

ISSN 0240-8759

# Vie et Milieu

*Life and Environment*

Vol. 43 n° 4 – Décembre 1993

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 – Life and Environment* publie des contributions concernant les divers aspects de l'écologie, la biologie et la systématique dans les milieux marins, lagunaires et terrestres :

- biologie et écologie des organismes, des populations et des écosystèmes
- réseaux trophiques, flux énergétiques
- écologie benthique
- pollution
- écologie numérique, modélisation
- évolution et phylogénie

Un numéro à thème paraît chaque année.

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<sup>me</sup> N. COINEAU, Exécutive 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 – Life and Environment* publishes contributions in the fields of Ecology, Biology and Systematics with emphasis on marine, lagoonar and terrestrial milieus :

- Organisms, communities and ecosystems biology and ecology
- Trophic webs, energetics
- Benthic ecology
- Pollution
- Numerical ecology, modelling
- Evolutionary biology and phylogeny

Each year, a single or double issue is devoted to a special topic.

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, Executive 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).

---

Publié avec le concours financier du Conseil Général des Pyrénées-Orientales

---

### ABONNEMENTS/SUBSCRIPTIONS 1993

Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i> .....	FRANCE	AUTRES PAYS
Adresser le paiement à l'ordre de / <i>Address payment to the order of:</i>	645 F	860 F

**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

# ICHTHYOFAUNE DE LA CÔTE LANGUEDOCIENNE (GOLFE DU LION) MODIFICATIONS FAUNISTIQUES ET DÉMOGRAPHIQUES

*Ichthyofauna of the languedocian coast (gulf of Lion)  
Faunistic and Demographic modifications*

J.-P. QUIGNARD<sup>(1)</sup>, A. RAIBAUT<sup>(2)</sup>

<sup>(1)</sup> Laboratoire d'Ichthyologie, Université Montpellier II, Sciences et Techniques du Languedoc, Place E. Bataillon, 34075 Montpellier Cedex 5, France

<sup>(2)</sup> Station Méditerranéenne de l'Environnement Littorale, Université Montpellier II, quai de la Daurade, 34200 Sète, France

MÉDITERRANÉE  
GOLFE DU LION  
POISSONS  
MODIFICATIONS FAUNISTIQUES

MEDITERRANEAN  
GULF OF LION  
FISHES  
FAUNISTIC MODIFICATIONS

**RÉSUMÉ** – Les auteurs rapportent la capture de six espèces nouvelles de Poissons pour la côte languedocienne (golfe du Lion) dont *Spheroides pachygaster*. Ils confirment la présence de trois espèces rares dont *Pomadasys incisus*. Enfin, ils indiquent que l'abondance des espèces à affinités « subtropicales » tend à augmenter tandis que celle des espèces d'origine « subboréales » diminue.

**SUMMARY** – The authors report the capture for the first time of six species of fishes in the gulf of Lion. They confirm the presence of three other species. They indicate that the subtropical species increase in abundance whereas those of boreal origine are decreasing.

Ce que nous écrivions il y a trois décennies (Quignard *et al.*, 1962) reste d'actualité, peu de travaux sont consacrés à la connaissance de la biodiversité ichthyique du golfe du Lion. En effet, depuis la mise au point faite par Doumet en 1860 dans laquelle on trouve une liste des Poissons observés à Sète avec mention de leur abondance relative, nous n'avons à notre disposition que celle de Calvet dressée en 1905. Cette dernière liste assez exhaustive ne donne aucune indication quant à la fréquence et à l'abondance de ces Poissons. Pourtant le golfe du Lion est un secteur maritime digne d'intérêt tant sur le plan des sciences fondamentales qu'appliquées... Rappelons seulement qu'il est un « refuge » pour les espèces reliques glaciaires (Furnestin, 1948) comme le Flet, le Sprat, certains Gobies, la Crevette grise... et qu'il est la portion de côte méditerranéenne française où la pression de pêche est la plus forte.

Les données concernant les lagunes languedociennes, si elles ne sont pas entièrement satisfaisantes, sont plus nombreuses, citons Gourret (1896 et 1897), Mathias (1932), Quignard et Paris (1971), Quignard *et al.* (1984, 1985).

Dans cet article, nous exposons des observations purement qualitatives faites au cours des

quinze dernières années sur quelques espèces remarquables de Poissons de la côte languedocienne. Nous avons retenu ces espèces car elles peuvent être considérées dans une certaine mesure, comme des bio-indicateurs des modifications que subit le golfe du Lion. Nous présentons tout d'abord les espèces nouvelles, ensuite les rares déjà recensées dans la région, puis les communes dont l'abondance semble en augmentation et enfin celles en régression.

## ESPÈCES NOUVELLES

### A. Sélaciens

#### Rhinopterae

*Rhinoptera marginata* (E.G. Saint-Hilaire, 1817), Mourine.

Le 19 juillet 1987 un spécimen (1 m de largeur discale) a été pêché entre le Grau-du-Roi et la Grande-Motte.

**B. Téléostéens****Pomatomidae**

*Pomatomus saltator* (Linnaeus, 1758), Tasser-gal.

Durant les étés de 1991 et surtout 1992 des bancs composés de très nombreux individus de 30 à 35 cm de longueur totale ont permis de faire des pêches fructueuses (30 à 40 kg par pêcheur et par sortie d'une demie journée) entre le Grau-du-Roi et Palavas. Ce Poisson n'a pas été signalé jusqu'à présent (Calvet, 1905 ; Quignard *et al.*, 1962) dans le golfe du Lion même si la carte donnée par Tortonèse (1986) le laisse supposer.

**Carangidae**

*Seriola dumerili* (Risso, 1810), Sériole.

Non signalée jusqu'à présent dans le golfe du Lion (Doumet, 1860 ; Moreau, 1881 ; Calvet, 1905 ; Quignard *et al.*, 1962) ; la Sériole est actuellement, quoique rare, pêchée assez régulièrement dans ce secteur et plus particulièrement dans le golfe d'Aigues Mortes. Notons depuis 1990 la prise de spécimens de 60 à 80 cm alors qu'auparavant les quelques individus débarqués ne dépassaient pas 40 à 50 cm.

**Sparidae**

*Diplodus cervinus cervinus* (Lowe, 1841), Sar à grosse lèvres, tambour.

Inconnu sur la côte languedocienne jusqu'en 1978 (Doumet, 1860 ; Calvet, 1905 ; Quignard, 1979 ; Bauchot et Hureau, 1986) et exceptionnel sur les côtes du Roussillon (Oliver, 1965), ce Sar est maintenant commun dans tout le golfe du Lion. En mer on pêche des individus de 7 à 44,5 cm de longueur totale et dans les lagunes du secteur de Palavas en mai, juin on capture des petits spécimens de 7 à 9 cm.

**Labridae**

*Thalassoma pavo* (Linnaeus, 1758), Girelle paon.

Un spécimen de 18 cm (Lt) a été pêché à Agde (Fort de Brescou) le 6 septembre 1990. Notons que ce Labre est devenu au cours des dernières années relativement commun dans les eaux littorales de la côte d'Azur et de Provence.

**Tétrodontidae**

*Sphoeroides pachygaster* (Müller et Troschel, 1848) souvent cité sous le nom de *Sphoeroides cutaneus* (Günther, 1870), Poisson globe.

Un spécimen de 11,5 cm (Lt) a été pêché en 1991 au large de Sète sur des fonds de 80 à 100 m. Ce Poisson typiquement subtropical à tropical a été souvent capturé depuis 10 ans au sud d'une ligne allant des Baléares à la Sardaigne. Signalé dans la mer Ligure en 1986 et 1990 (Tursi *et al.*, 1992 ; Ragonèse *et al.*, 1992). Il a donc étendu son aire de répartition vers le nord-ouest.

**ESPÈCES RARES OU EXCEPTIONNELLES, NOUVELLEMENT SIGNALÉES****A. Sélaciens****Rhinopteridae**

*Mobula mobular* (Bonnaterre, 1788), Diable de mer.

Un spécimen femelle de 1 m d'envergure a été pêché le 11 août 1987 devant Palavas, et un autre de sexe mâle de 2,20 m d'envergure (Capapé, 1990) a été capturé dans le golfe d'Aigues-Mortes le 23 septembre 1990. Cette espèce avait déjà été signalée dans la région par Granier (1964).

**B. Téléostéens****Haemulidae**

*Pomadasy incisis* (Bowdich, 1825), Grondeur.

Depuis 1987, ce Poisson ayant des affinités pour les eaux subtropicales, est pêché en petit nombre mais assez régulièrement à la senne de plage entre le Grau-du-Roi et Sète. Les prises ont toujours été faites en été et les individus mesurent entre 15 et 25 cm de longueur totale. A ce jour nous avons eu connaissance de 35 captures. Ce Poisson a été signalé pour la première fois en 1888 dans le golfe du Lion (Etang de Thau, Sète) par Moreau (1891 et 1892).

**Serranidae**

*Epinephalus guaza* (Linnaeus, 1758), Mérou brun, noir.

La quasi absence de biotopes favorables (surplombs rocheux, cavernes) à l'installation du Mérou brun explique en grande partie sa rareté sur la côte languedocienne. Signalé uniquement en 1960 et 1962 (Quignard *et al.*, 1962), depuis 1990 des spécimens de 20 à 40 cm sont régulièrement capturés chaque été entre le Grau du Roi et Sète par 10 à 30 m de profondeur. Signalons la capture à la ligne d'un animal de 30 kg au large de la Grande Motte par 80 m de profondeur le 24 août 1992. La présence du Mérou brun dans ce secteur

est peut-être à mettre en relation avec l'augmentation récente du nombre des individus vivant sur les côtes rocheuses voisines de Provence et de Catalogne.

### Coryphaenidae

*Coryphaena hippurus* (Linnaeus, 1758), Coryphène.

Signalée à Port-Vendres en 1874 (Moreau, 1881) et à Sète en 1959 (Quignard *et al.* 1962), 5 spécimens de cette espèce ont été pêchés en juillet et août 1991 et 2 en août 1993 au niveau du Cap d'Agde. Ces individus mesuraient entre 40 et 50 cm de longueur totale.

## POPULATIONS EN DÉVELOPPEMENT

### A. Sélaciens

#### Lamnidae

*Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758), Requin blanc.

Ce Requin est régulièrement signalé dans les eaux du golfe du Lion en été (Doumet, 1860 ; Moreau, 1881 ; Calvet, 1905 ; Perrier, 1938, Quignard *et al.*, 1962 ; Granier, 1964). Entre 1987 et 1992, il a été souvent vu entre le Rhône et la frontière espagnole. Un de ces animaux aurait même attaqué une petite barque au large de Sète en juin 1990 (Midi Libre, 14 juin 1990). Notons la prise exceptionnelle en hiver (janvier 1991) d'un individu au large de Sète. Ces spécimens de Requin blanc mesuraient entre 2,50 et 8 m de longueur totale.

#### Clupeidae

*Sardinella aurita* Valenciennes, 1847, Allache.

Des quantités relativement importantes d'allaches de 15 à 29 cm de longueur totale ont été pêchées aussi bien en mer que dans les lagunes languedociennes (Mauguio, Prévost, Thau), du printemps à la fin de l'automne en 1991, mais surtout en 1992.

#### Sphyraenidae

*Sphyraena sphyraena* (Linnaeus, 1758), Barracuda, Brochet de mer.

Les chalutiers de Sète et du Grau-du-Roi ont toujours pêché ce Poisson (Doumet, 1860 ; Moreau, 1881 ; Calvet, 1905 ; Quignard, 1961 ; Quignard *et al.*, 1962). Les spécimens débarqués étaient de jeunes immatures de 30 à 45 cm de longueur totale. Depuis 1989 quelques grands spéci-

mens de 60 à 70 cm présentant un dos rayé verticalement de bandes gris-foncé ont été capturés chaque été.

### Sparidae

*Sarpa salpa* (Linnaeus, 1758), Saupe.

Depuis 1989 on note une certaine explosion démographique de la population du golfe du Lion. Les ports, comme celui de la Grande-Motte et les lagunes sont parfois envahis de Saupes de 12 à 15 cm de longueur totale.

*Oblada melanura* (Linnaeus, 1758), Oblade, néblade.

Ce Sparidé est devenu très abondant en mer depuis 1980. Quelques spécimens de 4 à 6 cm sont parfois capturés en été dans les lagunes situées entre le Grau du Roi et Sète.

*Pagrus pagrus* (Linnaeus, 1758), Pagre.

Les prises ont augmenté depuis 1980, mais elles restent peu abondantes. Près de la côte, on capture, en été de très petits spécimens et au large, entre 50 et 80 m de profondeur, des individus de 50 à 58 cm de longueur totale.

*Dentex dentex* (Linnaeus, 1758), Denté.

On note une certaine augmentation des prises aussi bien d'individus de petite que de grande taille pesant jusqu'à 4 à 6 kg. Les prises se font surtout entre les Saintes-Maries et Palavas, du printemps à l'automne.

*Puntazzo puntazzo* (Cotti, 1777), Sar à museau pointu.

Ce sar est devenu relativement abondant sur toute la côte depuis 1980 et surtout 1985. Des spécimens de 20 cm et plus sont pêchés dans le bassin de Thau, et des petits de 8 cm environ sont parfois capturés en été (1989, 1992) dans les lagunes peu profondes de Palavas. Notons que Doumet (1860) ne le signale pas dans sa liste des poissons observés à Sète et Moreau (1881) le donne pour assez rare.

### Balistidae

*Balistes carolinensis* Gmelin, 1789, Baliste, Poisson porc.

Ce Poisson à vaste répartition géographique a malgré tout des affinités pour les eaux relativement chaudes. Signalé depuis longtemps (Doumet, 1860 ; Moreau 1881) dans le golfe du Lion, il connaît au moins depuis 1980, une véritable explosion démographique estivale. Actuellement, il est aussi bien capturé par les chalutiers, les sennes de plage que par les pêcheurs à la ligne.

### Dactylopteridae

*Dactylopterus volitans* (Linnaeus, 1758), Grondin volant.

Le Grondin volant a été fréquemment capturé durant l'été 1992 entre le Rhône et l'Hérault. Les individus mesuraient entre 30 et 37 cm de longueur totale.

### Soleidae

*Solea senegalensis* Kaup, 1858, Sole sénégalaise.

Cette Sole typiquement subtropicale a été signalée pour la première fois dans le golfe du Lion en 1986 (Quignard *et al.*, 1986). Depuis on trouve régulièrement quelques spécimens de 20 à 25 cm de longueur totale dans les débarquements des pêches côtières et lagunaires (secteur de Palavas, lagune de Mauguio). Les captures sont essentiellement estivales et automnales. Quelques petits individus de 4 à 6 cm ont été pêchés dans la lagune de Mauguio en septembre et octobre 1990 et 1992.

## POPULATIONS EN RÉGRESSION

### Clupeidae

*Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758), Sprat, Melette.

Le Sprat, Poisson ayant des affinités pour les eaux froides et qui peut être considéré, en Méditerranée, comme une « relique » des temps glaciaires s'est considérablement raréfié dans le golfe du Lion depuis 1985 environ. Actuellement seuls quelques individus sont débarqués alors qu'entre 1975 et 1985 un bateau pouvait en ramener de quelques kilogrammes à plusieurs dizaines de kilogrammes.

### Pleuronectidae

*Platichthys flesus* (Linnaeus, 1758), Flet, Passer, Plane.

Cette espèce typique des eaux subboréales, relique glaciaire, se raréfie considérablement. Excessivement abondante au siècle dernier (Doumet, 1860 ; Moreau, 1881 ; Gourret, 1897...) elle n'est pêchée actuellement sur la côte et dans les lagunes qu'en très petites quantités (quelques exemplaires par pêcheur). En hiver au moment de la ponte quelques kilogrammes ou dizaines de kilogrammes de Flet sont, malgré tout, capturés au niveau du Rhône, de l'Hérault et de l'Aude. Ce lent déclin de la population du golfe du Lion est peut-être essentiellement dû à la domestication des

fleuves qui modifie le régime des apports en eau douce et à la mauvaise qualité de l'eau au niveau des estuaires et des lagunes.

## CONCLUSION

Les faits présentés mettent en évidence l'arrivée dans le golfe du Lion d'espèces appartenant à la faune des régions chaudes atlanto-méditerranéennes (Quignard, 1978a et b) et une certaine explosion démographique des espèces « autochtones » de même origine. Par contre, on note une diminution des stocks des « reliques glaciaires », Poissons ayant des affinités boréales.

## BIBLIOGRAPHIE

- BAUCHOT M.L., J.-C. HUREAU, 1986. Sparidae in Poissons de l'Atlantique nord-est et de la Méditerranée, UNESCO, 2 : 883-907.
- CALVET L., 1905. La Station Zoologique de Cette avec une esquisse de la faune et de la flore marine de la région. Trav. Institut de Zoologie de l'Université de Montpellier. Poissons : 68-70.
- CAPAPE Ch., 1990. Présence du diable de mer *Mobula mobular* (Bonnaterre, 1788) (Pisces, Rajiformes, Mobulidae) dans le golfe d'Aigues Mortes. Anatomie de la ceinture pelvienne et des ptérygopodes. *Mésogée* 50 : 9-14.
- DOUMET N., 1860. Catalogue des Poissons recueillis ou observés à Cette. Revue et Magasin de Zoologie pure et appliquée, 2<sup>e</sup> série, 12 : 494-509.
- FURNESTIN J., 1948. Observations sur le sprat (*Clupea sprattus* L des côtes méridionales de France (Atlantique et Méditerranée). *Rev. Trav. off. Pêches Marit.*, Paris, 14 : 39-69.
- GRANIER J., 1964. Les Eusélaciens dans le golfe d'Aigues-Mortes. *Bull. Mus. Hist. nat., Marseille*, 24 : 33-43.
- GOURRET P., 1896. L'étang de Thau. Trav. Inst. Zool. Université Montpellier, n.s. 5 : 55 p.
- GOURRET P., 1897. Les étangs saumâtres du Midi de la France et leurs pêcheries. *Ann. Mus. Hist. nat., Marseille - Zoologie* 5 (1) : 386 p.
- MATHIAS P., 1932. Sur les Poissons de l'étang de Thau. *Bull. Muséum Paris*, 2 (4) : 501-509.
- MOREAU E., 1881. Histoire Naturelle des Poissons de la France, 1 : 482 p., 2 : 572 p., 3 : 697 p.
- MOREAU E., 1891. Histoire Naturelle des Poissons de la France, suppl. : 144 p.
- MOREAU E., 1892. Manuel d'Ichthyologie française. Masson Paris : 650 p.
- OLIVER G., 1965. Sur la présence de *Diplodus cervinus* (Lowe, 1841) (Sparidae) dans la région de Banyuls-sur-Mer (Pyénées-orientales). *Rev. Trav. Inst. Sci. Tech. Pêches marit.*, 30 (4) : 343-346.

- PERRIER L., 1938. Une invasion de requins sur les côtes du Languedoc. Edit. Causse, Graille et Castelnau, Montpellier : 6 p.
- QUIGNARD J.-P., 1961. Note sur les Didimozoonidae : *Didimozoon sphyraenae* Taschenberg, 1879. C. R. 86<sup>e</sup> Congrès Sociétés savantes, Montpellier : 651-655.
- QUIGNARD J.-P., 1978a. La Méditerranée creuset ichthyologique. *Boll. Zool.*, **45** : 23-26.
- QUIGNARD J.-P., 1978b. Introduction à l'Ichthyologie méditerranéenne : aspect général du peuplement. *Bull. Off. natn. Pêche, Tunisie*, **2** (1-2) : 3-21.
- QUIGNARD J.-P., 1979. La méditerranée et les temps modernes. Faits bio-écologiques. *Bull. Off. natn. Pêches, Tunisie*, **3** (2) : 255-270.
- QUIGNARD J.-P., BOURQUARD C. et S. SHEHATA, 1986. Note faunistique concernant les Soleinae du golfe du Lion (Pisces, Soleidae). *Vie Milieu*, **36** (2) : 141-143.
- QUIGNARD J.-P., MAN-WAY R. et R. VIANET, 1984 (1985). Les poissons de l'étang de Mauguio (Hérault, France). Inventaire, structure du peuplement, croissance. *Vie Milieu*, **34** (4) : 173-183.
- QUIGNARD J.-P. et J. PARIS, 1971. Les Pöissons des étangs languedociens de Sète à Carnon. *Vie Milieu*, suppl., **22** : 301-327.
- QUIGNARD J.-P., RAIBAUT A., et J.-P. TRILLES, 1962. Contribution à la faune ichthyologique sétoise. *Naturalia Monspeliensia*, série Zoologie, **4** : 61-85.
- RAGONESE S., RIVAS G. et P. JEREB, 1992. Spreading of Puffer *Sphoeroides cutaneus* Günther, 1870 (Pisces, Tetraodontidae) in the sicilian channel. Is it an « exploding » population ? *Rapp. Comm. int. Mer Medit.*, **33** : 308.
- TORTONESE E., 1986. Pomatomidae in Poissons de l'Atlantique nord-est et de la Méditerranée. UNESCO, Paris, **2** : 812-813.
- TURSI A., d'ONGHIA et A. MATARRESE, 1992. First finding of *Sphoeroides pachygaster* (Müller et Trachel, 1848) (Tetraodontidae) in the ionian sea (middle-eastern Mediterranean). *Cybium*, **16** (2) : 171-172.

Reçu le 22 janvier 1993 ; received January 22, 1993  
Accepté le 26 février 1993 ; accepted February 26, 1993



# BEHAVIOURAL RESPONSE OF NORTHERN BASKET STAR *GORGONOCEPHALUS ARCTICUS* TO MECHANICAL STIMULATIONS

J.-F. HAMEL and A. MERCIER

Département d'océanographie, Université du Québec à Rimouski,  
Centre Océanographique de Rimouski, 310 allée des Ursulines, Rimouski (Québec), Canada G5L 3A1

GORGONOCEPHALUS  
OPHIURE  
COMPORTEMENT  
MECANO-SENSIBILITE

**RÉSUMÉ** – L'Ophiure ramifiée *Gorgonocephalus arcticus*, retrouvée dans les eaux profondes de l'estuaire du Saint-Laurent, montre une capacité de discrimination tactile qui lui permet de répondre proportionnellement à diverses intensités de stimulation. Une stimulation ponctuelle du disque provoque l'enroulement général des bras et la couverture du disque par les radii. Une comparaison de la vitesse du mouvement des bras, induite par différents niveaux de stimulation, montre que *G. arcticus* réagit significativement plus rapidement et plus intensément à une forte pression qu'à une pression légère ou d'intensité intermédiaire. Une pression sur un bras ne génère pas de réaction globale, mais plutôt un lent mouvement à proximité des ramifications stimulées. Dans le cas de stimulations simultanées sur deux sites distincts, la couverture du disque se produit uniquement lorsque celles-ci sont administrées dans la zone interambulacraire. Cependant, lorsque les deux stimulations simultanées affectent des bras adjacents, le même bras ou un bras et le disque, aucune réaction n'est observée, tandis qu'une discrète activité devient perceptible suite à la stimulation successive de deux bras adjacents. Cette étude présente les premières observations comportementales de mécano-sensibilité réalisées chez une Ophiure ramifiée. Ces Ophiuroïdes semblent développer des réactions plus complexes que celles observées chez les Ophiures non ramifiées, ce qui suggère un niveau d'organisation différent du système nerveux.

GORGONOCEPHALUS  
OPHIUROID  
BRITTLESTAR  
BEHAVIOUR  
MECHANOSENSITIVITY

**ABSTRACT** – *Gorgonocephalus arcticus*, a basket star from the deep St. Lawrence Estuary shows intensity and tactile discriminatory abilities. The pinpoint mechanical stimulation of the disk induces a succession of reactions involving general arm coiling and covering of the disk by radii. The statistical comparison between temporal development of arm movements provoked by different intensities of stimuli demonstrates that *G. arcticus* reacts faster and stronger to a strong pressure than to a light or intermediate one. A pressure inflicted to an arm does not generate a global reaction but a localized and slow movement of the surrounding branches. In the case of a simultaneous double-site stimulation, a complete reaction, including covering of the disk, occurs only when both stimulations are inflicted to the radial shield. When the two stimuli involve adjacent arms, the same arm or an arm and the disk, almost no reaction is observed. A discrete local activity is perceptible after successive stimulation of two adjacent arms. This study presents the first behavioural observations of mechanosensitivity made on basket stars. These ophiuroids seem to develop a more complex pattern of reactions than the one observed in unbranched brittlestars, which could suggest a different level of organization of the nervous system.

## INTRODUCTION

Ophiuroids, like most echinoderms, are known to react when stimulated by water-borne chemicals (Moore and Cobb, 1985b; May, 1925), changing lighting (Cowles, 1910; May, 1925; Moore and Cobb, 1985a; Tsumamal and Marder, 1966), currents and vibrations (Moore and Cobb,

1986) or physical contact with the surrounding substrate (Cowles, 1910; Emson and Wilkie, 1982; May, 1925). These studies have demonstrated photo-repulsion, chemotaxis and mechanosensitivity, showing that the ophiuroids' nervous system seems to allow them a general detection of environmental variations concerning food availability or life threatening situations.

In this study we examine the behavioural response of the basket star *Gorgonocephalus arcticus* toward different intensities of more pinpoint stimulations. Because of its large size (up to 400 mm in total diameter), complex ramification and flexibility, this echinoderm's responses to mechanosensitivity experiments are clearly visible. Basket stars feed on planktonic organisms (zooplankton and micronekton), trapping them with their arms extended as a fan in the water (Warner, 1982; Meyer and Lane, 1976). Being scarce along the east coast of Canada (3-5 ind/km<sup>2</sup>) and living at great depths (60-1500 m; Amos and Amos, 1981) this group of echinoderms has only been the subject of a few studies concerning its morphology, reproduction, feeding habits and life cycle (Dearborn, 1977; Fedotov, 1915; Meyer and Lane, 1976; Patent, 1969, 1970a and 1970b).

However, mechanosensitivity abilities have been well studied in some unbranched ophiuroids, mostly of the genus *Ophiura*. The early studies (Cowles, 1910; May, 1925) took a behavioural approach to examine the sensory reactions in a broad manner. More recently, neurophysiological techniques (Moore and Cobb, 1986) and investigation of the nervous system (Cobb and Stubbs, 1981 and 1982; Cobb and Moore, 1986) have tried to link reactions with the morphology and distribution of neurones and receptor sites. Still, these experiments examine reactions induced by environmental changes (vibrations, currents, lighting), detected by the whole animal, which responds to it by global movement or freezing. We would like to show that a more direct short-term stimulation can induce a controlled reaction and that the behaviour of *Gorgonocephalus arcticus* depends on the site of impact and the intensity of the stimulus.

## METHODS

To examine the sensory reaction of the basket star *Gorgonocephalus arcticus*, individuals were randomly collected during autumn 1992 in front of Rimouski (48° 21' N : 68° 47' W) on the south shore of the lower St. Lawrence Estuary, eastern Canada. A total of 10 specimens, ranging from 65 to 80 mm in disk diameter (equivalent to 350-400 mm in total diameter), were dredged from muddy bottoms at approximately 200 m in depth and allowed a two-week acclimation period. Subsequently, experiments were conducted in a nalgen tank (90 × 60 × 30 cm) at 5-6 °C and a salinity around 30, conditions provided by a flow-through system of natural seawater. These facilities were provided by the Station Aquicole de Pointeau-Père, near Rimouski. The animals were fed regularly with a mix of zooplankton and phytoplankton for the total duration of their captivity.

## Sensitivity related reactions

The possibility of different types and intensities of response was assessed by using three distinct degrees of stimulation: a light pressure ( $46.3 \pm 9.9$  N), an intermediate pressure ( $227.3 \pm 30.4$  N) and a strong pressure ( $426.8 \pm 47.2$  N), always on the radial shield's surface. In this experiment and the following, the stimulus was applied during  $\approx 1$  sec with the needle of a syringe (0.5 mm in diameter, stainless steel). Stimulations were always inflicted with care, in order to avoid water movements that could induce false responses. Glass and plastic instruments were previously tested as stimulus inducers, to make sure the reactions did not result from chemical detection. The shade produced by the experimenter and by instruments did not affect the ophiuroid's behaviour and physical contact with the needle was always necessary to induce a visible reaction.

Observations on long-term stimulus reactions were made after introduction of a small needle in the disk (0.2 mm in diameter, stainless steel) for over 24 h.

## Tactile discrimination abilities

**Single stimulation.** In order to test the ophiuroid's ability to locate a stimulus, a strong pressure was inflicted to different body parts. Three areas of the arm were stimulated: the base, where the arm attaches to the disk, the middle portion and finally the far tip. Three areas of the disk were also studied, the aboral center and the radial shield on both oral and aboral side (Fig. 1).

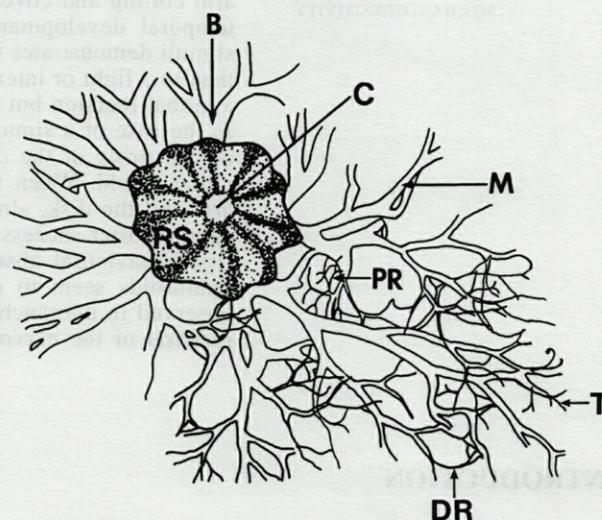


Fig. 1. - Sketch of *Gorgonocephalus arcticus*, aboral view, showing the different body parts and the stimulated areas. C: central portion of disk, RS: radial shield, B: base section of the arm, M: middle section of the arm, T: tip of the arm, PR: proximal radii, DR: distal radii.

**Double stimulation.** Two strong pressures, 50 mm apart, were simultaneously inflicted 1) on the aboral radial shield and the arm (around 20 mm from the base of the arm), 2) at 2 sites on the dorsal face of the disk, 3) at two sites on the same arm and 4) on two different arms. One last procedure consisted of two successive strong pressures, 2-3 sec apart, applied on two different arms. Informations for those experiments were recorded from the reactions of 8 individuals.

The different arm movements, the order in which they occurred and the temporal development of the reactions were noted. The proportion of the disk covered by arms was estimated qualitatively during a reaction and corroborated by the study of photographic sequences took during the experiment.

A minimum delay of 2 hours was allowed between each experiment. Mann and Whitney U statistical analysis was performed to determine significant differences between the rapidity of reaction after each level of stimulation.

## RESULTS

Before the stimulation, the individuals show no apparent movements, and their arms, which are fully extended, make no contact with the central disk. A portion of them may be coiled to provide attachment to the substrate.

### *Sensitivity related reactions*

Following the stimulation of the disk, a clear movement of most ramifications is perceptible, the smallest ones bending toward the center and the biggest ones staying on the outside (Fig. 2). The initiation of the reaction is significantly slower after a light pressure than after a stronger stimulus ( $p \leq 0.001$ ) (Table I). The small radii reach the disk first and progressively begin to cover its surface in a sweeping movement. Meanwhile, the extremities of the arms tend to rise, forming a surrounding barrier and overlaying the disk at a distance. The radii on the disk seem to slowly confirm their disposition and congregate to the stimulated area while their number increases (Fig. 2). A faster covering of the disk is attained after an intense stimulation, for example 50 % of the disk is covered after an average of 111 sec in the case of a strong pressure, an average of 154 sec for the intermediate pressure and never occurs following a light pressure (Table I). A highly significant difference ( $p \leq 0.001$ ) is observed between corresponding times of covering for all percentages except for maximum covering

(65 %) between the intermediate and the strong pressure ( $p = 0.643$ ). At the peak of a very intense response (induced by a strong pressure), the distal portion of an arm might also reach the disk (3 times out of 7). After a time, which is longer for the strongest stimulation, the reaction's intensity decreases and the arms leave the central area. The distal branches retract first, progressively followed by the proximal radii. In other words a more intense stimulus proves to generate significantly more rapid and longer lasting reactions (Table I).

The long-term stimulation generates a reaction similar to the one observed after a strong pressure but small radii have a tendency to hold on to the needle several hours after the animal's return to an extended resting position. Eventually, > 24h after the stimulation, the needle is freed of any contact with the ophiuroid's arms.

### *Tactile discrimination abilities*

**Single stimulation.** When only the arms are stimulated, in a soft or strong way, no covering of the disk occurs (Table II). When the arm tip is stimulated, a waving movement affects only a limited group of radii in the immediate vicinity of the stimulated area for  $\approx 2$  min. A stimulus in the middle or on the base of an arm generates reactions which are similar: the ramifications of the stimulated arm bend toward the site of impact and slight activity is perceptible among the surrounding arms for  $\approx 4$  min.

Stimulations on the center of the dorsal disk and on both sides of the radial shield generate a global reaction as described in the sensitivity related reactions section. The covering only occurs on the stimulated side. The site of impact on the disk is always the last to be totally freed of radii. A reaction is visible within 4-14 sec after a stimulation on the disk and only after 30-60 sec after stimulation in the middle or the base of an arm. Although extremely localized, the reaction after stimulation of an arm tip is almost immediate (4-5 sec at the most).

**Double stimulation.** When simultaneous stimuli are used, two types of reactions can be observed depending on the site of impact (Table II). Simultaneous stimulations, whether on the same arm, two distinct arms or on the aboral radial shield and an arm section, induce barely perceptible movements of the arm tips. However, when the two stimulations affect the dorsal side of the disk, a strong reaction develops in the pattern observed for a single stimulus on the radial shield.

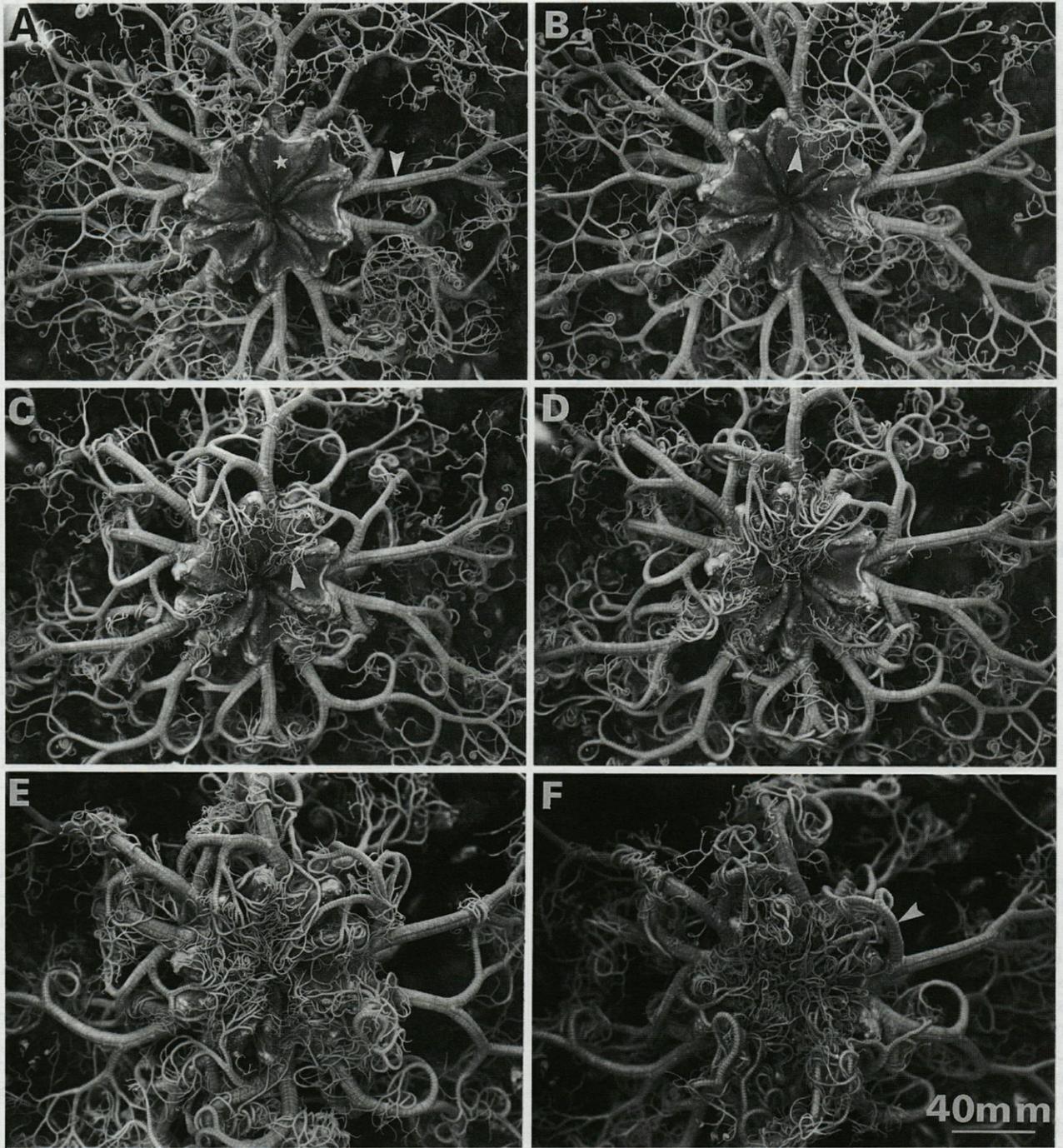


Fig. 2. — Photographs showing the reaction of *Gorgonocephalus arcticus* after a strong pressure on the aboral radial shield. A, Animal in resting position. The arrow shows the main branch of an arm and the asterisk indicates the stimulation site. B, First contact of proximal radii on the disk (4 sec after stimulation). The arrow points to the small radii beginning to cover the disk. C, 10 % of disk covered by radii (25 sec). The arrow again points to radii. D, and E, Progressive disk covering. F, Maximum covering of the disk (135 sec ; 65 %). The arrow indicates a main arm section reaching the disk. All time values given represent an average for the 6 individuals tested.

