

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 46 n° 1 – Mars 1996

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^{me} N. COINEAU, 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, lagoonal 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*

B. BATTAGLIA (Padoue), F. BLANC (Marseille), A. BIANCHI (Marseille), J. BLONDEL (Montpellier), C.F. BOUDOURESQUE (Marseille), P. BOUGIS (Paris), P. CHARDY (Brest), C. COMBES (Perpignan), A. DINET (Banyuls), 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), L. LAUBIER (Paris), R. MARGALEF (Barcelone), R.C. NEWELL (Plymouth), J. POCHON (Paris), S. POULET (Roscoff).

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

ABONNEMENTS/SUBSCRIPTIONS 1996

Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i>	FRANCE 710 F	AUTRES PAYS 910 F
---	-----------------	----------------------

Adresser le paiement à l'ordre de / *Address payment to the order of:*

Vie et Milieu, Laboratoire Arago, 66650 BANYULS-SUR-MER. FRANCE

Les abonnements partent du premier numéro de l'année / *subscriptions begin with the first calendar year*

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

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

RAPID CREATION OF A REDUCED ENVIRONMENT AND AN EARLY STAGE OF A CHEMOSYNTHETIC COMMUNITY ON CATTLE BONES AT THE DEEP-SEA BOTTOM IN SAGAMI BAY, CENTRAL JAPAN

An experimental approach to test the stepping-stone hypothesis for chemosynthetic community dispersion

H. KITAZATO¹ and Y. SHIRAYAMA²

¹Institute of Geosciences, Shizuoka University, Oya 836, Shizuoka 422, Japan

²Ocean Research Institute, University of Tokyo, 1-15-1 Minamidai, Nakano, Tokyo 164, Japan

CATTLE-BONE COMMUNITY
CHEMOSYNTHETIC COMMUNITY
DEEP SEA
REDUCED ENVIRONMENT
STEPPING-STONE HYPOTHESIS
BIOGEOGRAPHY

CARCASSES DE VERTÉBRÉS
ET COMMUNAUTÉ INDUITE
COMMUNAUTÉ CHIMIO SYNTHÉTIQUE
MER PROFONDE
ENVIRONNEMENT RÉDUIT
MICROBIOTOPES RELAIS ?
BIOGÉOGRAPHIE

ABSTRACT. –The ability to create a locally reduced environment that harbors a deep-sea chemosynthetic community in the deep sea was tested using thigh bones of cattle as an analogue of a dead fall of a large marine vertebrate. The experiment was carried out in December 1993 by placing the bones on the bathyal seafloor in Sagami Bay, Japan using the manned submersible Shinkai 2000. By one year later, a reduced environment had developed in the sediment around the bone. On the bone, a white microbial mat grew thickly and a galatheid crab and lithoid crab gathered. Our results confirmed that bones of a large animal can result in a locally reduced environment and become stepping stones that may aid long-distance dispersion of the larvae of animals of chemosynthetic communities.

RÉSUMÉ. – La possibilité de l'apparition d'un environnement localement réduit avec une communauté chimiosynthétique profonde a été testée dans les grands fonds en utilisant des fémurs de bétail simulant l'arrivée sur le fond de carcasses de grands vertébrés marins. L'expérience, réalisée en décembre 1993, a consisté à déposer les fémurs sur le fond de la zone benthique de la Baie de Sagami, au Japon, à l'aide du submersible Shinkai 2000. Une année plus tard, un environnement réduit s'était développé dans les sédiments voisins. Un épais tapis microbien blanc s'étendait sur les fémurs et des Crustacés galathéïdes et lithoïdes étaient présents. Ces résultats confirment que les os de grands vertébrés marins peuvent être à l'origine d'un environnement local réduit et peuvent constituer des microbiotopes relais participant à la dispersion à grande échelle des larves d'organismes en provenance de communautés chimiosynthétiques.

1. INTRODUCTION

Deep-sea environments are generally oxic because they are nutrient-poor, particularly in comparison to many coastal margins (Thiel, 1975). In special geological or oceanographic settings such as ocean floor spreading centers, subduction zones, petroleum seeps, oceanic upwelling areas and anoxic basin floors, however, anoxic or euxinic conditions exist (Ohta, 1990). Chemosynthetic communities supported by the autotrophic activity of sulfide- or methane-oxidizing bacteria and characterized by large benthic animals such as vesicomyids (Vrijenhoek *et al.*, 1994), limpets (McLean, 1992) and vestimentiferan tube worms,

develop in such areas. These chemosynthetic communities are distributed patchily in the deep sea, because of the patchy distribution of the special settings. The question is how the members of these communities colonize distant sites across stretches of oxic ocean floor.

Recently, communities with similar species compositions to cold seep fauna were found on whale bones lying on the sea floor of the Santa Catalina Basin, California (Smith *et al.*, 1989; Smith, 1992; Bennett *et al.*, 1994) and on the Torishima Seamount, Japan (Fujioka *et al.*, 1993). The establishment of such whale-bone communities has been explained as follows. The organic matter contained in the bone marrow comes out slowly like the interstitial water of a cold-seep,

creating a reduced environment around the bone, and the hydrogen sulfide produced by sulfide-reducing bacteria growing in the anoxic conditions is used by sulfide oxidizing bacteria as the substrate of chemosynthesis (Smith, 1992; 1994). Smith *et al.* (1989) proposed the hypothesis that whale bones are stepping stones that harbor the larvae of hydrothermal vent or cold seep fauna and help the dispersion of these animals to other vent or seep sites. This hypothesis may be supported by the results of a molecular biological study of the mitochondrial DNA of *Calymenobryon* species around Japan (Kojima *et al.*, 1994). The study revealed that RFLP pattern of *Calymenobryon* *soyoae* of Sagami Bay and an undescribed *Calymenobryon* species from Iheya Ridge of Okinawa Trough are very close. The similarity suggests the occurrence of recent gene flow between populations that are isolated by great distances. To test the stepping-stone hypothesis in a direct way, we performed an experiment at a permanent deep-sea station in Sagami Bay, central Japan. Instead of whale bones, thigh bones of cattle were placed on the sea floor. The same site was visited one year later, and the change of environment around the bones and colonization of organisms on and around the bones were determined.

2. MATERIALS AND METHODS

Cattle bones were placed on the deep-sea floor adjacent to a platform built for geophysical studies at a permanent deep-sea observing station (St. OBB) in Sagami Bay, central Japan (35°00.86'N, 139°21.59'E, depth 1445m; Fig. 1). The Japan Marine Science and Technology Center (JAMSTEC) operates shuttle dives of the deep-sea submersible "Shinkai 2000" to this site every year. Fifteen kilometers both west and east from the site, there are cold seeps associated with active fault systems, and chemosynthetic communities develop at these seeps (Ohta, 1990).

Cattle bones were prepared in two different ways. In the first method, two thigh bones, 50 cm long and 10 cm in diameter, were bound with rope. At an end of the rope, a floating ball was tied to create a site marker. The bones had practically no flesh except for a small amount of fatty materials (Fig. 2(A)). These bones were placed directly on the sea floor close to the platform at St. OBB. For the second method, cattle ribs were cut into pieces 8 cm long and put inside a glass bottle. The bottles were placed on an in situ culture tray (Kitazato, 1995), and the tray was placed near the platform. These bones were stationed on December 4, 1993.

The submersible visited St. OBB again on December 2 of the next year. Organisms on and around the thigh bones were observed in detail, and sediment cores 36 mm in inner diameter and 30 cm in length were collected beside and about 50 cm away from the bones. The culture tray that held the vials that contained the cattle ribs was also recovered on deck.

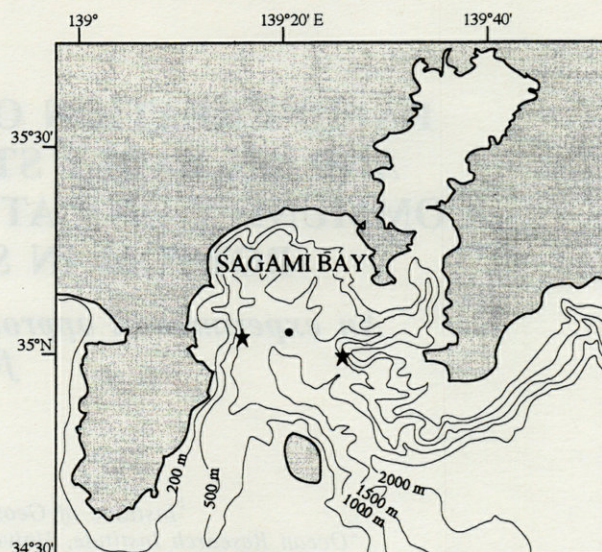


Fig. 1. - Map showing the study area. Closed circle shows the permanent deep-sea station OBB. Asterisks indicate the cold seep sites.

3. RESULTS

After one year, the thigh bones were patchily covered with yellowish-white filamentous organisms (Fig. 2 (B)). The morphological characters of the organisms is similar to those of sulphide oxidizing bacteria, though we have not yet identified the organisms unequivocally. Some parts of the bones had changed from ivory-white to black in color. The bones were still hard to break after one year.

When we collected sediment core samples beside the bones, we noticed that the subsurface sediments around the bones had changed from greenish brown to black (Fig. 2 (B)). Observation of the core on board revealed that black sediments developed between 1 and 4 cm deep. We smelled hydrogen sulfide, suggesting that this black color is derived from reduction of iron by sulfur in an anoxic environment.

A reducing environment was also created in the bottles where ribs had been placed, so that both ribs and newly deposited sediments in the bottles were black. A weak smell of hydrogen sulphide came from these bottles as well. No evidence of settlement of macrobenthic animals was found in the bottles.

One individual of galatheid crab was associated with the bones. Using its claws, the crab frequently fed on bacterial mats growing on the bones. One individual of an anomuran stone crab (*Paralomis multipina*) burrowed itself in the hollow that existed under the thigh bones.

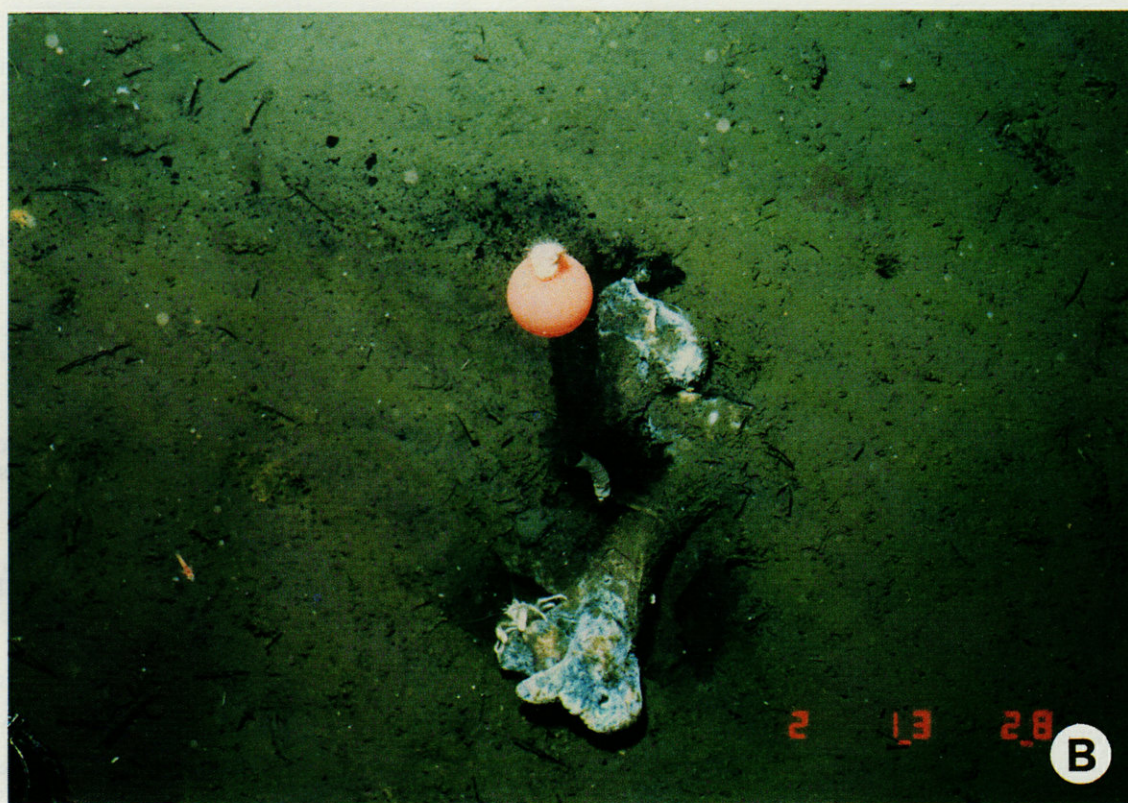
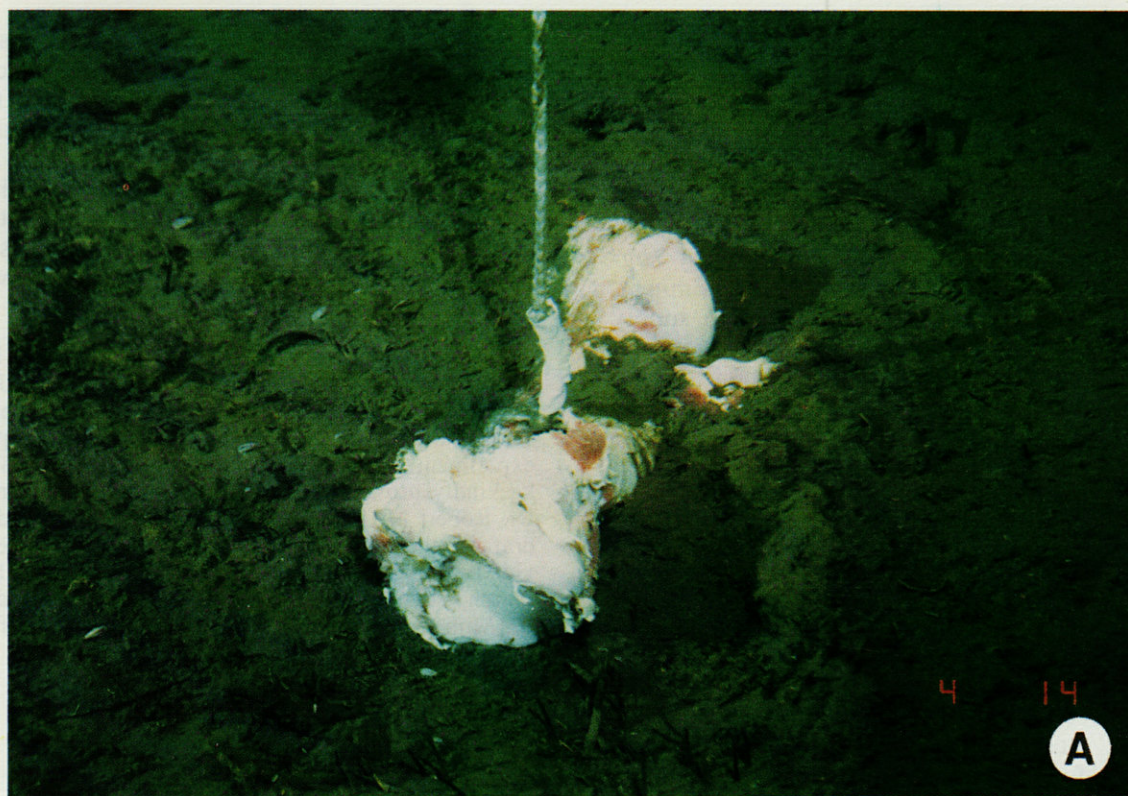


