

ISSN 0240-8759

# Vie et Milieu

*Life and Environment*

Vol. 44 n° 2 – Juin 1994

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 de l'Association Naturalia et Biologia  
et du Conseil Général des Pyrénées-Orientales

---

#### ABONNEMENTS/SUBSCRIPTIONS 1994

Un an (4 numéros) / *Annual subscription (4 issues)*.....  
Adresser le paiement à l'ordre de / *Address payment to the order of :*

FRANCE  
660 F

AUTRES PAYS  
870 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

# THE MICRODISTRIBUTION OF CORAL SAND MEIOFAUNA AFFECTED BY WATER CURRENTS

I. GAMENICK and O. GIERE

Zoologisches Institut and Zoologisches Museum, Universität Hamburg,  
Martin-Luther-King-Platz 3, D-20146 Hamburg, Germany

CORAL SAND  
FLUME EXPERIMENT  
HYDRODYNAMICS  
MEIOFAUNA  
INTERSTITIAL FAUNA

**ABSTRACT** – The influence of different flow regimes, caused by coral heads, on the meiofauna distribution has been studied in sublittoral sediments of a Jamaican coral reef. Quantitative sediment cores were sampled and *in situ* flow rates measured by SCUBA diving. Laboratory experiments simulating different flow regimes were conducted in a circulating flume tank. The sediment was coarse grained and well oxygenated. Both field studies and laboratory experiments showed a significantly increased abundance of interstitial meiofauna where flow rates were increased but sediment was not eroded. Where the flow regime caused sediment destabilization and erosion, the abundance of meiofauna decreased significantly. The results indicate that in a coral reef system the distribution pattern of interstitial meiofauna is substantially influenced by the complex and temporally changing water flow regime.

SABLE CORALLIEN  
CANAL HYDRODYNAMIQUE  
HYDRODYNAMIQUE  
MÉIOFAUNE  
FAUNE INTERSTITIELLE

**RÉSUMÉ** – L'effet de régimes de courants différents causés par des bancs de coraux sur la distribution de la méiofaune a été étudié dans les sédiments sublittoraux d'un récif corallien de la Jamaïque. Les prélèvements quantitatifs ont été effectués et la vitesse du courant mesurée *in situ* en plongée. Les expériences ont été réalisées dans un canal hydrodynamique dans lequel l'eau circule à des vitesses différentes. Le sédiment était grossier et bien oxygéné. Les recherches *in situ* ainsi que les expériences au Laboratoire montrent une abondance élevée de la méiofaune interstitielle lorsque la vitesse du courant croît sans perturber le sédiment. Si les courants déstabilisent ou érodent le sédiment, l'abondance de la méiofaune diminue de façon significative. Les résultats indiquent que, dans les systèmes de récifs coralliens, le régime hydrodynamique complexe et variable exerce une grande influence sur la distribution de la méiofaune interstitielle.

## INTRODUCTION

In many coral reef sediments, large singular blocks termed 'coral heads' are found. They are mostly covered with stony corals, soft corals, sponges and different filamentous algae. Hydrodynamically, these coral heads represent isolated roughness elements. When encountered by a steady flow, these structures produce a secondary flow pattern with enhanced currents in their wakes due to the formation of eddies (Eckman *et al.*, 1981). Hence, they create a complicated hydrodynamic pattern of possible relevance for meiofauna distribution.

It is known, that the horizontal and vertical distribution of meiofauna depends on numerous abiotic and biotic factors among which the water regime and grain size composition play a key role (Gray, 1966; Boaden, 1968; Coull, 1970; Rieger

& Ott, 1971; Riedl & Machan, 1972; Fegley, 1987). But only few studies considered the impact of hydrodynamics on the meiofauna from calcareous sands with their granulometric regime differing from that of siliceous sands (Giere, 1993).

During a short stay in a Jamaican coral reef, the senior author had the occasion to investigate the influence of water currents on the abundance and vertical distribution of interstitial meiofauna in subtidal calcareous sediments. An area outside a coral head wake, influenced only by the main stream flow, was investigated for its meiofauna abundance and distribution and compared with an area inside the wake where the flow pattern was modified by the protruding boulder structure. Field studies were supplemented by laboratory experiments using a seawater flow tank with original sediment in order to prove the effect of various water flows on the vertical distribution of meiofauna.

## METHODS

### Study area

The study was carried out by SCUBA diving in the coral reef of Discovery Bay, off the north coast of Jamaica, West Indies, from February to March 1990. The study site was a sand channel on the fore reef area ("Mooring One") with several isolated coral heads in a water depth of 13 m. The coral head chosen (1.5 m diameter) was located in a wide channel, through which passed the main stream flow. The sample location outside the coral head wake, serving as a reference, was always 2 m away from the coral head sampled. Local flow speeds inside and outside the wake were measured one centimeter above the sediment surface with a thermistor flowmeter (LaBarbera & Vogel, 1976). Mean flow speed was determined 0.5 m above the sediment with a conventional electromagnetic flow recorder (S4-meter).

### Granulometry

Core samples were collected at nine dives with a perspex corer (internal diameter 4.2 cm = 13.6 cm<sup>2</sup> area) to 6 cm depth. Due to restricted diving time, at each dive one sediment core inside and one core outside the wake of the coral head were taken for granulometric analysis. After determining the wet weight, the core (80 cm<sup>3</sup>) was dried at 85° for 12 h, weighed again and the water content calculated. By dry sieving the median grain size (Md) was assessed and the sorting coefficient calculated as the "inclusive graphic standard deviation" (Gray, 1981; Giere *et al.*, 1988).

### Meiofauna

At each dive two cores for meiofauna evaluation were taken adjacent to the cores for granulometric analysis, i.e. one core inside and one core outside the wake of the coral head. Each core was subdivided in two 3 cm-sections (volume 40 cm<sup>3</sup> each) for separation of a "surface layer" from a "deeper layer". The living fauna was then extracted by triple decantation through a 63 µm sieve after anaesthesia (7.5 % MgCl<sub>2</sub>). This method is appropriate in coarse sediments where the large sediment particles have a higher sinking rate than meiofauna (Ankar & Elmgren, 1976, Pfannkuche & Thiel, 1988). Sorting and enumeration of the specimens was done in a "Bogorov sorting tray" (Giere, 1993) at 20 × magnification using a dissecting microscope. In this study the meiofauna was classified to higher taxonomic levels only. Interstitial protozoans were not considered.

### Flume experiments

The laboratory experiments were conducted in a circulating flume of natural seawater (LaBarbera & Vogel, 1976; Vogel, 1983) flowing over a bottom compartment which contained natural sediment (Fig. 1). For each experimental series (see below), one stratigraphically undisturbed sediment boxcore (15 × 25 × 7 cm) was carefully collected by SCUBA-diving from the sand channel and brought in the laboratory. Here, the sediment core was positioned in the flume tank so that the sediment surface was flush with the edges of the bottom compartment in the flow tank. After at least 1 h of equilibration time, each experimental series started by exposing the sediment to flow regimes causing no visible sediment movement (flow speed between 2.0 and 30.0 cm·sec<sup>-1</sup>). After an exposure time of 1.5 h, one meiofauna core was taken from the sediment.

Finally, a flow regime causing sediment erosion, was induced by removing the flow straighteners out of the flow tank (flow velocity: 30.0 cm·sec<sup>-1</sup>). The water was checked for suspended animals after installation of a 63 µm-sieve at the end of the flow channel. After an exposure time of 0.5 h, one meiofauna core was taken from the sediment.

In order to keep disturbance and dislocation through the sampling procedure reasonably low, the core samples (4.2 cm<sup>2</sup>) were only pushed down to a depth of 4 cm, but not to the total depth available in the flume system (7 cm, Fig. 1B). The

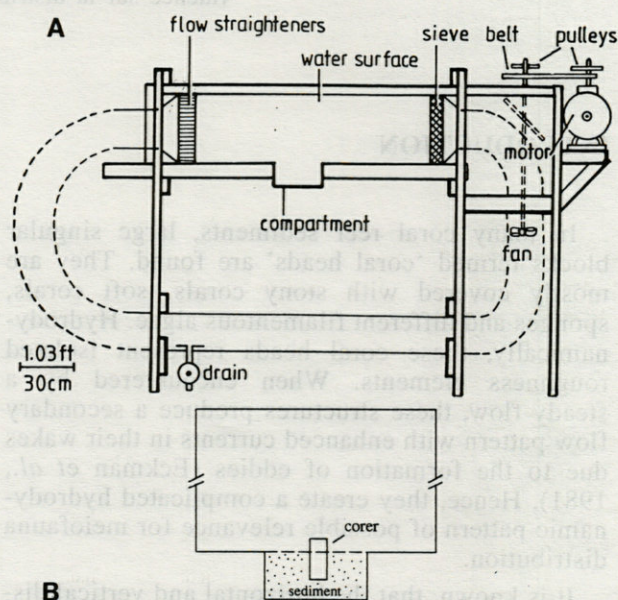


Fig. 1. – Flow tank (after Vogel, 1983; modified): A, side view of the circulating system and B, cross section of the flow tank with corer in sampling position.

cores taken were subdivided into two 2 cm-sections and treated as described above for quantitative fauna analysis. For independent replicates, each flume experiment was repeated four times with newly collected sediment.

### Statistics

Statistical comparisons among the various meiofauna groups were made using a paired t-test (Sokal & Rohlf, 1981): (a) in the field, conditions were compared inside and outside the coral head wake, (b) in the flume, those under non-erosive and erosive currents.

## RESULTS

### Abiotic parameters

#### Flow rates in the field (Table I)

The water flow downstream a coral head was recorded to be often twice as fast as the main general flow in the channel. Seven dives in calm weather had fairly uniform conditions without any visible sediment movement or erosion: While the averaged flow speed in the main channel ( $6 \pm 2 \text{ cm}\cdot\text{sec}^{-1}$ ) and outside the wake of the coral head ( $7 \pm 2 \text{ cm}\cdot\text{sec}^{-1}$ ) were relatively low and similar, it increased to  $14 \pm 3 \text{ cm}\cdot\text{sec}^{-1}$  inside the wake of the coral head. Clearly different flow speeds were recorded from two dives in rough weather. Here, sediment erosion was observed inside the coral head wake and flow speed increased up to  $39.5 \text{ cm}\cdot\text{sec}^{-1}$ .

Table I. – Flow rates ( $\text{cm}\cdot\text{sec}^{-1}$ ) at investigation sites from each sampling. n.d. = not determined, + = visible sediment movement.

WEATHER CONDITION	DATE	MAIN STREAM	INSIDE WAKE	OUTSIDE WAKE
CALM	18.2.90	8,1	16,1	7,8
	21.2.90	5,1	n.d.	n.d.
	24.2.90	4,8	n.d.	n.d.
	06.3.90	3,2	n.d.	n.d.
	19.3.90	6,1	10,4	4,2
	20.3.90	4,6	n.d.	n.d.
	21.3.90	8,2	15,9	7,7
ROUGH	08.3.90	15,6	+ 39,5	12,1
	17.3.90	9,8	+ 28,1	9,3

### Granulometric analysis

At "calm" flow regimes the median particle diameter (MD) both inside and outside the wake was fairly uniform. Its median grain size ( $600 \mu\text{m} \pm 100 \mu\text{m}$  SD) corresponded to "medium" sand, its sorting coefficient (QDI = 0.81-0.85) indicated the sediment to be "moderately sorted". At rough flow conditions causing sediment movement, the sediment inside the coral head wake had changed composition: "coarse" sand (Md =  $1300 \mu\text{m}$ ), "moderately well sorted" (QDI = 0.64). Outside the wake, the sediment remained essentially the same as under "calm" conditions: "medium" sand and moderately sorted (QDI = 0.9). It is interesting to note that after the period of erosive agitation due to rough weather, the sediment structure fairly quickly re-established to values typical for the previous calm weather. This indicates a dynamic but fairly resilient system.

Average water content at all flow regimes was 30 % ( $\pm 1.7$  % SD). Judging from the coloration, the sediment in the sampling cores was fully oxidized throughout.

### Fauna composition

98 % of the meiofauna found in the field sites belonged to 6 main groups: copepods (39.3 %), nematodes (20.4 %), polychaetes (17.2 %), turbellarians (12.6 %), ostracods (7.4 %) and oligochaetes (1.5 %). Other meiofaunal groups that occurred with less than 1 % were halacarids (0.8 %), tardigrades (0.5 %), the hydrozoan *Halammohydra* sp. (0.5 %) and several gastrotrichs (0.2 %). Interstitial protozoans were not considered in this study. These six dominant groups were evaluated for meiofauna abundances inside and outside the wake of the coral head.

### Field samples

The total meiofauna density at each sampling date is shown in Fig. 2. Each column represents one core, therefore no standard deviations are indicated. The somewhat higher overall numbers of meiofauna in mid-March may be referred to a seasonal increase, but this does not alter the general notion that (with one exception on March 19) usually the sediment inside the wake under relatively high, but yet non-erosive flow conditions harboured more meiofauna than that outside the wake. The situation was clearly changed when inside the wake erosive flow conditions prevailed (March 8 and 17): meiofauna numbers became reduced below the level of those outside the wake.

In a more differentiated analysis (Fig. 3) of various meiofauna taxa comparing flow conditions without sediment erosion only, it became visible

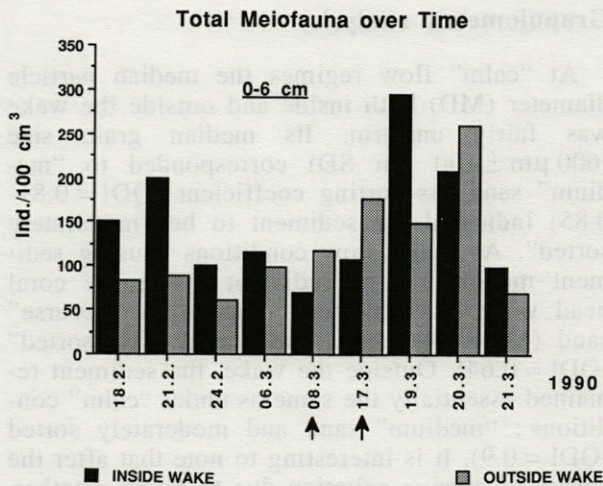


Fig. 2. – Meiofauna density ( $100\text{ cm}^3$ ) per core and sampling date inside and outside the coral head wake in 0-6 cm sediment depth.  $\uparrow$  = visible sediment movement inside the wake.

that the numerical dominance of meiofauna groups under the higher flow rates inside the wake was restricted to the surficial sediments (0-3 cm, Fig. 3 a), but did not refer to the deeper layer (3-6 cm, Fig. 3b). Especially the harpacticoid copepods ( $P < 0.01$ ) and polychaetes ( $P < 0.05$ ) showed a highly significant differentiated pattern, but the overall trend was apparent in all groups.

This distributional pattern is in clear contrast to conditions where turbulent eddies caused a visible sediment movement inside, but not outside the wake (Fig. 4). Now, the surface layer inside the wake contained generally lower meiofauna numbers than under the calmer conditions outside. Especially the abundance of harpacticoid copepods ( $P < 0.1$ ) and nematodes ( $P < 0.05$ ) in the surficial stratum became significantly reduced. Again, at 3-6 cm depth no significant differences between 'inside and outside the wake' were found.

### Flume samples

Fig. 5 summarizes the results of the four flume experiments at different flow conditions comparing the situation at the surface (Fig. 5a) with that in a slightly deeper stratum (Fig. 5b). After flow conditions had increased within 30 min from non-erosive to visible, erosive sediment movement (= no flow straighteners, velocity  $30.0\text{ cm}\cdot\text{sec}^{-1}$ ), in the surface layer nearly all meiofauna groups had lower numbers than before under calmer conditions. This difference was especially marked in harpacticoid copepods ( $P < 0.05$ ) and polychaetes ( $P < 0.1$ , Fisher PLSD = 0.352;  $P < 0.05$ ). In the immediate deeper layer (2-4 cm), no significant changes in abundance could be detected. Here, copepods had

### Field: No visible sediment movement

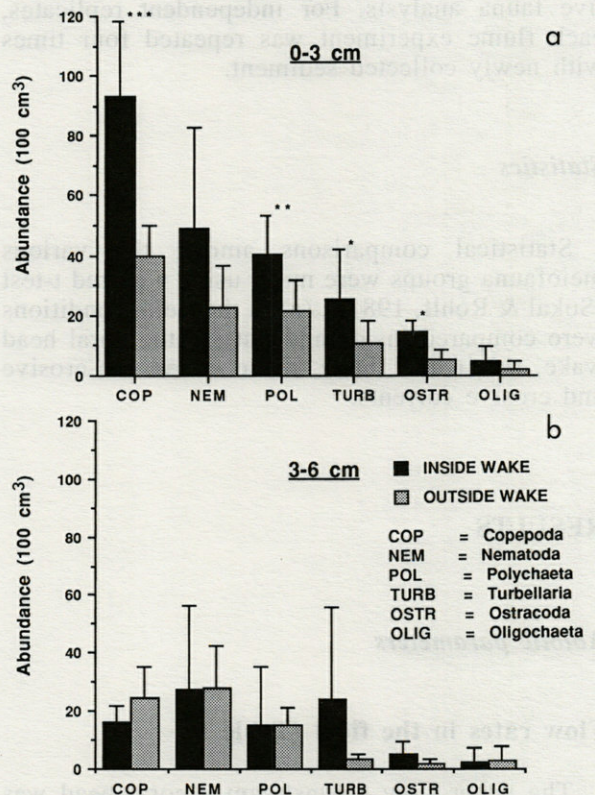


Fig. 3. – Average ( $n = 7$ ) abundance of meiofauna groups ( $100\text{ cm}^3$ ) inside and outside a coral head wake at flow conditions with no sediment movement: (a) 0-3 cm sediment depth and (b) 3-6 cm sediment depth. \* = significant ( $P < 0.1$ ), \*\* = significant ( $P < 0.05$ ), \*\*\* = significant ( $P < 0.01$ ).

even higher numbers under conditions which caused sediment movement at the surface.

Under erosive flow conditions, the sieve installed for retention of suspended animals contained numerous meiofauna with harpacticoids prevailing and nematodes only in a minor portion.

### DISCUSSION

The water flow inside the coral head wake was always considerably higher than the main water current of the "reference" location in the sand channel. In coarse carbonate sediments with their mainly irregular, splintery grains of biogenic origin, a high porosity and permeability is typical, at least for the surface layers (Guzmán *et al.*, 1987). This means that enhanced currents above the sediment will also increase the flow of pore water through the interstitial system. It can be assumed that the interstitial meiofauna inhabiting

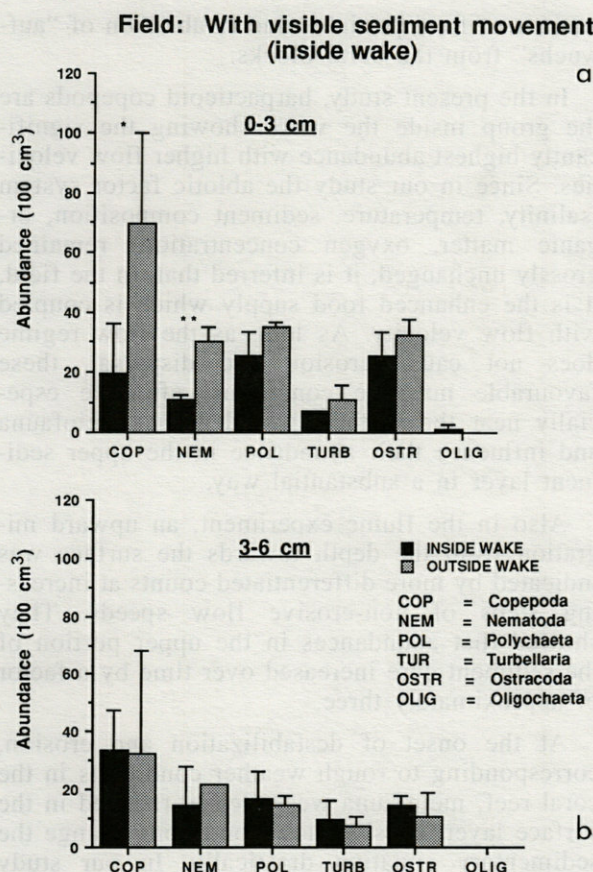


Fig. 4. - Average (n=2) abundance of meiofauna groups (100 cm<sup>3</sup>) inside and outside a coral head wake at flow conditions with visible sediment movement inside the wake : (a) 0-3 cm sediment depth and (b) 3-6 cm sediment depth. \* = significant (P < 0.1), \*\* = significant (P < 0.05).

the sediment around a coral head is exposed to a strong flow in the upper pore water system. This study indicates that interstitial meiofauna preferred these sediments with enhanced flow as long as the current was sub-erosive.

Under non-turbulent field conditions, factors known to be associated with an increased water flow and of possible impact to abundance and distribution of interstitial fauna are :

- enhanced supply with oxygen
- changes in sediment structure
- increased nutrient supply (particulate and dissolved matter)

Below, the relevance of these factors for the results presented here, has to be discussed.

Oxygen : Grelet *et al.* (1987), who also recorded highest meiofauna densities in areas of increased water currents in coralline sand, attributed these results to a better oxygenation of the sediments as a consequence of the increased interstitial water flow. In our study, the distribution

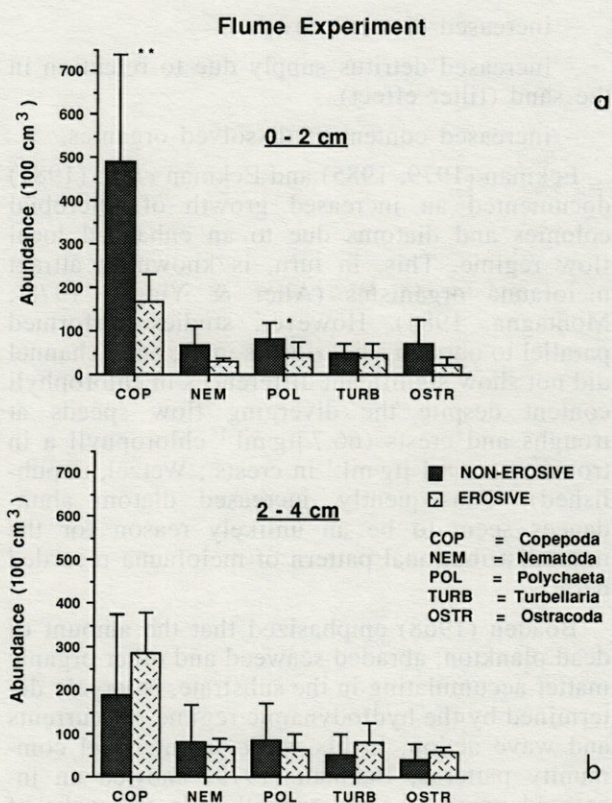


Fig. 5. - Flow tank experiment ; mean (n = 4) abundance of meiofauna groups (100 cm<sup>3</sup>) at flow conditions causing no sediment movement and under flow conditions causing visible sediment movement : (a) 0-2 cm sediment depth and (b) 2-4 cm sediment depth. \* = significant (P < 0.1), \*\* = significant (P < 0.05).

pattern of meiofauna cannot be related to a pattern of varying oxygen supply. Even in areas with a slow flow regime, all the horizons considered were well oxygenated, a visible RPD layer was never encountered.

Sediment structure : The structure of the sediment, indicated by grain size and sorting coefficient, is often the key factor for distribution and abundance of infaunal organisms. This refers also to calcareous sands (Renaud-Mornant *et al.*, 1971 ; St. John *et al.*, 1989). However, in the present study this factor seems to be of moderate importance only. Under calm weather conditions (non-erosive flows) the granulometric analysis of the various samples showed no significant differences in sediment composition between the area inside and outside the coral head wake. Nevertheless, the meiofauna abundance in the two areas differed significantly. It was not before the sediment became agitated that differences in the sediment composition became established.

Food enrichment : A richer supply of food through enhanced local flow conditions may result from an

- increased bacterial growth

- increased diatom growth
- increased detritus supply due to retention in the sand (filter effect)
- increased content of dissolved organics.

Eckman (1979, 1985) and Eckman *et al.* (1981) documented an increased growth of microbial colonies and diatoms due to an enhanced local flow regime. This, in turn, is known to attract meiofauna organisms (Aller & Yingst, 1978; Montagna, 1984). However, studies performed parallel to ours on sand ripples in the sand channel did not show significant differences in chlorophyll content despite the diverging flow speeds at troughs and crests ( $66.7 \mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}$  chlorophyll a in troughs vs.  $68.1 \mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}$  in crests; Wetzel, unpublished). Consequently, increased diatom abundances seem to be an unlikely reason for the microdistributional pattern of meiofauna recorded here.

Boaden (1968) emphasized that the amount of dead plankton, abraded seaweed and other organic matter accumulating in the substrate, is largely determined by the hydrodynamic regime, by currents and wave action. In his work on intertidal community patterns, Eckman (1979) showed an increased number of macrobenthos in the wake of structures protruding from the sediment surface. He attributed this to an enhanced particle transport supplying the animals with food particles. The capacity of meiobenthos to sense and accumulate at detrital aggregations has been often underlined (e.g. Gerlach, 1977; Lee *et al.*, 1977; Hogue & Miller, 1991). From deep-sea sediments, harpacticoid copepods were reported to increase in number around biogenic mudballs. This pattern was attributed to the enhanced transport of solutes in these areas of high shear stress (Eckman & Thistle, 1991).

Exposed calcareous sediments can have a low content of particulate organic matter (Salvat & Renaud-Mornant, 1969; Renaud-Mornant *et al.*, 1971; Guzmán *et al.*, 1987). Under these conditions, in coral reefs transport and retention of allochthonous organic matter by an increased flow regime would gain considerable importance for the nutrition of interstitial meiofauna. This would refer not only to particulate, but also to dissolved organic matter. Calcareous sand grains have a microscopical surface structure of a high adsorptive capacity explaining the rich concentrations of dissolved organic substances which are known to be of relevance for many meiofauna (Tempel & Westheide, 1980).

In coral reef areas, harpacticoid copepods are regularly the dominant or sub-dominant meiofauna group (Coull, 1970; Thomassin *et al.*, 1982; Guzman *et al.*, 1987; Arlt, in press). Preferring microphytobenthos and phytal detritus many of them seem to benefit from the higher

amount of food particles due to abrasion of "aufwuchs" from the coral blocks.

In the present study, harpacticoid copepods are the group inside the wake showing the significantly highest abundance with higher flow velocities. Since in our study the abiotic factor system (salinity, temperature, sediment composition, organic matter, oxygen concentration) remained grossly unchanged, it is inferred that, in the field, it is the enhanced food supply which is coupled with flow velocity. As long as the flow regime does not cause erosion and dispersal, these favourable nutritive conditions, effective especially near the surface, would attract meiofauna and influence their abundance in the upper sediment layer in a substantial way.

Also in the flume experiment, an upward migration from the depth towards the surface was indicated by more differentiated counts at increasing steps of non-erosive flow speeds. They showed that abundances in the upper portion of the sediment core increased over time by a factor of approximately three.

At the onset of destabilization and erosion, corresponding to rough weather conditions in the coral reef, meiofauna were clearly reduced in the surface layer. Erosive flow conditions change the sedimentary situation drastically. In our study area, the turbulent water flow eroded the sediment in the wake of the coral head while outside no sediment movement was observed. In the affected areas, a significantly lower meiofauna density, especially for the harpacticoids and nematodes was recorded in the upper sediment layer.

The reduced population density at erosive conditions is usually referred either to an avoidance reaction by vertical migration (Boaden & Platt, 1971; Rieger & Ott, 1971; Nixon, 1976; Meineke & Westheide, 1979; Joint *et al.*, 1982; Fegley, 1987) or to suspension in the water column (Palmer, 1984; Palmer & Gust, 1985; Armonies 1988, 1989). Particularly for harpacticoids, both reactions have often been observed in the field and experimentally confirmed in flume experiments (Palmer & Molloy, 1986; Foy & Thistle, 1991). In the present study, there was no evidence for a downward migration of the organisms: an expected increase in meiofauna abundance in the deeper layer was not recorded in the field. Also the results of the flume experiment do not indicate a downward migratory reaction of meiofauna: after the onset of erosive currents, the 2-4 cm layer adjacent to the surface stratum showed no significant increase in meiofauna density, compared to the situation at non-erosive currents (Fig. 5).

There remains suspension as the other cause for the reduced animal abundance in the surface layer at erosive flow velocities. It has been suggested



that meiofauna organisms can be considered as passive particles subject to erosion by tidal currents (Bell & Sherman, 1980; Palmer, 1986). Palmer & Gust (1985) showed that the number of meiofauna, again particularly that of harpacticoid copepods, in the water column increased as currents and friction increased.

Particularly the investigations by Armonies (1989) demonstrated that suspension of meiofauna is a widespread and common phenomenon. As in the present study, suspension referred mainly to harpacticoids and nematodes. Aggregation near the surface with subsequent emergence may even be beneficial to some meiofauna as an effective means of distribution (Armonies, 1988; Palmer, 1984).

Since, at erosive flow speed, we could not find a significant increase of animals in the deeper sediment layer, we refer the surficial reduction of meiofauna abundance under these flow regimes mainly to suspension of animals. This interpretation is corroborated by the enhanced number of harpacticoid copepods and nematodes retained in the sieve filtering the water above the sediment.

A reaction of meiofauna to a changed predatory pressure seems improbable to explain the quantitative results presented here considering the (experimental) time-scale of the fluctuations and their good correlation with the flow speed.

The results of this study allow for three conclusions:

(1) Meiofauna organisms in the coral sand detect higher flow velocities and respond positively to this factor as long as the flow regime stays sub-erosive. Enhanced flow velocities may improve the trophic situation by an increased input of organic matter.

(2) At erosive water currents, suspension and dispersal of animals lead to reduced surficial meiofauna populations.

(3) Occurring within a short time, the changes in meiofauna abundance can be well separated in time-scale from abundance fluctuations due to reproductive cycles (e.g., changes in recruitment rates at higher flow velocities, Eckman, 1983) or predatory effects.

In the subtidal of a coral reef, the hydrodynamic heterogeneity is an important physical factor structuring the abundance and vertical distribution of meiofauna. Similar results have been previously reported from intertidal communities. The rapid reaction of interstitial meiofauna to changes in the flow regime adapts the animals to the often irregularly fluctuating and strong current regime occurring particularly in the fairly exposed coral reef sands.

ACKNOWLEDGEMENTS – This paper is based on studies performed by the first author during participation in the East/West Marine Biology Program

of the Marine Science Center, Northeastern University, Nahant, Ma. 01908, U.S.A. We thank Drs K. Sebens and M. Patterson for offering the opportunity to participate in this program and to use the flume apparatus and the *in situ* – flow metres, but also for critical help in the initial report. The constructive and very helpful reviewing of the paper by Dr J.E. Eckman is highly acknowledged.

## REFERENCES

- ALLER R.C. and J.Y. YINGST, 1978. Biogeochemistry of tube-dwelling: a study of the sedentary polychaete *Amphitrite ornata* (Leidy). *J. Mar. Res.* **36**: 201-254.
- ANKAR S. and R. ELMGREN, 1976. The benthic macro- and meiofauna of the Askö-Landsort area (Northern Baltic Proper). A stratified sampling survey. *Contr. Askö Lab. Univ. Stockholm, Sweden* **11**, 115 p.
- ARLT G., in press. Composition and seasonal variations in the tropical shallow subtidal meiofauna of a coral reef lagoon near Massawa (Red Sea, Ethiopia).
- ARMONIES W., 1988. Active emergence of meiofauna from intertidal sediment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **43**: 151-159.
- ARMONIES W., 1989. Meiofauna emergence from intertidal sediment measured in the field: significant contribution to nocturnal planktonic biomass in shallow waters. *Helgol. Meeresunters.* **43**: 29-43.
- BELL S.S. and K.M. SHERMAN, 1980. A field investigation of meiofaunal dispersal: Tidal resuspension and implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **3**: 245-249.
- BOADEN P.J.S., 1968. Water movements – a dominant factor in interstitial ecology. *Sarsia* **34**: 125-136.
- BOADEN P.J.S. and H.M. PLATT, 1971. Daily migration patterns in an intertidal meiobenthic community. *Thalassia jugosl.* **7**: 1-12.
- COULL B.C., 1970. Shallow water meiobenthos of the Bermuda platform. *Oecologia* **4**: 325-357.
- ECKMAN J.E., 1979. Small-scale patterns and processes in a soft-substratum intertidal community. *J. Mar. Res.* **37**: 437-456.
- ECKMAN J.E., 1983. Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. *Limnol. Oceanogr.* **28**: 241-257.
- ECKMAN J.E., 1985. Flow disruption by an animal-tube mimic affects sediment bacterial colonization. *J. Mar. Res.* **43**: 419-435.
- ECKMAN J.E., A.R.M. NOWELL and P.A. JUMARS, 1981. Sediment destabilization by animal tubes. *J. Mar. Res.* **39**: 361-374.
- ECKMAN J.E. and D. THISTLE, 1991. Effects of flow about a biologically produced structure on harpacticoid copepods in San Diego Trough. *Deep-Sea Res.* **38**: 1397-1416.
- FEGLEY S.R., 1987. Experimental variation of near-bottom current speeds and its effects on depth dis-

- tribution of sand-living meiofauna. *Mar. Biol.* **95** : 183-191.
- FOY M.S. and D. THISTLE, 1991. On the vertical distribution of a benthic harpacticoid copepod : field, laboratory and flume results. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **153** : 153-165.
- GIERE O., A. ELEFThERIOU and D.J. MURISON, 1988. Introduction to the study of meiofauna. Abiotic Factors. Edited by R.P. Higgins and H. Thiel. Smithsonian Instn Press, Washington, D.C., 61-78.
- GIERE O., 1993. Meiobenthology. The microscopic fauna in aquatic sediments. Springer, Berlin, 328 p.
- GERLACH S.A., 1977. Attraction to decaying organisms as a possible cause for distribution of nematodes in a Bermuda beach. *Ophelia* **6** : 151-166.
- GRAY J.S., 1966. The attractive factors of intertidal sands to *Protodrilus symbioticus* Giard. *J. Mar Biol. Assoc. U.K.* **46** : 627-645.
- GRAY J.S., 1981. The ecology of marine sediments. An introduction to the structure and function of benthic communities. Cambridge University Press, Cambridge, 185 p.
- GRELET Y., C. FALCONETTI, B.A. THOMASSIN, P. VITIELLO and A.H. ABU HILAL, 1987. Distribution of the macro- and meiobenthic assemblages in the littoral soft-bottoms of the Gulf of Aqaba (Jordan). *Atoll Res. Bull.* **308** : 1-14.
- GUZMÁN H.M., V.L. OBANDO and J. CORTES, 1987. Meiofauna associated with a Pacific coral reef in Costa Rica. *Coral Reefs* **6** : 107-112.
- HOGUE E.W. and C.B. MILLER, 1981. Effects of sediment microtopography on small-scale spatial distributions of meiobenthic nematodes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **53** : 181-191.
- JOINT J.R., J.M. GEE and R.M. WARWICK, 1982. Determination of fine-scale vertical distribution of microbes and meiofauna in an intertidal sediment. *Mar. Biol.* **72** : 157-164.
- LABARBERA M. and S. VOGEL, 1976. An inexpensive thermistor flowmeter for aquatic biology. *Limnol. Oceanogr.* **21** : 750-756.
- LEE J.J., J.H. TIETJEN, C. MASTROPAOLO and H. RUBIN, 1977. Food quality and the heterogeneous spatial distribution of meiofauna. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **30** : 272-282.
- MEINEKE T. and W. WESTHEIDE, 1979. Gezeitenabhängige Wanderungen der Interstitialfauna in einem Sandstrand der Insel Sylt (Nordsee). *Mikrofauna Meeresboden* **75** : 203-236.
- MONTAGNA P.A., 1984. In situ measurement of meiobenthic grazing rates on sediment bacteria and ephatic diatoms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **19** : 119-130.
- NIXON D.E., 1976. Dynamics of spatial pattern of the gastrotrich *Tetrarhynchoderma bunti* in the surface sand of high energy beach. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **61** : 211-248.
- PALMER M.A., 1984. Invertebrate drift : Behavioral experiments with intertidal meiobenthos. *Mar. Behav. Physiol.* **10** : 235-253.
- PALMER M.A., 1986. Hydrodynamic and structure : interactive effects on meiofauna dispersal. *J. Exp. Mar. Ecol.* **104** : 53-68.
- PALMER M.A. and G. GUST, 1985. Dispersal of meiofauna in a turbulent tidal creek. *J. Mar. Res.* **43** : 179-210.
- PALMER M.A. and R.M. MOLLOY, 1986. Water flow and the vertical distribution of meiofauna : a flume experiment. *Estuaries* **9** : 225-228.
- PFANNKUCHE O. and H. THIEL, 1988. Introduction to the study of meiofauna. Sample Processing. Edited by R.P. Higgins and H. Thiel. Smithsonian Instn. Press, Washington, D.C., 134-145.
- RIEDL R. J. and R. MACHAN, 1972. Hydrodynamic patterns in lotic intertidal sand and their bioclimatological implications. *Mar. Biol.* **13** : 179-209.
- RIEGER R. and J. OTT, 1971. Gezeitenbedingte Wanderungen von Turbellarien und Nematoden eines nordadriatischen Sandstrandes. *Vie Milieu Suppl.* **22** : 425-447.
- SOKAL R.R. and F.J. ROHLF, 1981. Biometry. W. H. Freeman & Co., San Fransisco, California, second edition, 859 p.
- ST. JOHN J., G.P. JONES and P.F. SALE, 1989. Distribution and abundance of soft-sediment meiofauna and a predatory goby in a coral reef lagoon. *Coral Reefs* **8** : 51-58.
- TEMPEL D. and W. WESTHEIDE, 1980. Uptake and incorporation of dissolved amino acids by the interstitial Turbellaria and Polychaeta and their dependence on temperature and salinity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **3** : 41-50.
- THOMASSIN B.A., C. JOUIN, J. RENAUD-MORANT, G. RICHARD and B. SALVAT, 1982. Macrofauna and meiofauna in the coral sediments on the Tiahura reef complex, Moorea Island (French Polynesia). *Téthys* **10** : 392-397.
- VOGEL S., 1983. Life in moving fluids – The physical biology of flow. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 352 p.