Table I. – *Gorgonocephalus arcticus*. Temporal development of the reaction in relation to the intensity of the stimulation. Values in parentheses represent the confidence intervals (95 %) and the number of individuals tested (n) is indicated below each treatment.

Stimuli	Initiation of arm movement (sec)	Portion of the disk cover by arms (sec)				Beginning of arm retraction (sec)	Total duration of the reaction (min)
		≥10%	25%	50%	≥65%		
Light pressure (n=5)	14 (4.3)	99 (13.9)	-	-	-	158 (30.6)	8 (2.1)
Intermediate pressure (n=7)	5 (2.4)	67 (2.1)	89 (42.1)	154 (31.3)	181 (26.5)	261 (44.7)	41 (13.2)
Strong pressure (n=6)	4 (1.3)	25 (6.3)	52 (9.8)	111 (20.1)	135 (12.3)	314 (112.4)	≥60

Table II. – *Gorgonocephalus arcticus*. Summary of reactions induced by a strong pressure on different body parts.

	Description of the reaction				
	General movement of all arms	Covering of the disk	Arm coiling on impact site	Local movement around stimulated area	Almost no reaction
<b>Single stimulation</b>					
Base of the arm			X	X	
Middle of the arm			X	X	
Tip of the arm				X	
Center of disk (aboral)	X	X	X		
Radial shield (aboral)	X	X	X		
Radial shield (oral)	X	X	X		
<b>Double stimulation (simultaneous)</b>					
Both on aboral radial shield	X	X	X		
Arm-aboral radial shield					X
Both on same arm					X
On two adjacent arms					X
<b>Double stimulation (successively)</b>					
Two adjacent arms				X	

When two successive stimuli are applied to adjacent branches, movements of the arms are evident but still restricted to the stimulated area.

## DISCUSSION

Our data concerning the sensitivity related reactions show that *Gorgonocephalus arcticus* can

evaluate the importance of a threat and has the capacity to react accordingly (Table I). This could be linked to a predation situation where the brittlestar, unable to flee rapidly (personal observations), adopts a protecting posture. This attitude could be associated with partial predation during which an animal chooses to let go of a body part instead of being totally eaten (Lawrence, 1987). In the case of ophiuroids, it is made possible by the autotomy of an arm, a procedure of energetic cost but not deadly (Jerome Clements, 1984). It would explain the covering of the disk by radii and the surrounding barrier of distal arms that could eventually be sacrificed since this organism can regenerate any ramification when the disk is intact. Detection of predators has been discussed in the studies on *Ophiura ophiura* by Moore and Cobb (1985a and 1986) from reactions to fast moving shadows and vibrations frequencies. These are stimuli of far perception and anticipation by the brittlestar that tends to "freeze" when detecting deep shadows or high frequency vibrations. In our experiments, the pinpoint stimulation directly on the animal's radial shield seems to induce a sense of urgency resulting in a rapid protective reaction. Sudden covering of the disk may also be related to protection against any physical disturbances besides predation, like encounter with an other organism or a sudden flow of water carrying solid particles.

A stimulation on the arms generates a less violent reaction (Table II). This agrees with the idea of partial predation mentioned above, the ramifications not being vital to ophiuroids (Lawrence, 1987), as proven by the many cases of autotomy observed among these brittlestars in a tank recreating the deep sea biota. A link with the nutrition habits could also be made. There are two major food capturing methods commonly observed among the ophiuroids: deposit feeding of small particles and carnivorous predation by means of arm-looping (Warner, 1982). The last method is used by branched euryalids or basket stars, including *Gorgonocephalus arcticus*, which coil their arms around prey, mainly plankters, and transfer them to the mouth (Davis, 1966; Macurda, 1976; Meyer and Lane, 1976). This feeding technique could imply that physical contact with the prey plays a role in the induction process of the capture behaviour (Warner, 1982). Macurda (1976) explains that the coiling of an arm around a prey is almost instantaneous whereas our results show often a minimum delay of 30 sec before any reaction can be observed. It would suggest that a combined effect of mechanical and chemical stimulation is at stake in rapid prey capture. The studies of Moore (1984) and Moore and Cobb (1985b) already commented on the great sensitivity of *Ophiura ophiura* toward amino acids in solution.

The work of May (1925) suggests that the closer a stimulation gets to the disk, the more global and intense will the animal's reaction be. Our results (Table II) show a clear difference in sensitivity between radial shield and arms, no matter how close to the disk a stimulation is given on the arm. Even a stimulation at the base of the arm never generates a general movement of all ramifications nor the covering of the disk, as will the stimulation of the radial shield. These differences observed in *Gorgonocephalus arcticus* compared to *Ophionereis* (May, 1925) could be attributed to the particular organization of the nervous system in each species. Cobb and Stubbs (1981 and 1982) rejected the idea that the circumoral nerve ring could be an integration center in *Ophiura ophiura*. Could such a system exist in basket stars which seem to be more developed according to the importance of their ramifications? After studying the feeding behaviour of the basket star *Astrophyton*, Davis (1966) suggested a simple on/off response at the point of prey stimulation, rather than central nervous control, to explain the coordination between branches.

A complete reaction can always be observed following stimulation on the disk, even when simultaneous stimuli are applied. The disk seems to be extremely well innervated since *Gorgonocephalus arcticus* always covers exclusively the stimulated side of the radial shield and also locates the site of stimulation as suggested by convergence of radii on that site. The arms also seem to have this discriminatory ability up to a certain distance from the disk. A stimulus at the base or in the middle of a main ramification induces the coiling of radii around impact site, a phenomena not observed after stimulation of a far tip (Table II). Unlike the radial shield, the arms lose the ability of locating and reacting to a stimulation when two simultaneous stimuli are applied anywhere on two distinct ramifications or the same arm. However, our experiments show that two successive stimulations on the arms do not deprive the basket star of its discriminatory abilities (Table II). This suggests that food capture would be efficient only if preys are successively caught in the extended ramifications. Unless chemical stimulation constitutes the main factor in prey detection and is not altered by multiple perception. Recent neurophysiological studies on unbranched ophiuroids have investigated the alert response caused by multiple stimuli. Although mechanical stimulations may induce an activity conducted throughout the nervous system, some will result in whole animal behaviour whereas others will affect a more localized area (Cobb, 1988; Cobb and Moore, 1989). *G. arcticus* provides a good example of this shift in behaviour depending on the intensity and the location of the stimulus as illustrated by the disparity between the reactions

induced by a similar stimulation on the disk or on the arms (Table II).

A long stimulation seem to induce an habituation in *Gorgonocephalus arcticus*, showing a similarity with the habituation observed in *Ophiura ophiura* receiving successive mechanical stimuli (Cobb and Moore, 1989). This is also observed in higher organisms which stop reacting to a stimulus when it is prolonged (Kuffler *et al.*, 1984).

These results give rise to a few questions. Moore and Cobb (1986) found mechanical sensory receptors located in the spines of *Ophiura ophiura*. But there must be other locations since reactions in *Gorgonocephalus arcticus* develop whether or not the stimulated area contains spines. Almost as unclear, what purpose has the persistent covering of impact area on the disk? It seems clear that neurophysiological studies are needed to elucidate all the behaviours observed in our study, especially since great differences can be detected in the reactions of *Gorgonocephalus arcticus* compared to previous work on unbranched ophiuroids.

**ACKNOWLEDGEMENTS** – The authors greatly appreciated the assistance of Dr. J.-C. Brêthes in the collection of the basket stars. Sincere thanks also go to Dr. G. Desrosiers and Dr. E. Pelletier for critical review of the manuscript and to Johanne Noël for the *Gorgonocephalus* sketch.

## REFERENCES

- AMOS W.H. and S.H. AMOS, 1981. Atlantic and Gulf Coasts. Edited by Alfred A. Knopf, New York, 670 p.
- COBB J.L.S., 1988. A preliminary hypothesis to account for the neural basis of behaviour in echinoderms. In *Echinoderm Biology*. Edited by Burke *et al.*, Balkema, Rotterdam : 565-573.
- COBB J.L.S. and A. MOORE, 1986. Comparative studies on receptor structure in the brittlestar *Ophiura ophiura*. *J. Neurophysiol.* **15** : 97-108.
- COBB J.L.S. and A. MOORE, 1989. Studies on the integration of sensory information by the nervous system of the brittlestar *Ophiura ophiura*. *Mar. Behav. Physiol.* **14** : 211-222.
- COBB J.L.S. and T.R. STUBBS, 1981. The giant neuron system I. The general morphology of the radial nerve cords and circumoral nerve ring. *Cell Tissue Res.* **219** : 197-207.
- COBB J.L.S. and T.R. STUBBS, 1982. The giant neuron system in Ophiuroids III. The detailed connections of circumoral nerve ring. *Cell Tissue Res.* **226** : 675-687.
- COWLES R.P., 1910. Stimuli produced by light and by contact with solid walls as factors in the behavior of ophiuroids. *J. Exp. Zool.* **9** : 387-416.

- DAVIES W.P., 1966. Observations on the biology of the ophiuroid *Astrophyton muricatum*. *Bull. Mar. Sci.* **16** : 435-444.
- DEARBORN J.H., 1977. Foods and feeding characteristics of Antarctic asteroids and ophiuroids. In *Adaptations within Antarctic ecosystems*. Smithsonian Inst. Publ., Washington : 293-326.
- EMSON R.H. and I.C. WILKIE, 1982. The arm-coiling response of *Amphipholis squamata* (Delle Chiaje). In *International Echinoderms Conference, Tampa Bay*. Edited by J.M. Lawrence, A.A. Balkema, Rotterdam : 11-18.
- FEDOTOV D.M., 1915. On the anatomy of *Gorgonocephalus eucnemis* (M. & Tr.). *Len. Soc. Nat. Trav.* **46** : 65-88.
- JEROME CLEMENTS L.A., 1984. Post-autotomy feeding behavior of *Micropholis gracillima* (Stimpson) : Implications for regeneration. In *Proceeding of the Fifth International Echinoderms Conference*. Edited by B.F. Keegan and B.D.S. O'Connor, Galway : 609-616.
- KUFFLER S.W., J.G. NICHOLLS and A.R. MARTIN, 1984. From neuron to brain, a cellular approach to the function of the nervous system. 2<sup>nd</sup> edition, Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, MA : 477-480.
- LAWRENCE J.M., 1987. A functional biology of echinoderms. Edited by Croom Helm, Sydney, 340 p.
- MACURDA D.B. Jr., 1976. Skeletal modifications related to food capture and feeding behavior of the basketstar *Astrophyton*. *Paleobiology* **2** : 1-7.
- MAY R.M., 1925. Les réactions sensorielles d'une ophiure (*Ophioneis reticulata*), Say. *Bull. Biol. France Belgique* **59** : 372-402.
- MEYER D.L. and N.G. LANE, 1976. The feeding behaviour of some paleozoic crinoids and recent basketstars. *J. Paleontol.* **50** : 472-480.
- MOORE A., 1984. Neurophysiological studies on the perception of environmental stimuli in *Ophiura ophiura* (L.) (Echinodermata, Ophiuroidea). In *Proceeding of the Fifth International Echinoderms Conference*. Edited by B.F. Keegan and B.D.S. O'Connor, Galway. pp. 627-631.
- MOORE A. and J.L.S. COBB, 1986. Neurophysiological studies on the detection of mechanical stimuli by *Ophiura ophiura* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **104** : 125-141.
- MOORE A. and J.L.S. COBB, 1985a. Neurophysiological studies on photic responses in *Ophiura ophiura*. *Comp. Biochem. Physiol.* **80A** : 11-16.
- MOORE A. and J.L.S. COBB, 1985b. Neurophysiological studies on the detection of amino acids by *Ophiura ophiura*. *Comp. Biochem. Physiol.* **82A** : 395-399.
- PATENT D.H., 1969. The reproductive cycle of *Gorgonocephalus caryi* (Echinodermata : Ophiuroidea). *Biol. Bull.* **136** : 241-252.
- PATENT D.H., 1970a. Life history of the basket star, *Gorgonocephalus eucnemis* (Müller & Troschel) (Echinodermata : Ophiuroidea). *Ophelia* **8** : 145-160.
- PATENT D.H., 1970b. The early embryology of the basket star *Gorgonocephalus caryi* (Echinodermata : Ophiuroidea). *Mar. Biol.* **6** : 262-267.
- TSURNAMAL M. and J. MARDER, 1966. Observations on the basket star *Astroboa nuda* (Lyman) on coral reefs at Elat (Gulf of Aqaba). *Israel J. Zool.* **15** : 9-17.
- WARNER G., 1982. Food and feeding mechanisms : Ophiuroidea. In *Echinoderm nutrition*. Edited by M. Jangoux and J.M. Lawrence, A.A. Balkema, Rotterdam : 170-171.

Reçu le 3 mai 1993; received May 3, 1993  
Accepté le 2 août 1993; accepted August 2, 1993

- MOORE A. 1984. Neurophysiological studies on the perception of environmental stimuli in *Ophiura sp.* (Echinodermata: Ophiurida). In: *Proceedings of the Fifth International Echinodermata Conference*, Edited by B.F. Keegan and B.D.S. Coombs. Galway, pp. 623-651.
- MOORE A. and L.L.S. COBB. 1989. Neurophysiological studies on the detection of mechanical stimuli by *Ophiura sp.* (Echinodermata). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 133: 111-114.
- MOORE A. and L.L.S. COBB. 1988a. Neurophysiological studies on phasic responses in *Ophiura sp.* *Comp. Biochem. Physiol.* 89A: 11-16.
- MOORE A. and L.L.S. COBB. 1988b. Neurophysiological studies on the detection of amino acids by *Ophiura sp.* *Comp. Biochem. Physiol.* 89A: 397-399.
- PATENT D.H. 1969. The reproductive cycle of *Gorgonocephalus virens* (Echinodermata: Ophiurida). *Biol. Bull.* 134: 241-252.
- PATENT D.H. 1970a. Life history of the basket star *Gorgonocephalus virens* (Miller & Fernald) (Echinodermata: Ophiurida). *Ophelia* 8: 145-180.
- PATENT D.H. 1970b. The early embryology of the basket star *Gorgonocephalus virens* (Echinodermata: Ophiurida). *Mar. Biol.* 6: 281-287.
- TURNAMAL M. and J. MARBER. 1966. Observations on the basket star *Astrodon virens* (Gymn.) on coral reefs at Eilat (Gulf of Aqaba). *Israel J. Zool.* 13: 9-17.
- WARNER G. 1982. Food and feeding mechanisms: *Ophiurida*. In: *Echinoderm Nutrition*, Edited by M. Jangou and I.M. Lawrence. A.A. Balkema, Rotterdam: 170-171.
- Rec'd 15 Jan 1991; revised Mar 1 1993; accepted 15 Aug 1993.
- DAVIES W.P. 1980. Observations on the biology of the ophiuroid *Astrodon virens*. *Mar. Biol.* 55: 437-444.
- DEARBORN J.H. 1977. Foods and feeding characteristics of Antarctic asteroids and ophiuroids. In: *Adaptation within Antarctic ecosystems*. Smithsonian Inst. Publ., Washington: 293-320.
- FISCHER R.H. and J.C. WILKIE. 1982. The arm-curling response of *Parapionia vancouveria* (Jelle Chase) to International Echinodermata Conference, Tampa Bay, edited by I.M. Lawrence, A.A. Balkema, Rotterdam: 11-18.
- FEDOTOV D.M. 1913. On the anatomy of *Gorgonocephalus virens* (M. & F.) (Cuv. Zoo. Mar. Van.). *Ann. Zool.* 45: 67-88.
- BROMB GEMBERTS J.A. 1984. For-antennary feeding behavior of *Whitmania gelatinosa* (Stimpson): implications for regeneration. In: *Proceedings of the Fifth International Echinodermata Conference*, Edited by B.F. Keegan and B.D.S. Coombs. Galway: 609-616.
- KUPFER S.W., J.G. NICHOLS and A.R. MARTIN. 1984. From neuron to brain: a cellular approach to the function of the nervous system. 2<sup>nd</sup> edition. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, MA: 477-480.
- LAWRENCE I.M. 1987. A functional biology of *Echinodermata*. Edited by Cronin Liane. Sydney: 540 p.
- MACLEOD D.B. JR. 1978. Skeletal modifications related to food capture and feeding behavior of the basket star *Astrodon virens*. *Limnology* 3: 1-7.
- MAY R.M. 1955. Les réactions sensorielles d'une ophiure (*Ophioplocyris vancouveria*). *Sci. Bull. Bur. Pêche Belgique* 59: 371-405.
- MEYER D.J. and N.G. LANE. 1976. The feeding behavior of some paleozoic crinoids and recent postcrinoids. *J. Paleontol.* 50: 475-480.

# IMPACTS DES ACTIONS ANTHROPIQUES SUR L'ÉVOLUTION À LONG TERME DES FONDS DE L'ÉTANG DE BERRE (SUD-EST DE LA FRANCE)

*Impacts of anthropic actions on the evolution  
of the Berre coastal pond sediments (Southeastern France)*

M.-R. ROUX, F. SENTENAC, P. WEYDERT, C. DEGIOVANNI

Centre d'Océanographie de Marseille (O.S.U), Université d'Aix-MarseilleII,  
Campus de Luminy, Case 901, 13288 Marseille cedex 9.

GRANULOMÉTRIE  
SÉDIMENTS FINS  
ÉCOSYSTÈMES  
IMPACTS ANTHROPIQUES  
ÉTANG DE BERRE, FRANCE

GRAINSIZES  
FINE PARTICLES  
ECOSYSTEMS  
ANTHROPIC ACTIONS  
BERRE COASTAL POND  
FRANCE

**RÉSUMÉ** – Depuis le milieu du siècle dernier, de nombreuses actions anthropiques ont modifié profondément les écosystèmes de l'étang de Berre. Ces variations sont décelables grâce à leurs impacts successifs sur les paramètres sédimentologiques et minéralogiques des sédiments. Le creusement, en 1855, du chenal maritime reliant le plan d'eau à la Méditerranée, est responsable d'une diversification des macrofaunes benthiques. Ce phénomène a entraîné une augmentation progressive des teneurs en bioclastes des dépôts. Depuis la mise en service, en 1966, de la centrale hydroélectrique de Saint-Chamas, les rejets liquides et solides sont responsables d'une disparition brutale (en quatre ans) des macrofaunes benthiques, ce qui entraîne une rapide diminution des proportions en bioclastes. Le Nord de la cuvette se comporte comme un réceptacle où s'accumulent les limons riches en illite, originaires du bassin versant de la Durance.

**ABSTRACT** – During the past 150 years, human activities deeply altered aquatic ecosystems in the Berre coastal pond. Influence of human activities have been evidenced through sedimentological and mineralogical variations. Digging of the Channel entrance in 1855 resulted in a diversification of benthic macrofaunas in the pond. This evolution induced a progressive increase of the bioclastic fraction in the sediment. Since then, smectite eroded from ancient deposits of the drainage basin becomes the dominant component of the fine sedimentary fraction. Since the Saint-Chamas power station was brought into service in 1966, the freshwater and terrigenous particles supply resulted in a drastic decrease of the benthic macrofaunas and associated bioclastic components. Terrigenous elements from the Durance drainage basin, enriched in illite, preferentially deposited in the northern part of the Berre coastal pond.

## INTRODUCTION

Connu dans l'Antiquité sous le nom de *Stagnum mastromella*, l'étang de Berre se situe à mi-chemin entre le delta du Rhône et la ville de Marseille, au sud de la plaine de la Crau (fig. 1). Il occupe l'extrémité occidentale du bassin synclinal d'Aix-en-Provence. Diverses annexes, golfe de Saint-Chamas au Nord, étangs de Vaïne à l'Est et de Bolmon au Sud, s'ajoutent au Grand Etang pour former un plan d'eau de 15 550 ha, dont la profondeur maximum, dans le Sud de la cuvette, reste inférieure à 10 m. La dépression communique avec la Méditerranée grâce à l'étang naturel de Caronte qui, sans la présence du chenal dragué

reliant Port-de-Bouc aux Martigues, ne serait qu'une lagune marécageuse ouverte sur le golfe de Fos.

Outre quelques petits ruisseaux, l'étang reçoit dans sa moitié Nord deux affluents principaux, l'Arc et la Touloubre. Leurs débits annuels cumulés n'excèdent pas  $220 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ , alors que les apports solides globaux restent voisins, de l'ordre de 25 000 t, ce qui correspond à une érosion spécifique de l'ordre de  $10 \text{ t} \cdot \text{km}^2 \text{ par an}$ . Depuis le XVII<sup>e</sup> siècle, le surplus des eaux d'irrigation de la Crau est rejeté à l'étang par le canal de Craponne (1554), puis ultérieurement, des Alpilles (1784). Enfin, depuis 1966, le Nord de l'étang reçoit les eaux prélevées en Durance par le canal usinier alimentant la chaîne de centrales hydroélectriques de

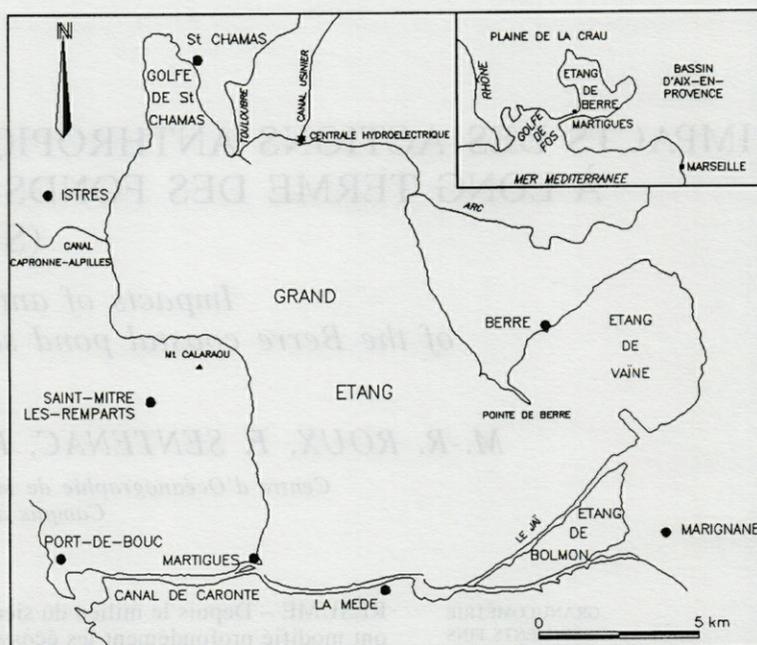


Fig. 1. – Situation géographique et localisation du secteur étudié.

*Geographic and localisation map of studied area.*

la Basse-Provence. Cet apport, voisin de  $3\,600 \cdot 10^6 \text{ m}^3$  par an, correspond à près de 4 fois la capacité de la cuvette estimée à  $980 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ .

Le substratum de l'étang offre une topographie variée mise en évidence par sondages sismiques continus (Leenhart et Roux, 1967). L'étude a en outre permis de préciser le tracé d'un paléothalweg profondément creusé dans le bed-rock crétacé de l'étang de Caronte, et servant d'exutoire au réseau hydrographique du bassin d'Aix en période de régression eustatique (Roux *et al.*, 1991). Divers sédiments liés aux phases ultimes de la remontée tardiglaciaire et holocène du plan d'eau marin colmatent la vallée (Roux, 1979). En effet, dès la fin de la transgression versilienne, la pénétration des eaux marines dans la cuvette s'atténue lentement au fil des siècles en raison de l'envasement progressif du thalweg. Les macrofaunes benthiques de carottes prélevées dans l'étang montrent que le passage des espèces mixo-euhalines à des formes méso-oligo-halines (Stora, communication écrite) s'est produit vers 3 500 ans BP (Roux, 1991). Le colmatage de l'étang de Caronte s'oppose par la suite aux marées. De nos jours, le comblement de la cuvette de Berre semble s'accélérer : depuis la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, les fonds se sont exhaussés en moyenne de près d'un mètre, l'isobathe 9 m de 1894 étant remplacé, en 1966, par la courbe - 8 m (fig.2).

Lors de la période historique, l'isolement du plan d'eau atteint son maximum. La légende attribuant aux légions du général romain Marius (104 AD) le creusement d'un premier canal reliant les Martigues à Port-de-Bouc, n'est pas confirmée

par les historiens. Dès le haut moyen âge, seules des barques à fond plat pouvaient transiter dans le mince chenal entretenu par leur va-et-vient (Villeneuve, 1821-1829). La troisième phase débute au milieu du siècle dernier. De 1855 à 1863 fut creusé à une profondeur de 3 m, le chenal maritime Martigues - Port-de-Bouc. Il fut successivement approfondi à -6m en 1874, puis porté à -9 m à partir de 1925.

En 1960, quelques années avant la mise en service de la centrale E.D.F. de Saint-Chamas, l'étang de Berre était un étang à salinité variable (Mars et Febvre, 1966 ; Minas, 1970). La salinité moyenne était de  $32 \text{ g.l}^{-1}$  avec des variations de 4 à  $9 \text{ g.l}^{-1}$  selon les secteurs géographiques et les périodes de l'année. Les apports majeurs en eaux douces de la moitié nord du plan d'eau et les venues d'eaux marines liées aux marées remontant le canal de Caronte, étaient miscibles. On observait un gradient géographique de salinité caractéristique de conditions moyennes, auquel s'ajoutaient des variations saisonnières. De nombreuses biocénoses benthiques marines tolérantes ou saumâtres, adaptées à ces paramètres écologiques stables, se développaient dans l'étang (Mars, 1961 ; Febvre, 1968).

La période actuelle se traduit par un renversement complet de l'équilibre lentement apparu au cours du siècle précédent (Blanc *et al.*, 1967). La mise en service progressive, à partir de 1966, de la centrale hydroélectrique de Saint-Chamas a bouleversé, par le volume considérable d'eau douce annuellement déversé, l'hydrologie et l'écologie de l'étang, actuellement comparable à un estuaire de type fortement stratifié (Roux, 1985 b).

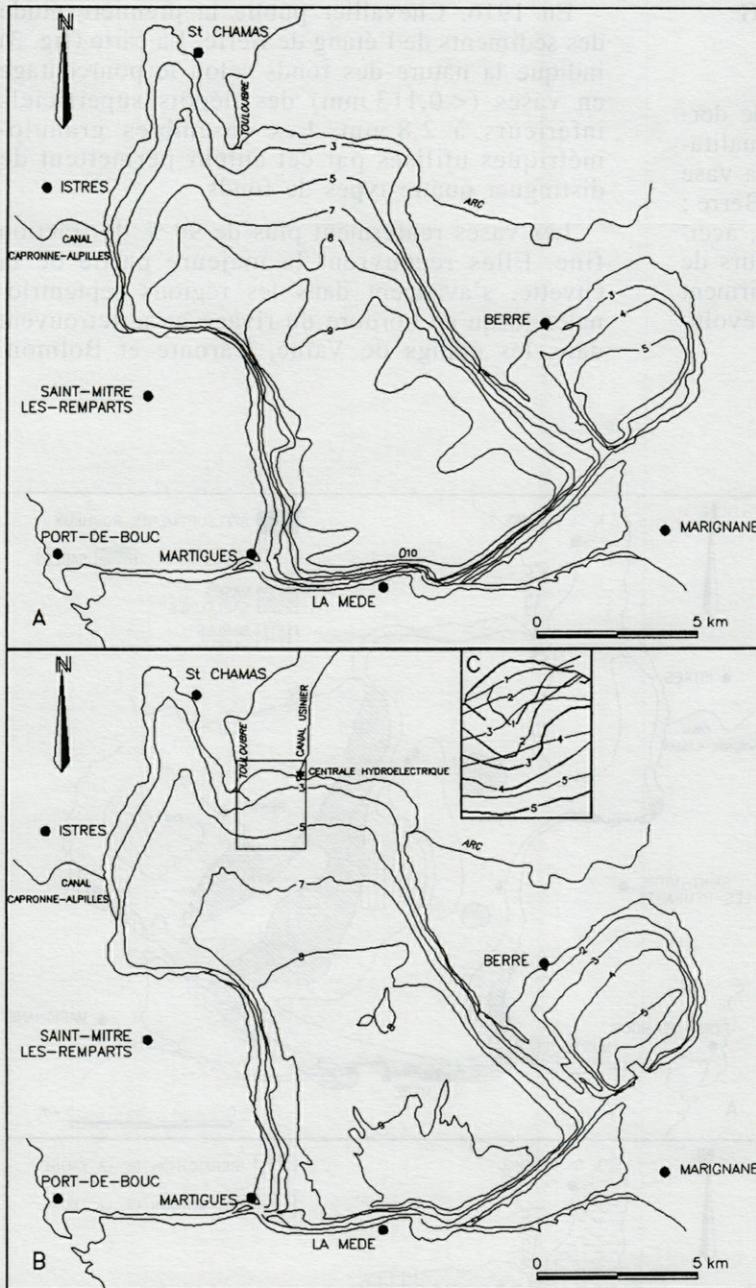


Fig. 2. – Comparaison des cartes bathymétriques de 1874 avec corrections locales jusqu'en 1916 (A) et 1966 (B) avec corrections locales au débouché de la centrale E.D.F. de Saint-Chamas en 1980 (C).

*Comparison between 1916 (A) and 1966 (B) bathymetric maps with local corrections during 1980 (C) in front of Saint-Chamas power station.*

Dans les conditions moyennes, les eaux douces turbinées par l'usine s'écoulent en surface vers le Sud et longent la côte ouest de l'étang. Ces eaux turbides glissent sans se mélanger, en raison de leur faible densité, au-dessus d'un coin salé (30 à 20 ‰) lié aux marées (Minas, 1970), et qui occupe les aires centrale et sud de la cuvette (Minas, 1973).

La stratification des eaux empêche tout renouvellement d'oxygène dissous dans le coin salé : les biocénoses benthiques de la majorité des fonds sont détruites en raison de l'anoxie (Bellan, 1972 ; Stora, 1976, 1982) et les sédiments présentent un

faciès euxinique noir. Cette détérioration résulte en partie de l'aggravation brutale de la pollution industrielle et urbaine (Arnoux et Stora, 1983) liée à l'expansion économique de la région toute entière (Cultiaud, 1975).

Les phénomènes que nous venons de résumer ne sont pas abordés dans cette étude. Nous limiterons notre propos à la mise en évidence des modifications sédimentologiques et minéralogiques de la nature des fonds consécutives à l'approfondissement du chenal de Caronte et à la mise en service de la centrale E.D.F. de Saint-Chamas.

### ÉVOLUTION DES FONDS DE L'ÉTANG DE BERRE DE 1860 À 1960

Les observations des chercheurs du siècle dernier reposent sur de simples impressions qualitatives. Ainsi, Delesse (1871) signale que « la vase forme presque exclusivement le fond de Berre ; sa couleur est généralement grise ou noire, accidentellement jaunâtre ». Les travaux ultérieurs de Marion (1887) ou de Gouret (1907) confirment ces indications et précisent les étapes de l'évolution des écosystèmes.

En 1916, Chevallier publie la première étude des sédiments de l'étang de Berre. La carte (fig. 3) indique la nature des fonds selon le pourcentage en vases (< 0,113 mm) des dépôts superficiels inférieurs à 2,8 mm. Les ensembles granulométriques utilisés par cet auteur permettent de distinguer quatre types de fonds.

Les vases renferment plus de 90 % de fraction fine. Elles recouvrent la majeure partie de la cuvette, s'avancent dans les régions septentrionales jusqu'en bordure du rivage et se retrouvent dans les étangs de Vaïne, Caronte et Bolmon.

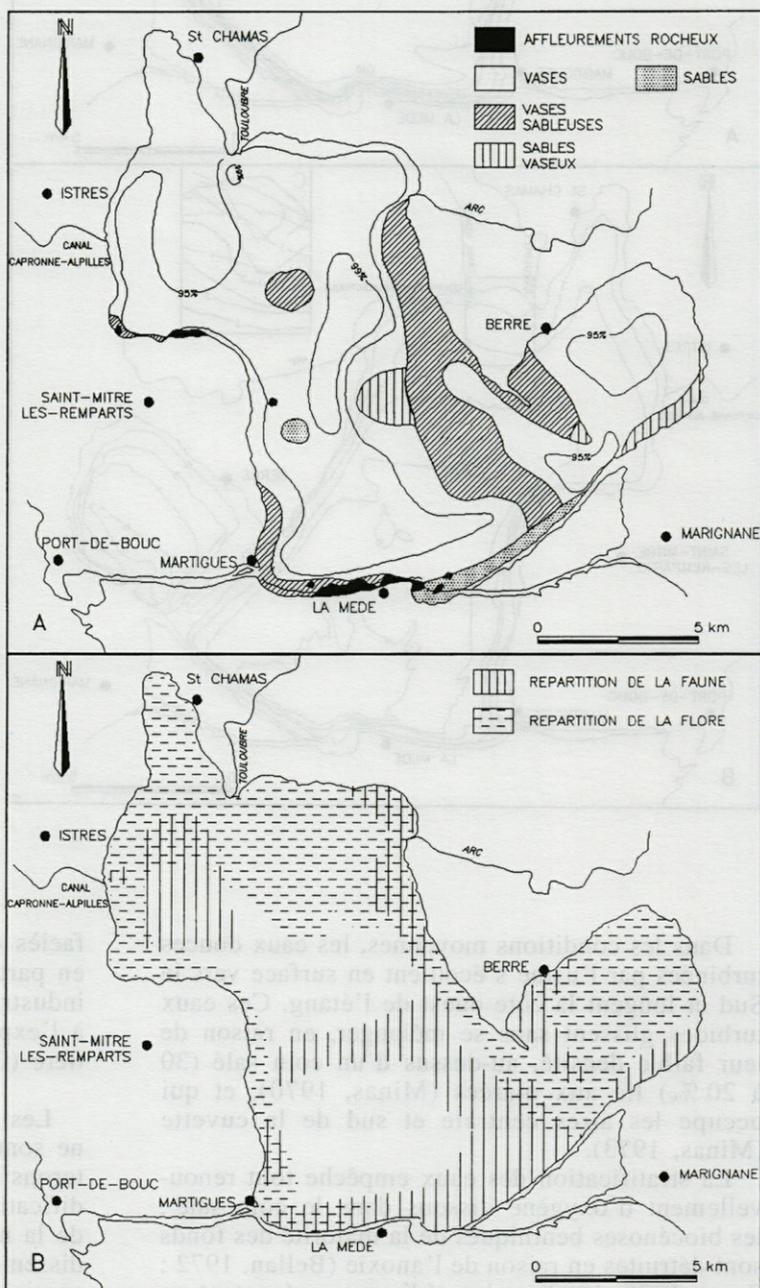


Fig. 3. - Les fonds de l'étang de Berre en 1914 (d'après Chevallier, 1916). A : Proportion de la fraction inférieure à 0,113 mm dans la fraction sédimentaire inférieure à 2,83 mm. B : Répartition de la faune et de la flore.

*Sedimentary and biological map of the Berre coastal pond in 1914 (Chevallier, 1916). A : Proportion of the fraction under 0,113 mm in the sedimentary fraction below 2,83 mm size. B : Fauna and flora repartition.*

Notons l'aire à plus de 99 % de vases située dans l'axe de l'étang, dans le lit des déformations les plus probables du panache de crue de l'Arc débouchant alors de son delta en position latérale. Dans l'ensemble, la teinte de ces sédiments varie du noir au gris foncé.

Les vases sableuses contiennent de 50 à 90 % d'éléments fins et s'étendent selon une longue bande qui va s'élargissant de l'embouchure de l'Arc aux fonds méridionaux.

Les sables vaseux ne recèlent que 5 à 50 % de fraction fine. La fraction sableuse est constituée soit par des bioclastes (zone médiane de l'étang, fig. 3 A), soit par des éléments détritiques (SE de la pointe de Berre, fig. 3 A).

Dans les sables, la proportion de vases s'abaisse à moins de 5 %. Ces faciès sont biogènes au large du Mont Calaraou et détritiques dans le cordon du Jaï.

En résumé, ces observations conduisent à préciser les caractères dominants de la sédimentation. La fraction limoneuse des apports fluviaux est à l'origine des faciès vaseux largement représentés dans le centre et le nord du plan d'eau. Des dépôts d'origine biologique se superposent de façon anarchique à ce type de sédiment. L'influence des eaux marines s'affirme nettement dans le sud de l'étang : l'entrée des flux de marées au débouché du chenal de Caronte conditionne l'abondance des faunes benthiques qui ceinturent la moitié méridionale de la cuvette (fig. 3 B). Enfin de vastes herbiers de zostères tapissent les fonds de la moitié nord du plan d'eau et de l'étang de Vaïne.

Un demi-siècle plus tard, Mars (1961) constate que « la carte de Chevallier correspond toujours à la réalité, bien que sur quelques points elle en soit différente » : disparition des fonds rocheux, présence d'une bande de sable le long du delta de l'Arc. Celle-ci résulte d'une érosion littorale accompagnée d'une destruction localisée des herbiers de zostères. Ces phanérogames sont plus particulièrement dégradées dans l'étang de Vaïne sous l'influence de la pollution déjà perceptible. De vastes moulières se développent aux embouchures de la Touloubre et de l'égout de Miramas (fig. 4), alors que des bancs d'Huîtres s'étalent sous les rejets de l'Arc (Febvre, 1966). Primitivement cantonnées, en 1914, au débouché du canal maritime de Caronte, ces faunes ont pu migrer en position septentrionale à la suite de l'approfondissement du chenal et de l'augmentation de la salinité.