Fig. 2. - Thigh bones of cattle placed on the sea floor. (A) Immediately after the placement on December 4, 1993. (B) The same bone after one year. The surface was covered patchily with a mat of an organism resembling the bacterium *Beggiatoa*. A galatheid crab was found on the lower-left corner of the bones. A spiny stone crab (*Palalomis multispina*; not shown in this photograph) inhabited a hollow that was present under the bones. Note the black sediment distributed to the upper-left of the bones. This sediment dropped off when a core sample was taken adjacent to the bones. The black sediment suggests that a reduced environment was created in the subsurface layer of the sediment around the bones.

4. DISCUSSION

We observed distinct environmental changes of the experimental site around the bones one year after we placed the cattle bones on the sea floor. The occurrence of black sediment strongly suggests development of a reduced environment, which is thought to be created by a rich supply of organic matter through seepage of the bone marrow. The flesh attached to the bone is not likely to be a source of the organic matter, because we observed that immediately after we placed the bones on the sea floor, such materials were intensively fed upon by deep-sea fishes and amphipods. Our result suggests that there is enough organic material in the bone marrow to create and maintain a reduced environment on and around it for at least one year.

It is probable that feces of amphipods that gathered immediately after we placed the bones are a source of the organic matter. So far as we observed at the sediment surface, however, amounts of fecal pellets at the sediment surface were not much different between the bone site and the normal sea floor.

The reduced environment seems to produce hydrogen sulfide, the basic material supporting chemosynthetic communities. If yellowish white microbial mats on the bones are a species of sulfide oxidizing bacteria, they may be supported by hydrogen sulfide produced by the sulfide-reducing bacteria growing in the anaerobic conditions around the cattle bones.

The galatheid crab is a typical member of cold seep and whale bone communities. The existence of the crab on our experimental bones suggests that the environment around the bone is similar to that of other chemosynthetic communities. Our result also suggests that the crab can find and colonize newly-established reduced environments at least within one year.

Other large animals characteristic of chemosynthetic communities such as vesicomyids, limpets and vestimentiferan tube-worms were not observed on or around the bones. Adults of these species are not likely to migrate for a long distance. The larvae of these species might settle around the experimental site. The larvae that settle in cold seeps or around bones, however, would not grow as rapid as those in hydrothermal vents (Lutz *et al.*, 1994), because the ambient temperature is lower and the supply of hydrogen sulfide is less than at hydrothermal vent settings. Even if the larvae of vesicomyids settled around the experimental bones, it is not likely that they would grow large enough to be found within one year by observation from the window of the submersible.

Results of the present experiment suggest that deadfall of large marine vertebrates such as whales can create an environment suitable to the establishment of chemosynthetic communities in the deep sea. To prove the stepping stone hypothesis, however, it is necessary to carry out longer observations of the experimental bone until we confirm that the reduced environment lasts long enough to allow settled individuals to grow and reproduce another generation.

ACKNOWLEDGMENTS – Operation manager M. Danno and the operation team of the "Shinkai 2000" of JAMSTEC skillfully realized pin-point dives to the deep-sea station and made it possible to carry out our present experiment. Hirano Stockbreeding Co., Ltd. in Shizuoka kindly provided us cattle bones for the experiment. Dr. Robert M. Ross of Shizuoka University read early draft of the manuscript. An anonymous reviewer provided valuable comments on the manuscript. This research was partially supported by Grants-in-Aid from the Ministry of Education, Science and Culture of Japan (no. 06454002) to H.K.

REFERENCES

- BENNETT B.A., C.R. SMITH, B. GLASER and H. L. MAYBAUM, 1994. Faunal community structure of a chemoautotrophic assemblage on whale bones in the deep northeast Pacific Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **108** : 205-223.
- FUJIOKA K., H. WADA and H. OKANO, 1993. Torishima whale bone deep-sea animal community assemblage –New finding by Shinkai 6500-. *J. Geogr.*, **102** (5) : 507-517.
- KITAZATO H., 1995. Recolonization by deep-sea benthic foraminifera : possible substrate preferences. *Mar. Micropal.*, **26** (1-4) : 65-74.
- KOJIMA S., T. KOBAYASHI, J. HASHIMOTO and S. OHTA, 1995. RFLP analysis of a mitochondrial gene, cytochrome oxidase I (COI) of three species of the genus *Calyptogena* around Japan. *J. Oceanogr.*, **51** (2) : 257-259.
- LUTZ R. A., T.M. SHANK, D.J. FORNARI, R.M. HAYMON, M.D. LILLEY, K.L. VON DAMM and D. DESBRUYERES, 1994. Rapid growth at deep-sea vents. *Nature*, **371** (6499) : 663-664.
- McLEAN J.H., 1992. Cocculiniform limpets (Cocculinidae and Pyropeltidae) living on whale bone in the deep sea off California. *J. Moll. Stud.*, **58** : 401-414.
- OHTA S., 1990. Ecological observations and remarks on the cold seep communities in Sagami Bay, central Japan. *JAMSTEC Tech. Rep. Deep-sea Res.* : 181-195.
- SMITH C. R., 1992. Whale falls – Chemosynthesis on the deep sea floor-. *Oceanus* : 74-78.
- SMITH C. R., 1994. Tempo and mode in deep-sea benthic ecology : punctuated equilibrium revisited. *Palaos*, **9** (1) : 3-13.

SMITH C.R., H. KUKERT, R.A. WHEATCROFT and J.W. DEMING, 1989. Vent fauna on whale remains. *Nature*, **341** (6237) : 27-28.

THIEL H., 1975. The size structure of the deep-sea benthos. *Intern. Rev.gesamt. Hydrob.*, **60** (5) : 575-606.

VRIJENHOEK R.C., S.J. SCHULTZ, R.G. GUSTAFSON and R.A. LUTZ, 1994. Cryptic species of deep-sea clams (Mollusca : Bivalvia : Vesicomidae) from hydrothermal vent and cold-water seep environments. *Deep-Sea Res.*, **41** (8) : 1171-1189.

Reçu le 14 septembre 1995; received September 14, 1995
Accepté le 14 décembre 1995; accepted December 14, 1995

A REVISION OF *PSAMATHEA* (HARPACTICOIDA : LEPTASTACIDAE) WITH DESCRIPTION OF *P. BRITANICA* sp. nov.

R. HUYS¹, J.-Y. BODIOU², P. BODIN³

¹Crustacea Research Group, Zoology Department, The Natural History Museum, London SW7 5BD, England

²Observatoire Océanologique de Banyuls, Université Pierre et Marie Curie, URA CNRS 117, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France

³Université de Bretagne Occidentale, URA CNRS D 1513, Laboratoire "Flux de Matière et Réponses du Vivant", 6 avenue Le Gorgeu, 29285 Brest Cedex, France

COPEPODES
HARPACTICOIDES
PSAMATHEA
P. BRITANICA SP. NOV.
RÉVISION SYSTÉMATIQUE

RÉSUMÉ. – Le présent travail correspond à la révision d'un genre de Copépodes Harpacticoïdes interstitiels : *Psamathea* Cottarelli & Venanzetti, 1989 (Leptastacidae). L'espèce-type *P. nautarum* est redécrite à partir de nouveaux spécimens récoltés dans la frange infralittorale de la baie de Banyuls-sur-Mer. *Notopontia* (?) sp. sensu Bodin (1984) provenant de la Baie de Douarnenez en Bretagne est décrite comme étant la seconde espèce du genre : *P. brittanica* sp. nov. Le problème de la position phylogénétique de *Psamathea* à l'intérieur des Leptastacidae est reconsidéré à la lumière des nouvelles informations obtenues. Les similitudes dans la structure des rames caudales et dans le dimorphisme sexuel des pattes natatoires indiquent une relation particulièrement étroite avec *Paraleptastacus* C.B. Wilson.

COPEPODA
HARPACTICOIDA
PSAMATHEA
P. BRITANICA SP. NOV.
SYSTEMATICS

ABSTRACT. – The interstitial harpacticoid genus *Psamathea* Cottarelli & Venanzetti, 1989 (Leptastacidae) is revised. The type species *P. nautarum* is redescribed on the basis of new material collected from the shallow subtidal off Banyuls-sur-Mer. *Notopontia* (?) sp. sensu Bodin (1984) from the Bay of Douarnenez in Brittany is described as the second species in the genus : *P. brittanica* sp. n. The problematic phylogenetic position of *Psamathea* in the Leptastacidae is re-assessed in the light of the new information available. The resemblance in caudal ramus structure and swimming leg sexual dimorphism favours a sistergroup relationship with *Paraleptastacus* C.B. Wilson.

INTRODUCTION

In their paper on the Cylindropsyllidae from the circumsardinian isles, Cottarelli & Venanzetti (1989) established three new genera with leptastacid affinities : *Minervella*, *Neopsammastacus* and *Psamathea*. Only the latter has remained monotypic since (Huys, 1992). Cottarelli & Venanzetti (1989) abstained from taking a firm stand in defining the relationships of the type species *P. nautarum* and apparently were unable to allocate it with certainty to any of the cylindropsyllid subfamilies recognized at that time. They pointed out the similarity in morphology and armature of the second to fifth thoracopods between *Psamathea* and the genera related to *Leptastacus* (Leptastacinae sensu Lang), yet also recognized a

certain resemblance with *Psammopsyllus* (*Psammopsyllinae sensu Krishnaswamy*) in the structure of the caudal rami. The latter similarity however was regarded as the result of convergence. Using Bodiou & Colomines (1986) generic key to the Cylindropsyllidae it was concluded that *Psamathea* is closest to *Pararenopontia* Bodiou & Colomines, 1986 and *Notopontia* Bodiou, 1977 (Leptopontiinae). Martinez Arbizu & Moura (1994) recently amalgated *Pararenopontia* with *Arenopontia* Kunz, 1937, however, on grounds of insufficient conclusive evidence this act is not accepted by the present authors.

