Congress Management :
Conference office
University of Amsterdam
Spin 21
1011 WX AMSTERDAM

The Netherlands

VARIATION INTRASPECIFIQUE DES PARAGNATHES CHEZ *NEREIS DIVERSICOLOR* (ANNELIDES, POLYCHETES) DE L'ATLANTIQUE NORD-EST

*Intra-species variation of paragnaths in Nereis diversicolor
(Annelida, Polychaeta) from North-East Atlantic*

P. GILLET

Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie marine
Institut de Recherche Fondamentale et Appliquée
3, place A. Leroy, 49008 Angers Cedex 01, France

POLYCHÈTES
NEREIS DIVERSICOLOR
VARIATION INTRA-SPECIFIQUE
PARAGNATHES

RÉSUMÉ – Les variations du nombre de paragnathes ont été examinées chez des populations de *Nereis diversicolor* O.F. Müller en provenance de l'estuaire du Bou Regreg (Maroc), de la Ria d'Alvor et de la lagune d'Obidos (Portugal), de la Gironde et de la Loire (France). L'étude portant sur plus de 4.000 spécimens met en évidence trois types de distribution des paragnathes selon l'estuaire considéré. De plus, un gradient croissant de la variabilité est observé du Maroc jusqu'en Scandinavie affectant tous les secteurs de la trompe. Les différents types de variation des paragnathes sont discutés.

POLYCHAETES
NEREIS DIVERSICOLOR
INTRA-SPECIES VARIATION
PARAGNATHS

ABSTRACT – Variations in paragnath number have been investigated in populations of *Nereis diversicolor* O.F. Müller from the estuary of Bou Regreg (Morocco), the Ria of Alvor and lagoon of Obidos (Portugal), Gironde and Loire estuaries (France). This work, based on 4.000 specimens shows three types of paragnaths distribution in relation to the estuary. A gradient of intra-species variation is observed from Morocco to Scandinavia for all groups of paragnaths on the proboscis. Patterns of paragnath variation are discussed.

INTRODUCTION

Les Annélides Polychètes de la famille des Nereidae à laquelle appartient *Nereis diversicolor* O.F. Müller portent à la surface de la trompe des petites dents chitinisées, les paragnathes. Les variations très fréquentes de leur nombre furent étudiées par Smith (1958), puis Muus (1967) dans les estuaires et lagons danois Cognetti-Varriale (1973) qui avait étudié une population des eaux saumâtres de Livourne.; Barnes et Head (1977), Barnes (1978) en Angleterre et Gillet (1986, 1987) au Maroc. Des études comparatives de plusieurs espèces du genre *Nereis* réalisées en U.R.S.S. (Khlebovich *et al.*, 1980, 1983).

Malgré ces travaux, aucune étude ne permettait d'envisager l'évolution de la distribution des paragnathes. *Nereis diversicolor* fut choisie en raison de sa large répartition géographique du Maroc à

la Scandinavie et de son caractère d'espèce estuarienne euryèce. Les estuaires et lagunes de la côte atlantique constituent des écosystèmes refuges pour l'espèce qui n'a pas une distribution continue mais en « oasis » formant des isolats avec deux barrières géographiques possibles : le Déroit de Gibraltar séparant les populations nord-africaines des populations européennes et la Manche isolant les populations anglo-saxonnes (fig. 1).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Choix des sites

L'estuaire de l'Oued Bou Regreg, situé entre Rabat et Salé, est limité par un barrage à 25 km en amont. Le peuplement à *Nereis diversicolor*

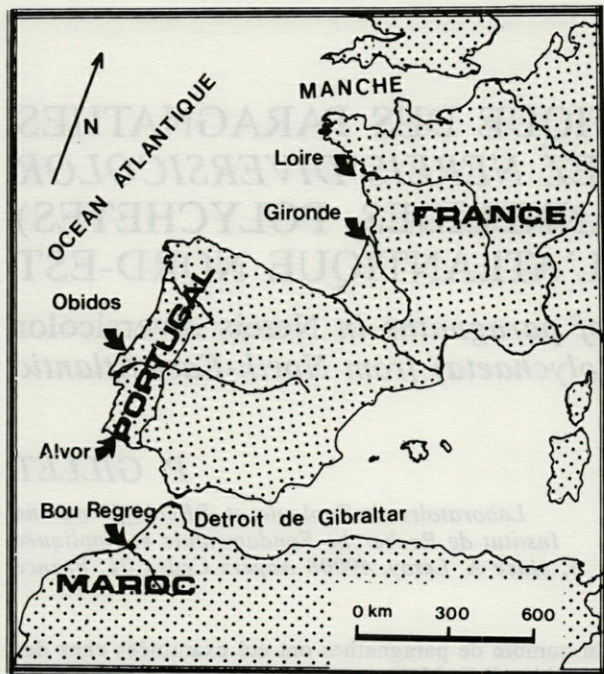


Fig. 1. - Carte des sites de prélèvement de *Nereis diversicolor*.

Map of sampling sites of *Nereis diversicolor*.

s'étend approximativement sur les 20 premiers km. 4 stations ont été retenues : la station 1 à l'embouchure de l'estuaire (Oudaïas, km 1), la station 2 (Douar Doum, km 7), la station 3 (Deux-Iles, km 14,5) et la station 4 avant le confluent avec l'oued Akrech (km 17) (Gillet, 1986, 1987).

Au Portugal, 2 sites ont été choisis : la Ria d'Alvor au sud et la lagune d'Obidos au nord de Lisbonne. Les spécimens de la Ria d'Alvor vivent dans un sable moyen propre à envasé (station 17 et 25) (Quintino *et al.*). Ceux de la lagune d'Obidos ont été récoltés sur un banc sablo-vaseux (stations 57 et 58) (Rodrigues e Quintino, 1985), (Quintino et Gentil, 1987).

Dans l'estuaire de la Gironde, 3 stations ont été retenues : la première dans la partie externe de l'estuaire, la plage des Vallières (km 0), la seconde dans les vasières de Talmont (km 13) et la dernière dans les vasières de Balzan (km 17).

Pour l'estuaire de la Loire, 3 stations ont également été échantillonnées : la station 1 dans la zone externe à St Brévin (plage de sable), la station 2 à Mindin (vasières à *Nereis succinea* et *Nereis diversicolor*) et enfin à Paimboeuf (vasières à *Nereis diversicolor*, km 12).

Tous les spécimens proviennent de prélèvements de 1/16 m² échantillonnés au hasard dans la zone intertidale. Les effectifs se répartissent de la façon suivante :

- Bou Regreg 140 spécimens
- Ria d'Alvor 30 spécimens

- lagune d'Obidos 30 spécimens
- Gironde 105 spécimens
- Loire 105 spécimens

soit au total 410 spécimens représentant plus de 50.000 paragnathes à analyser pour l'étude statistique.

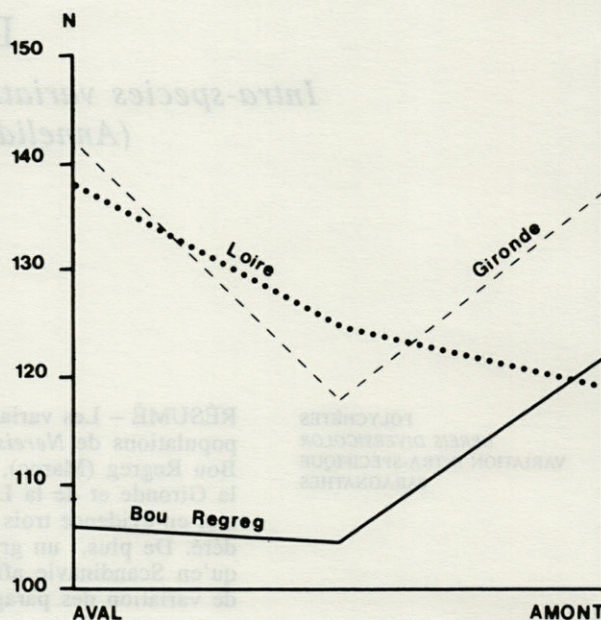


Fig. 2. - Types de distribution de la moyenne du nombre total des paragnathes (Estuaire du Bou Regreg, de la Gironde et de la Loire) chez *Nereis diversicolor*.

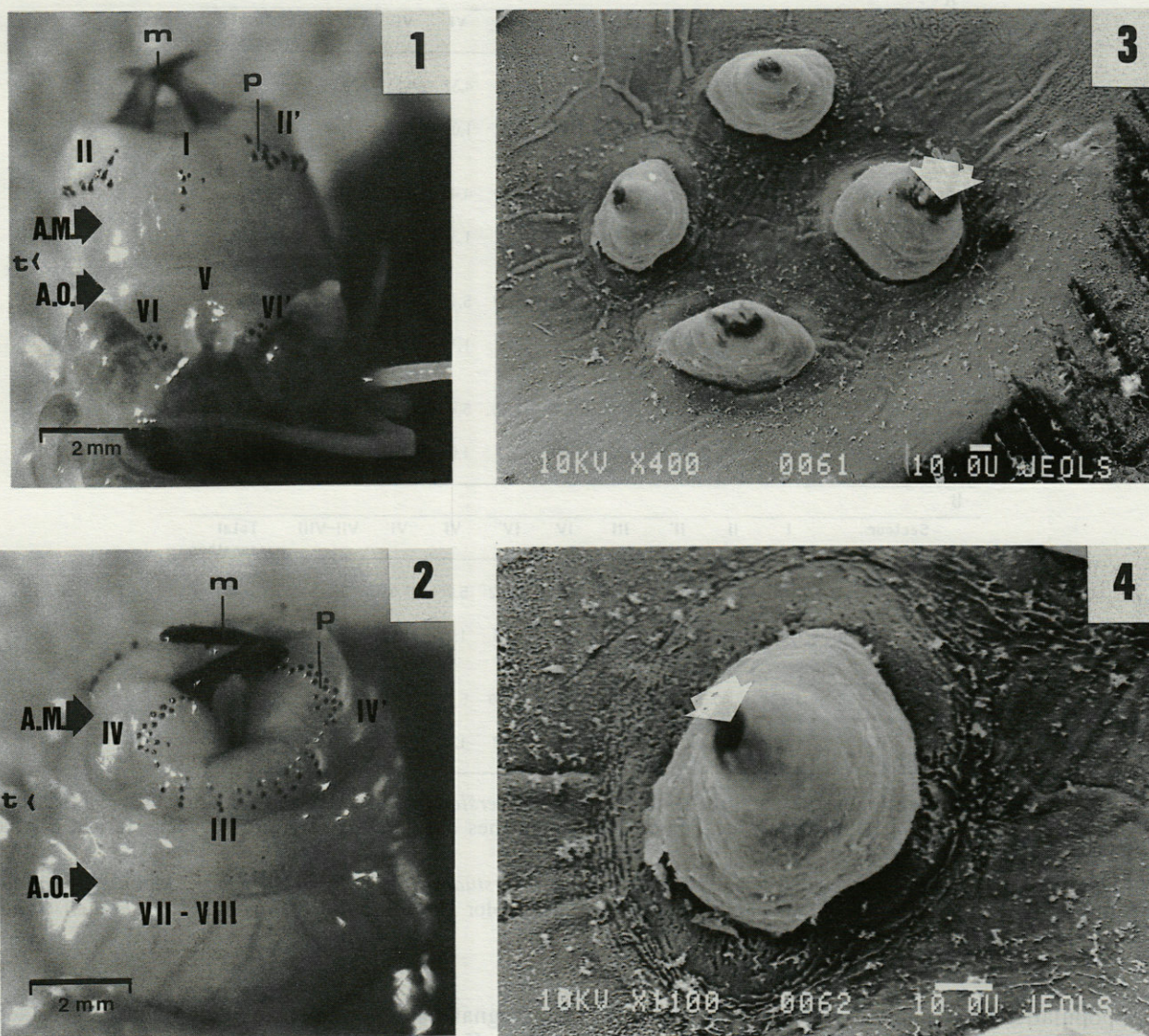
Variation types of mean total number of paragnaths (Estuary of Bou Regreg, Gironde and Loire) on *Nereis diversicolor*.

Distribution des paragnathes (fig. 2)

Les paragnathes répartis à la surface de la trompe sont divisés en 8 secteurs désignés par un chiffre romain. Dorsalement, sur l'anneau maxillaire se trouve le secteur I au centre, les secteurs II (à gauche) et II' (à droite) et sur l'anneau oral le secteur V (sans paragnathe), au centre les secteurs VI (à gauche) et VI' (à droite) (pl. 1.1). Ventralement, sur l'anneau maxillaire sont localisés les secteurs III (au centre), IV (à gauche) et IV' (à droite) et sur l'anneau oral une bande unique formant les secteurs VII et VIII (pl. 1.2). Les secteurs II, II', IV et IV' ont une forme en croissant alors que le secteur III est disposé en trapèze.

Les paragnathes sont de forme conique d'environ 30 à 40 m de hauteur et 45 à 55 m de diamètre à leur base. La plupart présentent des traces d'usure à leur extrémité (indiquées par des flèches, pl. 1.3 et 1.4).

Chaque prélèvement a été tamisé sur tamis de 0,5 mm de vide de maille, spécimens fixés au for-



Pl. I. – Photographies au microscope photonique et au microscope électronique à balayage de *Nereis diversicolor*. 1 – face dorsale : localisation des secteurs I, II, II', V, VI, VI' (x 10). 2 – face ventrale : localisation des secteurs III, IV, IV', VII-VIII (x 10). 3 – Groupe de quatre paragnathes du secteur 1 disposition en losange (x 400). 4 – Morphologie d'un paragnathe avec traces d'usure à l'extrémité (x 1100). A.M. : anneau maxillaire; A.O. : anneau oral. m : mâchoires, p : paragnathes, t : trompe.

Photonic microscope micrographs and scanning electron micrographs of Nereis diversicolor. 1 – dorsal view : groups of paragnaths : I, II, II', V, VI, VI' (x 10). 2 – ventral view : groups of paragnaths : III, IV, IV', VII-VIII (x 10). 3 – Four paragnaths from group I, diamond-shaped (x 400). 4 – Morphology of paragnaths showing wear marks on the end (x 1100). A.M. : maxillary ring, A.O. : pharyngeal ring, m. : jaws, p. : paragnaths, t. : pharynx.

mol à 10 %, trompe dévaginée, le comptage des paragnathes s'effectuant à la loupe binoculaire.

RÉSULTATS

Dans l'estuaire du Bou Regreg, la moyenne du nombre total de paragnathes par individu augmente de l'embouchure vers l'amont 106 (station 1), 105 (station 2), 122 (station 3) et 134 (station

4), soit une augmentation en moyenne de 28 paragnathes (21 %). Le nombre de paragnathes augmente dans tous les secteurs. On note peu de différences entre les secteurs droits et gauches (II – II', IV – IV' et VI – VI'). La variabilité la plus forte est observée au niveau des secteurs III et VII-VIII qui sont les groupes à nombre élevé de paragnathes (tab. IA).