## LES FONDS DE L'ÉTANG EN 1962

Une étude réalisée de 1962 à 1964, (Roux, 1964) a permis de définir l'état des fonds de l'étang à la veille de la mise en service de la

centrale hydroélectrique de Saint-Chamas. La figure 5 traduit la richesse en lutites de la fraction inférieure à 7 mm. Ainsi, la phase organogène développée sur place dont la taille est supposée supérieure à 7 mm n'est pas prise en compte.

Les vases renferment plus de 90 % de lutites. Elles se développent dans la moitié septentrionale de l'étang. Dans un domaine central, sitôt franchies les limites de l'herbier de zostères toujours bien développé (fig. 4), les teneurs augmentent régulièrement en auréoles concentriques pour atteindre des taux supérieurs à 99 %. Tout ce secteur se caractérise par une association de minéraux argileux à smectite dominante, alliée à de faibles proportions d'illite, chlorite et kaolinite (Roux, 1965). Cette smectite a plusieurs origines. Elle peut être héritée des paysages sédimentaires des bassins versants de l'Arc (Chamley *et al.*, 1971) et à un degré bien moindre, de la Touloubre (Chamley *et al.*, 1969) ; ou provenir par ruissellement des formations d'âge crétacé supérieur ou tertiaire situées au Sud et à l'Ouest de l'étang.

Les vases bioclastiques contiennent de 75 à 90 % de lutites. Elles sont principalement développées en deux zones de la moitié orientale de l'étang, formant ainsi transition, au Nord et au Sud, entre les vases et les faciès mixtes plus littoraux. Dans les herbiers, les éléments biogènes représentent la totalité de la fraction grossière.

Les vases bioclastiques et sableuses recèlent de 50 à 75 % de lutites. Elles ne sont bien représentées qu'à l'approche des rivages méridionaux, où elles sont liées aux aires à fortes densités de coquilles brisées. Les taches isolées sont des bancs d'huîtres ou des accumulations de faunes benthiques diverses responsables, dans le centre de l'étang, d'une élévation des fonds cernés par l'isobathe 8 m (fig. 2 B). Dans ce domaine éloigné des sources d'apports, l'illite est en parité avec la smectite (Roux, 1965).

Les sableux vaseux, à 25-50 % de lutites, caractérisent les petits fonds de l'étang. Cantonnés dans d'étroites bandes tributaires des apports terrigènes le long du delta de l'Arc, ils s'étalent à la pointe de Berre, dans l'étang de Vaïne et au Nord de Martignes. Enfin, les sables et les graviers n'apparaissent que dans les prismes littoraux soumis aux actions hydrodynamiques intenses : delta de l'Arc, pointe de Berre, cordon du Jaï.

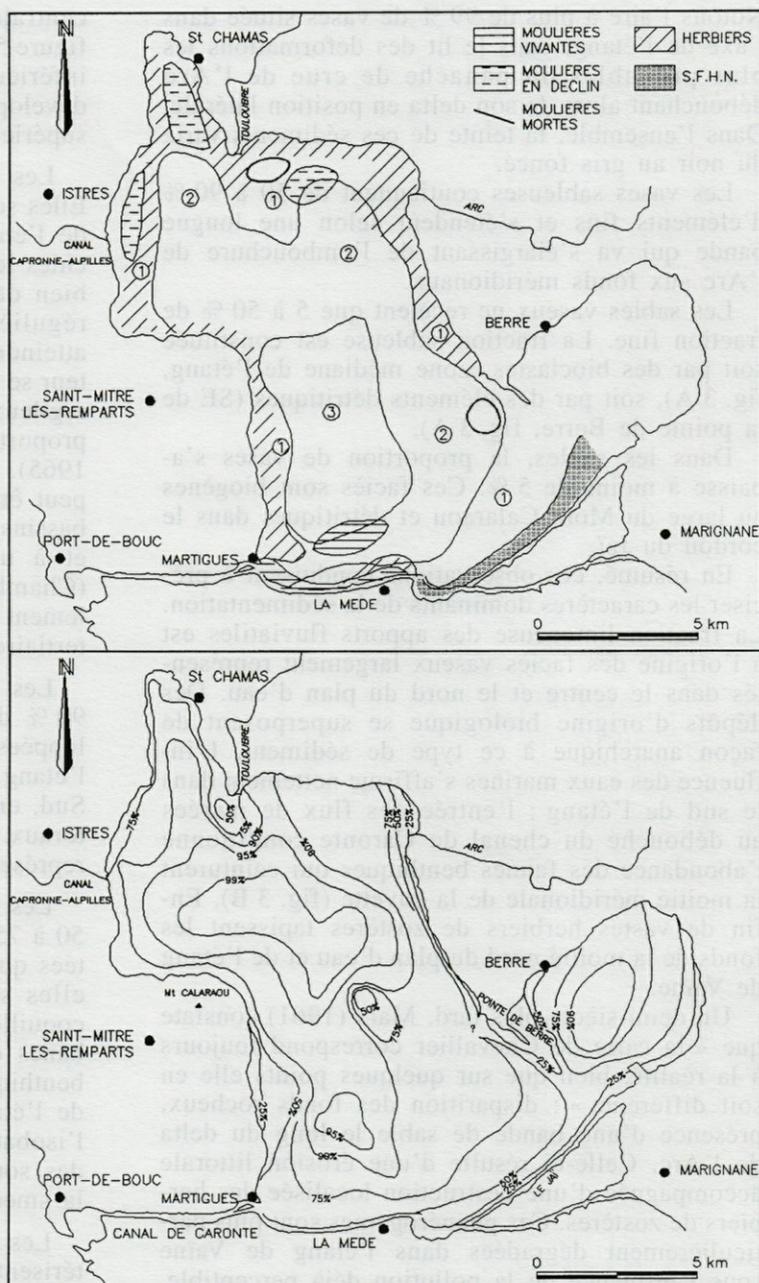
La parenté des cartes de Chevallier avec les distributions notées en 1962 est forte. La similitude des grands ensembles ne masque pas des modifications de détails. Ainsi, la carte de Chevallier ne montre pas de zonation des fonds en bandes parallèles au littoral du Jaï conformes aux répartitions observées en 1962. Entre temps, le chenal de Caronte a été porté à -9 m, permettant à la salinité de s'élever à plus de 30 ‰ dans le sud du plan d'eau et aux biocénoses benthiques

hydrodynamiques de Saint-Chamas. La turbulente de la fraction inférieure à 7 mm. Ainsi, la phase organogène se place sur place dont la taille est supposée varier de 7 mm à 1 mm n'est pas prise en compte.

Les vaseaux sont principalement plus de 90 % de la fraction inférieure à 7 mm. Dans un domaine central, s'il est limité par l'hercier de zostères toujours en développement (fig. 4), les vaseaux augmentent en teneur en particules concentrées pour atteindre des teneurs supérieures à 90 %. Tout ce caractère est par une association de minéraux à smectite dominante, ainsi à de faibles proportions d'illite, chlorite et kaolinite (Roux, 1967). Cette smectite a plusieurs origines. Elle est formée des passages sédimentaires des versants de l'Arc (Chamary et al., 1971) dans un degré bien moindre de la Touraine (Roux et al., 1969) ou provient par un mélange des formations d'âge crétacé supérieur ou des stades au Sud et à l'Ouest de l'étang.

Fig. 4. — En haut, les biocénoses benthiques de l'étang de Berre en 1964 d'après Febvre (1968). S.F.H.N. : Biocénoses des « sables fins de haut niveau ». 1 : zone à *Abra alba* et *Spisula subtruncata*. 2 : zone à *Abra alba*. 3 : zone à *Corbula gibba*. 1 + 2 + 3 : Biocénoses des « fonds vaso-détritiques ». En bas, répartition en 1964 du pourcentage de la fraction inférieure à 0,063 mm dans le sédiment de taille inférieure à 7,3 mm.

Above, benthic fauna in the Berre coastal pond in 1964 (Febvre, 1968). S.F.H.N. : Fauna of « Sables fins de haut niveau » 1 : *Abra alba* and *Spisula subtruncata* zone. 2 : *Abra alba* zone. 3 : *Corbula gibba* zone. 1 + 2 + 3 : Fauna of « fonds vaso-détritiques ». Below, repartition of the fraction under 0,063 mm in the sedimentary fraction below 7,3 mm size.



d'atteindre leur maximum de diversité (Mars, 1961). Cette productivité accrue explique probablement la plupart des disparités locales de la teneur en bioclastes des sédiments.

La position géographique des divers types de fonds, qui se relaient selon une direction NWSE, montre que les vents de secteur Nord à Nord-Ouest (Mistral, Tramontane) conditionnent la sédimentation de l'étang tout entier (fig. 5).

Au Nord d'une ligne Saint-Mitre-Berre, les collines de Saint-Chamas offre une protection vis-à-vis du Mistral qui font que la turbulence du plan

d'eau est minimum. Depuis le siècle dernier la vaste extension et l'uniformité du faciès vaseux n'a pas varié, les faciès mixtes organogènes ponctuels ou détritiques littoraux ont montré une lente évolution. Cette forte teneur en sédiments fins résulte de la concentration des apports limoneux dans un secteur d'amortissement hydrodynamique propice au dépôt des éléments pélitiques. Ces phénomènes de décantation sont favorisés par la présence de larges ceintures d'herbières de zostères qui accentuent le piégeage sédimentaire. D'un point de vue minéralogique, ce domaine se caractérise par l'abondance de la smectite.

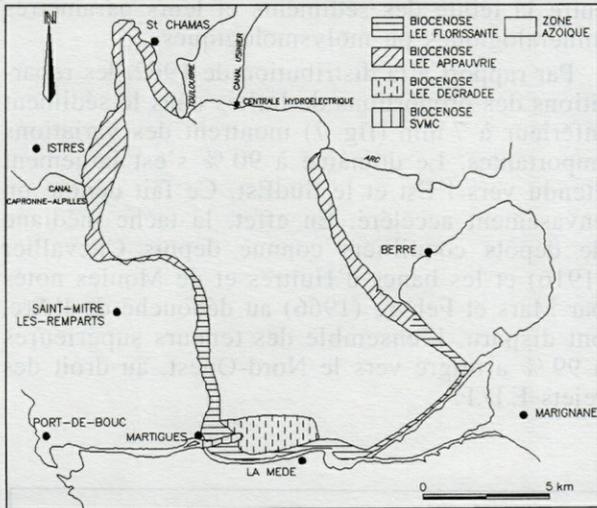


Fig. 5. – Situation des peuplements benthiques de l'étang de Berre au cours du premier semestre 1975, d'après Stora (1976). L.E.E. : Lagunaire euryhalin eurytherme. S.V.M.C. : Sable vaseux de mode calme.

Situation of the benthic faunas in the Berre coastal pond during the first half-year of 1975 (from Stora, 1976). L.E.E. : Lagunaire euryhalin eurytherme. S.V.M.C. : Sable vaseux de mode calme.

Au Sud d'une ligne Saint-Mitre-Berre, la turbulence du plan d'eau est maximum sous l'effet de vagues de Mistral forcées par un fetch de 10 km. La vaste extension des vases bioclastiques et des biocénoses benthiques, dont la productivité semble avoir augmenté depuis le début du siècle, s'oppose à la faible étendue des dépôts pélitiques induits par l'abri relatif des rivages occidentaux. Ce domaine est caractérisé par l'abondance des faunes benthiques et favorisé par l'absence d'herbier de zostères. La minéralogie du sédiment présente ici, une parité en teneur de smectite et d'illite.

## LES FONDS DE L'ÉTANG EN 1976

Au cours de l'année 1976, une étude sédimentologique des fonds de l'étang a permis de mettre en évidence les perturbations engendrées par les apports liquides et solides de la centrale E.D.F. de Saint-Chamas (Arnoux *et al.*, 1976 ; Roux, 1985a). En effet, de la mise en service de l'usine (21/03/1966) jusqu'à la fin de l'année 1976, soit en 10 ans et 9 mois, près de  $7.10^6$  t de limons ont été rejetées dans le Nord du plan d'eau, à une moyenne annuelle voisine de 650 000 t. Après avoir décrit les principaux caractères du sédiment total, nous préciserons les répartitions des diverses phases du matériel particulaire superficiel.

### 1. Malacofaunes de l'étang

En raison de l'anoxie ou de la dessalure des eaux de l'étang, les seules faunes benthiques vivantes (fig. 5) se rencontrent au débouché du canal de Caronte, vecteur d'eau marine oxygénée, et dans les petits fonds sableux des ceintures lit-

torales à *Cardium* (Bellan et Stora, 1976). Les vastes herbiers de zostères qui tapissaient jusqu'en 1965 les fonds du Nord de l'étang ont disparu (fig. 5). Cette élimination est imputable au volume considérable d'eaux douces rejetées par la centrale E.D.F. (Rioual, 1972).

Par contre, l'Annélide *Mercierella enigmatica* est en pleine expansion, alors que l'étude de 1962 n'avait pas permis de la déceler. Ces Polychètes secrètent des tubes protecteurs calcaires et prolifèrent au débouché d'effluents riches en matières organiques. On observe ainsi une corrélation remarquable entre les sources de pollution et les tapis de Mercierelles : Arc, Touloubre, égouts de Saint-Chamas, Istres et Miramas, Martigues, La Mède, aéroport et usines de Marignane, Berre.

Divers témoins de formes benthiques ayant vécu dans l'étang antérieurement aux rejets E.D.F. se retrouvent dans les sédiments superficiels. Le Sud de la cuvette se caractérise par une relative abondance de la fraction organogène : certains secteurs, de la flèche de Berre, montrent peu de débris dispersés de faunes allochtones ; d'autres zones, sur le parallèle de Martigues et au Nord du Jaï, recèlent une fraction biogène complexe où voisinent débris remaniés et espèces développées antérieurement *in situ*. Le Nord de la cuvette se singularise par des sédiments superficiels ne renfermant que de très rares débris organogènes. Cette disparition résulte d'une augmentation de la sédimentation qui enfouit les thanatocénoses sous des dépôts centrimétriques.

### 2. Les sédiments

La prise en compte des paramètres de la totalité du sédiment superficiel (diamètre des particules de rang 5 % des distributions) met en évidence

l'étendue des fonds dont 95 % du matériel est inférieur au 1/10 de millimètre (fig. 6A). Ce domaine se divise en trois sousensembles dont les tailles moyennes (fig. 6B) augmentent régulièrement du NW vers le SE. Cette disposition zonée comme en 1962, est conditionnée par les vents de secteur Nord.

En outre, les sédiments sont fortement réduits (faciès euxinique) et souvent putrides. Les teintes noires (5Y2/1, Munsell) occupent l'ensemble des fonds, à l'exception d'aires limitées de couleur gris-foncé (5Y4/1, Munsell) localisées en tête des rejets E.D.F. et dans la zone de fluctuation du front du coin salé. Il n'existe pas de corrélation

entre la teinte des sédiments et leurs paramètres minéralogiques ou molysmologiques.

Par rapport à la distribution de 1962, les répartitions des proportions de lutites dans le sédiment inférieur à 7 mm (fig. 7) montrent des variations importantes. Le domaine à 90 % s'est largement étendu vers l'Est et le SudEst. Ce fait dénote un envasement accéléré. En effet, la tache médiane de dépôts coquilliers connue depuis Chevallier (1916) et les bancs d'Huîtres et de Moules notés par Mars et Febvre (1966) au débouché de l'Arc, ont disparu. L'ensemble des teneurs supérieures à 99 % a migré vers le Nord-Ouest, au droit des rejets E.D.F.

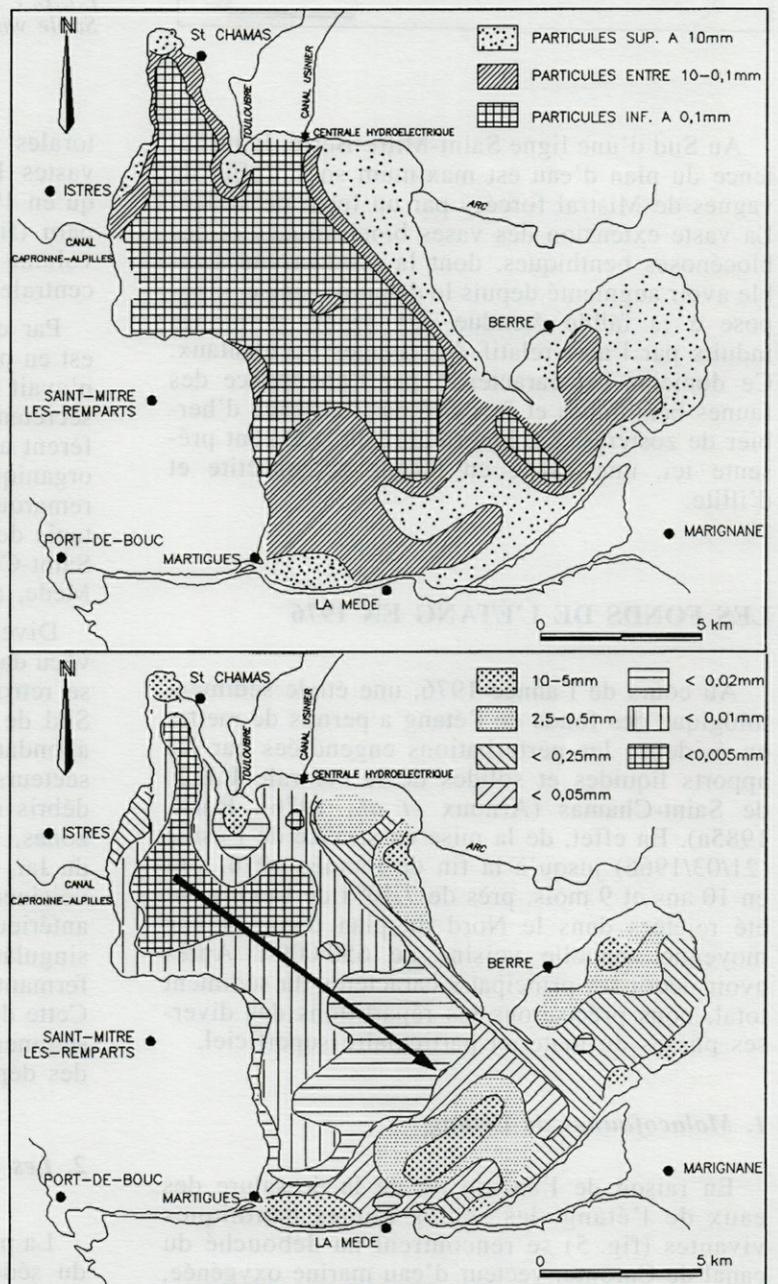


Fig. 6. - A, carte de la répartition des diamètres en millimètres des particules de rang de 5 %, en 1976. B, carte de la répartition des tailles moyennes (en mm) en 1976.

A, repartition map of the 5% particles diameters (in mm), in 1976. B, repartition map of the mean size particles in mm (in 1976).

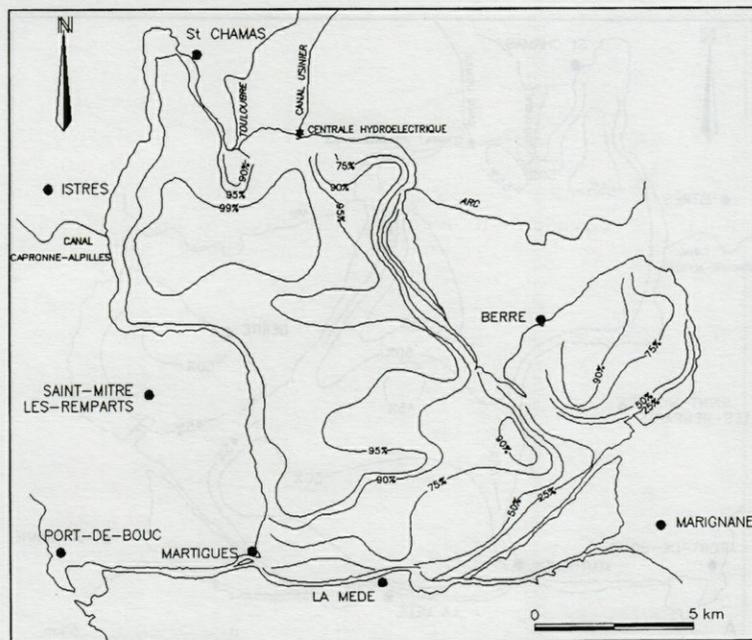


Fig. 7. - Répartition en 1976 du pourcentage de la fraction inférieure à 0,063 mm dans le sédiment de taille inférieure à 7,3 mm.

*Repartition of the fraction under 0,063 mm in the sedimentary fraction below 7,3 mm size in 1976.*

Cet apport se traduit par l'apparition d'une nouvelle association de minéraux argileux à illite (en moyenne 35 à 55 %, Arnoux *et al.* 1976) et chlorite largement dominantes. Ces minéraux, caractéristiques des limons duranciens d'origine alpine, ont remplacé la smectite principalement héritée des paysages sédimentaires du bassin de l'Arc. Exception faite pour l'embouchure de cet affluent et les aires de fluctuations du coin salé, la substitution est évidente dans tout le nord du plan d'eau, et demeure perceptible dans l'ensemble de la zone médiane, où la smectite dominait jadis faiblement.

Le stock  $20\ \mu\text{m}$ - $2\ \mu\text{m}$ , fondamental dans les sédiments de l'étang de Berre, montre de profondes modifications de ces répartitions successives (Fig. 8). En 1962, cette classe représentait 50 % des dépôts dans deux aires nord et sud. Seuls deux petits secteurs, alimentés par les alluvions de l'Arc ou de la Touloubre, montraient des teneurs supérieures à 55 %. En 1976, l'enveloppe 55 % englobe la quasi totalité des fonds de la cuvette nord. La courbe dessine ainsi une figure quadrilobée centrée sur un secteur à très fortes teneurs : 60 %, puis 70 %. Ce domaine correspond aux atterrissements d'une grande partie des limons duranciens. Les rejets turbides E.D.F. enrichissent les sédiments superficiels de l'étang en fraction  $20\ \mu\text{m}$ - $2\ \mu\text{m}$ , car cette classe granulométrique est particulièrement abondante dans les eaux de la Durance. De 1951 à 1955, selon Henin et Michon (1956), ce type de matériel correspond en moyenne à 42 % des apports solides en suspensions enregistrés annuellement à Pont-Mirabeau (Moyenne-Durance). Les perturbations liées au canal usinier sont ainsi décelées clairement.

En résumé, deux constatations majeures se dégagent de cette description des fonds de l'étang en 1976. Le caractère dominant de la sédimentation est toujours présent : la vaste extension du domaine vaseux s'oppose aux faciès mixtes du delta de l'Arc ou bioclastiques méridionaux. La disparition des faunes benthiques se répercute sur la fraction organogène dont les proportions se trouvent fortement diminuées dans l'ensemble des sédiments.

## CONCLUSIONS

La sédimentation de l'étang de Berre est contrôlée par trois facteurs principaux : les circulations hydrodynamiques, les apports terrigènes et les faunes benthiques.

— Les vents sont les éléments permanents et majeurs qui régissent les circulations hydrodynamiques dans l'étang. Le Mistral en particulier, provoque une forte agitation dans la partie méridionale, la zone septentrionale restant à l'abri.

Le creusement du canal de Caronte a permis l'entrée dans l'étang d'eaux marines. Elles ont provoqué une augmentation générale de la salinité avec un gradient décroissant du Sud vers le Nord.

En 1966, la mise en service de la centrale hydroélectrique de Saint-Chamas a amené dans l'étang un volume important d'eau douce qui a entraîné une stratification des masses d'eau. L'eau douce circule en surface alors que les eaux plus salées, circonscrites aux secteurs les plus profonds (supérieurs à  $-8\text{m}$ ), constituent un coin salé.

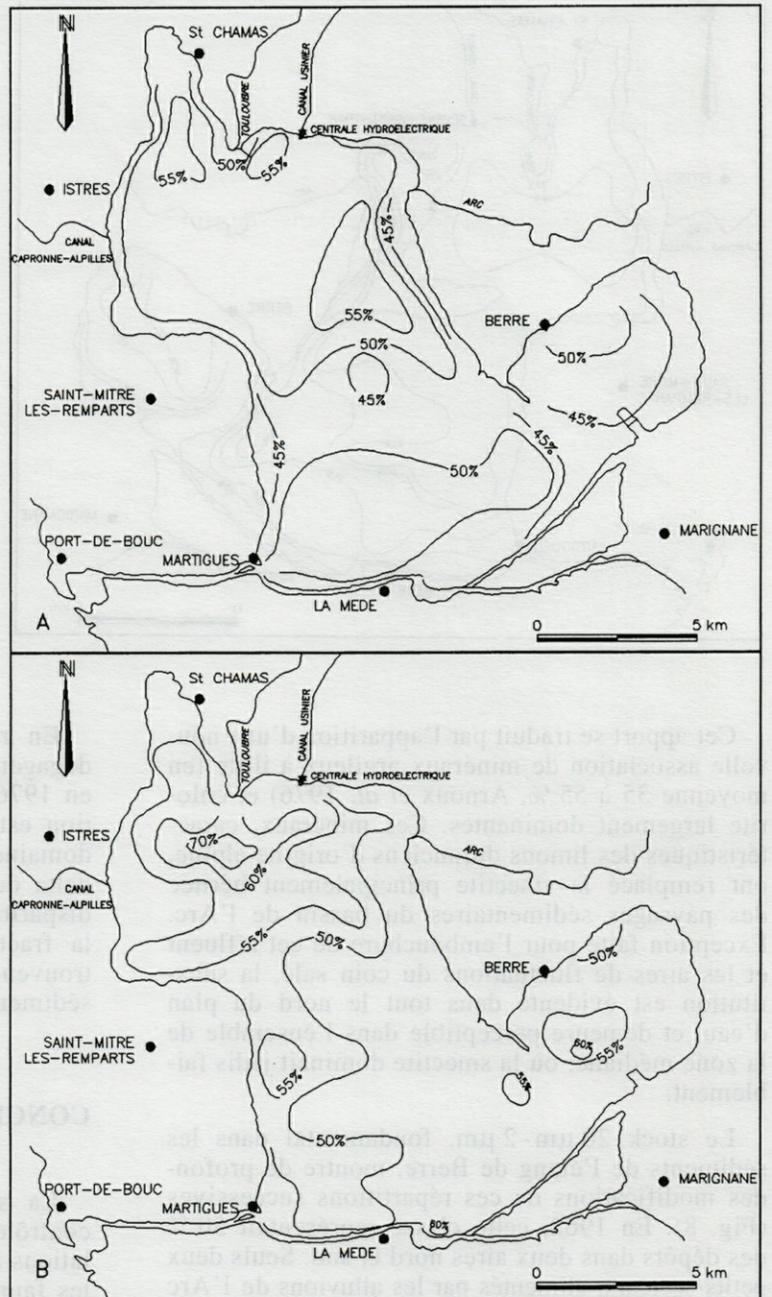


Fig. 8. — Proportion de la fraction 0,02-0,002 mm dans le sédiment de taille inférieure à 0,125 mm. A : en 1962, B : en 1976.

*Proportion of the fraction 0,02-0,002 mm in the sediment below 0,125 mm size. A : in 1962, B : in 1976.*

— Les apports terrigènes naturels de l'étang sont limités à ceux de l'Arc et de la Touloubre et se caractérisent par la dominance de la smectite sur l'illite.

Depuis 1966, les rejets solides liés au canal usinier E.D.F. rendent négligeables les apports naturels. Leur cortège minéralogique, à illite dominante et chlorite, leur taille inférieure à 20  $\mu$ m permet de les distinguer des sédiments de l'Arc et de la Touloubre.

— L'entrée d'eaux marines dans l'étang à la suite du creusement du canal de Caronte a diversifié les faunes avec l'apparition de biocénoses

benthiques marines tolérantes ou saumâtres. Après 1966, la stratification des couches d'eaux a engendré l'anoxie des fonds et la disparition quasiment totale des faunes. Seules des biocénoses lagunaires euryhalines eurythermes peuvent subsister.

L'interaction de ces trois facteurs conditionne la nature des dépôts. L'étude des aires de répartition des principaux faciès conduit à distinguer, comme en 1916 et en 1962, deux domaines majeurs nord et sud dont la sédimentation est sous l'étroite dépendance des vents de secteur nord. Ces deux domaines sont séparés par une bande

médiane de sédiments mixtes probablement induite par les fluctuations du coin salé et les déplacements d'eaux marines connexes.

Dans le domaine septentrional, les faciès les plus vaseux dominant et occupent la majeure partie des fonds. Les tailles moyennes inférieures à 10 µm de ces matériaux, la vaste extension des sédiments à plus de 99 % de lutites riches en illite et chlorite, permettent de délimiter les contours d'une aire d'hypersédimentation qui concentre tous les apports limoneux dans le domaine le plus abrité de l'étang. Par rapport à l'état de 1962, ce secteur s'est considérablement enrichi en matériel particulaire 20 µm-2 µm qui apparaît ainsi comme la fraction granulométrique essentielle de ce type de sédiment.

Le domaine méridional se caractérise par des sédiments hétérogènes : vases bioclastiques et vases sableuses dont les teneurs en fraction inférieure à 20 µm diminuent rapidement autour d'une tâche riche en amas coquilliers et située au débouché du canal de Caronte. La permanence à l'affleurement de témoins des anciennes biocénoses locales plus ou moins remaniées ne peut que résulter d'une diminution très nette des taux de sédimentation, dans un domaine exposé aux tempêtes de secteur nord-ouest. Outre l'éloignement relatif des sources d'apports terrigènes, plusieurs phénomènes hydrodynamiques peuvent expliquer ce déficit. La présence permanente du ménisque d'eau salée, sur lequel glissent par temps calme les eaux douces vectrices de matériel particulaire, s'oppose passivement à la sédimentation. Dans le coin salé, la turbulence engendrée par les vagues forcées de Mistral remet en suspension la fraction pélitique des sédiments, qui peut être ainsi entraînée vers le golfe de Fos par l'intermédiaire du canal de Caronte.

## BIBLIOGRAPHIE

- ARFI R., 1991. Etang de Berre 1990. Suivi exceptionnel du milieu. Agence de l'eau Rhône-Méditerranée-Corse : 26 p.
- ARNOUX A., H. CHAMLEY, R.M. ROUX et P. WEYDERT, 1976. Etude sédimentologique, minéralogique et physico-chimique des sédiments superficiels de l'étang de Berre. Rapport pour DDE-SPPI : 87 p.
- ARNOUX A. et G. STORA, 1983. Effects of a large freshwater diversions on benthos of a mediterranean lagoon (Etang de Berre). *Estuaries*, **6** (2) : 115-125.
- BELLAN G., 1972. Effects of an Artificial Stream on Marine Communities. *Mar. Pollut. Bull.*, **3** (5) : 74-77.
- BELLAN G. et G. STORA, 1976. Evolution des peuplements benthiques d'un étang marin soumis à un effluent d'eaux douces. *C.I.E.S.M., Split*, **3** (5) : 147-152.
- BLANC F., B. COSTE, H.J. MINAS et K.H. SZEKIELDA, 1967. Distribution des principaux facteurs hydrobiologiques dans un milieu de forte production organique. *Mar. Biol.*, **1** (1) : 43-55.
- CHAMLEY H., E. COLOMB et R.-M. ROUX, 1969. Les minéraux argileux du bassin versant de la Touloubre. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, **29** : 117-127.
- CHAMLEY H., J.P. DURAND et R.M. ROUX, 1971. Les minéraux argileux du bassin versant de l'Arc. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, **31** : 105-113.
- CHEVALLIER A., 1916. L'Etang de Berre. *Ann. Inst. Océanogr.*, **7** (4) : 91 p.
- CULTIAUD D., 1975. L'aménagement de la région Fos-Etang de Berre. *Notes Et. Docum.*, (19/02/1975), **4** : 129 p.
- DELESSE M., 1871. Lithologie du fond des mers de France. Librairie Scientifique E. Lacroix, Paris : 479 p.
- FEBVRE J., 1968. Etude bionomique des substrats meubles de l'Etang de Berre. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, Marseille, **44** (60) : 297-355.
- GOURET P., 1907. Topographie zoologique des étangs de Caronte, de Berre et de Bolmon (Faunes et Migrations). *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille*, **5** (27) : 166 p.
- HENIN S. et X. MICHON, 1956. Essai d'interprétation des résultats des mesures de débit solide effectuées sur la Durance. Symposium Darcy, Dijon, *Ass. Inter. Hydrobiologie*, **2** : 369-378.
- LEENHART O. et R.-M. ROUX, 1967. Morphologie du substratum de l'étang de Berre. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, Paris, **7** (9) : 88-92.
- MARION A. F., 1887. Port de Bouc, étangs de Caronte, de Berre et de Bolmon. *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille*, **5** (1) : 217-280.
- MARS P., 1961. Recherches sur quelques étangs du littoral méditerranéen français et sur leurs faunes malacologiques. Thèse, *Vie Milieu*, 1966 suppl., **20** : 369 p.
- MARS P. et J. FEBVRE, 1966. Données nouvelles sur l'hydrologie de l'étang de Berre. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, Marseille, **41** (57) : 7-23.
- MINAS M., 1970. Résultats d'observations hydrologiques sur l'étang de Berre (1965/1967). *Cah. Océanogr.*, Paris, **22** (1) : 73-88.
- MINAS M., 1973. Sur la synthèse et la dégradation de la matière organique dans l'écosystème de l'étang de Berre. Thèse, Univ. Aix-Marseille II : 339 p.
- MOREL G., 1959. La région de l'étang de Berre, réusite sociale et économique ? *Rev. Chambre de Commerce Marseille*, N. S., 200 p.
- RIOUAL R., 1972. Contribution à l'étude de la flore des étangs de Vaïne et de Berre. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Aix-Marseille II : 528 p.
- ROUX R.-M., 1964. Les sédiments de l'étang de Berre. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, Marseille, **35** (51) : 275-285.
- ROUX R.-M., 1965. Les minéraux argileux de l'Etang de Berre. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, **37** : 211-219.

ROUX R.-M., 1979. Notice carte géologique au 1/50000 Martigues-Marseille, 31 (44-45), 2<sup>e</sup> éd. : 31-35.

ROUX R.-M., 1985 a. L'étang de Berre, sédiments et dynamique sédimentaire. Etude Régionale Intégrée, IFREMER, Département Environnement Littoral, Toulon : 2-64.

ROUX R.-M., 1985 b. Les apports liquides et solides du canal E.D.F. de Saint-Chamas dans l'étang de Berre. Etude Régionale Intégrée, IFREMER, Département Environnement Littoral, Toulon : 66 p.

ROUX R.-M., 1991. Les sédiments de l'étang de Berre, témoins de la pression anthropique holocène ? *Méditerranée*, 4 : 3-14.

ROUX R.-M., S. POMEL et A. DELGIOVINNE, 1991. Modelé du substratum de la région de l'étang de Berre. Etudes de Géographie Physique, Travaux 1991, Univ. Aix-Marseille II, Aix-en-Provence : 77-85.

STORA G., 1976. Evolution des peuplements benthiques d'un étang marin soumis à un effluent d'eaux douces. *Bull. Ecol.*, 7 (3) : 275-281.

STORA G., 1982. Recherches descriptives et expérimentales dans quelques biotopes littoraux (Golfe de Fos et Etang de Berre). Thèse, Univ. Aix-Marseille II : 197 p.

VILLENEUVE (Comte de), 1821:1829. Statistique du département des Bouches-du-Rhône. Ricard, A., Imprimeur du Roi, Marseille, 4 vol.

Reçu le 2 juillet 1992; received July 2, 1992  
 Accepté le 4 mars 1993; accepted March 4, 1993

BIBLIOGRAPHIE

ARFÈ R., 1991. Etang de Berre 1990. Suivi exceptionnel nel milieu. Agenzia de l'oro Rhône-Méditerranée Corse : 26 p.

ARNOUX A., H. CHAMLEY, R.-M. ROUX et R. WEY-DETT, 1976. Etude sédimentologique, minéralogique et physicochimique des sédiments superficiels de l'étang de Berre. Rapport pour DDE 5211 - 87 p.

ARNOU A. et G. STORA, 1983. Effets de la large freshwater diversion on benthos of a Mediterranean lagoon (Etang de Berre). *Estuaries*, 6 (2) : 113-122.

BELLAN G., 1972. Effects of an artificial stream on marine communities. *Mar. Pollut. Bull.*, 3 (2) : 74-77.

BELLAN G. et G. STORA, 1976. Evolution des peuplements benthiques d'un étang marin soumis à un effluent d'eaux douces. *C.R. S.M. Spitt.*, 3 (2) : 147-152.

DELESSE M., 1871. Lithologie du fond des mers de France. Librairie Scientifique E. Lacroix, Paris : 419 p.

FEBVRE J., 1968. Etude géologique des substrats meubles de l'étang de Berre. *Rev. Inst. St. Jean. Études Méditerranéennes*, 44 (60) : 297-327.

GOURLET F., 1907. Topographie zoologique des étangs de la Camargue, de Berre et de Bolmon (France et Algérie). *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 2 (27) : 166 p.

HENIN S. et X. MICHON, 1970. Essai d'impollution des récifs des mers de Méditerranée. *Hydrobiologia*, 2 : 369-378.

LEENHART O. et R.-M. ROUX, 1987. Morphologie du substratum de l'étang de Berre. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, Paris, 7 (9) : 88-92.

MARION A. F., 1887. For de Bouc, étang de Camargue. *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 2 (1) : 217-280.

MARS B., 1961. Recherches sur quelques étangs du littoral méditerranéen français et sur leurs faunes marines. *Hydrobiologia*, T. 10, 1960 suppl., 20 : 209 p.