There is little doubt that the relationship with *Pararenopontia* and *Notopontia* as suggested by Cottarelli & Venanzetti (1989) is purely artificial since it is based on a single character, i.e. the 2-segmented exopod of Pl. This character was

heavily weighed in Bodiou & Colomines (1986) key, and, with the description of *P. brittanica* sp. nov. presented below, is no longer diagnostic of the genus. The affinity of *Psamathea* to the Leptastacidae is defined unequivocally by the remarkably conservative and unique cephalic feeding appendages displayed by all members of this family (Huys, 1992).

Huys (1992) hinted at a possible relationship between *Psamathea* and *Arenocaris*, because of the shared 2-segmented condition of the P1 exopod in conjunction with the retention of the ancestral number of 4 setae on the distal segment. There is no evidence for the derivation of this condition in these genera, but most likely it originated by fusion of the ancestral middle and distal segments with the additional loss of one armature element, Huys (1992) pointed out that *Psamathea* and *Arenocaris* also share sexual dimorphism on the P4 endopod, but admitted that the homology of these transformations had yet to be revealed since Cottarelli & Venanzetti's (1989) illustrations did not allow a detailed comparison with *Arenocaris*. In his scheme summarizing the phylogenetic relationships within the Leptastacidae, Huys (1992) therefore placed *Psamathea* only provisionally as the sistergroup of *Arenocaris*.

The collection of new material of the type species *P. nautarum* by one of us (JYB) and the discovery of a second species, tentatively identified as *Notopontia* (?) sp. by Bodin (1984), have prompted us to revise the phylogenetic position of *Psamathea*.

MATERIAL AND METHODS

Specimens were dissected in lactic acid and the dissected parts were placed in lactophenol mounting medium (*P. nautarum*) or glycerinated gelatine with concentrated phenic acid (*P. brittanica* sp. nov.). Preparations were sealed with glyceel (Gurr, BDH Chemicals Ltd, Poole, England). All drawings have been prepared using a camera lucida on a Leitz Diaplan or Dialux 20 microscope equipped with differential interference contrast.

The descriptive terminology applied to segmentation and setation of body appendages is adopted from Huys & Boxshall (1991). Abbreviations used in the text and figures are: P1 – P6, first to sixth thoracopods; exp., exopod; enp., endopod; exp(enp)-1 (-2, -3), to denote the proximal (middle, distal) segment of a ramus.

Specimens are deposited in the collections of the Zoology Department, The Natural History Museum, London.

SYSTEMATICS

GENUS *Psamathea* Cottarelli & Venanzetti, 1989

Diagnosis

Leptastacidae. Rostrum moderately elongate; not clearly demarcated at base. Body somites with pattern of internal chitinous reinforcements. Intersomitic boundaries well defined; hyaline frill weakly developed, slightly striated. Antennary exopod with 2 distal setae. Mandibular palp 2-segmented; seta derived from basis absent. Labrum without frontal recurved process. P1 basis without outer spine/seta. P1 exopod 1- or 2-segmented; if 2-segmented, exp-1 with 1 outer spine, exp-2 with 2 outer spines and 2 distal brush setae. P1 endopod 2-segmented, prehensile; enp-1 2.7 to 3.8 times as long as exopod, without inner seta; enp-2 with 1 unipinnate claw and 1 brush seta. P2-P4 endopods 2-segmented. Armature formula of swimming legs:

	Exopod	Endopod
P1	0.022 or 023	0.011
P2	0.0.021	0.010
P3	0.0.121	0.011
P4	0.1.221	0.110

Sexual dimorphism in antennule, P3 endopod (inner subdistal spine reduced and largely incorporated in enp-2), P4 endopod (shorter than in ♀, in particular enp-2 and outer distal spine), P5, P6, and in genital segmentation. P5 uniramous in both sexes; in ♀ with 4 well developed and 2 vestigial setae; in ♂ with 3 well developed and 2 vestigial setae. Male P6 symmetrical or slightly asymmetrical; with 2 setae each. Distal inner corner of caudal ramus produced in dorsally recurved multicuspidate process; each ramus with 6 or 7 setae; setae IV and V not fused at base, none of setae modified.

Type species. *Psamathea nautarum* Cottarelli & Venanzetti, 1989 [by monotypy]

Other species. *P. brittanica* sp. nov.

DESCRIPTIONS

Psamathea nautarum Cottarelli & Venanzetti, 1989

Original description. Cottarelli & Venanzetti (1989): 223-228, Figs 20-21.

Type locality. 1 m depth; Punta Martin, Isola S. Pietro, Arcipelago de La Maddalena (Italy).

Material examined. One ♀ (dissected on 5 slides) and 1 ♂ (in alcohol); off Banyuls-sur-Mer, Stn 1B, 5m depth; coll. J.-Y. Bodiou; deposited

in the Natural History Museum under reg. nos. 1996. 21-22.

Redescription

FEMALE

Total body length measured from anterior tip of rostrum to rear margin of caudal rami: 290 μm .

Body (Fig. 1A) slender, cylindrical, vermiform, almost colorless; intersomitic membranes strongly developed. Pleural areas of cephalothorax weakly developed so that cephalic appendages are clearly exposed in lateral aspect (Fig. 3A); hyaline frill reduced, plain. Free thoracic and abdominal somites with weakly developed hyaline frill, not incised and slightly striated. Integument weakly chitinised, smooth externally, internally with pattern of elongate cuticular reinforcements dorsally on thoracic somites and both dorsally and ventrally on abdominal somites (Figs 1A-C; 5A-B). No distinct separation between prosome and urosome. Genital double-somite about as long as wide (Figs 1A; 5A-B); no trace of original subdivision discernible; with genital apertures located in posterior half, each covered by operculum derived from sixth legs, bearing 2 vestigial setae (Figs 1E; 5B); copulatory pore located midventrally near posterior margin of genital double-somite, connected via long copulatory duct with receptacles (Fig. 1E). Anal somite narrowest; anal operculum rounded, moderately developed, smooth (Fig. 1B).

Caudal rami (Figs 1B; 5A-B) slightly divergent, about twice as long as maximum width (measured in dorsal aspect); distinctly constricted in distal third. Inner margin with small dorsal spur anterior to base of seta VII (Fig. 1B). Posterior margin produced into dorsally recurved, tricuspidate spinous process (Fig. 1B-C). Outer margin with 2 slit-like pores (Fig. 1C). Armature consisting of 7 setae; seta I minute, located in between smooth setae II and III; setae IV and V not fused basally, slightly displaced laterally, with fracture planes near base; seta VI short and bare; seta VII bi-articulated at base and sparsely plumose.

Rostrum (Fig. 2A) well developed, not clearly demarcated from cephalothorax; located subapically; moderately elongate with distinctly expanded lateral margins in proximal half; with pair of sensilla laterally and subapical pore ventrally.

Antennule (Fig. 2A) moderately slender, 7-segmented; surrounded at base by small sclerite located at posterior margin of first segment; segment 1 widest and shortest, with 1 vestigial seta ventrally and 1 pore dorsally; segment 2

longest, with 1 plumose and 8 bare setae (3 being very short) and secretory pore near ventral anterior margin; segment 3 with 1 short and 4 well developed setae; segment 4 with 1 anterior seta and produced ventrally into subcylindrical pedestal bearing basally fused seta and aesthetasc (43 μm); segment 5 with 1 seta; segment 6 with 1 anterior and 1 ventrodorsal seta; segment 7 with 1 seta anteriorly, 6 setae posteriorly and acrothek distally. Apical acrothek consisting of 2 long setae fused basally to slender aesthetasc (31 μm).

Antenna (Fig. 2B-C). Coxa represented by small sclerite without ornamentation. Basis and proximal endopod segment completely fused forming elongate allobasis with spinules along abexopodal margin. Exopod minute, with 2 short setae apically. Endopod with 2 spinular rows on anterior surface (Fig. 2B) and 1 spinular row on posterior surface (Fig. 2C); lateral margin with 2 small spines; apical armature consisting of 2 unipinnate spines, 2 geniculate setae and 1 geniculate spine provided with strong spinules halfway its length and fused basally to vestigial seta.

Labrum (Fig. 3A, D, F) trilobate, moderately developed; frontal lobe without hook-like spinous process but with median row of long spinules; lateral lobes with patch of short spinules; posterior lateral margins with tiny spinules (Fig. 3D).

Mandible reduced (Figs 2A-B; 3A, D). Gnathobase with 2 large, multicusped teeth ventrally and series of spinules dorsally. Palp 1-segmented, with 1 lateral and 3 apical setae.

Paragnaths (Fig. 3D) represented by paired rounded lobes with tiny spinules medially. Paired spinulose swellings discernible posterior to paragnaths (Fig. 3D).

Maxillule (Fig. 2F). Praecoxa with well developed arthrite bearing 5 strong pinnate spines and 1 short seta. Coxa with 2 setae. Basis represented by elongate segment with total of 5 setae apically. Exopod and endopod entirely incorporated in basis; represented by 1 and 3 basally fused setae, respectively.

Maxilla (Fig. 2G) with 2 endites on syncoxa; proximal endite with 3 stumpy spines bearing long radiating spinules; distal endite with 1 stumpy spine with long spinules, 1 pinnate claw and 1 bare seta. Allobasis drawn out into long pinnate claw with 2 accessory setae. Endopod elongate, 2-segmented; proximal segment with 1 lateral seta; distal segment with 3 basally fused setae.

Maxilliped (Fig. 2H). Syncoxa with bare seta. Basis large; outer margin distinctly convex and provided with spinules. Endopod represented by long sigmoid claw bearing long spinules and accompanied at base by slender seta.

P1 (Fig. 4A). Intercoxal sclerite transversely elongated. Praecoxa represented by minute sclerite.

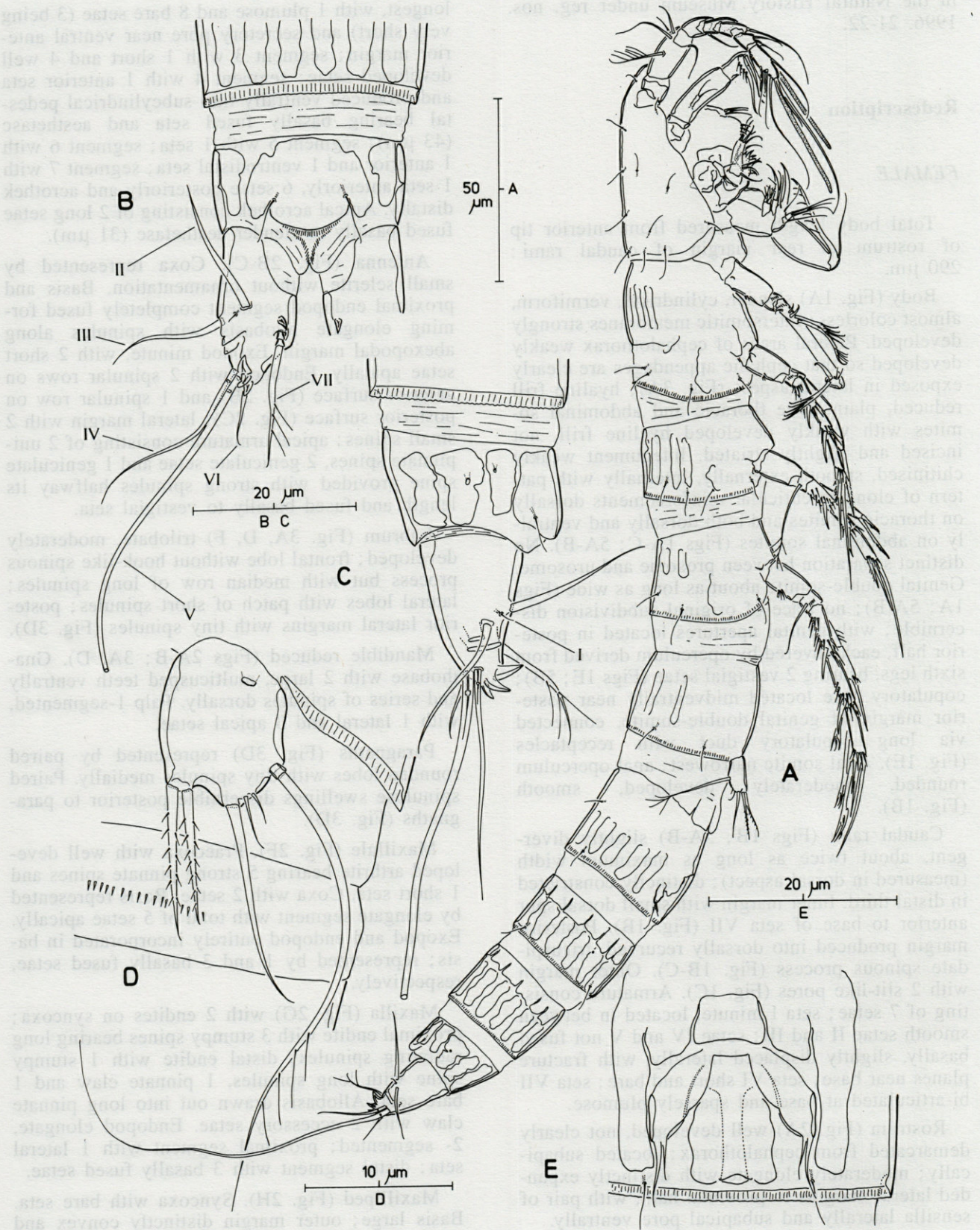


Fig. 1. – *Psamathea nautarum* Cottarelli & Venanzetti, 1989 (♀). A. Habitus, lateral; B. Anal somite and left caudal ramus, dorsal; C. Same, lateral; D. P5, anterior; E. Genital field.