Au Portugal, dans la Ria d'Alvor (145) et la lagune d'Obidos (143) le nombre total de paragnathes est très élevé. L'augmentation par rapport

A			I	II	II'	III	IV	IV'	VI	VI'	VII/VIII	Total
Secteur												paragnathes
Station 1	M		2,29	9,54	9,82	19,54	13,37	13,38	4,37	4,23	29,39	106
	E		0,74	1,86	2,12	2,13	1,77	2,35	1,07	1,22	3,44	10
Station 2	M		1,77	9,83	9,86	20,97	13,40	13,09	4,43	4,60	26,60	105
	E		0,68	2,02	2,21	3,50	2,43	2,23	1,36	1,25	5,04	12
Station 3	M		2,97	12,86	12,71	23,47	14,72	15,37	5,11	5,00	31,46	122
	E		1,44	2,07	2,47	3,62	3,82	3,22	1,19	0,89	4,40	17
Station 4	M		3,26	13,39	12,91	26,17	16,72	17,00	5,43	5,43	34,48	134
	E		1,23	2,23	1,93	2,77	2,29	2,61	1,08	0,96	7,11	9

B			I	II	II'	III	IV	IV'	VI	VI'	VII-VIII	Total
Secteur												paragnathes
Ria de Alvor	M		2,74	14,29	15,17	30,60	21,38	20,52	5,26	5,03	30,19	145
	E		1,11	2,73	2,33	7,21	3,88	4,63	1,27	1,38	5,62	18
Obidos	M		3,05	12,40	12,84	30,50	20,80	30,20	5,75	5,75	32,91	143
	E		1,29	2,36	2,84	4,59	4,02	4,38	1,44	1,60	4,07	17

Tabl. I. – A, Variation du nombre de paragnathes chez *Nereis diversicolor* dans l'estuaire du Bou Regreg (Maroc) : Moyenne, M; Ecart type, E. B, Variation du nombre de paragnathes chez *Nereis diversicolor* dans la Ria d'Alvor et la lagune d'Obidos (Portugal).

A, Variation in paragnath number of *Nereis diversicolor* from the estuary Bou Regreg (Morocco) : Mean M, Standart deviation E. B, Variation in paragnath number of *Nereis diversicolor* from the Ria of Alvor and the lagoon Obidos (Portugal).

aux populations marocaines porte principalement sur les secteurs III (30,50 et 30,60) et IV – IV' (20,20 à 21,38) c'est-à-dire que l'augmentation du nombre de paragnathes est localisée sur la face ventrale de l'anneau maxillaire (tab. IB). Malheureusement, il n'a pas été possible d'envisager les variations du nombre de paragnathes selon la localisation dans les lagunes d'Alvor et d'Obidos.

Dans l'estuaire de la Gironde, le phénomène est différent, puisque cette fois le nombre total de paragnathes le plus élevé est observé à l'embouchure (142). Une baisse a lieu au milieu de l'aire de répartition (118) et le nombre total augmente en amont (137). A l'embouchure, l'augmentation du nombre total de paragnathes de 24 (17 %) est due principalement à l'augmentation du nombre des paragnathes des secteurs VII – VIII (39,50) c'est-à-dire la face ventrale de l'anneau oral (tab. IIA).

Dans l'estuaire de la Loire, les variations du nombre total de paragnathes sont inverses de celles observées dans l'estuaire du Bou Regreg : le nombre total diminue progressivement de l'embouchure vers l'amont 138 à 119, soit 14 % de

paragnathes en moins, principalement dans les secteurs II – II' et IV – IV'. Les secteurs III et VII – VIII ne perdent que peu de paragnathes (tab. II B).

Ainsi, dans les estuaires nous obtenons 3 types de variation du nombre de paragnathes : augmentation vers l'amont dans l'estuaire du Bou Regreg, diminution vers l'amont dans l'estuaire de la Loire et une baisse en milieu d'estuaire pour la Gironde. La Ria d'Alvor et la lagune d'Obidos sont caractérisées par un nombre élevé de paragnathes.

L'augmentation du nombre de paragnathes affecte principalement la face ventrale de la trompe (anneau oral et maxillaire). Aucune variation interne à chaque lagune n'a pu être envisagée.

DISCUSSION

Les variations du nombre de paragnathes affectent tous les secteurs de la trompe. Le nombre total de paragnathes (143 à 145) est très élevé dans les

A											
Secteur		I	II	II'	III	IV	IV'	VI	VI'	VII-VIII	Total paragnathes
Station 1	M	2,60	12,80	12,20	26,10	20,70	19,90	4,00	4,30	39,50	142
	E	1,29	2,93	2,38	3,99	3,84	4,01	0,99	1,47	4,17	16
Station 2	M	1,48	10,06	10,42	22,39	16,45	16,19	3,91	4,03	31,10	118
	E	0,56	3,52	3,10	3,38	4,29	3,23	1,36	1,57	4,03	15
Station 3	M	2,37	13,80	13,50	26,50	19,00	19,90	5,20	5,10	31,40	137
	E	1,31	3,44	3,60	7,13	5,70	5,41	1,65	1,39	3,70	27

B											
Secteur		I	II	II'	III	IV	IV'	VI	VI'	VII-VIII	Total paragnathes
Station 1	M	1,65	12,86	12,57	25,19	17,38	17,62	5,04	4,36	40,96	138
	E	0,81	2,47	2,63	4,45	4,40	4,09	1,11	0,80	8,12	20
Station 2	M	1,49	11,62	11,74	24,38	14,53	15,24	5,09	5,26	34,91	125
	E	0,60	2,40	2,59	4,26	3,97	3,83	1,25	1,17	3,79	15
Station 3	M	1,39	9,91	10,26	23,53	13,83	12,87	4,34	4,34	37,29	119
	E	0,55	1,96	2,24	4,14	3,00	2,90	1,39	1,22	4,98	11

Tabl. II. — A, Variation du nombre de paragnathes chez *Nereis diversicolor* dans l'estuaire de la Gironde (France). B, Variation du nombre de paragnathes chez *Nereis diversicolor* dans l'estuaire de la Loire (France).

A, Variation in paragnath number of *Nereis diversicolor* from the estuary Gironde (France). B, Variation in paragnath number of *Nereis diversicolor* from the estuary Loire (France).

lagunes et comparable pour la lagune d'Obidos et le Ria d'Alvor (moyenne comparable, même écart type). La comparaison des résultats dans les différents estuaires permet en outre de définir 3 types de variation du nombre total des paragnathes.

— variation croissante vers l'amont pour l'estuaire du Bou Regreg (105 à 134 paragnathes)

— variation décroissante vers l'amont pour l'estuaire de la Loire (139 à 119)

— baisse dans la zone moyenne de l'estuaire de la Gironde (142 à l'embouchure, 118 dans la partie moyenne, puis 137 en amont) (fig. 2).

Le nombre de paragnathes du secteur I varie de 0 à 7, le phénotype 0 est absent du Maroc et du Portugal, il apparaît dans l'estuaire de la Gironde. Le phénotype 7 est également absent au Maroc où la variabilité est la plus faible, alors que celle-ci augmente très fortement dans les populations scandinaves où l'on peut trouver jusqu'à 9 paragnathes au secteur I (Muus, 1967). Ceci montre bien l'étendue du polymorphisme de cette espèce où le nombre total de paragnathes varie de 77 à 200, environ 3 fois plus (tab. III). Les causes du polymorphisme, de l'augmentation du nombre des pa-

ragnathes et de la variabilité dans les populations nordiques restent à déterminer.

CONCLUSION

La distribution inversée du nombre total de paragnathes dans les estuaires du Bou Regreg et de la Loire permet d'écarter l'hypothèse selon laquelle le gradient de salinité serait responsable des variations du nombre total des paragnathes. La granulométrie, comme l'avait suggéré Gillet (1987) dans l'estuaire du Bou Regreg, ne semble pas être le seul facteur déterminant. Les variations intraspécifiques ne peuvent s'expliquer par l'influence d'un facteur unique, la réalité, beaucoup plus complexe, fait intervenir différentes stratégies écologiques selon les biotopes considérés, liées aux types sédimentaires, au régime alimentaire et dans une certaine mesure, à la compétition interspécifique. La variation du nombre de paragnathes est progressive et ne montre pas de discontinuités pouvant être imputées à une répartition en isolats ni à la présence de barrières géographiques. En

Localité et auteurs		Secteurs						TOTAL
		I	II - II'	III	IV - IV'	VI	VII - VIII	
Maroc	Bou Regreg	1 - 6	4 - 20	13 - 33	9 - 24	1 - 8	12 - 50	77 - 159
	Ria de Alvor	1 - 5	10 - 21	11 - 44	8 - 31	3 - 9	19 - 51	91 - 175
Portugal	Obidos	1 - 7	7 - 20	21 - 45	13 - 29	2 - 10	20 - 45	106 - 179
		1 - 7	7 - 21	11 - 45	8 - 31	2 - 10	19 - 51	91 - 179
France	Gironde	0 - 7	6 - 22	12 - 45	6 - 35	0 - 8	23 - 51	86 - 200
	Loire	0 - 3	5 - 18	15 - 34	6 - 26	1 - 9	29 - 53	94 - 178
Angleterre	Darnes (1977)	0 - 7	3 - 25	12 - 45	3 - 34	0 - 10	17 - 60	-
	Smith (1958)	0 - 6	4 - 27	12 - 65	8 - 33	1 - 9	24 - 60	-
Scandinavie	Muus (1967)	0 - 9	2 - 35	7 - 48	4 - 40	1 - 12	9 - 72	-
TOTAL		0 - 9	2 - 35	7 - 65	3 - 40	0 - 12	9 - 72	77 - 200

Tabl. III. – Variabilité du nombre des paragnathes du sud de l'aire de répartition (Maroc) au Nord (Scandinavie) de *Nereis diversicolor*.

Variability in paragnath number from the south geographical area (Morocco) to the north (Scandinavia) of *Nereis diversicolor*.

l'état actuel des connaissances, on peut expliquer l'étendue du polymorphisme des populations nordiques comme une réponse adaptative à l'écologie des populations, en particulier la latitude. Kaestner (1967) avait montré que le remplacement des paragnathes était dû aux sécrétions de l'épithélium stomodéal. C'est donc en déterminant les processus biochimiques déclenchant l'activité de ces cellules et par une expérimentation en laboratoire que l'on pourra proposer un mécanisme général des variations intraspécifiques du nombre de paragnathes.

BIBLIOGRAPHIE

- BARNES R.S.K., 1978. Variation in paragnath number of *Nereis diversicolor* in relation to sediment type and salinity regime. *Estuar. cstl. mar. Sci.* **6** : 275-283.
- BARNES R.S.K. and S.N. HEAD, 1977. Variation in paragnath number in some British populations of the estuaire polychaete *Nereis diversicolor*. *Estuar. cstl. mar. Sci.* **5** : 771-781.
- COGNETTI-VARRIALE A.M., 1973. Caractéristiques morphologiques et écologiques d'une population de *Nereis diversicolor* des eaux saumâtres de Livourne. *Cah. Biol. Mar.* **14** : 1-10.
- GILLET P., 1986. Contribution à l'étude des Annélides Polychètes de l'estuaire du Bou Regreg (Maroc). Thèse Doct. Univ. Aix-Marseille III : 1-215.
- GILLET P., 1987. Variation de la distribution des paragnathes chez *Nereis diversicolor* dans l'estuaire du Bou Regreg (Maroc). *Cah. Biol. Mar.* **28** : 481-490.
- KAESTNER A., 1967. Invertebrate Zoology. Levi H.W. and Levi L.R. Ed., New-York, vol. I.
- KHLEBOVICH V.V., A.Y. KOMENDANTOV & G.A. SHKLYAREVICH, 1980. Validité de *Nereis virens*, *N. grandis* et *N. brandti* (Annelida Polychaeta), et variations dans le nombre de leurs paragnathes. *Zool. Zh.* **59** (11) : 1617-1624.
- KHLEBOVICH V.V., A.Y. KOMENDANTOV and L.A. YAKOVISHINA, 1983. Variations du nombre de paragnathes chez *Nereis diversicolor*, *N. japonica* et *N. limnicola*. *Zool. Zh.*, **62** (7) : 1110-1113.
- MUUS B.J., 1967. The fauna of Danish estuaries and lagoons. *Meddr. Dann. Fisk. - og Havunders.* **5** : 1-316.
- QUINTINO V. e F. GENTIL, 1987. Etude faunistique et coenotique de la faune annélienne des lagunes d'Albufeira et Obidos (Portugal). *Cah. Biol. Mar.* **28** : 59-72.
- QUINTINO V., A.M. RODRIGUES e F. GENTIL. Anelidos da Ria de Alvor, Costa Sol de Portugal. Estudo faunístico e cenotico. VIe Symp. Iberico Benthos marino, Canarias (sous presse).
- RODRIGUES A.M. e V. QUINTINO, 1985. Estudo granulométrico e cartographia sedimentos superficiais

da Lagoa de Obidos (Portugal). *Comm. Serv. Geol. Portugal* 71 (2) : 231-242.

SMITH R.I., 1958. On reproductive pattern as a specific characteristic among nereid polychaetes. *Syst. Zool.* 7 : 60-73.

REMERCIEMENTS : Je tiens à remercier particulièrement Victor Quintino (Laboratorio Nacional de Engenharia et Tecnologia Industrial, Sacavem) et

F. Gentil (Station Biologique de Roscoff) pour les spécimens de la Ria d'Alvor et de la lagune d'Obidos ainsi que Ralf Schönebeck de l'Université d'Osnabrück pour son aide lors des comptages.

Reçu le 2 février 1989; received February 2, 1989
Accepté le 27 avril 1989; accepted April 27, 1989

VARIABILITÉ SPATIO-TEMPORELLE DE LA CROISSANCE DES JUVÉNILES DE *SPARUS AURATA* ENTRE LES ZONES LAGUNAIRES ET MARINES DU GOLFE DU LION

Growth spatio-temporal variability of juveniles of sea-bream (Sparus aurata) between lagoonal and sea areas in the south of Lion's Gulf

P. MOSCONI, C. CHAUVET

Laboratoire de Biologie Marine, Université de Perpignan, 66025 Perpignan, France

MÉDITERRANÉE
TÉLÉOSTEENS
JUVÉNILES
CROISSANCE
LAGUNES
SPARUS AURATA

RÉSUMÉ – Ce travail présente la variabilité spatio-temporelle de la croissance des groupes d'âge 0 de la Daurade (*Sparus aurata*) en fonction des sites de nurseries lagunaires et marines. Plusieurs paramètres biologiques sont ponctuellement comparés, au cours de deux années consécutives (1983-1984), entre des échantillons originaires des lagunes de Salses-Leucate, de Bages-Sigean et de Canet, ainsi que du milieu marin voisin. Les résultats montrent : 1) que le facteur de condition ne varie qu'avec les saisons et reste stable d'une année à l'autre et d'un site à un autre. 2) des différences significatives de croissance, en termes de poids et de tailles, entre échantillons des diverses lagunes une même années, ainsi qu'entre ceux d'une même lagune au cours des deux années consécutives.

MEDITERRANEAN SEA
TELEOSTS
JUVENILES
GROWTH
LAGOON
SPARUS AURATA

ABSTRACT – This work deals with growth spatio-temporal variability of the 0-group of sea-bream (*Sparus aurata*) depending on lagoons and sea-nurseries sites. Three biological parameters are punctually compared during two-consecutive years (1983-1984), between samples coming from Salses-Leucate, Bages-Sigean and Canet lagoons, as well as the nearby sea area. These results show : 1) that the condition-factor doesn't fluctuate except with seasons and remains constant from year to year and from site to site. 2) a growth significant differences in terms of weight and size between the several lagoon samples during the same year, as well as the samples of the same lagoon during the two consecutive years.

I. INTRODUCTION

Les pêcheurs du Languedoc et du Roussillon capturent chaque année des Daurades de moins d'un an (G 0) aux sorties des lagunes côtières. D'une année sur l'autre, le nombre de Daurades au kilo (unités de mesure propres aux professionnels de la pêche) varie de 9 à 17 ce qui sous-entend des écarts de poids individuel allant du simple au double, soit de 60 g à 110 g.

Plusieurs auteurs, Mathias et Salvy (1958) à Thau, Audouin (1962) à Thau et à Bages-Sigean, Lasserre et Labourg (1974 a, b) à Arcachon, Lasserre (1976) à Thau, Chauvet (1979, 1981) à Tunis, rapportent l'existence de différences considérables entre les taux de croissance des Daurades dans les divers sites étudiés.