Reçu le 30 août 1993 ; received August 30, 1993  
 Accepté le 18 janvier 1994 ; accepted January 18, 1994

# VERTICAL MACROFAUNAL DISTRIBUTION IN THE SOFT SEDIMENTS OF THE GULF OF ST. LAWRENCE AND THE SCOTIAN CONTINENTAL MARGIN : a preliminary assessment of intersite differences in bioturbation potential

A.J. GREHAN<sup>(1,4)</sup>, P. SCAPS<sup>(2)</sup>, G. DESROSIERS<sup>(2)</sup>  
K. JUNIPER<sup>(1)</sup> & G. STORA<sup>(3)</sup>

<sup>(1)</sup> GEOTOP, Université du Québec à Montreal, PB. 8888, St. A, Montreal (Québec), H3C 3P8, Canada

<sup>(2)</sup> Département d'Océanographie, Université du Québec à Rimouski, 310 allée des Ursulines,  
Rimouski (Québec), G5L 3A1, Canada

<sup>(3)</sup> Centre d'Océanographie de Marseille, U.R.A. 41, Station Marine d'Endoume, Rue de la Batterie des Lions,  
13007 Marseille, France

<sup>(4)</sup> Present address : Zoology Department, MRI, University College Galway, Ireland

BENTHOS  
BIOTURBATION  
MODE TROPHIQUE  
JGOFS

**RÉSUMÉ** – Dans le cadre du projet JGOFS canadien, ayant pour but d'examiner les facteurs et les processus contrôlant l'enfouissement et la régénération du carbone dans les sédiments marins, cinq sites, dont trois se situant dans le Golfe du St. Laurent et deux sur la marge continentale de la Nouvelle-Ecosse ont été étudiés. Les sites ont été échantillonnés lors de deux missions pluri-disciplinaires qui se sont déroulées en décembre 1992 et en mai 1993. Nous avons estimé la capacité de bioturbation de la macrofaune en tenant compte de la répartition verticale et du mode d'alimentation des invertébrés récoltés. Les résultats indiquent des différences marquées entre les sites étudiés surtout celui situé au nord-est de l'île d'Anticosti dans le Golfe du St. Laurent qui montre le plus grand potentiel de bioturbation affectant les processus de diagenèse primaire dans le sédiment.

BENTHOS  
BIOTURBATION  
TROPIC MODE  
JGOFS

**ABSTRACT** – Within the framework of a Canadian JGOFS programme to examine the factors and processes controlling carbon burial and regeneration in marine sediments, five sites, three in the Gulf of St. Lawrence and two on the Scotian continental margin, were visited during two multi-disciplinary cruises (December 1992 and May 1993). Here we make a preliminary assessment of intersite differences in the likely impact of macrofaunal bioturbation based on a knowledge of the vertical distribution and feeding mode of the invertebrates encountered. Results indicate clear differences between locations ; with one site, north-east of Anticosti Island in the Gulf of St. Lawrence, having the greatest potential for bioturbatory mediation of sediment diagenetic processes. These results although qualitative in nature have provided useful information which has aided site selection for future more detailed studies.

## INTRODUCTION

Benthic macrofauna play an important role, both directly and indirectly, in the fate of organic material arriving at the sediment-water interface. Temporary storage of organic material as biomass and recycling, e.g. as reproductive and excretory products or following death, alter the burial and regeneration rates of carbon in the sediment. Indirect effects result from bioturbation which may increase the potential solute exchange interface through tube and

burrow construction (Aller, 1983) ; exchange rates through irrigation activities (Kristensen, 1984) and species specific differences in the properties of secreted organic linings (Kristensen *et al.*, 1991) ; particle transfer rates through mixing of sediment and even transport of buried material back to the surface during feeding and displacement (Fisher *et al.*, 1980 ; Robbins, 1986 ; Gontier *et al.*, 1991) and alter physical bed properties (Jones and Jago, 1993). Bioturbation will thus profoundly effect rate measurements of key geochemical processes such as carbon burial and regeneration.

One of the principal components of the Canadian JGOFS programme is to investigate the role of the macrobenthos in the cycle of organic matter and more specifically assess its importance in carbon dynamics particularly from the standpoint of mathematical modelling (Boudreau, 1992). To date, two multidisciplinary cruises have taken place. The first in December 1992 in the Gulf of St. Lawrence served as a benthic pilot study. The second took place in May 1993 on the Scotian continental margin off Nova Scotia. Data gathered during these cruises will serve as a baseline for more detailed subsequent studies, e.g. the impact of bioturbators on solute flux across the water/sediment interface. To reduce the number of sites for further study and to ensure that sites of comparative value were retained, a preliminary assessment of inter-site differences in bioturbation activity was performed. Bioturbation should intuitively be proportional to total faunal abundance and its potential to alter sediment structure (Swift, 1993). Classification of global bioturbation activity at each site was based on macrofaunal abundance, individual feeding mode, mobility and position on, or in, the sediment (Swift, *loc cit.*).

## STUDY AREA

The location of the study sites along the Canadian northwestern Atlantic coast is shown in Fig. 1. Of the three Gulf of St. Lawrence sites, two are situated in the main Laurentian Channel (Fig. 1): Cabot ( $47^{\circ}40'N$ ,  $60^{\circ}00'W$ ) at 525 m

depth near the opening of the Gulf on to the Scotian shelf, and Pt. des Monts ( $49^{\circ}40'N$ ,  $62^{\circ}00'W$ ) in 275 m of water at the seaward extremity of the St. Lawrence estuary, both have a similar fluid mud sediment (C. Brassard, pers. comm.). Anticosti ( $49^{\circ}40'N$ ,  $66^{\circ}00'W$ ) is located to the north-east of Anticosti Island (Fig. 1) in a branch of the main Laurentian channel at 325 m on a more consolidated circalittoral mud (C. Brassard, pers. comm.). The two Scotian margin sites are Emerald Basin ( $43^{\circ}49'N$ ,  $62^{\circ}48'W$ ) at 240 m on circalittoral mud (A. Grehan, pers. obs.) and further to the south-east, the Shelf Slope site ( $42^{\circ}53'N$ ,  $61^{\circ}45'W$ ) at a depth of 815 m on bathyal mud (A. Grehan, pers. obs.) (Fig. 1).

Although bathymetric differences exist between the sites, hydrographic characteristics appear to be somewhat similar. The sites in the Gulf of St. Lawrence, located at depth in the channels are characterised by the presence of Atlantic waters typical of the Scotia Shelf with salinities of  $S$  34.6, and temperatures in the range of  $4^{\circ}C$  and  $6^{\circ}C$  (Lauzier and Bailey, 1957 in Koutitonsky & Bugden, 1991). These waters enter the Gulf at the Cabot Strait and fill all deep channels moving landward in an apparent estuarine density driven near bottom flow resulting principally from the combined freshwater inputs of the St. Lawrence estuary (84 %) and the rivers along the northern shore of the Gulf (14 %) (Koutitonsky & Bugden, 1991). The Shelf Slope site, however, may have some unique characteristics due to the presence of warmer Gulf Stream waters ( $10^{\circ}C$  at 800m as opposed to  $3^{\circ}C$  at the surface; unpubl. CTD data). Warmer, higher salinity slope water has been pre-

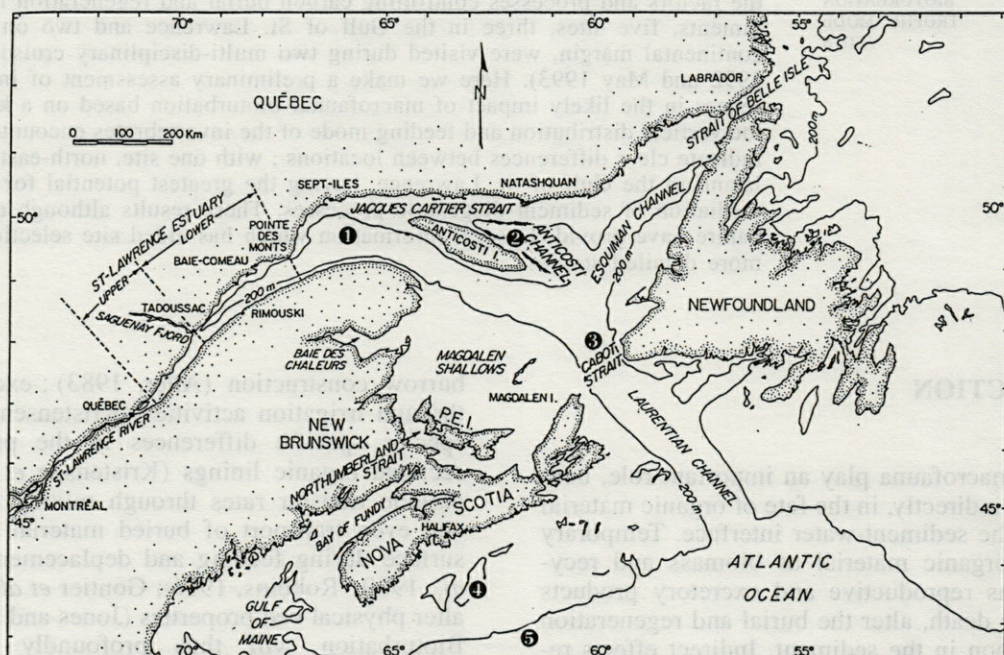


Fig. 1. - Study area and site location (1 = Pt. des Monts ; 2 = Anticosti ; 3 = Cabot ; 4 = Emerald Basin, and 5 = Shelf Slope).

viously noticed in the study area (McLellan *et al.*, 1953; Houghton *et al.*, 1978, both in Pocklington & Tremblay, 1987).

## MATERIAL AND METHODS

Sampling was carried out at five study sites during two multi-disciplinary cruises within the framework of a Canadian JGOFS programme. The first cruise, a benthic pilot study in the Gulf of St. Lawrence, took place between the 4th and 7th of December 1992 aboard the C.S.S. Hudson while the second, to the Scotian continental margin, took place between the 8th and 14th May, 1993 aboard the C.S.S. Alfred Needler.

USNEL (0.25 m<sup>2</sup>) box cores were taken at each station. Specially designed cores facilitating 3 cm interval, vertical sectioning (see Gerino, 1992), were used to take 4 subsamples of 0.0085 m<sup>2</sup>. The 3 cm sections from each subsample were sieved on a mesh of 0.5 mm and fixed with 10 % buffered formalin. Faunal samples were sorted after staining in Rose Bengal and divided into the principal taxa. The community statistics of diversity (Shannon-Weiner, Pielou, 1975) and species richness (Margalef, 1958) were computed. The trophic status of each taxon was assigned to a given trophic group on the basis of most commonly exhibited feeding type using information contained in Fauchald and Jumars, 1979; Barnes, 1980; Moore *et al.*, 1982.

Bioturbation activity (BA) was classified using the scoring system outlined in Swift (1993). Scores were assigned to all taxa on the basis of individual feeding mode (0-4), mobility (0-3) and burrowing capability (0-4) with a maximum value of 11 representing a species with the greatest potential capacity to cause sediment bioturbation.

The protocol adopted and the presentation of results below is similar to that employed in the Mediterranean ECOMARGE programme (Gerino, 1992) and facilitates future inter-comparison.

## RESULTS

### General characteristics

While there is little difference in total macrofaunal abundance between the Cabot and Pt. des Monts sites (1 753 ind. and 1 400 ind./m<sup>2</sup> respectively; Table I) in the Gulf of St. Lawrence, Anticosti (5 729 ind./m<sup>2</sup>; Table I) shows significantly higher abundance (Anova  $p > 0.005$ ; Tukey post-hoc test  $p > 0.05$ ), diversity and species richness (Table I). A provisional faunal list (A. Grehan, unpubl. data) indicates that the fauna (which was generally of small size) corresponds to a transi-

Table I. – Average abundance with standard deviation (SD) per m<sup>2</sup>, coefficient of variance (Cv), Shannon-Weiner diversity (H') and species richness (SR) of the macrofauna at the study sites.

Station	$\bar{x}$ density m <sup>-2</sup>	SD m <sup>-2</sup>	Cv	H'	SR
PT. DES MONTS	1400.00	376.65	0.27	3.14	4.44
ANTICOSTI	5729.41	1716.67	0.30	3.75	5.4
CABOT	1752.94	756.36	0.43	3.14	5.18
EMERALD BASIN	2058.82	1714.40	0.83	2.29	2.09
SHELF SLOPE	2141.18	296.00	0.14	3.81	5.85

tional zone between a circalittoral *Maldane sarsi*-*Ophiura sarsi* community (Pérès, 1982) which inhabits soft, fine mud and a deeper bathyal mud community (Pérès, *loc. cit.*).

The Scotian continental margin Emerald Basin and Shelf Slope sites, have similar total abundances (2 058 ind. and 2 141 ind./m<sup>2</sup> respectively; Table I). The Shelf Slope site has a much richer and more diverse fauna (Table I) and provisional indications (P. Scaps, unpubl. data) are that this station shows characteristics of the muddy bathyal community described by Pérès (1982). The situation at Emerald Basin is less clear because of a low number of indicator species.

### Vertical faunal distribution

A comparison of the vertical distribution of the total fauna with that of polychaetes (which are the dominant group accounting for 65 % of the total fauna) for the sites in the St. Lawrence is given in Fig. 2 and for the Scotian margin sites in Fig. 3. The average abundance of the different taxa at each depth are given in Tables II and III for the St. Lawrence and Scotian margin sites, respectively.

In the Gulf of St. Lawrence, at Anticosti, the fauna is mostly located in the first 12 cm but with some individuals found down to a depth of 18-21 cm (Fig. 2.1A). In the surface layers polychaetes are dominant but bivalves are also important while the subsurface fauna is made up predominantly by polychaetes (Table II.A). Pt. des Monts is characterised by a more impoverished fauna concentrated in the surface 6 cms (Fig. 2.2A) where polychaetes and juvenile ophiuroids (Amphiuroida) are important (Table II.B). Some individuals were again found down to 18-21 cm and polychaetes represented the majority of subsurface forms. The Cabot is similar to the latter site, but the fauna is more numerous in the superficial layers and has a maximum depth of colonisation down to 12-15 cm (Fig. 2.3A). Bivalves are dominant in the surface layer while

FIG. 2.1 : ANTICOSTI

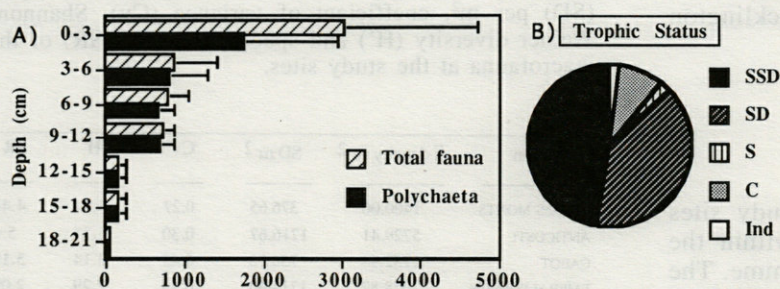


FIG. 2.2 : POINTE DES MONTS

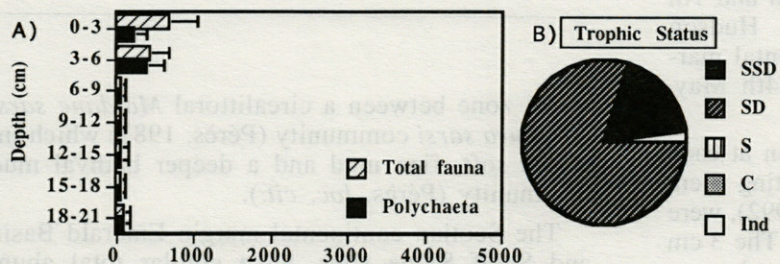


FIG. 2.3: CABOT

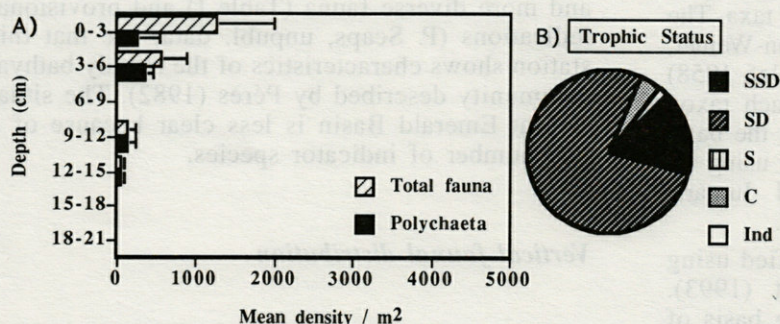


Fig. 2. - A, Average abundance of the total macrofauna and polychaetes in each interval of sediment ; B, the trophic status of the fauna ; at each of the three study sites in the Gulf of St. Lawrence. SSD : subsurface deposit-feeder ; SD : surface deposit-feeder ; S : suspension feeder ; C : carnivore ; Ind : indeterminate.

polychaetes are again the most important sub-surface component (Table II.C).

The fauna at Emerald Basin is concentrated in the first 3 cm and no individuals were found deeper than 12 cm (Fig. 3.1A). Polychaetes are again dominant but bivalves (in surface layers) and amphipods are also important (Table III.A). At the Shelf Slope site, the fauna is well developed in the first 6 cm but disappears altogether by 15 cm (Fig. 3.2A). Polychaetes predominate in surface and subsurface layers but deepest penetration is achieved by amphipods (Table III.B).

**Site Trophic Status**

The trophic modes assigned to the principal taxa encountered at the three study sites in the Gulf of St. Lawrence and on the Scotian margin are given in Tables II and III.

Anticosti (Fig. 2.1B) is clearly different from the other Gulf sites (Figs. 2.2B and 2.3B). Anticosti is dominated by subsurface deposit-feeders (47%) and shows the greatest range of trophic

modes with suspension feeders accounting for 2.3% and carnivores, 8.7% of the total. The Pt. des Monts (Fig. 2.2B) and Cabot (Fig. 2.3B) sites are dominated by surface deposit feeders (80 and 77% respectively) and appear to be very similar except for an absence of carnivores at PT. des Monts. Deposit feeders are the dominant group at each station : PT. des Monts - 100% ; Cabot - 93.8% ; Anticosti - 86.4%.

Although surface deposit feeders are dominant (Emerald Basin - 80.5% ; Shelf Slope - 64.7%) at both sites (Figs. 3.1B and 3.2B), the Shelf Slope site has a higher proportion of sub-surface deposit feeders (21.1% vs. 12.5%) and a better spread of feeding modes including carnivores (4.7%) and suspension feeders (1.2%) which are both absent from the basin site.

**Bioturbatory Activity**

The taxa with the greatest potential for modification of sediment fabric according to the above criteria are given in Table IV.A. Global scores for each site are given in Table IV.B.

Depth (cm)	0-3	3-6	6-9	9-12	12-15	15-18	18-21	Total	%
<b>A</b>									
<b>Polychaeta:</b>									
Capitellidae (SSD)	0.8	0.3	1.3	2.3	0.8	1.0	0.3	6.8	14.0
Cirratulidae (SD)	0.5	0.5	1.0					2.0	4.1
Cossuridae (SSD)		0.3	0.5	0.5				1.3	2.7
Flabelligeridae (SD)	0.3	0.3						0.6	1.2
Lumbrineridae (SSD)	1.5	2.0	1.8	1.5	0.5			7.3	14.9
Maldanidae (SSD)	1.3	0.8	0.3			0.3		2.7	5.6
Onuphidae (C)		0.5	0.3					0.8	1.7
Oweniidae (SD)	1.3							1.3	2.7
Paraonidae (SD)	2.3	1.3	0.5	0.3				4.4	9.0
Phyllodocidae (C)	0.3							0.3	0.6
Sabellidae (S)	0.3							0.3	0.6
Scalibregmidae (SSD)	2.5	0.3	0.5					3.3	6.8
Spionidae (SD)	1.8	0.5	0.5					1.8	3.7
Syllidae (C)	2.8	0.3						3.1	6.4
Trichobranchidae (SD)	0.3							0.3	0.6
Polychaete ind	0.5	0.3	0.3					1.1	2.3
<b>Mollusca:</b>									
Dentaliidae (SSD)	0.3							0.3	0.6
Thyasiridae (SD)	0.3							0.3	0.6
Bivalves ind (SD)	8.0	0.3						8.3	16.9
<b>Crustacea:</b>									
Cumacea (S)	0.8							0.8	1.7
Amphipoda (SD)		0.3						0.3	0.6
Sipunculidae (SSD)	1.0							1.3	2.7
<b>Total</b>	<b>25.9</b>	<b>8.0</b>	<b>5.6</b>	<b>6.0</b>	<b>1.3</b>	<b>1.6</b>	<b>0.3</b>	<b>48.7</b>	<b>100</b>

<b>B</b>									
<b>Polychaeta:</b>									
Capitellidae (SSD)				0.3	0.3			0.6	5.0
Cirratulidae (SD)	0.3	0.8						1.1	9.3
Cossuridae (SSD)		0.3	0.3	0.3				0.9	7.6
Flabelligeridae (SD)	0.3							0.3	2.5
Lumbrineridae (SSD)		0.3				0.3		0.6	5
Nereidae (SD)	0.3	0.5						0.8	6.7
Orphelidae (SD)	0.6							0.6	5
Paraonidae (SD)	0.5	1.3			0.3	0.3	0.8	3.2	27
<b>Mollusca:</b>									
Bivalve ind. (SD)	0.5							0.5	4.2
<b>Echinodermata:</b>									
Amphiuridae (SD)	2.5							2.5	21
<b>Crustacea:</b>									
Amphipoda (SD)	0.5							0.5	4.2
Anomura (SSD)	0.3							0.3	2.5
<b>Total</b>	<b>5.8</b>	<b>3.2</b>	<b>0.3</b>	<b>0.6</b>	<b>0.6</b>	<b>0.6</b>	<b>0.8</b>	<b>11.9</b>	<b>100</b>

<b>C</b>									
<b>Polychaeta:</b>									
Capitellidae (SSD)			0.6					0.6	4.0
Cirratulidae (SD)	0.3							0.3	2.0
Lumbrineridae (SSD)	1.0							1.0	6.7
Maldanidae (SSD)	0.3				0.3			0.6	4.0
Nereidae (SD)	0.3	0.6						0.9	6.0
Onuphidae (C)		0.3						0.3	2.0
Paraonidae (SD)	0.3	0.3		0.3				0.6	4.0
Spionidae (SD)	0.6	0.3						0.9	6.0
Syllidae (C)	0.3							0.3	2.0
Polychaete ind		0.3						0.3	2.0
<b>Mollusca:</b>									
Dentaliidae (SSD)	0.3							0.3	2.0
Thyasiridae (SD)	0.3							0.3	2.0
Bivalve ind (SD)	5.0	0.3						5.3	35.7
<b>Echinodermata:</b>									
Amphiuridae (SD)	0.6							0.6	4.0
<b>Crustacea:</b>									
Amphipoda (SD)	1.3	1.3						2.6	17.6
<b>Total</b>	<b>9.3</b>	<b>4.4</b>	<b>0</b>	<b>0.9</b>	<b>0.3</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>14.9</b>	<b>100</b>

Table II. – Average abundance of the different taxa per core (0.0085 m<sup>2</sup>) with assigned trophic mode for each taxon : A, Anticosti, B, Pt. des Monts and C, Cabot.

Table III. – Average abundance of the different taxa per core (0.0085 m<sup>2</sup>) with assigned trophic mode for each taxon : A, Emerald Basin and B, Shelf Slope.

Depth (cm)	0-3	3-6	6-9	9-12	12-15	15-18	18-21	Total	%
<b>A</b>									
<b>Polychaeta:</b>									
Lumbrineridae (SSD)	0.3	0.3	0.5					1.1	6.3
Oweniidae (SD)	5.3	0.5						5.8	33.1
Terebellidae (SD)	2.3	0.3						2.6	14.7
<b>Mollusca:</b>									
Dentaliidae (SSD)	1	0.3						1.3	7.4
Bivalves Ind (SD)	0.8							0.8	4.6
<b>Crustacea:</b>									
Amphipoda (SD)	2.8	1.5	0.8	0.5				5.6	32
Sipunculidae (SSD)	0.3							0.3	1.7
<b>Total</b>	<b>12.8</b>	<b>2.9</b>	<b>1.3</b>	<b>0.5</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>17.5</b>	<b>100</b>
<b>B</b>									
<b>Polychaeta:</b>									
Capitellidae (SSD)	0.5	0.3	0.3					1.1	6
Cirratulidae (SD)		0.8						0.8	4.4
Cossuridae (SSD)		0.3	0.5					0.8	4.4
Glyceridae (C)	0.5	0.3						0.8	4.4
Lumbrineridae (SSD)	0.3	0.5						0.8	4.4
Maldanidae (SSD)	0.3	0.5						0.8	4.4
Oweniidae (SD)	0.3	0.5						0.8	4.4
Paraonidae (SD)	0.5	0.8	0.3					1.6	8.8
Polynoidea (C)		0.3						0.3	1.7
Spionidae (SD)	0.5	0.5	0.3					1.3	7.1
Terebellidae (SD)		0.3						0.3	1.7
<b>Mollusca:</b>									
Cylichnidae (SD)	0.3							0.3	1.7
Cuspidariidae (SD)	0.3							0.3	1.7
Bivalves Ind (SD)	1.5	2.0						3.5	19.2
<b>Crustacea:</b>									
Amphipoda (SD)	0.8	0.5		0.3	0.5			2.1	11.5
Cumacea (S)	0.3							0.3	1.7
Isopoda (Ind)		0.8						0.8	4.4
Sipunculidae (SSD)	0.5	0.5		0.5				1.5	8.2
<b>Total</b>	<b>5.8</b>	<b>8.1</b>	<b>1.7</b>	<b>0.5</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>18.2</b>	<b>100</b>

Bioturbation activity scores at Pt. des Monts and Cabot are similar but slightly higher at the latter (BA = 38 and 28 respectively). The macrofauna at Anticosti appear to have a much greater capacity to affect bioturbation (BA = 129) than either of the Gulf sites or indeed those located on the Scotian Shelf. These latter sites again have similar bioturbation activity scores with Shelf Slope (BA = 47) showing a greater bioturbation potential than Emerald Basin which has the lowest score (BA = 36) of the five sites classified. Bioturbation activity is highly significantly correlated with total abundance (Spearman's Rank  $r = 0.9$ ,  $p < 0.01$ ) and significantly correlated with species richness (Spearman's Rank  $r = 0.8$ ,  $p < 0.05$ ).

FIG. 3.1 : EMERALD BASIN

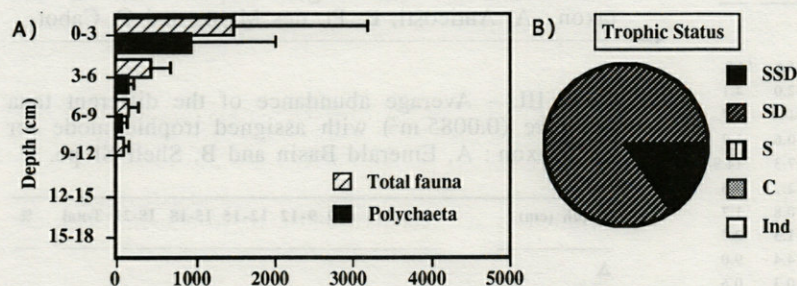


FIG. 3.2 : SHELF SLOPE

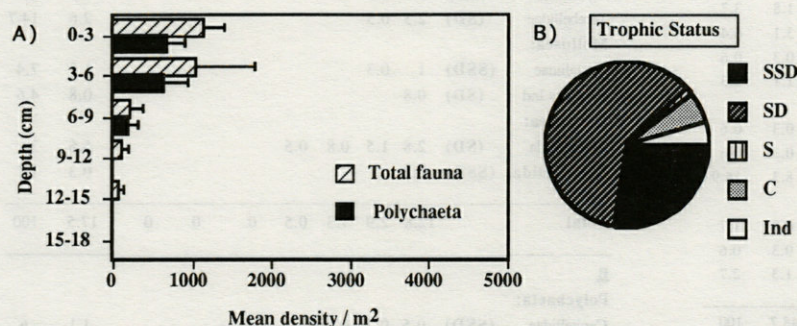


Fig. 3. – A, Average abundance of the total macrofauna and polychaetes in each interval of sediment ; B, the trophic status of the fauna ; at the two Scotian continental margin sites. SSD : subsurface deposit-feeder ; SD : surface deposit-feeder ; S : suspension feeder ; C : carnivore ; Ind : indeterminate.

Table IV. – A, Bioturbatory activity scores for the six dominant bioturbating taxon taken during the study ; B, Global bioturbatory activity scores calculated for each of the study sites.

A

Taxon	Mobility	Feeding	Burrowing	Total Score
Capitellidae	3	1	2	6
Lumbrineridae	3	0	2	5
Glyceridae	3	0	2	5
Amphipoda	1	2	1	4
Maldanidae	0	4	0	4
Polynoidea	2	0	2	4

B

	PT. DES MONTS	ANTICOSTI	CABOT	EMERALD BASIN	SHELF SLOPE
Bioturbation Activity Score	28	129	38	36	47

**DISCUSSION**

The Cabot and Pt. des Monts sites occur on fluid muds (C. Brassard, pers. comm.) in the Laurentian Canal and have relatively impoverished faunas which are however quite diverse and species rich. Bioturbation activity scores differ slightly and this difference is mainly due to differences in total abundance at the two sites. Although most of the fauna at these sites occurs in the first 6 cm the presence of deep burrowing capitellids and head-down deposit feeding maldanids suggests that some re-working at depth and transport of buried material

to the surface may occur (Fauchald and Jumars, 1979 ; Robbins, 1986).

The Anticosti site, situated on a more consolidated mud (C. Brassard, pers. comm.), supports a more abundant and diverse fauna. The bioturbation activity score was the highest of the five sites classified due in main to higher overall faunal abundance. A greater proportion of the fauna can be found below 6 cm than at Cabot and Pt. des Monts. The presence of maldanids again suggests that buried material may be transferred to the sediment surface and deposited as faecal pellets. High numbers of foraminifera frustules relative to the other Gulf sites (G. Desrosiers, unpubl. data) and the much higher macrofaunal abundance suggests higher productivity in the overlying waters and increased sedimentation.

The situation on the Scotian margin is somewhat similar to the Gulf in that clear differences can be shown between the two sites chosen for study. Emerald Basin is found on a relatively soft mud with low faunal abundance, patchy micro-distribution (coeff. var. = 0.8) and the lowest diversity and species richness recorded during the study. In contrast, Shelf Slope has the most diverse and species rich fauna of the sites sampled. The potential for infaunal sediment bioturbation appears to be highest at the Shelf Slope where there are more subsurface deposit feeders and maldanids (the latter where not found at Emerald Basin).

In general, the taxa with most potential to bioturbate sediments at the study sites were polychaetes by virtue of their burrowing activities e.g. capitellids, lumbrinerids and glycerids ; or feed-



ing mode, e.g. head-down deposit feeding mal-danids. These worms were all relatively small and, except at Anticosti where total faunal abundance is high and well distributed over the first 12 cm of sediment, the likely impact of their actions in terms of bioturbation is likely to be moderate. None of the larger bioturbating crustacea, e.g. callianassids or peneads, reported by Swift (1993) from the Irish Sea, were found during the present study. This does not preclude their presence altogether as these crustacea commonly produce burrows deeper than the maximum penetration depth of the box-corer (Swift, *loc. cit.*)

Assigning trophic status to species or higher taxonomic levels is subject to error (due to a lack of information on specific feeding types and the variability of feeding types employed by individuals at genus or even species level [Fauchald and Jumars, 1979]). It is clear, however, that generalisations can still provide useful insights into habitat utilization by the benthos and facilitate preliminary description in process orientated studies where functional aspects are important (e.g. Swift, 1993 ; Thistle *et al.*, 1993). Here, the Anticosti site was shown to differ markedly from the other study sites in its biological attributes (total abundance, trophic composition) and its potential to affect sediment bioturbation. This information has proved useful in aiding site selection for future more detailed quantitative study of the importance of infaunal bioturbation in mediating sediment diagenetic processes.