MARS B. et J. FEBVRE, 1966. Données nouvelles sur l'écologie de l'étang de Berre. *Rev. Inst. St. Jean. Études Méditerranéennes*, 41 (27) : 7-22.

MINAS M., 1970. Résultats d'observations hydrologiques sur l'étang de Berre (1962/1967). *Car. Oceanogr.*, Paris, 22 (1) : 73-82.

MINAS M., 1973. Sur la stabilité et la dégradation de la matière organique dans l'écosystème de l'étang de Berre. Thèse Univ. Aix-Marseille II : 339 p.

MORSE G., 1939. La région de l'étang de Berre, ses sites sociaux et économiques. *Rev. Commerce Maritime Marseille*, N. 2, 200 p.

RIOUAL R., 1975. Contribution à l'étude de la flore des étangs de Vaine et de Berre. Thèse 3<sup>e</sup> cycle. Univ. Aix-Marseille II : 228 p.

ROUX R.-M., 1964. Les sédiments de l'étang de Berre. *Rev. Inst. St. Jean. Études Méditerranéennes*, 35 (21) : 273-282.

ROUX R.-M., 1967. Les minéraux argileux de l'étang de Berre. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, 37 : 211-219.

# CRITÈRES D'IDENTIFICATION RAPIDE DES STADES DE DÉVELOPPEMENT DES LARVES DE *PECTINARIA KORENI* (Malmgren) (ANNÉLIDE POLYCHÈTE) DE LA BAIE DE SEINE (MANCHE)

*Criteria for easy identification of larval development stages  
of Pectinaria koreni (Malmgren) (Annelida polychaeta)  
from the bay of Seine (English Channel)*

Y. LAGADEUC<sup>(1)</sup>, C. RETIERE<sup>(2)</sup>

<sup>(1)</sup>Station marine de Wimereux, URA 1363, BP 80, 62930 Wimereux, France

<sup>(2)</sup>Laboratoire maritime, MNHN, BP 28, 35801 Dinard, France

DEVELOPPEMENT LARVAIRE  
MORPHOLOGIE  
*PECTINARIA KORENI*  
BAIE DE SEINE

**RÉSUMÉ** – La présente description morphologique des larves de *Pectinaria koreni* s'intègre dans une étude de la dynamique de la population de la Baie de Seine orientale. Six stades aisément différenciables ont été reconnus. Les deux premiers (stades 1 et 2) sont de type trochophore, les trois suivants, segmentés sont de type métatrochophore (stades 3, 4 et 5). Les palées apparaissent en position interne au stade 4, et les soies sur les premiers segments au stade 5. Le dernier stade (stade 6), durant lequel débute la métamorphose, est de type aulophore, la larve occupant un tube muqueux. L'intérêt, dans des études d'écologie larvaire, de cette subdivision de la phase de développement pélagique en stades est souligné.

LARVAL DEVELOPMENT  
MORPHOLOGY  
*PECTINARIA KORENI*  
BAY OF SEINE

**ABSTRACT** – This description of *Pectinaria koreni* larval morphology is a part of a population dynamic study carried out in the Bay of Seine. Six larval stages well defined were identified. The two first development stages (stages 1 and 2) are trochophore larvae, and the three following stages (3, 4 and 5) are metatrochophore larvae. Internal « palées » appeared during the 4th stage, and chaeta during the 5th stage. The last stage (stage 6) is an aulophore larva, living in a mucous tube. The metamorphosis begins with this stage. The significance of this subdivision in stages in larval ecological studies are underlined.

## INTRODUCTION

La nécessité de prendre en compte la phase larvaire dans une étude de la dynamique des populations d'invertébrés benthiques est désormais couramment admise (Cameron, 1986 ; Scheltema, 1986 ; Bachelet, 1987 ; Boicourt, 1988 ; Mann, 1988). Mais, une telle étude, n'est pas toujours aisée à mettre en œuvre, en particulier pour les espèces benthiques à phase larvaire pélagique. En effet, il est impératif de suivre l'évolution de la population de larves depuis la ponte jusqu'au recrutement benthique (Cameron, 1986 ; Boicourt, 1988). Les principales difficultés rencontrées alors résident en partie dans la reconnaissance spécifique des différents stades larvaires (Tremblay *et al.*, 1987 ; Carriker, 1988), et dans le temps qu'exige le dépouillement des prélèvements, en

raison de l'effort d'échantillonnage imposé par le suivi spatio-temporel du panache larvaire (Carriker 1988 ; Boicourt, 1988).

Le présent travail a pour objectif de permettre l'identification des larves de l'Annélide Polychète *Pectinaria koreni* (Malmgren) durant toute leur vie pélagique, depuis leur première apparition dans le plancton jusqu'à leur recrutement sur le fond. Ce travail s'inscrit dans le cadre d'une étude de la dynamique de la population de cette espèce qui est l'une des composantes dominantes du peuplement à *Abra alba* de la Baie de Seine orientale (Gentil *et al.*, 1986).

Afin de rendre possible une étude fine de la structure démographique de la population et de sa cinétique nous avons cherché à découper la phase larvaire pélagique en stades aisément reconnaissables. Les données antérieures de la littérature

(Wilson, 1936 ; Thorson, 1946 ; Rasmussen, 1973 ; Cazaux, 1981) ne permettaient de distinguer que trois stades correspondant aux grandes étapes de la morphogenèse des larves de Polychètes. Le premier est le stade trochophore caractérisé par une larve sphérique ou en forme de toupie non segmentée, et possédant une ou deux couronnes ciliées équatoriales (Bhaud & Cazaux, 1982 ; Bhaud, 1987). Le deuxième ou métatrochophore présente une segmentation visible. Le dernier stade reconnu par ces auteurs est l'aulophore qui est caractéristique des Terrellidae et Pectinariidae et correspond à une métatrochophore vivant dans un tube.

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

Le peuplement de la Baie de Seine, dont les densités d'individus sont parmi les plus élevées au monde (27 000 individus par m<sup>2</sup>), constitue le plus vaste des isolats de cette communauté sur les côtes françaises de la Manche (Gentil *et al.*, 1986).

Les larves décrites sont issues de prélèvements effectués en baie de Seine en mai et juin 1987 (Lagadeuc, 1990). Les échantillons de plancton, après prélèvement à la pompe (PCM Moineau) et filtration sur maille de 80 µm, furent conservés dans une solution tamponnée d'eau de mer formolée à 5 %.

Les observations ont été réalisées au microscope photonique, et au microscope électronique à balayage (MEB). Pour l'observation au MEB les larves sont transférées après rinçage à l'eau distillée, de la solution formolée dans des solutions d'alcool de concentration croissante jusque dans un bain d'alcool absolu ; ensuite elles sont immergées dans l'acétone avant d'être amenées au point critique. Les larves ainsi préparées sont recouvertes d'une fine couche d'or avant observation.

L'âge et la durée de vie des larves ont été estimés sur la base des dates d'«apparition» et de «disparition» des différents stades larvaires dans les eaux de la Baie de Seine orientale (Lagadeuc, 1990). En effet, grâce à une couverture spatio-temporelle très serrée (sortie journalière) nous avons pu circonscrire et échantillonner pendant presque un mois les différentes cohortes de larves.

## RÉSULTATS

Six stades larvaires aisément reconnaissables lors des dénombrements à la loupe binoculaire ont été définis. Deux sont du type trochophore (stades 1 et 2), 3 du type métatrochophore (stades 3, 4 et 5) et un du type aulophore (stade 6).

### Stades trochophores

#### Stade 1

La larve sphérique (Fig. 1 a) a une longueur comprise entre 110 et 150 µm.

La ciliature est constituée d'une touffe apicale, d'une prototroche, à structure hétérogène pouvant être divisée en deux couronnes, et d'une télotroche. De part et d'autre de la prototroche une rangée de chromatophores peut être distinguée, quelques chromatophores sont également répartis çà et là. La prototroche à deux couronnes et la pigmentation permettent de reconnaître aisément les larves du stade 1.

Ce stade larvaire étant le premier que nous ayons recueilli, il est difficile d'en définir précisément l'âge. Toutefois, compte tenu de la taille des jeunes stades (70 µm) observés par Wilson (1936) et la description qu'il donne des larves de 1 jour, on peut raisonnablement penser que les larves du stade 1 récoltées en Baie de Seine sont âgées d'au moins 24 heures. D'autre part entre le 23 et le 25 mai nous observons un accroissement rapide et simultané des larves des stades 1 et 2, laissant ainsi penser que le passage du stade 1 au stade 2 ne dure guère plus de 24 heures.

#### Stade 2

Ce stade se différencie du précédent par un allongement de l'hyosphère (Fig. 1 b). La taille est comprise entre 150 et 250 µm. C'est à ce stade que s'effectue la différenciation des lobes oraux, et l'apparition de chromatophores les uns isolés à l'extrémité de l'hyosphère, les autres disposés en 1 à 2 rangées en position pré-terminale.

La durée de vie de ce stade a été estimée à 2 à 3 jours. En effet, alors que les larves du stade 1 sont absentes à partir du 31 mai, celles du stade 2 sont abondantes à cette même date, et ne seront représentées que par de rares exemplaires le 2 juin.

### Stades métatrochophores

La modification morphologique principale du stade métatrochophore, par rapport au stade trochophore, est donc l'apparition d'une segmentation.

L'ensemble du stade métatrochophore a été subdivisé en 3 stades : stades 3, 4 et 5, qui ont des caractéristiques communes, dont certaines ont déjà été reconnues chez les trochophores :

— ciliature (Pl. I, a, b et c) : présence d'une touffe apicale, d'une prototroche à deux couronnes, d'une télotroche, d'une neurotroche et d'une ciliature péribuccale. Cependant l'ensemble de la ciliature régresse au dernier stade (Pl. I, d).

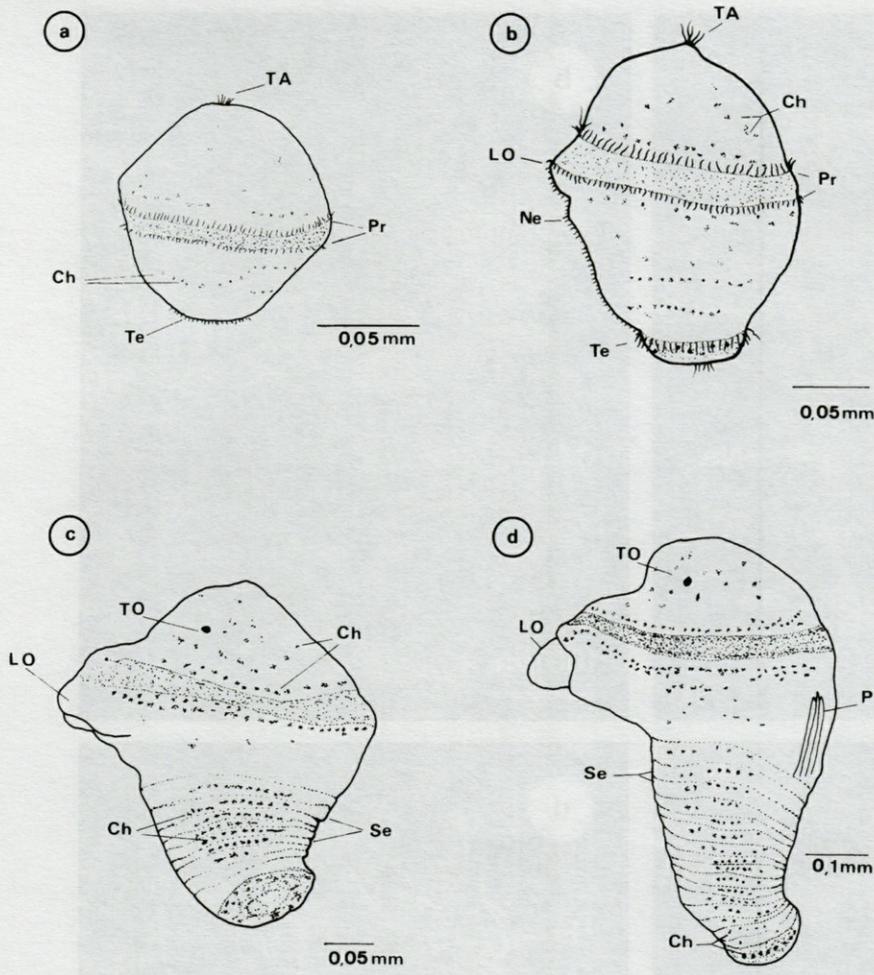


Fig. 1. — a, Larve au stade 1 (Ch : Chromatophore ; Pr : Prototroche ; TA : Touffe Apicale ; Te : Télotroche). b, Larve au stade 2 (Ch : Chromatophore ; LO : Lobe Oral ; Ne : Neurotroche ; Pr : Prototroche ; TA : Touffe Apicale ; Te : Télotroche). c, Larve au stade 3 (Ch : Chromatophore ; LO : Lobe Oral ; Se : segment ; TO : Tache Oculaire). La ciliature n'est pas représentée sur cette figure. d, Larve au stade 4 (Ch : Chromatophore ; LO : Lobe Oral ; PI : Palée Interne ; Se : segment ; TO : Tache Oculaire). La ciliature n'est pas représentée sur cette figure.

Stage 1 larva (Ch : Chromatophore ; Pr : Prototroche ; TA : Apical Tuft ; Te : Telotroche). Stage 2 larva (Ch : Chromatophore ; LO : Oral Lobe ; Ne : Neurotroche ; Pr : Prototroche ; TA : Apical Tuft ; Te : Telotroche). Stage 3 larva (Ch : Chromatophore ; LO : Oral Lobe ; Se : segment ; TO : Ocular spot). Cilia are not figured. Stage 4 larva (Ch : Chromatophore ; LO : Oral Lobe ; PI : Internal « Palée » ; Se : segment ; TO : Tache Oculaire). Cilia are not figured.

— pigmentation (Fig. 1 c, d) : présence d'une rangée de chromatophores de chaque côté de la prototroche. La pigmentation se développe sur l'épispère où deux taches oculaires de couleur brune sont apparues, et sur l'hyposphère dont l'amorce de segmentation est bien soulignée par les rangées de chromatophores.

— lobes oraux (Fig. 1, c et Pl. I a, c) : nettement individualisés, ils sont devenus rétractiles.

**Stade 3** (Fig. 1, c et Pl. I, a, c)

Il se caractérise par la différenciation des segments, dont le nombre maximal est de 17. Les individus les plus grands atteignent 580 µm.

Sa durée de vie a été estimée à environ 4-5 jours : la ponte ayant débuté aux environs du 23 mai, il faudra attendre le 31 mai pour observer des larves du stade 4, soit 8 jours incluant les 3-4 jours de durée de vie des stades 1 et 2.

**Stade 4** (Fig.1, d)

Il présente des formations chitineuses internes appelées palées. Celles-ci apparaissent progressivement pour atteindre le nombre de 12 répartis en deux groupes.

La longueur de la larve est alors voisine de 700 µm.

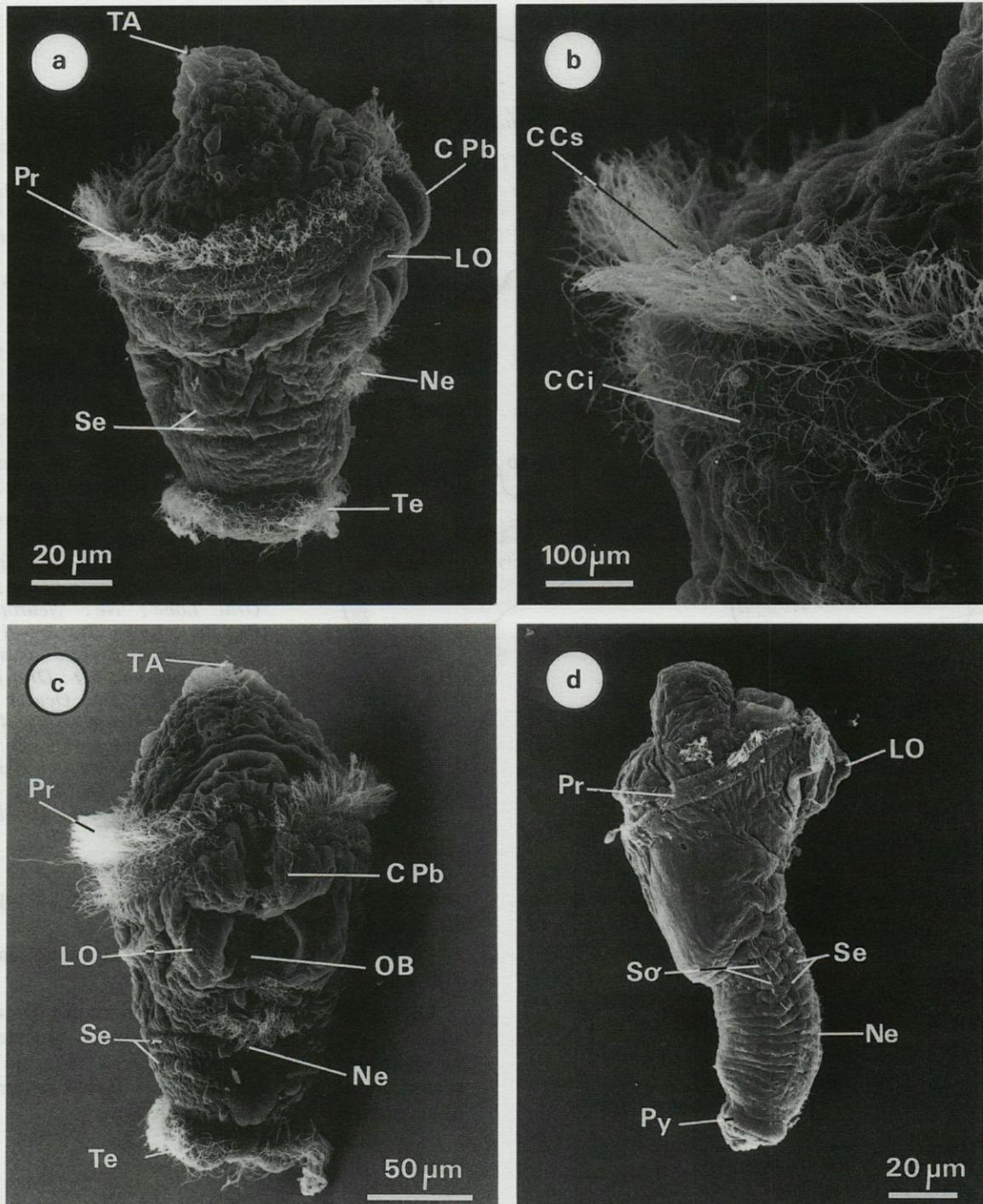
Le 31 mai, date de l'apparition des premiers stades 4 en grand nombre, les larves du stade 5 ne sont que faiblement représentées, alors qu'elles seront abondantes le 2 juin. Les larves resteraient donc environ 2 jours au stade 4.

Le 31 mai, date de l'apparition des premiers stades 4 en grand nombre, les larves du stade 5 ne sont que faiblement représentées, alors qu'elles seront abondantes le 2 juin. Les larves resteraient donc environ 2 jours au stade 4.

**Stade 5** (Pl. I, d et Pl. II, a)

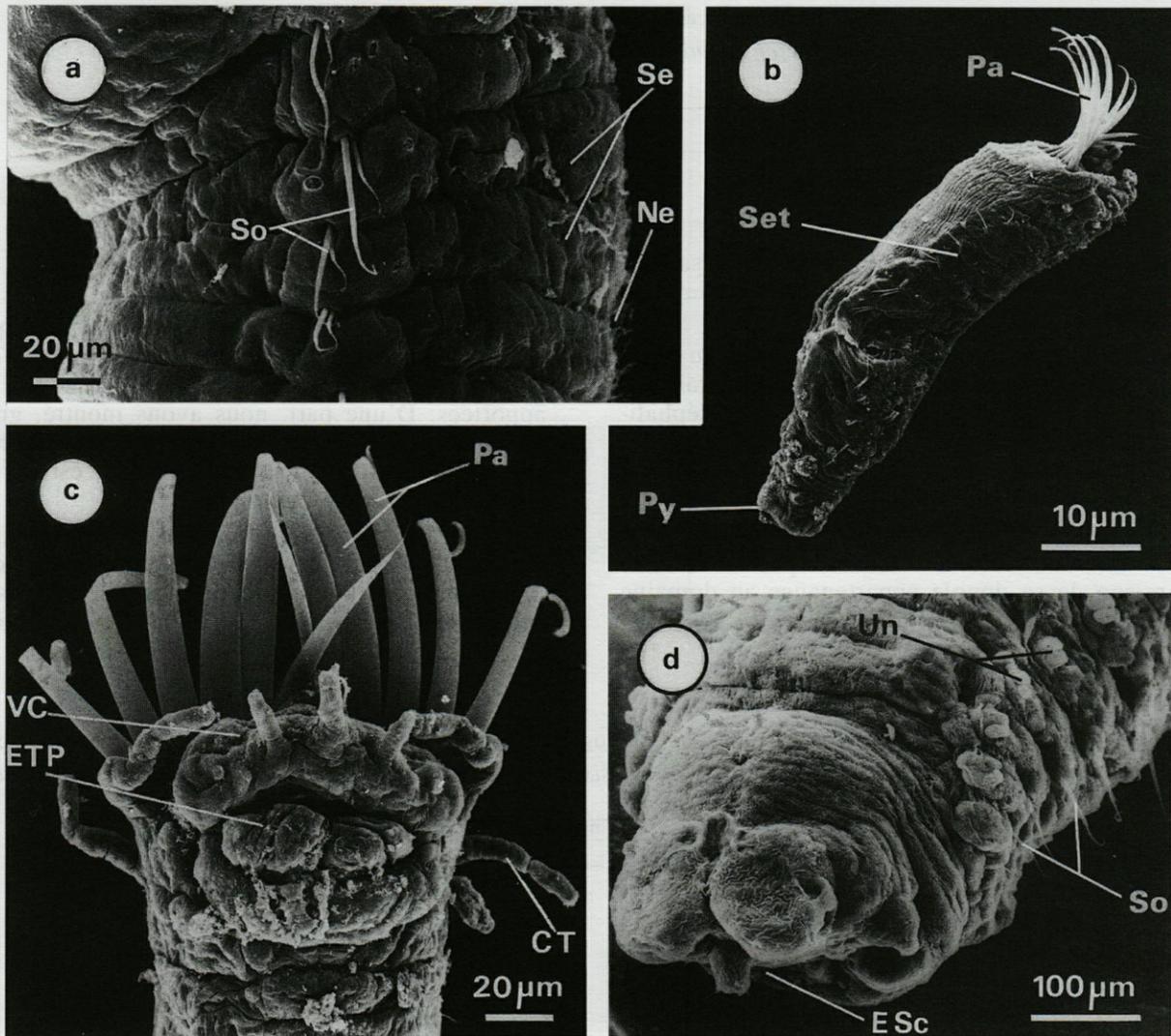
La taille de la larve, le nombre de segments et le nombre de palées ne varient plus. Ce stade se caractérise par la présence de soies dentées qui apparaissent progressivement sur les six ou sept premiers segments (Pl. II, a).

Les larves du stade 5 ont une durée de vie d'environ 1 jour. En effet, les larves des stades 4 et 5 de la première cohorte sont encore présentes dans le plancton le 27 mai, en revanche le 29 ces 2 stades ne sont que très faiblement représentés. Toutes les larves du stade 4, présentes le 27 mai, sont donc passées au stade 5 puis au stade 6 entre le 27 et le 29 mai.



Pl. I. – a, Vue latérale au MEB d'une larve Métatrochophore du stade 3 (C Pb : Ciliature Péribuccale ; LO : Lobe Oral ; Ne : Neurotroche ; Pr : Prototroche ; Se : segment ; TA : Touffe Apicale ; Te : Télotroche). b, Détail de la prototroche à deux couronnes d'une larve Métatrochophore du stade 3 observée au MEB (CCs : Couronne Ciliaire supérieure ; CCi : Couronne Ciliaire inférieure). c, Vue de face au MEB d'une larve Métatrochophore du stade 3 (C Pb : Ciliature péribuccale ; LO : Lobe Oral ; Ne : Neurotroche ; OB : Orifice Buccal ; Pr : Prototroche ; Se : segment ; TA : Touffe apicale ; Te : Télotroche). d, Vue latérale au MEB d'une larve Métatrochophore du stade 5 (LO : Lobe Oral ; Ne : Neurotroche ; Pr : Prototroche ; Py : Pygidium ; Se : segment ; So : Soie).

SEM lateral view of a stage 3 metatrochophore larva (C Pb : Peribuccal cilia ; LO : Oral Lobe ; Ne : Neurotroch ; Pr : Prototroch ; Se : segment ; TA : Apical Tuft ; Te : Telotroch). SEM photograph of the double crown prototroche of a stage 3 metatrochophore larva (CCs : Upper cilia crown ; CCi : Lower cilia crown). SEM frontal view of a stage 3 metatrochophore larva (C Pb : Peribuccal cilia ; LO : Oral Lobe ; Ne : Neurotroch ; OB : Mouth ; Pr : Prototroch ; Se : segment ; TA : Apical Tuft ; Te : Telotroch). SEM lateral view of a stage 5 metatrochophore larva (LO : Oral Lobe ; Ne : Neurotroch ; Pr : Prototroch ; Py : Pygidium ; Se : segment ; So : Seta).



Pl. II. – a, Détail des premiers segments sétigères d'une larve Métatrochophore du stade 5 observée au MEB (Ne : Neurotroche ; Se : segment ; So : Soie). b, Vue latérale au MEB d'une larve Aulophore (stade 6) (Pa : Palée ; Py : Pygidium ; Set : Sétigère). c, Détail de la région antérieure d'une larve Aulophore observée au MEB (CT : Cirre Tentaculaire ; ETP : Ebauche Tentacule Péribuccal ; Pa : Palée ; VC : Voile Céphalique). d, Détail de la région postérieure d'une larve Aulophore observée au MEB (ESc : Ebauche du Scaphe ; So : Soie ; Un : Uncini).

a, SEM photograph of the first setigere segments of stage 5 metatrochophore larva observed (Ne : Neurotroche ; Se : segment ; So : Setae). b, SEM lateral view of aulophore larva (stage 6) (Pa : « Palée » ; Py : Pygidium ; Set : Setigere). c, SEM photograph of the upper part of an aulophore larva observed with MEB (CT : Cirri Tentacular ; ETP : Outline of Peribuccal Tentacle ; Pa : « Palée » ; VC : Cephalic Velum). d, SEM photograph of the posterior region of an aulophore larva observed (ESc : Outline of Scaphe ; So : Seta ; Un : Uncini).

### Stade aulophore

Le stade aulophore résulte d'une profonde transformation de la morphologie de la larve. En particulier les palées internes deviennent externes. Elles sont au nombre de 12 (2 paires de 6) (Pl. II, b, c). Ce passage de la métatrochophore à l'aulophore est décrit comme un phénomène très rapide par Thorson (1946).

C'est également à ce stade que la larve construit son tube membraneux à l'extrémité duquel peuvent être disposées 1 à 2 rangées de grains de sable durant sa présence dans le plancton (Lambert *et al.*, soumis).

La taille des aulophores varie entre 0,75 et 0,90 mm. Le tube membraneux a une longueur moyenne de 1,2 mm (0,10 mm) pour un diamètre apical de 0,22 mm (0,01 mm). Quand ce tube

Tabl. I. – Répartition et nombre d'uncini sur les segments sétigères du stade aulophore.  
*Distribution and number of uncini on setigere segments of the aulophore stage.*

Sétigère n°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Nbre d'uncini	0	0	2*1	2*1	2*4	2*4	2*4	2*4	2*4	2*3	2*3	2*3	2*2	2*2	2*2

porte 1 ou 2 rangées de grains de sable sa longueur est de 1,36 mm (0,56 mm) et son diamètre de 0,27 mm (0,02 mm).

Les segments sétigères (Pl. II, b) sont au nombre maximal de 15. Sur les premiers apparaissent des uncini (Pl. II d et Tabl. I). Un voile céphalique, des ébauches de tentacules buccaux, et des cirres tentaculaires sont présents (Pl. II, c). Enfin chez les aulophores les plus âgées, la base du scaphe est développée (Pl. II, d).

La durée de vie de ce stade n'a pu être estimée en raison de sa double appartenance au domaine benthique et pélagique (Lambert *et al.*, soumis).

## DISCUSSION – CONCLUSION

Nos résultats (résumés au tableau II) complètent ceux de Thorson (1946) et Rasmussen (1973). Des précisions d'ordre morphologique ont été apportées. D'une part, nous avons montré, grâce à l'utilisation du MEB, que la prototroche, décrite par les auteurs qui nous ont précédé, est en fait constituée de deux couronnes.

D'autre part, nous avons affiné la chronologie de l'apparition de certaines structures morphologiques utilisées pour l'identification des larves de cette espèce (Bhaud & Cazaux, 1982 ; Bhaud,

Tabl. II. – Age, durée de vie et caractéristiques morphologiques des 6 stades larvaires de *P. koreni* en Baie de Seine.  
*Age, life span and morphological characteristics of the six larval stages of Pectinaria koreni in the Bay of Seine.*

	trochophore		métatrochophore			aulophore
	Stade 1	Stade 2	Stade 3	Stade 4	Stade 5	Stade 6
Taille	110 - 150µm	150 - 230µm	230 - 580µm	580 - 700µm	700µm	700 - 900µm
Durée de vie	1 jour	2-3 jours	4-5 jours	2 jours	1 jour	?
Age	1-2 jours	2-5 jours	4-10 jours	8-12 jours	11-13 jours	?
Touffe apicale	+	+	+	+	-	-
Prototroche à deux couronnes	+	+	+	+	en régression	-
Télotroche	+	+	+	+	en régression	-
Ciliature peribuccale	-	?	+	+	+	-
Neurotroche	-	+	+	+	en régression	-
Lobes oraux	-	+	+	+	+	-
Segments totaux	-	-	≤ 17	17	17	17
Segments sétigères	-	-	-	-	≤ 7	15
Pigmentation	Sur tout le corps et de part et d'autre de la prototroche	idem + 1 ou 2 rangées sur l'hyposphère	idem + 1 rangée par segment	id.	id.	-
Taches oculaires	-	-	+	+	+	-
Palées internes	-	-	-	≤ 2x6	2x6	-
Palées externes	-	-	-	-	-	2x6
Tube membraneux	-	-	-	-	-	+
Uncinigères	-	-	-	-	-	≤ 13
Ebauche des tentacules buccaux	-	-	-	-	-	2
Ebauche des cirres tentaculaires	-	-	-	-	-	1 à 2 paires
Voile céphalique	-	-	-	-	-	+
Ebauche du scaphe	-	-	-	-	-	+

1987) : lobes oraux et palées internes qui n'apparaissent respectivement qu'aux stades 2 et 4. Or, selon Thorson (1946) et Rasmussen (1973), ces derniers sont présents chez tous les stades. Dans la mesure où nous montrons que les larves de *P. koreni* sont dépourvues de palées internes pendant la majeure partie de leur vie (au moins 8 jours sur 13) il convient de poser la question de leur signification en terme de critère d'identification spécifique.

Thorson (1946) a décrit seulement quelques stades larvaires de deux autres espèces de Pectinaire, qui d'ailleurs sont absentes de la Baie de Seine : *P. belgica* et *P. auricoma*. Sur la base des descriptions incomplètes concernant des larves qui correspondent aux stades 4, 5 et 6 de *P. koreni*, il est difficile d'établir nettement des critères de différenciation spécifique. Toutefois, il apparaît que sur les larves de *P. belgica* et *P. auricoma* la pigmentation est limitée à une partie de l'épiphère et de l'hyposphère alors qu'elle est présente sur l'ensemble de la larve de *P. koreni* (soulignant bien chaque segment). En suite les larves de *P. belgica* seraient d'une taille plus grande pour un même stade de développement : 880 µm pour *P. belgica* contre environ 700 µm pour *P. koreni* et 600 µm *P. auricoma*.

La durée de la phase larvaire strictement pélagique (trochophore et métatrochophore) a été estimée à 11-13 jours. Cazaux (1981) leur accordait, à partir d'observations *in vitro*, une durée un peu plus courte : 8 jours. Cette différence tient soit à la position géographique des sites d'étude (Manche et Bassin d'Arcachon), soit à la technique utilisée.

Notre méthode présente il est vrai quelques inconvénients. Bien évidemment, elle ne permet pas de donner des valeurs très précises, car elle dépend du pas d'échantillonnage, mais en contrepartie son application présente l'avantage de fournir une réponse populationnelle et non, comme cela est le cas à partir d'observation *in vitro*, une mesure individuelle, ou relative à un nombre limité d'individus. L'emploi de cette technique n'autorise pas non plus une estimation précise des durées de vie des premiers et des derniers stades. Pour obtenir un tel résultat il aurait été nécessaire de suivre très finement l'évolution sexuelle de la population d'adultes, afin de cerner très précisément la période de ponte, de circonscrire et échantillonner l'ensemble de la population des aulophores benthiques pour en déterminer la longévité approximative. Une étude *in vitro* permet de palier ces inconvénients (contrôle du déclenchement de la ponte par exemple) ; toutefois il convient de rappeler que la durée de développement des organismes est fonction des conditions d'élevage (température, salinité et nourriture) qui ne reflètent toujours qu'imparfaitement celles de l'environnement naturel. De plus, si une mesure

populationnelle induit une grande variabilité dans l'estimation des durées de vie des différents stades, elle ne fait que rendre compte, finalement, de la variabilité inter-individuelle propre à chaque espèce et de la variabilité des conditions environnementales.

Enfin, la subdivision de la phase pélagique du cycle de vie des espèces benthiques en un nombre élevé de stades aisément identifiables, qui n'ont pas nécessairement de signification particulière du point de vue de la morphogenèse, laisse entrevoir tout le bénéfice que l'on peut en tirer dans des études portant sur la dynamique des populations larvaires. En effet, cette différenciation par stade, aboutissant à définir une variable discrète, permet d'établir très rapidement une structure démographique de la population sans que des mesures (diamètre céphalique, longueur de l'individu, largeur...) impliquant l'observation au microscope soient nécessaires. Un tel procédé se basant soit sur des stades de développement reprenant un ensemble de caractéristiques morphologiques (White *et al.*, 1988 ; Ouellet *et al.*, 1990 ; Thiebaut *et al.*, 1992), soit sur le simple accroissement du nombre de segment (Daro & Polk, 1973 ; Lagadeuc & Brylinski, 1987) a déjà été mis en œuvre dans d'autres travaux. C'est sur la base de ce découpage de la phase pélagique de *P. koreni* et grâce au gain de temps qu'il procure, que fut conduit le dénombrement de plus de 500 prélèvements échantillonnés en 1987 en Baie de Seine. L'analyse des données ainsi acquises a permis de révéler non seulement l'existence d'une migration ontogénique (Lagadeuc, 1992a), mais également de mettre en évidence les facteurs hydrodynamiques impliqués dans la variabilité du transport des larves, à l'échelle de quelques jours, et de son incidence sur le recrutement benthique (Lagadeuc, 1990 et 1992b).

REMERCIEMENTS – Les auteurs remercient J. Le Lannic de l'Université de Rennes pour son aide précieuse lors des séances de microscope électronique à balayage, ainsi que D. Menu pour la réalisation des planches. Ce travail est une contribution du GDR « Manche » au PNDR (Programme National sur le Déterminisme du Recrutement). Y.L. a bénéficié d'une bourse de doctorat attribuée par l'IFREMER.

## BIBLIOGRAPHIE

- BACHELET G, 1987. Processus de recrutement et rôle des stades juvéniles d'invertébrés dans le fonctionnement des systèmes benthiques de substrat meuble en milieu intertidal estuarien. Thèse Doct. Etat, Univ. Bordeaux I, 478 p.