De telles variations, notamment les variations temporelles, contrastent avec la constance présentée par les mêmes paramètres, sur des Poissons de la même espèce et d'âges identiques dans les zones plus méridionales de la Méditerranée. En effet, par exemple, de Heldt (1929, 1943, 1948) à Chauvet (1981, 1986) les jeunes Daurades des deux bassins du lac de Tunis ont présenté chaque année et dans chaque bassin des poids et des tailles identiques, alors qu'entre bassins ces mêmes paramètres ont présenté, pendant plus d'un demi siècle un écart rigoureusement constant (Chauvet, 1986).

Il apparait donc intéressant d'étudier objectivement la variabilité du poids moyen, de la longueur moyenne et du facteur de condition de ces Daurades juvéniles en comparant les valeurs de

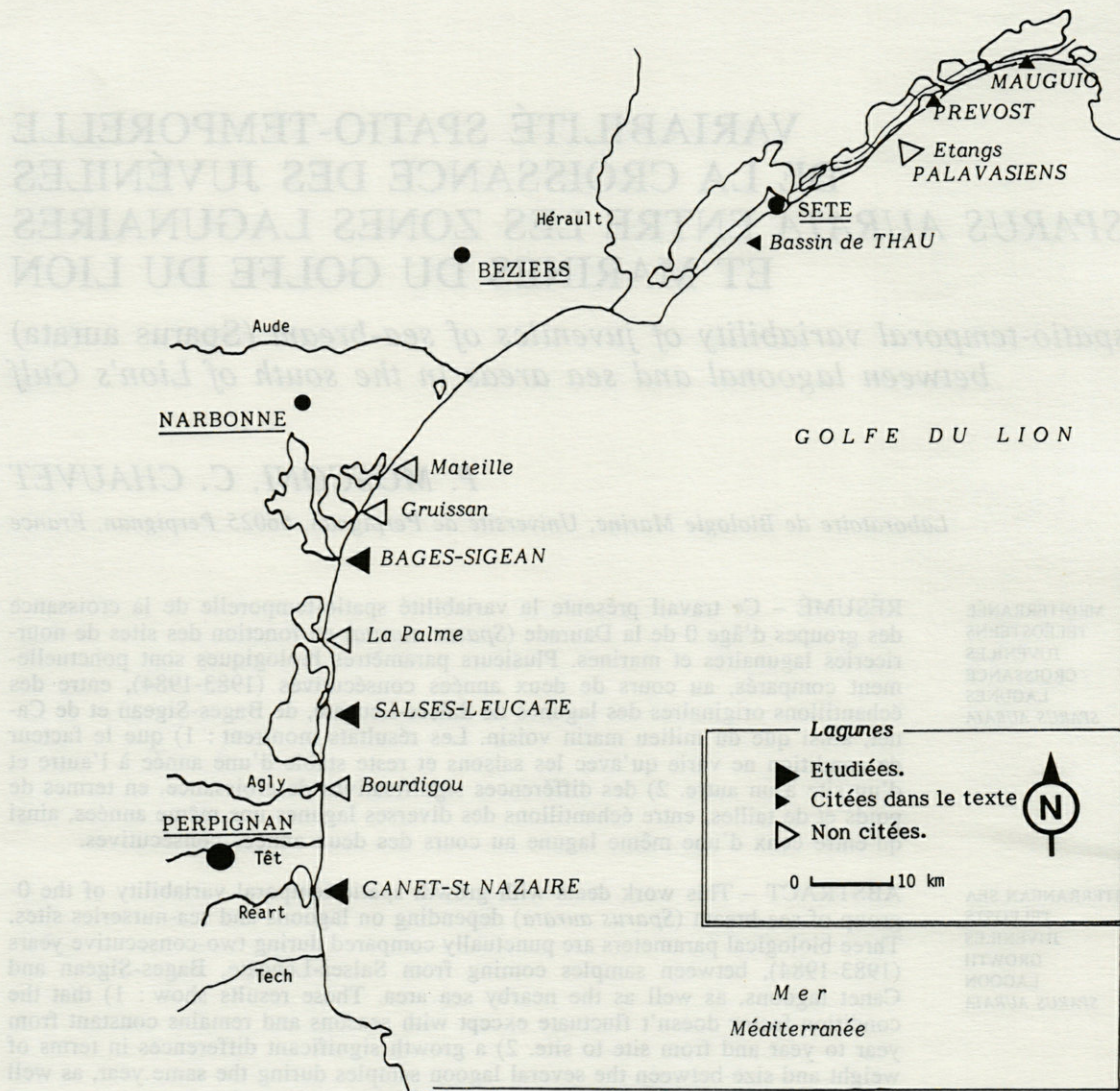


Fig. 1. – Littoral méditerranéen français. Le Golfe du Lion de Cerbère à Mauguio.
Mediterranean french coast. Lion's Gulf from Cerbère to Mauguio.

ces paramètres d'une lagune à une autre, d'une année à l'autre et entre lagunes et mer.

Ce travail porte sur les jeunes Daurades pêchées dans le milieu marin et dans 3 lagunes littorales du Golfe du Lion durant les années 1983 et 1984.

II. MATÉRIELS ET MÉTHODES

II.1 Les sites étudiés

II.1.1 Lagunes

Lagune de Salses-Leucate : Cette lagune est caractérisée par une superficie de 5400 ha, et une profondeur maximale de 3,70 m (Hervé et Bruslé,

1980). L'alimentation en eau douce se fait par les résurgences du système karstique des Corbières et l'alimentation en eau marine par 3 graus permanents. Cette lagune présente un caractère marin très marqué, sa salinité est comprise entre 30 et 38 ‰ (Cambrony, 1983).

Lagune de Bages-Sigean : Plus petite que la précédente (5200 ha) et en moyenne moins profonde, elle communique avec la mer par un seul grau, le chenal de Port la Nouvelle et reçoit, au Sud, les eaux de la Berre. C'est une lagune à tendance hypohaline, au caractère marin peu marqué sa salinité étant comprise entre 10 et 30 ‰ (Quignard et Zaouali, 1980).

Lagune de Canet : Sa superficie est de 520 ha et sa profondeur maximum de 0,90 m. Elle est alimentée en eau douce par le Réart. C'est une la-

gune hypohaline qui communique temporairement avec la mer par le grau des Basses. Sa salinité est comprise entre 7,1 et 28,9 ‰ (Hervé, 1978).

II.1.2. Mer

Les principales zones prospectées ont été les espaces chalutables du littoral roussillonnais de Leucate à Cerbère :

- au large de la côte rocheuse
- aux abords des principaux pointements rocheux
- en face des embouchures de la Têt et du Tech (Fig. 1)

II.2. La Daurade (*Sparus aurata* Linnaeus, 1758)

Les adultes pondent en décembre en mer. Une partie des juvéniles entrent en lagune selon deux modalités successives (Audouin, 1962; Lasserre, 1976; Hervé, 1978; Bourquard, 1985; Chauvet,

1986) : d'abord passivement sous forme de larves entraînées par les eaux marines entrant en lagune, ensuite activement sous forme de juvéniles du groupe O, selon des déplacements anadromes à contre-courant. Par ailleurs, des Poissons de classes d'âge plus élevées pénètrent dans certaines lagunes aux ouvertures aménagées (Chauvet, 1989) comme l'étang de Thau par exemple (Lasserre, 1976).

II.3. Echantillonnage

Dans les étangs, l'échantillonnage fut réalisé à partir des captures de pêcheurs professionnels qui utilisent traditionnellement des trappes à verveux et à partir de captures de pêcheurs de plaisance.

En mer, les pêches ont été effectuées à l'aide de chaluts à grande-ouverture-verticale.

Milieux/saisons	C	Variation	ddl	SCB	CM	F
Salses-Leucate	CO=2,02	entre échantillons	1	0,0080	0,00798	0,14393
Été	C1=2,09	entre observations	11	0,6099	0,05544	Ho accep.
		totale	12	0,6179		
Salses-Leucate	CO=1,86	entre échantillons	1	0,1035	0,10350	6,73740
Hiver	C1=1,93	entre observations	143	2,1968	0,01536	Ho refus.
		totale	144	2,3003		
Mer	CO=1,98	entre échantillons	1	0,0380	0,03800	0,48631
Été	C1=2,04	entre observations	51	3,9851	0,07814	Ho accep.
		totale	52	4,0231		
Mer	CO=1,89	entre échantillons	1	0,0899	0,08990	4,93520
Hiver	C1=2,04	entre observations	70	1,2751	0,01822	Ho refus.
		totale	71	1,3650		

Saisons	Milieu	C	Variations entre	ddl	SCB	CM	F
Été	Salses-Leucate	2,03	entre échantillons	1	0,0136	0,01360	0,17527
Été	Mer	1,98	entre observations	28	2,1726	0,07759	Ho accep.
			totale	29	2,1862		
Hiver	Salses-Leucate	1,86	entre échantillons	1	0,0309	0,03090	2,21160
Hiver	Mer	1,89	entre observations	185	2,5849	0,01390	Ho accep.
			totale	186	2,6156		
Hiver	Mer	1,89	entre échantillons	1	0,1309	0,13090	4,80530
Été	Mer	1,98	entre observations	85	2,3155	0,02720	Ho refus.
			totale	86	2,4464		
Hiver	Salses-Leucate	1,86	entre échantillons	1	0,2736	0,27360	14,34100
Été	Salses-Leucate	2,03	entre observations	128	2,4420	0,01900	Ho refus.
			totale	129	2,7156		

GO (groupe d'âge 0) - G1 (groupe d'âge 1)

C_i facteur de condition (condition factor) des G. d'âge 0

CM carrés moyens. (residual mean squares)

SCB somme des carrés des écarts (error sum of squares)

ddl degré de liberté (degree of freedom)

C_i des G. d'âge 1

Ho Hypothèse d'égalité (equality hypothesis)

Tabl. I. - En haut, analyse de la variance du facteur de condition C selon le critère de taille et le critère composite milieu + saison. En bas, analyse de la variance selon deux critères de classification : (milieu et saison) des coefficients de condition (C) des Daurades du GO.

Upper, two-way condition factor variance analysis : length and yield + saison. Below, two-way condition factor variance analysis : yield and saison for sea bream of a year.

II.4. Méthodologie

Dans un premier temps, les moyennes du coefficient composite de condition (C) ont été comparées par l'analyse de la variance à 2 critères de classification : 1) taille, 2) milieu + saison, $C = 100.W/Lf3$, où W est le poids et Lf la longueur furcale du Poisson.

Par ailleurs, notre échantillonnage comportant également des individus de groupe d'âge I, nous avons montré qu'il est nécessaire d'éliminer les sources de variation dues à la taille. Pour cela les 2 groupes d'individus en provenance d'un même milieu ont été distingués (tabl. I haut). Compte tenu des résultats obtenus sur le facteur taille, les recherches ont porté ensuite sur le test des moyennes de C des individus du groupe O uniquement, en prenant en compte les 2 critères de classification que sont le site et la saison (tabl. I bas).

Chaque année a été divisée en 2 saisons :

- une saison estivale, du 1er mars au 30 septembre
- une saison hivernale, du 1er octobre au 29 février.

La lagune de Salses-Leucate et le milieu marin voisin ont été les sites retenus. Quatre échantillons de Daurades ont été isolés et comparés 2 à 2 : 1) lagune en été, 2) lagune en hiver, 3) mer en été et 4) mer en hiver. Les effectifs des échantillons n'étant pas égaux, cette méthode est préférée à celle qui consiste à pratiquer des tirages au hasard pour égaliser les effectifs et faire une analyse unique à 2 critères de classification.

Enfin, les comparaisons des valeurs moyennes des 3 paramètres mesurés (Lf, W, C) dans plusieurs lagunes (Salses-Leucate, Canet, Bages-Sigean), pour un même groupe d'âge (groupe O), et pour un même mois (octobre), sont faites grâce aux tests classiques t ou F (tabl. II, haut). Puis les écarts entre 2 années successives (1983 et 1984), pour une même lagune (Salses-Leucate), ont également été comparés (tabl. II).

III. RÉSULTATS

III.1. Comparaison des coefficients de condition

III.1.1. : Analyse de la variance en fonction de la taille et du critère composite milieu + saison

L'hypothèse H_0 est l'égalité des moyennes. Pendant l'été, les Daurades des 2 classes de tailles ne présentent pas de différence significative d'emboulement (C). En hiver, par contre, les différences

de condition sont notables et le groupe d'âge I présente les valeurs les plus élevées, à la fois en mer et en lagune (tabl. I).

III.1.2. Analyse de la variance du paramètre C du groupe O en fonction du milieu et de la saison

Compte tenu de ce qui précède on éliminera la variabilité liée à la taille des individus en considérant seule la classe d'âge O.

Les résultats sont résumés dans le tabl. I (bas) où l'hypothèse H_0 est l'égalité des moyennes. La comparaison des moyennes des coefficients de condition, au cours de 2 saisons montre des différences significatives pour un même milieu (étang ou mer). En revanche, la comparaison entre 2 milieux au cours d'une même saison ne montre pas de différence significative.

En ce qui concerne la comparaison lagune-mer, la valeur moyenne du coefficient de condition semble plus élevée en été dans la lagune alors qu'en hiver le coefficient de condition moyen est plus élevé en mer. Ces dernières remarques n'étant, toutefois, pas significativement confortées par les tests paramétriques d'analyse de variances.

III.2. Comparaison des valeurs moyennes des paramètres de W, Lf et C des Daurades de GO dans les 3 lagunes

La comparaison des valeurs moyennes (tabl. II) a été effectuée selon le test t et les résultats sont exprimés dans les tableaux II A, B, C.

La comparaison des échantillons, au cours d'une même année (1984) ne montre pas de différence significative des valeurs moyennes de C entre les trois lagunes. En revanche, si l'on considère la comparaison des valeurs moyennes de la taille et du poids, prise séparément, on observe des différences significatives. Ainsi la croissance, en termes linéaire ou pondéral, est maximale à Canet pendant la période estivale, les différences avec Bages-Sigean ne sont pas significatives et la croissance dans la lagune de Salses-Leucate est plus faible que celle observée dans les 2 lagunes précédentes.

La comparaison des valeurs moyennes de C, dans une même lagune (Salses-Leucate), ne montre pas de différence significative entre 2 années successives (1983 et 1984). Toutefois, les valeurs de taille (Lf) et de poids (W) sont significativement différentes d'une année à l'autre. Ces différences sont de plus grande amplitude sur le plan temporel entre 1983 et 1984, que sur le plan spatial, c'est-à-dire entre celles des 3 lagunes en 1984.

MILIEUX Octobre	Poids (W) g		Longueur (Lf) cm		C	
	moyenne	variance	moyenne	variance	moyenne	variance
Salses-Leucate 1983	77,59	405,77	15,84	1,564	1,914	0,020
Salses-Leucate 1984	49,97	146,35	13,69	1,082	1,912	0,012
Canet 1984	69,39	18,79	15,41	0,305	1,900	0,012
Bages-Sigean 1984	67,77	120,05	15,17	0,383	1,927	0,017

A) Poids (W)	Salses-Leucate 84	Canet 84	Bages-Sigean 84
Salses-Leucate 83	†	†	†
	Salses-Leucate 84	†	†
		Canet 84	=

B) Longueur (Lf)	Salses-Leucate 84	Canet 84	Bages-Sigean 84
Salses-Leucate 83	†	=	†
	Salses-Leucate 84	†	†
		Canet 84	=

C)	Salses-Leucate 84	Canet 84	Bages-Sigean 84
Salses-Leucate 83	=	=	=
	Salses-Leucate 84	=	=
		Canet 84	=

"=" non significativement différents à 95 % "†" significativement différents à 95%
 "= non significant discrepancy at 95% "†" significant discrepancy at 95%

IV. DISCUSSION

L'écart significatif des valeurs de C en fonction de la taille, mis en évidence entre les groupes d'âges 0 et 1, confirme les observations faites à Thau par Lasserre (1976).