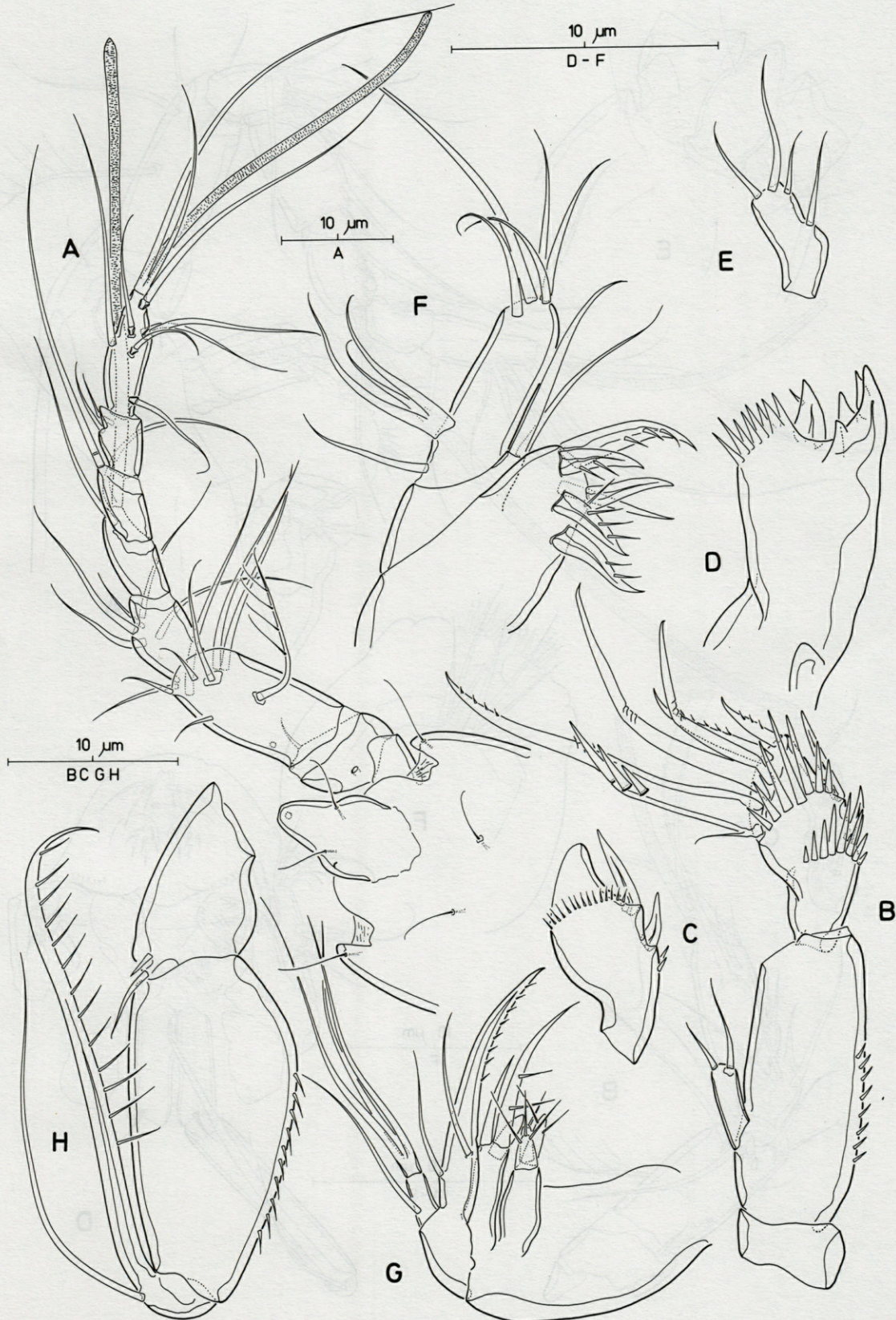


Fig. 2. - *Psamathea nautarum* Cottarelli & Venanzetti, 1989 (♀). A. Rostrum and antennule, dorsal; B. Antenna, outer lateral view; C. Antennary endopod, inner lateral view [distal armature omitted]; D. Mandibular gnathobase; E. Mandibular palp; F. Maxillule; G. Maxilla; H. Maxilliped.

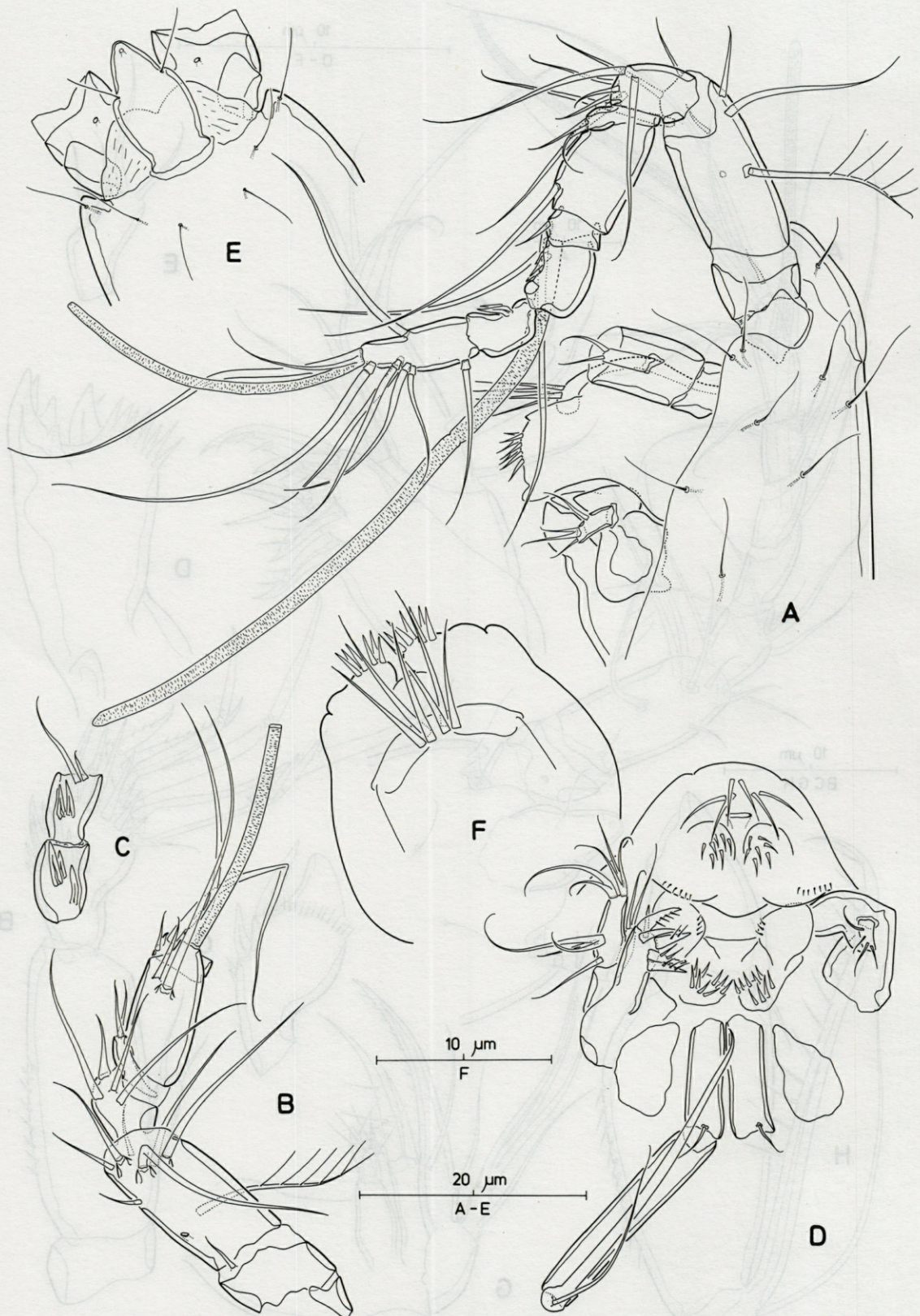


Fig. 3. - *Psamathea nautarum* Cottarelli & Venanzetti, 1989 (δ). A. Cephalothorax, anterior half, lateral view [antennary endopod omitted]; B. Antennular segments 1-6, ventral; C. Antennular segments 7-8, ventral; D. Oral area, showing labrum and paragnaths [maxillae omitted]; E. Rostrum and bases of antennules, dorsal; F. Labrum, anterior.

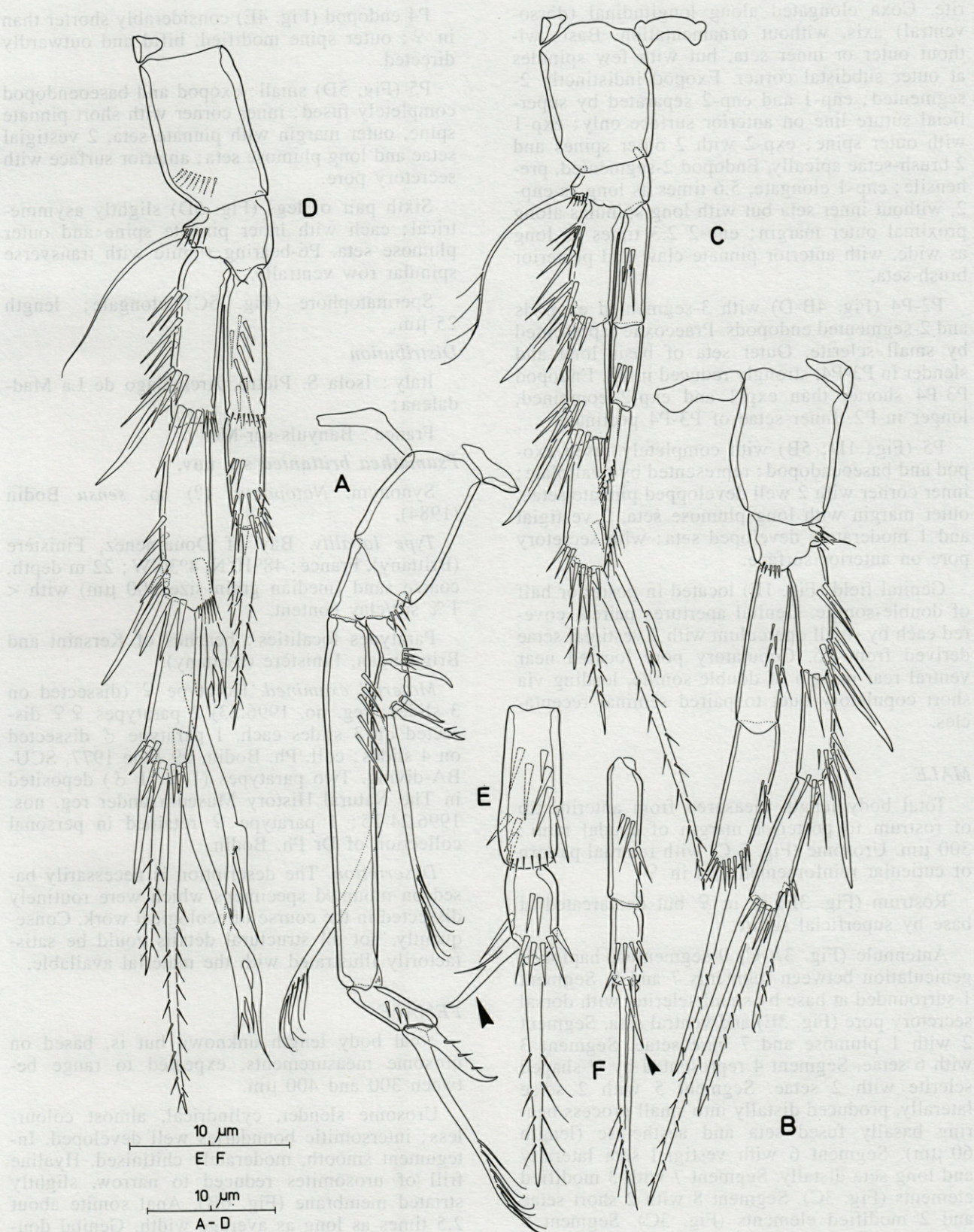


Fig. 4. - *Psamathea nautarum* Cottarelli & Venanzetti, 1989. A. P1 (♀), anterior; B. P2 (♀), anterior; C. P3 (♀), anterior; D. P4 (♀), anterior; E. P4 endopod (♂) [modified spine arrowed]; F. P3 endopod (♂) [modified spine arrowed].

rite. Coxa elongated along longitudinal (dorso-ventral) axis, without ornamentation. Basis without outer or inner seta, but with few spinules at outer subdistal corner. Exopod indistinctly 2-segmented; enp-1 and enp-2 separated by superficial suture line on anterior surface only; exp-1 with outer spine; exp-2 with 2 outer spines and 2 brush-setae apically. Endopod 2-segmented, prehensile; enp-1 elongate, 5.6 times as long as enp-2, without inner seta but with long spinules along proximal outer margin; enp-2 2.3 times as long as wide, with anterior pinnate claw and posterior brush-seta.