- BHAUD M. & C. CAZAUX, 1982. Les larves de polychètes de France. Polychaete larvae from French coast. *Oceanis* **8** (2) : 297-309.
- BHAUD M. (éd.), 1987. Description and identification of polychaete larvae : Their implications in current biological problems. *Oceanis* **13** (6) : 596-573.
- BOICOURT W.C., 1988. Recrutement dependence on planktonic transport in coastal water. In : « Toward a theory on biological-physical interactions in the world ocean », Rothshild B.J. (éd.), Kluwer academic publishers, 183-202.
- CAMERON R.A., 1986. Introduction to the invertebrate larval biology workshop : a brief background. *Bull.Mar.Sci.* **39** (2) : 145-161.
- CARRIKER M.R., 1988. Bivalve larval research, in transition : a commentary. *J. Shell. Res.* **7** (1) : 1-6.
- CAZAUX C., 1981. Evolution et adaptation larvaires chez les Polychètes. *Oceanis* **7** (1) : 43-77.
- DARO M.H. & P. POLK, 1973. The autecology of *Polydora ciliata* along the Belgian coast. *Neth J. Sea Res.* **6** : 130-140.
- GENTIL F., J.P. IRLINGER, B. ELKAIM & F. PRO-NIEWSKI, 1986. Premières données sur la dynamique du peuplement macrobenthique des sables fins envasés à *Abra alba* de la Baie de Seine orientale. In : « La baie de Seine », Cabioch L. (éd.). Actes de colloques CNRS-IFREMER, **4** : 409-420.
- LAGADEUC Y., 1990. Processus hydrodynamiques, dispersion larvaire et recrutement en régime mégatidal. Exemple de *Pectinaria koreni* (Annélide Polychète) en baie de Seine (Manche). Thèse doct. univ. Sci.Tech. Lille Flandres-Artois, 279 p.
- LAGADEUC Y., 1992 a. Répartition verticale des larves de *Pectinaria koreni* en baie de Seine orientale : influence sur le transport et le recrutement. *Oceanol. Acta* **15** (1) : 109-118
- LAGADEUC Y., 1992 b. Transport larvaire en Manche. Exemple de *Pectinaria koreni* (Malmgren), annélode polychète, en baie de Seine. *Oceanol. Acta* **15** (4) : 383-395.
- LAGADEUC Y. & J.M. BRYLINSKI, 1987. Transport larvaire et recrutement de *Polydora ciliata* (Annélide, Polychète) sur le littoral boulonnais. *Cah. Biol. Mar.* **28** : 537-550
- MANN R., 1988. Field studies of bivalve larvae and their recruitment to the benthos : a commentary. *J. Shell. Res.* **7** (1) : 7-10.
- OUELLET P., D. LEFAIVRE & V. KOUTITONSKY, 1990. Distribution of shrimp (*Pandalus borealis*) larvae and hydrographic pattern in the northern Gulf of St. Lawrence. **47** (11) : 2068-2078.
- RASMUSSEN E., 1973. Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). *Ophelia* **11** : 1-507.
- SCHELTEMA R.S., 1986. On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates : an eclectic overview and summary of problems. *Bull.Mar.Sci.* **39** (2) : 290-322.
- THIÉBAUT E., J.C. DAUVIN & Y. LAGADEUC, 1992. Transport of *Owenia fusiformis* larvae (Annelida Polychaeta) in the Bay of Seine. I : Vertical distribution in relation to water column stratification and ontogenic vertical distribution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **80** : 29-39
- THORSON G., 1946. Reproductive and larval development of Danish marine bottom invertebrates. *Medd. Komm. Hovundersog. Kbh., Ser. Plankton* **4** (1), 523 p.
- TREMBLAY M.J., L.D. MEADE & G.V. HURLEY, 1987. Identification of planktonic sea scallop larvae (*Placopecten magellanicus*) (Gmelin). *Can. J. Fish Aquat.Sci.* **44** : 1361-1366.
- WILSON D.P., 1936. Notes on the early stages of two Polychaetes *Nephtys hombergii* Lamarck and *Pectinaria koreni* Malmgren. *J. mar. biol. Ass., UK* **21** (1) : 305-310.
- WHITE R.G., A.E. HILL & D.A. JONES, 1988. Distribution of *Nephtys norvegicus* (L.) larvae in the western Irish Sea : an example of advective control on recruitment. *J. Plankt. Res.* **10** (4) : 735-747.

Reçu le 16 avril 1992; received April 16, 1992

Accepté le 24 août 1992; accepted August 24, 1992

*CUCULLANUS CARBONELLI* N. SP.  
(NEMATODA, CUCULLANIDAE)  
PARASITE DU POISSON LABRIDÉ *SYMPHODUS TINCA*

*Cucullanus carbonelli* n. sp. (Nematoda, Cucullanidae)  
parasite of the labrid fish *Symphodus tinca*

A. CAMPOS, M.D. CARBONELL et C. RODRIGUEZ-BABIO

Laboratorio de Parasitología, Departamento de Biología Animal, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Valencia, C/ Dr. Moliner 50, 461000 Burjassot, Valencia, Espagne

NÉMATODE  
*CUCULLANUS CARBONELLI*  
*SYMPHODUS TINCA*  
MÉDITERRANÉE

RÉSUMÉ – Une nouvelle espèce du genre *Cucullanus* Müller, 1777 est décrite à partir de spécimens recueillis dans le tube digestif de Poissons labridés de l'espèce *Symphodus tinca* (Linné, 1758) provenant de la Méditerranée espagnole. Elle se distingue des espèces voisines principalement par la longueur des spicules, la morphologie de l'oesophage et sa petite taille.

NEMATODA  
*CUCULLANUS CARBONELLI*  
*SYMPHODUS TINCA*  
MEDITERRANEAN

ABSTRACT – A new species of the genus *Cucullanus* Müller, 1777 is described from specimens collected from the digestive tract of the Mediterranean labrid fish *Symphodus tinca* (Linnaeus, 1758). *Cucullanus carbonelli* n. sp. differs from closely related species mainly in the length and thickness of its spicules, oesophagus morphology, and small size.

## INTRODUCTION

La famille des Cucullanidae Cobbold, 1864 (Nematoda, Ascaridida) a fait l'objet de nombreuses études (Törnquist, 1981 ; Campana-Rouget, 1957 ; Rasheed, 1968 ; Maggenti, 1971 ; Petter, 1974). Cette famille compte une centaine d'espèces réparties en 3 genres dont seule *Cucullanus micropapillatus* Törnquist, 1931 a été signalée dans la mer Méditerranée comme parasite de Poissons Labridés, parmi lesquels se trouve *Symphodus tinca* (Törnquist, 1931 ; Janiszewska, 1949 ; Sey, 1970 ; Lebre et Petter, 1983 ; Petter et col., 1984 ; Petter et Radujkovic, 1986 ; Petter et Radujkovic, 1989 ; Campos, 1992).

Trois autres espèces de Nématodes Cucullanidés ont été détectées chez des Poissons Labridés des Océans Pacifique et Atlantique : *Cucullanus girellae* Yamaguti, 1941 (Campana-Rouget, 1957 ; Yamaguti, 1961) ; *Dichelyne (Cucullanellus) tripapillatus* (Gendre, 1927) Petter, 1974 (Campana-Rouget, 1957) et *Dichelyne (Cucullanellus) minutus* (Rudolphi, 1819) Petter, 1974 (Quinteiro et col., 1987).

Nous décrivons ci-dessous une nouvelle espèce du genre *Cucullanus*, *C. carbonelli* et la comparons à *C. micropapillatus*.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

111 Poissons de l'espèce *Symphodus tinca* (Linné, 1758) provenant du débarquement de 58 et 53 bateaux de pêches dans les ports de Castellon et Moraira (Alicante) respectivement, ont été examinés.

Les Poissons ont été capturés selon la technique de pêche traditionnelle au tramail, par lots de périodicité mensuelle tout au long de l'année.

Après les avoir autopsiés de manière conventionnelle, de petits Nématodes Cucullanidés furent isolés dans le tube digestif des hôtes. Après lavage et observation sur le vivant, ils furent fixés dans de l'alcool chaud à 70 %. Eclaircissement à la glycérine ou au lactophénol. Etude de la région céphalique : par préparation de vues apicales, en glycérogélatine selon la technique de Anderson (1958) ; dessins réalisés à la chambre claire.

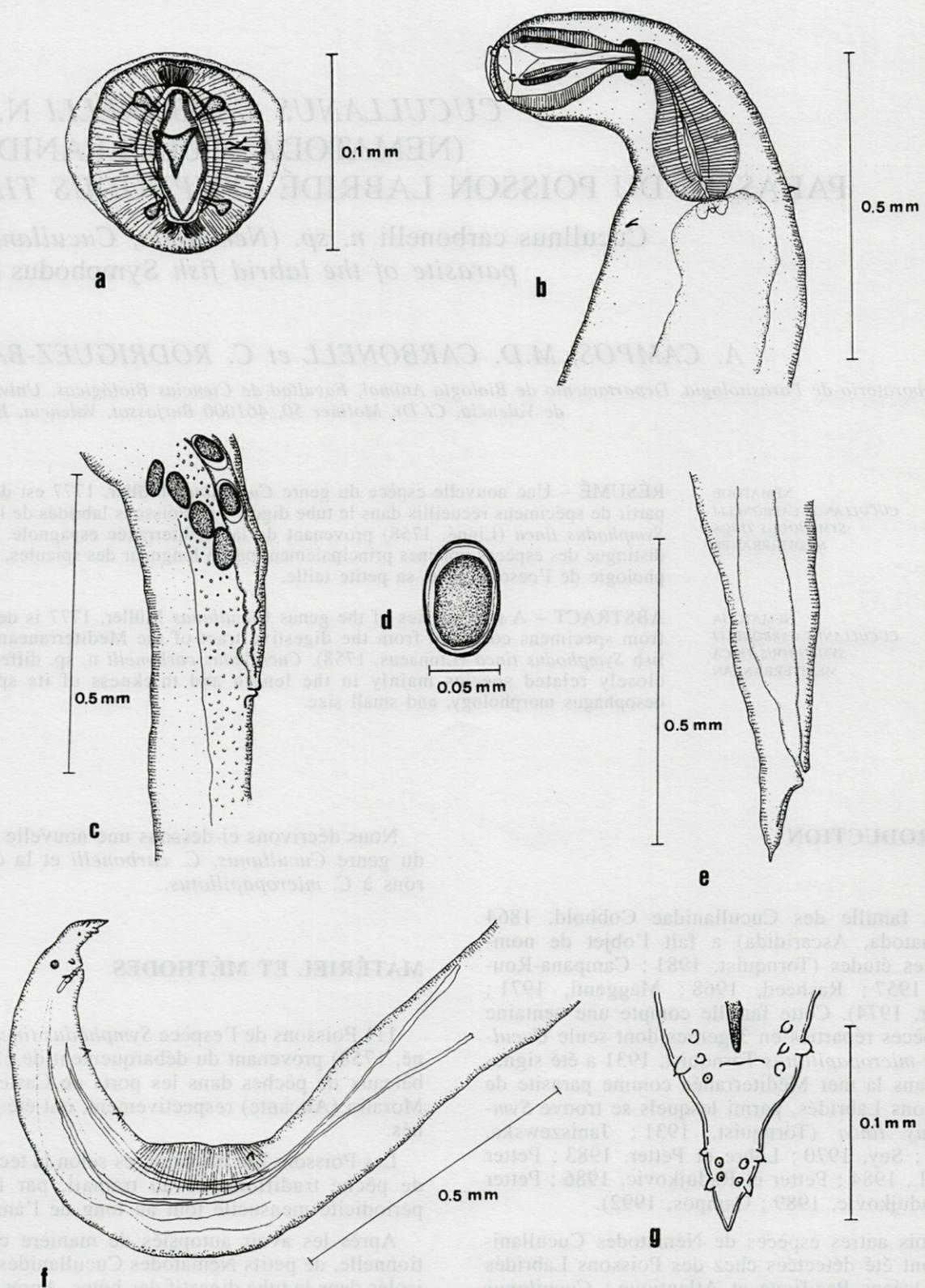


Fig. 1. — *Cucullanus carbonelli* n. sp. A, extrémité céphalique, vue apicale. B, région céphalique, vue latérale. C, région vulvaire. D, œuf. E, région caudale de la femelle. F, région caudale du mâle, vue latérale. G, région caudale du mâle, vue ventrale.

A, head, en face view. B, head, lateral view. C, vulvar region. D, egg. E, tail of female. F, tail of male, lateral view. G, tail of male, ventral view.

## RESULTAT

*Cucullanus carbonelli* n. sp. (Fig. 1)

Hôte : *Symphodus tinca* (Linné, 1758). Microhabitat : tube digestif. Nombre d'individus collectés : 3250. Prévalence (*sensu* Margolis et coll., 1982) : 90,9 %. Intensité moyenne (*sensu* Margolis et coll., 1982) : 32 (1 à 246 parasites par hôte). Types : Mâle holotype, femelle allotype et exemplaires paratypes déposés au Laboratoire de Parasitologie, Département de Biologie Animale, Faculté des Sciences Biologiques, Université de Valence (Espagne).

## DESCRIPTION

Petits Cucullanidés à cuticule mince, transparente et pourvue d'une fine striation transversale. Région céphalique légèrement courbée dorsalement et constituée par 2 lèvres latérales, chacune munie de 2 grandes papilles submédianes et de 1 amphide. Les lèvres délimitent l'ouverture orale, en forme de fente dorso-ventrale, bordée par une collerette membraneuse dotée de petits denticules. La bouche est suivie d'un oesophage entièrement musculaire, divisé en 3 régions : l'antérieure qui,

élargie, constitue une pseudo-capsule buccale ; la moyenne, plus étroite, au niveau de laquelle se localise l'anneau nerveux et la postérieure, renflée en forme de massue. L'élargissement oesophagien antérieur est aussi grand que le postérieur. Deirides et pore excréteur situés au-dessous de l'extrémité postérieure de l'oesophage. Séparé de l'oesophage par des valvules, un intestin s'ouvre ; simple et sans appendices, il se termine postérieurement par l'anus, dans le cas des femelles, et dans le cloaque dans le cas des mâles.

Extrémité caudale des mâles recourbée ventralement, munie d'une ventouse pré-cloacale, d'un petit gubernaculum et de spicules subégaux très minces et de grande longueur (environ 900  $\mu$ m). 11 paires de papilles caudales :

— 3 paires de papilles précloacales : 1 paire au niveau du bord antérieur de la ventouse génitale et 2 qui lui sont postérieures.

— 4 paires de papilles péricloacales, dont 3 sont subventrales et une latérale.

— 4 paires de papilles postcloacales, dont 2 sont subventrales et 2 latérales.

Femelles à extrémité caudale droite, à ovaires amphidelphes, et dont la vulve est située dans la moitié postérieure du corps. Vagin dirigé antérieurement. Chez les femelles gravides, utérus rempli d'œufs non embryonnés, de forme ovale et à coque fine, de 67 à 38  $\mu$ m.

## mâles

longueur totale	2875 - 3750 (3425)
largeur maximale	200 - 275 (245)
longueur de l'oesophage	425 - 480 (451)
distance entre l'anneau nerveux et l'extrémité antérieure	175 - 200 (187)
distance du cloaque à l'extrémité caudale	75 - 90 (84)
longueur du gubernaculum	40 - 45 (44)
longueur des spicules	800 - 1000 (900)
diamètre de la ventouse précloacale:	170 - 210 (190)

## femelles

longueur totale	3000 - 4000 (3740)
largeur maximale	275 - 450 (375)
longueur de l'oesophage	450 - 490 (465)
distance entre l'anneau nerveux et l'extrémité antérieure	200 - 215 (207)
distance de la vulve à l'extrémité antérieure	2100 - 2825 (2575)
distance de l'anus à l'extrémité caudale	115 - 155 (132)
œufs	60 - 70 x 30 - 50 (67 x 38)

Tabl. I. — Mesure de 10 spécimens de *C. carbonelli* n. sp. (5 mâles et 5 femelles) : en  $\mu$ m, avec indication des extrêmes et de la moyenne (entre parenthèses).

Measurements, based on 10 specimens of *C. carbonelli* n. sp. (5 males and 5 females) : and given in micrometres, with range and mean (in parentheses).

## DISCUSSION

Des espèces du genre *Cucullanus* dont les mâles possèdent une ventouse précloacale (Campana-Rouget, 1957 ; Petter, 1974) : *C. gendrei* Campana-Rouget, 1957 ; *C. parvus* Törnquist, 1931 et *C. micropapillatus* Törnquist, 1931 sont les seules qui présentent des affinités avec la nôtre, par leurs petites dimensions et leurs caractéristiques morpho-anatomiques.

*C. carbonelli* se distingue de *C. gendrei* par l'emplacement de la première paire de papilles caudales au niveau de la ventouse précloacale, la moindre longueur et la forme caractéristique de l'oesophage, le petit gubernaculum et la plus grande taille relative des spicules. D'autre part, *C. gendrei* est décrit à partir de spécimens récoltés chez un Poisson Pleuronectiforme des côtes occidentales africaines.

*C. parvus* fut décrit à partir d'un seul exemplaire mâle provenant d'un Serranidé capturé en Mer Rouge, dans le golfe de Suez (Törnquist, 1931). Selon nos informations cette espèce n'a pas été signalée de nouveau. Campana-Rouget (1957), en raison du peu de caractéristiques spécifiques apportées par Törnquist pour *C. parvus* et à la vue des dessins originaux sur sa morphologie, qui révèle la présence d'un caecum intestinal, se demande s'il ne s'agirait pas d'une espèce plus proche du genre *Cucullanellus* (sous-genre actuellement englobé dans le genre *Dichelyne* (Petter, 1974), que du genre *Cucullanus* Müller, 1777.

Si nous nous en tenons à la relation existant entre les Cucullanidés et les groupes naturels de Poissons qu'ils parasitent (Petter, 1974), *C. carbonelli* ne peut être confondu avec aucune des espèces de *Cucullanus* parasites de Poissons Perciformes (*C. parvus* inclus). Elle s'en distingue par la plus grande taille relative des spicules par rapport à la longueur du corps.

En ce qui concerne les 4 espèces de Cucullanidés déjà signalées chez des Poissons labridés, l'absence de caecum intestinal chez *C. carbonelli* la distingue clairement de celles du genre *Dichelyne* Jägerskiöld, 1901. *C. girellae* a été décrit superficiellement à partir d'exemplaires femelles, ce qui ne permet pas d'établir des comparaisons au sujet de la longueur des spicules et des papilles caudales. Cependant, cette espèce est beaucoup plus grande que *C. carbonelli* (Campana-Rouget, 1957).

En ce qui concerne *C. micropapillatus* trois caractéristiques fondamentales éloignent *C. carbonelli* de cette espèce. La plus importante est la présence de deux grands spicules qui atteignent plus de 25 % de la longueur totale du Nématode, alors qu'ils atteignent seulement 10 % chez *C. micropapillatus*. La longueur absolue de ceux-ci

est également beaucoup plus grande ( $X = 900 \mu\text{m}$  pour 350  $\mu\text{m}$  selon Törnquist, 1931 et 350 à 400  $\mu\text{m}$  selon Petter et Radujkovic, 1989). La morphologie caractéristique de l'oesophage avec une dilatation antérieure et une autre postérieure de grandeur similaire et la petite taille sont également des caractères distinctifs de ce Cucullanidé.

Nous proposons le nom de *Cucullanus carbonelli* pour la nouvelle espèce en l'honneur du parasitologue espagnol Enrique Carbonell.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON R.C., 1958. Méthode pour l'examen de Nématodes en vue apicale. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.* **33** : 171-172.
- CAMPANA-ROUGET Y., 1957. Parasites de Poissons de mer ouest-africains récoltés par J. Cadenat. Nématodes (4<sup>e</sup> note). Sur quelques espèces de Cucullanidae. Révision de la sous-famille. *Bull. Inst. fr. Afr. noire* **19** : 417-465.
- CAMPOS A., 1992. « Estudio de la parasitofauna de los peces labridos *Symphodus tinca* (L.) y *Labrus merula* L. del litoral valenciano, Mediterraneo occidental ». Tesis Doct., Fac. Biol., Univ. Valencia, 406 p.
- JANISZEWSKA J., 1949. Some Fish Nematodes from the Adriatic Sea. *Zool. Polon.* **5** : 7-30.
- LEBRE C. & A.J. PETTER, 1983. Deux nouvelles espèces d'Ascarides (Nematoda) parasites de Poissons Téléostéens : *Raphidascaris mediterraneus* n. sp. et *Goezia anguillae* n. sp. ; complément de description de *Cucullanus micropapillatus* Törnquist, 1931 (Nematoda, Cucullanidae). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* **5** (2) : 491-505.
- MAGGENTI A.R., 1971. A review of the family Cucullanidae Cobbold, 1864 and the genus *Bulbodactinis* Lane, 1916 with a description of *Bulbodactinis ampullastoma* sp. n. (Nematoda : Cucullanidae) from *Salmo gairdnerii* Richardson. *Proc. Helminth. Soc. Wash.* **38** : 80-85.
- MARGOLIS L., G.W. ESCH, J.C. HOLMES, A.M. KURIS & G.A. SCHAD, 1982. The use of ecological terms in Parasitology (report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists). *J. Parasitol.* **68** (1) : 131-133.
- PETTER A.J., 1974. Essai de classification de la famille des Cucullanidae. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* **255** (177) : 1469-1491.
- PETTER A.J., C. LEBRE, B.M. RADUJKOVIC, 1984. Nématodes parasites de poissons osteichthyens de l'Adriatique méridionale. *Acta Adriat.* **25** (1-2) : 205-221.
- PETTER A.J. & B.M. RADUJKOVIC, 1986. Nématodes parasites de poissons de la mer Adriatique. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris* **8** (3) : 487-499.
- PETTER A.J. & B.M. RADUJKOVIC, 1989. Parasites des poissons marins du Montenegro : Nématodes. *Acta Adriat.* **30** (1-2) : 195-236.

- QUINTEIRO P., M.L. SANMARTIN-DURAN, J. LEIRO, 1987. Parasitismos en peces de interés comercial de las costas gallegas. *Cuad. Marisq. Publ. Téc.* **12** : 597-602.
- RASHEED S., 1968. The nematodes of the genus *Cucullanus* Mueller, 1777, from the marine fish of Karachi coast. *An. Esc. nac. Cienc. biol. Mex.* **15** : 23-59.
- SEY O., 1970. Parasitic helminths occurring in Adriatic fishes. Part III (Nematodes, Acanthocephala). *Acta Adriat.* **13** (7) : 1-16.
- TORNQUIST N., 1931. Die Nematodenfamilien Cucullanidae und Camallanidae nebst weiteren Beiträgen zur Kenntnis der Anatomie und Histologie der Nematoden. *Göteborgs K. Vetensk.- o. Vitterh Samb. Handl.* **2** : 1-441.
- YAMAGUTI S., 1961. *Sistema helminthum*. The nematodes of vertebrates. Interscience publishers, INC., New York. Vol. 3, 680 p.

*Reçu le 2 février 1992; received February 2, 1992*  
*Accepté le 17 août 1992; accepted August 17, 1992*



## STRUCTURE ET ÉCOLOGIE DES MARÉCAGES ET DES TOURBIÈRES DU MASSIF DU CARLIT

*Structure and ecology of the bogs and mires from the Carlit massif*

J. RITA<sup>(1)</sup>, M.T. SEBASTIA<sup>(2)</sup>

Dep. Botànica, Fac. Biologia, Univ. de Barcelona, 08028 Barcelona, Espagne

<sup>(1)</sup> Adresse actuelle : Lab. Botànica, Fac. Ciències, Univ. des Illes Balears, 07071 Palma de Mallorca, Espagne

<sup>(2)</sup> Adresse actuelle : Dept. Hortofruticultura, Botànica i Jardineria, ETSEAL, Univ. de Lleida, 25006 Lleida, Espagne

HUMIDITÉ DU SOL  
GRADIENT  
COMMUNAUTÉS  
PYRÉNÉES  
VÉGÉTATION  
DIVERSITÉ

**RÉSUMÉ** – Nous avons analysé la diversité et la structure horizontale des marécages et des tourbières du massif du Carlit (Pyrénées-Orientales) à partir de douze transects composés qui comprenaient 124 analyses linéaires. Nous avons également considéré les principaux facteurs qui forment ces communautés. Il existe un gradient des espèces déterminé par la nappe phréatique et l'eau libre du sol, avec quelquefois plusieurs changements d'espèces dans un espace très réduit. Les variations de la dominance des espèces sont liées aux changements de l'humidité du sol. Les endroits où se produit la substitution d'une espèce dominante par une autre ont une diversité élevée, montrant la présence de discontinuités intrinsèques (déterminées par les interactions entre les plantes) et extrinsèques (déterminées par les facteurs de l'environnement). Le changement d'une communauté hygrophile à une autre est graduel tout le long du gradient d'humidité, tandis que les pâturages forment des groupes plus définis et présentent une structure en mosaïque, qui peut être rattachée à une plus haute diversité de facteurs du milieu capables d'exercer leur influence sur la végétation.

SOIL HUMIDITY  
GRADIENT  
COMMUNITY  
PYRENEES  
VEGETATION  
DIVERSITY

**ABSTRACT** – We have analysed the diversity and horizontal structure of bogs and mires from the Carlit massif (Eastern Pyrenees) by twelve compound transects that include 124 linear analysis, considering at the same time the main factors that organize the plant communities. There is a gradient of species determined by soil water table and free water content, sometimes with multiple species replacements in a very reduced space. Plant dominance variations are related to soil humidity changes. Sites where dominant species replacement occurs have high diversity, indicating both extrinsic (determined by environmental factors) and intrinsic (determined by plant species interactions) community discontinuities. Hygrophilous communities replace each other gradually along the soil water table gradient, while grasslands form defined groups patchily distributed, related to a higher diversity of environmental factors expressing their influence on grassland vegetation.

### INTRODUCTION

La végétation développée au bord des lacs et des cours d'eau des montagnes pyrénéennes constitue un ensemble de communautés, souvent disposées en bandes à physionomie caractéristique le long du gradient d'humidité (Braun-Blanquet, 1948 ; Vigo, 1976 ; Grüber, 1978 ; Folch et Farras, 1979 ; Ballesteros *et al.*, 1983).

Nous avons étudié l'effet du gradient d'humidité sur le comportement des espèces et la structure de la végétation hygrophile qui peuple les

marécages et les tourbières formées sous l'influence du réseau hydrographique qui descend du Pic du Carlit (Haute Cerdagne, Pyrénées-Orientales) et aboutit dans le Sègre et dans la Têt. La Zone est proche de l'étang des Bouillouses, entre 2 000 et 2 300 m d'altitude. Les granites et les roches métamorphiques prédominent ; le pH des sols des communautés étudiées est très acide, entre 4 et 5. Le relief a été modelé par des phénomènes quaternaires glaciaires, qui sont à l'origine des cirques où l'on trouve actuellement de nombreux lacs dont beaucoup sont totalement ou partiellement comblés.

La végétation d'origine est constituée par des pinèdes à *Pinus uncinata* avec *Rhododendron ferrugineum* (*Rhododendro-Pinetum uncinatae*), lesquelles sont souvent remplacées par des pâturages établis par l'homme. Les plus fréquents sont ceux qui sont dominés par *Nardus stricta*, *Festuca eskia* et, à plus grande altitude, par *Festuca airoidis*.

## DESCRIPTION DE LA VÉGÉTATION HYGROPHILE

Sur le bord inondé des étangs, si le sédiment du fond est fin, on trouve des surfaces presque monospécifiques à *Carex rostrata*, accompagné quelquefois par *Menyanthes trifoliata* (Fig. 1). Au fur et à mesure que l'eau du sol devient moins libre, *Eriophorum angustifolium* devient progressivement plus abondant. Si la rive du lac est rocheuse, ces communautés sont totalement absentes. Dans les zones à nappe phréatique élevée, mais plus comblées, on trouve des communautés à *Carex nigra* (*Caricetum nigrae*), avec quelquefois une couche de mousse. Ces communautés sont les plus répandues dans l'aire étudiée. Aux endroits humides encore plus comblés, avec souvent une petite pente, apparaît une végétation très pauvre où domine *Scirpus caespitosus* (*Primulo-Scirpetum caespitosi*). Aux côtés des ruisseaux calmes on trouve quelquefois des tourbières à Sphaignes. Les parties supérieures, comblées il y a plus longtemps, sont occupées par des landes à *Calluna vulgaris*. Selon leur degré d'évolution, on peut différencier les landes humides et les landes sèches. Quand le sol devient progressivement sec, des près à *Nardus stricta* ou à *Festuca eskia* s'installent.

## MÉTHODOLOGIE

Nous avons effectué 12 transects composés, situés le long d'une ligne directrice parallèle au gradient d'humidité. A intervalles réguliers préféremment, nous avons réalisé une analyse linéaire perpendiculairement à la ligne directrice et, en conséquence, perpendiculairement au gradient (Godron, 1968 ; Masalles, 1981 ; Escarré *et al.*, 1983) Pour chaque analyse linéaire nous avons noté la présence des espèces qui touchent la verticale d'un mètre ruban, à intervalles de 10 cm.

Dans quelques transects, nous avons pris des échantillons de sol pour déterminer le pH, avec un pH-mètre, et l'humidité du sol, par différence de poids avant et après séchage des échantillons, et nous avons déterminé la microtopographie à partir de la pente calculée avec un clinomètre, pour mettre en rapport la composition floristique avec les conditions du milieu. Nous avons calculé

aussi la diversité H' (index Shannon-Wiener) pour chaque analyse linéaire. A partir de ces données est représenté graphiquement le comportement des diverses espèces le long du transect par la méthode du gradient direct. Finalement, nous avons appliqué une analyse des correspondances pour étudier l'ensemble des transects globalement, et les techniques de l'analyse indirecte de gradients pour déterminer le comportement des espèces le long du gradient reconstitué (Gauch, 1989).

## RÉSULTATS

### *Disposition des espèces sur les gradients directs*

Nous présentons les résultats graphiques de trois des transects composés effectués sur la végétation hygrophile, lesquels représentent trois situations de gradient communes dans la zone (Fig. 2, 3 et 4). Chaque espèce est associée à une bande, dont la hauteur représente la fréquence dans chacune des analyses linéaires effectuées dans le transect. En conséquence, on a la variation de la fréquence des espèces tout le long du transect et on peut comparer les fréquences des diverses espèces à chaque point et dans la totalité du transect.

Le premier transect (Fig. 2), d'une longueur totale de 3,5 m, a été effectué à partir du bord d'un ruisseau, et comprend 14 analyses linéaires réalisées chaque 25 cm. Il représente la transition d'une communauté à *Carex nigra* vers celle à *Nardus stricta* et finalement vers des pâturages plus secs de *Festuca rubra*.

Il y a une substitution progressive d'espèces sans discontinuité et un changement graduel des dominances entre *Carex nigra*, *Nardus stricta*, *Trifolium alpinum* et *Festuca rubra*, phénomène remarquable dans un espace aussi réduit. Malgré la substitution des dominances entre espèces, il y a une superposition entre *Nardus stricta* et *Carex nigra* (partiellement due à la méthode d'étude, qui considère les fréquences des espèces), et on observe un antagonisme entre *Carex echinata* et *Carex caryophyllea*.

La courbe de diversité présente un premier pic qui correspond à la zone de transition entre la dominance de *Carex nigra* et celle de *Nardus stricta*. Le déclin postérieur est déterminé par l'abondance de *Trifolium alpinum* lorsque *Nardus stricta* est encore abondante. La disparition de ces deux espèces, qui croissent en touffes épaisses, permet l'installation d'une multitude de plantes d'espèces différentes. La fin du transect arrive dans une zone très rocailleuse, où la végétation est moins dense et aucun taxon n'est dominant, et cela correspond à une diminution de la diversité.

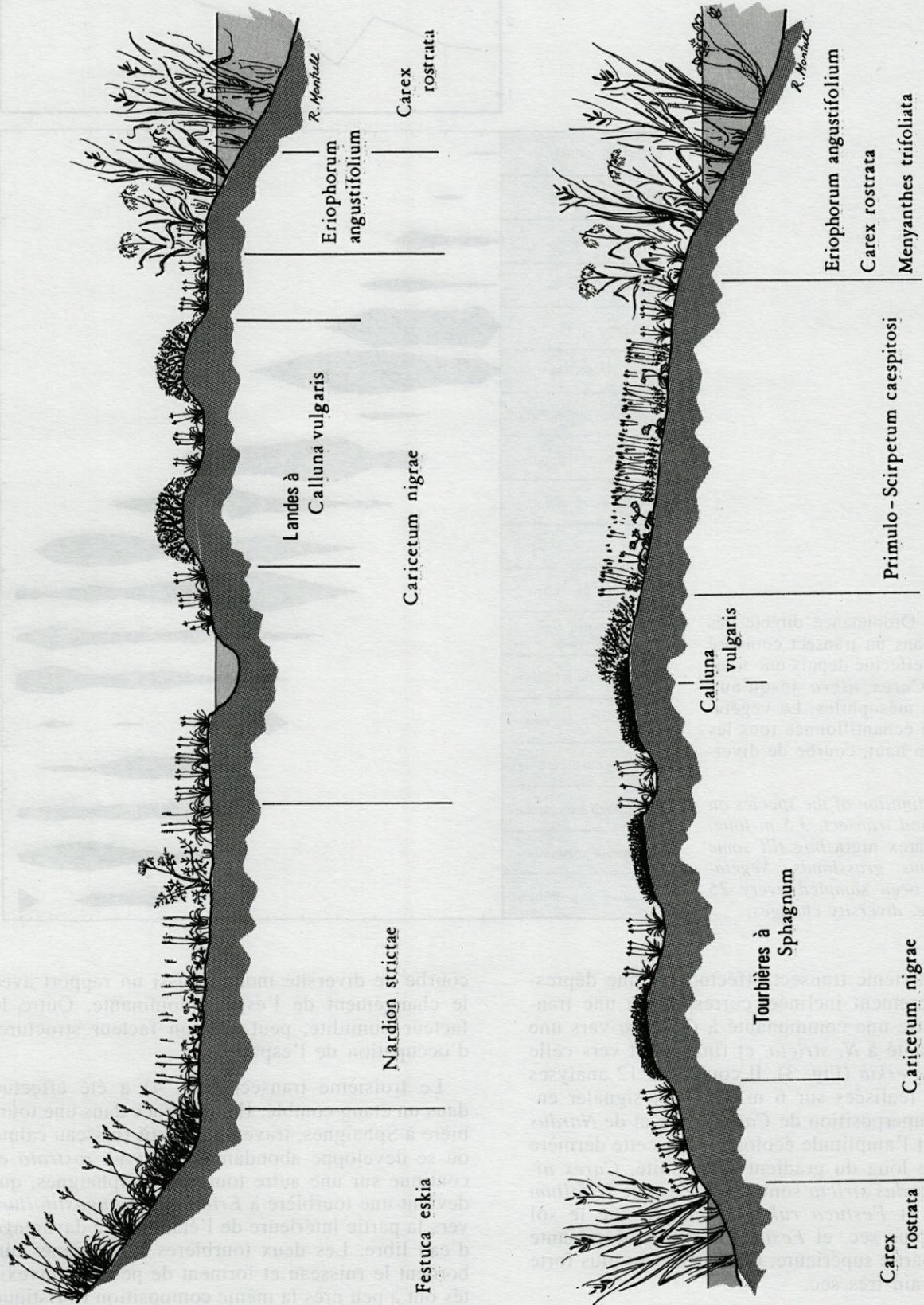
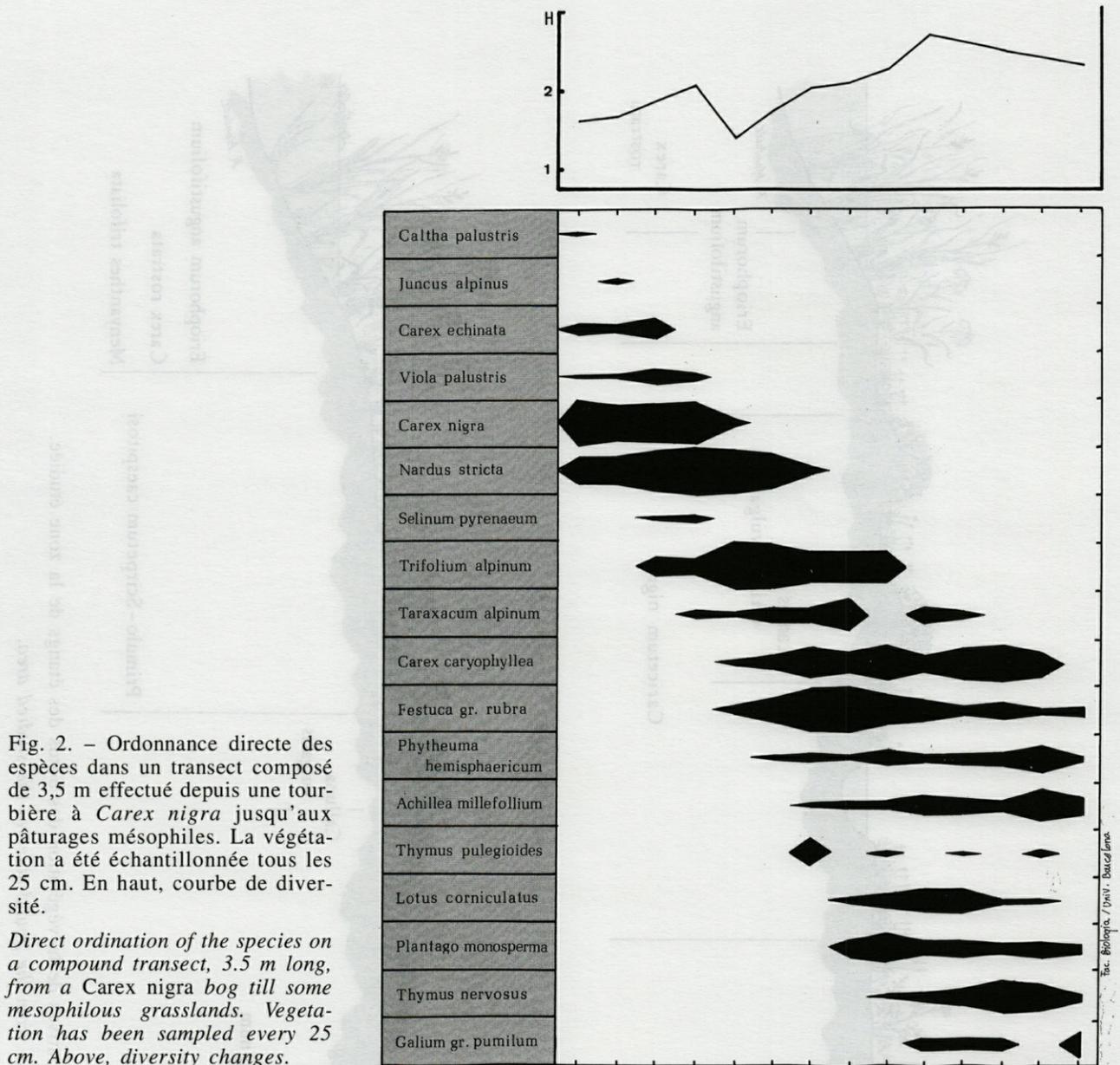


Fig. 1. - Schéma de deux catenas représentatives de la végétation des bords des étangs de la zone étudiée. Two representative catenas of the vegetation from the pond sides at the studied area.