Aucune différence significative de condition n'est observable entre les échantillons du groupe 0 de l'étang de Salses-Leucate et du milieu marin avoisinant aussi bien au cours de l'été qu'au cours de l'hiver. Un résultat comparable a également été obtenu par Lasserre (1976) entre l'étang de Thau et la mer pour le même groupe d'âge en automne. Une telle homogénéité des valeurs de C, entre lagune et mer, traduit la similitude de ces 2 grandes lagunes fortement influencées par le milieu marin.

Tabl. II. — En haut valeurs moyennes du poids (W), de la longueur (Lf) et de la condition (C) du groupe d'âge 0 dans les 3 lagunes. En bas, tests de comparaison des moyennes de W, Lf et de C du GO des 3 lagunes.

Upper W, Lf and C (condition factor) mean values of 0 age Group of the three lagoons. Below, comparison of the W, Lf and C mean values of the 0 group in the three lagoons.

En revanche, les différences significatives d'embonpoint notées entre les échantillons du groupe 0 en fonction des saisons soulignent que les juvéniles supportent mal le séjour hivernal en lagune. Ceci est sans doute à rapprocher des conclusions de Chauvet (1986) qui calcule une mortalité naturelle plus élevée en hiver qu'en été dans la lagune de Tunis. Nos observations, sur Salses-Leucate, sont aussi à rapprocher de celles de Cambrony (1983) sur les juvéniles de 2 espèces de Muges (*Liza aurata* et *L. ramada*) de la même lagune et de Rabenevanana (1985) sur les juvéniles de Sars des lagunes de Mauguio et du Prévost (Languedoc).

Les Daurades du groupe 0 des 3 lagunes étudiées montrent, en 1984, des différences significatives de la croissance linéaire et pondérale. De telles variations, en fonction des sites, ont déjà été

signalées chez la Daurade : Audouin (1962), Las-serre (1976), Chauvet (1979 et 1981). Elles sont également connues dans les lagunes méditerranéennes chez d'autres espèces : le Loup, *Dicentrarchus labrax* (Roblin, 1980), l'Athérine, *Atherina boyeri* (Marfin, 1981), les Muges (Cambrony, 1983).

Les différences de croissance entre juvéniles de Daurades vivant dans les lagunes du Roussillon et du Narbonnais pourraient être reliées aux dissemblances que ces milieux présentent sur divers paramètres hydrologiques, bathymétriques et biotiques qui, d'ailleurs, les caractérisent (Quignard et Zaouali 1980). Cette étude souligne, sur un critère supplémentaire, la distinction qui peut être faite entre lagunes saumâtres peu profondes, telles que Canet et Bages-Sigean, et lagunes plus profondes, au caractère marin plus accentué (Hervé et Bruslé, 1980, 1981; Quignard et Zaouali, 1980).

Plus les caractéristiques hydrologiques des lagunes sont voisines de celles de la mer plus les qualités de nourricerie de la lagune sont faibles.

Le critère de dessalure des eaux lagunaires ne justifie cependant pas les différences relevées entre lagunes, puisque des milieux très salés, tels que la lagune égyptienne de Bardawil (Bentuvia, 1979) ou celle de Tunis (Chauvet, 1979), offrent des taux de croissance supérieurs à ceux relevés dans les lagunes du Golfe du Lion.

La température ne justifie pas, non plus, ces différences, puisque les Daurades de la lagune de Venise (Pasquali, 1941) ont des taux de croissance bien supérieurs à ceux des individus des populations lagunaires du Golfe du Lion, du delta de l'Ebre (Suau et Lopez, 1976) et même à celui des Daurades de la lagune des Bibans au sud de la Tunisie (Chauvet, 1981; Lemoalle *et al.*, 1984) ou à celles qui peuplent la lagune de Bardawil.

Quant à la composante trophique, bien qu'elle soit la plus crédible, il est malgré tout difficile de la considérer seule puisque la croissance dans le bassin de Thau, chargé de parcs conchylicoles, est plus faible que dans des lagunes très eutrophes comme Venise et Tunis, mais plus faible, également que dans des lagunes peu eutrophisées comme le lac Mehla en Algérie (Heldt, 1948).

V. CONCLUSION

D'un point de vue fondamental, ce travail confirme le fait que le facteur de condition présente une variabilité dans le temps sous la forme de variations saisonnières avec un maximum en été aussi bien en mer qu'en lagune et cela pour une même classe d'âge. Par ailleurs, un accroissement progressif de l'embonpoint en fonction de

l'âge est à noter au cours des deux premières années de vie. Enfin, ce paramètre ne varie pas d'une année à l'autre. En ce qui concerne la variabilité spatiale du facteur de condition cette étude ne montre aucune différence pour les trois lagunes : Salses-Leucate, Canet, Bages-Sigean.

En revanche, l'analyse parallèle de la croissance du groupe 0 a révélé l'existence d'une variabilité spatio-temporelle des paramètres linéaires et pondéraux. Ceux-ci diffèrent d'une lagune à l'autre au sein d'une même année et d'une année à l'autre, au sein d'un même milieu lagunaire.

De telles variations allourdissent l'étude des lois de croissance et interdisent toute comparaison à partir d'échantillonnages réduits. Un angle de vue trop vaste, englobant une population unique pour le Golfe du Lion se heurterait au fait que les juvéniles se distribuent sur des nourriceries marines ou lagunaires aux effets très différents et qu'en termes de croissance, chaque nourricerie, chaque année, laisse sa trace sur des infracohortes ainsi discriminées. Cependant, l'arrivée de juvéniles sur les sites lagunaires ou marins de nourricerie relevant du hasard, la forme de la distribution des tailles d'une cohorte prise dans son ensemble ne devrait pas s'en trouver modifiée.

BIBLIOGRAPHIE

- AUDOUIN J., 1962. La Daurade de l'étang de Thau, *Chrysophrys aurata* L. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* 26 (1) : 105-126.
- BENTUVIA M., 1973. Studies of the population and fisheries of *Sparus aurata* in the Bardawil lagon. Eastern mediterranean. *Inv. pesq. Barcelone* 43 (1) : 43-67.
- BOURQUARD C., 1985. Structure et mécanismes de mise en place, de maintien et d'évolution des peuplements ichtyiques du Golfe du Lion. Thèse 3^e cycle. Univ. Montpellier, 337 p.
- CAMBRONY M., 1983. Recrutement et biologie des stades juvéniles de Mugilidae dans trois milieux lagunaires du Roussillon et du Narbonnais. Thèse 3^e cycle Univ. Paris VI, 285 p.
- CHAUVET C., 1979. Préliminaire à l'étude de la biologie et de la dynamique du stock tunisien de *Sparus aurata* L. Synopsis de la croissance des groupes d'âges 0, 1, 2. *Bull. Off. Natn. Pêche Tunisie* 3 (2) : 241-253.
- CHAUVET C., 1981. Comparaison de la croissance de huit populations méditerranéennes de la daurade *Sparus aurata* L. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.* Cagliari, Oct. 1980 27 (5) : 107-108.
- CHAUVET C., 1986. Exploitation des poissons en milieu lagunaire méditerranéen. Dynamique du peuplement ichtyologique de la lagune de Tunis et des populations exploitées par des bordigues (muges, loup, daurade). Thèse doct. Etat. Univ. Perpignan, 555 p.

- CHAUVET C., 1989. Modalités de peuplement des lagunes côtières par les poissons immigrants marins. Actes colloque A.F.I.E., Bordeaux, Mai 1987 : 130-142.
- HELDT H., 1929. Le lac de Tunis. Résultats des pêches au filet. *Bull. Stan. Océanogr. Salammbô* 2 (1) : 1-4.
- HELDT H., 1943. Etudes sur le thon, la daurade et les muges. *Bull. Stan Océanogr. Salammbô* 2 (2) : 48 p.
- HELDT H., 1948. Propos fantaisistes sur la daurade et les muges. *Bull. Stan Oceanogr. Salammbô* 5 (1) : 14 p.
- HERVE P., 1978. Ichtyofaunes comparées de deux étangs littoraux du Roussillon : Canet-St Nazaire et Sales-Leucate. Thèse 3^e cycle Univ. Paris VI : 253 p.
- HERVE P. et J. BRUSLE, 1980. L'étang de Salses-Leucate. Ecologie générale et ichtyofaune. *Vie Milieu* 30 (3-4) : 275-283.
- HERVE P. et J. BRUSLE, 1981. L'étang de Canet-St Nazaire (P.O.). Ecologie générale et ichtyofaune. *Vie Milieu* 31 (1) : 17-25.
- LASSERRE G., 1976. Dynamique des populations ichtyologiques lagunaires. Application à *Sparus aurata* L. Thèse doct. Univ. Montpellier : 306 p.
- LASSERRE G. et P.J. LABOURG, 1974 a. Etude comparée de la croissance de la Daurade des régions d'Arcachon et de Sète. *Vie Milieu* 34 (1) : 155-170.
- LASSERRE G. et P.J. LABOURG, 1974 b. Etude comparée de la Daurade des régions d'Arcachon et de Sète. *Vie Milieu* 34 (2) : 357-364.
- LEMOALLE J., G. VIDY et J. FRANC, 1984. Rapport d'étude sur la lagune d'El Bibane. Rapport O.R.S.T.O.M. Ministère Agric. Tunisie : 275 p.
- MARFIN J.P., 1981. Biologie de l'Athérine *Atherina boyeri* Risso 1810 dans trois milieu saumâtre du roussillon. Thèse 3e cycle Univ. Perpignan : 238 p.
- MATHIAS M. et J. SALVY, 1958. La daurade de l'étang de Thau. Rapp. réun. CIESM 14 : 583-589.
- PASQUALI A., 1941. Contributo allo studio dell ermafrodismo e del differenziamento della gonade nell'orata. *Publ. stan Zool. Napoli* 18 (3) : 283-312.
- QUIGNARD J.P. et J. ZAOUALI, 1980. Les lagunes périméditerranéennes. Bibliographie ichtyologique annotée : I les étangs français de Canet à Thau. *Bull. Off. Natn. Pêches Tunisie* 4 (4) : 1-34.
- ROBLIN C., 1980. Etude comparée de la biologie du développement (gonadogenèse, nutrition) du loup *Dicentrarchus labrax* en milieu naturel et en élevage contrôlé. Thèse 3e cycle Univ. Montpellier, 272 p.
- RABENEVANANA M.W., 1985. Les sars du Golfe du Lion. Ecobiologie et pêche. Thèse 3e cycle Univ. Montpellier : 361 p.
- SUAU P. et J. LOPEZ, 1976. Contribucion al estudio de la dorada, *Sparus aurata*. *Inv. Pesq. Barcelone* 40 (1) : 169-199.

Reçu le 10 mars 1989; received March 10, 1989
 Accepté le 24 mai 1989; accepted May 24, 1989

INTROCORNIA (CRUSTACEA : ASCOTHORACIDA : PETRARCIDAE) PARASITIC IN AN AHERMATYPIC CORAL FROM SAINT PAUL ISLAND, INDIAN OCEAN

M.J. GRYGIER

University of the Ryukyus, Sesoko Marine Science Center, Sesoko, Motobu-Cho, Okinawa 905-02, Japan
Current address : 14804 Notley Road, Silver Spring, Maryland, 20905, USA

CRUSTACÉ PARASITE
ASCOTHORACIQUES
PETRARCIDAE
SCLERACTINIAIRES AHERMATYPES
TAXONOMIE
OCÉAN INDIEN

RÉSUMÉ – Deux exemplaires de l'Ascothoracique *Introcornia australis* sp. nov., deuxième espèce connue dans ce genre, ont été découverts dans une galle interne d'une branche du Scléactiniaire *Lophelia pertusa* (L.) draguée à la profondeur de 460-510 m, au large de l'île Saint Paul dans le sud de l'Océan Indien. La nouvelle espèce est décrite et comparée avec *I. conjugans*, espèce japonaise, et des aspects de sa morphologie sont discutés. *L. pertusa* représente une nouvelle sous-famille d'hôtes pour les Ascothoraciques de la famille Petrarciidae.

PARASITIC CRUSTACEAN
ASCOTHORACIDA
PETRARCIDAE
AHERMATYPIC SCLERACTINIA
TAXONOMY
INDIAN OCEAN

ABSTRACT – Two specimens of the ascothoracidan *Introcornia australis* sp. nov., the second known species of its genus, have been found in an internal gall in a branch of the scleractinian *Lophelia pertusa* (L.) dredged from a depth of 460-510 m off Saint Paul Island in the southern Indian Ocean. The new species is described and compared with *I. conjugans*, a Japanese species, and some aspects of its morphology are discussed. *L. pertusa* represents a new subfamily of hosts for ascothoracidans of the family Petrarciidae.

INTRODUCTION

The ascothoracidan family Petrarciidae includes endoparasites of many scleractinian corals, particularly ahermatypic ones. Zibrowius & Grygier (1985) published an illustrated catalogue of this family's occurrence worldwide. *Introcornia* Grygier, the most plesiomorphic genus in the family and the only genus in the subfamily Introcorniinae, is known from one species, *I. conjugans* Grygier, that infests *Caryophyllia decapali* Yabe & Eguchi off Shikoku, Japan (Grygier, 1983). Like most petrarciids, it lives in a cavity within a gall-like enlargement of the columella and adjacent septa of a single corallite, a so-called internal gall. A second species of *Introcornia* has recently been discovered infesting another species of coral in the southern Indian Ocean, and it is described here.

TAXONOMIC SECTION

Family Petrarciidae Gruvel, 1905
Subfamily Introcorniinae Grygier, 1987 a
Genus *Introcornia* Grygier, 1983

Introcornia australis, sp. nov.

Diagnosis

Carapace lacking papillae. Mandibles with row of strong teeth and several short setae alongside; maxillules pointed, medially thickened but unarmed. A few seminal receptacles in thoracopod 2, none in thoracopod 5, at least 6 in thoracopods 3 and 4. Furcal rami with row of medial setae and many ventral setae grouped into several clusters.