ACKNOWLEDGEMENTS – Sampling was carried out with the aid of C. Brassard, M. Gorveatt and the officers and crew of the C.S.S. Hudson and Alfred Needler. This study was funded through a Canadian JGOFS grant to G. Desrosiers and K. Juniper. Thanks are also extended to two anonymous referees for thorough and incisive criticism of the original manuscript.

## REFERENCES

- ALLER R.C., 1983. The importance of the diffusive permeability of animal burrow linings in determining marine sediment chemistry. *J. Mar. Res.* **41** : 299-322.
- BARNES R.D., 1980. Invertebrate Zoology. 4th Edition, Saunders College, Philadelphia, PA., 1-1089.
- BOUDREAU B.P., 1992. Carbon dynamics in marginal sediments: mathematical modelling of carbon and nutrient regeneration. *C.M.O.S. Newsletter* **20** : 18-19.
- FAUCHALD K. and P.A. JUMARS, 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **97** : 193-284.
- FISHER J.B., W.J. LICK, P.L. MCCALL and J.A. ROBBINS, 1980. Vertical mixing of lake sediments by tubificid oligochaetes. *J. Geophys. Res.* **85** : 3997-4006.
- GERINO M., 1992. Etude expérimentale de la bioturbation en milieux littoral et profond : quantification des structures de bioturbation et modélisation du remaniement biologique du sédiment. Thèse doct., Univ. Aix-Marseille II, France, 208 p.
- GONTIER G., M. GERINO, G. STORA and J.P. MELQUIOND, 1991. A new tracer technique for in situ experimental study of bioturbation processes. *In* : Radionuclides in the study of marine processes Edited by P.J. Kershaw and D.S. Woodham, Elsevier Applied Science : 187-196.
- JONES S.E. and C.F. JAGO, 1993. In situ assessment of modification of sediment properties by burrowing invertebrates. *Mar. Biol.* **115** : 133-142.
- KOUTITONSKY V.G. and G.L. BUGDEN, 1991. The physical oceanography of the Gulf of St. Lawrence : a review with emphasis on the synoptic variability of the motion. *In* : The Gulf of St. Lawrence : small ocean or big estuary ? Edited by J.-C. Theriault, *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* **113** : 57-90.
- KRISTENSEN E., 1984. Effect of natural concentrations on nutrient exchange between a polychaete burrow in estuarine sediment and the overlying water. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **75** : 171-190.
- KRISTENSEN E., R.C. ALLER and J.Y. ALLER, 1991. Oxic and anoxic decomposition of tubes from the burrowing sea anemone *Ceriantheopsis americanus* : implications for bulk sediment carbon and nitrogen balance. *J. Mar. Res.* **49** : 589-617.
- MARGALEF D.R., 1958. Information theory in ecology. *General Systems*, **3** : 36-71.
- MOORE D.S., N. DRUMMOND-DAVIS and R.J. MILLER, 1982. A review of feeding types of benthic invertebrates collected in a small cove on the south shore of Nova Scotia. *Can. MS Rep. Fish. Aquat. Sci.* **1673** : 1-29.
- PERES J.M., 1982. Major benthic assemblages. *In* : Marine Ecology, A Comprehensive, Integrated Treatise on Life in Oceans and Coastal Waters. **5** : 373-525.
- PIELOU E.C., 1977. Mathematical ecology. Wiley-Interscience Publication, John Wiley and Sons, New York. 385 p.
- POCKLINGTON P. and M.J. TREMBLAY, 1987. Faunal zones in the northwestern Atlantic based on polychaete distribution. *Can. J. Zool.* **65** : 391-402.
- ROBBINS J.A., 1986. Model for particle-selective transport of tracers in sediments with conveyor belt deposit feeders. *J. Geophysical Research* **91** : 8542-8558.
- SWIFT D.J., 1993. The macrobenthic infauna off Selkfield (North-eastern Irish Sea) with special reference to bioturbation. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **73** : 143-162.
- THISTLE D., B. HILBIG and J.E. ECKMAN, 1993. Are polychaetes sources of habitat heterogeneity for harpacticoid copepods in the deep sea ? *Deep-Sea Research* **40** : 151-157.

Reçu le 10 août 1993 ; received August 10, 1993  
 Accepté le 5 octobre 1993 ; accepted October 5, 1993



# PRODUCTION POTENTIELLE ET CONSOMMATION D'OXYGÈNE SUR UNE VASIÈRE INTERTIDALE AU COURS D'UNE ÉMERSION

*Oxygen production and consumption on an intertidal mudflat during emersion*

D. GOULEAU, G. BLANCHARD et V. CARIOU-LE GALL

CNRS-IFREMER,

Centre de Recherche en Ecologie Marine et Aquaculture de L'Houmeau

B.P. 5, 17137 L'Houmeau, France

OXYGÈNE  
VASIÈRE INTERTIDALE  
MINI-CHAMBRES BENTHIQUES  
MICROPHYTOBENTHOS

**RÉSUMÉ** – La production potentielle nette et la demande en oxygène du sédiment (DOS) ont été mesurées au cours d'une émerision sur une vasière intertidale de la baie de Marennes-Oléron (Charente-Maritime, France) en fin de période hivernale. La consommation et la production d'oxygène se sont accrues pendant l'émerision. En particulier, la production potentielle a presque doublé (de 115 à 221 mg O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>). La consommation due à l'activité des communautés benthiques ne représentait que 3 % de la production par le microphytobenthos. La teneur en chlorophylle *a* a augmenté d'environ 40 % à partir de la cinquième heure d'émerision. L'activité autotrophe a donc paru prédominante à cette période de l'année.

OXYGEN  
INTERTIDAL MUDFLAT  
BENTHIC CHAMBERS  
MICROPHYTOBENTHOS

**ABSTRACT** – The net potential production and oxygen demand of the sediment (SOD) have been measured during emersion on an intertidal mudflat in Marennes-Oléron Bay (Charente-Maritime, France) in late winter. Oxygen consumption and production both increased during the emersion period; in particular, production almost doubled (from 115 to 221 mg O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>). Consumption due to benthic community respiration only represented 3 % of production by microphytobenthos. Sediment chlorophyll *a* exhibited a 40 % increase after five hours of emersion. Autotrophic activity seemed to be predominant at this period of the year.

## INTRODUCTION

Les zones humides maritimes, généralement associées aux systèmes estuariens et lagunaires, sont largement répandues à la surface du globe et sont particulièrement bien représentées sur la façade atlantique française (Manaud et Monbet, 1980). Elles sont caractérisées, dans leur partie inférieure et moyenne, par des vasières intertidales qui sont soumises à des conditions drastiques à cause du balancement biquotidien des marées (Gouleau, 1975) : érosion de l'interface eau-sédiment, brusques et fortes variations de salinité, température, éclaircissement, teneur en eau... Pourtant, par certains aspects comme les activités microbiennes autotrophe et hétérotrophe ou la régénération des nutriments (McLusky, 1989 ; Day *et al.*, 1989), ces vasières s'avèrent fortement productives et pourraient largement contribuer à l'enrichissement des masses d'eaux côtières.

Pendant la phase d'émerision, l'interface air-sédiment reçoit une quantité d'énergie considérable,

sous forme de chaleur et de rayonnement, qui contraste avec les conditions prévalant pendant l'immersion. Pour en bénéficier, les populations d'Algues unicellulaires doivent cependant faire preuve de plasticité physiologique afin d'ajuster leur métabolisme aux écarts rapides des paramètres environnementaux. Théoriquement, l'élévation de température doit stimuler l'activité bactérienne et l'accroissement de l'intensité lumineuse a pour effet d'augmenter le potentiel photosynthétique du microphytobenthos. En conséquence, la productivité globale de la vasière est vraisemblablement directement liée à la dynamique de la production des communautés microbiennes pendant l'émerision.

L'objectif de la présente étude est d'analyser, à l'échelle horaire, la dynamique de la production potentielle et de la consommation d'oxygène à la surface du sédiment d'une vasière intertidale de la baie de Marennes-Oléron (Charente-Maritime, France) à marée basse. Les mesures ont été réalisées à la fin de l'hiver car des tapis denses de Diatomées se forment à la surface du sédiment à

cette période de l'année. Le métabolisme lié à l'oxygène est considéré ici comme le reflet des activités microbiennes autotrophe et hétérotrophe. La teneur en chlorophylle *a* sédimentaire, l'intensité lumineuse et la température ont été suivies pendant toute la durée de l'expérience.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les expériences ont été réalisées sur une vasière intertidale située dans la partie orientale de la baie de Marennes-Oléron au lieu-dit « Côte de Monportail » le 19 mars 1992 pendant la phase d'émergence qui a duré 7 h 30 min (marée basse à 11 h 08 min, TU + 1 ; coefficient 111).

### 1. Métabolisme lié à l'oxygène

Les quantités d'oxygène produites ou consommées à la surface du sédiment à marée basse ont été évaluées indirectement en mesurant la variation de la teneur en oxygène d'un volume d'eau contenu dans des incubateurs benthiques. Des essais préliminaires ont permis de s'assurer de l'absence d'effet de confinement dans l'eau et le sédiment pendant toute la durée de l'incubation. Cette technique recrée artificiellement une interface eau-sédiment pendant la phase d'émergence. On ne peut pas s'affranchir de cette contrainte imposée par la technique ; c'est la seule façon de mesurer un flux effectif d'oxygène *in situ*. La valeur absolue du flux mesuré à l'interface eau-sédiment n'est probablement pas la même que celle du flux supposé avoir lieu à l'interface air-sédiment. En revanche, d'un point de vue relatif, la comparaison de mesures faites à différents moments de l'émergence, si elles sont effectuées de façon rigoureusement identiques, permet tout à fait de mettre en évidence l'influence du temps d'émergence précédant les mesures respectives. Il est ainsi possible de garantir la relation entre la variation du flux d'oxygène mesuré à l'interface eau-sédiment (témoignant d'une activité microbienne) et le temps d'émergence, même si la surface du sédiment observé n'est pas réellement en émergence. Selon ce principe, les processus de production et de consommation d'oxygène ont été estimés au début, au milieu et à la fin de l'émergence.

Par ailleurs, comme l'azote peut être provisoirement un facteur limitant la production microalgale, le fait de recréer artificiellement une interface eau-sédiment risque de fournir une source d'azote par l'eau surnageante et donc de stimuler la production primaire microphytobenthique. Dans ces conditions, les flux d'oxygène que

nous avons mesurés nous donnent une production potentielle.

Pour mesurer la demande en oxygène du sédiment (DOS), 3 séries de 12 incubateurs obscurs (en PVC, contenant 0,265 l et couvrant 36,30 cm<sup>2</sup> sur une hauteur d'eau d'environ 7 cm) ont été enfoncées de façon aléatoire à la surface du sédiment, respectivement 10 minutes (7 h 30 min, T<sub>0</sub>), 2 h (9 h 30 min, T<sub>2</sub>) et 4 h (11 h 30 min, T<sub>4</sub>) après le retrait de l'onde de jusant. Pour chacune d'entre elles, la teneur en oxygène a été mesurée initialement dans l'eau d'incubation, puis 4 incubateurs ont été prélevés toutes les heures pour obtenir des durées d'incubation de 1, 2 et 3 h. La contribution du bactérioplancton et du phytoplancton a été évaluée par des incubations parallèles de flacons obscurs et a été retranchée des valeurs mesurées dans les incubateurs.

Il a alors été possible d'établir, à partir de ces échantillons indépendants, une régression linéaire entre la teneur en oxygène dissous dans l'eau et le temps d'incubation, la pente négative de la droite de régression représentant la consommation totale d'oxygène (DOS) pendant les 3 h d'incubation. Une analyse de covariance a ensuite été utilisée pour tester l'hypothèse nulle (H<sub>0</sub>) d'égalité des pentes obtenues à différents stades de l'émergence.

De plus, pour dissocier la demande biologique en oxygène (DBO) de la demande chimique (DCO), du nitrure de sodium (NaN<sub>3</sub>) a été ajouté (concentration finale de 1,5 g.l<sup>-1</sup>) dans 4 incubateurs supplémentaires au début de l'expérience pour stopper toute activité biologique (Sommaruga, 1991).

La production nette potentielle d'oxygène de l'interface a été évaluée de manière similaire, avec soustraction de la production planctonique, au moyen d'incubateurs transparents (en polycarbonate, contenant 0,325 l en couvrant 43 cm<sup>2</sup> avec une hauteur d'eau d'environ 7 cm) : 2 séries de 4 incubateurs ont été placées à la surface du sédiment, respectivement 10 minutes (7 h 30 min, T<sub>0</sub>) et 3 h 30 min (11 h 30 min, T<sub>3,5</sub>) après le retrait de la mer. Seules les concentrations initiales et finales (après environ 3 h d'incubation, de T<sub>0</sub> à T<sub>3,5</sub> et de T<sub>3,5</sub> à T<sub>7,25</sub>) ont été mesurées. Comme un test de comparaison de pentes n'était pas réaliste dans ces conditions, une comparaison des concentrations finales entre les 2 incubations a été réalisée au moyen du test *t*.

Ce type de mini-chambres benthiques a déjà été utilisé par Davis et McIntire (1983) (300 ml ; 36,3 cm<sup>2</sup>), Plante-Cuny et Bodoy (1987) (300 ml ; 43 cm<sup>2</sup>) et Kristensen *et al.* (1988) (125-250 ml ; 25 cm<sup>2</sup>).

En pratique, tous ces incubateurs, obscurs et transparents, sont enfoncés dans le sédiment jusqu'à une profondeur de 3 cm. Ils sont ensuite rem-

plis d'eau (prélevée avant le retrait de l'onde de jusant) sans créer de bulles d'air et sans remettre le sédiment en suspension à l'aide d'une seringue de 300 ml. On laisse largement déborder pour chasser tout l'air et on ferme hermétiquement avec un bouchon en caoutchouc. On suit la procédure inverse pour récupérer l'eau à l'issue de l'incubation. L'oxygène a été dosé conformément à la méthode de Winkler sur ces échantillons.

## 2. Biomasse chlorophyllienne

Des carottes de sédiment de 5,7 cm<sup>2</sup> de section ont été prélevées toutes les heures de 7 h 30 min (T<sub>0</sub>) à 13 h 30 min (T<sub>6</sub>) pour doser la Chl. *a*. Pour chaque temps de prélèvement, des triplicats ont été échantillonnés de façon aléatoire et les 5 premiers mm de sédiment ont été immédiatement congelés dans de l'azote liquide et conservés à l'obscurité pour éviter toute dégradation pigmentaire. Le sédiment a ensuite été lyophilisé et l'extraction des pigments chlorophylliens s'est effectuée sur 100 mg de sédiment sec dans 5 ml d'acétone à 90 % à 5°C et à l'obscurité pendant 24 h. Les concentrations mesurées ont été exprimées en mg Chl *a* m<sup>-2</sup>.

Tous les dosages de Chl. *a* ont été réalisés par la méthode de chromatographie liquide à haute pression en phase inverse. La méthode de Mantoura et Llewellyn (1983) a été utilisée après modification de la composition de l'éluant B ainsi que du gradient d'éluant. La phase mobile consiste en un éluant A composé de solution P,

d'eau distillée et de méthanol dans les proportions respectives de 10 : 10 : 80 par volume et en un éluant B constitué d'acétone et de méthanol à raison de 40 : 60 par volume. La solution P est constituée de 1,5 g de tétrabutyl ammonium acétate (Fluka, 95 %) et de 7,7 g d'ammonium acétate complétés à 100 ml d'eau distillée.

Pour l'analyse, 150 µl de solution P ont été additionnés à 500 µl d'extrait acétonique. Après 5 min. de stabilisation, 100 µl du mélange ont été injectés dans la boucle du chromatographe. Le gradient d'éluant, initialement à 20 % d'éluant B, passe à 100 % de B en 7 min., y reste pendant 6 min. avant de revenir à 20 % de B en 4 minutes. La colonne a été rincée par le mélange de solvants pendant 5 min. entre chaque injection d'échantillon. Un fluorimètre (Kontron, SFM 25) a permis la détection de fluorescence de la Chl. *a* avec une longueur d'onde d'excitation de 430 nm et une longueur d'onde d'émission fixe de 664 nm. Les standards de Chl. *a* utilisés correspondent à des préparations commerciales (Sigma).

## 3. Enregistrements en continu

L'intensité lumineuse incidente à la surface de la vasière (µmol.m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) et la température de la vase ont été enregistrées pendant toute la phase d'émersion grâce à une centrale d'acquisition (Li-Cor DataLogger LI-1000). Les 2 paramètres ont été intégrés sur des périodes de 30 min., correspondant à la moyenne de valeurs prises toutes les 5 secondes. L'éclairement (Photosynthetic Photon

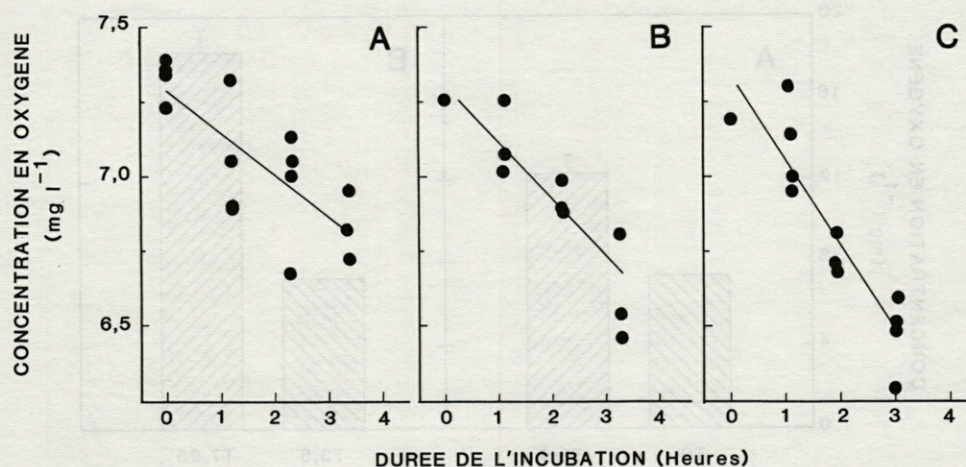


Fig. 1. – Baisse de la teneur en oxygène (mg l<sup>-1</sup>) dans les incubateurs obscurs en fonction de la durée de l'incubation (heures). Les pentes négatives des droites de régression représentent la consommation d'oxygène par le sédiment au cours de trois incubations successives : A. de T<sub>0</sub> à T<sub>3</sub>, B. de T<sub>2</sub> à T<sub>5</sub>, C. de T<sub>4</sub> à T<sub>7</sub> (Les indices 0 à 7 correspondent au nombre d'heures après le retrait de l'onde de jusant).

*Decrease of oxygen concentration (mg l<sup>-1</sup>) in dark incubators as a function of incubation duration (hours). Negative slopes indicate sediment oxygen consumption for three successive incubations : from T<sub>0</sub> to T<sub>3</sub>, B. from T<sub>2</sub> to T<sub>5</sub>, C. from T<sub>4</sub> to T<sub>7</sub>. Subscripts 0 to 7 indicate the number of hours following the beginning of emersion.*

Tabl. I. – Equations des régressions linéaires utilisées pour calculer la demande en oxygène du sédiment (DOS) pour les 3 incubations successives.  $y$  est la DOS ( $\text{mg O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) et  $x$  le temps d'incubation (heures).

Equation of the linear regressions used to calculate sediment oxygen demand (SOD) during the 3 successive incubations.  $y$  is SOD ( $\text{mg O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) and  $x$  the incubation time (hours).

Incubations	Droites de régression	R <sup>2</sup>	$p$
T <sub>0</sub> à T <sub>3</sub>	$y = 7,28(\pm 0,06) - 0,142(\pm 0,03) \cdot x$	0,62	***
T <sub>2</sub> à T <sub>5</sub>	$y = 7,31(\pm 0,07) - 0,188(\pm 0,03) \cdot x$	0,75	***
T <sub>4</sub> à T <sub>7</sub>	$y = 7,33(\pm 0,08) - 0,281(\pm 0,04) \cdot x$	0,83	***

Flux Density) a été mesurée par une sonde atmosphérique plate Li-Cor LI-190SA Quantum Sensor et la température par une sonde Li-Cor LI-1000-15.

## RÉSULTATS

### 1. Demande en oxygène du sédiment (DOS)

La consommation d'oxygène dans les incubateurs obscurs n'est pas constante tout au long du temps d'émersion (Fig. 1). Aux différents stades de l'émersion (10 min., 2 h et 4 h après le retrait de l'onde de jusant), la baisse de la teneur en oxygène dans l'eau d'incubation au cours des 3 h

d'incubation s'est accrue. Les pentes négatives des régressions (Fig. 1 et Tabl. I), représentant les flux d'oxygène vers le sédiment, sont significativement différentes (comparaison de pente par analyse de covariance :  $0,001 < p < 0,01$ ) : la consommation d'oxygène pendant la phase finale de l'émersion (de T<sub>4</sub> à T<sub>7</sub>) était plus importante.

Pour les trois stades successifs de l'émersion, la DOS (i.e., consommation rapportée à une unité de surface et de temps) était respectivement de  $10,36 \pm 2,19$ ,  $13,72 \pm 2,19$  et  $20,50 \pm 2,92 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ . Les incubations réalisées avec du  $\text{NaN}_3$  montrent que la demande chimique moyenne en oxygène du sédiment représentait environ 67 % de la demande totale moyenne, la partie complémentaire étant due à la respiration des communautés benthiques.

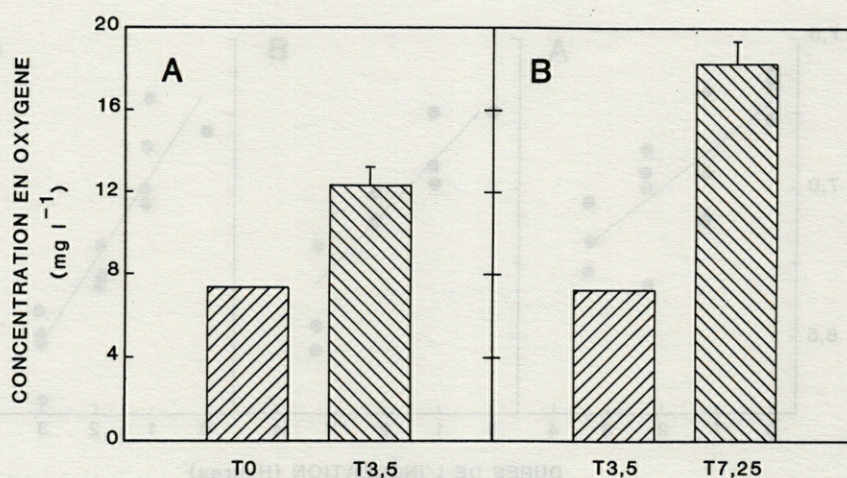


Fig. 2. – Teneur en oxygène ( $\text{mg l}^{-1}$ ) dans les incubateurs transparents au début et à la fin de deux incubations successives (valeurs moyennes + une demie Erreur Standard) : A. Pendant la première partie de l'émersion (de T<sub>0</sub> à T<sub>3,5</sub>), B. Pendant la seconde partie de l'émersion (de T<sub>3,5</sub> à T<sub>7,25</sub>) (Les indices 0 à 7 correspondent au nombre d'heures après le retrait de l'onde de jusant).

Oxygen concentration ( $\text{mg l}^{-1}$ ) in clear incubators at the beginning and the end of two successive incubations (averages + half SE) : A. During the first part of emersion (from T<sub>0</sub> to T<sub>3,5</sub>), B. During the second part of emersion (from T<sub>3,5</sub> to T<sub>7,25</sub>). Subscripts 0 to 7 indicate the number of hours following the beginning of emersion.

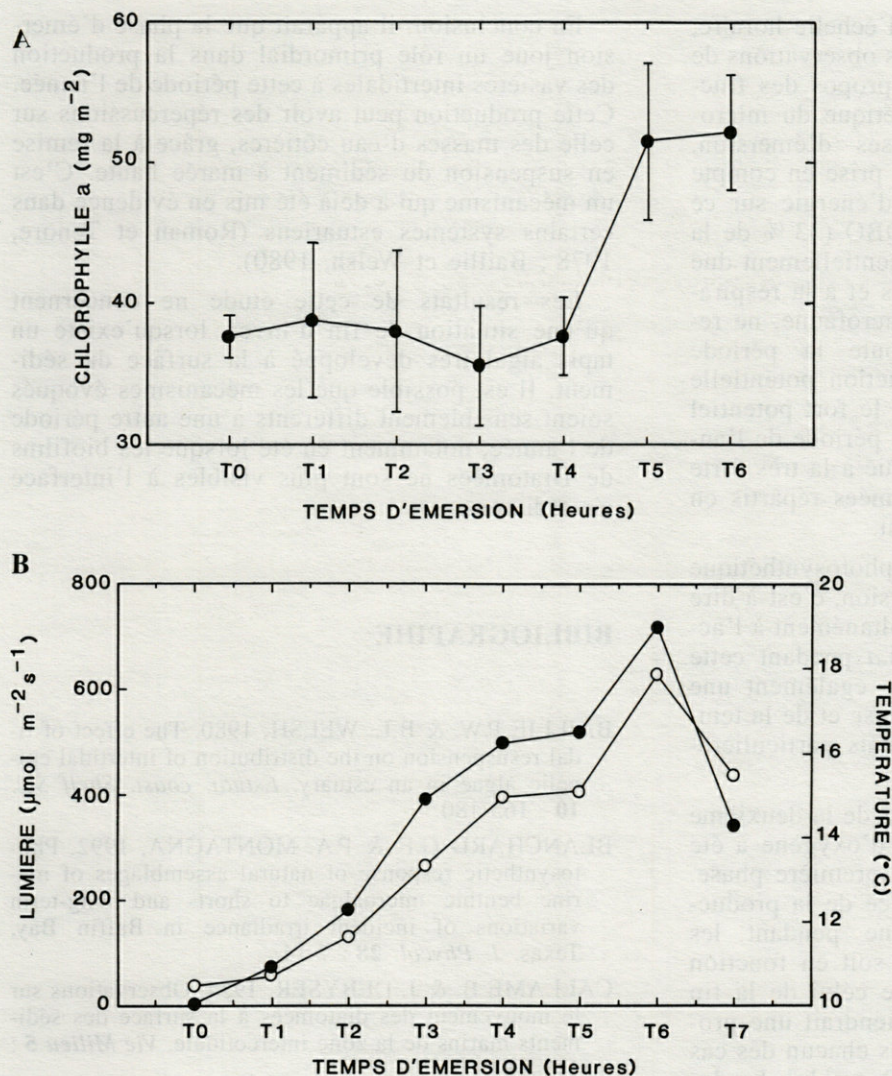


Fig. 3. – A, Concentration de la chlorophylle *a* (mg m<sup>-2</sup>) dans les 5 premiers millimètres du sédiment au cours de l'émersion (de T<sub>0</sub> à T<sub>6</sub>). (Les indices 0 à 7 correspondent au nombre d'heures après le retrait de l'onde de jusant). Les cercles pleins représentent la moyenne de trois répliquats, les barres verticales l'erreur standard. B, Intensité lumineuse (μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>; cercles pleins) et température (°C; cercles vides) pendant la période d'émersion (de T<sub>0</sub> à T<sub>7</sub>). (Les indices 0 à 7 correspondent au nombre d'heures après le retrait de l'onde de jusant).

A, Chlorophyll *a* concentration (mg m<sup>-2</sup>) in the top 5 mm of the sediment during emersion. Subscripts 0 to 7 indicate the number of hours following the beginning of emersion. Full circles represent the mean of three replicates ± SE. B, Photosynthetic Photon Flux Density (μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>; filled circles) and temperature (°C; hollow circles) during emersion (from T<sub>0</sub> to T<sub>7</sub>). Subscripts 0 to 7 indicate the number of hours following the beginning of emersion.

## 2. Production d'oxygène

Il y a eu production nette potentielle d'oxygène dans les incubateurs transparents tout au long de la période d'émersion (Fig. 2). Cependant, l'augmentation de la teneur en oxygène est plus importante dans la deuxième partie de l'émersion. Lors de la première incubation (Fig. 2A), la concentration est passée de 7,33 à 12,34 mg O<sub>2</sub> l<sup>-1</sup>, soit une augmentation d'environ 68 %, alors que pendant la seconde incubation (Fig. 2B) la concentration a augmenté de 153 % (de 7,22 à 18,30 mg O<sub>2</sub> l<sup>-1</sup>). Les concentrations initiales étant pratiquement identiques, nous avons testé les teneurs finales et il est clair que les valeurs de la seconde incubation étaient significativement supérieures (test-*t* unilatéral :  $p < 0,001$ ) à celle de la première. Rapportée à une unité de surface et de temps, la production d'oxygène était presque 2 fois plus forte de T<sub>3,5</sub> à T<sub>7,25</sub> (220,98 ± 10,72 mg O<sub>2</sub> m<sup>2</sup> h<sup>-1</sup>) que de T<sub>0</sub> à T<sub>3,5</sub> (115,42 ± 19,81 mg O<sub>2</sub> m<sup>2</sup> h<sup>-1</sup>).

## 3. Biomasse chlorophyllienne

La concentration en Chl. *a* dans les 5 premiers mm du sédiment a augmenté entre T<sub>4</sub> et T<sub>5</sub> (Fig. 3), délimitant 2 périodes différentes et homogènes : de T<sub>0</sub> à T<sub>4</sub>, la teneur en Chl. *a* est de 37,65 ± 1,64 mg m<sup>-2</sup>, et de T<sub>5</sub> à T<sub>6</sub> elle atteint 51,80 ± 3,09 mg m<sup>-2</sup>, soit une augmentation d'environ 38 %. La seconde période est significativement supérieure à la première (test-*t* unilatéral :  $p < 0,001$ ).

## DISCUSSION ET CONCLUSION

La demande totale en oxygène du sédiment ainsi que sa production, qui reflètent l'activité des communautés hétérotrophe et autotrophe, se sont accrues sur la vasière intertidale au cours du temps d'émersion (Fig. 1 et 2). En montrant qu'il

existe une variabilité des flux à l'échelle horaire, cette étude confirme les premières observations de Pinckney et Zingmark (1991) à propos des fluctuations de l'activité photosynthétique du microphytobenthos pendant les phases d'émergence. Cette variabilité n'est pas encore prise en compte dans l'établissement des bilans d'énergie sur ce type d'écosystème. De plus, la DBO (33 % de la demande totale DOS), qui est essentiellement due à l'activité des Bactéries aérobies et à la respiration de la méiofaune et de la macrofaune, ne représentait en moyenne sur toute la période d'émergence que 3 % de la production potentielle nette d'oxygène, ce qui souligne le fort potentiel des processus autotrophes à cette période de l'année, potentiel qui peut être attribué à la très forte abondance de biofilms de Diatomées répartis en agrégats à la surface du sédiment.

L'augmentation de l'activité photosynthétique dans la deuxième phase de l'émergence, c'est-à-dire à partir de T<sub>3</sub>, s'est produite simultanément à l'accroissement de la teneur en Chl.*a* pendant cette même période (Fig. 3). Il existe également une augmentation de l'énergie lumineuse et de la température à la surface des sédiments particulièrement entre T<sub>5</sub> et T<sub>6</sub> (Fig. 3B).

Sur le plan quantitatif, au cours de la deuxième phase d'émergence, la production d'oxygène a été supérieure de 50 % à celle de la première phase. Si l'on calculait la valeur cumulée de la production potentielle nette d'oxygène pendant les 7 h 30 min que dure l'émergence, soit en fonction du flux mesuré au début, soit de celui de la fin de cette même émergence, on obtiendrait une production totale bien différente dans chacun des cas de figure : 866 contre 1 657 mg O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>. La dynamique des flux revêt donc un aspect fondamental dans l'établissement des bilans d'énergie dans ce type d'écosystème. Outre la lumière et la température qui agissent directement sur la photosynthèse, des facteurs intrinsèques, comme le rythme de migration verticale des Diatomées pendant l'émergence (Callame et Debyser, 1954 ; Hopkins, 1963 ; Round et Palmer, 1966 ; Pinckney et Zingmark, 1991) ou la variation de la performance photosynthétique (Blanchard et Montagna, 1992) (activité par unité de Chl.*a*), peuvent moduler l'activité photosynthétique et contribuer à expliquer la variabilité des flux observés. D'ailleurs, l'activité photosynthétique par unité de Chl.*a* a augmenté de 3,08 mg O<sub>2</sub> mg Chl.*a*<sup>-1</sup> entre T<sub>0</sub> et T<sub>3,5</sub> à 4,69 mg O<sub>2</sub> mg Chl.*a*<sup>-1</sup> entre T<sub>3,5</sub> et T<sub>7,25</sub>.

En tout état de cause, l'accroissement de la production potentielle à la surface de la vase semble être la résultante de plusieurs processus qui ont lieu simultanément, avec probablement une synergie entre la migration verticale des Diatomées et l'accroissement de l'efficacité photosynthétique qui découle d'une exposition à la lumière.

En conclusion, il apparaît que la phase d'émergence joue un rôle primordial dans la production des vasières intertidales à cette période de l'année. Cette production peut avoir des répercussions sur celle des masses d'eau côtières, grâce à la remise en suspension du sédiment à marée haute. C'est un mécanisme qui a déjà été mis en évidence dans certains systèmes estuariens (Roman et Tenore, 1978 ; Baillie et Welsh, 1980).

Les résultats de cette étude ne concernent qu'une situation de fin d'hiver, lorsqu'existe un tapis algal très développé à la surface du sédiment. Il est possible que les mécanismes évoqués soient sensiblement différents à une autre période de l'année, notamment en été lorsque les biofilms de Diatomées ne sont plus visibles à l'interface air-sédiment.