Le deuxième transect effectué sur une dépression légèrement inclinée, correspond à une transition entre une communauté à *C. nigra* vers une communauté à *N. stricta*, et finalement vers celle à *Festuca eskia* (Fig. 3). Il comprend 12 analyses linéaires réalisées sur 6 m. On peut signaler encore la superposition de *Carex nigra* et de *Nardus stricta*, et l'amplitude écologique de cette dernière espèce le long du gradient d'humidité. *Carex nigra* et *Nardus stricta* sont remplacés par *Trifolium alpinum* et *Festuca rubra* à mesure que le sol devient plus sec, et *Festuca eskia* est dominante dans la partie supérieure, où la pente est plus forte et le terrain très sec.

On peut mettre en rapport les changements de l'espèce dominante avec les points d'inflexion de la courbe d'humidité (Fig. 3). L'inflexion de la

courbe de diversité montre aussi un rapport avec le changement de l'espèce dominante. Outre le facteur humidité, peut agir un facteur structurel d'occupation de l'espace.

Le troisième transect (Fig. 4) a été effectué dans un étang comblé. Il commence dans une tourbière à Sphaignes, traverse un petit ruisseau calme où se développe abondamment *Carex rostrata* et continue sur une autre tourbière à Sphaignes, qui devient une tourbière à *Eriophorum angustifolium* vers la partie intérieure de l'étang, avec davantage d'eau libre. Les deux tourbières à Sphaignes qui bordent le ruisseau et forment de petites convexités ont à peu près la même composition floristique phanérogame, mais les espèces de Sphaignes changent. Après la deuxième tourbière, à *Sphagnum auriculatum*, le terrain descend, plusieurs

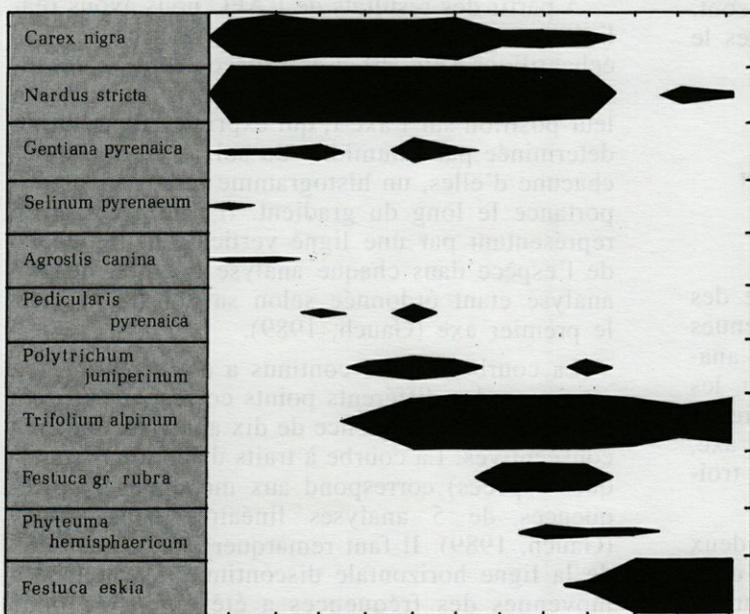
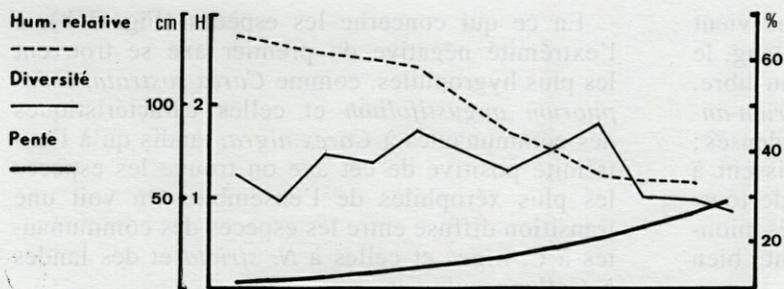
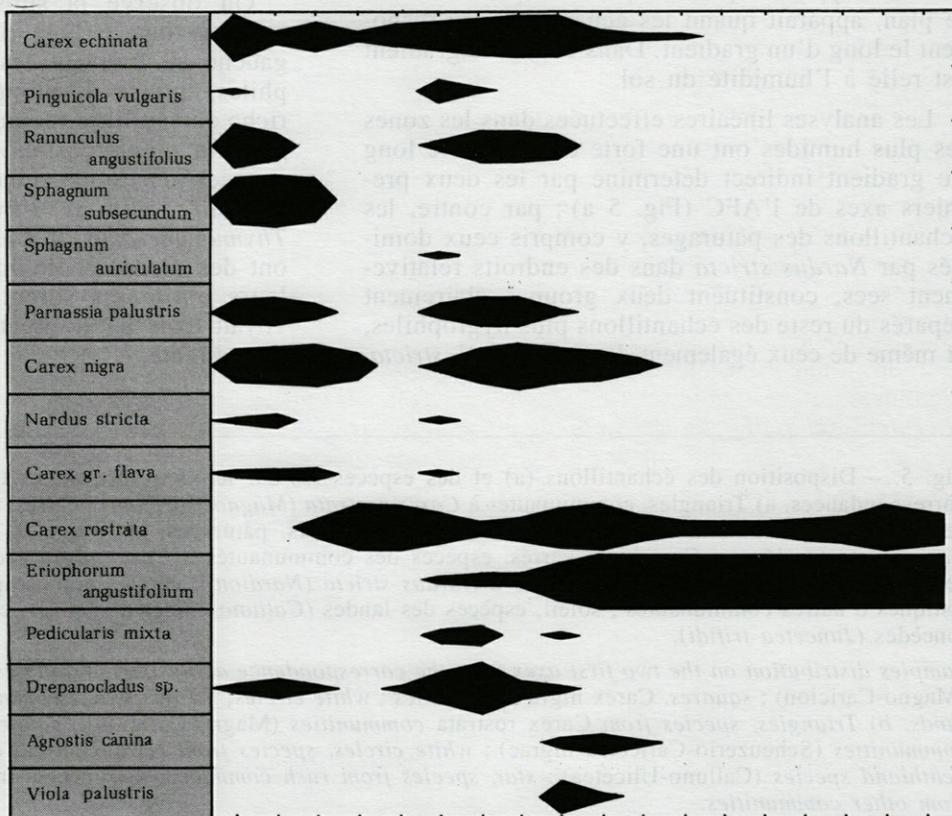


Fig. 3. - Ordonnance directe des espèces dans un transect composé de 6 m que représente la transition d'une tourbière à *Carex nigra* jusqu'aux prés secs à *Festuca skia*. En haut, la courbe de diversité (H), l'humidité relative du sol (en pourcentage) et la configuration du terrain (pente, en cm).

Direct ordination of the species on a 6 m long compound transect from a *Carex nigra* bog to a *Festuca skia* dry grassland. Above, diversity (H), relative soil humidity percent and microtopography (slope, in cm).

Fig. 4. - Ordonnance directe des espèces dans un transect composé réalisé sur deux tourbières à *Sphagnum* situées de chaque côté d'un ruisseau, et qui continue vers le centre d'un étang comblé.

Species direct ordination on a compound transect made through two *Sphagnum* bogs placed at each side of a creek, continuing toward the center of a pond.



espèces disparaissent, mais aucun taxon ne vient s'y ajouter. Plus loin, vers le centre de l'étang, le sol en légère dépression a davantage d'eau libre, et deux espèces, *Carex rostrata* et *Eriophorum angustifolium*, forment de larges touffes peu denses; *Agrostis canina* et *Viola palustris* apparaissent à la limite de la transition des deux sortes de tourbières. Dans ce transect, les communautés pionnières du comblement des étangs sont bien représentées.

Les variations du pH de l'eau et du sol ne sont, dans aucun des cas analysés, trop importantes le long des transects, et oscillent entre 4 et 5.

### Ordonnance des communautés et disposition des espèces sur le gradient indirect

Nous avons appliqué l'analyse factorielle des correspondances (AFC) sur les données obtenues à partir des fréquences de 49 espèces sur 124 analyses linéaires. La variabilité exprimée par les trois premiers axes était de 31,33 %, répartie de la manière suivante : 13,00 % pour le premier axe, 10,96 % pour le second, et 7,37 % pour le troisième.

Quand on représente graphiquement les deux premiers axes, on observe l'existence d'un effet Guttman aussi bien pour les relevés que pour les espèces (Fig. 5). Cet effet, caractérisé par une disposition hyperbolique des points représentés sur le plan, apparaît quand les échantillons se disposent le long d'un gradient. Dans ce cas, le gradient est relié à l'humidité du sol.

Les analyses linéaires effectuées dans les zones les plus humides ont une forte continuité le long du gradient indirect déterminé par les deux premiers axes de l'AFC (Fig. 5 a); par contre, les échantillons des pâturages, y compris ceux dominés par *Nardus stricta* dans des endroits relativement secs, constituent deux groupes clairement séparés du reste des échantillons plus hygrophiles, et même de ceux également dominés par *N. stricta*.

En ce qui concerne les espèces (Fig. 5 b), à l'extrémité négative du premier axe se trouvent les plus hygrophiles, comme *Carex rostrata*, *Eriophorum angustifolium* et celles caractéristiques des communautés à *Carex nigra*, tandis qu'à l'extrémité positive de cet axe on trouve les espèces les plus xérophiles de l'ensemble. On voit une transition diffuse entre les espèces des communautés à *C. nigra* et celles à *N. stricta* et des landes à *Calluna vulgaris*.

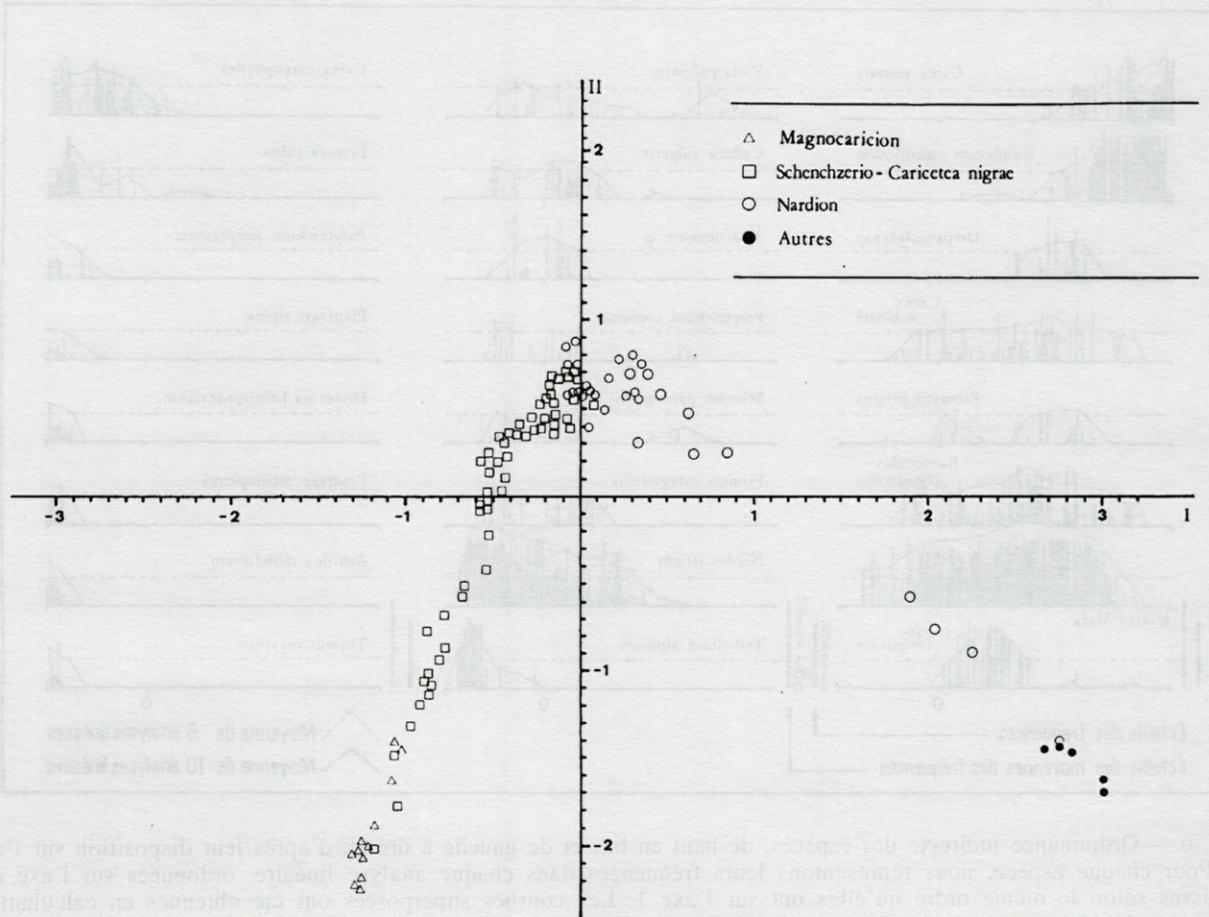
A partir des résultats de l'AFC nous avons réalisé une ordination indirecte des espèces et des échantillons (Fig. 6). Les espèces sont représentées de haut en bas et de gauche à droite selon leur position sur l'axe I, qui exprime la variabilité déterminée par l'humidité du sol. À côté, et pour chacune d'elles, un histogramme indique leur importance le long du gradient. Il a été réalisé en représentant par une ligne verticale la fréquence de l'espèce dans chaque analyse linéaire, chaque analyse étant ordonnée selon sa coordonnée sur le premier axe (Gauch, 1989).

La courbe à traits continus a été construite en réunissant les différents points correspondant à la moyenne de la fréquence de dix analyses linéaires consécutives. La courbe à traits discontinus (quelques espèces) correspond aux moyennes des fréquences de 5 analyses linéaires consécutives (Gauch, 1989). Il faut remarquer que, au-dessous de la ligne horizontale discontinue, l'échelle des moyennes des fréquences a été amplifiée pour faciliter la visualisation des fréquences basses.

On observe la substitution progressive des espèces tout le long du gradient d'humidité. À gauche se trouvent les espèces les plus hygrophiles, qui se développent dans un milieu plus riche en eau libre (comme *Carex rostrata* et *Eriophorum angustifolium*). À droite on trouve les espèces des prés subalpins, plutôt mésophiles (*Plantago alpina*, *Phyteuma hemisphaericum*, *Thymus nervosus*...). *Carex nigra* et *Nardus stricta* ont des niches écologiques imbriquées, bien que leurs optimums soient déplacés, comme on le voyait dans les transects analysés selon l'ordination directe.

Fig. 5. – Disposition des échantillons (a) et des espèces (b) sur les deux premiers axes obtenus par l'analyse des correspondances. a) Triangles, communautés à *Carex rostrata* (Magno-Caricion); carrés, communautés à *Carex nigra*; cercles blancs, communautés à *Nardus stricta*; cercles noirs, pâturages. b) Triangles, espèces des communautés à *Carex rostrata* (Magno-Caricion); carrés, espèces des communautés à *Carex nigra* (Scheuzerio-Caricetea nigrae); cercles blancs, espèces des communautés à *Nardus stricta* (Nardion); cercles noirs, espèces compagnes ou caractéristiques d'autres communautés; soleil, espèces des landes (Calluno-Ulicetea); étoile, espèces des communautés des joncèdes (Juncetea trifidi).

Samples distribution on the two first axes from the correspondence analysis. a) Triangles, *Carex rostrata* communities (Magno-Caricion); squares, *Carex nigra* communities; white circles, *Nardus stricta* communities; black circles, grasslands. b) Triangles, species from *Carex rostrata* communities (Magno-Caricion); squares, species from *Carex nigra* communities (Scheuzerio-Caricetea nigrae); white circles, species from *Nardus stricta* communities (Nardion); sun, heathland species (Calluno-Ulicetea); star, species from rush communities (Juncetea trifidi); black circles, species from other communities.

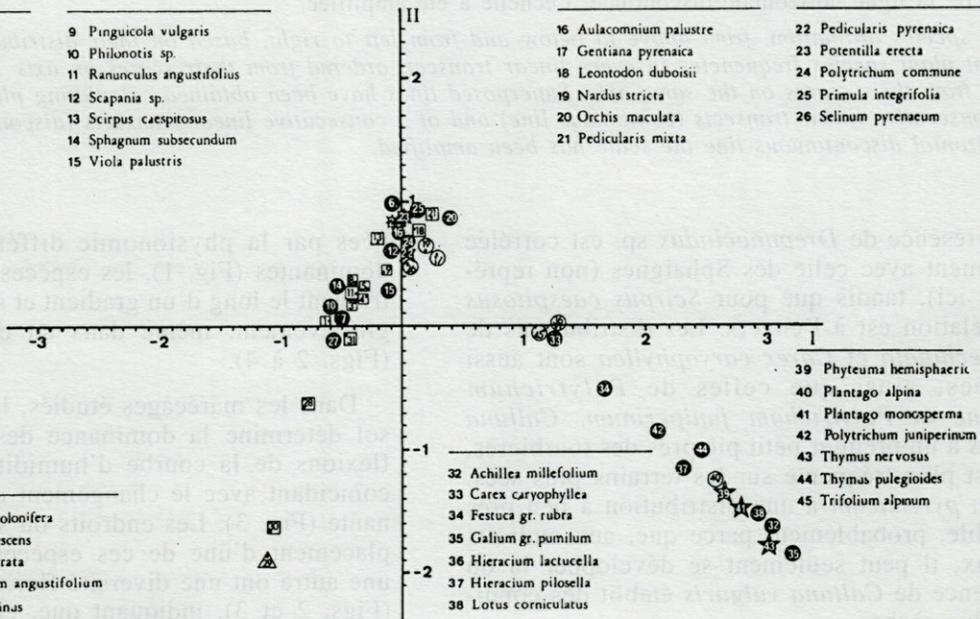


- 1 *Agrostis canina*
- 2 *Calluna vulgaris*
- 3 *Carex echinata*
- 4 *Carex flava*
- 5 *Carex nigra*
- 6 *Cetraria islandica*
- 7 *Dicranum bonjeani*
- 8 *Parnassia palustris*

- 9 *Pinguicula vulgaris*
- 10 *Philonotis* sp.
- 11 *Ranunculus angustifolius*
- 12 *Scapania* sp.
- 13 *Scirpus caespitosus*
- 14 *Sphagnum subsecundum*
- 15 *Viola palustris*

- 16 *Aulacomnium palustre*
- 17 *Gentiana pyrenaica*
- 18 *Leontodon duboisii*
- 19 *Nardus stricta*
- 20 *Orchis maculata*
- 21 *Pedicularis mixta*

- 22 *Pedicularis pyrenaica*
- 23 *Potentilla erecta*
- 24 *Polytrichum commune*
- 25 *Primula integrifolia*
- 26 *Selinum pyrenaicum*



- 27 *Agrostis stolonifera*
- 28 *Carex canescens*
- 29 *Carex rostrata*
- 30 *Eriophorum angustifolium*
- 31 *Juncus alpinus*

- 32 *Achillea millefolium*
- 33 *Carex caryophylla*
- 34 *Festuca gr. rubra*
- 35 *Galium gr. pumilum*
- 36 *Hieracium lactucella*
- 37 *Hieracium pilosella*
- 38 *Lotus corniculatus*

- 39 *Phyteuma hemisphaeric*
- 40 *Plantago alpina*
- 41 *Plantago monosperma*
- 42 *Polytrichum juniperinum*
- 43 *Thymus nervosus*
- 44 *Thymus pulegioides*
- 45 *Trifolium alpinum*

R. M. J. J. J.

△	Magnocaricion	●	Compagnes ou caracteristiques d'autres communautés
□	Schencherio-Caricetca nigrae	✱	Calluno-ulicetca
○	Nardion	★	Juncetca trifidi

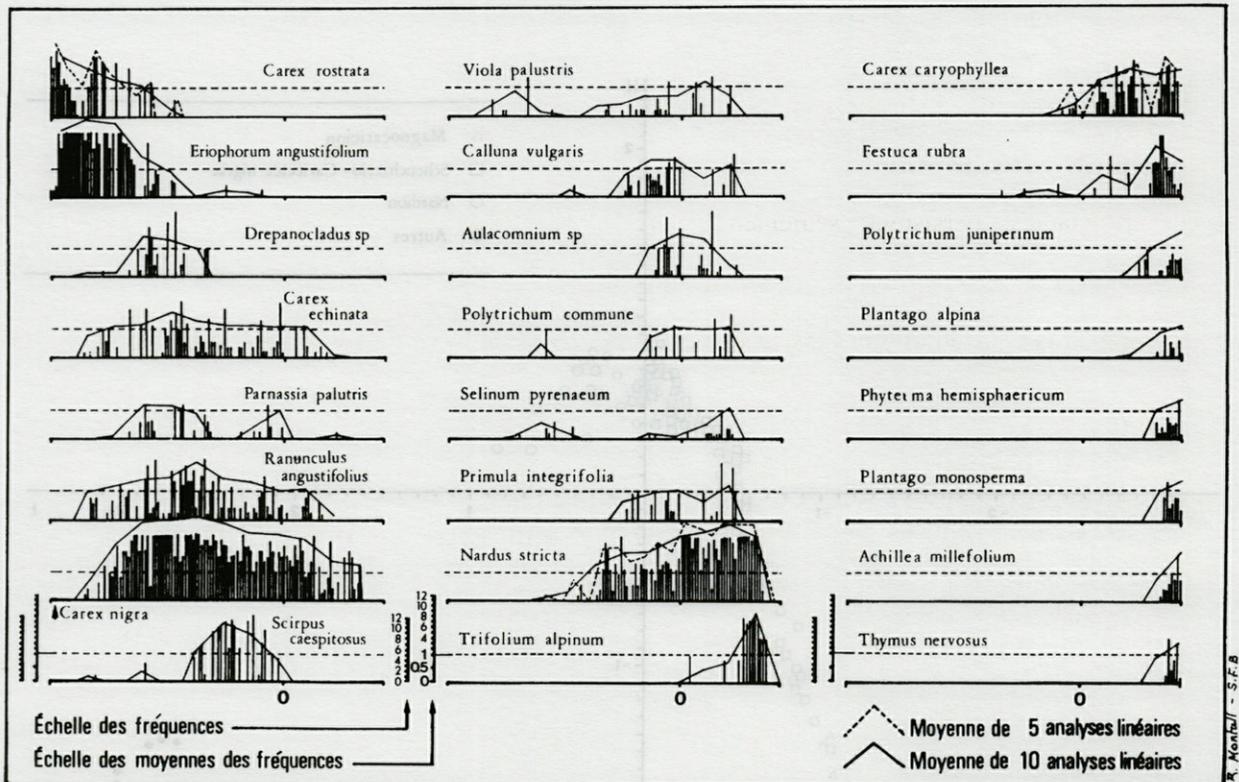


Fig. 6. — Ordonnance indirecte des espèces, de haut en bas et de gauche à droite, d'après leur disposition sur l'axe 1. Pour chaque espèce, nous représentons leurs fréquences dans chaque analyse linéaire, ordonnées sur l'axe des abscisses selon le même ordre qu'elles ont sur l'axe 1. Les courbes superposées ont été obtenues en calculant la moyenne des fréquences de 10 (lignes continues) et de 5 (lignes discontinues) analyses linéaires consécutives. Au-dessous de la ligne horizontale discontinue, l'échelle a été amplifiée.

*Indirect species ordination, from above to below and from left to right, based on their distribution on axis 1. We represent plant species frequencies in every linear transect, ordered from their scores on axis 1; species are also ordered from their scores on the same axis. Superposed lines have been obtained calculating plant frequency mean of 10 consecutive linear transects (continuous line) and of 5 consecutive linear transects (discontinuous line). Under the horizontal discontinuous line the scale has been amplified.*

La présence de *Drepanocladus sp.* est corrélée directement avec celle des Sphaignes (non représentées ici), tandis que pour *Scirpus caespitosus* la corrélation est à l'envers. Les distributions de *Carex echinata* et *Carex caryophylla* sont aussi opposées, ainsi que celles de *Polytrichum commune* et *Polytrichum juniperinum*. *Calluna vulgaris* a un premier petit pic près des tourbières, mais est plus fréquente sur les terrains plus secs. *Selinum pyrenaicum* a une distribution à peu près semblable, probablement parce que, aux endroits tourbeux, il peut seulement se développer là où la présence de *Calluna vulgaris* établit des conditions plus sèches.

## DISCUSSION

Même si la végétation des bords des étangs et des ruisseaux présente souvent une disposition caractéristique en bandes très apparentes, détermi-

nées par la physionomie différente des plantes dominantes (Fig. 1), les espèces végétales se distribuent le long d'un gradient et se substituent progressivement, même dans un espace très réduit (Figs. 2 à 4).

Dans les marécages étudiés, la teneur d'eau du sol détermine la dominance des espèces, les inflexions de la courbe d'humidité relative du sol coïncidant avec le changement de l'espèce dominante (Fig. 3). Les endroits où se produit le remplacement d'une de ces espèces dominantes par une autre ont une diversité floristique plus élevée (Figs. 2 et 3), indiquant que, en plus du facteur humidité, il existe des facteurs associés à la forme de croissance des espèces et aux rapports compétitifs qui déterminent la structure de ces communautés. Outre les discontinuités extrinsèques de la végétation déterminées par les variations microtopographiques (Fig. 3), une partie des discontinuités de la végétation étudiée sont donc intrinsèques (Whittaker, 1967; Lieth, 1968).

Dans chaque transect, on reconnaît un optimum d'humidité du sol moyen où la diversité est maximale. Quand il y a beaucoup d'eau dans le sol peu d'espèces peuvent s'y développer (partie distale de la Fig. 4). D'autre part, si les conditions deviennent trop sèches et si le terrain est pierreux, la densité de la végétation diminue et quelques espèces résistantes persistent seulement; en conséquence, la diversité diminue (Fig. 3). Il est déjà connu que la diversité est maximale quand la perturbation et les ressources disponibles sont moyennes et il y a un équilibre dans la disponibilité de ces ressources (Begon *et al.*, 1988).

La forte dépendance du processus de structuration des marécages et des tourbières sur un seul facteur d'environnement (l'eau du sol, souvent associée à la microtopographie; Casanovas, 1991), qui agit très fortement sur la végétation et qui masque l'action d'autres facteurs du milieu, fait que ces communautés se disposent le long d'un gradient déterminé par ce facteur. Par contre, dans les prés plus secs, ce facteur permet la manifestation des effets d'autres facteurs du milieu, souvent aussi dépendants des caractéristiques microtopographiques. Des effets aléatoires des perturbations biotiques, comme le pâturage, déterminent une disposition de la végétation des prés en mosaïque plutôt qu'en gradient, et une différenciation plus claire des groupes de communautés (Fig. 5; Sebastià, 1991).

**REMERCIEMENTS** – Nous tenons à remercier vivement les Drs. Vigo et Chocarro, qui ont bien voulu examiner ce travail et nous faire des suggestions, Mme Sanz, qui a déterminé les Mousses, R. Montull pour les dessins et Mme Florence qui a révisé le français.

## BIBLIOGRAPHIE

- BALLESTEROS E., X. BAULIES, V. CANALIS & T. SEBASTIA, 1983. Les landes, les mulleres i les turberes de l'Alta Ribagorça. *Collect. Bot.* **14** : 55-84.
- BEGON M., J.H. HARPER & C.R. TOWNSEND, 1988. *Ecologia. Individuos, poblaciones y comunidades.* Ed. Omega, Barcelona.
- BRAUN-BLANQUET J., 1948. La végétation alpine des Pyrénées-Orientales. Monogr. Est. Est. Pir. Barcelona.
- CASANOVAS L., 1991. Estudi sobre l'estructura i l'ecologia de la mulleres pirinenques. Tesi doctoral, Univ. Barcelona.
- ESCARRE J., C. HOUSSARD, M. DEBUSSCHE & J. LEPART, 1983. Evolution de la végétation et du sol après abandon cultural en région méditerranéenne: étude de la succession dans les garrigues du Montpellicierais (France). *Oecol. Plant.* **4** (18) : 221-239.
- FOLCH R. and A. FARRAS, 1979. El patrimoni natural d'Andorra. Ed. Ketres, Barcelona.
- GAUCH H.G., 1989. Multivariate analysis in community ecology. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- GODRON M., 1968. Quelques applications de la notion de fréquence en écologie végétale. *Oecol. Plant.* **3** : 185-212.
- GRUBER M., 1978. La végétation des Pyrénées ariégeoises et catalanes occidentales. Thèse, Univ. Aix-Marseille, III. 305 p. Marseille.
- LIETH H., 1968. Continuity and discontinuity in ecological gradients and plant communities. *Bot. Rev.* **34** : 291-302.
- MASALLES R., 1981. Estudi sobre la flora i la dinàmica de la vegetació a la Conca de Barbera. Thèse, Univ. Barcelona, Résumé. 35 p. Barcelona.
- SEBASTIA M., 1991. Els prats subalpins prepirinencs i els factors ambientals. Tesi doctoral, Univ. Barcelona.
- VIGO J., 1976. L'alta muntanya catalana. Flora i vegetació. Ed. Ketres. 421 p. Barcelona.
- WHITTAKER R.H., 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biol. Rev.* **42** : 207-263.

Reçu le 7 avril 1992; received April 7, 1992

Accepté le 4 décembre 1992; accepted December 4, 1992

## ANNOUNCEMENT

### POLYCHAETE AUTOECOLOGY : EVOLUTIONARY TRENDS AND ADAPTIVE SIGNIFICANCE OF LIFE HISTORY TRAITS

*Reproductive biology, life history and feeding ecology of Polychaete worms*

International  
An Advanced Course

**Benthic Ecology Laboratory, Ischia (Naples), Italy 2-23 July 1994**  
Stazione zoologica "Anton Dohrn" di Napoli

*Course Directors:*

Kristian FAUCHALD (Smithsonian Institution, Washington D.C., USA.)  
Maria Cristina GAMBI (Stazione Zoologica "Anton Dohrn" di Napoli, Italy)

*Faculty:*

Michel BAUD – Laboratoire d'Arago, Banyuls-sur-Mer (France)  
Adriana GIANGRANDE – University of Lecce (Italy)  
Peter J.W. OLIVE – University of Newcastle upon Tyne (U.K.)  
Christian RETIÈRE – Laboratoire Maritime MNHN, Dinard (France)  
Gregory ROUSE – Smithsonian Institution, Washington D.C. (U.S.A.)  
Gabiella SELLA – University of Torino (Italy)

This three-week course will consist of lectures, laboratory and field research on Polychaete autoecology, focusing mainly on reproductive biology, life history, with particular attention to larval biology and recruitment, and feeding ecology. The aim of the course is to provide a broad knowledge and hands-on experience on these topics that will be approached from both a morphological and functional view point, taking into account the phylogenetic, structural and functional constraints within the Class. The expertise that students will develop in new techniques and approaches to the study of the relations between Polychaete morphology-phylogeny and autoecology are also applicable to other invertebrate groups.

The course will be held at the Stazione Zoologica di Napoli, Laboratorio di Ecologia del Benthos, Ischia (Naples) Italy. It will run for three weeks starting 2 July and will end 23 July 1994. The course will be organized to include formal lectures, laboratory and field research training, individual and group research projects.

**The lectures will cover various aspects of Polychaete biology:** Macro- and ultrastructural morphological features, systematics and phylogeny. Diversity and pattern of reproductive modes, physiological and environmental control of reproduction, reproductive behaviour, population genetics. Pattern of larval development, larval ecology, growth, population structure and dynamics, production. Life histories and adaptive and not-adaptive relationships to environmental conditions. Feeding ecology and ethology, ecological function.

**Laboratory and field work will provide hands-on experience with various approaches and techniques for the study of Polychaete phylogenetic relationships and autoecology:** Cladistic analysis of morpho-functional characters. Electron microscopy analyses of macro- and ultrastructural morphological features. Larval identification and laboratory rearing. Cellular aspects of reproduction, regeneration and growth. Analyses of population structure and dynamics, and estimates of production. Laboratory experiments on reproductive and feeding ecology and behaviour.

The course will be limited to 16 students (post-graduates, post-doctorals, investigators) and 6 auditors (post-doctorals, investigators). **Students will participate in all the course activities while auditors will only attend the lectures.** Application forms may be obtained from the address provided below. Applications must be received by **30 March 1994**.

Acceptance notifications will be made not later than **15 May 1994**. The fee for the three week course is Italian Lire 1,600,000 (approx. US\$ 1,200) for **students**, and 1,300,000 (approx. US\$ 1000) for **auditors**, which includes tuition, course material, accommodation and one meal per day.

**Scientific Secretariat:** Maria Cristina Gambi, Laboratorio di Ecologia del Benthos, punta S. Pietro, 80077 Ischia (Napoli, Italy). Tel: + 39 81 991410-5833305; Fax: + 39 81 984201.

**Organizing Secretariat:** International Service Meeting, via Luigi Mazzella, 36, 80077 Ischia (Napoli, Italy). Tel: + 39 81 983190; Fax: + 39 81 982281.

# GENETIC CHARACTERIZATION OF *BACILLUS GRANDII MARETIMI* (n. subsp.) (INSECTA PHASMATODEA) IN RELATION TO ITS ECOLOGY

B. MANTOVANI, V. SCALI

Dipartimento di Biologia Evoluzionistica Sperimentale, Sede Zoologia,  
Via S. Giacomo 9, 40126, Bologna, Italia

ELECTROPHORESIS  
GENETIC DISTANCES  
MEDITERRANEAN MAQUIS  
EGADI ARCHIPELAGO  
STICK INSECTS

**ABSTRACT** – The genetic structure of two *Bacillus grandii* populations collected on Levanzo and Marettimo (Egadi Archipelago) was studied by means of the analysis of allozyme frequencies. On the basis of the rather low genetic distance value ( $D = 0.075$ ) and of the lack of distinctive morphological characters, the sample from Levanzo appears to pertain to the Northwestern Sicilian race *B. g. benazzii*; on the contrary, the Marettimo deme is to be ascribed to the new subspecies *B. g. maretimi*, because electrophoretic data are in good agreement with morphological differentiation (body and egg). The two Northern subspecies are, in turn, well differentiated from the third Southern one, i.e. *B. g. grandii* both for trophic niche and for polymorphism parameters. *B. g. benazzii* and *B. g. maretimi* feed on lentisk bushes and show a higher level of variability than *B. g. grandii*, a bramble feeder. Factors affecting population size are considered: for *B. g. maretimi* a vegetational threshold is suggested as it seems to occur for the Levanzo population of *B. g. benazzii*, while for *B. g. grandii* and *B. g. benazzii* of the Sicilian mainland the competition with hybridogenetic strains and/or with parthenogenetic hybrids is taken into account together with their heterotic and demographic advantages. Genetic affinity relationships between the *B. grandii* races are analyzed, as well as of *B. grandii* as a species versus *B. rossius* and *B. atticus*; their very different level of genetic differentiation is evaluated and discussed.

ÉLECTROPHORÈSE  
DISTANCES GÉNÉTIQUES  
MAQUIS MÉDITERRANÉEN  
ARCHIPEL DES ÉGADES  
INSECTES-BAGUETTES

**RÉSUMÉ** – La structure génétique de deux populations de *Bacillus grandii* recueillies sur les îles de Marettimo et Levanzo (Archipel des Egades) a été définie pour l'analyse électrophorétique des systèmes gène-enzyme. D'après la distance génétique, les populations de Levanzo, qui ne présentent pas de traits morphologiques différentiels, appartiennent à la race nord-occidentale *B. g. benazzii*, tandis que la population de Marettimo est une sous-espèce différente, *B. g. maretimi*; ses résultats génétiques sont en accord avec les caractères morphologiques distinctifs du corps et de l'œuf. Les deux races du nord-ouest se différencient à leur tour nettement de la troisième sous-espèce, *B. g. grandii* du sud-est, soit par la niche trophique (elles consomment le lentisque alors que *B. g. grandii* le ronge seulement), soit par le plus haut polymorphisme génétique. Les populations du *B. g. benazzii* de Levanzo et de Marettimo sont peu nombreuses, peut-être à cause des facteurs qui limitent la luxuriante végétation du lentisque, tandis que pour les populations de l'île principale les interactions reproductives et la compétition avec les *Bacillus* hybrides syntopiques seraient des limites importantes pour leur consistance. Les relations d'affinité génétique indiquent clairement que entre les différentes espèces du genre *Bacillus* le parthénogénétique *B. atticus* est assez voisin du bisexué *B. grandii* ( $D = 0.231$ ) et que les deux espèces sont très éloignées de *B. rossius* ( $D$  environ 1.5).

## INTRODUCTION

Taxonomy, phylogeny and reproductive biology of several taxa of the genus *Bacillus* are currently being investigated through a multidisciplinary approach, namely the study of morphology (body and egg), karyology, gene-enzyme systems and satellite DNA (Scali and Mantovani, 1989; Man-

tovani *et al.*, 1991a, 1991b, 1992a, 1992b, 1993; Maresi *et al.*, 1991, 1992, 1993) in order to reach a natural systematics of the group. *B. grandii* is a bisexual species limited to the Sicilian area, where it has been found to be clearly differentiated into two subspecies: *B. g. grandii*, present in the Southeastern part of the island, and *B. g. benazzii* in the Northwestern one (Fig. 1) (Nascetti and Bullini, 1982a; Scali, 1989, 1991).

The two races exhibit different ecological niches, the former being found in ruderal places and field sides on bramble bushes, while the latter prefers the lentisk remnants of the Mediterranean maquis. Their body and egg morphology as well allows a neat distinction owing to differences in genitalia, cercus, eye pigmentation and chorionic fine pattern (Scali, 1991); karyologically, *B. g. grandii* and *B. g. benazzii* appear to differ only for NOR localizations (Marescalchi and Scali, 1990). Allozyme frequency analysis of the two taxa fully supported their subspecific differentiation with a Nei's genetic distance of 0.192 (Mantovani *et al.*, 1991a).