Material

Holotype (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Cat. no. MNHN Ci 2045) and paratype (MNHN Ci 2046), both hermaphrodites, from same internal gall in ahermatypic coral *Lophelia pertusa* (L.), «Marion Dufresne» Cruise MD50, JASUS sta. 22 .DC108, SE of Saint Paul Island, southern Indian Ocean (18-VII-1986, 3848.8'S, 7735.7'E, 460-510 m). Parasites accidentally exposed by break in coral about 1 cm below calice edge, no external manifestation of infestation. One carapace valve removed from holotype to expose main body to view; paratype

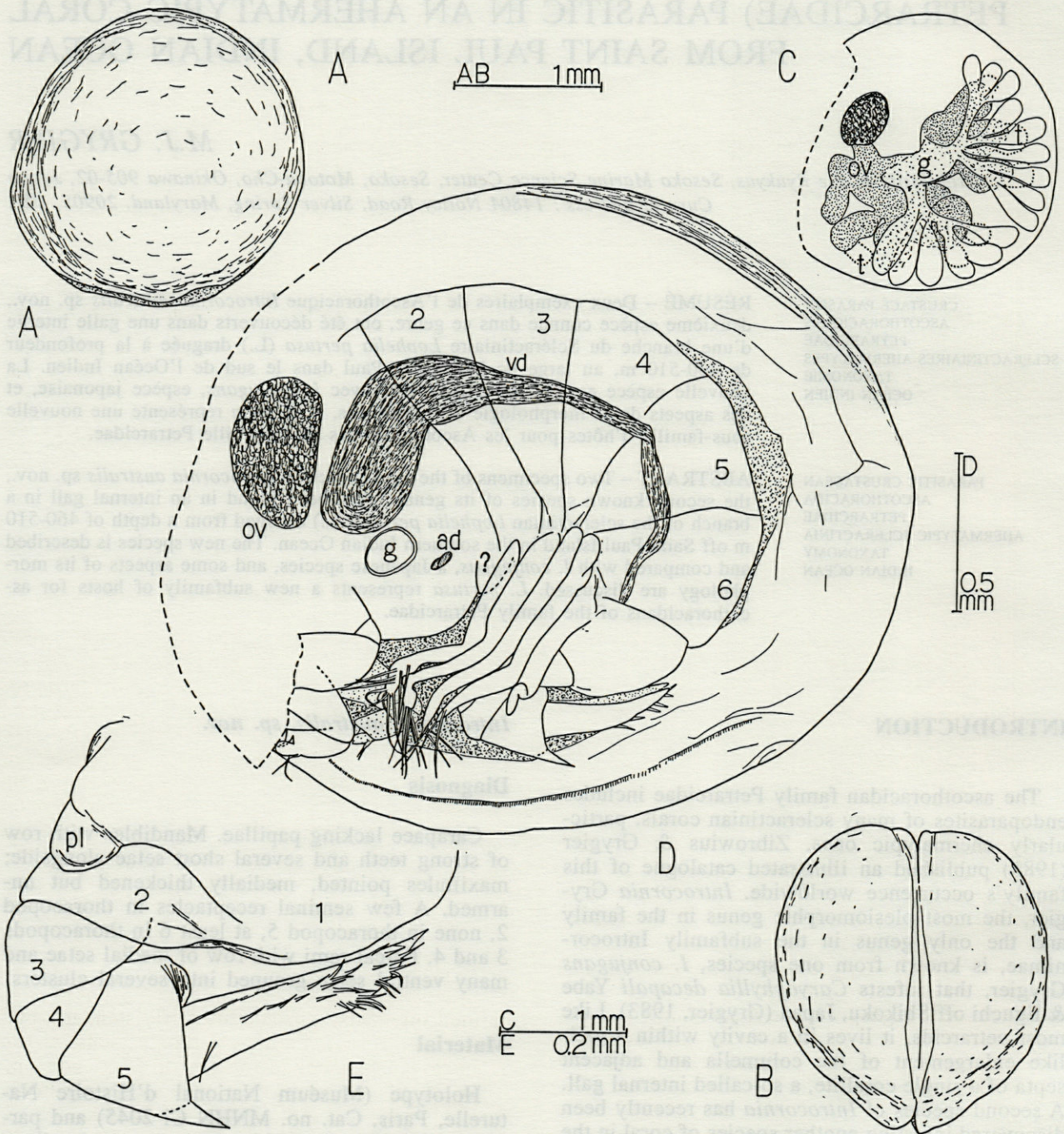


Fig. 1. - *Introcornia australis*, sp.nov. A, holotype (MNHN Ci 2045), lateral view, anterior end left; b, holotype, view slightly dorsal of anterior, showing hinge line; C, paratype (MNHN Ci 2046), internal organs of left carapace valve, anterior end left; D, paratype with left valve removed to expose body (oral cone hidden from view), thoracomeres numbered; E, abdomen of paratype, lateral view, segments numbered, left furcal ramus removed, only left penis lobe visible. Key : ad, site of adductor muscle; g, gut diverticulum; ov, ovary diverticulum; pl, penis lobe; t, presumed testes (dotted outline); vd, vas deferens filled with sperm (paired); ?, unidentified lobe.

completely dissected, primary source of data for description.

Etymology

From Latin *australis* (of the south)

Description

Carapace bivalved with faintly evident anterior hinge; basically spherical with slight anteroventral protrusion (Fig. 1A, B). Holotype 1.8 mm long and wide, 2.2 mm high; paratype 2.1 mm long and wide, 2.3 mm high. Valves hemispherical, thick, completely enclosing body but not forming brood chamber; outer surface smooth with abundant, evenly scattered pores; inner surface flattened marginally where valves appressed to each other, with submarginal ventral row of very short guard spinules (Fig. 1D) and many rows of short cuticular ctenae farther from margin (not illustrated).

Three sets of branched organs within carapace valves (Fig. 1D). About 15 hollow, oval sacs against inner cuticle of posterior halves of valves, converging in groups of 2-3 to common ducts and then to 2 main ducts; these assumed to be gut diverticula. Ovary diverticulum with several massive lobes found against outer cuticle in central part of valve. Third set of organs not clearly visible but ends of some branches extending beyond lobes of ovary; these assumed to be testes and to connect with sperm-filled vas deferens (Fig. 1D), but contents not striated, so not full of mature sperm.

Diverticulum of testis entering head between those of ovary and gut (Fig. 1D).

Body about two-thirds as long and high as carapace (Fig. 1D). Cephalic attachment zone anterior and vertical, delimited posteriorly by adductor muscle. Head bearing antennules and oral cone, no eyes or frontal filaments. Thorax with 5 distinct segments (presumably segments 2-6, see discussion), strongly arched and forming a semi-circle together with first abdominal segment; all obvious segments about equal in length but progressively less high posteriorly, so thoracomere 6 only half as tall as thoracomere 2. Five well developed pairs of thoracopods on these segments. Small lobe anterior to them in paratype (Fig. 1D) possibly representing first thoracopod, but also possibly oviduct or maxillary gland. Abdomen 5-segmented (Fig. 1E), first segment much the largest, second and fifth next largest, then trapezoidal third segment and short, triangular fourth. First segment with ventral pair of short, round penis lobes. Fifth segment with pair of simple, triangular, posteroventral telsonic spines positioned close together below furcal rami.

Antennules well developed, 5-segmented, armament limited to distal segment (Fig. 2A). First seg-

ment triangular with long base, second irregular in shape with convex posterior margin. Third segment triangular, apex deeply recessed into second segment, distal lateral margin with proximal break reminiscent of former segment boundary. Fourth segment long, tapered. Fifth segment a parallelogram with retractable claw at distal corner. Three short setae at base of claw, one on margin, one to each side. Laterally flanged claw guard arising from rear distal corner, separated from claw by retractor muscle sclerite and bearing 3 short distal setae, 1 of them on flange. Proximal sensory process a short cylinder clearly arising from rear base of claw guard on right antennule (in paratype; Fig. 2a, insert), seemingly separate from claw guard on left antennule, with aesthetasc and slightly shorter seta. Antennular musculature standard except for thin extensor muscles joining base of fifth segment to rear side of fourth (seen in one antennule only; Fig. 2A).

Oral cone consisting of labrum, medial languette, 3 pairs of mouthparts. Labrum about as long as deep, surrounding other mouthparts and with sharply angled, distal spout (Fig. 2B). Medial languette pointed, with curved anterior and straight posterior sides, reaching about halfway from mouth to tip of labrum (Fig. 2B). Mandibles and maxillules both lamellar, appressed to each other with mandibles more lateral, shorter, and narrower. Mandibles (Fig. 2C) with 2 intrinsic muscles in basal part, lateral margin with distal hairs, medial edge with 17-18 strong teeth, some of them bifid, accompanied by smaller number of short setae to one side, setae about two-thirds as long as teeth and mostly located next to gaps between them (Fig. 1C, insert). Maxillules (Fig. 2D) sharply pointed with thickened, unarmed medial edge; at least 1 intrinsic muscle, extrinsic muscles, and buccal nerve present, ganglion at end of buccal nerve in basal part of maxillule associated with field of slit-like pores in hexagons (Fig. 1D, insert). Maxillae long, tapered, separate distally, with hairy ventral flanges, blunt distal points, and narrow, cylindrical processes behind points (Fig. 2E).

Thoracopod 2 broad-based, tapered, with 4 ill-defined segments, musculature fairly standard, but weak (Fig. 2F, K). Perhaps 3 tubular seminal receptacles against lateral margin of coxal portion. About 40 plumose setae half as long as leg lining whole margin except for lateroproximal part of coxa; about 4 setae laterodistally on coxa, 6-7 medially on coxa. Thoracopods 3-6 much narrower than thoracopod 2 and with more poorly expressed segmentation, becoming even more narrower and somewhat shorter posteriorly, probably with only 2 longitudinal muscles (Fig. 2G-J). About 6-8 tubular seminal receptacles laterally in proximal half of thoracopods 3 and 4 (thoracopod 3 unclear). Thoracopod 3 with 1-2 plumose, subterminal setae, 6 finely setulate distal setae; thoracopod



Fig. 2. - *Introcornia australis*, sp. nov., dissected parts of paratype (MNHN Ci 2046). A, left antennule, lateral view, segments numbered, showing musculature (medial muscles drawn with lighter striation), inset of tip of right antennule; B, labrum, lateral view; C, mandible, with enlargement of toothed edge of other mandible; D, maxillule, with enlargement of pore field (non-detailed part within dotted circle obscured by muscle); E, maxillae, posterior view; F-J, right thoracopods 2-5, respectively, showing musculature; K, left thoracopod 2, setae omitted, showing musculature more clearly than F; L, left furcal ramus, medial view. Key: cg, claw guard; gn, ganglion; lg, medial languette; psp, proximal sensory process; sr, seminal receptacles.

4 with 4 finely setulate distal setae; thoracopod 5 with 2-3 of them, thoracopod 6 with 0-1.

Furcal rami tapered due to oblique ventral edge (Figs. 1E, 2L), 3-3.5 times longer than basal height, left one (in paratype) with very thick distal seta, 12 medial setae more or less in a row, and 15 ventral setae in 5 clusters of, respectively, 3, 4, 2, 3, and 3 setae (Fig. 2L). Right furcal ramus less clearly seen, seemingly with about 27 non-terminal setae altogether, only about 11 on ventral margin, others medial except for 1 on dorsal margin (Fig. 1E).

DISCUSSION

Morphology

The present specimens agree with the only other known species of *Introcornia*, the type-species *I. conjugans* from Japan, in carapace shape and general body organization, almost all antennular details, some mouthparts (labrum, medial languette, and maxillae), most aspects of the thoracopods, the penis, and the telsonic spines (Grygier, 1983).

The new species is a little larger than *I. conjugans*, based on the few available specimens. Its carapace is smooth rather than papillose and the gut diverticula appear to be different; in *I. conjugans* there is a single curved diverticulum with radial branches. Grygier (1983) considered the first thoracomere as very short and not distinct from the head in that species, but it is also possible that this segment is fused to the second thoracomere.

The small lateral retractor muscles of the fifth antennular segment in one antennule in *I. australis* were not seen in *I. conjugans* nor in any other ascothoracidan described up to date; a possible homologue of them occurs in some specimens, now under study, of another petrarid genus, *Zibrowia* Grygier, from Japan. The proximal sensory process is separate from the claw guard in *I. conjugans*; its position on the rear of the claw guard in one present antennule suggests a tendency towards paedomorphosis in *I. australis*.

The maxillules of the present species, although hairless, recall the supposed mandibles of *I. conjugans* and the mandibles are reminiscent of the supposed maxillules of that species, although the present mandibles are more coarsely toothed. It is possible that I confused these mouthparts in my description of *I. conjugans*, but I did specify that the more lateral mouthparts were the mandibles, as here.

This is the first published report of the ganglia in the bases of the maxillules and of the pre-

sumably sensory pore fields associated with them; however, such structures also occur in many other ascothoracidans whose descriptions I am now preparing.

The narrow, distal process on each maxilla in *I. conjugans* has been considered a homologue of the movable posterior claw of many other ascothoracidans (Grygier, 1983, 1987 a), but, elsewhere in the Ascothoracida, in at least one species of *Dendrogaster* Knipovich (Grygier, 1985 b) and of *Baccalaureus* Broch (Itô & Grygier, 1990), the anterior prong of the maxilla has a narrow process at its base distal to the hook or hook remnant, and perhaps it is this process that is present in both species of *Introcornia*.

The thoracopodal segmentation is more obvious in *I. conjugans*. I found no seminal receptacles in thoracopod 2 of that species, but sometimes 1 was present in thoracopod 5; a maximum of 5 seminal receptacles was seen in thoracopods 3 and 4, versus a minimum of 6 in *I. australis*.

The penis in both species is in the form of a pair of lobes. Grygier (1983) regarded this as an advanced condition relative to the usual form of the ascothoracidan penis, a biramous shaft. In fact, it may represent the plesiomorphic condition for the Ascothoracida and the entire Maxillopoda, namely a pair of genital limbs on the seventh trunk segment (Müller & Walossek, 1988). However, Grygier's (1987 b) discovery of an apparent pair of genital limb rudiments in the embryonic ascothoracid larvae of *Gongylophysema asetosum* Grygier suggests that the present penis morphology is a manifestation of paedomorphosis, although of a different kind than that exhibited by the other subfamily of the Petraridae (Grygier, 1985 a).

The telsonic spines seem to be farther apart in *I. conjugans*. The furcal rami of that species have a variable arrangement of setae, seen here as well, but with only 7 setae altogether on a ramus, versus nearly 30 for the new species, and none were associated with the ventral margin.

Biogeography and Host Specificity

Saint Paul Island is a long way from Japan, and this tends to confirm Grygier's (1983) prediction that *Introcornia* would eventually prove to be distributed worldwide. There are obviously still too few records to justify a claim for any particular distributional pattern, such as bipolarity, although both finds are probably from upper slope depths (depth of occurrence of *I. conjugans* estimated at 100-300 m).

Lophelia pertusa belongs to a subfamily of corals (Desmophyllinae) which has not previously been recorded as a host of petrarid ascothoracidans (Zibrowius & Grygier, 1985); however, it does

belong to the same family, Caryophylliidae, as *Caryophyllia decapali*, the host of *I. conjugans*. Thus, there may be a family-level host specificity in this genus and subfamily of parasites. The lack in *L. pertusa* of any external sign of infestation, such as an enlargement of the columella, suggests that petrarciids may be even more widely, but cryptically, distributed as endoparasites of scleractinian corals than even the gall-based catalogue of Zibrowius & Grygier (1985) suggests.

ACKNOWLEDGMENTS : I thank Dr. H. Zibrowius (Station Marine d'Endoume) for sending me these interesting parasites. This work was done under a Smithsonian Institution Postdoctoral Fellowship and prepared for publication during a stay as Visiting Foreign Researcher at the Sesoko Marine Science Center.

BIBLIOGRAPHIE

GRUVEL A., 1905. Monographie des Cirrhipèdes ou Thécostracés. Masson et Cie, Paris, 472 p. Reprint 1965, A. Asher & Co., Amsterdam.

GRYGIER M.J., 1983. *Introcornia conjugans* n. gen. n. sp., parasitic in a Japanese ahermatypic coral (Crustacea : Ascothoracida : Petrarciidae). *Senckenberg. biol.* **63** : 419-426.

GRYGIER M.J., 1985 a. New ascothoracid crustacean endoparasites of Scleractinia. *J. Nat. Hist.* **19** : 1029-1043.

GRYGIER M.J., 1985 b. Two species of *Dendrogaster* (Crustacea : Ascothoracida) parasitic in porcellanasterid starfishes. *Galathea Rep.* **16** : 113-120.

GRYGIER M.J., 1987 a. Classification of the Ascothoracida (Crustacea). *Proc. biol. Soc. Wash.* **100** : 452-458.

GRYGIER M.J., 1987 b. Antarctic records of asteroid-infesting Ascothoracida (Crustacea), including a new genus of Ctenosculidae. *Proc. biol. Soc. Wash.* **100** : 700-712.

ITO T. & M.J. GRYGIER, 1990. Description and complete larval development of a new species of *Baccalaureus* (Crustacea : Ascothoracida) parasitic in a zoanthid from Tanabe Bay, Honshu, Japan. *Zool. Sci.* **7** : 485-515.

MULLER K.J. and D. WALOSSEK, 1988. External morphology and larval development of the Upper Cambrian maxillopod *Bredocaris admirabilis*. *Fossils Strata* **23** : 1-70.