## BIBLIOGRAPHIE

- BAILLIE P.W. & B.L. WELSH, 1980. The effect of tidal resuspension on the distribution of intertidal epipelagic algae in an estuary. *Estuar. coast. Shelf Sci.* **10** : 165-180.
- BLANCHARD G.F. & P.A. MONTAGNA, 1992. Photosynthetic response of natural assemblages of marine benthic microalgae to short- and long-term variations of incident irradiance in Baffin Bay, Texas. *J. Phycol.* **28** : 7-14.
- CALLAME B. & J. DEBYSER, 1954. Observations sur le mouvement des diatomées à la surface des sédiments marins de la zone intercotidale. *Vie Milieu* **5** : 243-249.
- DAVIS M.W. & C.D. MC INTIRE, 1983. Effects of physical gradients on the production dynamics of sediment-associated algae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **13** : 103-114.
- DAY Jr. J.W., HALL C.A.S., KEMP W.M. & A. YANEZ-ARANCIBIA, 1989. Estuarine ecology, John Wiley & Sons, New York, 558 p.
- GOULEAU D., 1975. Les premiers stades de la sédimentation fine sur les vasières littorales découvrantes. Rôle de l'émergence. Thèse d'Etat (2 Vol.), Nantes, 241 + 123 p.
- HOPKINS J.T., 1963. A study of the diatoms of the Ouse Estuary, Sussex. I. The movement of the mudflat diatoms in response to some chemical and physical changes. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **43** : 653-663.
- KRISTENSEN E., ANDERSEN F.O. & L.H. KOFOED, 1988. Preliminary assessment of benthic community metabolism in a south-east Asian mangrove swamp. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **48** : 137-145.
- MANAUD F. & Y. MONBET, 1980. Evaluation des zones humides estuariennes et littorales (étude documentaire). CNEXO-COB-ELGMM, 263 p.
- MANTOURA R.F.C. & C.A. LLEWELLYN, 1983. The rapid determination of algal chlorophyll and carotenoid pigments and their breakdown products in natural wa-



- ters by reverse-phase high-performance liquid chromatography. *Anal. Chim. Acta* **151** : 297-314.
- MC LUSKY D.S., 1989. The estuarine Ecosystem, Blackie, New York, 215 p.
- PLANTE-CUNY M.-R. & A. BODOY, 1987. Biomasse et production primaire du phytoplancton et du microphytobenthos de deux biotopes sableux (Golfe de Fos, France). *Oceanol. Acta* **10** : 223-237.
- PINCKNEY J. & R.G. ZINGMARK, 1991. Effects of tidal stage and sun angles on intertidal benthic microalgal productivity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **76** : 81-89.
- ROMAN M.R. & K.R. TENORE, 1978. Tidal resuspension in Buzzards Bay, Massachusetts. I. Seasonal changes in the resuspension of organic carbon and chlorophyll *a*. *Estua. coast. mar. Sci.* **6** : 37-46.
- ROUND F.E. & J.D. PALMER, 1966. Persistent, vertical-migration rhythms in benthic microflora. II. Field and laboratory studies on diatoms from the banks of the river Avon. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **46** : 191-214.
- SOMMARUGA R., 1991. Sediment oxygen demand in man-made Lake Ton-Ton (Uruguay). *Hydrobiologia* **215** : 215-221.

*Reçu le 13 septembre 1993 ; received September 13, 1993*  
*Accepté le 13 janvier 1994 ; accepted January 13, 1994*



# COMPARAISON DU RÉGIME ALIMENTAIRE D'UNE POPULATION MARINE ET D'UNE POPULATION LAGUNAIRE D'*ATHERINA BOYERI* DES CÔTES TUNISIENNES

*Comparison of diet between a marine and a lagoonal populations  
of Atherina boyeri from Tunisian coasts*

M. TRABELSI<sup>(1)</sup>, F. KARTAS<sup>(1,†)</sup> & J.P. QUIGNARD<sup>(2)</sup>

<sup>(1)</sup> Laboratoire Fredj Kartas de Biologie et d'Ecologie Littorales, Faculté des Sciences, Campus Universitaire,  
1060, Tunis, Tunisie

<sup>(2)</sup> Laboratoire d'Ichtyologie, Université Montpellier II, Sciences et Techniques du Languedoc,  
34095 Montpellier Cedex 05, France

ATHERINIDAE  
*ATHERINA BOYERI*  
MÉDITERRANÉE  
TUNISIE  
ALIMENTATION

**RÉSUMÉ** – En Tunisie, les proies planctoniques constituent l'apport nutritif le plus important des Athérines marines (Copépodes) alors que les proies benthiques sont plus fréquentes chez les spécimens lagunaires (Amphipodes). La diversité alimentaire est plus élevée en lagune qu'en mer ; en revanche, le nombre moyen de proies consommées par les Athérines marines dépasse celui des spécimens lagunaires.

ATHERINIDAE  
*ATHERINA BOYERI*  
MEDITERRANEAN SEA  
TUNISIA  
FEEDING

**SUMMARY** – In Tunisia, planktonic prey (Copepoda) are the most important food of marine sand smelts, whilst benthonic ones (Amphipoda) are more frequent in lagoonal specimens. Diet diversity is greater in the lagoon than in the sea but the average number of prey consumed by marine sand smelts is much higher than lagoonal specimens.

## INTRODUCTION

L'alimentation de l'Athérine *Atherina boyeri* Risso, 1810 a été étudiée dans différents secteurs de l'aire de distribution de l'espèce : lac Trasi-mène (Moretti *et al.*, 1959), étang du Prévost (Kohler, 1976), bassin d'Arcachon (Castel *et al.*, 1977), étangs de Canet et de Leucate (Beaude-moulin et Bical, 1976 ; Hervé, 1978 ; Marfin, 1981), étang de Bourdigou (Marfin, 1981) et lagune de Bardawil (Gon et Ben Tuvia, 1983).

Ces auteurs ont montré que le régime alimentaire de ce Poisson est essentiellement à base de petits Crustacés et comprend en proportions variables, selon les milieux, des formes planctoniques et benthiques. Les proies planctoniques dominant dans les contenus digestifs des Athérines vivant en mer et dans les étangs profonds (Kiener et Spillman, 1969) alors que les proies benthiques sont fréquentes dans ceux des lagunes

peu profondes (Kohler, 1976 ; Castel *et al.*, 1977). Les mêmes résultats ont été signalés en mer Noire (Porumb, 1968).

En Tunisie, le régime alimentaire de l'Athérine n'a fait l'objet d'aucune étude antérieure. Le présent travail porte sur les analyses quantitative et qualitative des contenus digestifs de Poissons provenant de deux milieux différents, l'un marin et l'autre lagunaire. Il a pour but de connaître la nature et les variations saisonnières de l'alimentation de ce Poisson et d'évaluer les différences et les similitudes entre les spécimens marins et lagunaires.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette étude est basée sur 24 échantillons composés chacun de 30 individus provenant de récoltes effectuées mensuellement à la capéchade en milieu lagunaire (Ichkeul) et à la senne de rivage en zone marine (Monastir). La collecte a été réa-

† F. Kartas est décédé en décembre 1992.

lisée de juin 1984 à mai 1985. Elle porte ainsi sur 720 spécimens de longueur totale variant de 37 à 108 mm pour les Athérines lagunaires et de 42 à 97 mm pour celles d'origine marine.

Les Poissons conservés dans du formol (10 %) sont disséqués et leurs tubes digestifs prélevés et gardés dans le même liquide conservateur pour une analyse ultérieure. En effet, l'étude du régime alimentaire ne s'est pas limitée à celle du contenu stomacal, mais a porté aussi sur ceux de l'oesophage et de l'intestin. La dissection du tube digestif est réalisée sous la loupe binoculaire et les proies sont dénombrées et identifiées au fur et à mesure de leur extraction.

Lorsque la digestion des espèces proies se trouve à un stade avancé, le comptage est effectué sur des parties d'individu : tête, antennes, yeux, mâchoires, uropodes, etc... Dans tous les cas le nombre minimum a été retenu. D'autre part, quelle que soit leur importance, les grains de sable et les pontes ont toujours été comptés comme une unité.

La méthode d'analyse adoptée dans le présent travail est fondée sur le dénombrement des espèces proies (méthode numérique) et fait appel à un certain nombre d'indices et de coefficients définis comme suit :

— Le coefficient de vacuité ( $C_v$ ) : rapport entre le nombre d'estomacs vides ( $E_v$ ) et le nombre total d'estomacs examinés ( $E_e$ ) :  $C_v = E_v/E_e$  ; sa connaissance permet d'évaluer les variations de l'activité trophique des Poissons au cours de l'année.

— L'indice de fréquence d'une proie ( $F$ ) : rapport entre le nombre d'estomacs contenant une proie déterminée ( $EP_d$ ) et le nombre d'estomacs pleins ( $EP$ ) :  $F = EP_d/EP$ .

— Le pourcentage en nombre ( $C_n$ ) : rapport en pourcentage entre l'effectif total d'une proie déterminée ( $NP_d$ ) et le nombre total des proies ingérées ( $NP_t$ ) :  $C_n = (NP_d/NP_t) \times 100$ .

— Le nombre moyen d'une proie donnée par estomac ( $m$ ) : rapport entre l'effectif total de cette proie ( $NP_d$ ) et le nombre d'estomacs contenant cette même proie ( $EP_d$ ) :  $m = NP_d/EP_d$ .

— Le nombre moyen de proies ( $Moy.$ ) : rapport entre le nombre total des diverses proies ( $NTP$ ) et le nombre d'estomacs pleins ( $EP$ ) :  $Moy. = NTP/EP$ .

— L'indice d'activité des Poissons ( $A$ ) : somme des indices de fréquences des différentes proies ( $F$ ). Ses variations permettent de juger du niveau de la recherche de la nourriture par les Poissons.

— L'effort sur la proie ( $E$ ) : se calcule en fonction de  $F$  et de  $C_n$  :  $E = F \times C_n$  et permet de caractériser, sur un ensemble de sous-échantillons de Poissons consommant la même proie, celui qui exerce la prédation la plus importante.

— L'indice de diversité de Shannon ( $ISH$ ), exprimé en bits ou unités d'information, est :

$ISH = - \sum NP_d/NP_t \log_2 NP_d/NP_t$  où  $NP_t$  = nombre total des proies ingérées, et  $NP_d$  = effectif total d'une proie déterminée. Cet indice met en évidence les divergences de comportements alimentaires des Athérines de sexes différents et/ou de milieux différents.

## RÉSULTATS

### 1. Milieu marin

L'indice de vacuité mensuel des Athérines marines est nul, ces Poissons se nourrissent donc au moment de leur capture.

D'une façon générale, l'alimentation de l'Athérine se compose essentiellement de petits Copépodes planctoniques ( $C_n = 88,68\%$ ), très secondairement d'Annélides, d'Amphipodes et d'Isopodes et de quelques rares Ostracodes, Corophidés, Sphéromidés, etc... (Tabl. I).

L'analyse comparée des contenus digestifs des deux sexes révèle que le pourcentage en nombre des Copépodes est plus élevé chez les mâles que chez les femelles ; cette différence est en partie compensée chez ces dernières par une consommation accrue de Gammaridés et d'Idotéidés.

L'étude des variations saisonnières de l'alimentation montre que l'évolution du nombre moyen de proies s'effectue de la même façon chez les individus des deux sexes (Tabl. II ; Fig. 1). Durant l'hiver et le printemps, ce nombre passe par un maximum en janvier (153,87 proies/estomac) puis diminue régulièrement d'un mois à l'autre pour atteindre un minimum en juillet (1,87 proies/estomac). Il demeure réduit au cours de l'été.

Durant l'automne et l'hiver, nous constatons un accroissement assez régulier d'un mois à l'autre de l'activité alimentaire ; la valeur maximale est observée en avril ( $A = 3,92$ ). Par la suite, cette activité se ralentit de façon importante pour atteindre son minimum en juillet ( $A = 1,13$ ). Les quatre mois suivants (août à novembre) sont caractérisés par une activité relativement faible et un régime alimentaire à base de proies benthiques (Annélides). L'évolution de l'indice de diversité alimentaire est la même chez les individus des deux sexes et peut être décomposée en deux temps :

— d'avril à octobre le spectre alimentaire est très diversifié. Les Poissons se nourrissent à la fois de Copépodes, d'Amphipodes, d'Isopodes et d'Annélides. Les quantités consommées diffèrent peu d'une catégorie de proie à l'autre.

— durant la saison hivernale l'indice de diversité, relativement faible indique, soit le passage à un comportement alimentaire sélectif, soit un plus faible nombre d'espèces proies disponibles ; les

Tabl. I. – Régime alimentaire annuel de l'Athérine marine. NP : nombre total d'une proie déterminée. NE : nombre total d'estomacs contenant une proie déterminée. Moy. : moyenne. F : fréquence. Cn% : pourcentage. ISh : indice de diversité alimentaire.

Annual diet of marine sand smelts. NP : total number of a given item. NE : total number of stomachs with a given item. Moy. : Average. F : Frequency. Cn% : Percentage. ISh : Shannon diversity index.

PROIES	FEMELLES				MALES			
	NP (NE)	MOY.	F	Cn%	NP (NE)	MOY.	F	Cn%
CRUSTACES								
Copépodes	5487(90)	60,97	0,51	85,15	7606(98)	77,61	0,54	91,41
Amphipodes								
Corophidés	2(2)	1,00	0,01	0,03	3(3)	1,00	0,02	0,04
Gammaridés	130(42)	3,10	0,24	2,02	74(36)	2,06	0,20	0,89
Total	132(42)	3,14	0,24	2,05	77(29)	2,66	0,16	0,93
Isopodes								
Idotéidés	179(15)	11,93	0,08	2,78	51(14)	3,64	0,08	0,61
Sphéromidés	/	/	/	/	2(2)	1,00	0,01	0,02
Total	179(15)	11,93	0,08	2,78	53(15)	3,53	0,08	0,64
Ostracodes	11(9)	1,22	0,05	0,17	20(15)	1,33	0,08	0,24
Mysidacés	18(10)	1,80	0,06	0,28	10(6)	1,67	0,03	0,12
Cumacés	8(8)	1,00	0,04	0,12	5(5)	1,00	0,03	0,06
Indéterminés	80(65)	1,23	0,37	1,24	77(62)	1,24	0,34	0,93
Total	5915(129)	45,85	0,72	91,79	7848(138)	56,87	0,76	94,32
ANNELIDES	415(117)	3,55	0,66	6,44	334(114)	2,93	0,63	4,01
MOLLUSQUES	22(6)	3,67	0,03	0,34	36(7)	5,14	0,04	0,43
INSECTES	7(5)	1,40	0,03	0,11	7(6)	1,17	0,03	0,08
PONTES	35(35)	1,00	0,20	0,54	33(33)	1,00	0,18	0,40
VEGETAUX	22(22)	1,00	0,12	0,34	41(41)	1,00	0,23	0,49
EAILLES	21(20)	1,05	0,11	0,33	16(14)	1,14	0,08	0,19
SABLE	7(7)	1,00	0,04	0,11	6(6)	1,00	0,03	0,07
TOTAL	6444(178)	36,20	2,55	/	8321(182)	45,72	2,55	/
ISh			0,99				0,66	

Tabl. II. – Variations mensuelles des indices alimentaires chez l'Athérine marine. NP : nombre total d'une proie déterminée. NE : nombre total d'estomacs contenant une proie déterminée. Moy. : moyenne. A : activité du Poisson. ISh : indice de diversité alimentaire.

Monthly variations of the feeding indexes of the marine sand smelts. NP : total number of a given item. NE : total number of stomachs with a given item. Moy. : Average. A : feeding activity. ISh : Shannon diversity index.

		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
NP(NE)	Femelles	2584(13)	559(15)	1482(16)	376(15)	416(14)	176(15)	31(16)	44(15)	51(13)	59(16)	496(18)	170(12)
	Mâles	2032(17)	752(15)	3063(14)	227(15)	339(16)	500(15)	25(14)	73(15)	65(17)	45(14)	657(12)	541(18)
	Femelles+Mâles	4616(30)	1311(30)	4545(30)	603(30)	755(30)	676(30)	56(30)	117(30)	116(30)	104(30)	1153(30)	711(30)
Moy.	Femelles	198,77	37,27	92,63	25,07	29,71	11,73	1,94	2,93	3,92	3,69	27,56	14,17
	Mâles	119,53	50,13	218,79	15,13	21,19	33,33	1,79	4,87	3,82	3,21	54,75	30,06
	Femelles+Mâles	153,87	43,70	151,50	20,10	25,17	22,53	1,87	3,90	3,87	3,47	38,43	23,70
A.	Femelles	2,76	3,33	3,50	4,20	3,20	2,54	1,19	2,02	1,85	1,57	1,91	2,83
	Mâles	3,07	3,52	3,20	3,60	3,07	2,27	1,06	2,28	1,72	1,92	1,90	2,18
	Femelles+Mâles	2,91	3,42	3,38	3,92	3,14	2,55	1,13	2,02	1,77	1,73	1,90	2,47
ISh	Femelles	0,12	0,83	0,34	2,34	0,95	1,85	1,69	2,46	2,17	1,26	0,52	0,94
	Mâles	0,26	0,67	0,16	2,47	1,13	1,03	2,43	1,87	1,73	1,71	0,24	0,43
	Femelles+Mâles	0,18	0,72	0,22	2,53	1,15	1,56	2,32	2,15	2,01	1,52	0,37	0,57

Athérines consomment presque exclusivement les petits Copépodes.

## 2. Milieu lagunaire

Sur les 360 individus examinés, 64 avaient des tubes digestifs complètement vides ce qui se traduit par un indice de vacuité égal à 0,18. L'évo-

lution de cet indice diffère selon le sexe. Chez les femelles, nous constatons, à partir d'un maximum observé en janvier (Cv = 0,41), une diminution régulière et continue d'un mois à l'autre qui atteint son minimum en avril avec un Cv égal à 0,04 ; l'indice s'élève ensuite pour rechuter de nouveau en juillet (Cv = 0,16). Durant l'automne, la vacuité croît progressivement pour plafonner en décembre (Cv = 0,33). Elle fluctue pour les mâles, entre des extrêmes minimales observées en avril

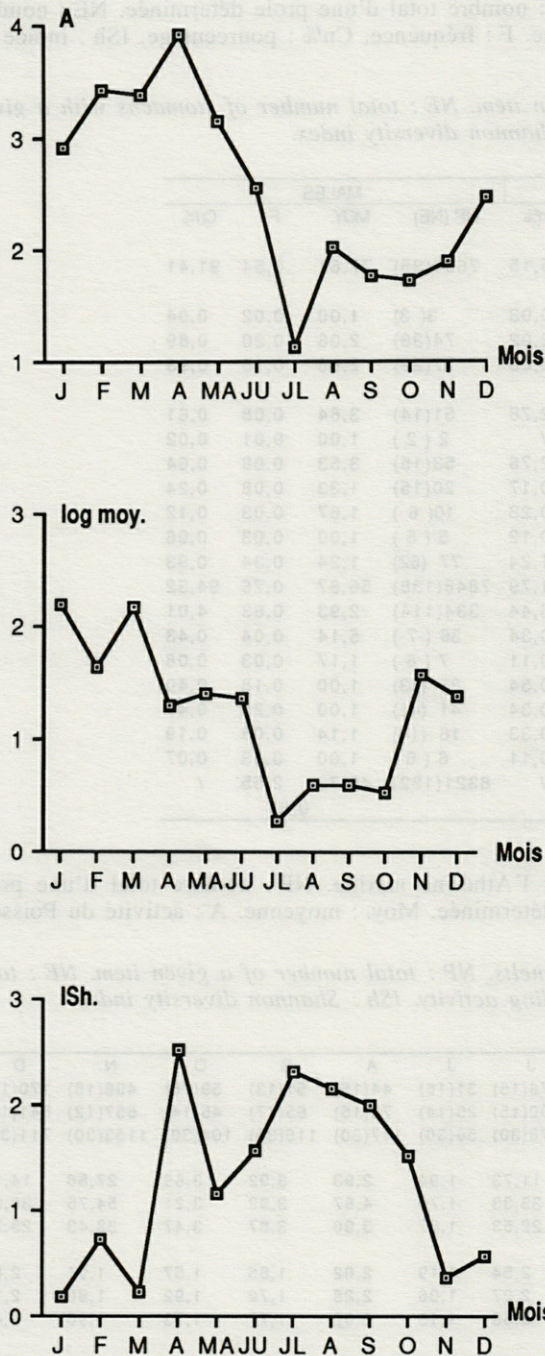


Fig. 1. — Evolution saisonnière de l'activité du Poisson (A), du nombre moyen de proies (log moy.) et de l'indice de diversité de Shannon (ISh) chez l'Athérine marine.

*Marine sand smelts: seasonal change in the feeding activity (A), average number of prey (log. moy.) and Shannon diversity index (ISh).*

et juillet ( $Cv = 0$ ) et maximales aux mois d'août et décembre ( $Cv = 0,33$ ). Les valeurs les plus élevées se retrouvent durant les saisons estivale et automnale (Fig. 2).

Le régime alimentaire de l'Athérine lagunaire (Tabl. III) se compose essentiellement d'Amphi-

podés (Cn = 37,66 %), d'Isopodes (15,20 %), d'Annélides (12,25 %) et de Copépodes (11,51 %).

Les préférences alimentaires diffèrent selon le sexe. Les Corophidés et les Ostracodes seraient beaucoup plus recherchés par les mâles que par les femelles. En revanche, le pourcentage en nombre des Annélides et des Idothéides est plus important chez ces dernières. Les Copépodes, Mollusques et Insectes ont été recensés exclusivement dans les tubes digestifs des femelles. Le spectre alimentaire des mâles se révèle ainsi nettement plus étroit que celui des femelles.

Les variations du nombre moyen de proies par estomac en fonction des mois (Tabl. III ; Fig. 2) s'effectuent de la même manière chez les individus des deux sexes, exception faite pour le mois de mars où la quantité de proies consommées est plus faible chez les femelles. Sexes confondus, la consommation passe par un maximum moyen en mai (14,19 proies/estomac) puis diminue régulièrement jusqu'au mois d'août. En septembre, le nombre moyen de proies ingérées s'élève pour rechuter en octobre (1,88 proies/estomac). L'appétence alimentaire reprend durant l'automne, elle augmente de façon continue jusqu'en mai pour les mâles tandis qu'elle subit une baisse notable chez les femelles durant les mois de février à mars.

L'évolution de l'indice de diversité au cours de l'année est synchronique chez les spécimens des deux sexes (Tabl. IV). Mis à part juin et septembre où la diversité alimentaire se révèle à l'avantage des mâles, partout ailleurs, elle est en faveur des femelles. Les variations de cet indice se font en deux étapes :

— la première couvre les saisons estivale et automnale durant lesquelles le menu alimentaire de l'Athérine se compose de plusieurs catégories de proies et le pourcentage en nombre varie peu d'une espèce à l'autre.

— la seconde s'étend de janvier à mai et septembre, où l'indice de Shannon présente des valeurs relativement faibles traduisant le passage à une alimentation moins variée mais se modifiant qualitativement d'un mois à l'autre. Au lac Ichkeul, la succession observée est la suivante : Corophidés (janvier), Isopodes (février), Ostracodes (mars), Copépodes (avril), Amphipodes (mai) et Annélides (septembre). Aux faibles valeurs de l'indice de diversité correspondent les consommations les plus fortes sur le plan numérique de l'espèce proie dominante dans le milieu et inversement. L'indice de diversité diminue considérablement durant la période de reproduction pour atteindre ses valeurs les plus faibles en avril et juillet.

Contrairement aux mâles, les femelles s'alimentent relativement peu en période de maturation des gonades. Durant la ponte (mars-juillet),

les individus des deux sexes s'activent et se nourrissent abondamment. Lors du repos sexuel, l'Athérine continue d'être active et son indice de

vacuité s'élève. Corrélativement à une diminution de la quantité de proies consommées, son menu alimentaire devient qualitativement varié.

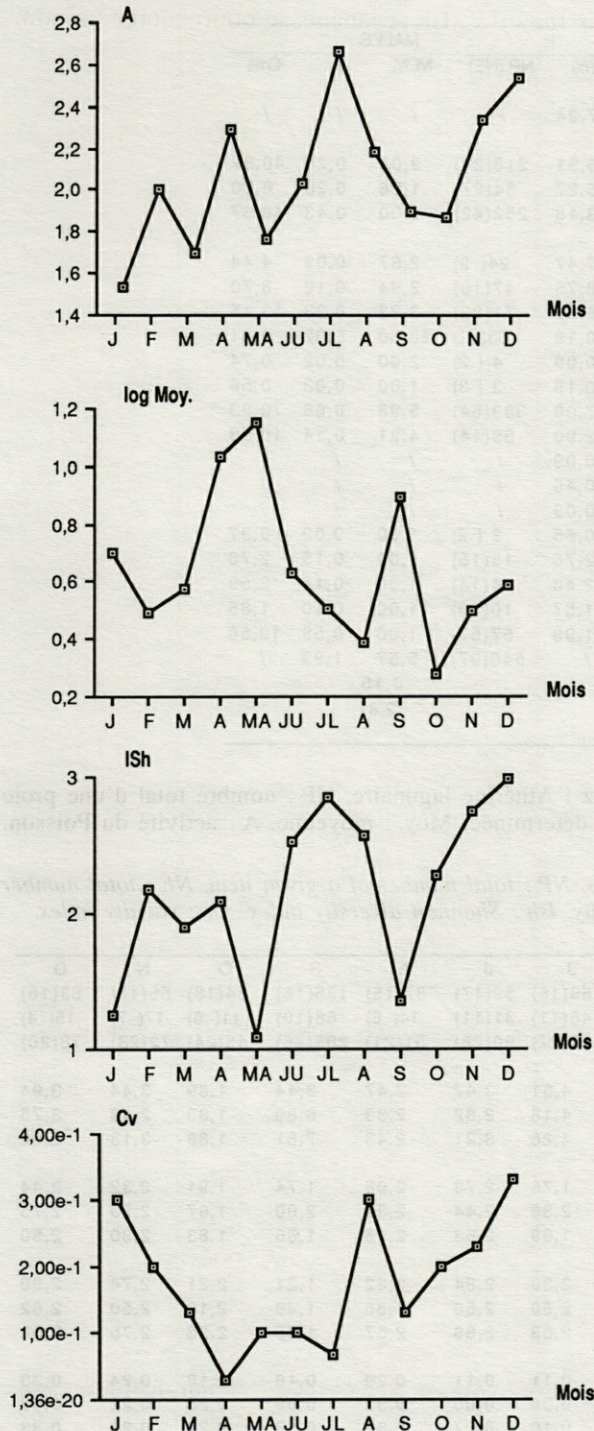


Fig. 2. - Evolution saisonnière de l'activité des Poissons (A), du nombre moyen de proies (log moy.), de l'indice de diversité de Shannon (ISh) et de l'indice de vacuité (Cv) chez l'Athérine lagunaire.

Lagoonal sand smelts : seasonal change in the feeding activity (A), average number of prey (log. moy.), Shannon diversity index (ISh) and vacuity index (Cv).

### CONCLUSION

L'étude comparée des prises alimentaires de l'Athérine dans deux milieux, l'un marin (Monastir) et l'autre lagunaire (Ichkeul), permet de constater les faits suivants :

— le régime alimentaire de l'Athérine marine se compose presque exclusivement de Copépodes et très secondairement d'Annélides, d'Idotéidés et de Gammaridés. En revanche, en milieu lagunaire, l'alimentation est plus variée et basée pour l'essentiel sur les Amphipodes, les Corophidés et accessoirement sur les Isopodes, les Annélides et les Copépodes.

— l'indice de vacuité est nul en milieu marin puisque tous les tubes digestifs examinés contenaient au moins une proie et il est par contre assez important (18 %) en milieu lagunaire. Cette valeur occupe une position moyenne parmi celles de la littérature : 2,8 % dans le bassin d'Arcachon (Castel *et al.*, 1977) ; 3,4-4,3 % dans l'étang du Bourgidou (Marfin, 1981) ; 36 % dans le lac de Bardawil (Gon et Ben Tuvia, 1983) et 38-80 % dans l'étang du Prévost (Kohler, 1976). Dans le lac Ichkeul l'indice de vacuité présente un cycle saisonnier assez net, les valeurs les plus fortes sont enregistrées en automne et en hiver et les plus faibles au printemps et en été.

— l'indice de diversité moyen de l'Athérine lagunaire (ISh = 3,09) est beaucoup plus élevé que celui de l'Athérine marine (ISh = 0,89). Ceci peut être attribué à l'hétérogénéité temporelle et spatiale des conditions environnementales du milieu lagunaire et à l'homogénéité relative de celles du milieu marin. Les écarts observés entre les valeurs extrêmes sont plus accentués en mer. En automne, au moment où l'athérine de mer s'alimente presque uniquement de Copépodes, celle du lac d'Ichkeul se nourrit de diverses proies (Corophidés, Gammaridés, Idotéidés, Sphéromidés et Annélides). Durant la saison hivernale, le régime alimentaire en mer est à base de Copépodes ; aux faibles valeurs de cet indice correspondent les plus fortes consommations de proies sur le plan numérique ce qui se traduit par une surconsommation de l'espèce proie dominante comme le constatent Castel *et al.* (1977) et Hervé (1978). En milieu lagunaire, les catégories de proies dominantes se succèdent d'un mois à l'autre. De janvier à mai, les proies dominantes sont successivement : les Corophidés, Isopodes, Ostracodes, Copépodes et Amphipodes ce qui est en accord avec les observations de Castel *et al.* (1977) et Marfin (1981).

Tabl. III. – Régime alimentaire annuel de l'Athérine lagunaire. NP : nombre total d'une proie déterminée. NE : nombre total d'estomacs contenant une proie déterminée. Moy. : moyenne. F : fréquence. Cn% : pourcentage. ISh : indice de diversité alimentaire. Cv : indice de vacuité.

*Annual diet of the lagoonal sand smelts. NP : total number of a given item. NE : total number of stomachs with a given item. Moy. : Average. F : Frequency. Cn% : Percentage. ISh : Shannon diversity index. Cv : vacuity index.*

PROIES	FEMELLES				MALES			
	NP (NE)	MOY.	F	Cn%	NP (NE)	MOY.	F	Cn%
CRUSTACES								
Copépodes	187 ( 2 )	93,50	0,01	17,24	/	/	/	/
Amphipodes								
Corophidés	292(42)	6,95	0,21	26,91	218(24)	9,08	0,25	40,37
Gammaridés	68(44)	1,55	0,22	6,27	34(27)	1,26	0,28	6,30
Total	360(75)	4,80	0,38	33,18	252(42)	6,00	0,43	46,67
Isopodes								
Idotéidés	81(32)	2,53	0,16	7,47	24( 9)	2,67	0,09	4,44
Sphéromidés	95(34)	2,79	0,17	8,76	47(16)	2,94	0,16	8,70
Total	176(55)	3,20	0,28	16,22	71(22)	3,23	0,23	13,15
Ostracodes	2 ( 2)	1,00	0,01	0,18	53( 2)	26,50	0,02	9,81
Mysidacés	1 ( 1)	1,00	0,01	0,09	4 ( 2)	2,00	0,02	0,74
Indéterminés	2 ( 2)	1,00	0,01	0,18	3 ( 3)	1,00	0,03	0,56
Total	727(110)	6,61	0,55	67,00	383(64)	5,98	0,66	70,93
ANNELIDES	140(31)	4,52	0,16	12,90	59(14)	4,21	0,14	10,93
MOLLUSQUES	1 ( 1)	1,00	0,01	0,09	/	/	/	/
INSECTES	5 ( 3)	1,67	0,02	0,46	/	/	/	/
SYNGNATHIDES	1 ( 1)	1,00	0,01	0,09	/	/	/	/
PONTES	7 ( 7)	1,00	0,04	0,65	2 ( 2)	1,00	0,02	0,37
VEGETAUX	30(30)	1,00	0,15	2,76	15(15)	1,00	0,15	2,78
ECAILLES	26(26)	1,00	0,13	2,40	14(14)	1,00	0,14	2,59
SABLE	17(17)	1,00	0,09	1,57	10(10)	1,00	0,10	1,85
INDETERMINES	130(130)	1,00	0,65	11,98	57(57)	1,00	0,59	10,56
TOTAL	1085(199)	5,45	2,06	/	540(97)	5,57	1,99	/
Cv		0,19				0,15		
ISh		3,06				2,81		

Tabl. IV. – Variations mensuelles des indices alimentaires chez l'Athérine lagunaire. NP : nombre total d'une proie déterminée. NE : nombre total d'estomacs contenant une proie déterminée. Moy. : moyenne. A : activité du Poisson. ISh : indice de diversité alimentaire. Cv : indice de vacuité.

*Monthly variations of feeding indexes of the lagoonal sand smelts. NP : total number of a given item. NE : total number of stomachs with a given item. Moy. : Average. A : feeding activity. Ish : Shannon diversity index. Cv : vacuity index.*

		J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
NP(NE)	Femelles	41(10)	50(15)	31(20)	263(22)	248(18)	69(16)	59(17)	37(15)	135(16)	34(18)	55(16)	63(16)
	Mâles	64(11)	24( 9)	66( 6)	49( 7)	135( 9)	46(11)	31(11)	14( 6)	68(10)	11( 6)	17( 7)	15( 4)
	Femelles+Mâles	105(21)	74(24)	97(26)	312(29)	383(27)	115(27)	90(28)	51(21)	203(26)	45(24)	72(23)	78(20)
Moy.	Femelles	4,10	3,33	1,55	11,95	13,78	4,31	3,47	2,47	8,44	1,89	3,44	3,94
	Mâles	5,82	2,67	11,00	7,00	15,00	4,18	2,82	2,33	6,80	1,83	2,43	3,75
	Femelles+Mâles	5,00	3,08	3,73	10,76	14,19	4,26	3,21	2,43	7,81	1,88	3,13	3,90
A.	Femelles	1,90	2,13	1,40	2,29	1,85	1,76	2,73	2,08	1,74	1,91	2,32	2,44
	Mâles	1,08	1,66	2,50	2,29	1,44	2,36	2,44	2,33	2,00	1,67	2,29	2,75
	Femelles+Mâles	1,50	1,97	1,66	2,25	1,73	1,99	2,63	2,15	1,86	1,83	2,30	2,50
ISh	Femelles	1,84	2,21	1,78	1,85	1,31	2,39	2,94	2,62	1,21	2,21	2,74	2,90
	Mâles	0,69	1,81	1,11	1,64	0,55	2,50	2,50	1,86	1,49	2,16	2,50	2,62
	Femelles+Mâles	1,25	2,17	1,89	2,09	1,09	2,53	2,86	2,57	1,35	2,28	2,75	2,98
Cv	Femelles	0,41	0,25	0,13	0,04	0,05	0,11	0,11	0,29	0,16	0,18	0,24	0,33
	Mâles	0,15	0,10	0,14	0,00	0,18	0,08	0,00	0,33	0,09	0,25	0,22	0,33
	Femelles+Mâles	0,30	0,20	0,13	0,03	0,10	0,10	0,07	0,30	0,13	0,20	0,23	0,33

— le nombre moyen de proies consommées par les Athérines marines dépasse celui des spécimens lagunaires et ce durant la période allant de novembre à mars. Ce fait peut être attribué à la taille

des proies consommées, les Athérines lagunaires s'alimentent de proies benthiques (Amphipodes) grosses mais peu nombreuses tandis que l'Athérine marine exploite des proies de petite taille



mais en grand nombre. Les écarts observés s'atténuent en période estivale et aux mois d'avril-mai à la suite du changement du régime alimentaire de l'Athérine marine qui délaisse les Copépodes pour privilégier les Annélides. Les premiers, du fait de leur petite taille, sont ingérés en plus grand nombre.