*B. grandii* is highly differentiated for the genetic structure (Nei's D ranging from 1.48 to 1.80), chromosome complement, egg and body morphology from *B. rossius*, the other bisexual taxon of the genus (Nascetti and Bullini, 1983; Scali and Mantovani, 1989; Mantovani *et al.*, 1991a; Scali, 1991); it is also clear that *B. atticus*, in spite of its obvious morphological distinction (Nascetti and Bullini, 1982b) and thoroughly different reproductive mode (Marescalchi *et al.*, 1993), is genetically rather close to *B. grandii* (Nascetti and Bullini, 1988; Mantovani *et al.*, 1990; Mantovani and Scali, 1991).

More recently, stick-insect collections on the Egadi Archipelago led us to the invention on Levanzo and Marettimo (Favignana gave no results) of *B. grandii* - like populations which, on morphological basis, have been identified respectively as *B. g. benazzii* and a new subspecies, *B. g. maretimi* (Scali and Mantovani, 1990 and in progress; Scali, 1991). In the present paper, we detailedly define the genetic structure of the new Egadian samples and suggest their genetic affinity relationships within the genus *Bacillus*, by means of allozyme frequency analysis.

## MATERIALS AND METHODS

Analyzed animals were field collected during September-October 1988-89 on the Isle of Marettimo (16 females and 10 males) and Levanzo (6 females, 2 males), and represent a sample of larger collections raised from very similar habitats, the lentisk-bush vegetational association (lentiscetum).

Lab-rearing conditions of insects, allozyme identification, electrophoretic techniques and data evaluation methods are given in Mantovani and Scali (1991). The following enzymes were analyzed:  $\alpha$ -glycerophosphate dehydrogenase ( $\alpha$ GPDH), malate dehydrogenase (MDH), isocitrate dehydrogenase (IDH), 6-phosphogluconate dehydrogenase (6PGDH), glucose oxidase (GOX), glucose-6-phosphate dehydrogenase (G6PDH), glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase (G3PDH); glutamate-oxalacetate transaminase (GOT), hexokinase (HK), adenylate kinase (ADK), phosphoglucumutase (PGM), aldolase (ALD), fumarase (FH), mannose-6-phosphate isomerase (MPI), phosphoglucose isomerase (PGI). For MDH, IDH, GOT, HK and ADK two enzyme systems were identified, so that a total number of 20 loci were analyzed in the present Egadian samples. The results obtained for the new samples have been compared with similar data previously obtained from *B. g. grandii* of the Iblean type locality (Siracusa district) and *B. g. benazzii* of the Scopello area (Mantovani *et al.*, 1991a) (Fig. 1).

In order to establish wider relationships within the genus, comparisons with two additional specific taxa have been made: firstly, with Sicilian pooled samples of *B. atticus*, including some more specimens newly collected at Cugni and Milianni (Mantovani *et al.*, 1990; Mantovani and Scali, submitted) and with bisexual and partheno-

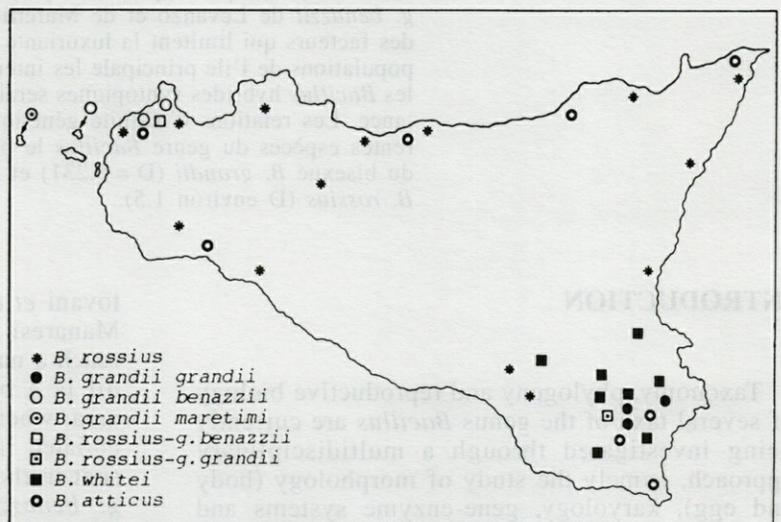


Fig. 1. - Map showing the distribution of the analyzed Sicilian taxa.

genetic demes of *B. rossius redtenbacheri* (Tinti *et al.*, 1992) ; secondly, with the most comprehensive pooled samples of *B. rossius* (Italian *B. r. rossius* + *B. r. redtenbacheri*) (Mantovani and Scali, 1991 ; Tinti *et al.*, 1992) and *B. atticus* (Italian, Croatian, Greek and Turkish populations with both diploid and triploid biotypes ; Mantovani *et al.* 1990 ; Mantovani and Scali, 1991 and 1993).

**RESULTS**

Table I gives the genotype frequencies of the 18 polymorphic loci found in newly collected as well as in previously analyzed Sicilian *Bacillus*. Comparisons among *B. grandii* samples show that their genotypes are monomorphic for the same allele at 8 loci ( $\alpha$ Gpdh, *Mdh* - 1, *Mdh* - 2, *G6pdh*, *Got* - 2, *Adk* - 1, *Adk* - 2, *Ald*) and also share the most common one at 6 additional loci (*Idh* - 1, *Idh* - 2, *G3pdh*, *Got* - 1, *Hk* - 1 and *Hk* - 2).

Table I. - Genotype frequencies at the 18 polymorphic loci in Sicilian *Bacillus* samples of : *B. atticus* (BATT), *B. grandii grandii* (BGGR), *B. g. benazzii* from Scopello area (BGBS) and Levanzo island (BGBL), *B. g. maretimi* (BGMA), *B. rossius redtenbacheri* bisexual samples (BREB) and parthenogenetic demes (BREP).  $\alpha$ Gpdh and *Ald* are monomorphic for the same alleles in all analyzed specimens.  $\chi^2$ , where required, gives the significance of P value for Hardy-Weinberg equilibrium.

LOCUS	GENOTYPES	BATT	BGGR	BGBS	BGBL	BGMA	BREB	BREP
<i>Mdh</i> -1	100/100						0.91	1.00
	100/110						0.07	
	108/108	0.57	1.00	1.00	1.00	1.00		
	108/116	0.43						
	110/110						0.02	
<i>Mdh</i> -2	$\chi^2$							c
	96/96	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00		
<i>Idh</i> -1	100/100						1.00	1.00
	96/96	0.46						
	96/100	0.54	1.00	0.95	0.75	0.91	1.00	1.00
	100/105			0.05				
<i>Idh</i> -2	103/103				0.25	0.09		
	$\chi^2$							a
	90/93					0.20		
	90/100					0.05		
<i>6Pgdh</i>	93/93	1.00	1.00	1.00	1.00	0.75		
	100/100						1.00	1.00
	100/100			0.23	1.00		1.00	1.00
	100/103			0.48				
<i>Got</i> -1	103/103	1.00	1.00	0.29		0.56		
	103/107					0.40		
	107/107					0.04		
	96/96	1.00						
<i>Got</i> -2	98/98			1.00	0.86	1.00		
	98/105				0.14			
	100/100						1.00	1.00
	105/105						1.00	1.00
<i>G6pdh</i>	96/96	0.86	1.00	1.00	1.00	1.00		
	96/98	0.09						
	98/98	0.05						
	100/100						1.00	1.00
<i>G3pdh</i>	100/100						1.00	1.00
	104/104	0.01		0.06				
	104/111			0.29				
	111/111	0.99	1.00	0.65	1.00	1.00		
<i>Got</i> -1	94/97					0.06		
	95/100						0.07	
	97/97		1.00	1.00	1.00	0.94		
	97/105	0.43						
<i>Got</i> -2	100/100						0.93	1.00
	105/105	0.57						
	100/100	0.99	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
<i>Got</i> -2	105/105	0.01						

Table I. - continued

LOCUS	GENOTYPES	BATT	BGGR	BGBS	BGBL	BGMA	BREB	BREP
<i>Hk</i> -1	100/100						1.00	1.00
	100/104					0.04		
	104/104	1.00	1.00	0.84	1.00	0.96		
	104/113			0.11				
<i>Hk</i> -2	113/113			0.05				
	100/100						1.00	1.00
	100/104					0.04		
	104/104	0.94	0.63	0.95	0.72	0.96		
<i>Adk</i> -1	104/106	0.05	0.25	0.05	0.14			
	106/106		0.12		0.14			
	108/108	0.01					0.59	0.06
	94/94						0.11	
<i>Adk</i> -2	94/100						0.30	0.94
	100/100	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00		
	$\chi^2$							a
	96/100							0.01
<i>Pgm</i>	100/100						1.00	0.99
	107/107	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00		
	96/103					0.37		
	99/103	0.74				0.21		
<i>Fh</i>	100/100					0.07	1.00	0.89
	100/103					0.07		
	100/105					0.07		
	103/103	0.26				0.14		
<i>Mpi</i>	105/105		1.00			0.07		0.11
	118/118				0.92	1.00		
	118/122				0.08			
	86/90	0.25						
<i>Pgi</i>	90/90	0.75						
	93/93							0.03
	95/95		1.00					
	100/100						1.00	0.97
<i>Mpi</i>	104/104			1.00	1.00	1.00		
	100/100						1.00	1.00
	103/103	0.89						
	103/108	0.11						
<i>Pgi</i>	112/112		1.00	0.88				
	112/116			0.12				
	116/116				1.00	1.00		
	76/76					0.04		
<i>Pgi</i>	76/80					0.08		
	76/84					0.04		
	78/84			0.37				
	80/80					0.68		
<i>Pgi</i>	80/84					0.16		
	84/84		1.00	0.57	1.00			
	84/89	0.43		0.06				
	89/89	0.57						
<i>Pgi</i>	97/100						0.02	
	100/100						0.98	1.00

a : P<0.001; b : 0.01<P<0.001; c : 0.05<P<0.02.

Five monomorphic loci are shared between *B. atticus* and *B. grandii* ( $\alpha$ Gpdh, *Mdh* - 2, *Adk* - 1, *Adk* - 2, *Ald*), but only two when also *B. rossius* samples are introduced in the comparison ( $\alpha$ Gpdh, *Ald*). It should be noted that at 4 loci (*Idh* - 2, *Hk* - 1, *Hk* - 2, *Pgm*) the *B. g. maretimi* sample shows alleles unknown in the other two *B. grandii* subspecies, but present in *B. rossius*.

On the whole, polymorphic loci are at the Hardy-Weinberg equilibrium, but a few exceptions can be noticed (such as those of bisexual *B. r. redtenbacheri* sample at *Mdh* - 1 and *Adk* - 1 loci and of Levanzo and Maretimo populations at *Idh* - 1 locus), always due to heterozygote deficiency.

Polymorphism parameters of the bisexuals (Table II A) show that the highest levels of variability ( $H_{obs}$ , A and P) are found in *B.g. benazzii* of Scopello and in *B.g. maretimi*. The  $H_{obs}$  value of the Levanzo sample is not significantly lower than that of the Scopello one of the same subspecies. Similarly, no significant differences among observed and expected heterozygosity are generally found in bisexual samples, the only exception being the *B.r. redtenbacheri* one, which shows a significant excess of homozygous individuals at the *Mdh* - 1 and *Adk* - 1 loci.

The genetic distances among *B. grandii* samples (Table II B) indicate a value of distance between the Scopello and Levanzo ones of 0.075 ;

Table II. - A, Allozyme polymorphism parameters in Sicilian taxa (captions as in Table I) :  $\bar{H}_{obs}$ , mean observed heterozygosity ;  $\bar{H}_{exp}$ , mean expected heterozygosity ; A, mean effective number of alleles per locus ; P, proportion of polymorphic loci. The a superscript indicates significant differences between expected and observed heterozygosity. B, Nei's genetic distances (above diagonal) and identities (below diagonal) among *B. grandii* taxa (captions as in Table I). C, Nei's genetic distances (above diagonal) and identities (below diagonal) among Sicilian *Bacillus* taxa : *B. atticus* (BATT), *B. grandii grandii* (BGGR), *B. g. benazzii* from Scopello and Levanzo (BGBE), *B. g. maretimi* (BGMA), *B. rossius redtenbacheri* bisexual samples (BREB) and parthenogenetic demes (BREP).

## A

	$\bar{H}_{obs}$	$\bar{H}_{exp}$	A	P
BATT	0.153		1.19	0.55
BGGR	0.012	0.019	1.03	0.05
BGBS	0.081	0.083	1.13	0.40
BGBL	0.014	0.042	1.06	0.15
BGMA	0.079	0.099	1.21	0.40
BREB	0.013	0.032 <sup>a</sup>	1.05	0.20
BREP	0.000		1.02	0.15

a :  $P < 0.001$

## B

	BGGR	BGBS	BGBL	BGMA
BGGR	--	0.192	0.293	0.266
BGBS	0.825	--	0.075	0.136
BGBL	0.746	0.928	--	0.130
BGMA	0.766	0.873	0.878	--

## C

	BATT	BGGR	BGBE	BGMA	BREB	BREP
BATT	--	0.348	0.362	0.312	1.628	1.485
BGGR	0.706	--	0.217	0.266	1.498	1.358
BGBE	0.696	0.805	--	0.109	1.338	1.232
BGMA	0.732	0.766	0.897	--	1.431	1.315
BREB	0.196	0.223	0.262	0.239	--	0.019
BREP	0.226	0.257	0.292	0.268	0.982	--

in view of the fact that the *Bacillus* interracial D values are just higher than 0.100 and that no morphological differences exist between Scopello and Levanzo specimens, we pooled them in further comparisons (see also Discussion). The higher genetic distance of the Marettimo sample clearly suggests a subspecific differentiation from both *B. g. grandii* ( $D = 0.266$ ) and *B. g. benazzii* ( $D = 0.130-0.136$ ). The dendrogram branching (Fig. 2), based on Table II C data, further strengthens the higher affinity of *B. g. maretimi* to *B. g. benazzii* (knot at  $D = 0.109$ ), than to *B. g. grandii* (knot at  $D = 0.241$ ) ; furthermore, the close relation of *B. atticus* to the *grandii* group and the very low level of differentiation between parthenogenetic and bisexual samples of *B. rossius* ( $D = 0.02$ ) are once more evidenced.

Comparisons among specific comprehensive samples of *B. rossius*, *B. atticus* and *B. grandii*, revealed a genetic distance of 0.264 between *B. atticus* and *B. grandii*, while as much as 1.261 was obtained between the two bisexuals. An even higher differentiation was found to exist between *B. atticus* and *B. rossius* ( $D = 1.498$ ).

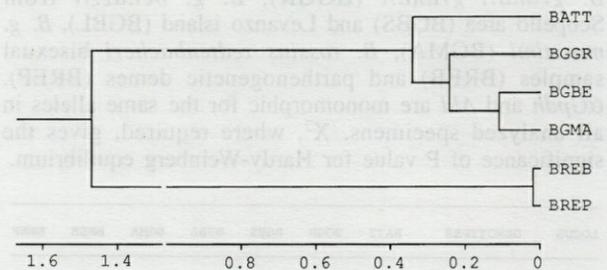


Fig. 2. - Dendrogram obtained from Nei's genetic distances, showing the genetic affinity relationships among the investigated taxa (*B. atticus* : BATT, *B. grandii grandii* : BGGR, *B. g. benazzii* : BGBE, *B. g. maretimi* : BGMA, *B. rossius redtenbacheri* bisexual samples : BREB and parthenogenetic demes : BREP).

## DISCUSSION

The presented allozymic data also supported by morphological differences undoubtedly indicate a subspecific level of differentiation for the *B. grandii* population of Marettimo, thus reinforcing the idea that islands represent favourable habitats for cladogenetic processes. In turn, *B. g. maretimi* shows a higher genetic similarity to *B. g. benazzii*, than to *B. g. grandii*, although differentiated from both of them for body and egg morphology. In particular, *B. g. maretimi* lacks of the specific *B. grandii* diagnostic character represented by the femoral/tibial white patches, and its egg-chorion pattern is characterized by a fine reticulate superimposed to a surface pierced by deep pits ; this pattern sharply differs from the flat or just undu-

lated lacenet work observed in the two remaining *B. grandii* subspecies and in *B. atticus* (Scali, 1991; Scali and Mantovani, 1990 and unpublished).

Taking into account allozymic and morphological data, trophic habits and its relatively greater similarity to *B. rossius*, *B. g. maretimi* appears to be the most ancestral *B. grandii* taxon. It is again keeping in mind both morphological and allozymic observations, that the population from Levanzo can be reasonably lumped into the *B. g. benazzii* subspecies. In fact, the genetic approach alone wouldn't be fully discriminative, the genetic distance of the Levanzo sample being somewhat intermediate between the population and subspecific levels observed in *Bacillus* taxa. However, its general body and egg morphology clearly reminds of *B. g. benazzii* (Scali, 1991); therefore, to treat the Levanzo's population as a fourth race of *B. grandii*, a larger sample, eventually increasing its genetic differentiation, ought to be available.

The difference between observed and expected heterozygosity values of bisexual *B. r. redtenbacheri* may be explained by the occurrence of a certain degree of facultative parthenogenesis, which can occur even within bisexual populations of *B. rossius*, owing to unfertilized egg development (Scali, 1968; 1982; Scali and Mantovani, 1989). On the other hand, the lower heterozygosity value of the Levanzo sample compared to the Scopello one of *B. g. benazzii* is not significant and may be ascribed to the low number of individuals of the Levanzo's deme; however, the low level of polymorphism of the Southern race (*B. g. grandii*) when compared to the Northern ones (*B. g. benazzii* and *B. g. maretimi*) seems to be genuine, being repeatedly and independently reported for the former (Nascetti and Bullini, 1983; Mantovani *et al.*, 1991a). It may be possibly explained through bottlenecks due to homo- and heterospecific matings of *B. g. grandii*. In fact, besides being syntopic with the hybridogenetic *B. rossius-g. grandii* and reproductively linked to its maintenance, the Southern race is also sympatric with high density demes of the parthenogenetic *B. whitei* (= *B. rossius/g. grandii*). Since no pre-copula barriers appear to exist, *B. g. grandii* males can mate with homospecific females, hybridogens or *B. whitei* females (Mantovani and Scali, 1992; Mantovani *et al.*, 1991b, 1992a; Scali *et al.*, 1991, 1992). If homospecific matings are relatively rare, as the very low number of field-captured *B. g. grandii* females suggests, a progressive homogenization of the population gene-pool may be expected, with a consequent disappearance of rare alleles and a decreased polymorphism. For the sake of completeness, we must also mention that, although not demonstrated, also the heterotic and

demographic advantages of the hybrid clonal females (Bullini and Nascetti, 1990) could play a role in keeping *B. g. grandii* at low numbers.

*B. g. benazzii* as well is involved in the maintenance of the hybridogenetic *B. rossius-g. benazzii* strains (Mantovani and Scali, 1990, 1992), but it has not to cope with matings to hybrid parthenogens; as a matter of fact, its genetic variability does not seem affected. This suggests in turn that the main factor affecting genetic homogeneity of *B. g. grandii* could be represented by the great abundance of syntopic parthenogenetic *B. whitei*. It is also to be remembered that the relationships between *rossius x grandii* hybrids and *B. grandii* are further enriched by the production of androgenetic fertile individuals (both males and females) of pure paternal taxon structure (Scali *et al.*, 1991; Mantovani and Scali, 1992). The real importance of natural androgenesis is yet to be established, both quantitatively (number of androgenetic offspring/population size) and qualitatively (adaptive value), but it can be observed that androgens seem to represent a reservoir of the fathering species (Scali *et al.*, 1991; Mantovani and Scali, 1992).

It has been pointed out the low numerical consistence of *B. g. benazzii* on Levanzo Island; other, not obvious, factors than competition on behalf of heterospecific matings must affect population density there; one likely ecological parameter could be the vegetative difficulties of the food plant, which appears to suffer from the excessively dry climate. A similar line of reasoning could apply to *B. g. maretimi*. It could also be observed that, owing to the absence of other *Bacillus* taxa on the Isle of Marettimo, *B. g. maretimi* appears to be the race least menaced of extinction from reproductive competition on behalf of successful interspecific hybrids. Actually, *B. g. maretimi* seems the only taxon escaped from the very intriguing net of reticulate evolution (Grant, 1981, Grant and Grant, 1992), encompassing all other *Bacillus* taxa (Scali *et al.*, 1992).

Finally, we would like to point out that within the genus *Bacillus* extremely wide ranges of interspecific D values are found (0.264 between *B. grandii* and *B. atticus* one side and 1.498 between *B. rossius* and *B. atticus* the other). There is no doubt that a distinction at the specific level is already attained between *B. grandii* and *B. atticus* for reproductive biology and morphological characters; it could also be observed that similar D values are thought to be of interspecific rank for several other animal groups (Ayala, 1975; Bullini, 1980). On the other hand, D values around 1.500 are often within the intergeneric range; however, other parameters, such as morphological, karyological and reproductive characters, suggest keeping the three taxa within the same genus.

## REFERENCES

- AYALA F., 1975. Genetic differentiation during the speciation process. *Evol. Biol.*, **8** : 1-75.
- BULLINI L., 1980. Aspetti genetici, ecologici ed etologici del processo di speciazione negli animali. Acc. Naz. Lincei, VI Seminario : Evoluzione Biologica - Ecologia ed Etologia : 29-59.
- BULLINI L. and G. NASCETTI, 1990. Speciation by hybridization in phasmids and other insects. *Can J Zool.*, **68** : 1747-1760.
- GRANT P.R., 1981. Plant speciation. Columbia University Press, New York.
- GRANT P.R. and B.R. GRANT, 1992. Hybridization of bird species. *Science*, **256** : 193-197.
- MANARESI S., O. MARESCALCHI and V. SCALI, 1991. Ag-detected NORS and C-banding patterns in *Bacillus rossius* (Insecta Phasmatodea) from Sicily. *Caryologia*, **44** : 265-286.
- MANARESI S., O. MARESCALCHI and V. SCALI, 1992. The chromosome complement of the hybrid *Bacillus whitei* complex (Insecta Phasmatodea). I. The palae- and neo-standard karyotypes. *Cytologia*, **57** : 101-109.
- MANARESI S., O. MARESCALCHI and V. SCALI, 1993. The trihybrid genome constitution of *Bacillus linceorum* (Insecta Phasmatodea) and its karyotypic variations. *Genome*, **36** : 317-326.
- MANTOVANI B. and V. SCALI, 1990. Preliminary report on a hybridogenetic stick-insect (Phasmatodea) : the first case among invertebrates. *Invert. Reprod. Dev.*, **18** (3) : 185-188.
- MANTOVANI B. and V. SCALI, 1991. Allozymic characterization of Sardinian *Bacillus rossius* (Rossi) and *B. atticus* Brunner (Insecta Phasmatodea). *Genetica*, **83** : 275-287.
- MANTOVANI B. and V. SCALI, 1992. Hybridogenesis and androgenesis in the stick insect *Bacillus rossius - grandii benazzii* (Insecta Phasmatodea). *Evolution*, **46** : 783-796.
- MANTOVANI B., V. SCALI and F. TINTI, 1990. Allozymic characterization and taxonomy of Sicilian *Bacillus atticus* (Insecta Phasmatodea). *Biol. Zentralbl.*, **109** : 33-40.
- MANTOVANI B., V. SCALI and F. TINTI, 1991a. Allozyme analysis and phyletic relationships of two new stick-insects from north-west Sicily : *Bacillus grandii benazzii* and *B. rossius - grandii benazzii* (Insecta Phasmatodea). *J. Evol. Biol.*, **4** : 279-290.
- MANTOVANI B., V. SCALI and F. TINTI, 1991b. Nuove acquisizioni sulla distribuzione, caratterizzazione allozimatica, biologia riproduttiva e rapporti filitici dei taxa del genere *Bacillus* (Insecta Phasmatodea). Atti XVI Congr. Naz. Ital. Entomol., Martinafranca (Bari) : 901-908.
- MANTOVANI B., V. SCALI and F. TINTI, 1992a. New morphological and allozymic characterization of *Bacillus whitei* and *B. linceorum* hybrid complexes (Insecta Phasmatodea). *Biol. Zentralbl.*, **111** : 87-103.
- MANTOVANI B., R. BATISTONI, I. NARDI and V. SCALI, 1992b. Rapporti filogenetici nel genere *Bacillus* (Insecta Phasmatodea) : un approccio citomolecolare. 54° Congresso UZI, Perugia : 98-99.
- MARESCALCHI O. and V. SCALI, 1990. Cytogenetic studies on *Bacillus grandii grandii* and *Bacillus grandii benazzii* : karyotype description, constitutive heterochromatin and nucleolus organizer regions. *Genetica*, **82** : 117-124.
- MARESCALCHI O., L.P. PIJNACKER and V. SCALI, 1993. Automictic parthenogenesis and its genetic consequence in *Bacillus atticus atticus* (Insecta Phasmatodea). *Invert. Repr. & Develop.*, (in press).
- NASCETTI G. and L. BULLINI, 1982a. *Bacillus grandii* n.sp. and *B. whitei* n.sp. : two new stick-insects from Sicily (Cheleutoptera, Bacillidae) *Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna* **36** : 245-258.
- NASCETTI G. and L. BULLINI, 1982b. A new phasmid from Italy : *Bacillus atticus caprai* (n. subsp.) (Cheleutoptera, Bacillidae). *Fragm. Entomol.*, **16** : 143-159.
- NASCETTI G. and L. BULLINI, 1983. Differenziamento genetico e speciazione in fasmidi dei generi *Bacillus* e *Clonopsis* (Cheleutoptera, Bacillidae). Atti XII Congr. Naz. Ital. Entomol. Roma (1980), Vol. II : 215-223.
- NASCETTI G. and L. BULLINI, 1988. Struttura genetica di *Bacillus atticus* (Phasmatodea Bacillidae). Atti XV Congr. Naz. Ital. Entomol. L'Aquila : 247-253.
- SCALI V., 1968. Biologia riproduttiva del *Bacillus rossius* (Rossi) nei dintorni di Pisa con particolare riferimento all'influenza del fotoperiodo. *Atti Soc. Tosc. Sc. Nat. Mem.*, **75** : 108-139.
- SCALI V., 1982. Evolutionary biology and speciation of the stick insect *Bacillus rossius* (Insecta Phasmatodea). In Mechanisms of speciation. Edited by C. Barigozzi, Alan R. Liss Inc., New York : 393-410.
- SCALI V., 1989. Two new phasmids of the genus *Bacillus* (Insecta Phasmatodea) from Sicily : *B. grandii benazzii* and its hybrid with *B. rossius*. 2nd Congr. Europ. Soc. Evol. Biol., Rome, Italy : p. 58.
- SCALI V., 1991. Un nuovo insetto stecco (Phasmatodea) della Sicilia : *Bacillus grandii benazzii* (n. subsp.). *Frustula Entomologica* (1989), **12** : 397-408.
- SCALI V. and B. MANTOVANI, 1989. Updating of systematics and speciation mechanisms of *Bacillus* (Insecta : Phasmatodea). *Boll. Zool.*, **56** : 87-98.
- SCALI V. and B. MANTOVANI, 1990. Caratterizzazione morfologica ed allozimatica di *Bacillus grandii maretimi* (n. subsp.) (Insecta Phasmatodea). 53° Congr. U.Z.I., Palermo : 289-290.
- SCALI V., B. MANTOVANI and F. TINTI, 1991. Primi dati sull'ibridogenesi, androgenesi e ginogenesi di *Bacillus whitei* Nascetti e Bullini (Insecta Phasmatodea). *Frustula entomologica*, (1989), **12** : 103-108.
- SCALI V., F. TINTI and B. MANTOVANI, 1992. From unisexual to bisexual organisms : the case of *Bacillus whitei* (Insecta Phasmatodea). In Sex origin and evolution. Edited by R. Dallai. Selected Symposia and Monographs U.Z.I., 6, Mucchi, Modena, 353-368.
- TINTI F., B. MANTOVANI and V. SCALI, 1992. Caratterizzazione allozimatica di popolazioni di *Bacillus rossius* dell'Italia centro-meridionale e della Sicilia (Insecta Phasmatodea). *Boll. Soc. It. (Museo Genova)*, **123** : 184-194.

Reçu le 21 septembre 1992 ; received September 21, 1992  
 Accepté le 2 avril 1993 ; accepted April 2, 1993

# MICRODISTRIBUTION LARVAIRE DE TROIS POPULATIONS DE SIMULIES (INSECTA, DIPTERA) DE L'OUED BOU REGREG (MAROC)

*Larval microdistribution of three blackfly populations (Insecta, Diptera) of the Bou Regreg river (Morocco)*

A. BENHOUSSA<sup>(1)</sup>, P. AGUESSE<sup>(1)</sup> et M. DAKKI<sup>(2)</sup>

<sup>(1)</sup> Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, Av. Ibn Battota, B.P. 1014, Rabat-Agdal Maroc, <sup>(2)</sup> Dépt de Zoologie & Ecol. animale, Institut Scientifique, Av. Ibn Battota, B.P. 703, Rabat-Agdal, Maroc

DIPTERA  
SIMULIIDAE  
LARVES  
MICRODISTRIBUTION  
EAU COURANTE  
MAROC

**RÉSUMÉ** – La microdistribution des stades larvaires de trois populations de Simulies de l’oued Bou Regreg (*Wilhelmia pseudequinum*, *Eusimulium latinum* et *Odagmia nitidifrons*) est étudiée à l’aide de l’analyse factorielle des correspondances. Les résultats montrent que les larves de ces trois espèces présentent un degré de rhéophilie croissant avec l’âge. Ce « déplacement » vers les courants rapides serait dû principalement aux exigences trophiques croissant avec la taille des larves.

DIPTERA  
SIMULIIDAE  
LARVA  
MICRODISTRIBUTION  
RUNNING WATER  
MOROCCO

**ABSTRACT** – The microdistribution of larval stages of three blackfly populations of the Bou Regreg river (*Wilhelmia pseudequinum*, *Eusimulium latinum* et *Odagmia nitidifrons*) is studied, using the correspondances analysis. The results indicate that the larvae of the three species show an increasing rheophily level with development. This displacement of the last stages toward higher speed may be principally due to the increasing trophic needs with their size.

## INTRODUCTION

Au Maroc, les études des peuplements d’eau courante n’ont concerné que leur répartition longitudinale et les particularités de leur composition et de leur biogéographie, que l’un de nous (Dakki, 1987) a essayé de synthétiser. Ces particularités « méditerranéennes » ont été déjà en partie soulignées par Giudicelli *et al.* (1985); c’est alors qu’un programme d’étude de la dynamique et de la structure (y compris la microdistribution) des peuplements benthiques des eaux courantes marocaines a été lancé en 1984 (Benhoussa *et al.*, 1988 et Qninba *et al.*, 1988), afin de voir si ces aspects peuvent révéler d’autres particularités.

La présente contribution vise à déceler les facteurs de microdistribution de trois populations « larvaires » de Simulies, invertébrés filtreurs, dans un milieu typiquement méditerranéen, à fort contraste thermique et hydrologique et très riche en matière organique.

Bien qu’elle ne concerne qu’une fraction de la biocénose, cette étude de microrépartition et de ses modifications temporelles contribuerait à mieux connaître l’organisation des niches écologiques et le partage des habitats entre les composantes des peuplements.

## MILIEU D’ÉTUDE

Une seule station a été retenue pour cette étude. Elle est située sur l’Oued Aguenour (moyen Bou Regreg, Plateau Central marocain), au niveau d’une vallée encaissée, à une dizaine de kilomètres au sud d’Oulmès et à 650 m d’altitude (Fig. 1). Son substratum est constitué en majeure partie par une coulée basaltique et de flysh gréseux. Les versants sont boisés, avec dominance de Chêne liège et de Thuya. La végétation riveraine est assez dense, composée essentiellement de Laurier rose et de Ricin.

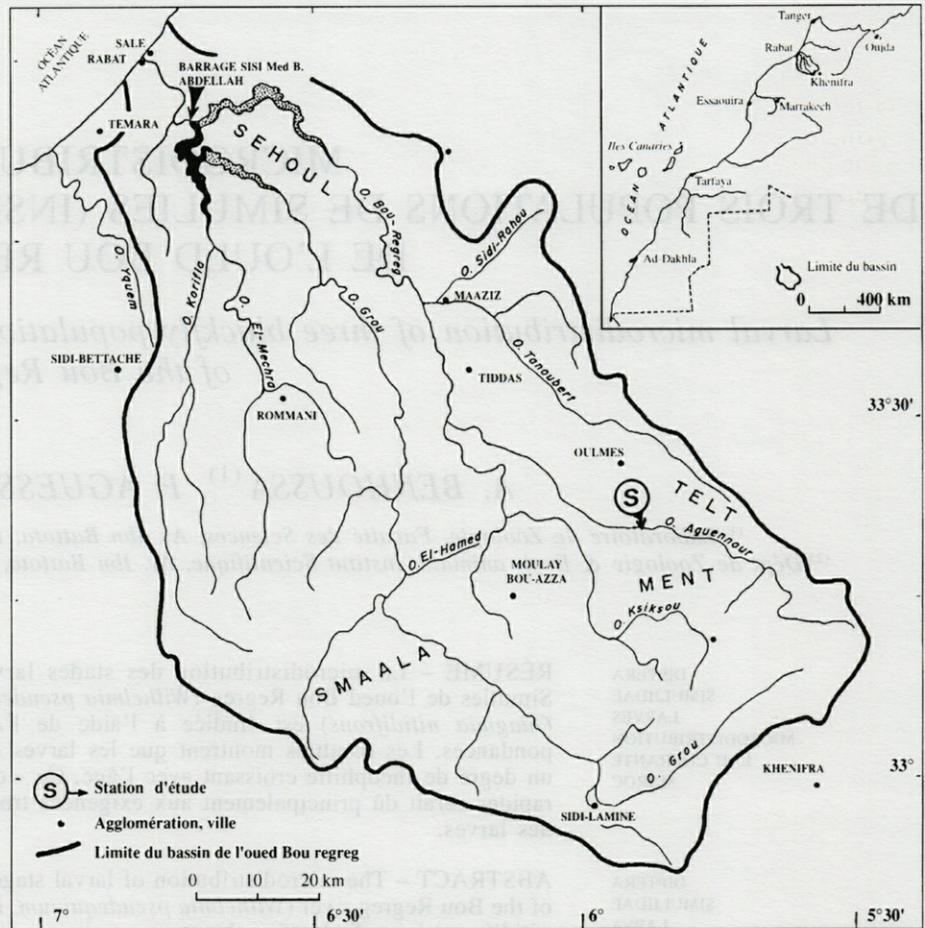


Fig. 1. – Localisation de la station d'étude (S).

location of the study site (S).

Le fond du cours d'eau présente un substrat grossier, constitué principalement de blocs et de galets. Le régime hydrologique saisonnier est très contrasté, avec des débits variant entre 0,5 m<sup>3</sup>/s et 1,2 m<sup>3</sup>/s. La température diurne maximale de l'eau de cette station est voisine de 8 °C en décembre et de 28 °C en juin-juillet, avec des écarts journaliers variant entre 1 °C (hiver) et 10 °C (été). Le milieu est généralement sursaturé en oxygène (10 à 13 mg/l) et son pH est voisin de 7,6.

Pour plus de détails sur les variations temporelles des composantes mésologiques de la station, voir Benhoussa *et al.* (1988).

## MÉTHODES

La station d'étude a été prospectée une fois par mois durant l'année 1985. Au cours de chaque campagne, nous avons effectué 12 prélèvements de faune benthique, à l'aide d'un filet de type « Surber » de surface d'échantillonnage de l'ordre de 250 cm<sup>2</sup>. A l'endroit même de chaque prélèvement, quatre composantes abiotiques ont été mesurées : la profondeur, la vitesse du courant à

5 cm du fond (à l'aide d'un courantomètre à hélices « Ott »), les teneurs en oxygène dissous (par un oxymètre « Hydrobios ») et la matière organique (oxydabilité à froid par le permanganate de potassium).

L'étude de la microrépartition des larves de *Simulies* a été réalisée à l'aide de l'analyse factorielle des correspondances (A.F.C.). Cette méthode mesure les degrés de similitude entre les échantillons larvaires d'une part, et entre les profils d'abondance des stades larvaires des espèces considérées, d'autre part. Les structures obtenues dans le plan F1-F2 de l'A.F.C. donnent une image approchée de la mosaïque des biotopes et de la microrépartition qu'elle engendre au sein des populations. La recherche d'une explication de ces similitudes se fait alors, *a posteriori*, par la projection des valeurs respectives des différents paramètres mésologiques sur le nuage des « relevés » dans le plan F1-F2.

La matrice traitée est un tableau binaire de « i » lignes (relevés) et « j » colonnes (stades larvaires). L'élément général « nij » correspond à la densité brute (par 250 cm<sup>2</sup>) des larves du stade « j » dans le relevé « i ».

## RÉSULTATS

La faune simuliidienne de la station est composée principalement de trois espèces appartenant à la faune paléarctique ; il s'agit de *Wilhelmia pseudequinum*, *Odagmia nitidifrons* et *Eusimulium latinum*.

Une quatrième espèce, *W. sergenti*, non considérée dans cette étude, n'a été récoltée qu'accidentellement (2 larves et 1 nymphe) dans nos échantillons du mois d'avril. Il s'agit fort probablement d'individus ayant dérivé d'un secteur plus en amont.

*W. pseudequinum* montre la plus longue période de présence, avec trois générations par an et un effectif dépassant généralement 60 % de celui de toutes les larves de Simulies.

*O. nitidifrons* colonise la station de décembre à juin et développe deux générations par an, mais sa densité ne dépasse jamais 10 % de celle du peuplement simuliidien.