ZIBROWIUS H. and M.J. GRYGIER, 1985. Diversity and range of scleractinian coral hosts of Ascothoracida (Crustacea : Maxillopoda). *Ann. Inst. Oceanogr. Paris* **61** : 115-138.

Reçu le 28 août 1989; received August 28, 1989
 Accepté le 23 octobre 1989; accepted October 23, 1989

POPULATION STRUCTURES OF FISH IN THE INTERTIDAL RANGES OF THE PORTUGUESE COASTS

L. M. ARRUDA

Departamento de Zoologia e Antropologia,
Faculdade de Ciências, Rua de Escola Politecnica 58,
1294 Lisboa Codex, Portugal

INTERTIDAL RANGE
FISH COMMUNITY
EVENNESS

ABSTRACT – In this paper the diversity of fish in the intertidal ranges of the Portuguese coasts was studied. For this purpose ninety samples of intertidal fish from five rocky shores were studied. At these places diversified suitable habitats for fish were found. Results showed : (a) *Lipophrys pholis* (Pisces, Blenniidae) was the dominant species in all places and (b) these fish communities were typified by low diversity and evenness.

ZONE INTERTIDALE
COMMUNAUTÉ ICHTYOLOGIQUE
EQUITABILITÉ

RÉSUMÉ – Dans ce travail est étudiée la diversité des espèces de Poissons de la zone intertidale. Dans ce but 90 échantillons de Poissons de cinq zones rocheuses, correspondant à des habitats diversifiés ont été étudiés. Les résultats ont montré que : (a) *Lipophrys pholis* est partout l'espèce dominante; (b) une typologie de ces communautés de Poissons a été établie d'après la diversité et l'équitabilité.

INTRODUCTION

Studies of intertidal fish on the Portuguese coast have been reported by several authors (Almada *et al.* 1983, 1987; Gomes & Almeida, 1979).

However, little attention has been given to the structure of their communities as well as to the vertical distribution as revealed in relation to tidal level. This paper examines and compares the species richness and the pattern of diversity and evenness of five communities in different points along the Portuguese coast.

DESCRIPTION OF THE SAMPLING POINTS

Five rocky shores were selected to cover a range of conditions of substratum type, degree of wave exposure, sea water temperature and salinity, and tidal amplitude.

The points were in Porto (below the Zoological Marine Station), Praia da Consolação, Praia do Magoito, and Sesimbra (below the Forte do Cavalo) on the western coast and Praia do Vau on the southern coast (Fig. 1).

The shore studied in Porto is a sandy area with protruding granitic boulders. It is exposed to direct wave action and thus is under harsh conditions. The rocky zonation is not very clear. However, the midshore region is mainly made up of *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck) (Mollusca, Bivalvia) and *Chthamalus stellatus* (Poli) (Arthropoda, Cirripedia) which are good indications that the shore is exposed.

Praia da Consolação is a calcareous shore in a small bay facing south-west and is subject to weak wave action only. Its upper part is a deposit of boulders fallen from the cliff on a succession of banks (lying east/west) and sloping south. Some of these boulders have rolled on to the bank surfaces down to water level offering all manner of fissures, crevices and pools. Boulders in the upper shore are almost completely covered by *C. stellatus* where a strip of *Lichina pygmaea* Agardh (Lichen) may be found. This strip is a good suggestion of sheltered conditions. Lower down the shore, the rocky zonation is very clear.

Praia do Magoito is also a calcareous shore sloping steeply downshore. Exposed to the main direction of the waves it weathers harshly. The rocky surfaces erode into some larger among many smaller pools. The midshore region is mainly made up of *M. galloprovincialis* and *C. stellatus*.

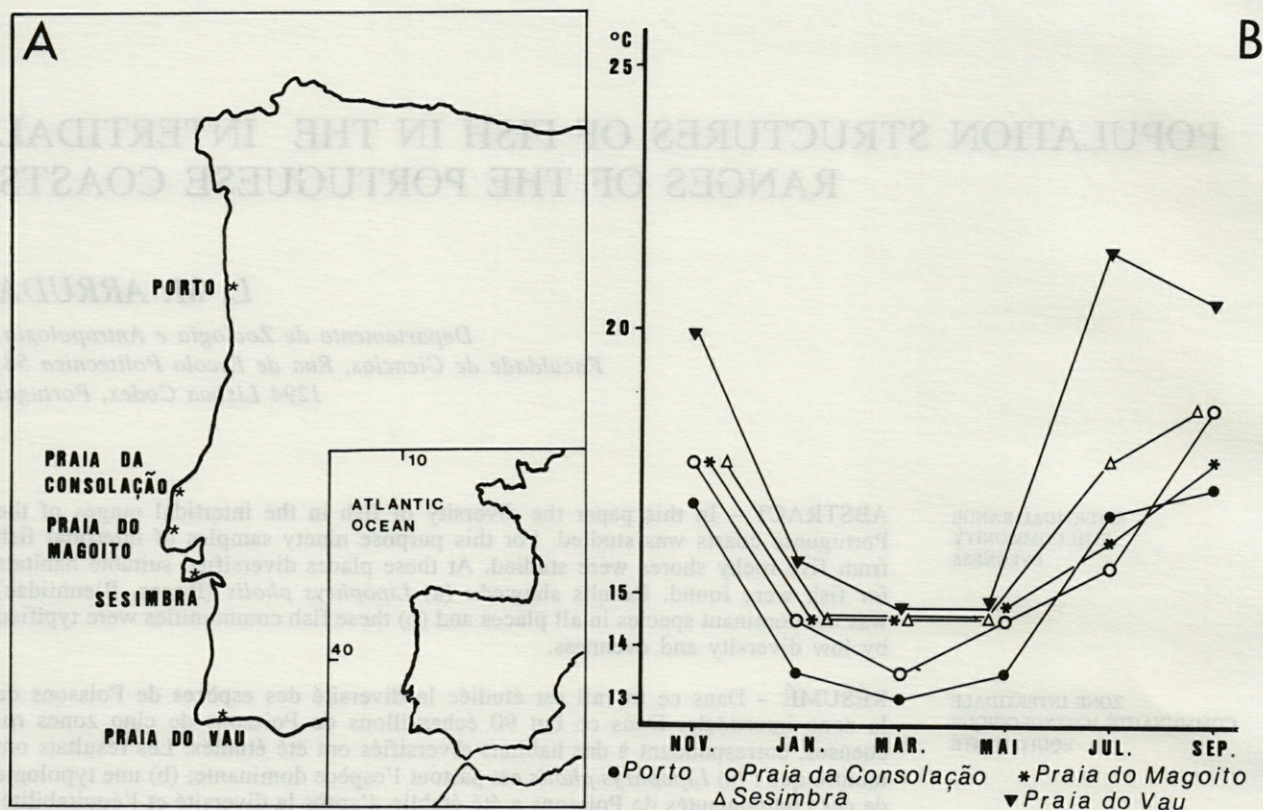


Fig. 1. - A, Sampling points. B, Temperature variations in the five study points.

At Sesimbra the shore is a nearly vertical calcareous cliff. Facing south it is subject to weak wave actions only, showing well-marked subzones of plants and animals. Some pools are found at different levels. The upper shore is almost completely covered with *C. stellatus* in which some plaques of *L. pygmaea* are scattered.

At Praia do Vau the study point is a calcareous platform with a gentle slope and is bordered by a sandy beach. Facing southward, it is not exposed to wave action like some of the shores on the western coast. The upper shore, is almost completely covered with *C. stellatus*. A particular zone of *L. pygmaea* at the top of the tide range is noted. Boulders and sand are in the bottom of the pools and slits.

Figure 1 B shows the mean bi-monthly temperatures of the surface sea water at each of the five study points. The temperatures followed a seasonal cycle ranging between 13 C and 18.5 C on the western coast, and between 14.5 C and 21.5 C on the southern coast.

Salinity was almost constant ranging from 35.3 ‰ to 36.5 ‰ and between 36.3 ‰ and 36.6 ‰ on the western and southern coasts, respectively (Fig. 2).

The annual mean value (± 1 sd) of the maximal amplitude of the tide was 3.3 ± 0.26 m in Porto

and 3.2 ± 0.17 m at Praia do Vau, gradually decreasing from north to south.

Therefore, the five study points may be considered as offering diversified habitat suitable for fish: (a) the shores in Porto, Praia da Consolação and Praia do Vau are formed by both rocky pools and interstices among the boulders, whereas at Praia do Magoito and Sesimbra are formed only by rocky pools; (b) in Porto and Praia do Magoito the shores are exposed, whereas at Praia da Consolação, Sesimbra and Praia do Vau there are sheltered conditions; and (c) in Porto and at Praia do Vau the study points are bordered by sandy beaches, whereas at Praia da Consolação, Magoito and Sesimbra are rocky shores.

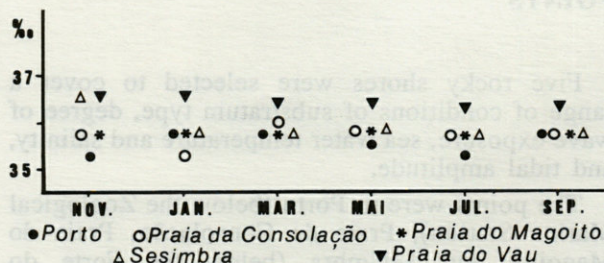


Fig. 2. - Salinity variations in the five study points.

MATERIAL AND METHODS

Material

Ninety samples were taken between November 1982 and July 1986, one from each intertidal flat, to obtain six collections every two months. The individuals caught were sorted into species and weighed before being preserved.

Sampling

During low water conditions fish were caught from pools as well as from boulder areas, after sulphuric ether have been diluted in the sea water. Samples were taken at three tidal levels : high tide, mid tide and low tide. In the case of the boulders sampling was effected by removing fish gently in

a topographically delimited area taking care to prevent the fish from escaping. A uniformity of the fishing effort was achieved because the same pools and boulder areas were used throughout the study. Additional collections from other pools and boulder areas were also made to assess the census results in the selected pools and boulders.

Treatment of data

The mathematical treatment was applied to the chronological sequences of the samples collected and the data on the structure of the communities. The following parameters were recorded :

(a) Species richness, *s*, the number of species sampled at each sampling point.

Table I. - Checklist of species of fish caught from the intertidal range in each sampling area (H : high tide; M : mid tide; L : low tide; A : accidental).

	Porto	Praia da Consolação	Praia do Magoito	Sesimbra	Praia do Vau
<i>Anguillidae</i>					
<i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus)	A				
<i>Blennidae</i>					
<i>Coryphoblennius galerita</i> (Linnaeus)	H/M	H/M	H/M	H/M	H/M
<i>Lipophrys pholis</i> Linnaeus	M/L	M/L	M/L	M/L	M/L
<i>Parablennius incognitus</i> (Bath)					L
<i>Parablennius gattorugine</i> Brunnich	L	L	L	L	L
<i>Paralipophrys trigloides</i> Valenciennes	M/L	M/L	M/L	M/L	M/L
<i>Cottidae</i>					
<i>Taurulus bubalis</i> (Euphrasen)	L				
<i>Clinidae</i>					
<i>Clinitrachus argentatus</i> (Risso)					L
<i>Gadidae</i>					
<i>Ciliata mustela</i> (Linnaeus)	L	L	L		L
<i>Gobiidae</i>					
<i>Gobius paganellus</i> (Linnaeus)	M/L	M/L		M/L	M/L
<i>Gobiesocidae</i>					
<i>Apletodon dentatus</i> (Facciola)	L	L			
<i>Lepadogaster candolei</i> Risso	L	L			
<i>Lepadogaster lepadogaster</i> (Bonnaterre)	L	L		L	
<i>Labridae</i>					
<i>Symphodus melops</i> (Linnaeus)					L
<i>Liparidae</i>					
<i>Liparis montagui</i> (Donovan)	L	L			
<i>Syngnathidae</i>					
<i>Nerophis lumbriciformes</i> (Jenyns)	L	L			L

(b) Diversity index, H, where

$$H = \sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i, p_i \text{ being the proportion of individuals in the } i^{\text{th}} \text{ species (Shannon, 1948), and evenness, E, where } E = H/\log_2 s \text{ (Pielou, 1967, 1977). The evenness, varying between 0 and 1, indicates the degree of equitability of the species distribution in the community; comparison of E between samples with different species number is not valid, but some underlying pattern may be seen for each sample.}$$

(c) a complete description of the community would include an analysis of the niches of all species. While this was not possible to achieve, a brief discussion of the vertical distribution of the most abundant species is useful in understanding the structure of the community.

(c) a complete description of the community would include an analysis of the niches of all species. While this was not possible to achieve, a brief discussion of the vertical distribution of the most abundant species is useful in understanding the structure of the community.

RESULTS

Species richness

A total of 16 species of fish were caught and their occurrences in relation to tide are shown in Table I. The greater number of species (12) occurred in Porto and all species captured in Praia da Consolação, Praia do Magoito and Sesimbra were also caught in Porto. However, the species *Clinitrachus argentatus* (Clinidae), *Parablennius incognitus* (Blenniidae) and *Symphodus melops*

Table II. – A, Number of species (N) and biomass (B) (gr) for each sampling area and for each sampling period. B, Diversity index (Shannon, 1948) (H) and evenness (E) in number of individuals for the different collections of samples.

A		Nov.	Jan.	Mar.	May	Jul.	Sep.	Total
Porto	N	9	8	4	5	6	8	12
	B	245	371	260	635	330	463	2303
Praia da Consolação	N	8	9	7	9	8	10	11
	B	564	516	1060	319	331	657	3447
Praia do Magoito	N	3	3	3	3	4	4	5
	B	117	101	98	198	158	160	832
Sesimbra	N	5	3	3	3	5	5	6
	B	45	3	9	19	66	41	183
Praia do Vau	N	10	8	6	6	7	10	10
	B	266	223	208	233	257	308	1495

B		Nov.	Jan.	Mar.	May	Jul.	Sep.
Porto	H	1.91	1.46	0.68	1.41	1.85	1.40
	E	0.58	0.49	0.43	0.61	0.72	0.47
Praia da Consolação	H	1.41	2.29	2.21	1.85	2.64	2.22
	E	0.71	0.72	0.79	0.58	0.88	0.64
Praia do Magoito	H	0.8	0.8	1.03	0.72	1.55	1.46
	E	0.5	0.51	0.65	0.46	0.78	0.63
Sesimbra	H	1.61	0.56	0.52	1.14	1.1	1.7
	E	0.69	0.30	0.26	0.52	0.47	0.63
Praia do Vau	H	2.66	2.12	1.91	1.81	2.19	2.19
	E	0.8	0.71	0.69	0.56	0.76	0.62

(Labridae) were only captured at Praia do Vau. Moreover, in most of the samples the number of species and biomass were greater in Praia da Consolação than in the other study points (Table II A).

Table III lists the three most abundant species in each sample, together with the percentages they occupied in the total weight of the sample. *Lipophrys pholis* (Blenniidae) was the dominant species in all points.

Table III. – Percentages by weight of the three most abundant species in each sample.