## BIBLIOGRAPHIE

- BEAUDEMOULIN S. & C. BICAL, 1976. Biologie et croissance des populations d'*Atherina boyeri* des étangs de Salses-Leucate et de Canet-Saint-Nazaire. Rapport DEA Océanogr. Biol. Univ. Paris VI : 116 p.
- CASTEL J., P. CASSIFOUR & P.-J. LABOURG, 1977. Croissance et modifications. du régime alimentaire d'un téléostéen mugiliforme : *Atherina boyeri* Risso, 1810 dans les étangs saumâtres du bassin d'Archon. *Vie Milieu* **27** (3)A : 385-410.
- GON O. & A. BEN TUVIA, 1983. The biology of Boyer's sand smelt *Atherina Boyeri* Risso in the Bardawil lagoon on the Mediterranean coast of Sinai. *J. Fish Biol.* **22** : 537-547.
- HERVE P., 1978. Ichthyofaunes comparées de deux étangs littoraux du Roussillon : Salses-Leucate et Canet - Saint-Nazaire. Thèse 3<sup>e</sup> Cycle Océanogr. Biol. Univ. Paris VI : 253 p.
- KIENER A. & C.J. SPILLMANN, 1969. Contribution à l'étude systématique et écologique des athérines des côtes françaises. *Mém. Mus. Hist. nat. Paris*, n. sér., Sér. A, Zool. **40** (2) : 33-74.
- KOHLER A., 1976. Observations biologiques et biométriques sur *Atherina boyeri* dans l'étang du Prévost à Palavas (Hérault). *Vie Milieu*, **26** (1) A : 157-174.
- MARFIN J.P., 1981. Biologie de l'athérine : *Atherina Boyeri* Risso, 1810 (Poisson Téléostéen) dans trois milieux saumâtres du Roussillon (Leucate Canet Bourdigou). Thèse 3<sup>e</sup> Cycle Univ. Perpignan, 236 p.
- MORETTI G., GIANOTTI F.S. & A. GIGANTI, 1959. Il « latterino » (*Atherina mochon* Cuv.) nel Trasimento Biometrica, regime dietetico, pesca et parassitismo. *Riv. Biol.* **51** : 3-38.
- PORUMB I.I., 1968. Le rôle de l'*Atherina mochon pontica* Eichw. dans la mise en valeur du zooplancton de la zone néritique du littoral roumain de la mer Noire. Comm. 19<sup>e</sup> Congrès CIESM Monaco.

Reçu le 17 juillet 1993 ; received July 17, 1993  
 Accepté le 7 février 1994 ; accepted February 7, 1994



# SOME ASPECTS OF SOCIAL INTERACTION DURING FEEDING IN *SEPIA OFFICINALIS* (MOLLUSCA : CEPHALOPODA) HATCHED AND REARED IN THE LABORATORY

K. WARNKE<sup>(1)</sup>

<sup>(1)</sup> Universität Bremen, NW 2, AG Witte, Germany,

Address for correspondence : Center for Tropical Marine Ecology, Gebäude Geowissenschaften,  
Klagenfurter Str., 28359 Bremen, Germany

*SEPIA OFFICINALIS*  
REARING  
BEHAVIOUR  
FEEDING HIERARCHY  
BODY PATTERNS

**ABSTRACT** – *Sepia officinalis* were reared in 2 groups of 4 individuals, and 4 individuals singly, from hatching to sexual maturity (7 months). During feeding, the animals were watched to find out whether they develop some kind of interactive behaviour, especially a feeding hierarchy. The following variables were recorded : (1) time needed for *Sepia* to attack a prey, (2) number of prey items caught, (3) rank order of individual catching prey, (4) possible changes in colour pattern during feeding. Individuals reared in groups attacked their prey about three times as fast and ingested more prey (up to twice as much) than individually reared animals. A feeding hierarchy was obvious after 4 months, then animals started to show a weak zebra-stripe pattern (mostly short bright stripes on brown/red skin), but only when feeding. When reared individually, animals showed this pattern only when they were fed in a group. In addition to showing a colour pattern, individuals of both sexes extended one or both ventral arms during feeding, thus preventing conspecifics from getting at the prey. After 5 months the feeding hierarchy was stable. The rank values were significant during the following 48 experimental days.

*SEPIA OFFICINALIS*  
ÉLEVAGE  
COMPORTEMENT  
HIÉRARCHIE  
LIVRÉE CHROMATIQUE

**RÉSUMÉ** – Deux groupes de 4 individus de *Sepia officinalis*, et 4 exemplaires isolés ont été élevés de la naissance à la maturité sexuelle durant 7 mois. Les Seiches ont été observées pendant qu'elles se nourrissaient en vue de constater si elles développent un comportement interactif, spécialement un comportement hiérarchique. Les variables suivantes ont été relevées : 1. temps nécessaire à une Seiche pour attaquer une proie ; 2. nombre de proies capturées ; 3. rang de capture d'une proie par individu ; 4. changements éventuels de la répartition des couleurs pendant la nutrition. Les exemplaires élevés en groupes attaquent leurs proies environ trois fois plus vite et ingèrent davantage de proies (plus de 2 fois plus) que les Seiches élevées séparément. Une hiérarchie dans la nutrition est observée au bout de 4 mois, puis les Seiches commencent à montrer un aspect rayé (le plus souvent, de courtes rayures brillantes sur fond brun-rouge), seulement pendant qu'elles se nourrissent. Les individus élevés séparément ne prennent un aspect rayé que lorsqu'ils sont nourris en groupe. Outre l'apparition de cette livrée rayée, les exemplaires des deux sexes allongent un ou deux bras ventraux pendant la nutrition, empêchant ainsi une autre Seiche d'attraper la proie. Au bout de 5 mois, la hiérarchie établie au moment de la nutrition reste stable. Les valeurs du rang de capture sont significatives pendant les 48 jours d'expérience.

## INTRODUCTION

The common cuttlefish, *Sepia officinalis* L., is widespread in the Mediterranean Sea and the East Atlantic. It is known for its ability to change colours quickly and thus match various substrates.

Cuttlefish hatch as miniature replicas of the adult. Newly hatched cuttlefishes already have the basic behaviour traits of the adults, especially a benthic mode of life. The animals only swim up from the bottom to capture prey (Boletzky, 1983). Young *Sepia* are able to show body patterns as complex as those of adults (Hanlon & Messenger 1988). The body patterns consist of chromatic,

textural, postural and locomotor components. The chromatic component consists of chromatophore organs, leucophores (reflection of whole spectrum of incident light) and iridophores (light reflection and refraction producing iridescence).

In spite of extensive research covering courtship behaviour (Grimpe 1926; Tinbergen 1939), colour change and colour patterns (Holmes 1940; Hanlon & Messenger 1988), and predatory behaviour (Chichery & Chichery 1991) of *Sepia officinalis*, little is known about the social behaviour of juvenile *Sepia*. Zahn (1979) described occasional group formation in juvenile *Sepia officinalis*. Mather (1986) observed a female-dominated feeding hierarchy. In contrast, Hanlon & Messenger (1988) stated that there is no social behaviour up to an age of 4 months. In order to clarify this question, this study investigates the timing of the development of social behaviour in *Sepia officinalis*, with special emphasis on feeding hierarchy.

## MATERIAL AND METHODS

*Sepia* eggs were sent from the Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer (France) to the Alfred-Wegener-Institut (AWI, Bremerhaven) and to the Zoology Department in Bremen (Germany). Twelve individuals were reared from hatching to 7 months (July 1991-February 1992) in the Alfred-Wegener-Institut. The animals were kept in circular glass aquaria (150 l) at a constant temperature of 19°C. A closed water system with artificial sea water (S 36‰) was used. The bottom of the aquaria was covered with 1-2 cm of Foraminifera-sand to allow the cuttlefish to bury; it also assisted in stabilizing the pH value (pH: ca. 7.8). It is indeed important to check the water quality regularly, especially nitrite content (Boletzky & Hanlon 1983).

The aquaria contained plastic containers, the walls of which had numerous holes that were small enough to prevent the animals from escaping, yet large enough to allow the water to circulate. To insure an optimal oxygen supply, the plastic containers were placed below the water surface. These containers also made it easier for the freshly hatched cuttlefishes to catch their prey. A total of twelve individuals were reared: two groups of 4 in containers measuring 17.5 cm in diameter during the first 2 months, and in circular 150 l glass aquaria thereafter; the remaining 4 animals were reared individually in containers measuring 9.5 cm in diameter during the first 2 months, and in larger containers (17.5 cm) thereafter. All the animals were kept in the same water system, but were visually separated from other containers.

The cuttlefish were fed every day at the same time. During the first 2 months, only live mysids (10-20 mm) were offered. Later the cuttlefish were fed mainly small *Crangon* sp. (10-30 mm). After 3 months deep-frozen dead *Crangon* were fed most of the time.

The time needed for prey attack, the number of prey items caught by each individual, and their respective order in catching prey were recorded. The attacking time was measured between introduction of a prey into the container and seizure by the cuttlefish. During feeding the behaviour and related body pattern was recorded. An average rank for each animal was determined and tested for significance using the Wilcoxon-U test (error = 5%).

Photographs of the animals were taken with a Canon EOS 600 and a telephoto lens (105 mm). An electronic flash Speedlite 430 EZ was used for all photographic records.

After 3 months, it was possible to mark the individuals with a formaldehyde-free nail varnish. Animals were anaesthetized with 2% ethanol in sea water to determine the sex (presence or absence of hectocotylus differentiation). The body size of each individual was recorded by measuring the dorsal mantle length (ML) each month. Once the animals were marked, the respective rank order was determined by the order in which individuals caught prey items.

After the death of one animal in each of groups I and II, at ages 4 and 4.5 months, respectively, individually reared animals were used as substitutes (with new identifications Ib<sup>2</sup> and Iib<sup>2</sup>, as indicated in Tables V and VI), and corresponding medians and averages were calculated.

## RESULTS

### A. Feeding and related behaviour during the first 4 months

During the first 4 months, individually reared animals took 228 seconds on an average (of 4 individuals) to catch prey. The number of prey items caught per day varied from 1 to 4 mysids (2 prey items on an average). A group reared animal needed only 74 seconds on an average (2 groups, each consisting of 4 individuals) to get the prey, and it seized 4-9 mysids daily (4 prey items on an average). Thus individually reared young animals needed on average three times as long to catch prey and took much less prey than group reared individuals. At age 5 months, however, there were only small time differences between individuals grown up under different conditions (Tables I and II).

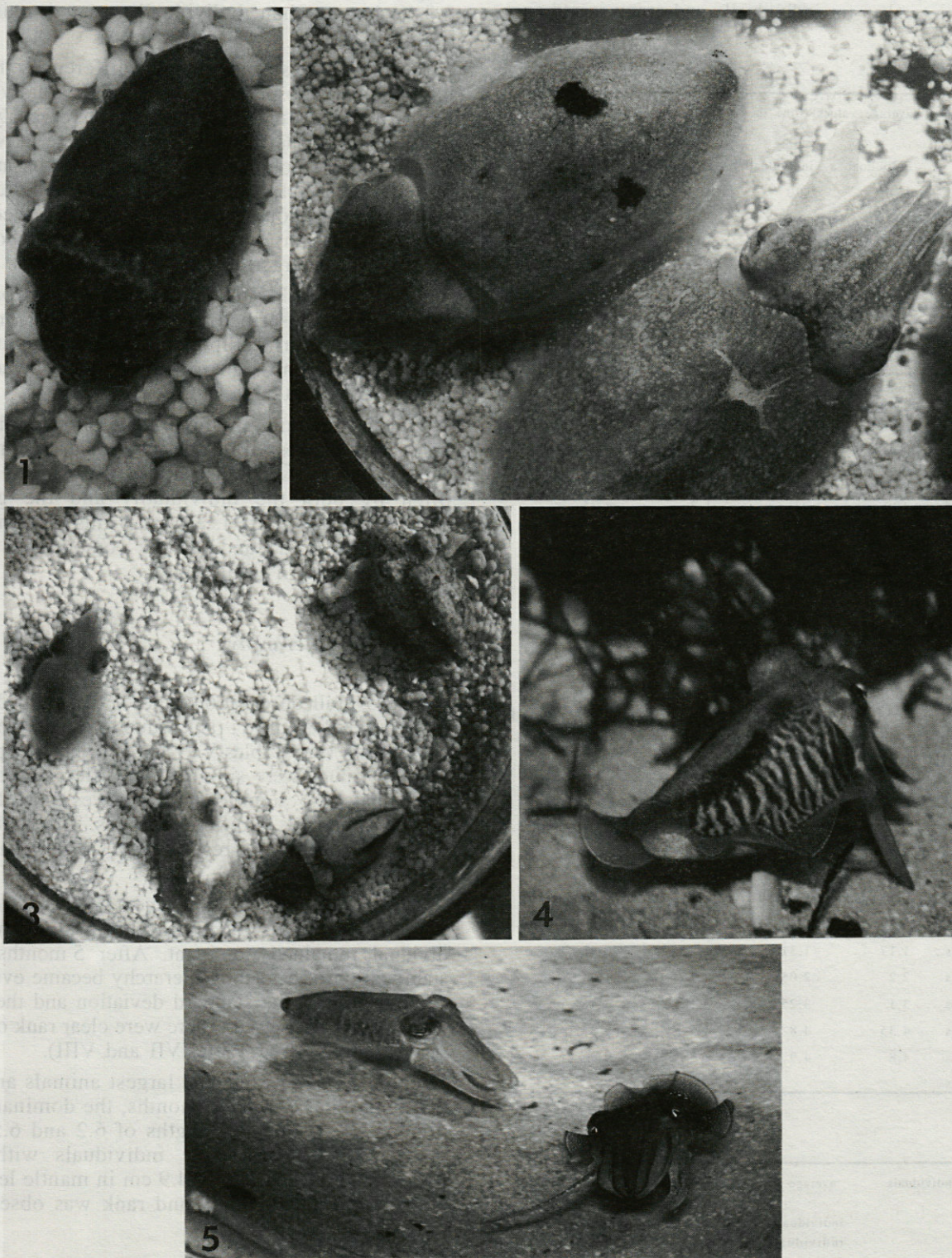


Fig. 1. Juvenile *Sepia officinalis* at the age of 1 month, turning dark brown after disturbance. Fig. 2. Two young *Sepia officinalis* 3.5 months old; the upper individual shows paired dark spots on the mantle (for detail see text); the lower individual is freshly marked with nail varnish and does not exhibit spots. Fig. 3. Group of juvenile *Sepia officinalis* aged 1 month during feeding on mysids; one individual shows the longitudinal stripes on the mantle. Fig. 4. Subadult *Sepia officinalis* at age 8 months exhibiting longitudinal stripes in combination with zebra stripes. Fig. 5. Subadult *Sepia officinalis* at age 7 months in a feeding situation; the dominant animal at right extends its right fourth arm towards the other individual, which will retreat shortly.

Table I. – Time to get the prey for individuals reared individually. Table II. – Time to get the prey and number of prey taken for individually and group reared animals.

age of individuals	average values (time in s)			
	individual a	individual b	individual c	individual d
1 month	120	300	301	275
2 months	237	381	344	273
3 months	218	283	174	206
4 months	149	151	-	103
5 months	35	76	-	30

age of individuals	time to get the prey average values (time in s)		number of prey taken average values	
	individually reared individuals	group reared individuals	individually reared individuals	group reared individuals
1 month	249	41	0.7	2.4
2 months	309	33	1.2	4.75
3 months	220	112	3	6.2
4 months	134	108	2.6	3.5
5 months	47	79	2.3	2.8
<b>average value (first 4 months)</b>	<b>228</b>	<b>74</b>	<b>1.9</b>	<b>4.2</b>

Table III. – Mantle length (ML) for individuals reared individually. Table IV. – Mantle length (ML) of individually and group reared animals.

age of individuals	average values ( in cm)			
	individual a	individual b	individual c	individual d
1 month	0.8	0.8	0.8	0.8
2 months	1.17	1.31	1.27	0.98
3 months	2.2	2.05	2.15	1.6
4 months	3.1	3.25	3.15	2.48
5 months	4.35	4.8	4.5	3.85
6 months	4.8	4.9	-	4.3
7 months	-	-	-	4.5

age of individuals	average values ( in cm)	
	individually reared individuals	group reared individuals
1 month	0.8	0.8
2 months	1.18	1.3
3 months	2	2.2
4 months	2.99	3.25
5 months	4.37	4.96
6 months	4.66	5.76
7 months		6.37

Starting from identical hatching size (mantle length : 8 mm), group reared animals were always 8-9 % longer than individually reared animals (Table IV).

During the first 4 months, no differences in behaviour were observed between individually and group reared animals. Upon disturbance early juvenile *Sepia* turned dark in most cases, e. g. when a "threatening" object was moved towards an individual (Plate I, 1). Between alert individuals this uniform colour pattern was not observed. In feeding situations, group reared animals showed no signs of interaction between individuals.

After 2 months the animals showed paired Black Spots (described by Holmes 1940) on the dorsal mantle surface upon disturbance, but at this age there were no signs of this pattern towards a conspecific (Plate I, 2).

Only in feeding situations were dark longitudinal stripes expressed on the mantle surface at age 1-3 months. This colour pattern was shown very often by both the individually and the group reared animals (Plate I, 3). Later this pattern was shown only rarely and then in combination with the Zebra pattern (Plate I, 4).

### B. Feeding hierarchy

The overall observation time of the marked animals covered 81 days ; rank values were determined on 59 days (see Tables V, VII). In each group, the 59 rank values were significantly different between individuals. No significant differences were found for the same rank in different groups. The variances of rank 1 and 4 were respectively smaller than the variances of rank 2 and 3.

During the first 40 experimental days, frequent rank changes were noticed in both groups ; no individual remained dominant. After 5 months, the stabilization of a feeding hierarchy became evident. In both groups, the standard deviation and the variance values decreased ; there were clear rank orders in both groups (see Tables VII and VIII).

Table IX shows that the largest animals are the dominant ones. At age 5 months, the dominant individuals have mantle lengths of 6.2 and 6.5 cm, respectively, whereas the individuals with the lowest rank measure only 4.9 cm in mantle length. No relation between sex and rank was observed.

### C. Relation between feeding hierarchy and body patterns

After 4 months, when the animals began to show a feeding hierarchy, they started to exhibit a weak zebra-stripe pattern, but only in a feeding situation. First there were only bright spots on a

Table V. - Feeding rank order of marked animals, group I.

V						
experi- mental day	date	indivi- dual a	indivi- dual b <sup>1</sup>	indivi- dual b <sup>2</sup>	indivi- dual c	indivi- dual d
1	06.11.91	3	1	-	2	4
2	07.11.91	2	4	-	1	3
4	09.11.91	2	4	-	1	3
5	10.11.91	4	3	-	1	2
6	11.11.91	4	3	-	1	2
7	12.11.91	3	4	-	2	1
9	14.11.91	4	3	-	1	2
10	15.11.91	2	4	-	3	1
11	16.11.91	3	4	-	2	1
13	18.11.91	3	4	-	2	1
14	19.11.91	3	4	-	2	1
15	20.11.91	3	4	-	2	1
16	21.11.91	2	4	-	1	3
18	23.11.91	3	4	-	2	1
19	24.11.91	3	4	-	2	1
20	25.11.91	3	4	-	2	1
22	27.11.91	1	4	-	3	2
24	29.11.91	2	3	-	4	1
25	30.11.91	2	3	-	4	1
27	02.12.91	2	3	-	4	1
28	03.12.91	2	3	-	4	1
30	05.12.91	2	4	-	3	1
32	07.12.91	2	3	-	4	1
33	08.12.91	1	4	-	3	2
34	09.12.91	2	4	-	3	1
36	11.12.91	2	4	-	3	1
37	12.12.91	2	4	-	3	1
38	13.12.91	3	-	4	2	1
40	15.12.91	4	-	3	2	1
42	17.12.91	2	-	3	4	1
43	18.12.91	2	-	4	3	1
45	20.12.91	2	-	3	4	1
47	22.12.91	2	-	4	3	1
48	23.12.91	2	-	4	3	1
49	24.12.91	2	-	4	3	1
51	26.12.91	3	-	4	1	2
53	28.12.91	1	-	2	4	3
54	29.12.91	2	-	3	4	1
55	30.12.91	2	-	3	4	1
56	31.12.91	2	-	4	2	1
58	02.01.92	2	-	4	3	1
59	03.01.92	1	-	4	3	2
61	05.01.92	2	-	4	3	1
62	06.01.92	3	-	4	2	1
63	07.01.92	2	-	3	4	1
65	09.01.92	2	-	4	3	1
66	10.01.92	3	-	4	2	1
67	11.01.92	2	-	4	3	1
68	12.01.92	2	-	4	3	1
70	14.01.92	1	-	4	3	2
71	15.01.92	2	-	4	3	1
72	16.01.92	2	-	3	4	1
73	17.01.92	2	-	4	3	1
75	19.01.92	2	-	3	4	1
76	20.01.92	2	-	4	3	1
77	21.01.92	4	-	3	2	1
79	23.01.92	2	-	4	3	1
80	24.01.92	2	-	3	4	1
82	26.01.92	2	-	3	4	1
84	28.01.92	2	-	3	4	1

Table VI. - Feeding rank order of marked animals, group II.

VI						
experi- mental day	date	indivi- dual a	indivi- dual b <sup>1</sup>	indivi- dual b <sup>2</sup>	indivi- dual c	indivi- dual d
1	06.11.91	3	4	-	1	2
2	07.11.91	3	1	-	4	2
3	08.11.91	1	4	-	3	2
4	09.11.91	1	4	-	2	3
5	10.11.91	4	3	-	1	2
6	11.11.91	4	3	-	1	2
7	12.11.91	1	4	-	2	3
9	14.11.91	2	1	-	4	3
10	15.11.91	4	2	-	3	1
11	16.11.91	1	4	-	3	2
13	18.11.91	2	4	-	3	1
14	19.11.91	4	2	-	3	1
15	20.11.91	3	1	-	2	4
16	21.11.91	1	4	-	3	2
18	23.11.91	2	3	-	1	4
19	24.11.91	2	4	-	1	3
20	25.11.91	1	4	-	2	3
22	27.11.91	2	3	-	4	1
24	29.11.91	1	4	-	2	3
25	30.11.91	3	-	2	1	4
27	02.12.91	1	-	3	4	2
28	03.12.91	1	-	2	4	3
30	05.12.91	1	-	4	3	2
32	07.12.91	3	-	2	4	1
33	08.12.91	1	-	4	3	2
34	09.12.91	2	-	4	3	1
36	11.12.91	1	-	4	3	2
37	12.12.91	3	-	4	1	2
38	13.12.91	1	-	4	3	2
40	15.12.91	1	-	4	3	2
42	17.12.91	1	-	3	4	2
43	18.12.91	1	-	3	4	2
45	20.12.91	1	-	4	3	2
47	22.12.91	1	-	4	2	3
48	23.12.91	1	-	3	4	2
49	24.12.91	1	-	4	2	3
51	26.12.91	1	-	4	2	3
53	28.12.91	1	-	4	3	2
54	29.12.91	1	-	3	4	2
55	30.12.91	1	-	4	3	2
56	31.12.91	1	-	3	4	2
58	02.01.92	1	-	2	4	3
59	03.01.92	3	-	4	1	2
61	05.01.92	1	-	4	3	2
62	06.01.92	1	-	4	3	2
63	07.01.92	1	-	4	3	2
65	09.01.92	1	-	3	4	2
66	10.01.92	2	-	4	3	1
67	11.01.92	1	-	4	3	2
68	12.01.92	1	-	4	3	2
70	14.01.92	2	-	4	1	3
71	15.01.92	1	-	3	4	2
72	16.01.92	1	-	4	3	2
73	17.01.92	1	-	4	3	2
75	19.01.92	1	-	4	3	2
76	20.01.92	1	-	4	3	2
77	21.01.92	1	-	3	4	2
79	23.01.92	1	-	4	3	2
80	24.01.92	1	-	3	4	2
81	26.01.92	1	-	3	4	2

dark or dark spots on a bright mantle surface ; later the spots changed to actual stripes, and the pattern became increasingly distinct.

The animals became very active when they were fed. They often ejected masses of ink and they chased each other. Some animals jetted against the tank wall and injured themselves at the tip of the mantle. In addition to showing particular colour patterns, males and females extended one or both of the ventral arms, thus apparently inhibiting conspecifics from getting at the prey. In combination

with the zebra pattern the animals often showed a dark unilateral eye circle and a dilated pupil towards the opposite individual.

Sometimes the paired dark spots, in combination with a flattened body posture and a dark stripe along the body at the mantle end, were shown during feeding situations. Hanlon & Messenger (1988) described this pattern as Deimatic. In addition, the animals sometimes raised the first pair of arms towards a conspecific or towards their own picture reflected by the aquarium glass wall. Individually

Table VII. – Feeding rank order of group I. Average, median, variance and standard deviation of rank values from 1-27 and 27-59, respectively.

VII				
Individual	average	average	median	median
	values	values	values	values
	experimental	experimental	experimental	experimental
	days1-27	days27-59	days1-27	days27-59
a	2.48	2.16	2	2
b <sup>1</sup>	3.59	-	4	-
b <sup>2</sup>	-	3.59	-	4
c	2.41	3.06	2	3
d	1.52	1.16	2	1

Individual	variance	variance	standard	standard
	values	values	deviation	deviation
	experimental	experimental	values	values
	days1-27	days27-59	experimental	experimental
			days1-27	days27-59
a	0.64	0.46	0.80	0.68
b <sup>1</sup>	0.48	-	0.69	-
b <sup>2</sup>	-	0.31	-	0.56
c	1.10	0.64	1.05	0.80
d	0.72	0.20	0.85	0.45

Table VIII. – Feeding rank order of group II. Average, median, variance and standard deviation of rank values from 1-18 and 18-59, respectively.

VIII				
Individual	average	average	median	median
	values	values	values	values
	experimental	experimental	experimental	experimental
	days1-18	days18-59	days1-18	days18-59
a	2.2	1.27	2	1
b <sup>1</sup>	3.0	-	3.5	-
b <sup>2</sup>	-	3.54	-	4
c	2.33	3.07	2	3
d	2.33	2.12	2	2

Individual	variance	variance	standard	standard
	values	values	deviation	deviation
	experimental	experimental	values	values
	days 1-18	days18-59	experimental	experimental
			days1-18	days18-59
a	1.39	0.40	1.18	0.63
b <sup>1</sup>	1.35	-	1.17	-
b <sup>2</sup>	-	0.45	-	0.67
c	1.17	0.82	1.08	0.90
d	0.94	0.31	0.97	0.56

reared animals normally showed no zebra pattern until the age of 6 months ; however, they did show the pattern when they were fed in a group.

After 5 months, when the feeding hierarchy was stable, the animals became less aggressive. They were only rarely chasing each other, and there were no more injuries. The extended fourth arm and the weak zebra pattern were shown all the time during a feeding situation (Plate I, 5).

## DISCUSSION

In feeding situations, group reared animals showed no signs of agonistic behaviour between individuals during the first 4 months, but there must be some kind of inter-individual influence, because the group reared animals caught much more prey in half the time compared to the individually reared animals.

Holmes (1940) described the pattern of longitudinal stripes in adult *Sepia* in relation to disturbance ; in this work the pattern was observed only during feeding situations in 1-3 months old animals. In the present study it is not possible to determine the stimulus necessary for the appearance of this pattern, which is shown by *Sepia* fed both in groups and individually, because the individu-

ally reared cuttlefish were all kept in the same water system so an influence of olfactory cues cannot be excluded. But it can be surmised that the releasing factor for the zebra pattern until the age of 6 months is indeed visual, because during this period only those animals which were fed in a group showed the pattern.

A feeding hierarchy with significant ranking was observed. Once the hierarchy was stable, the weak zebra pattern with one fourth arm extended towards a conspecific was shown only as a "status-signal" pattern. The dominant individual in group II swam regularly with extended fourth arm to the feeding spot, even if there was no prey. No individual was ever observed to oust a dominant animal with extended fourth arms. The weak zebra pattern was shown by both sexes and in each rank. In most cases the colour was brown with short bright stripes. Probably this pattern is a response to disturbance by a conspecific. Deimatic pattern was also shown as an intraspecific "signal" pattern. Schröder (1966) described the dark spots as a defence pattern or threat "signal".

The rank seems to be size dependent. In both groups the animals with the highest rank were also the biggest (mantle length at 5 months 6.2 cm and 6.5 cm, respectively) ; the animals with the lowest rank (mantle length at 5 months 4.9 cm) are smaller than the rest.



Table IX. – Mantle length and head width of 5 months old group reared *Sepia*.

IX					
Rank	Group	Individual	sex	mantle length in cm	head width in cm
1	I	d	male	6.2	3.1
1	II	a	male	6.5	3.8
2	I	a	male	5.8	3.2
2	II	d	male	5.6	3
3	I	c	female	6	3
3	II	c	male	5	3
4	I	b <sup>2</sup>	female	4.9	2.9
4	II	b <sup>2</sup>	female	4.9	2.8

There is no link between rank and sex. Mather (1986) suggested a female-dominated feeding hierarchy. In the experiments described here males were dominant. This result is not surprising given the general experience from rearing experiments showing that males are more aggressive and tend to live longer than females in captivity.

ACKNOWLEDGEMENTS – I am grateful to Prof. Dr. H. Witte for accepting me in his working group and for supervising my work at the University of Bremen. I thank Dr. S. v. Boletzky for providing material, literature and advice throughout this study. I gratefully acknowledge Prof Dr. W. Arntz and Dr. M. Klages for making arrangements for my experimental work at the AWI. I should also like to thank Dr. M. Wolff for his critical reading of the manuscript and for his constructive suggestions. Finally I should like to thank two anonymous reviewers for their helpful suggestions.

## REFERENCES

- BOLETZKY S. v. 1983. *Sepia officinalis*. In: Boyle, P.R. (ed.), Cephalopod life cycles: species accounts, vol. 1, London: Academic Press: 31-52.
- BOLETZKY S. v. & HANLON, R.T. 1983. A review of the laboratory maintenance, rearing and culture of cephalopod molluscs. *Mem. Nation. Mus. Victoria*, **44**: 147-187.
- CHICHERY M.P. & CHICHERY R. 1991. The predatory behaviour of *Sepia officinalis* – Ethological and neurophysiological studies. In: Boucaud-Camou E. (ed.), La Seiche – The Cuttlefish. Caen: Centre de Publications de L'Université: 281-288.
- GRIMPE G. 1926. Biologische Beobachtungen an *Sepia officinalis*. *Verhandl. (Deutsch.) Zoolog. Gesellsch.* **31** (2. Suppl. Band Zool. Anz.): 148-153.
- HANLON R.T. & MESSENGER J.B. 1988. Adaptive coloration in young cuttlefish (*Sepia officinalis* L.): the morphology and development of body patterns and their relation to behaviour. *Philos. Transact. Royal Soc. London B* **320**: 437-487.
- HOLMES W. 1940. The colour changes and colour patterns of *Sepia officinalis* L.. *Proceed. Zool. Soc. London*, Ser. A, **110**: 17-25.
- MATHER J.A. 1986. A female dominated feeding hierarchy in juvenile *Sepia officinalis* in the laboratory. *Mar. Behav. Physiol.*, **12**: 223-244.
- SCHRÖDER W. 1966. Beobachtungen bei der Zucht von Tintenfischen (*Sepia officinalis* L.). *Sitzungsber. Gesellsch. naturforsch. Freu. Berlin*, **6**: 101-107.
- TINBERGEN L. 1939. Zur Fortpflanzungsethologie von *Sepia officinalis* L. *Arch. neerland. zool.* **3**: 323-364.
- ZAHN M. 1979. *Sepia officinalis* (Sepiidae) – Balz, Paarung und Eiablage. Publikationen zu Wissenschaftlichen Filmen, E 2273, Biologie, **12**: 26.

Reçu le 15 février 1994; received February 15, 1994  
 Accepté le 31 mars 1994; accepted March 31, 1994



# LES COMMUNAUTES D'OLIGOCHETES LUMBRICIDAE ET D'ARTHROPODES RIPICOLES DES INTERFACES AIR-EAU-SOL DE LA RETENUE DE QUINSON (Bas-Verdon, Alpes de Haute-Provence)

*Riparian Oligochaeta and Arthropoda communities inhabiting  
air-water-soil interfaces of the Quinson Reservoir  
(Lower Verdon, Alpes de Haute-Provence)*

A. GALLISSIAN<sup>(1)</sup>, L. BIGOT<sup>(2)</sup>

<sup>(1)</sup> Laboratoire d'Hydrobiologie, Université d'Aix-Marseille I, Place Victor Hugo,  
13331 Marseille Cedex 3, France

<sup>(2)</sup> Laboratoire de Biologie Animale, Université d'Aix-Marseille III, Avenue escadrille Normandie-Niemen,  
13397 Marseille Cedex 13, France

OLIGOCHÈTES RIPICOLES  
ARTHROPODES RIPICOLES  
RETENUE HYDRO-ÉLECTRIQUE  
MARNAGE

**RÉSUMÉ** – Les auteurs étudient la composition et la structure de 2 peuplements ripicoles, les Lombriciens et les Arthropodes épigés des bords de la retenue hydro-électrique de Quinson (Provence). La dynamique de cette communauté est suivie dans l'espace et dans le temps en fonction de la situation de 4 stations et des substrats colonisés selon le marnage journalier. La variation du niveau de l'eau n'influe pas sur la phase de repos des Lombriciens, mais détermine une sélection qualitative et quantitative des Arthropodes selon la nature des substrats à l'interface air-eau-sol. Pour l'ensemble du peuplement, les Lombriciens hygrophiles sont éliminés, les espèces d'eau stagnante favorisées, tandis que la densité et la diversité sont les plus faibles du secteur aménagé du Verdon.

RIPARIAN OLIGOCHAETA  
RIPARIAN ARTHROPODA  
RESERVOIR  
LEVEL FLUCTUATIONS

**ABSTRACT** – The authors present the riparian community of lumbricids (5 species) and epigeous Arthropoda (34 species) of the Quinson Reservoir (Provence). Variations in their composition and structure are observed in space and time from 4 stations according to different abiotic factors with particular attention paid to the effects of daily changes in Reservoir's water level. Inactivity of Lumbricids is independant of this factor but Arthropoda populations show qualitative and quantitative variations according to different soil types at the air-water-soil interfaces. The riparian community shows elimination of hygrophileous lumbricids while marsh Arthropoda are favoured. Low density and low specific diversity are typical of this sector along the artificially controlled Verdon river.