P2-P4 (Fig. 4B-D) with 3-segmented exopods and 2-segmented endopods. Praecoxae represented by small sclerite. Outer seta of basis long and slender in P3-P4, strongly reduced in P2. Endopod P3-P4 shorter than exp-1 and exp-2 combined, longer in P2. Inner setae of P3-P4 pectinate.

P5 (Figs 1D; 5B) with completely fused exopod and baseoendopod; represented by oval plate; inner corner with 2 well developed pinnate setae, outer margin with long plumose seta, 2 vestigial and 1 moderately developed seta; with secretory pore on anterior surface.

Genital field (Fig. 1E) located in posterior half of double-somite. Genital apertures paired, covered each by small operculum with 2 vestigial setae derived from P6. Copulatory pore located near ventral rear margin of double-somite, leading via short copulatory duct to paired seminal receptacles.

MALE

Total body length measured from anterior tip of rostrum to posterior margin of caudal rami: 300 μm . Urosome (Fig. 5C) with internal pattern of cuticular reinforcements as in ♀ .

Rostrum (Fig. 3E) as in ♀ but demarcated at base by superficial suture.

Antennule (Fig. 3A-C) 9-segmented, haplocer, geniculation between segments 7 and 8. Segment 1 surrounded at base by small sclerite, with dorsal secretory pore (Fig. 3E) and ventral seta. Segment 2 with 1 plumose and 7 bare setae. Segment 3 with 6 setae. Segment 4 represented by U-shaped sclerite with 2 setae. Segment 5 with 2 setae laterally, produced distally into small process bearing basally fused seta and aesthetasc (length 60 μm). Segment 6 with vestigial seta laterally and long seta distally. Segment 7 with 3 modified elements (Fig. 3C). Segment 8 with 2 short setae and 2 modified elements (Fig. 3C). Segment 9 with 1 seta anteriorly, 6 setae posteriorly and an apical trithec consisting of 2 setae fused basally to aesthetasc (length 26 μm).

P3 endopod (Fig. 4F). Subdistal spine of enp-2 fused to segment and forming spinous process.

P4 endopod (Fig. 4E) considerably shorter than in ♀ ; outer spine modified, bifid and outwardly directed.

P5 (Fig. 5D) small; exopod and baseoendopod completely fused; inner corner with short pinnate spine, outer margin with pinnate seta, 2 vestigial setae and long plumose seta; anterior surface with secretory pore.

Sixth pair of legs (Fig. 5D) slightly asymmetrical; each with inner pinnate spine and outer plumose seta. P6-bearing somite with transverse spinular row ventrally.

Spermatophore (Fig. 5C) elongate; length 25 μm .

Distribution

Italy: Isola S. Pietro, Arcipelago de La Maddalena;

France: Banyuls-sur-Mer.

Psamathea britannica sp. nov.

Synonym. *Notopontia* (?) sp. *sensu* Bodin (1984).

Type locality. Bay of Douarnenez, Finistère (Brittany), France; 48°10'N, 4°30'W; 22 m depth, coarse sand (median grain size 300 μm) with < 1% silt/clay content.

Paratypes localities: beaches of Kersaint and Brignongan, Finistère (Brittany).

Material examined. Holotype ♀ (dissected on 3 slides; reg. no. 1996.23) 2 paratypes ♀ ♀ dissected on 3 slides each, 1 paratype ♂ dissected on 4 slides; coll. Ph. Bodin, 29 June 1977, SCU-BA-diving. Two paratypes (1 ♀ , 1 ♂) deposited in The Natural History Museum under reg. nos. 1996.24-25; 1 paratype ♀ retained in personal collection of Dr Ph. Bodin.

Description. The description is necessarily based on mounted specimens which were routinely dissected in the course of ecological work. Consequently, not all structural details could be satisfactorily illustrated with the material available.

FEMALE

Total body length unknown but is, based on urosome measurements, expected to range between 300 and 400 μm .

Urosome slender, cylindrical, almost colourless; intersomitic boundaries well developed. Integument smooth, moderately chitinised. Hyaline frill of urosomites reduced to narrow, slightly striated membrane (Fig. 6B). Anal somite about 2.5 times as long as average width. Genital double-somite wider than long, with genital apertures located in anterior half; no trace of original subdivision except for paired dorsal sensilla.

Caudal rami slightly divergent (Fig. 6B), about 1.75 times as long as maximum width; distinctly

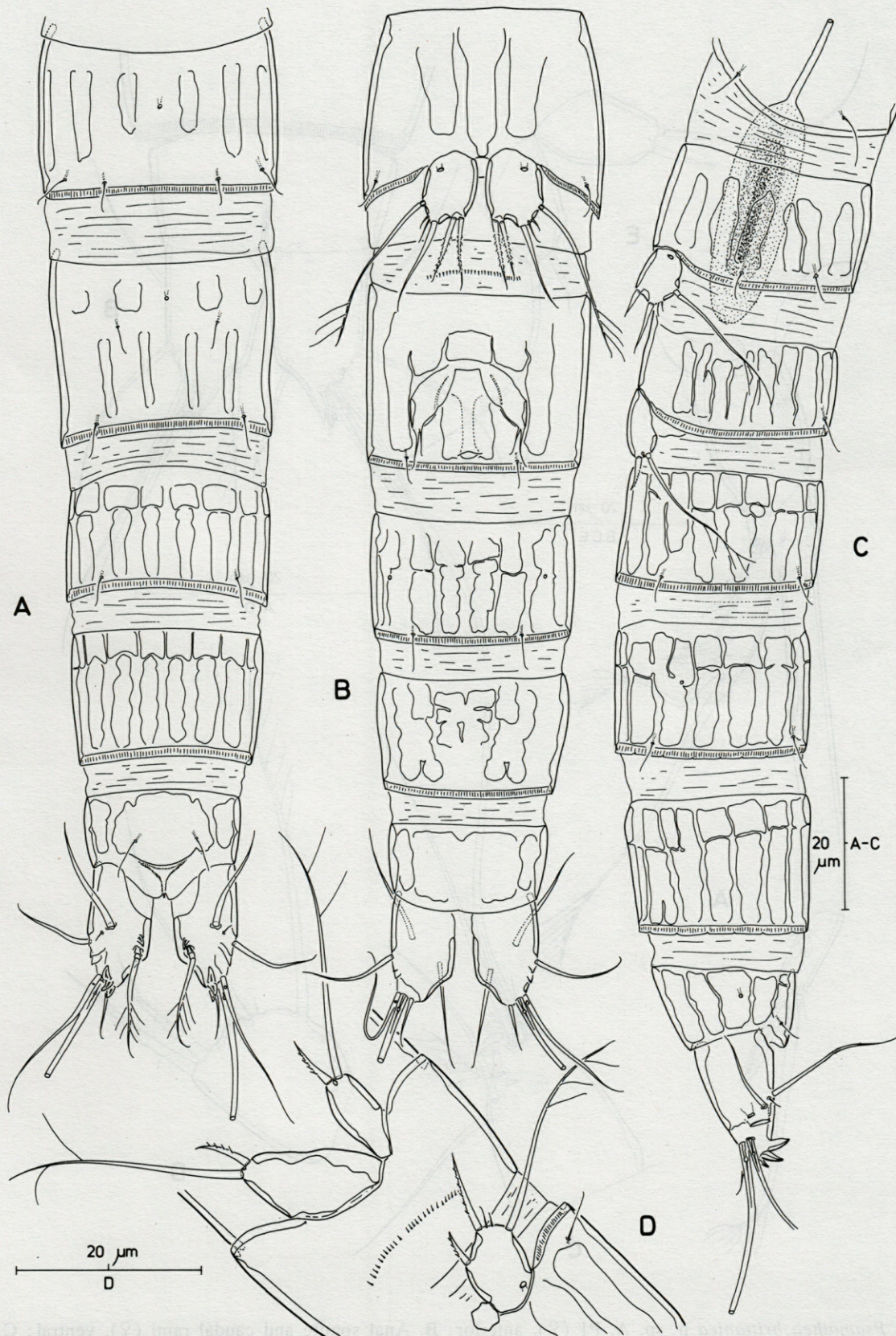


Fig. 5. – *Psamathea nautarum* Cottarelli & Venanzetti, 1989. A. Urosome (♀), dorsal; B. Same, ventral; C. Urosome (♂), lateral; D. P5 and P6 (♂), ventral.

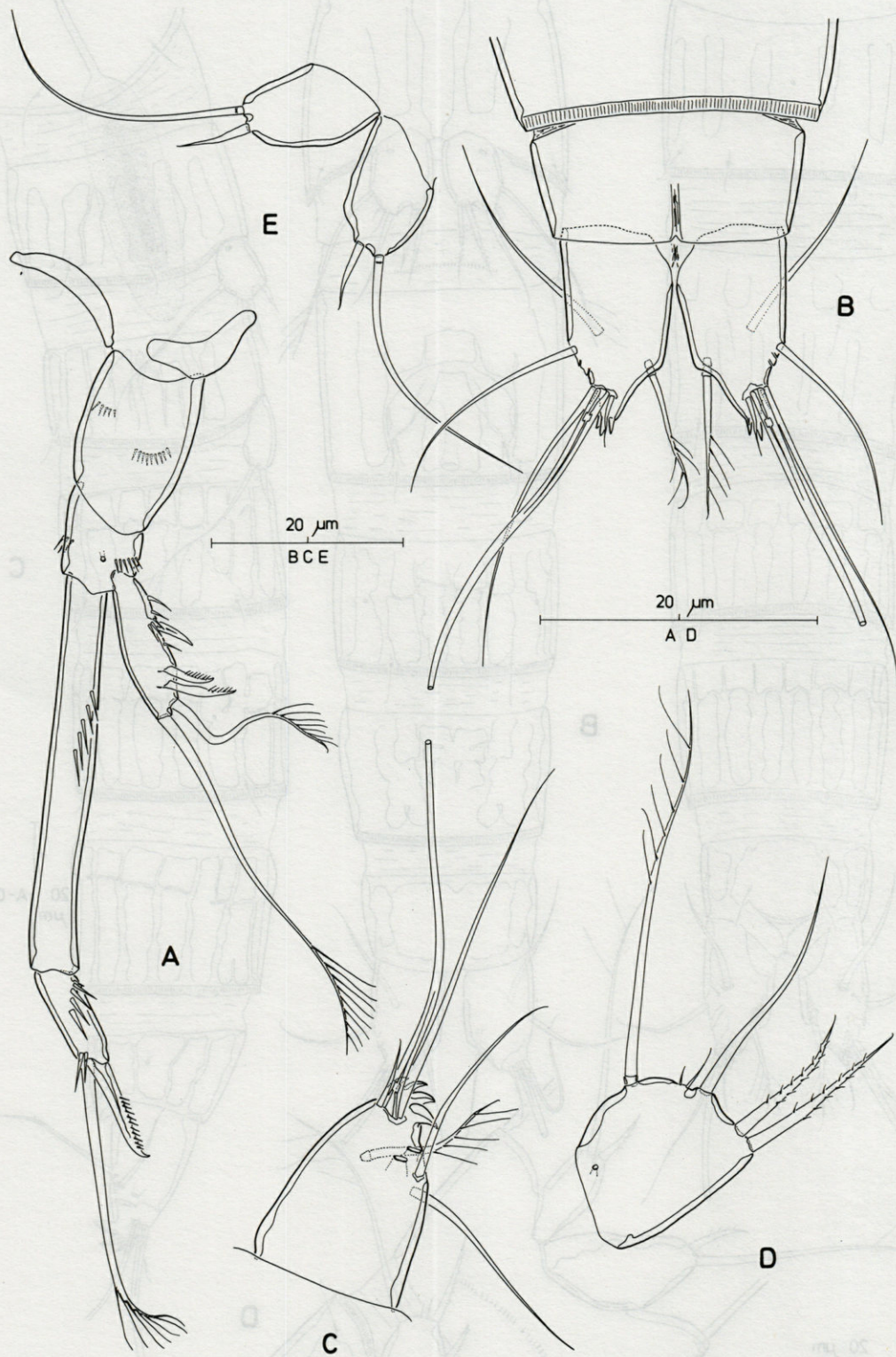


Fig. 6. - *Psamathea britannica* n. sp. A. P1 (♀), anterior; B. Anal somite and caudal rami (♀), ventral; C. Right caudal ramus (♀), lateral; D. P5 (♀), anterior; E. Sixth pair of legs (♂).

tapering in distal third, inner distal corner forming conspicuous quadricuspidate process with individual cusps slightly recurved and directed dorsally (Fig. 6C). Armature consisting of 6 setae; seta V very long, not fused at base with well developed seta IV; seta VI vestigial; seta VII bi-articulated at base and plumose at the tip. Lateral margin with 2 slit-like pores between insertion sites of setae III and IV.