Porto			
Nov.	<i>L. pholis</i> (88)	<i>C. mustela</i> (5)	<i>C. galerita</i> (3)
Jan.	<i>L. pholis</i> (77)	<i>C. mustela</i> (15)	<i>P. trigloides</i> (3)
Mar.	<i>L. pholis</i> (96)	<i>P. gattoyugine</i> (3)	<i>C. galerita</i> (1)
May	<i>L. pholis</i> (90)	<i>C. galerita</i> (6)	<i>C. mustela</i> (3)
Jul.	<i>L. pholis</i> (82)	<i>G. mediterraneus</i> (10)	<i>N. lumbiciformes</i> (4)
Sep.	<i>L. pholis</i> (82)	<i>P. gattoyugine</i> (7)	<i>C. mustela</i> (6)
Praia da Consolação			
Nov.	<i>L. pholis</i> (63)	<i>P. trigloides</i> (10)	<i>P. gattoyugine</i> (10)
Jan.	<i>L. pholis</i> (54)	<i>P. gattoyugine</i> (24)	<i>L. lepadogaster</i> (12)
Mar.	<i>L. pholis</i> (81)	<i>P. trigloides</i> (13)	<i>P. gattoyugine</i> (3)
May	<i>L. pholis</i> (62)	<i>P. gattoyugine</i> (17)	<i>P. trigloides</i> (8)
Jul.	<i>L. pholis</i> (46)	<i>P. gattoyugine</i> (17)	<i>L. lepadogaster</i> (15)
Sep.	<i>L. pholis</i> (46)	<i>G. mediterraneus</i> (15)	<i>P. gattoyugine</i> (12)
Praia do Magoito			
Nov.	<i>L. pholis</i> (88)	<i>C. galerita</i> (10)	<i>P. trigloides</i> (2)
Jan.	<i>L. pholis</i> (87)	<i>P. gattoyugine</i> (11)	<i>C. galerita</i> (2)
Mar.	<i>L. pholis</i> (88)	<i>C. galerita</i> (11)	<i>P. trigloides</i> (1)
May	<i>L. pholis</i> (88)	<i>C. galerita</i> (11)	<i>P. trigloides</i> (1)
Jul.	<i>L. pholis</i> (70)	<i>C. galerita</i> (24)	<i>C. mustela</i> (4)
Sep.	<i>L. pholis</i> (71)	<i>C. galerita</i> (18)	<i>C. mustela</i> (6)
Sesimbra			
Nov.	<i>L. pholis</i> (64)	<i>C. galerita</i> (18)	<i>P. gattoyugine</i> (9)
Jan.	<i>L. pholis</i> (57)	<i>C. galerita</i> (32)	<i>P. trigloides</i> (11)
Mar.	<i>L. pholis</i> (56)	<i>C. galerita</i> (33)	<i>P. trigloides</i> (11)
May	<i>L. pholis</i> (43)	<i>C. galerita</i> (37)	<i>P. trigloides</i> (20)
Jul.	<i>L. pholis</i> (56)	<i>C. galerita</i> (27)	<i>G. paganelus</i> (12)
Sep.	<i>L. pholis</i> (66)	<i>C. galerita</i> (17)	<i>P. trigloides</i> (12)
Praia do Vau			
Nov.	<i>L. pholis</i> (30)	<i>S. melops</i> (21)	<i>P. trigloides</i> (16)
Jan.	<i>L. pholis</i> (44)	<i>G. paganelus</i> (25)	<i>P. gattoyugine</i> (7)
Mar.	<i>L. pholis</i> (52)	<i>G. paganelus</i> (31)	<i>P. trigloides</i> (19)
May	<i>L. pholis</i> (49)	<i>P. gattoyugine</i> (28)	<i>G. paganelus</i> (15)
Jul.	<i>L. pholis</i> (47)	<i>P. gattoyugine</i> (18)	<i>C. galerita</i> (16)
Sep.	<i>L. pholis</i> (32)	<i>S. melops</i> (25)	<i>P. gattoyugine</i> (12)

Diversity and evenness

The range of diversity was different among the five points. The values of both diversity and evenness were greater in Praia da Consolação than on the other study points for each sampling period except in the first sampling period (November) where they were greater at Praia do Vau (Table II B).

The vertical distribution as revealed in relation to tidal level (Table I) showed that the blenniids *Coryphoblennius galerita* (Blenniidae) and *L. pholis* were strictly intertidal species, but differences could be detected in tidal zonation. *C. galerita* showed concentration in the upper tidal zone while *L. pholis* was found predominantly at mid tidal level. Both species were caught on rocky and sandy shores in pools and among boulders, respectively. The other species attained greatest densities in the lower tidal zone except *Gobius paganelus* (Gobiidae) that occurred frequently in the

mid tidal level. Moreover, *Paralipophrys tri-gloides*, *Parablennius gattorugine* and *P. incognitus* (Blenniidae) were found both in pools and among boulders on the rocky shore. *Lepadogaster lepadogaster* (Gobiesocidae) was common among small boulders but not in pools. *Nerophis lumbri-ciformes* (Syngnathidae) remained hidden amongst the lower branches of seaweeds or under stones. *Ciliata mustela* (Gadidae) was a shore-dwelling species found in rocky pools and under algae. *Symphodus melops* (Labridae) and *C. argentatus* were found in pools among dense algal growth.

DISCUSSION

Additional census from other pools and boulder areas were similar to those of the census pools and boulder areas in species composition, ranked abundance, and species diversity. Although pools and boulder areas provided a very similar picture of the composition of the local ichthyofauna, both number and biomass of species were greater in Porto, Praia da Consolaco and Praia do Vau than in Praia do Magoito and Sesimbra in general.

The ichthyofaunas of the study points were typified by low diversity and evenness. The fall in evenness is due to the dominance of one species in the communities. In fact, in these communities *L. pholis* was represented by large number of individuals and biomass, but the other species were represented by a small number of individuals and biomass. This was exaggerated in Porto where *L. pholis* occupied 77-96 % of the total weight of each sample. In addition, most of the values obtained for evenness are below 0.8, which suggests that the communities of fish in the lagoon are not in evenness. Values greater or equal to 0.8 are usually considered as indicators of evenness in the communities (Daget, 1976).

As referred to before the study points appeared as five diversified habitat suitable for fish. Those points formed by both rocky pools and interstices among the boulders (Porto, Praia da Consolaco and Praia do Vau) were characterized by high number of species and low population density, whereas those formed only by rocky pools (Magoito and Sesimbra) were characterized by low number of species and high population density. The habitat formed by both rocky pools and interstices among boulders would enhance niche diversification, while at the same time the increase patchiness of its environmental mosaic would reduce population density.

Moreover, the number of species present is not related with the degree of exposure to wave action (e. g. Praia do Magoito and Sesimbra both have low species diversity and are exposed to different degrees of wave action).

The seasonal values for water temperatures, salinity and tidal amplitude were not significantly different at the five study points. Certainly they influence species composition but not the patterns of diversity of the communities.

ACKNOWLEDGEMENTS : This paper has had the benefit of suggestions and criticism from an unusually large number of experts. I am deeply indebted to : J. Kikkawa (University of Queensland, Australia), R. Margaleff (Universitat de Barcelona, Espanya), P. J. Miller (University of Bristol, England) and J.A. Quartau (Universidade de Lisboa, Portugal). The usual disclaimer must be emphasized : they are not responsible for any of my mistakes. I also acknowledge with thanks the reviewers whose comments improved the manuscript.

REFERENCES

- ALMADA V., D. DORES, A. PINHEIRO, M. PINHEIRO, R.S. SANTOS, 1983. Contribuico para o estudo do comportamento de *Coryphoblennius galerita* (L.) (Pisces, Blenniidae). *Mems. Mus. Mar.* 2 (24) : 1-165.
- ALMADA V., G. GARCIA and R.S. SANTOS, 1987. Padroes de actividade e estruturas dos territorios dos machos parentais de *Parablennius pilicornis* Cuvier (Pisces, Blenniidae) da Costa portuguesa. *Anal. Psicolog.* 2 (5) : 261-280.
- DAGET J., 1976. Les Modles Mathmatiques en Ecologie. Collection d'Ecologie, 8. Masson, Paris, 172 p.
- GOMES J.A. and A.J. ALMEIDA, 1979. Notes sur l'ichthyofaune du littoral rocheux Portugais. Act. Simpos. Ibr. Estudios del Bentos Marino 1 : 317-332.
- PIELOU E.C., 1967. An introduction to Mathematical Ecology. Willey-Interscience ed., New York, 286 p.
- PIELOU E.C., 1977. Mathematical Ecology. John Wiley and Sons, New York, 385 p.
- SHANNON C.E., 1948. The mathematical theory of communication. In : The Mathematical Theory of Communication. Ed. C.E. Shannon and W. Weaver, Univ. Illinois Press, Urbana : 3-91.

Requ le 22 fvrier 1989; received February 22, 1989
 Accept le 19 avril 1989; accepted April 19, 1989

ANALYSE D'OUVRAGE BOOK REVIEW

Marine Populations. An essay on population regulation and speciation. Michael SINCLAIR – Washington Sea Grant Program – University of Washington Press – Seattle and London. 252 p. avec plus de 400 références bibliographiques.

Dr. Sinclair, directeur du département des Sciences Biologiques au Fisheries Research Laboratory (Halifax) développe l'hypothèse « d'appartenance » ou « d'exclusion » d'un individu par rapport au groupe qui constitue l'unité de population. Cette hypothèse connue par l'expression anglaise « member-vagrant hypothesis » insiste sur le rôle du mouvement des masses d'eau dans la régulation des populations d'espèces marines. Plus précisément cette régulation s'applique à 4 éléments : localisation géographique des populations (pattern), richesse en populations (richness), abondance en individus et variabilité dans le temps.

L'arrière plan historique semble suffisamment important pour que l'auteur lui consacre un chapitre entier. L'étude sur la régulation des populations marines n'est pas nouvelle; elle commence avec Buffon qui précise dès 1758 que les interactions biologiques, compétition et prédation, interviennent dans la quantité des harengs pêchés qui aide à la subsistance des peuples de l'Europe pendant une partie de l'année. Heincke (1898) établit les méthodes d'identification des populations de poissons et décrit sur une base géographique la variabilité morphologique des harengs de l'Atlantique. Hjort (1914) généralise les résultats précédents à d'autres espèces commerciales. De plus il avance 2 hypothèses sur les variations interannuelles : d'une part rupture dans la disponibilité en nourriture à un moment critique du stade larvaire; d'autre part dérive, due à des différences dans la circulation océanique, des oeufs et larves en dehors de l'aire appropriée. Cushing (1975) relie les différenciations interannuelles aux apparitions des blooms phytoplanctoniques liés eux-mêmes à une modification des époques de stratification ou de destratification de la colonne d'eau, au printemps et en automne (« match/mismatch theory ») ou correspondance/non correspondance entre moment de la ponte et floraison phytoplanctonique). L'hypothèse de Hjort (limitation de nourriture) améliorée par Cushing, considérée encore récemment comme une tentative de

synthèse satisfaisante, est de moins en moins acceptée.

Sur l'exemple du Hareng de l'Atlantique, l'auteur identifie 27 stocks géographiques et examine comment leur abondance et leur variabilité répond à des processus physiques localisés. Pourquoi autant de populations ? Pourquoi diffèrent-elles dans leur niveau d'abondance absolue ? Le nombre d'unités et la localisation géographique de leur zone respective de ponte sont déterminés par le nombre, la localisation et l'extension des aires de rétention larvaire. L'abondance est liée, au moins partiellement, à des caractères d'océanographie physique qui limitent la masse d'eau de la zone de ponte; ainsi la taille du système physique qui supporte la rétention larvaire peut être d'une importance primordiale.

L'hypothèse de Sinclair insiste sur l'importance des contraintes spatiales présentes dans l'océan, pour que se réalise le cycle de vie. Elle repose sur les 3 propositions suivantes : – distribution et richesse sont fonction du nombre et de la localisation d'aires géographiques dans lesquelles le cycle de vie peut se réaliser, se dérouler entièrement – l'abondance absolue est réglée selon la taille de l'aire géographique précédente – la variabilité temporelle de l'abondance dépend des pertes d'individus par mortalité et vagabondage. Les vagabonds correspondent aux individus qui sortent de la structure spatiale assurant l'appartenance à une seule population. Pour les populations ayant un stade larvaire planctonique, les processus d'océanographie physique prédominent dans la source de la variabilité des individus vagabonds ou expatriés. Etre membre d'une population nécessite de se trouver à chaque étape du cycle de vie à la bonne place.

Les processus énergétiques tels que la prédation, les maladies, la plus ou moins forte disponibilité en nourriture, peuvent être importants mais jamais essentiels.

Le besoin pour des individus de même origine géographique de se retrouver au moment de la reproduction, repose sur les mécanismes de la sexualité. Quatre éléments apparaissent dans le système de reproduction sexuelle : 1) l'information sur le métabolisme et le développement est chimiquement médiatisée sous une forme discontinue, avec transmission entre générations; 2) l'informa-

tion biochimique se dégrade avec le temps; 3) la reproduction par sexualité conserve le contenu informatif, retarde ou masque les erreurs de replication; 4) les conditions de déséquilibre proviennent du contexte géographique et physique qui souligne l'importance des relations entre individus similaires. L'existence d'espèces correspond à une tentative de conservation de l'information biochimique, face d'une part à sa dissipation et à son altération et d'autre part à une matrice spatiale dérivante à l'intérieur de laquelle les populations s'efforcent de persister.

Sinclair s'attarde longuement sur la régulation du nombre de populations qui dépend de la contrainte du «free-crossing» (rencontre d'un génome similaire). Il remarque que l'explication classique de la valeur sélective de la sexualité (cette dernière générant la variabilité sur laquelle agit ensuite la sélection) est maintenant dépassée. Sinclair s'appuie sur différents auteurs dont Bernstein, qui ont développé l'hypothèse de réparation. Deux aspects de la reproduction sexuelle interviennent dans cette hypothèse : la recombinaison durant la méiose et le «free-crossing». Les altérations génétiques sélectionnent pour la recombinaison tandis que les mutations, combinées à la recombinaison sélectionnent pour le «free-crossing». En suite Sinclair pose la question de la signification de la valeur sélective de la sexualité dans la régulation des populations marines. Il rappelle que l'essence du concept d'espèce est double. Les espèces sont définies par rapport à la reproduction sexuelle et elles consistent en nombre variable de populations qui sont elles-mêmes contrôlées par le «free-crossing». La reproduction sexuelle est donc une condition essentielle dans l'existence de l'espèce et de la population. Pour cette dernière, deux conséquences sont tirées de l'hypothèse de réparation : l'exigence de «free-crossing» oblige les cycles de vie complexes à assurer la persistance temporelle des populations dans un espace géographique bien délimité; ces populations se maintiendront dans des limites spatiales à l'intérieur desquelles la rétention (l'appartenance au groupe) est supérieure aux pertes par vagabondage. Le défi essentiel pour que la persistance des populations ne soit pas simplement une survie des individus jusqu'à la maturité est, pour les individus qui composent cette population, d'être capable de rencontrer un partenaire ayant un génome similaire. L'avantage de faire disparaître la variabilité ou l'altération du matériel génétique est obtenu au prix d'une moindre liberté géographique des individus.

Une telle vision n'est pas sans avoir quelques conséquences à l'échelle de l'évolution :

1) L'existence de populations relativement fermées n'est pas nécessairement l'évidence d'une spéciation en action; les produits typiques de la

microévolution ne représentent pas des espèces naissantes.

2) L'auteur met en évidence une tendance, au sein des espèces se reproduisant par sexualité, au raccourcissement des cycles de vie complexes. Il se produit une indépendance du cycle de vie vis à vis des contraintes physiques et géographiques. La dispersion des phases précoces du cycle de vie est ainsi minimisée. Il apparaît clairement que l'appartenance au plancton n'est pas une réponse adaptative à la dissémination, car d'une part des mécanismes antidispersifs se développent (à l'échelle du temps écologique), et d'autre part cette phase planctonique a tendance à disparaître (à l'échelle du temps évolutif).

3) Bien que les causes de la variation de la vitesse de spéciation, en un lieu donné, ne soient pas bien comprises, la spéciation est fortement corrélée avec des périodes de changements de la physique du milieu (par exemple altération de la stratification thermique et changements dans le trajet des courants). A un moment donné la vitesse de spéciation est aussi plus marquée dans des environnements physiquement variables.