## INTRODUCTION

Dans des articles précédents (Bigot et Gallissian, 1987, 1988 ; Gallissian et Bigot, 1991), nous avons montré la composition et la structure des populations de Lombriciens et d'Arthropodes ripicoles des retenues de Sainte-Croix et de Castillon, ainsi que leur évolution dans le temps et dans l'espace suivant l'étendue du marnage. Pour comprendre à ce stade le fonctionnement du nouvel écosystème Verdon après son aménagement énergétique, nous complétons l'étude en exposant

ici les résultats obtenus à la retenue de Quinson, différant des deux autres sites par ses composantes abiotiques (Grégoire, 1982).

## MILIEU D'ETUDE

Le réservoir de Quinson résulte de l'inondation des gorges de Baudinard et d'une partie des basses gorges du Verdon après la construction d'un barrage au niveau de la barre de Maudevencet. Cette retenue, une des plus basses en altitude (404 m)

sur le cours du Verdon, est le complément énergétique de Ste-Croix, mais également une réserve pour l'irrigation et un plan d'eau pour les loisirs. A la différence de Ste-Croix ou Castillon, on observe à Quinson un marnage journalier et d'amplitude réduite ( $< 5$  m). Aux heures creuses de la consommation d'électricité, une partie des eaux de Quinson est pompée dans Ste-Croix en prévision du turbinage aux heures de pointe. Les interfaces air-eau-sol oscillent donc constamment dans les limites de la zone marnée. Les autres caractéristiques abiotiques ont été exposées par Grégoire (1982) puis par Champeau et coll. (1982).

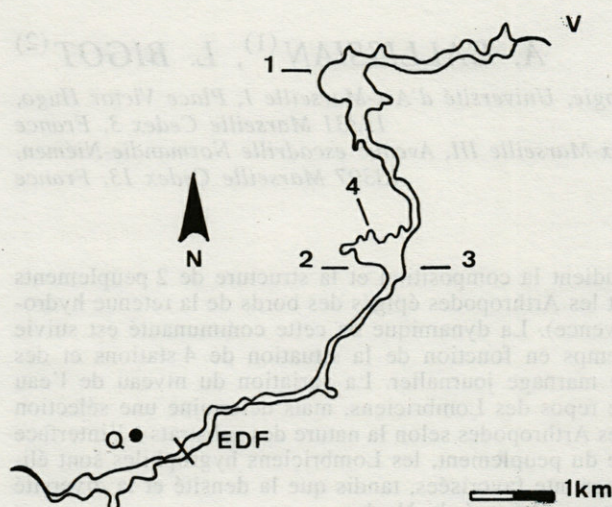


Fig. 1. – Retenue de Quinson : 1, 2... situation des secteurs d'étude ; Q, Quinson ; V, Verdon ; EDF, barrage et usine hydro-électrique.

Contour map of the Quinson Reservoir : 1, 2... location of sampling areas ; Q, Quinson ; V, Verdon river ; EDF, Dam and hydroelectric plant.

Tabl. I. – Caractéristiques des prélèvements.

Characteristics of the samples. Benchs-marks (height in meters from France datum line) at the dam ; maximal authorised level : 404 m (from hydraulic production group « Méditerranée »).

Relevés	Dates	Cotes OH	Haut.Marn.	Max/H	Min/H
A	29/03/1990	401,72	0,37	401,91/23	401,54/22
	30/03/1990	401,76	0,44	402,11/10	401,67/01
B	09/05/1990	401,78			
	10/05/1990	401,44	0,44		
C	25/06/1990	401,21			
	26/06/1990	401,56	0,46		
D	25/09/1990	401,26	0,71	401,38/01	400,67/13
	26/09/1990	401,26	1,18	401,73/23	400,55/13
	27/09/1990	401,71	1,15	402,32/15	401,17/13
	28/09/1990	401,88	0,55	401,88/01	401,33/13
E	17/10/1990	402,04	0,48	402,22/21	401,74/01
	18/10/1990	402,22	0,25	402,46/21	402,11/02
F	07/11/1990	402,42	0,42	402,47/01	402,05/02
	08/11/1990	402,31	0,56	402,35/01	401,79/24

Cotes NGFA au barrage; cote maximale autorisée: 404 m, source Groupe Régional de Production Hydraulique "Méditerranée".

L'implantation de la retenue dans un secteur de gorges (50 % de sa longueur) et le peu de variété des faciès riverains ont limité à 4 le nombre des stations (fig. 1) présentées par des données numériques : longitudes (LL) et latitudes (L) en grades, pente (p) en %, pH, carbonates totaux (C) et matière organique par calcination (MO) en %, ainsi qu'une description sommaire de la physionomie végétale et de la texture du sol.

Station 1 : Collet de Montpezat. LL = 4,167 ; L = 48,60 ; p = 2 à 5 ; pH = 7,35 ; C = 38,6 ; MO = 4. Rideau de ripisylve à *Salix alba* et *S. purpurea* sur pelouse à *Poa nemoralis*, *Epilobium tetragonum*, *Melilotus albus*, *Trifolium pratense* et *Bellis perennis*. Le sol est composé d'un mélange d'argiles limoneuses et de graviers calcaires. Dans la zone marnée la structure du substrat devient massive (ciment encroutant) par excès de limons.

Station 2 : Serre. LL = 4,168 ; L = 48,59 ; p = 2 à 4 ; pH = 7,2 ; C = 46,3 ; MO = 5,6. Pelouse clairsemée à *Lagoseris nemausensis* et *Erigeron acer*. Au niveau haut quelques pousses de *Salix alba* en avant de la chênaie pubescente. Affleurements de bancs calcaires dolomitiques érodés passant progressivement à une plage argileuse parsemée de blocs et cailloux.

Station 3 : Vau de Mède. LL = 4,175 ; L = 48,58 ; p = 1 à 2 ; pH = 7,6 ; C = 51,4 ; MO = 1,1. Plage de cailloux et graviers roulés sur sables limoneux. Quelques touffes de *Polygonum persicaria*.

Station 4 : Coteau Chiron. LL = 4,17, L = 48,59 ; p = 2 ; pH = 7,4 ; MO = 3,9. Marécage à *Scirpus lacustris*, *Agrostis stolonifera*, *Juncus lamprocarpus*, *Thypha angustifolia* et *Mentha aquatica*. En rapport avec les mouvements continus de l'eau la consistance du sol argileux peut être alternativement meuble ou durcie.

Dans toutes les stations, la limite des basses eaux est matérialisée par la présence d'un herbier à *Potamogeton pectinatus*. A la station 1 il s'y ajoute des mattes de *Ceratophyllum* sp.

## MÉTHODES D'ÉTUDE

Les relevés écologiques font appel à une méthodologie semblable à celle utilisée aux lacs de barrages de Ste-Croix (Bigot et Gallissian, 1988) et de Castillon (Gallissian et Bigot, 1991). Six campagnes ont été effectuées de mars à novembre 1990 inclus à l'exclusion de la période estivale (influence du piétinement dû à la fréquentation touristique : Liddle, 1975 ; Bigot et Poinot-Balaguer, 1978 ; Pearce, 1984). Le déroulement en est indiqué dans le tableau I qui mentionne parallèlement l'amplitude journalière du marnage.

Les résultats bruts sont traités par le moyen du coefficient écologique d'abondance relative ; la diversité est donnée par l'indice de Shannon. La vérification des résultats obtenus a été faite grâce à une analyse factorielle des correspondances.

## RÉSULTATS ET DISCUSSION

### 1. Inventaire et répartition des espèces

#### 1.1. Les Oligochètes Lumbricidae

##### 1.1.1. Composition spécifique

Les 5 espèces rencontrées (Tabl. II) appartiennent aux 3 catégories écologiques créées par Bouché (1971 et 1977). Toutes sont des eubiotiques sténohumiques et neutrophiles, aptes à se développer dans des milieux moyennement organiques (Bouché, 1972). Parmi elles :

— *Eiseniella tetraedra*, espèce épigée nettement amphibie, est le seul ripicole de référence (Bouché, 1972).

— *Lumbricus castaneus*, épigé et hygrophile saisonnier, n'est présent qu'en période de remplissage maximum du lac (cote supérieure à 402 m pour la période de référence, Tabl. I).

— L'épiendogé *Aporrectodea rosea* est représenté à Quinson par sa forme *acystis*, comme sur les bords de l'Artuby (affluent amont du Verdon : Védovini, 1971). Cette espèce est toutefois caractéristique des eaux stagnantes car les populations les plus abondantes se rencontrent en Provence sur les bords des rizières de Camargue (Védovini, 1973).

— *Aporrectodea meridionalis*, sous-espèce anécique et hygrophile, est fréquent dans le sud-est de la France. Egalement rencontré à Ste-Croix (Bigot et Gallissian, 1988) et Castillon (Gallissian et Bigot, 1991), la répartition de ce Lombricien est ainsi complétée en Haute-Provence (vallée de la Durance : Bouché, 1972).

L'absence de *Lumbricus terrestris*, épianécique et hygrophile, s'explique lorsque les conditions édaphiques rencontrées (sols karstiques : Grégoire, 1982) ne lui permettent pas de survivre hors anhydrobiose (Bouché et Beugnot, 1978 ; Bouché, 1984).

Nous n'avons pas récolté *Octolasion lacteum*, présent sur les bords des retenues en amont (Bigot et Gallissian, 1988 ; Gallissian et Bigot, 1991) ou *Dendrodrilus rubidus subrubicundus*, *Dendrobæna byblica*, *D. octaedra* et *D. pygmea* cités par Védovini (1973) le long du cours moyen du Verdon avant son aménagement hydraulique.

##### 1.1.2. Répartition

L'inondation consécutive à la construction du barrage de Quinson a submergé des biotopes divers avec leur faune. Il résulte de nos relevés que :

— La présence de toutes les espèces dans la seule station 2 est en relation avec ses composantes abiotiques. Située dans une anse de la retenue, à l'écart des effets du courant de renouvellement des eaux (Grégoire, 1982), cette station présente sur faible pente, une juxtaposition de biochores variés tant au niveau des substrats qu'au niveau de la matière organique végétale vivante ou morte (Bouché et Kretzschmar, 1974 ; Bouché, 1975). Elle héberge donc des espèces à large distribution appartenant aux différentes catégories écologiques (Bouché, 1971 et 1977).

— L'absence presque totale de Lombriciens dans la station 3 est en rapport avec la nature du substrat artificiellement entretenu (fréquentation touristique) corrélatif de la plus faible teneur en matières organiques (Bouché, 1971a et 1972 ; Bigot et Gallissian, 1988) Tous relevés confondus nous n'avons récolté qu'un *E. tetraedra* (transport par l'eau : Ward, 1976 ; Schwert et Dance, 1979 ; Gallissian et Bigot, 1991) et un *A. meridionalis* (activité migratrice par temps de pluie : Bouché, 1976).

— 2 espèces seulement sont communes à toutes les stations : il s'agit du ripicole *E. tetraedra* et de l'anécique *A. meridionalis*. Par leur aptitude à vivre en milieu aquatique (*E.t.*) ou à explorer la surface et le profil (*A.m.*) en résistant à la sécheresse ou à l'immersion (Michon, 1954 ; Bigot, 1963 ; Bigot et Gallissian, 1988), ces 2 Lombriciens ont la répartition la plus étendue.

— La localisation exclusive à la station 2 du straminicole *L. castaneus* et de l'épiendogé *A. acystis* relève d'une adaptation stricte aux accumulations

organiques temporaires (facteur anthropique) et/ou à la litière plus ou moins humide (Védovini, 1973) en provenance de l'arrière-plage.

## 1.2. Les Arthropodes

### 1.2.1. Composition spécifique

L'inventaire global de la faune des Arthropodes épigés réunit 34 espèces (Tabl. II). Certaines ne se trouvent dans les biotopes de rives que poussées par les nécessités alimentaires, telles les Fourmis *Camponotus herculeanus* et *Lasius brunneus* ou le Staphylinidé *Pseudolathra lusitanica* attiré par l'humidité du milieu.

Parmi les 15 espèces de ripicoles s. str. (Bigot et Gautier, 1981) :

— Les Araignées sont bien représentées avec des espèces euryzones comme *Pardosa proxima* ou avec des espèces inféodées à un substrat particulier : *Oedothorax fuscus*, *P. morosa*.

— Pour les Coléoptères :

\* A côté d'espèces comme *Emphanes latiplaga* qui recherche les bords d'eau courante, on trouve par opposition des espèces comme *Agonum marginatum* et *Chlaeniellus olivieri* qui se localisent près des eaux stagnantes.

\* Le genre *Peryphus* n'est représenté que par une seule espèce contre 5 à Ste-Croix et 7 à Castillon (Bigot et Gallissian, 1988 ; Gallissian et Bigot, 1991). Ces retenues différant par des variations de niveau plus importantes (respectivement 16 et 35 m), nous voyons se confirmer ici les observations faites par l'un de nous (Bigot et Gautier, 1982) sur le preferendum de *Peryphus* pour les eaux en mouvement.

— De par sa situation géographique il faut enfin noter que les bords du lac de Quinson ont un peuplement caractérisé par des éléments planitaires comme *Arctosa variana*, *Peryphus coeruleus*, *Emphanes minimus*. Les espèces de moyenne et haute montagne sont de ce fait absentes : *Princidium punctulatum*, *Peryphus conformis*, *P. fasciolatus* *Synechostictus ruficornis* (Castillon : Gallissian et Bigot, 1991), hormis *Pardosa morosa*.

### 1.2.2. Répartition

Au niveau des stations nous pouvons retenir que :

— L'absence d'espèces communes aux 4 stations est en rapport avec leurs caractéristiques édaphiques et la topographie de la retenue. Ses bassins successifs sont séparés par des portions de gorges qui contribuent, avec la présence de surplomb côté terre, à « fermer » les zoocénoses ripicoles et limiter l'apport des populations exogènes (Gallissian et Bigot, 1991).

— La localisation exclusive de 6 espèces palustres à la station 4 (*Pardosa prativaga*, *Tetra-*

Tabl. II. — Inventaire des Oligochètes et des Arthropodes ripicoles récoltés dans les stations d'étude des bords du lac de Quinson.

*Inventory of riparian Lumbricids and Arthropoda species collected from the sampling stations along the edge of Quinson Reservoir.*

Oligochètes	Insectes Coléoptères
Lumbricidae	Cicindellidae
<i>Aporrectodea caliginosa</i> (Sav.)	<i>Cicindella campestris</i> L.
<i>A. meridionalis</i> (Bouché)	Trechidae
<i>A. rosea acystis</i> (Michaelsen)	<i>Notaphus varius</i> (Olivier)
<i>Eiseniella tetraedra</i> (Sav.)	<i>Emphanes rivularis</i> (Dejean)
<i>Lumbricus castaneus</i> (Sav.)	<i>E. normannus</i> (Dejean)
	<i>E. minimus</i> (F.)
Myriapodes Diplopedes	<i>E. latiplaga</i> (Chaudoir)
Ommatoiulidae	<i>Peryphus coeruleus</i> (Serville)
<i>Ommatoiulus sabulosus</i> (L.)	<i>Philoctus iricolor</i> (Bedel)
	Callistidae
Arachnides Aranéides	<i>Chlaeniellus olivieri</i> (Crotch)
Erigonidae	Harpalidae
<i>Oedothorax fuscus</i> (Blackwall)	<i>Harpalus distinctus</i> (Duftschmidt)
Lycosidae	<i>H. attenuatus</i> (Stephens)
<i>Arctosa variana</i> (F.)	<i>Stenolophus mixtus</i> (Herbst)
<i>Pardosa wagleri</i> (Hahn)	Pterostichidae
<i>P. cribrata</i> Simon	<i>Amara aenea</i> (De Geer)
<i>P. prativaga</i> (L. Koch)	<i>Celia complanata fuscata</i> (Dejean)
<i>P. proxima</i> (C.L. Koch)	<i>Poecilus coeruleus</i> (L.)
<i>P. morosa</i> (L. Koch)	<i>Calathus fuscipes</i> (Goeze)
Tetragnathidae	<i>Agonum marginatum</i> (L.)
<i>Tetragnatha extensa</i> (L.)	Staphylinidae
	<i>Pseudolathra lusitanica</i> (F.)
Insectes Orthoptères	Elateridae
Tetrigidae	<i>Agriotes sordidus</i> (Illiger)
<i>Tetrix ceperoi</i> Bolivar	Chrysomelidae
Acridae	<i>Chaetocnema tibialis</i> (Illiger)
<i>Ailopus strepens</i> (Latreille)	Hyménoptères Formicoidea
<i>Chorthippus brunneus</i> (Thunb.)	Formicidae
	<i>Camponotus herculeanus</i> (L.)
	<i>Lasius brunneus</i> (Latreille)

*gnatha extensa*, *Notaphus varius*, *Emphanes minimus*, *Philoctus iricolor* et *Chlaeniellus olivieri*) est à rapprocher de l'individualisation et de l'homogénéité de ce biotope pélophile (Pierre, 1951 ; Bigot et Gautier, 1981).

— 5 espèces sont communes aux stations 2 et 4 voisines géographiquement : il s'agit d'*Oedothorax fuscus*, *Pardosa proxima*, *P. morosa*, *Emphanes normannus* et *Peryphus coeruleus* dont les preferendum variés marquent la progressivité de la transition des faciès dans certains secteurs des rives. Il y a échange d'individus entre des populations principalement mais non exclusivement pélophiles (*E. normannus*) de la station 4 et des populations n'appartenant pas à de tels milieux (*O. fuscus* et *P. coeruleus*) de la station 2.

— La récolte d'une seule espèce ripicole (*Arctosa variana*) à la station 3 montre, comme dans le cas des Lombriciens, que les rives aménagées ne peuvent être colonisées temporairement que par des espèces migratrices.

## 2. Influence du marnage

Pour la période considérée la hauteur du marnage journalier a varié de 0,35 à 1,18 m, la dif-

férence maximale de niveau étant de 1,9 m (Tabl. I). Ce type de gestion hydraulique, la localisation profonde de la nappe phréatique et le climat méditerranéen accentué déterminent une évapotranspiration intense du sol, donc un déficit hydrique réel pendant la saison sèche (Carzon, 1957 ; Grégoire, 1982).

### 2.1. Les Lombriciens

— En octobre et novembre 1990 la zone marnée s'étend essentiellement au-dessus de la cote 402, près du niveau maximum (404 m). Les rives offrent des conditions édaphiques favorables au développement des Vers et toutes les espèces rencontrées sont présentes. Les effectifs montrent une notable proportion d'individus juvéniles, respectivement 50, 60, 75 et 77 % pour *Aporrectodea acystis*, *A. meridionalis*, *Lumbricus castaneus* et *A. caliginosa*. L'activité de *L.c.* reste toutefois circonscrite aux biochores organiques temporaires (facteur anthropique) dont la colonisation est permise par leur aptitude migratoire (Bouché, 1976).

— De mars à septembre 1990 la zone marnée est plus basse (cotes < 402 m). Malgré quelques oscillations de plus grande amplitude (Tabl. I, relevé D), la teneur en eau des sédiments diminue dès que l'interface air-eau-sol s'éloigne avec ouverture des fentes de retrait. A la limite supérieure atteinte par les eaux en automne *L. c.* disparaît (résistance par enkystement au stade cocon : Bouché, 1977) tandis que persistent *A. m.*, *A. c.* et *A. a.* Ces 3 espèces peuvent résister à la sécheresse (minimum pluviométrique de juin et septembre 1990) en suspendant leur activité : diapause en profondeur pour *A. m.* (Gallissian et Bigot, 1991) quiescence et/ou paradiapause dans l'horizon superficiel pour *A. c.* et *A. a.* ; (Saussey, 1966 ; Bouché, 1984).

— Dans tous les relevés, les populations d'*E. tetraedra* se localisent à un niveau correspondant à la limite inférieure de l'interface air-eau-sol (cote < 401 m). Ce taxon amphibie n'est pratiquement pas entraîné par les mouvements limités de l'eau grâce à une morphologie adaptée au milieu vaseux : soies « crampons » implantées aux sommets de la section quadrangulaire du corps.

### 2.2. Les Arthropodes

Les avancées et les retraits incessants de l'eau sur les rives sont à l'origine de la modification de la physionomie des berges par dépôts de sédiments et de matériaux (laisses). Les Arthropodes ripicoles se déplacent dans la zone marnée parallèlement aux variations du niveau de l'eau, d'une manière quasi instantanée. Ils occupent alors un biotope complexe (juxtaposition de substrats successivement balayés et modifiés par l'interface air-eau-sol) dont l'hétérogénéité est limitée par la

surface réduite d'un marnage de faible amplitude. Aux périodes les plus sèches (juin et septembre 1990), les déplacements s'accompagnent de l'enfouissement sous les cailloux, les laisses organiques et les fentes de retraits (Bigot et Gallissian, 1988 ; Gallissian et Bigot, 1991). Ces mouvements de va-et-vient sélectionnent cependant, à un moment donné, l'espèce la plus représentative du substrat rencontré, par ordre décroissant d'étendue, — dans l'ensemble de la zone mais avec préférence pour le sable vaseux : *Arctosa variana* ; — dans les plages de galets : *Peryphus coeruleus* ; — dans le marécage : *Pardosa prativaga* (Bigot et Gautier, 1981).

## 3. Structure du peuplement

### 3.1. Abondance relative des espèces

Les valeurs de ce coefficient écologique appliqué au peuplement global (Tabl. III) montrent la prédominance de la faune endogée (Lombriciens) sur la faune épigée (Arthropodes). L'examen séparé de chacun des 2 peuplements indique de plus que dans le peuplement arthropodien le nombre des espèces résidentes est nettement supérieur (59 %) à celui des autres catégories. Au niveau des Arthropodes, il faut en effet compléter le tableau des abondances en ajoutant 16 espèces représentées par 1 individu. En tête des taxons « dominants » de chaque communauté, nous trouvons *E. tetraedra* (231 individus sur un total de 434 Vers) et *A. variana* (9 individus sur un total de 38 Araignées).

### 3.2. Diversité spécifique

#### 3.2.1. Au plan stationnel

La station 3 est constituée par un milieu artificiel et homogène sur faible pente (plage de galets). Elle porte une communauté moyennement diversifiée ( $H = 2,65$  bits) dont la faible représentation spécifique détermine une équitabilité importante ( $E = 88,47$  %). Cette dernière valeur d'indice, basée sur de trop faibles nombres, est peu significative et ne peut être retenue pour cette station.

Dans les autres stations :

— Au niveau du peuplement global, la station 2 s'oppose par sa population la plus homogène, mieux structurée ( $H = 3,39$  bits) et mieux stabilisée ( $E = 80,03$  %) aux stations 1 et 4 à l'homogénéité faible ( $H = 1,68$  bits et  $H = 1,33$  bits) et à la stabilité précaire ( $E = 56,2$  % et  $E = 30,11$  %). Ces 2 groupes de stations diffèrent en effet par leurs caractéristiques édaphiques. Dans le cas de la station 2, les valeurs satisfaisantes de  $H$  et  $E$  sont en rapport avec la variété des substrats sur pente faible (Bigot et Gallissian, 1988 ; Gallissian et Bigot, 1991).

Tabl. III. — Abondance relative des espèces du peuplement.

Relative abundance of the population for the specimens.

Espèces	Vers +	Vers	Arthropodes
	Arthropodes		
<i>E. tetraedra</i>	41,85	53,22	
<i>A. meridionalis</i>	21,74	27,65	
<i>A. caliginosa</i>	12,68	16,13	
<i>L. brunneus</i>	5,43		25,42
<i>A. rosea</i>	1,63	2,07	
<i>A. variana</i>	1,63		7,63
<i>P. morosa</i>	1,63		7,63
<i>O. fuscus</i>	1,27		5,93
<i>P. coeruleus</i>	1,09		5,08
<i>O. sabulosus</i>	0,90		4,24
<i>P. prativaga</i>	0,90		4,24
<i>L. castaneus</i>	0,72	0,92	
<i>E. minimus</i>	0,72		3,39
<i>A. aenea</i>	0,72		3,39
<i>P. proxima</i>	0,54		2,54
<i>A. strepens</i>	0,54		2,54
<i>C. brunneus</i>	0,54		2,54
<i>E. normannus</i>	0,54		2,54
<i>S. mixtus</i>	0,54		2,54
<i>P. wagneri</i>	0,36		1,69
<i>T. extensa</i>	0,36		1,69
<i>E. rivularis</i>	0,36		1,69
<i>H. distinctus</i>	0,36		1,69

— Dans le cas de la station 1, les faibles valeurs du peuplement global sont le fait des Arthropodes ( $H = 1,06$  bits et  $E = 46,02$  %). On peut supposer ici une conséquence du marnage journalier qui détermine la formation d'un ciment (comblement des fissures pouvant abriter la faune lors du retrait de l'eau).

— Dans le cas de la station 4, au contraire, les faibles valeurs du peuplement global sont le fait des Lombriciens. La diversité non signifiante des Vers ( $H = 0,33$  bits) s'explique par la nature même du milieu d'étude, un marécage, où les espèces sont peu nombreuses (3), mais les effectifs parfois importants (155 *E. tetraedra* sur un total de 182 Vers).

### 3.2.2. Au plan temporel

La succession dans le temps montre des valeurs de coefficients de diversité et d'équitabilité faibles inférieurs à 65 % (faune globale, Lombriciens et Arthropodes confondus) à l'exception des relevés effectués en juin ( $H = 3,34$  bits et  $E = 83,45$  %) et à un degré moindre en mai ( $H = 3,09$  bits et  $E = 70,39$  %).

Ce manque d'uniformité dans le temps du fonctionnement du peuplement ripicole tient au fait que cette communauté montre :

— Au début de la saison sèche (minimum pluviométrique de juin 1990) où le marnage journalier s'établit à un niveau bas (Tabl. I, relevé C), un maximum des populations d'Arthropodes (milieu méditerranéen,  $E = 85,68$  %) qui compense la « disparition » des Vers (diapause, enkystement).

— Pendant la saison humide (maximum pluviométrique d'octobre 1990) où le marnage journalier s'établit à un niveau haut (Tabl. I, relevé

E), un maximum des populations de Lombriciens qui, compte tenu du petit nombre d'espèces ( $E = 74,15$  %), ne peut corriger le dysfonctionnement global lié à la raréfaction des Arthropodes.

### 3.3. Analyse factorielle des correspondances

Une analyse factorielle des correspondances (logiciel Biomeco, Biodiver) permet de vérifier les principaux résultats obtenus (fig. 2). La matrice soumise à l'analyse est constituée de 39 lignes (espèces) et de 24 colonnes (relevés).

Les 3 premiers axes apportent seulement 44,68 % de l'information et ce d'une manière relativement équilibrée. Cette répartition montre que tous les facteurs de l'environnement pèsent à peu près également, avec toutefois l'influence du substrat qui détermine la qualité du peuplement.

L'axe 1 (inertie : 15,75 %) est un axe qui semble surtout lié aux qualités du substrat. Par le biais des relevés se localise sur cet axe, au pôle -, la station 1 (relevés D et E) caractérisée par une sédimentation limoneuse qui élimine les espèces ripicoles et favorise les espèces exogènes (*Aiolopus strepens*, *Lasius brunneus*). S'oppose au pôle +, la station 4 (relevés B et D) avec des espèces les plus abondantes (*Eiseniella tetraedra*) où caractéristiques (*Pardosa prativaga*, *Emphanes minimus*) dans ce biotope marécageux.

Sur l'axe 2 (inertie : 14,82 %) s'opposent (pôle -) le relevé C de la station 2, avec les espèces déterminantes *Pardosa morosa* et *Tetrix ceperoi*, et (pôle +) le relevé B de la station 4 avec les espèces déterminantes *Pardosa prativaga*, *Tetragnatha extensa* et *Stenolophus mixtus*. Il s'agit d'un axe montrant un gradient complexe où entre la physionomie des stations conditionnant la qualité du peuplement. En fait se manifeste ici la distinction entre Arthropodes ripicoles et palustres (Bigot et Gautier, 1981).

L'axe 3 (inertie : 14,11 %) est, comme l'axe 1, un axe de qualité de substrat. Au pôle -, le relevé B de la station 3 dont le substrat aménagé favorise les espèces exogènes (*Ommatoiulus sabulosus*, *Harpalus distinctus*, *Pseudolathra lusitanica* et *Camponotus herculeanus*) au détriment des espèces ripicoles. S'opposent, pôle +, les relevés E de la station 2 puis C et D de la station 4 où les faciès variés élèvent la diversité du peuplement ripicole (*Aporrectodea rosea* et *Pardosa prativaga* puis *Eiseniella tetraedra*, *P. morosa*, *Notaphus varius* et *Chlaeniellus olivieri*).

L'absence d'information sur le marnage montre que son impact s'exerce indirectement, par l'intermédiaire d'une diversification des milieux limitée par la faible amplitude de variation du niveau de l'eau.



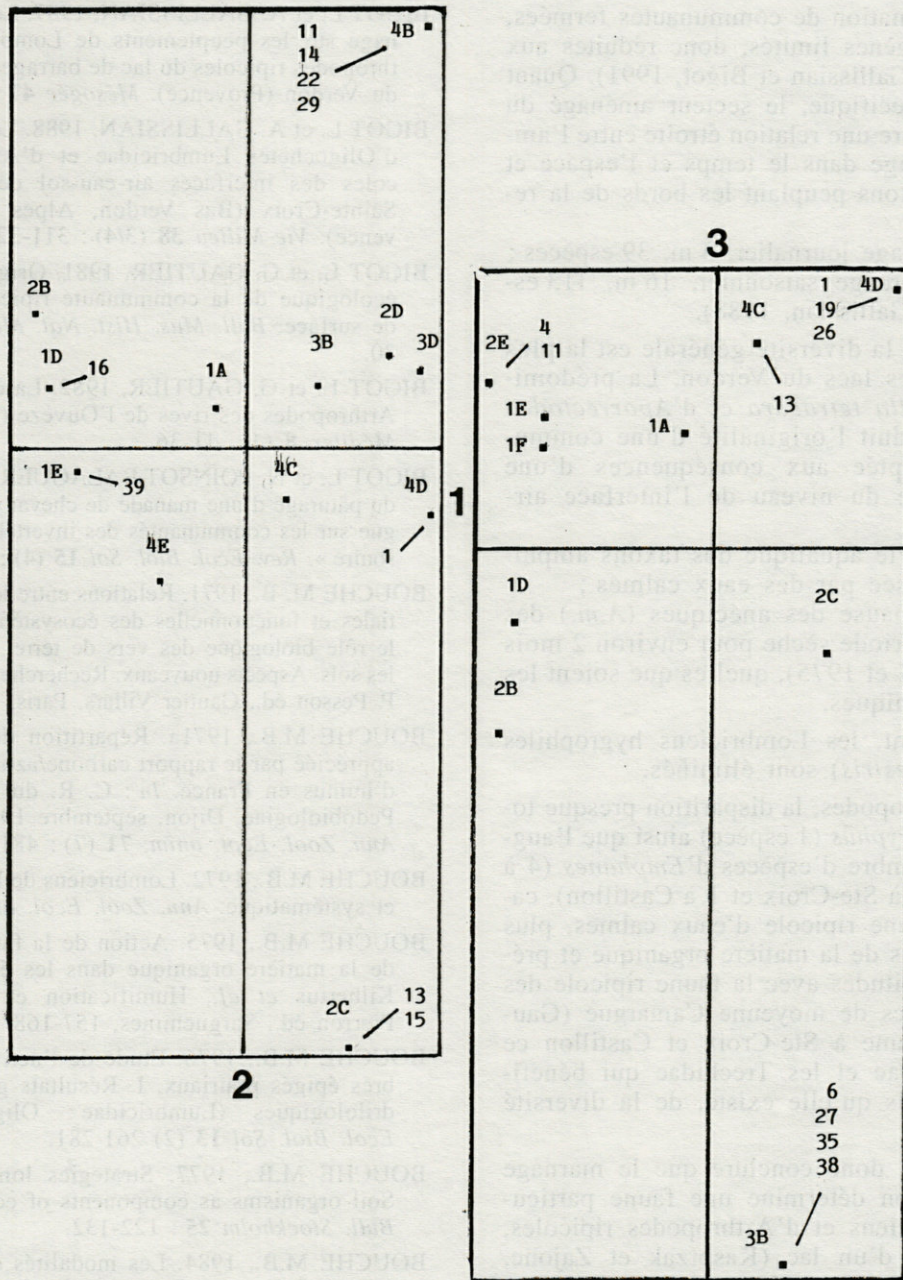


Fig. 2. - Plan factoriel des espèces et des stations sur les axes 1, 2 et 3 d'après une A.F.C. A1, relevé A à la station 1 ; C3, relevé C à la station 3....

Ordination of species and stations along 1st, 2d and 3d axes resulting from F.C.A. 1 : *E. tetraedra*, 4 : *A. rosea acystis*, 6 : *O. sabulosus*, 11 : *P. prativaga*, 13 : *P. morosa*, 14 : *T. extensa*, 15 : *T. ceperoi*, 16 : *A. strepens*, 19 : *N. varius*, 22 : *E. minimus*, 26 : *C. olivieri*, 27 : *H. distinctus*, 29 : *S. mixtus*, 35 : *P. lusitanica*, 38 : *C. herculeanus*, 39, *L. brunneus*. A1, A sample at loc. 1 ; C3, C sample at loc. 3....

**CONCLUSION**

L'individualisation de substrats en rapport avec un marnage journalier de faible amplitude ainsi que la localisation géographique sont les 2 facteurs qui interviennent en priorité pour différencier les peuplements ripicoles du résér-

voir de Quinson de ceux de Ste-Croix et de Castillon.

Au niveau du peuplement global on relève à Quinson une considérable réduction des effectifs qui semble en rapport avec l'implantation de cette retenue dans un secteur de gorges. Nous constatons qu'une succession de bassins isolés

détermine la formation de communautés fermées, aux apports exogènes limités, donc réduites aux ripicoles s. str. (Gallissian et Bigot, 1991). Quant à la diversité spécifique, le secteur aménagé du Bas-Verdon montre une relation étroite entre l'amplitude du marnage dans le temps et l'espace et le nombre de taxons peuplant les bords de la retenue :

– Quinson, marnage journalier, 5 m, 39 espèces ;  
– Ste-Croix, marnage saisonnier, 16 m, 113 espèces (Bigot et Gallissian, 1988).

Pour les Vers, la diversité générale est la plus faible de tous les lacs du Verdon. La prédominance d'*Eiseniella tetraedra* et d'*Aporrectodea meridionalis* traduit l'originalité d'une communauté bien adaptée aux conséquences d'une variation limitée du niveau de l'interface air-eau-sol :

– aptitude à la vie aquatique des taxons amphibia (*E.t.*) favorisée par des eaux calmes ;  
– entrée en diapause des anéciques (*A.m.*) dès le début de la période sèche pour environ 2 mois (Gallissian, 1971 et 1975), quelles que soient les conditions édaphiques.