*E. latinum* ne développe qu'une seule génération, en automne, mais avec un effectif relativement important. Cette espèce et *O. nitidifrons* s'excluent donc dans le temps.

Un premier traitement de la matrice des données a révélé une organisation où le « temps » prédomine largement sur les facteurs de microrépartition. Aussi, afin d'éliminer l'influence des fluctuations temporelles, avons-nous scindé cette matrice (Tabl. I) en 3 tableaux (traités séparément) correspondant à 3 saisons. Le découpage retenu coïncide avec les périodes de développement des 3 générations de l'espèce la plus représentée (*Wilhelmia pseudequinum*). Par ailleurs, la première période est la seule où *E. latinum* est présente.

Le traitement de chacune des trois matrices des données par l'A.F.C. fournit des résultats facilement interprétables, avec des gradients bien nets. Le premier plan factoriel (F1-F2) exprime 50 % de l'information globale (Fig. 2) de chaque analyse.

— En automne (Fig. 2a), les relevés s'organisent en 3 groupes : dans le premier prédominent les larvules de *W. pseudequinum* et les larves du troisième stade de *E. latinum*, le second est caractérisé par une abondance des larves des stades 1 et 2 de *E. latinum* ; dans le troisième groupe dominant les stades âgés des deux espèces.

— En hiver (Fig. 2b), les prélèvements se scindent en 2 groupes opposés suivant l'axe F1 : l'un (H1) correspond aux relevés composés en majeure partie de jeunes larvules de *W. pseudequinum* et de *O. nitidifrons*, l'autre (H2) aux relevés où abondent les larves âgées des deux espèces.

— Au printemps (Fig. 2c), la distribution des relevés a la forme d'un « V », témoignant d'un net gradient suivant l'axe F1. Les deux extrémités de ce gradient sont occupées par les relevés contenant respectivement les jeunes stades larvaires des deux espèces (groupe P1) et les stades âgés de *W. pseudequinum* (groupe P3). Au centre, se regroupent des relevés où dominent les larves du stade 4 de *W. pseudequinum* et celles du stade 5 de *O. nitidifrons*.

## FACTEURS DE MICRODISTRIBUTION

Pour comprendre le déterminisme de ces groupements, nous avons projeté sur le plan F1-F2 (relevés), les modalités de certains facteurs susceptibles de jouer un rôle dans la microrépartition. Une simple superposition de la distribution des valeurs des composantes mésologiques à celle des stades larvaires permet de déceler, si elles existent, d'éventuelles corrélations entre les deux types de distributions.

### Vitesse du courant

Pour les 3 périodes d'étude, les valeurs de ce facteur s'organisent selon un gradient le long de l'axe F1 (Fig. 3). Une confrontation de ces figures à celles de la distribution des différents stades préimaginaux des Simulies montre que les larvules des 3 espèces se cantonnent dans des endroits à courant modéré dont la vitesse dépasse rarement 40 cm/s, alors que les larves âgées (stades 4, 5 et 6) affectionnent des sites à courant fort avec des vitesses souvent supérieures à 100 cm/s.

### Profondeur

La projection des modalités de ce paramètre sur le plan factoriel F1-F2 montre un gradient inverse de celui de la vitesse du courant, puisque les endroits profonds correspondent généralement à des zones de faible vitesse d'écoulement et vice versa.

### Teneurs en oxygène dissous et en matière organique

La distribution de leurs valeurs ne montre pas de gradient net. Ceci serait dû à leur forte concentration dans l'eau. De plus, la matière organique ne montre pas de variabilité spatiale notable dans le milieu.

		<i>Wilhelmia pseudequinum</i>						<i>Eusimulium latinum</i>					
Dates	Codes	W1	W2	W3	W4	W5	W6	E1	E2	E3	E4	E5	E6
	OC1	1						1					
	OC2							6					
07	OC3		10	73	3			28	51	11			
	OC4				32	12			2	26	14		
o	OC5					22	6					33	27
c	OC6	2	35	15				19	52				
t	OC7	29						10	35				
o	OC8	3	37					11	33				
b	OC9	13	3					15	1				
r	OC10							10					
e	OC11				90	1		6	14	77			
	OC12		8					10					
	NO1	6						2	3	8			
15	NO2	12						3	7	43			
	NO3	49						3	4	10			
n	NO4	4						1	3	12		11	
o	NO5	6											
v	NO6		49	195	291	231	459		8	42	263	291	200
e	NO7				2	100	169					20	93
m	NO8			10								2	
b	NO9	337	139	8	10			8	10	26	43	61	
r	NO10	20						4	20				
e	NO11	23	20		87	2	145	1	22	8	126	13	
	NO12							6					

		<i>Wilhelmia pseudequinum</i>						<i>Odagnia nitidifrons</i>					
Dates	Codes	W1	W2	W3	W4	W5	W6	O1	O2	O3	O4	O5	O6
	DE1												
17	DE2		6										
	DE3		23	15					15	12			
d	DE4		70	21					3	21	3	4	
é	DE5		52	23	23	1	1			2			
c	DE6		33	75	71				14	13	7		
e	DE7									6			
m	DE8		18	20	41	31	21		2	12	14		
b	DE9		32	51	20				9	14	11	3	
r	DE10		4	6						6	4		
e	DE11		1	13	10	25	10		8	11			
	DE12		5	4					3	4	3		
	JA1												
27	JA2												
	JA3		7	80	93				11	20	11	9	
j	JA4				2	10			13	12	6		
a	JA5		6	9	31	49	15	14	6	7	10	1	
n	JA6			1	1	33	19		3	6	17	13	
v	JA7		3							1	2	3	2
i	JA8			4	5	11				1	5	4	2
e	JA9		3	1	3	19	2			2	13	2	
r	JA10												
	JA11		8	6	90				8	18	12		
	JA12		1	5					3	17	3	1	
	FE1												
15	FE2												
	FE3					10						1	6
	FE4					10	37						30
f	FE5					20	2			4	2	1	
é	FE6			2									
v	FE7					41	133	25				14	16
r	FE8					4	22						4
i	FE9					2	8				1	1	
e	FE10						15	13				7	
r	FE11						21	18			1	5	
	FE12			1							1		
	MR1												
	MR2		2	3	2							2	
	MR3						6						
18	MR4			2						1			
	MR5						31	81			4		
m	MR6					1			6	5			
a	MR7					18	23	44		1			
r	MR8					32	2	2	1	9			
s	MR9					10				3			
	MR10					2	12						
	MR11		12	1						3			
	MR12		3	1									

		<i>Wilhelmia pseudequinum</i>						<i>Odagnia nitidifrons</i>					
Dates	Codes	W1	W2	W3	W4	W5	W6	O1	O2	O3	O4	O5	O6
	AV1												
	AV2												
	AV3		3	21								6	
20	AV4	71	220		21	21						10	2
	AV5	29	50	30		6						15	9
a	AV6	6	3										
v	AV7												
r	AV8	35	18									1	2
i	AV9											1	2
1	AV10												
	AV11	72	100	31								1	12
	AV12	4	22	2									6
	MA1				5	5							6
	MA2		2	1									
	MA3				5	1							7
7	MA4												
	MA5			5								1	3
m	MA6				4								2
a	MA7			4								2	3
i	MA8												
	MA9												
	MA10					3						5	
	MA11		1	3								13	10
	MA12		3										
	MI1												
	MI2												
	MI3			2	1	4						1	4
30	MI4					54	18						9
	MI5											3	
m	MI6			6								6	4
a	MI7												
i	MI8												
	MI9												
	MI10				41	25						21	2
	MI11			8									
	MI12			17									
	JN1												
	JN2												
	JN3						2						
17	JN4											3	6
	JN5		2	1	14	59	110						7
j	JN6					11	21					1	3
u	JN7												
i	JN8	73	30	44	64	90	12						
n	JN9												
	JN10	16										24	2
	JN11					26	92						
	JN12												

Tabl. I. – Matrices des données traitées par l'A.F.C.  
Data matrix treated with correspondences analysis.

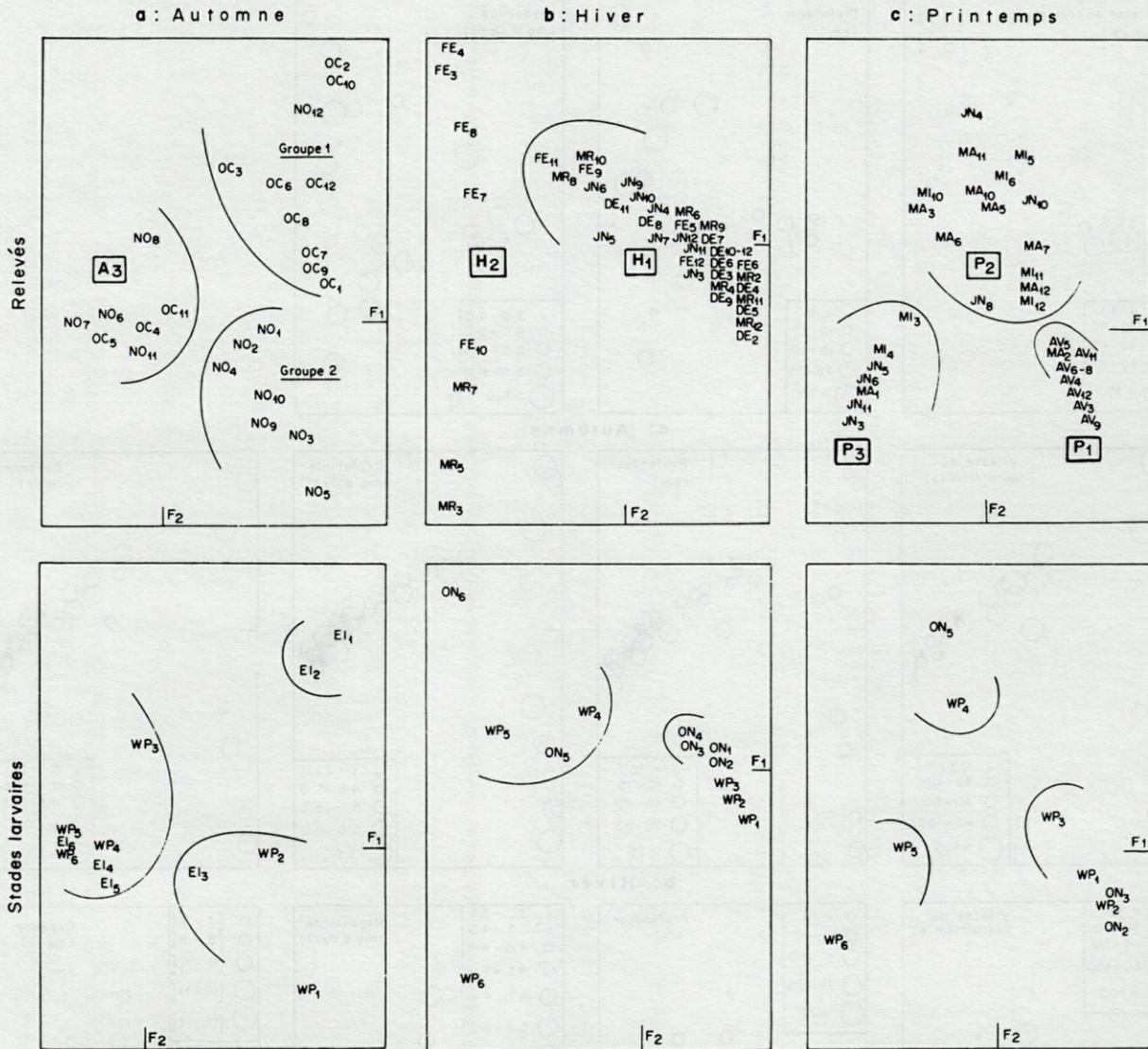


Fig. 2. – Distribution des relevés saisonniers et des stades larvaires de simuliés dans le plan  $F_1$ - $F_2$  de l'A.F.C. (voir correspondances des codes sur le tableau I).

*Distribution of the seasonal samples and the larval stages of Simuliids in the  $F_1$ - $F_2$  plan of the correspondences analysis (see codes significance in Table I).*

## DISCUSSION

La microdistribution des Simulies a fait l'objet de plusieurs travaux (notamment ceux de Ulfs-trand, 1967 ; Décamps *et al.*, 1975 ; Lapchin, 1977 ; Lapchin et Roux, 1977 ; Ross et Merritt, 1978 ; Colbo, 1979 ; Colbo *et al.*, 1979) qui ont montré l'existence de préférences spécifiques vis-à-vis de certains facteurs abiotiques, en particulier la vitesse du courant, le substrat, l'oxygène dissous et la matière organique en suspension.

Dans notre cas, vu la forte concentration des facteurs alimentaires (oxygène et matière organique) et la faible variabilité spatiale de la granu-

lométrie et de la nature du substrat, la vitesse du courant joue le rôle déterminant dans la microrépartition des larves de Simulies.

Les larves des 3 espèces ont un degré de rhéophilie croissant avec l'âge. Les premiers stades larvaires se rencontrent au niveau des sites de faible vitesse, là où les femelles de Simulies déposent normalement leurs pontes ; un courant trop fort les entraînerait par action purement mécanique. Les larves âgées (stades 4, 5 et 6) s'observent au niveau des courants rapides. Une « migration » de larves vers les fortes vitesses a donc lieu. Les exigences trophiques des larves croissent avec la taille et les courants rapides leur permettent de filtrer un volume d'eau plus important et de dis-

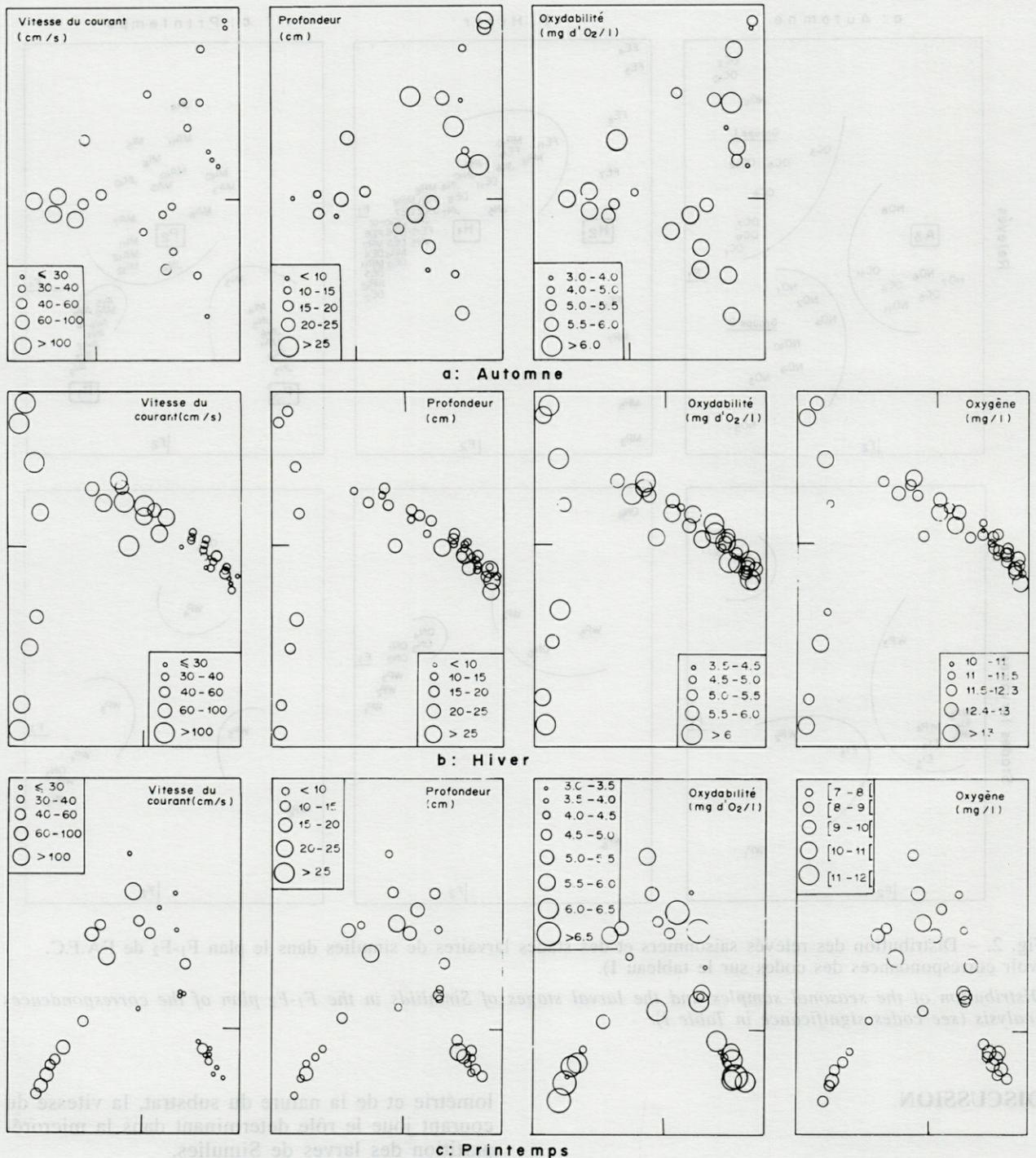


Fig. 3. - Projection des modalités des paramètres abiotiques sur le plan F<sub>1</sub>-F<sub>2</sub> (relevés) de l'A.F.C.

Projection of the values of abiotic parameters on the F<sub>1</sub>-F<sub>2</sub> plan (samples) of the correspondences analysis.

poser à la fois de grandes quantités de matière organique et d'oxygène dissous.

Par ailleurs, la présence des larves les plus âgées de *W. pseudequinum* et de *O. nitidifrons* se fait avec un léger décalage dans le temps, aussi bien en hiver qu'au printemps.

Entre les populations automnales de *W. pseudequinum* et celle de *E. latinum*, ce sont plutôt les stades jeunes qui montrent un tel décalage dans le temps, ceux de *E. latinum* étant plus précoces, alors que les larves âgées se mélangent dans les mêmes habitats.

## BIBLIOGRAPHIE

- BENHOUSSA A., M. DAKKI, M.A. EL AGBANI et A. QNINBA, 1988. Dynamique et cycle biologique de quelques populations simuliennes (Diptera, Simuliidae) du Bou Regreg (Plateau Central marocain). *Bull. Inst. Sci.*, Rabat **12** : 157-165.
- COLBO M.H., 1978. Distribution of winter-developing Simuliidae (Diptera) in eastern Newfoundland. *Can. J. Zool.* **57** : 2143-2152.
- COLBO M.H. et G.N. PORTER, 1979. Effects of food supply on the life history of Simuliidae (Diptera). *Can. J. Zool.* **57** : 301-306.
- DAKKI M., 1987. Ecosystèmes d'eau courante du haut Sebou (Moyen Atlas) : études typologiques et analyses écologique et biogéographique des principaux peuplements entomologiques. *Trav. Inst. Sci.*, Rabat, sér. Zool. n° **42**, 1-99.
- DECAMPS H., G. LARROUY et D. TRIVELLATO, 1975. Approche hydrodynamique de la microdistribution d'invertébrés benthiques en eau courante. *Annls Limnol.* **11**(1) : 79-100.
- GIUDICELLI J., M. DAKKI et A. DIA, 1985. Caractéristiques abiotiques et hydrobiologiques des eaux courantes méditerranéennes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **22** : 2094-2101.
- LAPCHIN N., 1977. Microrépartition des invertébrés benthiques dans deux ruisseaux à Salmonidés de Bretagne. *Ann. Hydrobiol.* **8**(3) : 319-332.
- LAPCHIN L. et C. ROUX, 1977. Utilisation de l'analyse des correspondances pour l'étude de la répartition des invertébrés benthiques dans deux ruisseaux à Salmonidés de Bretagne. *Ann. Hydrobiol.* **8** (3) : 333-354.
- QNINBA A, M.A. EL AGBANI, M. DAKKI et A. BENHOUSSA, 1988. Evolution saisonnière de quelques peuplements d'invertébrés benthiques de l'oued Bou Regreg (Maroc). *Bull. Inst. Sci.*, Rabat **12** : 149-156.
- ROSS D.H. et R.W. MERRITT, 1978. The larval instars and population dynamics of five species of blackflies (Diptera, Simuliidae) and their responses to selected environmental factors. *Can. J. Zool.* **56** (8) : 1633-1642.
- ULFSTRAND S., 1967. Microdistribution of benthic species (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera : Simuliidae) in Lapland streams. *Oikos.* **18** : 293 - 310.

Reçu le 14 octobre 1991 ; received October 14, 1991  
Accepté le 16 octobre 1992 ; accepted October 16, 1992



## VIE ET MILIEU : Volume 43

### TABLE DES MATIÈRES – TABLE OF CONTENTS

R. AMBROGI, P. FONTANA, P. RICCOBENE. Population dynamics and secondary production of the spionid Polychaete <i>Prionospio caspersi</i> in front of the Po River Delta.....	165
R.S.K. BARNES. Life-History strategies in contrasting populations of the coastal gastropod <i>Hydrobia</i> . III. Lagoonal versus intertidal-marine <i>H. neglecta</i> .....	73
D. BELGHYTI, P. AGUESSE, C. GABRION. Ethologie alimentaire de <i>Citharus linguatula</i> et <i>Dicologlossa cuneata</i> sur les Côtes Atlantiques du Maroc <i>Feeding ethology of Citharus linguatula and Dicologlossa cuneata of the Moroccan Atlantic area</i> .....	95
A. BENHOUSSA, P. AGUESSE, M. DAKKI. Microdistribution larvaire de trois populations de Simulies (Insecta, Diptera) de l'Oued Bou Regreg (Maroc) <i>Larval microdistribution of three blackfly populations (Insecta, Diptera) of the Bou Regreg river (Morocco)</i> .....	247
A. CAMPOS, E. CARBONELL, C. RODRIGUEZ-BABIO. <i>Cucullanus carbonelli</i> n. sp. (nematoda, cucullanidae) parasite du Poisson Labridé <i>Symphodus tinca</i> <i>Cucullanus carbonelli n. sp. (nematoda, cucullanidae) parasite of the labrid fish Symphodus tinca</i> .....	255
A. CARON, M. OLIVIER, G. DESROSIERS, E. HUDIER, S. COTE, V. KOUTITONSKY, G. MIRON, C. RETIERE. Distribution spatiale d'une espèce benthique épitoque en zone intertidale : rôle de l'hydrodynamisme ? <i>Spatial distribution of an epitokous nereid species in intertidal estuarine : role of the hydrodynamic processes ?</i> .....	85
G. D'ONGHIA, A. TURSI, A. MATARRESE, P. PANETTA. Some aspects of the Biology of <i>Bathypolypus sponsalis</i> (Mollusca, Cephalopoda) in the North Aegean (Eastern Mediterranean Sea).....	161
S.M. GUARINO, C. GAMBARDELLA, M. de NICOLA. Biology and population dynamics of <i>Idotea baltica</i> (Crustacea, Isopoda) in the Gulf of Naples, the Tyrrhenian sea.....	125
J.-F. HAMEL, A. MERCIER. Behavioural response of northern basket star <i>Gorgonocephalus arcticus</i> to mechanical stimulations.....	197
F. LAFARGUE, A.A. RAMOS-ESPLA, V. BUENCUERPO, E. VAZQUEZ. <i>Trididemnum pedunculatum</i> n. sp. (Ascidie Aplousobranche) de la Rive Espagnole du Déroit de Gibraltar <i>Trididemnum pedunculatum n. sp. (Ascidacea, Aplousobranchia) from the Spanish side of the Gibraltar Strait</i> .....	53
Y. LAGADEUC, C. RETIERE. Identification et développements des larves de <i>Pectinaria koreni</i> (Malmgren) (Annélide Polychète) de la baie de Seine (Manche) <i>Identification and larval development of Pectinaria koreni (Malmgren) (Annelida polychaeta) in the bay of Seine (English Channel)</i> .....	217
B. MANTOVANI, V. SCALI. Genetic characterization of <i>Bacillus grandii maretimi</i> (n. subsp.) (Insecta phasmatodea) in relation to its ecology.....	241
J.C. MARQUES, L.B. RODRIGUES, A.J.A. NOGUEIRA. Intertidal macrobenthic communities structure in the Mondego Estuary (Western Portugal) : reference situation.....	177

M. OLIVIER, G. DESROSIERS, C. RETIERE, J.C. BRETHERS. Variations spatio-temporelles de l'alimentation du Polychète <i>Nereis virens</i> en zone intertidale (estuaire maritime du Saint-Laurent, Québec) <i>Spatio-temporal feeding variations on a estuarine polychaete, Nereis virens (lower St Lawrence estuary, Quebec)</i> .....	1
S. PETIT, F. BUREL. Movements of <i>Abax ater</i> (Col. Carabidae) : do forest species survive in hedgerow networks ? .....	119
F. PLEIJEL, A.S.Y. MACKIE. <i>Nereiphylla pusilla</i> (Polychaeta, Phyllodocidae) rediscovered and redescribed from Sicily .....	155
J.-P. QUIGNARD, A. RAIBAUT. Ichthyofaune de la Côte Languedocienne (Golfe du Lion) modifications faunistiques et démographiques <i>Ichthyofauna of the languedocian coast (gulf of Lion) : faunistic and demographic modifications</i> .....	191
J. RITA, T. SEBASTIA. Structure et écologie des marécages et des tourbières du Massif du Carlit <i>Structure and ecology of the bogs and mires from the Carlit massif</i> .....	231
J. ROCHE. The use of historical data in the ecological zonation of rivers : the case of the « Tern Zone » .....	27
B. ROGULJ, Dan L. DANIELOPOL. Three new <i>Mixtacandona</i> (Ostracoda) species from Croatia, Austria and France .....	145
M.-R. ROUX, F. SENTENAC, P. WEYDERT, C. DEGIOVANNI. Impacts des actions anthropiques sur l'évolution à long terme des fonds de l'étang de Berre (Sud-Est de la France) <i>Impacts of anthropic actions on the evolution of the Berre coastal pond sediments (south eastern France)</i> .....	205
A. SOMASCHINI, M.F. GRAVINA. First report of Questidae (Annelida, Polychaeta) in Mediterranean sea : <i>Questa caudicirra</i> Hartman .....	59
M. TAVARES. Description préliminaire de quatre nouveaux genres et trois nouvelles espèces de Cyclodorippoidea américains (Crustacea, Decapoda, Brachyura) <i>Preliminary descriptions of four new genera and three new species of Cyclodorippoidea from the Americas (Crustacea, Decapoda, Brachyura)</i> .....	137
F. TINTI. Morphological, genetic and chromosomal characterization of Corsican and Spanish <i>Bacillus rossius</i> (Insecta Phasmatodea) .....	109
E.J. TIZADO, A. TINAUT, J.M. NIETO NAFRIA. Relationships between ants and aphids in the Province of Leon (Spain) ( <i>Hym. : Formicidae ; Hom : Aphididae</i> ) .....	63
C. TOLOMIO. Courants de marée et communautés phytoplanctoniques du canale delle Trezze (lagune de Venise) <i>Tide streams and phytoplanktonic communities of the canale delle Trezze (Lagoon of Venice)</i> .....	13
L. TRABAUD. Reconstitution après incendie de communautés ligneuses des Albères (Pyrénées-Orientales Françaises) <i>Post-fire recovery of some woody communities in the Albères (Eastern French Pyrénées)</i> ..	43
E. VAZQUEZ. <i>Diplosoma lafargueae</i> n. sp., nouvelle espèce de Didemnidae (Ascidies composées) des Côtes atlantiques ibériques <i>Diplosoma lafargueae n. sp., a new species of the Didemnidae family (compound ascidians) in the Iberian Atlantic coast</i> .....	173

Les référés suivants ont examiné les manuscrits publiés dans le tome 43. La rédaction leur exprime sa reconnaissance pour leurs analyses critiques :

The following persons have reviewed manuscripts published in volume 43. Their constructive comments have been valuable for the authors and are greatly appreciated by the editorial board :

C. Amoros, Villeurbanne ; C. André, Halifax ; M. Bachelet, Arcachon ; A. Baudière, Toulouse ; M. Bhaud, Banyuls-sur-Mer ; S. Boletzky, Banyuls-sur-Mer ; P. Bouchet, Paris ; G.A. Boxshall, London ; J. Bruslé, Perpignan ; R. Bues, Montfavet ; H. Chamley, Villeneuve d'Ascq ; N. Coineau, Banyuls-sur-Mer ; A. Crosnier, Paris ; P.J. Den Boer, Wijster ; J.E. Eckman, Halifax ; L. Fahrig, Ottawa Ontario ; R. Fons, Banyuls-sur-Mer ; R.N. Gibson, Oban Argyll ; M. Glémarec, Brest ; H. Got, Perpignan ; D.J. Grove, North-Wales ; D. Guinot, Paris ; J. Hylleberg, Arhus ; F. Lafargue, Banyuls-sur-Mer ; G. Larrouy, Toulouse ; L. Laubier, Bruxelles ; R. Libois, Liège ; C. Magnhagen, Uppsala ; J. Mathieu, Villeurbanne ; S.P.J. Menken, Amsterdam ; P. Du Merle, Avignon ; F. Monniot, Paris ; P.J.W. Olive, Tyne and Wear ; E. Pattee, Villeurbanne ; A.J. Petter, Paris ; R. Prodon, Banyuls-sur-Mer ; J.-P. Quignard, Montpellier ; C. Riaux-Gobin, Banyuls-sur-Mer ; M.-C. Saint Girons, Nort sur Erdre ; H. Salemaa, Helsinki ; H.R. Siegismund, Horsholm ; J.H. Sudd, North Newbald ; J.H.G. Verhagen, Wageningen ; W. Westheide, Osnabrück.

Les révisés suivants ont examiné les manuscrits publiés dans le tome 43. La rédaction leur exprime sa reconnaissance pour leurs analyses critiques :

The following persons have reviewed manuscripts published in volume 43. Their constructive comments have been valuable for the authors and are greatly appreciated by the editorial board :

C. Amorós, Villeneuve ; C. André, Halifax ; M. Bachellet, Arcachon ; A. Baudouin, Toulouse ; M. Baud, Banyuls-sur-Mer ; S. Bolotzky, Banyuls-sur-Mer ; P. Bouchet, Paris ; G.A. Boxshall, London ; J. Brule, Perpignan ; R. Bues, Montlavet ; H. Chamley, Villeneuve d'Ascq ; N. Cozmau, Banyuls-sur-Mer ; A. Crosnier, Paris ; P.L. Den Boer, Wijster ; J.E. Eekman, Halifax ; L. Fabrig, Ottawa Ontario ; R. Forns, Banyuls-sur-Mer ; R.N. Gibson, Olan Aigyll ; M. Gökman, Brest ; H. Gor, Perpignan ; D.J. Grove, North-Wales ; D. Guinot, Paris ; J. Hylleberg, Århus ; F. Lataste, Banyuls-sur-Mer ; G. Laroque, Toulouse ; L. Laubier, Bruchelles ; R. Libois, Liège ; C. Madsen, Uppsala ; I. Manninen, Villeneuve ; S.P.I. Merksan, Amsterdam ; R. Du Merle, Avignon ; F. Moennet, Paris ; P.J. W. Olive, Tyn and West ; E. Pauter, Villeneuve ; A.J. Potter, Paris ; R. Prodon, Banyuls-sur-Mer ; J.-P. Quignard, Montpelier ; C. Rioux-Gobin, Banyuls-sur-Mer ; M.-C. Saint-Giron, Nott sur Lédre ; H. Salonen, Helsinki ; H.R. Siegemund, Holsbom ; J.H. Sudd, North Newbold ; J.H.G. Vechagen, Wageningen ; W. Westheide, Osnabrück.

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<sup>er</sup> de l'article 40).

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

Printed in France

Dépôt légal : 1<sup>er</sup> trimestre 1992

Commission paritaire n° 22217

Imprimerie Louis-Jean, 05002 GAP cedex — Dépôt légal 972 — Décembre 1993

## INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

### TEXTE

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne sur le recto seulement des feuilles numérotées (ne pas excéder 20 pages) sont présentés en trois jeux complets, sous leur forme définitive.

Le titre du manuscrit doit être le plus court possible; il est suivi du prénom et du nom de l'auteur (ou de chacun des auteurs) ainsi que de l'adresse (ou des adresses) du Laboratoire dans lequel a été effectué le travail.

Chaque manuscrit comportera :

- un résumé en français de 15 lignes maximum figurant en début d'article, suivi de sa traduction en anglais,
- des mots clés français et anglais (6 au maximum) permettant un traitement rapide par les revues analytiques,
- un titre abrégé pour haut de page (60 signes et espaces au plus),
- la traduction anglaise du titre de l'article,
- une liste hors-texte des légendes des illustrations et leur traduction en anglais,
- une liste hors-texte des légendes des tableaux numérotés en chiffres romains et traduits en anglais.

Les noms scientifiques (genres, espèces, sous-espèces) figurent en italiques ou soulignés d'un seul trait.

Les références bibliographiques des auteurs cités dans le texte sont regroupées à la fin du manuscrit dans l'ordre alphabétique des noms d'auteurs; elles doivent être conformes aux modèles suivants :

GRIFFITHS C.L. and J.A. KING, 1979. Some relationships between size, food availability and energy balance in the Ribbed Mussel *Aulacomya ater*. *Mar. Biol.*, **51** (2) : 141-150.

EAGLE R.A. and P.A. HARDIMAN, 1977. Some observations on the relative Abundance of species in a benthic community. In *Biology of Benthic Organisms*. Edited by B.F. Keegan, P.O. Ceidigh and P.J.S. Boaden, Pergamon Press, Oxford-New York, 197-208.

Le titre des périodiques doit être abrégé d'après les règles internationales (World list of Scientific Periodicals).

Les notes infrapaginales et les remerciements seront aussi brefs que possible.

### ILLUSTRATIONS

Les figures au trait doivent être exécutées à l'encre de chine sur papier calque assez fort, bristol, carte à gratter, papier millimétré bleu. Il est exigé des lettres et chiffres «transfert» par caractères autocollants pour le lettrage et la numérotation, dont la taille tient compte de la réduction à supporter. Les figures sont regroupées au maximum en planches dont la justification pleine page est  $17 \times 24,35$  cm une fois réduites (penser à retrancher la légende de ces dimensions); largeur d'une colonne : 8,1 cm. Méthode des «rectangles homologues» pour la réduction : tracer les diagonales d'un rectangle de  $17/24,35$  cm, les prolonger; tout rectangle admettant ces prolongements comme diagonales correspondra à la justification après réduction. Indiquer le numéro d'ordre des figures en chiffres arabes et le nom de l'auteur au crayon bleu au recto ou au dos. Ne pas inscrire de légende sur les illustrations.

Regrouper les similis (photographies, lavis...) en planches. Employer une échelle graphique qui sera réduite avec la figure, et un lettrage par transfert. Tableaux et planches similis sont numérotés de I à N en chiffres romains. Limiter le nombre des tableaux et ne retenir que ceux qui sont indispensables à la compréhension du travail.

La revue publie gratuitement 2 planches au trait pleine page et 1 seule planche en simili; les illustrations supplémentaires ou en couleurs sont facturées aux auteurs.

### ÉPREUVES ET TIRÉS À PART

Un jeu d'épreuves accompagné du manuscrit est envoyé à l'auteur qui doit retourner l'ensemble après correction et indication de la place des illustrations dans le texte, dans un délai maximum de 15 jours.

Les tirages à part, 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. As far as possible, figures should be grouped in plates of  $17 \times 24,35$  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.

Reprints can be ordered by using the form enclosed with the galley-proofs.

# VIE ET MILIEU, 1993, 43 (4)

## *Life and Environment*

### SOMMAIRE – SUMMARY

Ichthyofaune de la Côte Languedocienne (Golfe du Lion). Modifications faunistiques et démographiques <i>Ichthyofauna of the languedocian coast (gulf of Lion). Faunistic and Demographic modifications</i>	J.-P. QUIGNARD, A. RAIBAUT	191
Behavioural response of northern basket star <i>Gorgonocephalus arcticus</i> to mechanical stimulations	J.F. HAMEL, A. MERCIER	197
Impacts des actions anthropiques sur l'évolution à long terme des fonds de l'étang de Berre (Sud-Est de la France) <i>Impacts of anthropic actions on the evolution of the Berre coastal pond sediments (south eastern France)</i>	M.-R. ROUX, F. SENTENAC, P. WEYDERT, C. DEGIOVANNI	205
Identification et développement des larves de <i>Pectinaria koreni</i> (Malmgren) (Annélide Polychète) de la baie de Seine (Manche) <i>Identification and larval development of Pectinaria koreni (Malmgren) (Annelida polychaeta) in the bay of Seine (English Channel)</i>	Y. LAGADEUC, C. RETIERE	217
<i>Cucullanus carbonelli</i> n. sp. (Nematoda, Cucullanidae) parasite du Poisson Labridé <i>Symphodus tinca</i> <i>Cucullanus carbonelli</i> n. sp. (Nematoda, Cucullanidae) parasite of the labrid fish <i>Symphodus tinca</i>	A. CAMPOS, E. CARBONELL, C. RODRIGUEZ-BABIO	225
Structure et écologie des marécages et des tourbières du Massif du Carlit <i>Structure and ecology of the bogs and mires from the Carlit massif</i>	J. RITA, T. SEBASTIA	231
Genetic characterization of <i>Bacillus grandii maretimi</i> (n. subsp.) (Insecta Phasmatodea) in relation to its ecology.	B. MANTOVANI, V. SCALI	241
Microdistribution larvaire de trois populations de Simulies (Insecta, Diptera) de l'Oued Bou Regreg (Maroc) <i>Larval microdistribution of three blackfly populations (Insecta, Diptera) of the Bou Regreg river (Morocco)</i>	A. BENHOUSA, P. AGUESSE, M. DAKKI	247
Table des matières du tome 43/ <i>Table of contents</i>		255