4) Ces éléments de déséquilibre perturbent les cycles de vie de façon égale sur l'aire entière d'une espèce et les populations marginales n'ont pas plus d'importance que les populations centrales. En définitive, l'évolution reflète le contrôle du développement par l'écologie.

Ce livre démontre que les différents stades de développement sont plus que des particules physiques; ils constituent une série d'éléments occupant un environnement structuré et c'est l'étude des relations entre ces éléments et la structure spatiale les abritant qui permet de comprendre le devenir des populations et plus précisément leurs variations d'abondance. Le terme population se rapporte à une partie des individus d'une espèce constituant une unité autoentretenu. En revanche les relations énergétiques ne semblent pas indispensables à la compréhension des régulations ce qui conduit à avancer que les problématiques posées en terme de flux ou de bilan énergétique, n'apparaissent pas d'un grand intérêt pour expliquer les variations interannuelles d'abondance et c'est cependant une telle abondance qui est au centre de l'évolution.

Titre des différents chapitres :

1. The Population Regulation Question
2. Historical Background of Marine Population Concepts
3. Population Biology of Atlantic Herring
4. The Member/Vagrant Hypothesis
5. Marine Fish Populations
6. Estuarine, Island, Coral Reef, and Benthos Populations

7. Oceanic Zooplankton Populations
8. Summing Up the Evidence
9. Implications for Ecological Questions
10. Ecological Components of Evolutionary Theory
11. Life-Cycle Selection and Speciation
12. Explanatory Power of the Member/Vagrant Hypothesis.

Marine Populations est le premier d'une nouvelle série de manuels consacrés à l'Océanographie des Pêches pour diffuser la pensée actuelle relative aux effets de la variabilité de l'environnement sur les populations d'organismes marins. Même si les évidences concernant les contraintes physiques autour des îles ou des récifs coralliens

méritent un développement sans doute plus approfondi, le livre dans son ensemble est une réussite et doit connaître une large diffusion. Tout biologiste marin lira avec profit les chapitres 9, 10 et 11 qui montrent que l'expression des grandes lois biologiques dépend fortement de données d'autres disciplines : météorologie et changements climatiques à grande échelle, océanographie physique et chimique... Dans cette interaction beaucoup d'éléments étaient disponibles depuis longtemps; c'est le mérite de Sinclair d'avoir récemment tenté de les assembler d'une façon rationnelle.

M. Bhaud

VIE ET MILIEU : Volume 40

TABLE DES MATIERES – TABLE OF CONTENTS

P. AGUESSE, <i>cf.</i> M. MENIOUI	57
J.-P. AGUILAR, <i>cf.</i> J. MICHAUX	130
L. AMBID, I. CASTAN, Cl. ATGIE et M. NIBBELINK. Prise alimentaire et niveau de l'activité adrénergique périphérique chez un Rongeur hibernant le Lérot. <i>Changes in food intake and in the sympathetic adrenal system, in the hibernating garden dormouse.</i>	160
A. ANTUNEZ, J.M. VARGAS, V. SANS-COMA et L.J. PALOMO. Quelques aspects du cycle biologique de <i>Mus spretus</i> au sud de la Péninsule Ibérique. <i>Some aspects of the biological cycle in Mus spretus in the south of the Iberian Peninsula</i>	196
L.M. ARRUDA. Population structures of fish on the Portuguese coasts	319
C.P. ARTHUR, <i>cf.</i> D. IBORRA	177
C.I. ATGIE, <i>cf.</i> L. AMBID	160
J.-C. AUFRAY, K. BELKHIR, J. CASSAING, J. BRITTON-DAVIDIAN and H. CROSET. Outdoor occurrence in Robertsonian and standard populations of the house mouse.....	111
S. AULAGNIER. Zoogéographie et statut des Carnivores sauvages du Maroc. <i>Zoogeography and status of the wild Moroccan Carnivores.</i>	150
B. BACHELET, <i>cf.</i> J. MICHAUX	130
P. BAYLE, <i>cf.</i> F. POITEVIN.....	144
P. BAYLE, <i>cf.</i> D. IBORRA	177
K. BELKHIR, <i>cf.</i> J.-C. AUFRAY	111
M. BHAUD. Acquisition de la vie benthique par <i>Eupolyornia nebulosa</i> (Polychète Terebellidae) : dispositifs expérimentaux et premiers résultats. <i>The acquisition of benthic life by E. nebulosa (Polychaeta, Terebellidae) : an experimental approach with preliminary results.</i>	17
M. BOUVY, <i>cf.</i> D. DELILLE	281
J.C. BRAEKMAN, <i>cf.</i> J. HUYSECOM.....	285
D. CAPOLONGO and V. CAPUTO. Mammals of the Partenio mountains (Campanian Apennines, southern Italy)	156
V. CAPUTO, <i>cf.</i> D. CAPOLONGO	156
J. CASSAING, <i>cf.</i> J.-C. AUFRAY.....	111
I. CASTAN, <i>cf.</i> L. AMBID	160
C. CHAUVET, <i>cf.</i> P. MOSCONI.....	305
G. CHEYLAN. Endémisme et spéciation chez les Mammifères Méditerranéens. <i>Endemism and speciation in mediterranean mammals</i>	137
G. CHEYLAN, <i>cf.</i> L. GRANJON	189
J. COURTIN, <i>cf.</i> F. POITEVIN	144

H. CROSET. Approche systématique des processus évolutifs. <i>Systemic approach of evolutionary processes</i>	99
H. CROSET, cf. J.-C. AUFRAY	111
M. DAKKI, cf. M. MENIOUI	57
D. DALOZE, cf. J. HUYSECOM	285
B. DEFAUT. Un climagramme et un système d'étages phytoclimatiques utilisables simultanément en Afrique du Nord et en Europe Occidentale. <i>A climagram and a phytoclimatic belts system simultaneously utilisable in north Africa and western Europe.</i>	67
D. DELILLE and M. BOUVY. Relationship between viable and direct bacteriological counts in southern polar marine waters.	281
M.S. DIOP et M. GLEMAREC. Rôle des facteurs abiotiques et biotiques sur le recrutement du bivalve <i>Venus rosalina</i> (Rang) en Mauritanie. <i>Abiotic and biotic influencing Venus rosalina bivalvia recruitment offshore the Mauritanian coast.</i>	1
P. FIORONI, J. OEHLMANN et E. STROBEN. Le pseudohermaphrodisme chez les Prosobranches : analyse morphologique et histologique. <i>The pseudohermaphrodisism of Prosobranchs : a morphological and histological analysis</i>	45
P. GILLET. Variation intraspécifique des paragnathes chez <i>Nereis diversicolor</i> (Annélides, Polychètes) de l'Atlantique Nord-Est. <i>Intravariation of paragnaths in Nereis diversicolor (Annelida, Polychaeta) from North-East Atlantic.</i>	297
M. GLEMAREC, cf. M.S. DIOP	1
L. GRANJON et G. CHEYLAN. Adaptations comportementales des Rats noirs <i>Rattus rattus</i> des Iles Ouest-Méditerranéennes. <i>Behavioural adaptations of the black rat Rattus rattus in the islands of the west Mediterranean.</i>	189
C. GRENOT. Réponses écophysiological des Mammifères aux contraintes hydriques dans les écosystèmes méditerranéens arides. <i>Ecophysiological responses of Mammals to water stress in arid Mediterranean ecosystems.</i>	168
M.J. GRYGIER. <i>Introcornia</i> (Crustacea : Ascothoracida : Petrarciidae) parasitic in an ahermatypic coral from Saint Paul Island, Indian Ocean.	313
R. HUTTERER. Temporal and geographical variation of shrews of the Sicilian-Maltese Archipelago since the Pleistocene.	213
J. HUYSECOM, G. VAN DE VYVER, J.C. BRAEKMAN and D. DALOZE. Screening and bioassays for toxic substances in sponges from Western Mediterranean sea and North Brittany.	285
D. IBORRA, C.P. ARTHUR et P. BAYLE. Importance trophique du Lapin de Garenne pour les grands rapaces provençaux. <i>Trophic importance of the European Rabbit for the great Mediterranean raptors.</i>	177
F. LAFARGUE, cf. C. LAMBERT	293
C. LAMBERT, F. LAFARGUE and G. LAMBERT. Preliminary note on the Genetic Isolation of <i>Ciona</i> Species (Ascidiacea, Urochordata).	293
G. LAMBERT, cf. C. LAMBERT	293
T. MADDALENA et P. VOGEL. Relations génétiques entre Crocidures Méditerranéennes : le cas des Musaraignes de Gozo (Malte) <i>Genetical relationships between Mediterranean white-toothed shrews : the status of the Crocidura from Gozo.</i>	119
T. MADDALENA, cf. P. VOGEL	124

	331
M.-C. MARINVAL-VIGNE, cf. J.-D. VIGNE	207
D. MASSON. La sortie crépusculaire du gîte diurne chez <i>Rhinolophus euryale</i> (Chiroptera, Rhinolophidae). <i>Timing and pattern of emergence of Rhinolophus euryale</i> (Chiroptera, Rhinolophidae)	201
M. MENIOUI, M. DAKKI et P. AGUESSE. Une biotypologie des peuplements infralittoraux superficiels de Crustacés des côtes rocheuses marocaines. <i>A biotypology of the Crustacea living on the Moroccan rocky coasts in the upper fringe of the infralittoral zone</i>	57
J. MICHAUX, J.-P. AGUILAR et B. BACHELET. La Faune des Rongeurs du sud de la France et sa dynamique au Néogène supérieur. <i>The rodent fauna from southern France and its dynamics during the upper Neogene</i>	130
P. MOSCONI & C. CHAUVET. Variabilité spatio-temporelle de la croissance des juvéniles de <i>Sparus aurata</i> entre les zones lagunaires et marines du Golfe du Lion. <i>Growth spatio-temporal variability of juveniles of sea-bream (Sparus aurata) between lagoonal and sea areas, in the south of Lion's Gulf</i>	305
S. MOURELATOS, R. POURRIOT et C. ROUGIER. Taux de filtration du Rotifère <i>Brachionus calyciflorus</i> : comparaison des méthodes de mesure ; influence de l'âge. <i>Filtration rate in the rotifer Brachionus calyciflorus : comparison of the measuring methods : influence of age</i>	39
M. NIBBELINK, cf. L. AMBID	160
J. OEHLMANN, cf. P. FIORONI	45
L.J. PALOMO, cf. A. ANTUNEZ	196
F. POITEVIN, P. BAYLE et J. COURTIN. Mise en place des faunes de Micromammifères (Rongeurs, Insectivores) dans la région méditerranéenne française au post-glaciaire. <i>Establishment of the Micromammalian fauna (rodents, Insectivora) in the French Mediterranean area during the post-glacial</i>	144
R. POURRIOT, cf. S. MOURELATOS	39
C. ROUGIER, cf. S. MOURELATOS	39
V. SANS-COMA, cf. A. ANTUNEZ	196
P.J. SCHEMBRI, cf. P. VOGEL	124
B. SOULEMANE. Production primaire dans une baie tropicale eutrophe : influence de la destratification. <i>Primary production in a tropical eutrophic bay : influence of destratification</i>	273
E. STROBEN, cf. P. FIORONI	45
G. VAN DE VYVER, cf. J. HUYSECOM	285
J.M. VARGAS, cf. A. ANTUNEZ	196
M. VERLAQUE. Végétation marine de la Corse (Méditerranée). VIII. Documents pour la flore des Algues. <i>Marine vegetation of Corsica (Mediterranean). VIII. Documents for the Algal flora</i>	79
J.-D. VIGNE et M.-C. MARINVAL-VIGNE. Nouvelles données sur l'histoire des Musaraignes en Corse (Insectivora, Soricidae). <i>New data about the Story of Shrews in Corsica (Insectivora, Soricidae)</i>	207
P. VOGEL, cf. T. MADDALENA	119
P. VOGEL, T. MADDALENA and P.J. SCHEMBRI. Cytotaxonomy of shrews of the genus <i>Crocidura</i> from Mediterranean Islands	124
M.J. WELLS & J. WELLS. The control of enzymes secretion by the digestive gland of <i>Octopus</i> ..	31
J. WELLS, cf. M.J. WELLS	31

Liste des Référés

Les référés suivants ont examiné les manuscrits publiés dans le tome 40. La rédaction leur exprime sa reconnaissance pour leurs analyses critiques.

The following persons have reviewed manuscripts published in volume 40. Their constructive comments have been valuable for the authors and are greatly appreciated by the editorial board.

J.A. Alcover, Ciutat de Mallorca; M. Amanieu, Montpellier; L. Ambid, Toulouse; M. Artois, Malzeville; G. Bachelet, Arcachon; R. Barbault, Paris; B. Battaglia, Padoue; M. Bhaud, Banyuls-sur-mer; A. Bianchi, Marseille; B. Boisaubert, Bar Le Duc; E. Boucaud-Camou, Caen; D.J. Bullock, St Andrews; F. Catzeflis, Montpellier; C. Cazaux, Arcachon; F. Cinelli, Pise; J.L. Chappuis, Paris; C. Chauvet, Perpignan; K.L. Crowell, Canton; P. Daget, Montpellier; R. Duguy, La Rochelle; P. Delattre, Jouy-en-Josas; D.J. Faulkner, La Jolla; C. Féral, Caen; R. Fons, Banyuls-sur-mer; R. Galzin, Perpignan; A. Glémarec, Brest; G. Gonzalez, Toulouse; J. Gosalbez, Madrid; A. Haim, Tivon; J.C. Hureau, Paris; G. Jacques, Banyuls-sur-mer; J.J. Jaeger, Montpellier; L. Laubier, Paris; J. Michaux, Montpellier; C. Monnot, Paris; P. Orsini, Toulon; F. Petter, Paris; P. Pfeffer, Paris; M. Pietra, Povo-Trento; R. Prodon, Banyuls-sur-mer; J.C. Rostan, Villeurbanne; M.-C. Saint Girons, Paris; M.H. Zibrowius, Marseille.

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, 1990, 40 (4)

Life and Environment

SOMMAIRE – CONTENTS

Production primaire dans une baie tropicale eutrophe : Influence de la destratification <i>Primary production in a tropical eutrophic bay : influence of destratification</i>	B. SOULEMANE	273
Relationship between viable and direct bacteriological counts in southern polar marine waters	D. DELILLE and M. BOUVY	281
Screening and bioassays for toxic substances in sponges from Western Mediterranean sea and North Brittany J. HUYSECOM, G. VAN DE VYVER, J.C. BRAEKMAN and D. DALOZE		285
Preliminary note on the genetic isolation of <i>Ciona</i> species (Ascidiacea, Urochordata) C. LAMBERT, F. LAFARGUE and G. LAMBERT		293
Variation intraspécifique des paragnathes chez <i>Nereis diversicolor</i> (Annélides, Polychètes) de l'Atlantique Nord-Est <i>Intra-species variation of paragnaths in Nereis diversicolor (Annelida, Polychaeta) from North-East Atlantic</i>	P. GILLET	297
Variabilité spatio-temporelle de la croissance des juvéniles de <i>Sparus aurata</i> entre les zones lagunaires et marines du Golfe du Lion <i>Growth spatio-temporal variability of juveniles of sea-bream (Sparus aurata) between lagoonal and sea areas in the south of Lion's Gulf</i>	P. MOSCONI, C. CHAUVET	305
<i>Introcornia</i> (Crustacea : Ascothoracida : Petrarciidae) parasitic in an ahermatypic coral from Saint Paul Island, Indian Ocean.	M.J. GRYGIER	313
Population structures of fish in the Intertidal. Ranges of the Portuguese Coasts.	M. ARRUDA	319
Analyses d'ouvrages/ <i>Books reviews</i>		325
Table des matières/ <i>Table of contents</i>		329