Corrélativement, les Lombriciens hygrophiles (*Lumbricus terrestris*) sont éliminés.

Pour les Arthropodes, la disparition presque totale du genre *Peryphus* (1 espèce) ainsi que l'augmentation du nombre d'espèces d'*Emphanes* (4 à Quinson, pour 2 à Ste-Croix et 1 à Castillon), caractérise une faune ripicole d'eaux calmes, plus tolérante vis à vis de la matière organique et présentant des similitudes avec la faune ripicole des eaux continentales de moyenne Camargue (Gautier, 1979). Comme à Ste-Croix et Castillon ce sont les Lycosidae et les Trechidae qui bénéficient, chaque fois qu'elle existe, de la diversité des substrats.

Nous pouvons donc conclure que le marnage réduit de Quinson détermine une faune particulière de Lombriciens et d'Arthropodes ripicoles, proche de celle d'un lac (Kasprzak et Zajonc, 1983 ; Bigot et Gautier, 1981). En ce sens nous avons une certaine banalisation du peuplement ripicole comme celui des Invertébrés benthiques et des Poissons (Champeau et coll., 1982).

REMERCIEMENTS – Nous exprimons notre reconnaissance à M. Dubois, G.R.P.H. « Méditerranée », qui a eu l'amabilité de nous communiquer les enregistrements des cotes du lac de Quinson pour la période considérée.

## BIBLIOGRAPHIE

- BIGOT L., 1963. Observations sur les variations de biomasse des principaux groupes d'invertébrés de la « sansouire » camarguaise. *Terre Vie* **17** : 319-334.
- BIGOT L. et A. GALLISSIAN, 1987. Les effets du marnage sur les peuplements de Lombriciens et d'Arthropodes ripicoles du lac de barrage de Sainte-Croix du Verdon (Provence). *Mésogée* **47** : 25-35.
- BIGOT L. et A. GALLISSIAN, 1988. Les communautés d'Oligochètes Lumbricidae et d'Arthropodes ripicoles des interfaces air-eau-sol de la retenue de Sainte-Croix (Bas Verdon, Alpes de Haute Provence). *Vie Milieu* **38** (3/4) : 311-320.
- BIGOT L. et G. GAUTIER, 1981. Originalité et intérêt écologique de la communauté ripicole et pélophile de surface. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille* **41** : 13-30.
- BIGOT L. et G. GAUTIER, 1982. La communauté des Arthropodes des rives de l'Ouvèze (Vaucluse). *Ecol. Méditer.* **8** (4) : 11-36.
- BIGOT L. et N. POINSOT-BALAGUER, 1978. Influence du pâturage d'une manade de chevaux de race Camargue sur les communautés des invertébrés d'une « sansouire ». *Rev. Ecol. Biol. Sol* **15** (4) : 517-528.
- BOUCHE M. B., 1971. Relations entre les structures spatiales et fonctionnelles des écosystèmes illustrées par le rôle biologique des vers de terre. In : La vie dans les sols. Aspects nouveaux. Recherches expérimentales, P. Pesson éd., Gautier Villars, Paris, 187-209.
- BOUCHE M.B., 1971a. Répartition des vers de terre appréciée par le rapport carbone/azote dans les types d'humus en France. In : C. R. du IV<sup>e</sup> Colloquium Pedobiologiae, Dijon, septembre 1970, éd. I.N.R.A. *Ann. Zool. Ecol. anim.* **71** (7) : 481-493.
- BOUCHE M.B., 1972. Lombriciens de France, Ecologie et systématique. *Ann. Zool. Ecol. anim.* **72** : 1-671.
- BOUCHE M.B., 1975. Action de la faune sur les états de la matière organique dans les écosystèmes. In : Kilbertus *et al.*, Humification et biodégradation, Pierron éd., Sarguemines, 157-168.
- BOUCHE M.B., 1976. Etude de l'activité des invertébrés épigés prairiaux. I. Résultats généraux et géodrilologiques (Lumbricidae : Oligochaeta). *Rev. Ecol. Biol. Sol* **13** (2) 261-281.
- BOUCHE M.B., 1977. Stratégies lombriciennes. In : Soil organisms as components of ecosystems. *Ecol. Bull. Stockholm* **25** : 122-132.
- BOUCHE M.B., 1984. Les modalités d'adaptation des Lombriciens à la sécheresse. *Bull. Soc. bot. Fr., Actual. bot.* **131** (2/3/4) : 319-327.
- BOUCHE M.B. et M. BEUGNOT, 1978. Action du chlorate de sodium sur le niveau des populations et l'activité biodégradatrice des Lombriciens. *Phytia-trie-Phytopharmacie* **27** : 147-162.
- BOUCHE M.B. et A. KRETZSCHMAR, 1974. Fonctions des Lombriciens. II. Recherches méthodologiques pour l'analyse du sol ingéré (étude du peuplement de la station R. C. P.-165/P.B.I.). *Rev. Ecol. Biol. Sol* **11** (1) : 127-139.
- CARZON J., 1957. Monographie hydrologique du Verdon. Doc. ronéo. E. D. F., REH Alpes III.
- CHAMPEAU A. et coll., 1982. Les retenues hydro-électriques du Verdon : impact sur la rivière, conséquences du marnage. *Bull. Ecol.* **13** (2) : 203-239.
- GALLISSIAN A., 1971. Diapause et régénération postérieure chez le Lombricide *Eophila dollfusi* Tétray

- en activité et en diapause. Thèse d'Etat, Marseille, C.N.R.S.A.O. 5711, 243 p.
- GALLISSIAN A., 1975. Les états de vie ralentie chez les Oligochètes terricoles. Le comportement de *Scheurotheca gigas rhodana* (Bouché) var. *gallissiani* observé dans les conditions naturelles. *Rev. biol. écol. méditer.* 2 (2) : 9-14.
- GALLISSIAN A. et L. BIGOT, 1991. Les communautés d'Oligochètes Lumbricidae et d'Arthropodes ripicoles des interfaces air-eau-sol de la retenue de Castillon (Haut Verdon, Alpes de Haute-Provence). *Vie Milieu* 41 (2/3) : 179-188.
- GAUTIER G., 1979. Etude écologique des communautés de Tréhidés des bords d'étangs en Camargue laguno-marine. I. Le milieu et la faune (composition, structure et dynamique). *Bull. Ecol.* 10 : 181-202.
- GREGOIRE A., 1982. Contribution à l'étude hydrobiologique d'une rivière aménagée : le Verdon. Les lacs de barrage et les tronçons de cours d'eau à débit régulé. *Cah. lab. Hydrobiol. Montereau* 13 : 1-172.
- KASPRZAK K. et I. ZAJONC, 1983. Dzdżownice (Oligochaeta, Lumbricidae) środowisk wodnych. *Przegl. Zool.* 27 (2) : 145-159.
- LIDDLE M.J., 1975. A selection review of the ecological effects of human trampling on natural ecosystems. *Biol. Conserv.* 7 : 17-36.
- MICHON J., 1954. Contribution expérimentale à l'étude de la biologie des Lumbricidae. Les variations pondérales au cours des différentes modalités du développement post-embryonnaire. Thèse d'Etat, Poitiers, 192 p.
- PIEARCE T.G., 1984. Earthworms populations in soils disturbed by trampling. *Biol. Conserv.* 29 : 241-252.
- PIERRE F., 1951. Les conditions écologiques et le peuplement des vases d'eau douce. *Encycl. Biol. Ecol.* 6 : 1-110.
- SAUSSEY M., 1966 - Contribution à l'étude des phénomènes de diapause et de régénération caudale chez *Allolobophora icterica* Sav. *Mém. Soc. Linn. Normandie* I (NS) : 1-158.
- SCHWERT D.P. et K.N. DANCE, 1979. Earthworms cocoons as a drift component in a southern Ontario stream. *Canadian Field Naturalist.* 93 (2) : 180-183.
- VEDOVINI A., 1971. Sur les souches provençales de *Allolobophora rosea* Savigny (Lumbricidae). *Bull. Soc. Zool. Fr.* 96 (4) : 541-545.
- VEDOVINI A., 1973. Systématique, caryologie et écologie des Oligochètes terrestres de la région Provençale. Thèse d'Etat, Marseille, C.N.R.S.A.O. 7792, 156 p.
- WARD J., 1976. Lumbricid earthworms populations in a Colorado mountain stream. *South western Naturalist* 21 (1) : 71-78.

Reçu le 7 juin 1993 ; received June 7, 1993

Accepté le 17 janvier 1994 ; accepted January 17, 1994



## LE PEUPELEMENT DE MICROARTHROPODES DE LA LITIERE D'*ADESMIA SUBTERRANEA* DES HAUTES MONTAGNES D'ARGENTINE

### *Microarthropods populations of soil fauna under Adesmia subterranea in high Andes Mountains in Argentine*

N.A. FERNANDEZ<sup>(1)</sup>, M. J. EGUARAS<sup>(2)</sup>,  
P.A. MARTINEZ<sup>(3)</sup> et L.E. FERNANDEZ

Laboratorio de Artropodos, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales,  
Universidad Nacional de Mar del Plata, CC. 1264 (7600) Mar del Plata, Argentina

DYNAMIQUE DE POPULATION  
ACARIENS ORIBATES  
COLLEMBOLLES  
HAUTE MONTAGNE  
*ADESMIA SUBTERRANEA*

**RÉSUMÉ** – La dynamique populationnelle des microarthropodes qui habitent le sol organique existant sous *Adesmia subterranea* des montagnes des Andes, à 3200 m d'altitude, dans la Province de Mendoza en Argentine est analysée. Les Oribates sont les Acariens les plus nombreux, avec une densité moyenne de 49405 individus m<sup>-2</sup>; les Collembolles sont les Insectes les plus nombreux avec 33 740 individus m<sup>-2</sup>. La situation créée par la plante, la matière organique sous-jacente et les éléments biogènes forment un système qui a réussi dans les conditions de vie difficiles des hautes montagnes des Andes.

POPULATION DYNAMICS  
ACARI  
ORIBATID MITES  
COLLEMBOLA  
HIGH MOUNTAINS  
*ADESMIA SUBTERRANEA*

**ABSTRACT** – The population dynamics of microarthropods living in organic soils under *Adesmia subterranea* in the Andes mountains is analyzed. Oribatids are the most important group of Acari, with 49 405 ind.m<sup>-2</sup>. Springtails are the most important group of Insecta with 33 740 ind.m<sup>-2</sup>. The situation created by the tree, the organic matter and the biogenic elements, made a system with outstanding success in the very hard climatic conditions of the Andes mountains.

## INTRODUCTION

La Cordillère des Andes, qui s'étend tout le long de l'Argentine, présente les plus hautes montagnes d'Amérique, les principales hauteurs se trouvant dans la Province de Mendoza. Cette Province est située à l'ouest du pays et elle est limitée au nord par la Province de San Juan, à l'est par celle de San Luis et La Pampa, au sud par la Province de Neuquen et à l'ouest par le Chili. Elle présente une grande quantité de sommets, séparés par très peu de distance, comme l'Aconcagua, Tupungato, Cono Negro, Cerro San Juan, Cerro Cathedral et Bonete qui ont entre 6 000 et plus de 7 000 m d'altitude.

Malgré les caractéristiques très intéressantes que présentent les sols de haute montagne de Mendoza, avec des particularités du point de vue climatique, pédologique et biologique, les études sur l'arthropodofaune n'existent pas jusqu'à présent.

Pour ce travail nous avons choisi des sols à haut contenu de matière organique existant sous

*Adesmia subterranea*, une Légumineuse Papillo-noïdée (Hauman, 1918) l'un des petits arbres qui arrive à se développer dans des conditions d'altitude et de climat très rudes, propres à la zone.

## DESCRIPTION DE LA STATION D'ÉTUDES

La zone choisie pour prélever les échantillons se trouve dans le « Dominio Andino-Patagonico » (Cabrera et Willink, 1980). Le Dominio Andino-Patagonico va des hautes montagnes du nord-ouest d'Argentine (limite avec la Bolivie), jusqu'à Tierra del Fuego; à partir du sud de Mendoza, il devient plus large et arrive à l'Atlantique (Chubut et Santa Cruz).

Les conditions du climat sont très variables, mais toujours très rudes à cause du manque d'eau ou d'un excès de froid; il est fortement influencé par l'anticyclone du Pacifique, avec des précipitations importantes en hiver.

La Province Phytogéographique «Altoandina» est divisée en 3 districts : Alto Andina-Quichua, Alto Andina-Cuyana et Alto Andina-Austral. La zone d'étude appartient au district Alto Andino Cuyan (Andes de San Juan, Mendoza et Nord de Neuquen).

La communauté végétale «climax» est appelée «coironal» et présente une composition variée mais avec une dominance des genres *Festuca*, *Stipa* ou *Poa*. La présence de petits arbres, très bas, qui se développent au ras du sol, est fréquente; ceux-ci appartiennent aux genres *Adesmia*, *Ephedra*, *Nassauvia* et *Senecio*. La plus grande partie de la végétation existante est adaptée à la neige et aux éboulis. La zone d'échantillonnage se situe à «Vallecitos», sur la pente est du «Cordon del Plata», Cordillère frontale à 40 km au sud-ouest de la ville de Mendoza, à 3 200 m d'altitude. Cette zone est très peu habitée et éloignée des zones de labourage agricole. Elle présente un faible développement des sports d'hiver ce qui nous a permis de prendre des routes d'accès déneigées et en bon état, et d'utiliser les équipements touristiques pour nous élever en altitude et approcher à un kilomètre du lieu d'échantillonnage.

#### Parcelles d'étude

La parcelle d'étude s'allonge le long d'un versant à pente accentuée et à orientation est-ouest. Les relevés diachroniques sont effectués dans une parcelle d'environ 10 000 m<sup>2</sup> où se trouvent une grande quantité d'*Adesmia subterranea* (qui occupent 60% de la surface d'étude) et d'*Oxalis bryodes*, *Discaria prostrata*, *Adesmia horrida*, *Adesmia hemispherica*, *Exaptera cuneata*, *Astragalus creophilus* (Hauman, 1918). La zone présente une inclinaison de 45° ouest, avec une énorme quantité de pierres et de blocs granitiques situés en face d'une importante moraine appelée «Morenas Coloradas». Après avoir effectué une série préliminaire d'échantillonnages et établi une relation entre le diamètre du pied et l'âge de la plante, nous avons choisi celles qui avait entre 20 et 25 années.

#### Caractérisation d'*Adesmia subterranea*

Cette plante est un petit arbre presque entièrement souterrain, ne faisant sur le sol qu'une saillie à peine convexe. Il présente une racine pivotante qui se prolonge en un tronc très court de taille variable (pour un individu moyen, entre 10 et 15 cm de diamètre) qui s'épanouit en une grande quantité de branches dans tous les sens; celles-ci se ramifient en rameaux collés au sol et se terminant par une épine.

Cette espèce d'arbre présente un parenchyme spécialisé qui lui procure une protection contre le

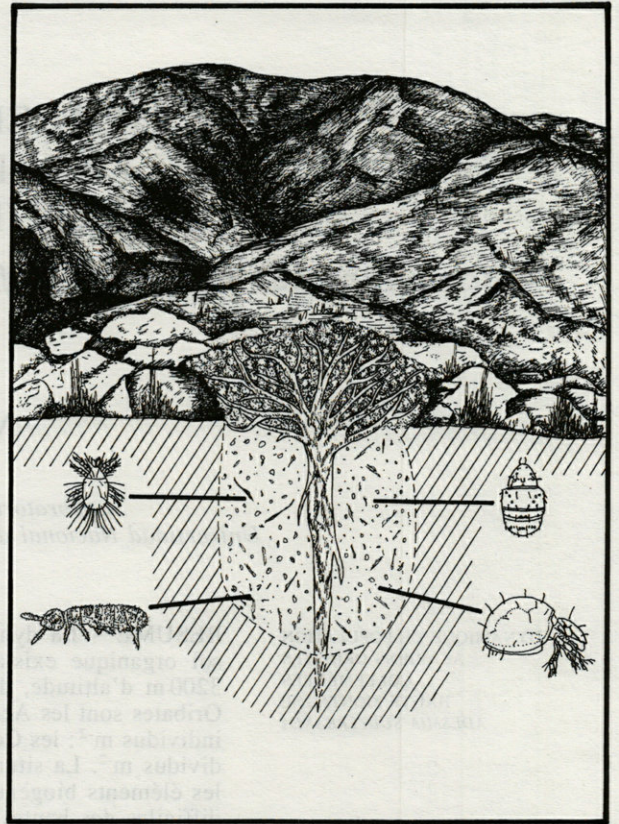


Fig. 1. – Vue schématique d'*Adesmia subterranea* et de la poche formée autour du tronc, remplie de matériel organique où habitent de nombreux microarthropodes.  
Schematic view of *Adesmia subterranea* and the cavity around it, with organic material.

froid (Hauman, 1918). Tout autour du tronc il existe une poche remplie de matériel organique provenant de la plante; cette zone (Fig. 1) présente une couleur brun foncé.

A l'extérieur de cette poche, se trouve le sol nu, sans la protection de la plante. Il présente des caractéristiques de couleur et de taux de matière organique très différentes de la zone interne. Le permafrost se trouve entre un et un mètre et demi de profondeur (Hauman, 1919).

#### Climat

Le climat est considéré comme froid (Cabrera et Willink, 1980) avec peu de pluies et beaucoup de neige. Nous avons utilisé les relevés météorologiques de la station Puente del Inca, appartenant au Service Météorologique National, avec des données à partir de 1951. Cette station se trouve à 32° 49' sud et 69°54' ouest et à une altitude de 2 720 m, à quelques kilomètres du lieu d'échantillonnage (1); il existe le poste météorologique : «Vallecitos» appartenant à l'Instituto Argentino

Tabl. I. – Densité de la population de microarthropodes échantillonnés sous *Adesmia subterranea* (ind.m<sup>-2</sup>), groupés par station. Rapports immatures/adultes, et Acariens/Collemboles.

*Microarthropods populations density sampled under Adesmia subterranea (ind.m<sup>-2</sup>) and relation between immatures/adults and Acari/Collembola.*

	AUTOMNE	HIVER	PRIMTEMPS	ETE	X
	(Mars-Avril- Mai)	(Juin-Juillet- Aout)	(Sep.-Oct.- Nov)	(Dec.- Jan.Fev.)	
Oribatida	37051	19098	56531	85179	49465
Acaridida	10389	1833	19893	22077	13545
Autres Acari	1154	203	2181	2453	1477
Collembola	25719	12605	49529	47109	33740
Immat/adultes	0.29	0.39	0.45	0.19	0.32
Acari/Collem.	1.96	1.55	1.61	2.52	1.93

de Nivologia y Glaciacion (IANIGLA), situé à 2 300 m d'altitude (1 km au-dessous du lieu d'échantillonnage), mais les données reposent sur très peu d'années (Fernandez, 1989).

Les précipitations sont faibles, de 280 à 341 mm par an, avec les plus importantes en hiver et sous forme de neige. Les températures moyennes mensuelles se situent entre 20,7 °C et 6 °C et il existe pendant toute l'année des minimums absolus, - 1 °C pendant l'été et - 18,6 °C pendant l'hiver. Les températures maximales absolues atteignent 27,9 °C en été et 19,5 °C en hiver. Les températures minimales moyennes sont > 0 entre mai et octobre et les températures maximales moyennes sont < 10° à partir de septembre et jusqu'en mai. A l'échelle d'une année, il y a plus de 3 600 heures < 0° dont 1 800 h en hiver et autour de 50 en été.

Les vents sont très importants avec une prédominance d'ouest (« Zonda »), vent de type « Fohen » qui souffle pendant 80 % des jours de l'année avec une vitesse moyenne de 22 km à l'heure.

### Les sols

Nous n'avons pas caractérisé les sols de la zone d'étude; les relevés n'ont concerné que la matière organique et le rapport C/N. Le taux de matière organique est en moyenne de 24 %. La relation C/N est élevée (24,5 en moyenne). Le taux de matière organique en dehors de la poche des plantes échantillonnée est très variable, avec une moyenne de 10,4 %.

### MATERIEL ET MÉTHODES

Entre octobre 1985 et septembre 1986, nous avons échantillonné 10 *Adesmia subterranea* chaque mois. Nous avons choisi des arbres d'une taille définie (voir parcelles d'études), et échantillonné le sol organique qui se trouve tout autour du tronc souterrain, protégé par les branches

fixées au sol (Fig. 1). Nous avons utilisé une sonde du type Vannier de 10 cm de diamètre (Vannier, 1965) et pris 2 échantillons par plante jusqu'à 15 cm de profondeur.

Afin d'obtenir des éléments d'ubication du lieu où étaient les plantes sous la neige, nous avons placé de chaque côté de celles-ci des indicateurs constitués d'un morceau de fer de 1,5 m de hauteur peint en rouge. Malgré tous nos efforts en plein hiver (juillet) il a été impossible d'échantillonner à cause de la grande quantité de neige tombée. Les échantillons ont été mis dans des sacs en plastique et transportés immédiatement au laboratoire et placés dans une batterie à haut gradient MacFadyen, pendant 15 j pour extraire les Arthropodes.

Les adultes et immatures d'Oribates ont été déterminés jusqu'à l'espèce. Quelques animaux ont été capturés pour déterminer leur nourriture (pour les espèces les plus abondantes 40 exemplaires, et pour les autres, 10 exemplaires).

### RÉSULTATS

Les Oribates sont les Arthropodes les plus abondants sous *A. subterranea* avec une densité moyenne stationnelle de 49 465 individus.m<sup>-2</sup>. La plus haute densité d'Oribates se trouve en été (85 179 ind.m<sup>-2</sup>) et la valeur minimale en hiver (19 098 ind.m<sup>-2</sup>) (Tabl. I, Fig. 2a). Les Actinedida + Gamasida présentent une densité moyenne stationnelle de 1477 ind.m<sup>-2</sup>, avec la densité maximum en été (2453 ind.m<sup>-2</sup>) et la densité minimale en hiver (203 ind.m<sup>-2</sup>) (Fig. 2 d).

Chez les Oribates, les densités moyennes mensuelles augmentent en décembre, janvier et février, avec la valeur la plus haute pour ce dernier mois (105 933 ind.m<sup>-2</sup>); en mars se produit une baisse importante de la densité. Il est intéressant de constater le parallélisme qui s'observe au prin-

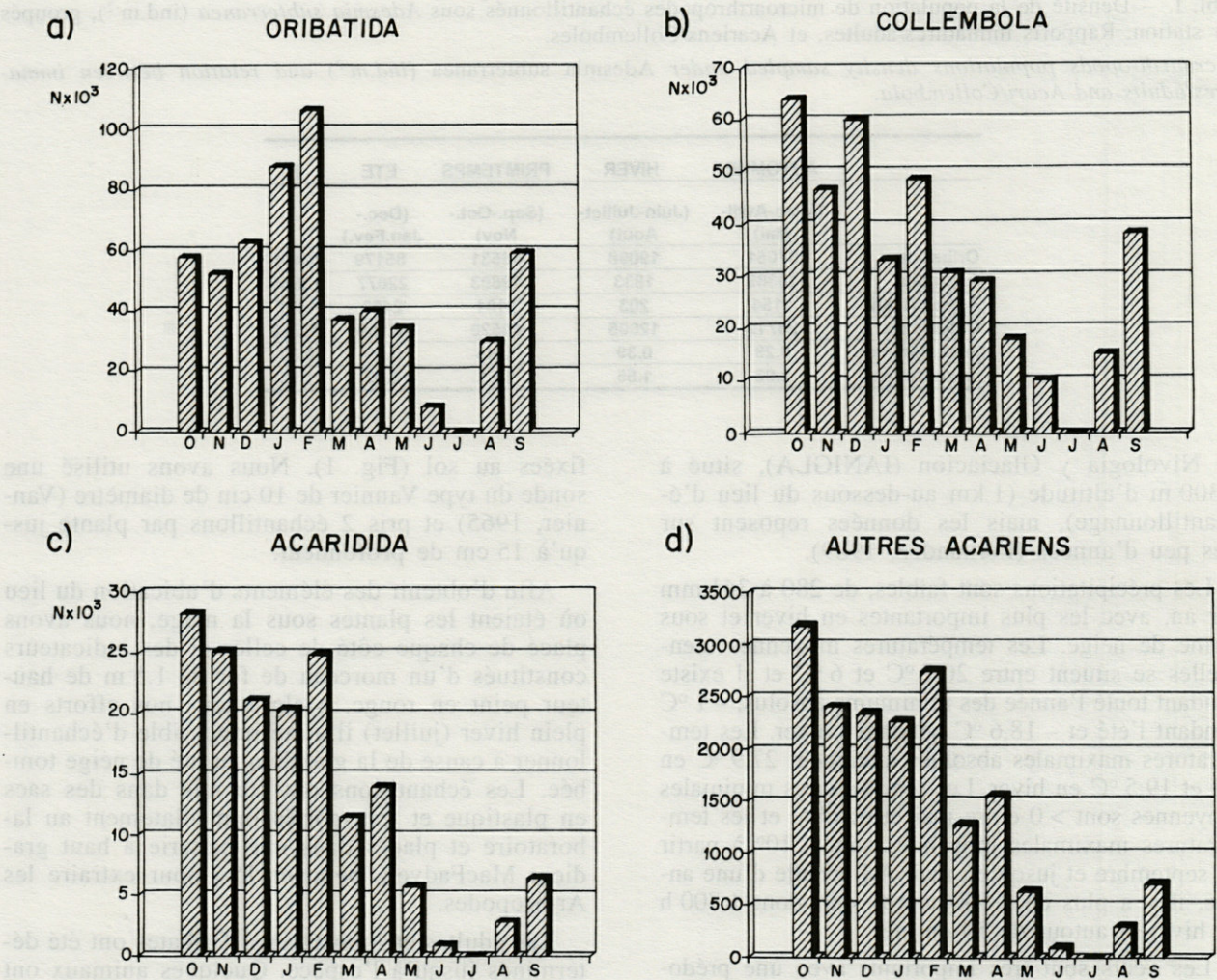


Fig. 2. – Abondance mensuelle des principaux groupes de microarthropodes trouvés sous *Adesmia subterranea*.  
Monthly abundance of most important microarthropods groups.

temps et en automne alors que les populations sont relativement constantes (Fig. 2a).

En ce qui concerne les Collemboles, octobre est le mois de plus haute densité (63 916 ind.  $m^{-2}$ ) tandis qu'en juin, nous avons relevé les valeurs minimales (10 185 ind.  $m^{-2}$ ) (Fig. 2b).

Les Acaridida offrent une présence importante toute l'année avec un nombre élevé d'exemplaires; les moyennes sont de 1833 en hiver et 22 077 en été (Fig. 2c).

La reproduction des Oribates est importante en hiver et au printemps avec un rapport immatures/adultes de 0,39 et 0,45 respectivement.

Nous avons identifié 14 espèces d'Oribates (Tabl. II). La plupart des espèces sont présentes toute l'année, avec les variations stationnelles. Les valeurs de densité sont généralement maximales en été, et diminuent en hiver (Fig. 2 a).

*Phthiracarus sp.* présente la plus haute densité en janvier et février (35 141 et 43 290 ind.  $m^{-2}$ ,

Tabl. II. – Liste des espèces trouvées sous *Adesmia subterranea*.

Species found under *Adesmia subterranea*.

*Epilohmannia sp.*  
*Scutovertex sp.*  
*Oribatula sp.a*  
*Oribatula sp.b*  
*Pheroliodes wehnckei*  
*Pheroliodes inca*  
*Nesotocepeus andinus*  
*Phthiracarus sp.*  
*Brachichthonius sp.*  
*Damaeus sp.*  
*Nothrus sp.*  
*Belba sp.*  
*Euphthiracarus sp.*  
*Gymnodamaeus sp.*

respectivement) (Fig. 3a, b); *Oribatula sp.* présente également les plus hautes densités en janvier et février (32 595 et 27 756 ind.  $m^{-2}$ , respectivement) (Fig. 3c, d); ces deux espèces sont les plus abondantes. Les deux espèces présentes de *Phe-*



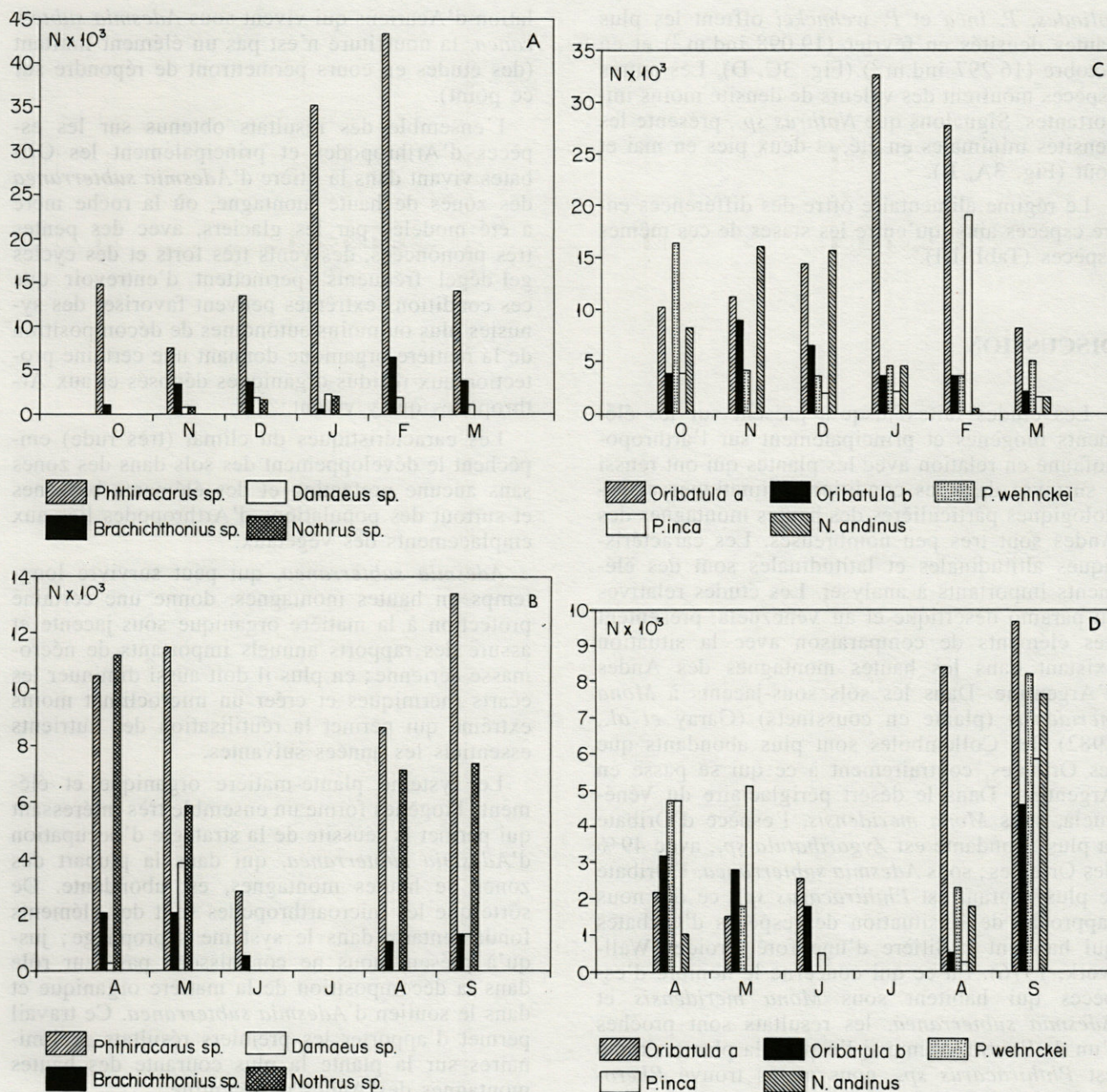


Fig. 3. - Abondance mensuelle des principales espèces d'Oribates trouvées sous *Adesmia subterranea*.  
 Monthly abundance of the most important Oribatids groups.

Tabl. III. - Type de nourriture consommée par les Oribates les plus abondants trouvés sous *Adesmia subterranea* (fréquence relative).

Alimentary items of most important Oribatids found under *Adesmia subterranea* (relative frequencies).

	Mycélium	Pollen	Bois	Tissu végétal	Bactéries
<i>Oribatula sp a</i> (adultes)	0.5	0.5	-	-	-
<i>Oribatula sp b</i> (adultes)	0.05	0.05	0.9	-	-
<i>Nesotocepeus andinus</i> (adultes)	-	-	-	0.95	0.05
<i>Nesotocepeus andinus</i> (immat)	0.95	0.05	-	-	-
<i>Ph. wehncke</i> (adultes)	0.05	0.05	0.9	-	-
<i>Ph. wehncke</i> (immatures)	0.2	0.05	0.75	-	-
<i>Ph. inca</i> (adultes)	0.45	0.05	0.50	-	-
<i>Phthiracarus sp</i> (adultes).	0.05	0.05	0.9	-	-

*roliodes*, *P. inca* et *P. wehncke* offrent les plus hautes densités en février (19 098 ind.m<sup>-2</sup>) et en octobre (16 297 ind.m<sup>-2</sup>) (Fig. 3C, D). Les autres espèces montrent des valeurs de densité moins importantes. Signalons que *Nothrus sp.*, présente les densités minimales en été, et deux pics en mai et août (Fig. 3A, B).

Le régime alimentaire offre des différences entre espèces ainsi qu'entre les stades de ces mêmes espèces (Tabl. III).

## DISCUSSION

Les études faites jusqu'à présent sur les éléments biogènes et principalement sur l'arthropodofaune en relation avec les plantes qui ont réussi à survivre dans les conditions climatiques et pédologiques particulières des hautes montagnes des Andes sont très peu nombreuses. Les caractéristiques altitudinales et latitudinales sont des éléments importants à analyser. Les études relatives au paramo désertique et au Vénézuéla, présentent des éléments de comparaison avec la situation existant dans les hautes montagnes des Andes d'Argentine. Dans les sols sous-jacents à *Mona meridensis* (plante en coussinets) (Garay *et al.*, 1982), les Collemboles sont plus abondants que les Oribates, contrairement à ce qui se passe en Argentine. Dans le désert périglaciaire du Vénézuéla, sous *Mona meridensis*, l'espèce d'Oribate la plus abondante est *Zygoribatula sp.*, avec 49% des Oribates; sous *Adesmia subterranea*, l'Oribate le plus courant est *Phthiracarus sp.*, ce qui nous rapproche de la situation des espèces d'Oribates qui habitent la litière d'une forêt froide (Wallwork, 1976). En ce qui concerne le nombre d'espèces qui habitent sous *Mona meridensis* et *Adesmia subterranea*, les résultats sont proches l'un de l'autre. Même si l'espèce la plus courante est *Phthiracarus sp.*, nous avons trouvé *Pheroliodes inca*, *P. wehncke* et *Nesotocepeus andinus*, espèces que nous pourrions dire caractéristiques de la faune sous *Adesmia subterranea* (Fernandez, 1987; Fernandez *et al.* 1990), et qui n'existent pas au pied de *Mona meridensis*, *Espeletia lutescens* et *Espeletia timotensis* au Vénézuéla (Garay, 1981; Garay et Lamotte, 1987).