Rostrum well developed, triangular, slightly exceeding first antennular segment, defined at base.

Antennule to maxillipeds as in type species.

P1 – P4 (Figs 6A, 7A-B, F) with 3-segmented exopods (except for P1); endopods 2-segmented, always shorter than outer rami except for endopod P1. Successive legs increasing in length.

P1 (Fig. 6A). Coxa well developed, about 1.5 times longer than wide, with 2 spinular rows on posterior surface. Basis distinctly shorter than coxa; inner and outer setae absent; with spinules at the outer corner and inner margin and pore on anterior surface. Exopod represented by elongate segment, swollen in posterior half, about 4 times as long as wide; outer margin spinulose, with 1 bare spine (derived from exp-1) and 2 unipinnate spines; distal margin with 2 brush setae, inner one longest. Endopod 2-segmented, prehensile: exp-1 about 6.6 times as long as exp-2, without inner seta, with short spinular row at middle outer margin; exp-2 about 3 times as long as wide, with 1 spinular row along outer margin and few spinules, anterior pinnate claw and slender posterior brush seta distally.

P2-P4 with strongly developed, unornamented coxae. Basis of P3-P4 with outer seta. Inner setae of P4 exp-2 and P3-P4 exp-3 pectinate, unusually short on P4 exp-2 (Fig. 7D). P3 exp-2 with short anterior and long posterior seta, both distally uniserrate. Outer spine of P4 exp-1 or exp-2 neither elongate nor recurved at tip (Fig. 7D). Seta and spine formulae as for genus.

P5 (Fig. 6D) with exopod and baseoendopod confluent; represented by a subquadrate plate with 6 setae, exopodal armature represented by 1 long inner seta and 2 accessory vestigial ones, baseoendopodal setae well developed, pinnate.

P6 represented by a minute non-articulating plate on either side, closing off the genital apertures and armed with 2 vestigial setae. Two small secretory pores are discernible on either side of the ventral midline; copulatory pore small.

MALE

Antennule and P5 as in type species.

P3 (Fig. 7C). Protopod and exopod as in ♀. Endopod with both exp-1 and exp-2 shorter than in ♀; anterior seta of exp-2 vestigial and incorporated in segment, distal seta with serrate tip.

P4 (Fig. 7D-E). Protopod and exopod as in ♀. Endopod with both segments slightly shorter than in ♀; exp-1 without spinules around distal margin; distal setae of exp-2 with shorter spinules and inner one distinctly shorter than in ♀.

Sixth legs (Fig. 6E) symmetrical; each leg with short inner spine and long outer seta.

Etymology. The name refers to Brittany, the type locality.

Distribution. Known only from the type locality. One of us (Ph. B) has collected additional material on the beaches of Kersaint and Brignogan on the north coast of Brittany.

DISCUSSION

Representatives of *Psamathea* are amongst the smallest Leptastacidae known and species discrimination can only be achieved by using sophisticated techniques such as differential interference microscopy. In addition, the conservative nature in mouthpart and swimming leg morphology as found in many other leptastacid genera further hampers species identification. Both species can be distinguished on the basis of the following characters:

	<i>nautarum</i>	<i>britannica</i> sp. nov.
P1 exopod	2-segmented	1-segmented
Caudal ramus distal process	tricuspidate	quatricuspidate
Caudal ramus L : W	2.3	1.75
P4♂ length exp-1 : exp-2	2.25	1.7

There are a number of differences between the type description of *P. nautarum* and our observations based on specimens from Banyuls, however the majority of these can be attributed to deficiencies in Cottarelli & Venanzetti's (1989) illustrations rather than to variation displayed by geographically separated populations. The Sardinian specimens are slightly larger (♀ : 370 µm, ♂ : 380 µm) and appear to have longer caudal rami in dorsal aspect, however, when viewed laterally the rami look exactly like in the Banyuls specimens. The absence of the dorsal spur and seta I on the caudal rami, and the concave anal operculum (instead of rounded) are almost certainly erroneous observations resulting from excessive squashing of the mounted urosome.

Various setae were overlooked in the original description of the appendages of the cephalothorax such as on the antennules of both sexes, the mandibular palp, the maxillule and maxilla, and the maxillipedal syncoxa. The P1 exopod was illustrated as distinctly 2-segmented by Cottarelli

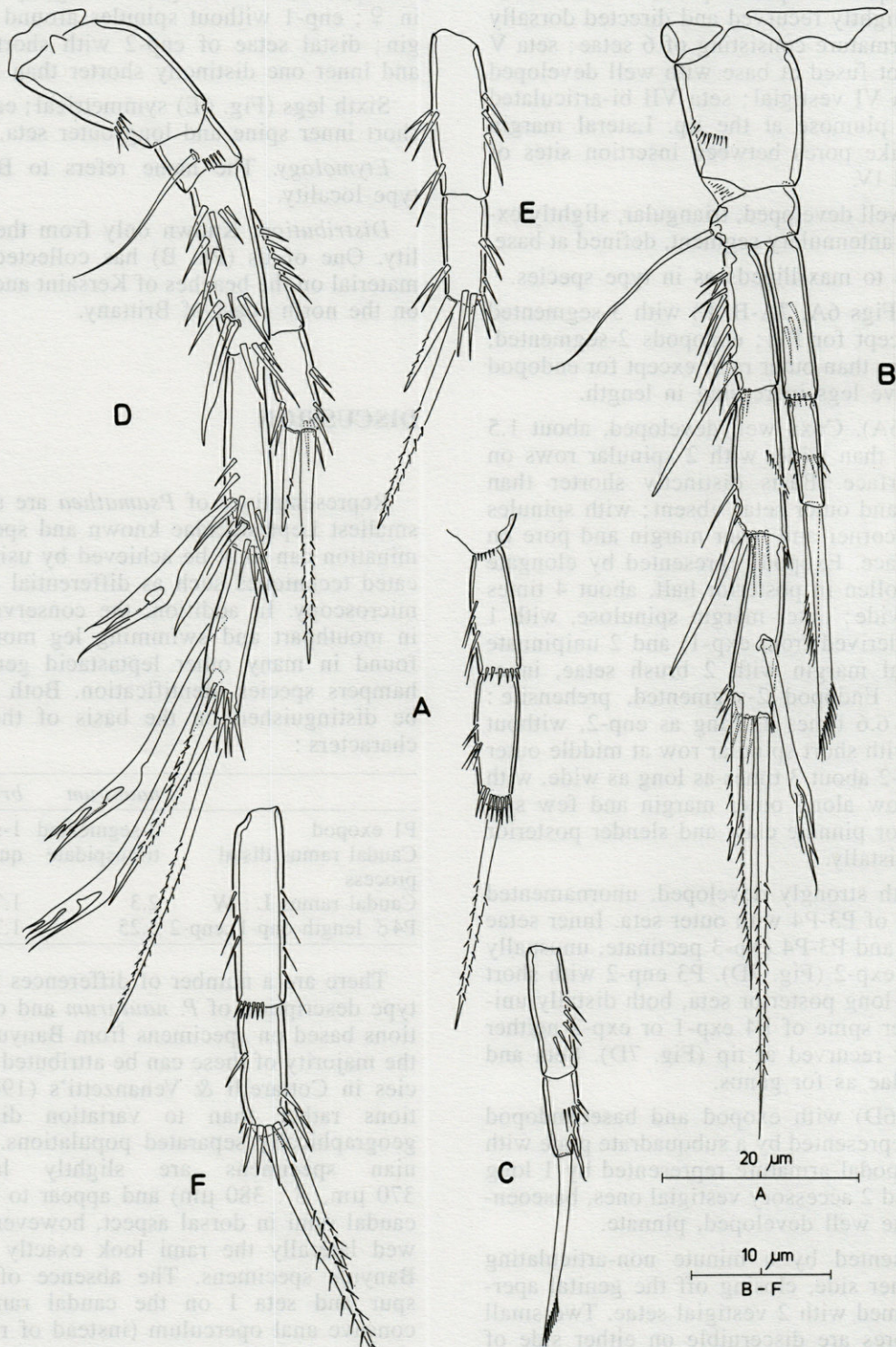


Fig. 7. - *Psamathea britannica* n. sp. A. P2 endopod (♀), anterior; B. P3 (♀), posterior; C. P3 endopod (♂), anterior; D. P4 (♂), lateral; E. P4 endopod (♂), anterior; F. P4 endopod (♀), anterior,

& Venanzetti (1989), however, examination of the French material revealed that this subdivision is superficial and expressed at the anterior surface only. The authors also overlooked the brush-like structure of the long setae on both rami of the P1. Cottarelli & Venanzetti (1989) figure an outer seta on the basis of P1 and P2 in the type species, whereas this seta is definitely absent in both legs in *P. britannica* and in the P1 in *P. nautarum*. It is conceivable that Cottarelli and Venanzetti naturally presumed this seta to be present on all legs even if they failed to observe it on P1 and P2. This would explain the unusually great length of this element in their Fig. 21 b-c. A discrepancy is also found in the setal formula of the male P4 endopod which is given as 0.120 rather than 0.110 as in the female. Comparison with our observations suggests that Cottarelli & Venanzetti have misinterpreted the marginal spinule (the only one drawn of the spinular row) as a supplementary armature element. The alleged sexual dimorphism on the P3 exopod is unreal since it is based solely on the pectinate inner seta which has clearly not been viewed from the same angle in males and females.

The present examination of both known species of *Psamathea* has provided two new facts of high phylogenetic significance. First, comparison of the caudal ramus of *Psamathea* and *Paraleptastacus* reveals that the multicuspidate process in the former is the positional homologue of the inner dorsally recurved process in the latter. The tri- or quadricuspidate process can be regarded as an elaboration of the spinous process. The general shape of the caudal rami in both genera is also similar, showing a marked constriction in the distal third. Unlike most other genera setae IV and V are not basally fused, however, this is probably a symplesiomorphy. The relative position, shape and length of the 6 major setae is identical, the only difference being the dorsal seta VII which is distally plumose in *Psamathea* and bifid in *Paraleptastacus*.

Second, the sexual dimorphism expressed on the P4 endopod of *Psamathea* and *Areocaris* is fundamentally different. In *Areocaris* the entire endopod functions as a copulatory appendage that is capable of extensive inward (adaxial) flexing at the [enp-1]-[enp-2] joint (Huys, 1992). The inner distal element of enp-2 is transformed into a curved claw with flagellate tip. In *Psamathea* the sexual dimorphism is less well developed and involves slight size reductions of the two endopodal segments, and more important, of the distal inner seta of enp-2. While the latter reduction might appear insignificant, it is remarkable that the same kind of modification is also displayed in a variety of degrees in the species of *Paraleptastacus*. These two characters taken in conjunction provide evidence for a *Paraleptastacus*-*Psamathea*

sistergroup relationship. However, *Paraleptastacus* is plesiomorphic in many character states and, apart from the inner seta on P2 exp-3 (retained only in *Archileptastacus*), displays the most primitive swimming leg setal formula in the family. Conversely, *Psamathea* has undergone several reductions in setal counts but can be defined by the following autapomorphies: (1) prehensile P1 endopod, involving the extreme elongation of enp-1, and the modification of the anterior outer element into a unipinnate claw; this character is unusual within the family and has evolved only once more in a distinct lineage within the genus *Paraleptastacus* (cf. Nicholls, 1939); (2) the presence of "brush" setae on both exopod and endopod of P1; such setae have also been recorded in a number of other families such as the Rhizophoricidae; (3) uniramous fifth legs in both sexes, (4) the reduction in armature of the male sixth legs, and (5) the multicuspidate dorsal process on the caudal rami.