Dans la plupart des sols, la densité populationnelle des Acariens est en général basse par rapport aux autres Acariens; dans notre cas, les Acariens représentent une partie très importante des Acariens, situation comparable à celle qui existe dans les forêts décidues en U.R.S.S. (Petersen and Luxton, 1982).

Du point de vue de l'utilisation des ressources alimentaires, la situation est très intéressante, car la plupart des Oribates sont macrophytophages (Luxton, 1972); il est possible que dans la popu-

lation d'Acariens qui vivent sous *Adesmia subterranea*, la nourriture n'est pas un élément limitant (des études en cours permettront de répondre sur ce point).

L'ensemble des résultats obtenus sur les espèces d'Arthropodes et principalement les Oribates vivant dans la litière d'*Adesmia subterranea* des zones de haute montagne, où la roche mère a été modelée par les glaciers, avec des pentes très prononcées, des vents très forts et des cycles gel-dégel fréquents, permettent d'entrevoir que ces conditions extrêmes peuvent favoriser des synusies plus ou moins autonomes de décomposition de la matière organique donnant une certaine protection aux résidus organiques déposés et aux Arthropodes qui y vivent.

Les caractéristiques du climat (très rude) empêchent le développement des sols dans des zones sans aucune protection et des éléments biogènes et surtout des populations d'Arthropodes liés aux emplacements des végétaux.

*Adesmia subterranea*, qui peut survivre longtemps en hautes montagnes, donne une certaine protection à la matière organique sous-jacente et assure des rapports annuels importants de nécromasse aérienne; en plus il doit aussi diminuer les écarts thermiques et créer un microclimat moins extrême qui permet la réutilisation des nutriments essentiels les années suivantes.

Le système plante-matière organique et éléments biogènes forme un ensemble très intéressant qui permet la réussite de la stratégie d'occupation d'*Adesmia subterranea*, qui dans la plupart des zones de hautes montagnes, est abondante. De sorte que les microarthropodes sont des éléments fondamentaux dans le système saprophyte; jusqu'à présent nous ne connaissons pas leur rôle dans la décomposition de la matière organique et dans le soutien d'*Adesmia subterranea*. Ce travail permet d'apporter les premiers résultats préliminaires sur la plante la plus courante des hautes montagnes des Andes d'Argentine.

REMERCIEMENTS – Les dessins ont été exécutés par Mmes C. Lupiano, N. Carzon et C. Milloc, Gabinet de Cartografía y Dibujo de l'Université de Mar del Plata et nous les remercions vivement. Nous avons bénéficié de l'aide financière du Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), avec un P.I.A. (pour N.A.F.) qui a permis de réaliser le présent travail.

## BIBLIOGRAPHIE

- CABRERA L. and A. WILLINK, 1980. Biogeografía de América Latina. OEA 122 p.  
 FERNANDEZ N., 1987. Contribution à la connaissance de la faune Oribatologique d'Argentine. VII. Les

- genres *Pheroliodes* et *Pedrocortesella*. *Acarologia* **27** (2) : 177-186.
- FERNANDEZ N., 1989. Oribates (Acariens) des Lichens crustacés d'Argentine. I. *Pirnodus cryophylus* n. sp. *Acarologia* **30** (3) : 275-284.
- FERNANDEZ N., P. MARTINEZ et M. EGUARAS, 1990. Oribatid mites from organic soil of the Andes (Argentina). II. *Nesotocepheus andinus* n. sp. *Zool. Jb. Syst.* **117** : 261-268.
- GARAY I., 1981. Le peuplement de microarthropodes dans la litière sur pied de *Espeletia lutescens* et *Espeletia timotensis*. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* **18** (2) : 209-219.
- GARAY I., L. SARMIENTO MONASTERIO, M. MONASTERIO, 1982. Le paramo désertique : éléments biogènes, peuplements des microarthropodes et stratégies de survie de la végétation. Procc. VIII. Int. Coll. Soil. Zool. Louvain La Neuve : 127-134.
- GARAY I. et M. LAMOTTE, 1987. Le peuplement animal des rosettes d'*Espeletia*, dans le paramo désertique des Andes du Venezuela. Coll. Ital. Ecologie.
- HAUMAN L., 1918. La végétation des hautes Cordillères de Mendoza. *Anales Soc. Cient. Arg.* **86**, 348 p.
- LUXTON M., 1972. Studies on the Oribatid mites of a Danish beech wood soil. I. Nutritional biology. *Pedobiologia* **12** : 434-463.
- PETERSEN H. and M. LUXTON, 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos* **39** (3) : 287-388.
- VANNIER G., 1965. Sonde pédologique pour l'échantillonnage des microarthropodes. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* **2** : 333-337.
- WALLWORK J., 1976. The distribution and diversity of soil fauna. Academic Press, 355 p.

Reçu le 24 août 1993 ; received August 24, 1993  
Accepté le 7 décembre 1993 ; accepted December 7, 1993



## FEEDING HABITS OF *ODONTESTHES SMITTI* (ATHERINIDAE, FISHES) IN THE SOUTH ATLANTIC

M.L. GARCIA

Laboratorio de Ictiología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo,  
Paseo del Bosque S/N, 1900 La Plata, Argentina

TROPHIC ECOLOGY  
*ODONTESTHES SMITTI*  
ICHTHYOPHAGOUS FISHES  
ATHERINIDAE  
SW ATLANTIC

**ABSTRACT** – The diet of *Odontesthes smitti* was analysed in 223 specimens obtained from the commercial fishery at Mar del Plata harbour, Argentina. Specimens were collected during June 1979, July and September 1980, and August 1981. A Relative Importance Index (IRI) of food consumption was obtained for each prey. Adults of *O. smitti* are ichthyophagous. They basically feed upon *Engraulis anchoita* and on Crustacea and Polychaeta to a minor degree. A strong tendency to feed at the surface layer was detected, remains of insects appeared in 36.29 % of stomachs. No empty stomachs were observed and the degree of fullness was high. No significant sexual differences were observed in diet composition or feeding intensity. The occurrence of several ichthyophagous species in the family Atherinidae is considered a novelty, since species previously studied are planktivorous. This can be related to the relative low productivity of the area studied, in comparison with estuarine environments inhabited by other species.

RÉGIME ALIMENTAIRE  
*ODONTESTHES SMITTI*  
POISSONS ICHTHYOPHAGES  
ATHERINIDAE  
OCEAN ATLANTIQUE

**RÉSUMÉ** – Le régime alimentaire de *O. smitti* a été analysé sur 223 exemplaires provenant de la pêche commerciale dans la zone de l'Océan Atlantique proche du Port de Mar del Plata (Buenos Aires ; Argentina), (juin 1979 ; juillet et septembre 1980 et août 1981). L'index d'importance relative a été obtenu pour chaque proie. *O. smitti* est une espèce ichthyophage à l'état adulte. Il se nourrit principalement d'*Engraulis anchoita* et dans une moindre proportion de Crustacés et de Polychètes. 36,29 % des estomacs analysés contiennent des restes d'Insectes, ce qui suggère en outre une alimentation dans la pellicule superficielle. Aucun estomac vide n'a été observé et le degré de réplétion est élevé. Aucune différence significative n'existe, ni dans la composition du régime alimentaire, ni dans l'intensité alimentaire en relation avec le sexe. L'existence d'espèces ichthyophages dans la famille des Atherinidae est montrée pour la première fois, les espèces étudiées jusqu'à maintenant étant en général « planctonophages ».

### INTRODUCTION

The biology of marine argentines "pejerreyes" has been studied only by Ciechomski (1967, 1972 a and b), who referred to the feeding habits, reproduction and larval development of the "cornalito", *Odontesthes incisus*. Garcia (1987) determined the taxonomic status of *Odontesthes argentinensis*, *O. incisus*, *O. platensis* and *O. smitti*. This has made possible the study of some aspects of the biology of other species in this group. *O. smitti* is found along the coast of the Atlantic Ocean from Mar del Plata (38 LS) to Tierra del Fuego (55 LS) and Islas Malvinas, and from the southern Chile to Iquique (20 LS) on the coast of the Pacific Ocean. This species is considered one of the most important surface

coastal species in the Patagonian District (Lopez, 1963, 1964) and in the southern coast of Chile (Zama and Cardenas, 1984). Zama and Cardenas (1982, 1984) and Zama (1988) described stomach contents, seasonal changes in gonad index, length-weight relationships and gonadal development of *O. smitti* from southern Chile. The purpose of this paper is to obtain a better knowledge of the qualitative and quantitative dietary characteristics of *O. smitti* found along the coast off the Buenos Aires Province. The yellow tailed pejerrey appears within this zone during the winter months, when water temperature decreases. From the south Patagonian waters it reaches Mar del Plata's latitude (Garcia, 1987) where a heavy fishery takes place and where the specimens on which this paper is based were obtained.

## MATERIAL AND METHODS

223 specimens of *O. smitti* were analyzed, 31 males (212-270 mm standard length, and 60-215 g weight) and 192 females (189-333 mm standard length and 70-410 g weight). These were obtained in the Mar del Plata harbour in June 1979, July and September 1980, and August 1981.

Data from a sample of 100 specimens, obviously fed on fishermen's bait, a common fact in the zones of commercial fishing were not taken into account.

Specimens were measured, weighed and sexed. Digestive tracts were dissected, measured and observed under dissecting and compound microscopes.

Dietary contents were analysed to the lowest possible categories based on criteria of Boschi (1963, 1964, 1965, 1969, 1976, 1979), Boschi *et al.* (1981), Boschi y Scelzo (1969 a and b, 1971), Boschi *et al.* (1967), Ciechowski y Boschi (1968), Escofet (1973), Mallo y Boschi (1982) and Scelzo (1971).

Number, weight and volume of specimens were recorded. In order to evaluate the importance of the different components, the index of Pinkas *et al.* (1971) was used:  $IRI = FO (N + V)$  which relates the percentage frequency of occurrence (FO) with the numerical (N) and volumetric percentages (V). Values below the tenth part of the unit are shown in the tables as "under 0.1" and those below 1 are not shown in graphs.

Percentages and apparent stomach repletion degrees were estimated on those stomachs using categories "1/4", "1/2" and "full".

## RESULTS

During the winter months and at the beginning of spring, *O. smitti* temporarily occurs in waters of the Buenos Aires province coastal trophic system.

During this period the species behaviour was definitely ichthyophagous. *Engraulis anchoita* is the most important prey species appearing in 65.32 % of analysed stomachs. As many as 534 specimens were found in 81 stomachs, with a mean of 7 specimens per consumer. The minimum number per stomach was one specimen and the maximum 23, representing 43.86 % of the total food consumed. The size of "anchoita" specimens varied from 35 to 60 mm total length ( $\bar{x} = 43.85$ ). This length range corresponds to "primary juveniles" (herbivorous and carnivorous) according to Angelescu's (1982) terminology, which uses the coastal area as its trophic habitat. The

size and number of eaten "anchoitas" bears no relation to the size of the consumer.

Remains of digested fishes occupied a second place in the diet. These items appearing in 81.45 % of analysed stomachs and represent 52.95 % of the weight of food consumed.

Juveniles of *O. incisus* (Atherinidae) were also found in 6.45 % (8 cases) of the stomachs analyzed. A size range from 56 to 100 mm total length ( $\bar{x} = 68$ ) was found for nine specimens.

Table I shows numerical and volumetric percentages, occurrence, frequency and relative importance index for the different organisms in the diet of *O. smitti*.

Crustaceans occupy the third place in the diet. Among them, the sergestid *Peisus petrunkevitchi* shows the highest IRI. This is a coastal water species found from Rio Grande, Brazil, down to Chubut, Argentina (Boschi 1965, Boschi *et al.* 1981). The area where a higher number of this species is found is Mar del Plata from where the analyzed samples were taken. Mallo and Boschi (1982) pointed out that adults of *P. petrunkevitchi* approach the coast at the beginning of September when spawning takes place. Coincidentally, this species was found with a certain frequency in samples taken in this month. It appeared in 8.06 % of the stomachs with a numerical percentage of 8.37 % and, due to its size, it represented only a 0.05 % of the weight of food consumed.

Digested crustacea follow in importance as they appear in 33.87 % of the stomachs, representing 0.34 % of the weight of food consumed.

The idoteid isopod, *Idotea baltica*, appeared in 4.03 % of the stomachs with an IRI of 4.07. Remains of other undetermined isopods reached an index of relative importance of 6.15 and were recorded in 4.84 % of the samples.

Brachyurid zoeae (Grapsidae), probably *Chasmagnathus granulata*, appear in 1.55 % of the stomachs, representing only 0.95 % in number and 0.01 % in weight.

The gammarid amphipods, as well as Hyperidae, appear in 1.61 % of the stomachs and constitute 0.47 % of the number of species consumed, only differing in the weight percentage which is minimum in both, 0.004 % for Gammaridae and 0.02 for Hyperiidea.

The penaeid *Artemesia longinaris* has the lower occurrence; two specimens appeared in only one stomach.

The third group of organisms which make up the diet of *O. smitti* was the Polychaeta, which appeared in seven cases, with a frequency of 5.64 %. The total of specimens represented 1.11 % of the weight of food consumed.

Remains of plants other than algae appeared in 4.84 % of the stomachs. Remains of red and green

Table I. – *Odontesthes smitti* diet. Number, volume and frequency of occurrence (percent) and index of relative importance (IRI).

	PERCENTAGE			IRI
	Number	Volume	Freq. Occ.	(N+v) FO
Rhodophyta				
Cryptonemiales	-	< 0.10	0.81	< 0.10
Ceramiales				
Ceramiales	-			
<i>Griffithsia</i> sp.	-	< 0.10	0.81	< 0.10
Rhodomelaceae				
<i>Aphanocladia robusta</i>	-	< 0.10	2.42	< 0.10
<i>Polysiphonia</i> sp.	-	< 0.10	0.81	< 0.10
<i>Pterosiphonia pennata</i>	-	< 0.10	0.81	< 0.10
Remains of red algae	-	< 0.10	1.61	< 0.10
Chlorophyta	-	< 0.10	1.61	< 0.10
Remains plant	-	< 0.10	4.84	< 0.19
Coelenterata				
Hydrozoa				
Sertulariidae				
<i>Amphisbetia operculata</i>	-	< 0.10	1.61	< 0.10
Plumulariidae				
<i>Plumularia setacea</i>	-	< 0.10	0.81	< 0.10
Crustacea				
Amphipoda				
Hyperidae	0.47	< 0.10	1.61	0.79
Gammaridae	0.47	< 0.10	1.61	0.79
Isopods				
Idoteidae				
<i>Idotea baltica</i>	0.95	< 0.10	4.03	4.07
Isopods remains	1.26	< 0.10	4.84	6.15
Decapoda				
Natantia				
Penaidea				
Sergestidae				
<i>Peisos petrunkevitchi</i>	8.37	< 0.10	8.06	67.86
Penaidea				
<i>Artemesia longinaris</i>	0.32	< 0.10	0.81	0.26
Reptantia				
Brachyura				
Grapsidae				
<i>Chasmagnathus granulata</i>	0.95	< 0.10	1.61	1.55
Crustacean remains	-	0.34	33.87	11.52
Annelida				
Polychaeta	1.42	1.11	5.64	14.27
Pisces				
Engraulidae				
<i>Engraulis anchoita</i>	84.36	43.86	65.35	8379.18
Atherinidae				
<i>Odontesthes incisus</i>	1.42	1.18	6.45	16.77
Fish remains	-	52.95	81.45	4312.78
Remains insect	-	0.35	36.29	12.70

sea weed, particularly *Aphanocladia robusta* (Rhodomelaceae), appeared in 2.42 % of the samples and some unidentified red seaweed and Chlorophyta appeared in 1.61 %. *Pterosiphonia pennata*, *Polysiphonia* sp. (Rhodomelaceae), *Griffithsia* sp. (Ceramiales), and remains of Cryptonemiales were found only in 0.81 % of the stomachs.

Remains of the hydrozoa *Amphisbetia operculata* (Sertularidae) and *Plumularia setacea* (Plumulariidae) were found in a few specimens. These species live attached to hard or rocky substrata, loose gravel or live organisms. *A. operculata* has been considered by Olivier *et al.* (1968) as a spe-

cies rarely found 25 m deeper than, whereas *P. setacea* appears in a considerable depth range, between 13 and 50 m.

Marshall (1971) included the atherinids among fishes with a number of adaptations for feeding on the surface film. In this respect it is important to stress the high frequency in which insect remains occur and which appeared in a 36.29 % of the stomachs analyzed.

Most of the insects consisted of Coleoptera, the curculionids and scarabeids being the most abundant. *Loxandrus* sp. and *Argutoridius* sp. (Carabidae), remains of Staphilinidae, the scarabeid

*Atenius* sp. (Aphodiinae) and the curculionid *Camponotus* sp. (Mirmicinae) have been recorded. Remains of Hymenoptera were also found. Among them, *Iridomirmex* sp., Hemiptera belonging to the Corixidae as well as Diptera Sciariidae, Stratiomyidae, and Ephydriidae. A percentage of 8.06 % of the stomachs contained dipteran pupae, which are probably originated in the fisherman's bait.

Spiders were found in three occasions. The fact that remains of paint were found in two stomachs and remains of paper and string on one occasion in each case proves that this species feeds on surface film.

Indices of relative importance for the prey groups were: *E. anchoita* = 8379.18; other fishes = 4882.84; crustaceans = 749.97; Polychaeta = 14.27; remains of insects = 12.70; and remains of Algae = 0.61 (Fig. 1).

The repletion index was high, with percentages ranging from 31.96 to 61.76 % of full stomachs for the specimens studied. No remarkable sexual differences have been found in the food content.

It is important to point out that no empty digestive tracts were found, probably because *O. smitti*, although primarily ichthyophagous, includes in its diet various species of Polychaeta, Coelenterata, Crustacea, plant remains and Algae, which indicates a trophic plasticity, adapting it to use available food.

A high degree of nematode infection was detected; 73 % of the tracts showed between 1 to 14 nematodes, with an average of 5 per specimen. No relation between the degree of infection and the size of specimens was found.

## DISCUSSION

During winter and the beginning of spring, *O. smitti* occurring off the bonaerensean coast is ichthyophagous. The most important item in its diet is *E. anchoita* juveniles (the population of *E. anchoita* is the largest biomass of fishery resources in Argentina). Repeated findings of *E. anchoita* in the diet of *O. smitti* show that this is a "temporary predator" in bonaerensean waters. It is a migratory species, that reaches that sector from higher latitudes in winter. Therefore it should be added to the list of predators detailed by Angelescu (1982).

Though in lower numbers, *O. incisus* along with *E. anchoita* are the most important surface dwellers of the Bonaerensean district (Lopez, 1964), performing an important role in the coastal trophic web.

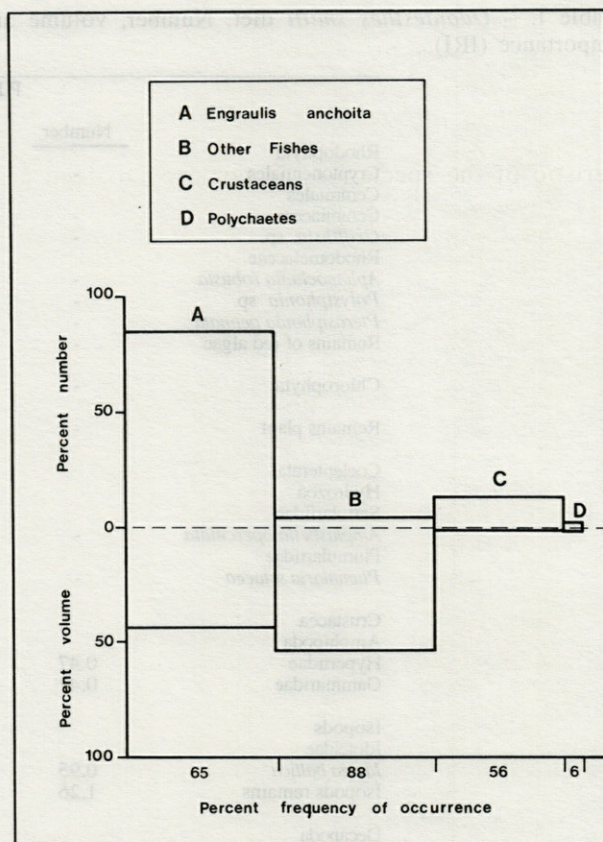


Fig. 1. — Indices of relative importance for prey groups (number and volume).

Most of dietary components are organisms from the epipelagic-neritic system. Benthic species such as gammarid amphipods, polychaetes and hydroids are also consumed.

If we consider the herbivorous and carnivorous zooplankton occupying the 2nd and 3rd level respectively in the trophic net, *O. smitti* must be included as a tertiary carnivorous species, at a high level (L5) in the coastal trophic net. This is a novelty, because species in the family Atherinidae on account of their morphoanatomy have generally been considered as planktivorous. According to this generalization, Pan and Ortiz (1987) for *Atherinomorus stipes* and Zaret (1971) for *Melaniris chagresi* reported a predominantly zooplanktivorous diet. Bemvenuti (1990) found a zooplankton diet for *Xenomelaniris brasiliensis*, completed in the adults with Polychaeta and Crustacea. But Ringuélet (1942) and Ringuélet *et al.* (1980) stated that *O. bonariensis* (a fresh water species) has a strong adaptability to different diets. The species is a planktivorous fish until four years of age, the older ones being cannibalistic. The same author reported different diets in different environmental; from strictly malacophagous in the "laguna Vitel" (Province of Buenos Aires)



to herbivorous in environments at Jujuy and la Rioja in northern Argentina.

The diet analysis of *O. smitti* adds to the wide trophic range of the family, an ichthyophagous alternative never reported before. A familiar characteristic of the species is the tendency to feed at the surface film, as evidenced by the high percentage of insects in the stomachs, along with other allocthonous material.

ACKNOWLEDGEMENTS – The author is deeply grateful to Dr. R.C. Menni for his helpful comments on an earlier draft of this paper and to Dr. L. Pereira for help with the french text.

## REFERENCES

- ANGELESCU V., 1982. Ecología trófica de la anchoita del Mar Argentino (Engraulidae, *E. anchoita*). Parte II. Alimentación, comportamiento y relaciones tróficas en el ecosistema. *Cont. Inst. Nac. Inv. Des. Pesq.* **409** : 1-83.
- BEMVENUTI M. de A., 1990. Hábitos alimentares de peixes-rei (Atherinidae) na região estuarina de lagoa dos patos. RS, Brasil. *Atlantica, Rio Grande* **12** (1) : 79-102.
- BOSCHI E.E., 1963. Los camarones comerciales de la familia Penaeidae de la costa Atlántica de América del Sur. Clave para el reconocimiento de las especies y datos bioecológicos. *Bol. Inst. Biol. Mar.* **3** : 1-39.
- BOSCHI E.E., 1964. Los crustáceos decápodos Brachyura del litoral bonaerense. *Bol. Inst. Biol. Mar.* **6** : 1-99.
- BOSCHI E.E., 1965. Principales estadios larvales planctónicos de crustáceos Malacostracos. UNESCO cur. avanz. planct., Mar del Plata : 1-24.
- BOSCHI E.E., 1969. Estudio biológico pesquero del camarón *Artemesia longinaris* Bate, de Mar del Plata. *Bol. Inst. Biol. Mar.* **18** : 1-47.
- BOSCHI E.E., 1976. Nuevos aportes al conocimiento de la distribución geográfica de los crustáceos decápodos del Mar Argentino. *Physis A* **35** (90) : 59-68.
- BOSCHI E.E., 1979. Geographic distribution of argentinian marine Decapoda crustaceans. *Bull. Biol. Soc. Wash.* **3** : 134-143.
- BOSCHI E.E., M.I. IORIO and K. FISCHBACH, 1981. Distribución y abundancia de los crustáceos decápodos capturados en las campanas de los B/I "Walter Herwig" y "Shinkai Maru" en el Mar Argentino, 1978-1979. In : Angelescu (ed.) Campanas de investigación pesquera realizadas en el Mar Argentino por los B/I "Shinaki Maru" y "Walter Herwig" y el B/I "Marburg", años 1978 y 1979. Resultados de la parte argentina. *Cont. Inst. Nac. Des. Pesq.* **383** : 233-253.
- BOSCHI E.E. and M. SCELZO, 1969 a. El desarrollo larval de los crustáceos decápodos. *Ciencia Invest.* **25** (6) : 146-154.
- BOSCHI E.E. and M. SCELZO, 1969 b. Nuevas campanas exploratorias camarónicas en el litoral argentino, 1967-1968 con referencia al plancton de la región. *Proy. Des. Pesq.* **16** : 1-31.
- BOSCHI E.E. and M. SCELZO, 1971. Últimos resultados de las investigaciones sobre los peneidos comerciales de la Argentina (marcaciones, campanas exploratorias y cultivos). *Carpas/5/D. Tec.* **4** : 1-17.
- BOSCHI E.E., M. SCELZO and B. GOLDSTEIN, 1967. Desarrollo larval de dos especies de crustáceos decápodos en laboratorio, *Pachycheles haigae* Rodrigues da Costa (Porcellanidae) y *Chasmagnathua granulata* Dana (Grapsidae). *Bol. Inst. Biol. Mar.* **12** : 1-46.
- CIECHOMSKI J.D., 1967. La alimentación del cornalito *Austroatherina incisa* juvenil en la zona de Mar del Plata. *Rev. Mus. La Plata (n.s.) Zool.* **10** (74) : 55-68.
- CIECHOMSKI J.D., 1972 a. Reproducción y fecundidad del cornalito *Austroatherina incisa* (Jenyns, 1942) Marrero, 1950. Pisces, Atherinidae. *An. Soc. Cient. Arg.* **193** (5-6) : 263-272.
- CIECHOMSKI J.D., 1972 b. Desarrollo embrionario y larval del cornalito *Austroatherina incisa* (Jenyns, 1942) Marrero, 1950. Pisces, Atherinidae. *An. Com. Inv. Cient. Prov. Bs. Aires* **193** : 273-281.
- CIECHOMSKI J.D. and E.E. BOSCHI, 1968. Resultados de salidas costeras frente a Mar del Plata para estudio de huevos y larvas de peces y crustáceos comerciales, año 1967. *Proy. Des. Pesq.* **6** : 1-7.
- ESCOFET A., 1973. Los géneros de anfipodos más comunes en el área de Mar del Plata. *Cont. Inst. Biol. Mar.* **239** : 1-22.
- GARCIA M.L., 1987. Contribución al conocimiento sistemático y biológico de los Atherinidae del Mar Argentino. Tesis N 487, Fac. Cien. Nat. y Museo, Univ. Nac. La Plata.
- LOPEZ R.B., 1963. Problemas sobre la distribución geográfica de peces marinos sudamericanos. *Rev. Mus. Arg. Cien. Nat. "B. Rivadavia"*, **1** (3) : 109-135.
- LOPEZ R.B., 1964. Problemas de la distribución geográfica de los peces marinos sudamericanos. *Bol. Inst. Biol. Mar.* **7** : 53-63.
- MALLO J.C. and E.E. BOSCHI, 1982. Contribución al conocimiento del ciclo vital del camarón *Peisos petrunkevitchi* de la región de Mar del Plata, Argentina (Crustacea, Decapoda Sergestidae). *Physis A* **41** (100) : 85-98.
- MARSHALL N.B., 1971. Explorations in the life of fishes. Harvard books in biology, 7 : i-iv, 1-204. Harvard Univ. Press.
- OLIVIER S., R. BASTIDA and M.R. TORTI, 1968. Resultados de las campanas oceanográficas Mar del Plata I-V. Contribución al tratado de una carta biológica del área de Mar del Plata. Las asociaciones del sistema litoral entre 12 y 70 m de profundidad. *Bol. Inst. Biol. Mar.* **16** : 1-85.
- PAN M. and M. ORTAZ, 1987. Hábitos alimenticios de *Atherinomorus stipes* (Müller and Troschell), (Pisces : Atherinidae), en la laguna de Patanemo, Estado Carabobo, Venezuela. *Acta Cient. Venez.* **38** : 226-233.

- PINKAS L., M.S. OLIPHANT and Z.L. IVERSON, 1971. Food habits of albacore blue-fin tuna and bonito in California waters. *Fish. Bull.* **152** : 1-105.
- RINGUELET R.A., 1942. Ecología alimenticia del pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) con notas limnológicas sobre la laguna Chascomus. *Ext. Rev. Mus. La Plata (N.S.), Zool.* **2** (17) : 427-461.
- RINGUELET R.A., N.R. IRIART and A.H. ESCALANTE, 1980. Alimentación del pejerrey (*Basilichthys bonariensis bonariensis* Atherinidae) en la laguna Chascomus (Buenos Aires, Argentina). Relaciones ecológicas de complementación y eficiencia trófica del plancton. *Limnobiós* **1** (10) : 447-460.
- SCELZO M.A., 1971. Identificación, distribución y abundancia de larvas, postlarvas y juveniles del camarón *Artemesia longinaris* (Crustacea, Decapoda, Penaeidae) en las aguas costeras de la provincia de Buenos Aires, República Argentina. *Carpas D. Tec.* **17** : 1-18.
- ZAMA A., 1988. Length-weight relationship and gonadal development of the atherinid fishes *Austromeniidia smitti* from southern Chile. *Japan. J. Ichthyol.* **34** (4) : 517-523.
- ZAMA A. and E. CARDENAS, 1982. Seasonal occurrence of fishes collected in Ensenada Baja, southern Chile, with notes of stomach contents, sex ratio and maturity. *Intro. Aysen Chile Pac. Salmon* **5** : 1-16.
- ZAMA A. and E. CARDENAS, 1984. Descriptive catalogue of marine and fresh-water fishes from the Aysen region, southern Chile, with zoogeographical notes on the fish fauna. *Intro. Aysen Chile Pac. Salmon* **9** : 1-75.
- ZARET T.M., 1971. The distribution, diet and feeding habits of the atherinid fish *Melaniris chagresi* in Gatun lake. Panama Central zone. *Copeia* **2** : 341-343.
- Reçu le 2 novembre 1992 ; received November 2, 1992  
 Accepté le 7 mai 1993 ; accepted May 7, 1993

## ANALYSE D'OUVRAGE

### BOOK REVIEW

ZIBROWIUS, H. & S.D. CAIRNS, 1992. Revision of the northeast Atlantic and Mediterranean Stylasteridae (Cnidaria: Hydrozoa). Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, sér. A, Zoologie, tome 153. Editions du Muséum, Paris. 136 p. Prix : 190 F.

Les Stylasteridae sont des Hydraires calcifiés et très modifiés, qui ont parfois été confondus avec des Bryozoaires ou avec des Scléactiniaires coloniaux. Les auteurs présentent dans ce volume la première monographie à propos de ce groupe.

Le livre débute par une quinzaine de pages qui comportent successivement un résumé détaillé en français, la liste du matériel sur lequel porte la révision, une revue historique, un court chapitre consacré à la biogéographie suivi de quelques pages sur les associations symbiotiques et les fossiles d'Europe. La révision (p. 26 à 122) porte sur 6 genres et 21 espèces. 8 espèces et sous-espèces sont nouvelles. Après la clé des genres, chaque espèce présentée donne lieu aux rubriques suivantes : synonymie, types, matériel étudié, des-

cription, comparaisons, remarques, distribution et écologie, symbiontes. 42 planches photographiques de très belle qualité illustrent la forme des colonies et les structures de détail essentielles pour l'identification et contribuent à la présentation très soignée de l'ouvrage.

Les Stylasterides offrent une répartition géographique assez restreinte, comparée à celle des Scléactiniaires. Trois espèces seulement de l'Atlantique Nord-Est et Est-équatorial se rencontrent aussi dans l'Atlantique Ouest. La faune de la région de l'Ouest indien est la plus diversifiée. Dans la zone des Açores, 9 espèces proviennent des grands fonds. Une seule vit en Méditerranée occidentale.

Le livre se termine par la liste des stations profondes des expéditions océanographiques ayant produit des Stylasterides et par 165 références bibliographiques suivies d'un index. Cette révision rédigée en anglais, s'adresse aussi bien aux biologistes qu'aux écologistes marins.

N. COINEAU



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.

---



## INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

### TEXTE

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

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

Chaque manuscrit comportera :

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

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

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

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

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

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

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

### ILLUSTRATIONS

Les figures au trait doivent être exécutées à l'encre de chine sur papier calque assez fort, bristol, carte à gratter, papier millimétré bleu. Il est exigé des lettres et chiffres «transfert» par caractères autocollants 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, 1994, 44 (2)

### *Life and Environment*

#### SOMMAIRE – SUMMARY

The microdistribution of coral sand meiofauna affected by water currents	I. GAMENICK, O. GIÈRE	93
Vertical macrofaunal distribution in the soft sediments of the Gulf of St. Lawrence and the Scotian continental margin : a preliminary assessment of intersite differences in bioturbation potential	A.J. GREHAN, P. SCAPS, G. DESROSIERS, K. JUNIPER, G. STORA	101
Production potentielle et consommation d'oxygène sur une vasière intertidale au cours d'une émerision <i>Oxygen production and consumption on an intertidal mudflat during emersion</i>	D. GOULEAU, G. BLANCHARD, V. CARIOU-LE GALL	109
Comparaison du régime alimentaire d'une population marine et d'une population lagunaire d' <i>Atherina boyeri</i> des Côtes Tunisiennes <i>Comparison of diet between a marine and a lagoonal populations of Atherina boyeri from Tunisian coasts</i>	M. TRABELSI, F. KARTAS, J.P. QUIGNARD	117
Some aspects of social interaction during feeding in <i>Sepia officinalis</i> (Mollusca: Cephalopoda) hatched and reared in the laboratory	K. WARNKE	125
Les communautés d'Oligochètes et d'Arthropodes ripicoles des interfaces air-eau-sol de la retenue de Quinson (Bas-Verdon, Alpes de Haute-Provence) <i>Riparian Oligochaeta and Arthropoda communities inhabiting air-water-soil interfaces of the Quinson reservoir (Lower Verdon, Alpes de Haute-Provence)</i>	A. GALLISSIAN, L. BIGOT	133
Le peuplement de microarthropodes de la litière d' <i>Adesmia subterranea</i> , des hautes montagnes d'Argentine <i>Microarthropods populations of soil fauna under Adesmia subterranea in high Andes Mountains of Argentine</i>	N.A. FERNANDEZ, M.J. EGUARAS, P.A. MARTINEZ, L.E. FERNANDEZ	143
Feeding habits of <i>Ondotesthes smitti</i> (Atherinidae, Fishes) in the South Atlantic	M.L. GARCIA	151
Analyse d'ouvrage/ <i>Book review</i>		157