REFERENCES

- COTTARELLI V. and C. VENANZETTI, 1989. Recherche zoologique della nave oceanografica "Minerva" (C.N.R.) sulle isole circumsarde. II. Cylindropsyllidae del meiobenthos di Montecristo e delle isole circumsarde (Crustacea, Copepoda, Harpacticoida). *Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Giacomo Doria* **87**: 183-235.
- BODIN P., 1984. Densité de la méiofaune et peuplements de Copépodes Harpacticoides en baie de Douarnenez (Finistère). *Annls Inst. Océanogr. Monaco* **60** (1): 5-17.
- BODIOU J.-Y. and J.-C. COLOMINES, 1986. Harpacticoides (Copépodes) des Iles Crozet I. - Description d'une espèce nouvelle du genre *Arenopontia* Kunz. Harpacticoids (Crustacea, Copepoda) from the Crozet Islands. Description of a new species of the genus *Arenopontia* Kunz. *Vie Milieu* **36** (1): 55-64.
- HUYS R., 1992. The amphiatlantic distribution of *Leptastacus macronyx* (T. Scott, 1892) (Copepoda: Harpacticoida): a paradigm of taxonomic confusion; and, a cladistic approach to the classification of the Leptastacidae Lang, 1948. *Meded. K. Acad. Wet. Lett. sch. Kunst. Belg.* **54** (4): 21-196.
- HUYS R. and G.A. BOXSHALL, 1991. Copepod Evolution. The Ray Society London; 1-468.
- MARTINEZ ARBIZU P. and G. MOURA, 1994. The phylogenetic position of the Cylindropsyllinae Sars (Copepoda, Harpacticoida) and the systematic status of the Leptopontiinae. *Zool. Beitr. N.F.* **35**: 55-77.
- NICHOLLS A.G., 1939. Marine harpacticoids and cyclopoids from the shores of the St. Lawrence. Station Biologique de Saint-Laurent. Fauna et Flora Laurentiana, 2. *Naturaliste can.* **66**: 241-316.

Reçu le 9 novembre 1995; received November 9, 1995
 Accepté le 18 décembre 1995; accepted December 18, 1995

IN SITU ORIENTATION OF THE MANILA CLAM *RUDITAPES PHILIPPINARUM* (BIVALVIA, VENERIDAE) : PRELIMINARY RESULTS

J.-M. DEFOSSEZ¹ and J. DAGUZAN²

¹Laboratoire d'Ecologie, Systématique et Morphologie Animales, Université de Liège,
22, quai van Beneden, B-4020 Liège, Belgium

²Station de Biologie Marine de l'île Bailleron, Université de Rennes, F-56860 Séné, France

SUSPENSION FEEDERS
ORIENTATION
FILTRATION

SUSPENSIVORES
ORIENTATION
FILTRATION

ABSTRACT. – The in situ orientation of 226 mature Manila clams *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve) was recorded. The results show that 88% of these typical suspension feeders present an orientation at an angle of 22.5 to 67.5 degrees with the crossflow. We propose an hypothesis in order to explain this unexpected observation and we point out the importance of such a basic adaptation regarding nutrition efficiency.

RÉSUMÉ. – L'orientation *in situ* de 226 Palourdes japonaises adultes *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve) révèle que 88% de ces suspensivores typiques s'orientent suivant un angle compris entre 22,5° et 67,5° par rapport au courant. Une hypothèse est avancée afin d'expliquer cette observation inattendue et l'attention est attirée sur l'importance que peut avoir un tel comportement sur l'efficacité nutritionnelle.

INTRODUCTION

Suspension feeders receive increasing attention as key factors in coastal ecosystem dynamics (Officer *et al.*, 1982; Cohen *et al.*, 1984; Nichols, 1985). Indeed, because they collect particles from sea water and release filtered water and biodeposits, they seem able to control the phytoplankton biomass and take part in nutrient cycling (see Loo and Rosenberg, 1989 and Demers *et al.*, 1989 among others). It is clear that the importance of this role within the ecosystem is proportional to the quality and quantity of seston present in the water that suspension feeders pump. Moreover, in the point of view of their nutrition efficiency, it is critical that suspension feeders avoid as much as possible from pumping again the water they have already filtered. As recent studies showed that local seston depletions may occur when suspension feeders are filtering (Fréchette and Bourget, 1985; Peterson and Black, 1987; Fréchette *et al.*, 1989), all adaptations allowing to limit this diluting effect appear to be of the first importance both for individual growth as well as for the interactions between the entire population and the ecosystem.

Regarding this problem, bivalves have received the main attention. Some possible strategies for

avoiding refiltration as changes of siphon height, siphon pair orientation and adjustment of siphonal excurrent speed with the flow have been proposed but were based on a model siphon pair connected to a pump (Monismith *et al.*, 1990). Nevertheless, only few observations have been done in the field.

Our results describe the *in situ* orientation of the locally very abundant *Ruditapes philippinarum* (= *Tapes japonica*) recently introduced along the French coast (Laruelle *et al.*, 1994). The observations presented in this paper should invite to pay more attention to basic adaptations of mature suspension feeding animals and the part they play regarding the actual exchanges occurring within the ecosystem.

MATERIALS AND METHODS

The study was conducted on a muddy tidal flat on the south point of the Bailleron island (golfe du Morbihan, Brittany, France) where hydrodynamic characteristics are simple and constant : the mean directions of the currents are from East to West at ebb and inversely at flow with a maximal deviation of ± 5 degrees (Fig. 1). The mean current speed was of 0.1 m s^{-1} to 0.15 m s^{-1} .

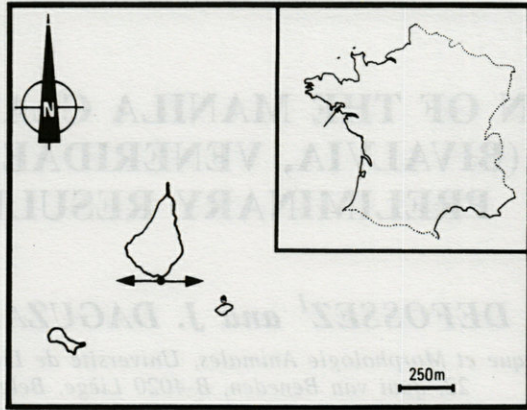


Fig. 1. – Localisation of the sampling site near the south point of the Bailleron island and mean orientation of the tidal currents (maximal deviation : ± 5 degrees).

226 individuals longer than 4 cm were randomly sampled on a restricted area (25 m²) during low tides in August 1994. Such animals were considered as mature (Laruelle *et al.*, 1994). The sediment was gently removed from around the upper half of the shell and the orientation of the sagittal plane of the shell was determined as the bearing of a line running from the dorsal to the ventral side of the clam, which corresponds to that running from the exhalent to the inhalent siphon. These orientations are presented by means of a 24 axes circular histogram with a class interval of 15° (Fig. 2). The axes 0 and 6 point to North and East respectively.

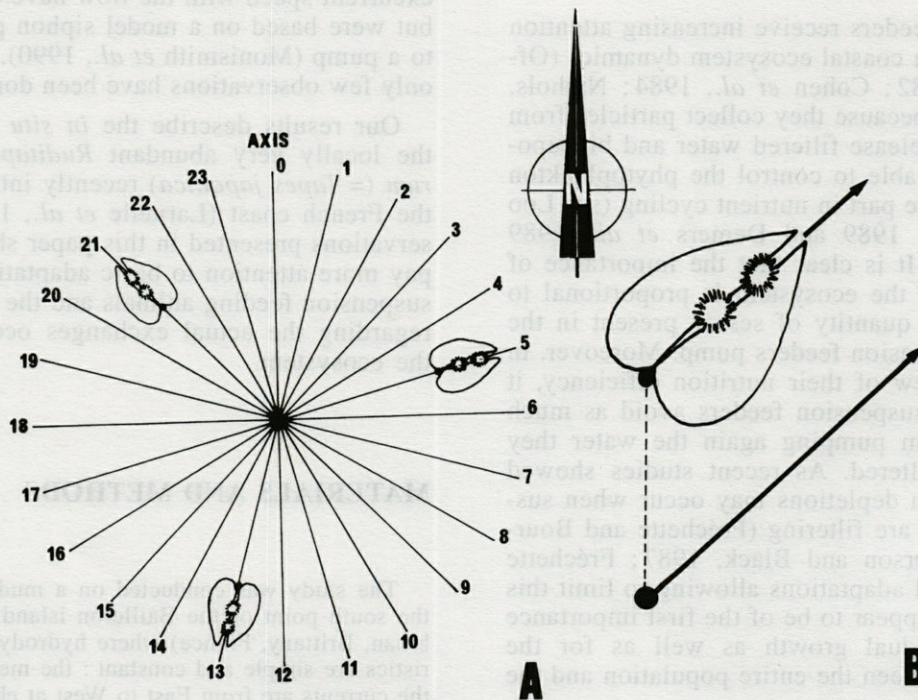


Fig. 2. – A, Representation of the 24 axes used to record the *in situ* orientation. B, An example is given for one *Ruditapes philippinarum* oriented as defined in the text following the axis 3.

RESULTS

The figure 3 shows that, regarding the cross-flow direction, neither the parallel (axes 6 and 18) nor the normal (axes 0 and 12) orientation is observed (except for the axis 18 chosen by 3 animals). On the contrary, 46% of the individuals are orientated following the axes 3, 9, 15 and 22. The other animals occupy intermediate orientations with a higher frequency for the axes closer to axes 3, 9, 15 and 22 than to the others.

Moreover, we have observed that the shell orientation is similar to the direction given by the alignment of the two siphons of each animal. Therefore, our results show that not only the shell but also the siphon pair of *R. philippinarum* exhibits preferred orientations. When the axis are converted into degrees, it appears that an angle of 22.5 to 67.5° between the alignment of the two siphons and the crossflow (at flow or at ebb) is the most frequently observed (88%), while an orientation from 0 to 22.5° between the alignment of the siphons and the current direction or its perpendicular represents only 12%. Such orientations seem stable because observations on undisturbed animals reveals that their orientation remains unchanged from low tides to low tides during 5 tidal cycles.

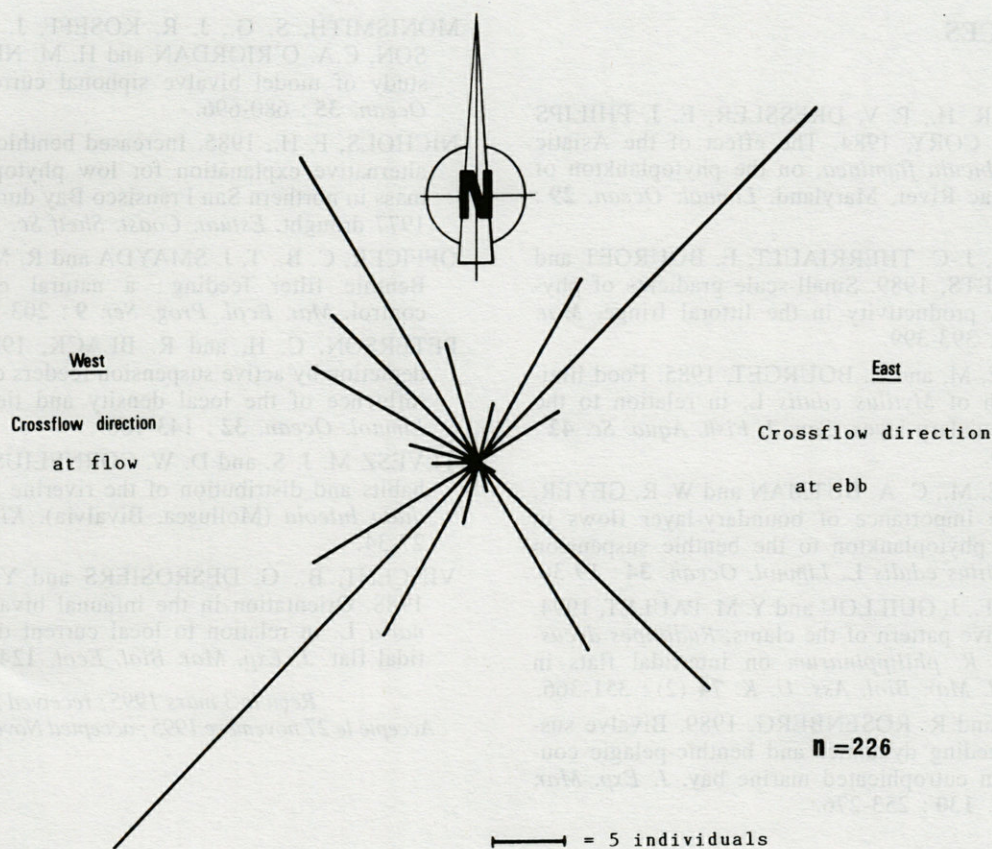


Fig. 3. - Circular histogram of the *in situ* orientation of *Ruditapes philippinarum* (class interval = 15°) as observed near the south point of the Bailleron island (golfe du Morbihan, Brittany, France).

DISCUSSION

How does one explain such results? One of the major points from the study of Monismith *et al.* (1990) about the bivalve siphonal current is the proof that refiltration of the excurrent siphon may be significant when the incurrent is downstream. Therefore, the fact that *R. philippinarum* is rarely observed with its siphons positioned parallel to the current may be seen as a strategy to avoid refiltration. This proposition is in agreement with the observations of Tevesz and Cornelius (1985) and Vincent *et al.* (1988) in *Lampsilis radiata luteola* and *Mya arenaria* respectively. These bivalves were found to be positioned preferentially with their siphons normal to the current. However, the situation seems more complex with *R. philippinarum*. It is clear that the parallel orientation is rarely chosen but the complete geometrical alternative position (i.e. the normal orientation) is also never observed. In fact, it is just the intermediate orientation between the parallel and the normal one which predominates. We hypothesize that local turbulences occur along the excurrent siphon jet and induce local increases of seston concen-

tration by vertical entrainment and by mixing with the water the particles present on the sediment surface. With such an hypothesis, the orientation observed can be interpreted as follows: when the animals are oriented normal to the current, they prevent from refiltration (at flow or at ebb) but they could not pump this hypothetical particle richer water present along the excurrent siphon jet. An orientation following an angle of 22.5 to 67.5 degrees would allow to collect this water (at flow or at ebb) without a too significant refiltration.

We may conclude that *R. philippinarum* shows obviously preferential orientations to the current. As such a strategy can greatly affect the nutrition efficiency, hydrodynamic investigations are required in order to evaluate more correctly the precise part played by infaunal bivalve suspension feeders within the coastal ecosystem dynamics.

ACKNOWLEDGMENTS - This research was supported by the National Fund of Scientific Research of Belgium to J.-M. Defosse. Special thanks are due to Miss C.E. Maurin for her help during the work, to Dr. M. Poulicek for his comments on the manuscript and to Mrs C. Allano who drew the figures.

REFERENCES

- COHEN, R. R. H., P. V. DRESSLER, E. J. PHILIPS and R. L. CORY, 1984. The effect of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, on the phytoplankton of the Potomac River, Maryland. *Limnol. Ocean.* **29**: 170-180.
- DEMERS, S., J.-C. THERRIAULT, E. BOURGET and H. DESILETS, 1989. Small-scale gradients of phytoplankton productivity in the littoral fringe. *Mar. Biol.* **100**: 393-399.
- FRÉCHETTE, M. and E. BOURGET, 1985. Food limited growth of *Mytilus edulis* L. in relation to the benthic boundary layer. *Can. J. Fish. Aqua. Sc.* **42**: 1166-1170.
- FRÉCHETTE, M., C. A. BUTMAN and W. R. GEYER, 1989. The importance of boundary-layer flows in supplying phytoplankton to the benthic suspension feeder *Mytilus edulis* L. *Limnol. Ocean.* **34**: 19-36.
- LARUELLE F., J. GUILLOU and Y. M. PAULET, 1994. Reproductive pattern of the clams, *Ruditapes decussatus* and *R. philippinarum* on intertidal flats in Brittany. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **74** (2): 351-366.
- LOO, L.-O. and R. ROSENBERG, 1989. Bivalve suspension feeding dynamics and benthic-pelagic coupling in an eutrophicated marine bay. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **130**: 253-276.
- MONISMITH, S. G., J. R. KOSEFF, J. K. THOMPSON, C.A. O'RIORDAN and H. M. NEPF, 1990. A study of model bivalve siphonal currents. *Limnol. Ocean.* **35**: 680-696.
- NICHOLS, F. H., 1985. Increased benthic grazing: an alternative explanation for low phytoplankton biomass in northern San Francisco Bay during the 1976-1977 drought. *Estuar. Coast. Shelf Sc.* **21**: 379-388.
- OFFICER, C. B., T. J. SMAYDA and R. MANN, 1982. Benthic filter feeding: a natural eutrophication control. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **9**: 203-210.
- PETERSON, C. H. and R. BLACK, 1987. Resource depletion by active suspension feeders on tidal flats: influence of the local density and tidal elevation. *Limnol. Ocean.* **32**: 143-166.
- TEVESZ M. J. S. and D. W. CORNELIUS, 1985. Life, habits and distribution of the riverine *Lampsilis radiata luteola* (Mollusca, Bivalvia). *Kirtlandia*, **41**: 27-34.
- VINCENT, B., G. DESROSIERS and Y. GRATTON, 1988. Orientation in the infaunal bivalve *Mya arenaria* L. in relation to local current direction on a tidal flat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **124**: 205-214.

Reçu le 3 mars 1995; received March 3, 1995

Accepté le 27 novembre 1995; accepted November 27, 1995

DISCUSSION

How does one explain such results? One of the major points from the study of Monismith et al. (1990) about the bivalve siphonal current is the proof that refiltration of the excurrent siphon may be significant when the incurrent is downstream. Therefore, the fact that *R. philippinarum* is rarely observed with its siphons positioned parallel to the current may be seen as a strategy to avoid refiltration. This proposition is in agreement with the observations of Jovek and Coratius (1982) and Vincent et al. (1988) in *Lampsilis radiata luteola* and *Mya arenaria* respectively. These bivalves were found to be positioned preferentially with their siphons normal to the current. However, the situation seems more complex with *R. philippinarum*. It is clear that the parallel orientation is rarely chosen but the complete geometrical alternative position (i.e. the normal orientation) is also never observed. In fact, it is just the intermediate orientation between the parallel and the normal one which predominates. We hypothesize that local turbulences occur along the excurrent siphon and induce local increases of seston concen-

Fig. 3. - Circular histogram of the in situ orientation of *Ruditapes philippinarum* (class interval = 15°) as observed near the south-point of the Bailléon island (Golfe du Morbihan, Brittany, France).

tration by vertical entrainment and by mixing with the water the particles present on the sediment surface. With such an hypothesis, the orientation observed can be interpreted as follows: when the siphons are oriented normal to the current, they prevent from refiltration (at low or at ebb) but they could not pump this hypothetical particle richer water present along the excurrent siphon jet. An orientation following an angle of 22.5 to 67.5 degrees would allow to collect this water (at flow or at ebb) without a too significant refiltration.

We may conclude that *R. philippinarum* shows obviously preferential orientations to the current. As such a strategy can greatly affect the nutrition efficiency, hydrodynamic investigations are required in order to evaluate more correctly the precise part played by infaunal bivalve suspension feeders within the coastal ecosystem dynamics.

ACKNOWLEDGMENTS - This research was supported by the National Fund of Scientific Research of Belgium to J.-M. Defossez. Special thanks are due to Miss C.E. Marchin for her help during the work, to Dr. M. Bostock for his comments on the manuscript and to Mrs. C. Allain who drew the figures.

« EAUX COLORÉES » DANS LES LAGUNES D'ORBETELLO ET DE BURANO (MER TYRRHÉNIENNE DU NORD) DE 1986 À 1989

“Colored waters” in the Orbetello and Burano lagoons (Northern Tyrrhenian Sea) from 1986 to 1989

C. TOLOMIO*, M. LENZI**

*Dipartimento di Biologia, Università degli Studi di Padova, Via Trieste 75, 35121 Padova, Italy

**Laboratorio di Ecologia Lagunare e Acquacoltura (Pesca Lagunare S.p.A.), Via G. Leopardi 9, 58015 Orbetello, Grosseto, Italy

MER TYRRHÉNIENNE
EAUX SAUMÂTRES
EFFLORESCENCES
PHYTOPLANCTONIQUES
MICROALGUES NUISIBLES
DINOPHYCÉES

TYRRHENIAN SEA
BRACKISH WATERS
PHYTOPLANKTON BLOOMS
HARMFUL MICROALGAE
DINOPHYCEAE

RÉSUMÉ. – Au cours de plus de trois années des observations ont été effectuées sur l'apparition et l'évolution de floraisons phytoplanctoniques particulièrement intenses dans deux bassins saumâtres de la Mer Tyrrhénienne du nord : lagune d'Orbetello et étang côtier de Burano. Pendant ces phénomènes, les conditions de l'environnement ainsi que des échantillons de matériel biologique ont été recueillis dans le but de déterminer les espèces responsables de chaque phénomène ; en outre on a évalué l'abondance et le rôle des taxons présents dans les communautés phytoplanctoniques examinées. Certains organismes ont été analysés au moyen du microscope électronique à balayage pour mieux définir certains caractères structuraux des espèces les plus intéressantes.

ABSTRACT. – In a three years period, studies about the appearance and the evolution of striking phytoplankton blooms have been carried out in two brackish basins of the Northern Tyrrhenian Sea : the Orbetello and Burano lagoons. Besides to record the environmental conditions, biological samples were collected in order to classify the species responsible for «red tides», to estimate their abundance and to specify the role of different taxa in the examined phytoplankton communities. Some biological samples were studied by a scanning electronic microscope to better define some ultrastructural characteristics of the most interesting species.

INTRODUCTION

Dès le début du siècle le développement massif de cellules phytoplanctoniques, caractérisé par une altération de la couleur et de la transparence des eaux, a attiré l'attention des spécialistes comme en témoignent des articles à ce sujet (Forti, 1906; Schreiber, 1928; Zanon, 1931) et les nombreuses publications parues dans les journaux (Fonda Umani *et al.*, 1989). Récemment les « marées colorées », aujourd'hui ainsi appelées même s'il ne s'agit pas de marées, sont toujours plus fréquemment signalées le long des côtes méditerranéennes (Jacques & Sournia, 1979). Le phénomène est souvent apparu le long des côtes adriatiques (Piccinetti & Manfrin, 1969; Frogliia, 1970; Artegiani *et al.*, 1985), y compris les bassins saumâtres côtiers (D'Ancona, 1954; Cviic,

1955, 1960; Voltolina 1970, 1973; Andreoli *et al.*, 1987). Mais il existe aussi des signalisations dans quelques milieux saumâtres le long des côtes tyrrhéniennes (Genovese 1961; Genovese *et al.*, 1963; Carrada & Rigillo Troncone, 1974; Lenzi & Salvatori, 1986).

En effet les eaux saumâtres présentent souvent des conditions chimiques, physiques et trophiques favorables aux poussées phytoplanctoniques (Steidinger, 1975; Aubert & Aubert, 1986); en outre, ces poussées sont favorisées par la sélection biologique et la compétition interspécifique, qui sont fortes au sein des bassins lagunaires (Pincemin, 1969).

Les conditions qui amorcent d'habitude le développement massif des microalgues sont, presque toujours, assez complexes et liées à la concomitance de différents facteurs qui, en général, éludent toute prévision possible (Aubert *et al.*, 1984).

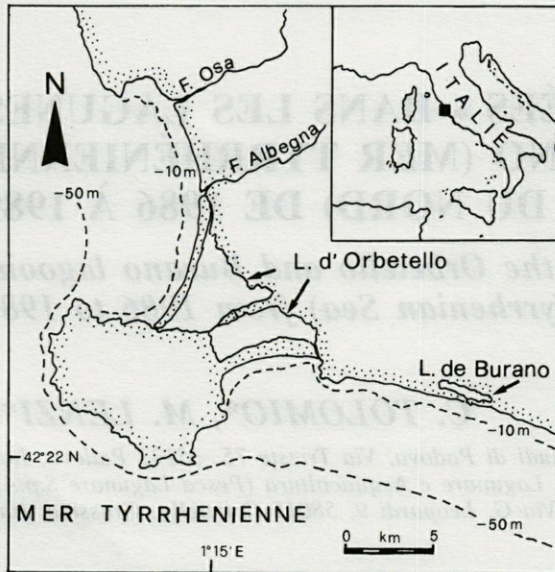


Fig. 1. – Zone d'étude.
Area of study.

Mais, au-delà de considérations typiquement académiques, c'est l'aspect socio-économique qui suscite surtout de l'intérêt dans l'opinion publique à cause des possibles répercussions sur les activités aquicoles et halieutiques. En outre, abstraction faite de graves difficultés pour l'exercice de la pêche et des limitations au développement naturel des stocks de Poissons, il y a des risques non négligeables d'ordre sanitaire puisque souvent les microalgues responsables des eaux colorées produisent des biotoxines qui causent des dommages aux organismes marins et, indirectement, à l'homme (Pulchino & Volterra, 1986).

Etant donné ces considérations, nous avons commencé récemment une activité de contrôle de la phénoménologie en ce qui concerne les manifestations les plus importantes surtout dans des milieux côtiers exploités pour leurs ressources. Les résultats des études effectuées jusqu'à présent dans quelques zones de la Mer Méditerranée et de l'Europe du Nord ont été synthétisés dans quelques publications, parmi lesquelles il faut mentionner en particulier le travail de Sournia *et al.* (1991).

DESCRIPTION DES MILIEUX EXAMINÉS

Parmi les milieux humides particulièrement intéressants et inclus dans des projets de protection de l'environnement il faut mentionner, le long des côtes toscanes, la lagune d'Orbetello et l'étang côtier de Burano, relativement proches (fig. 1).

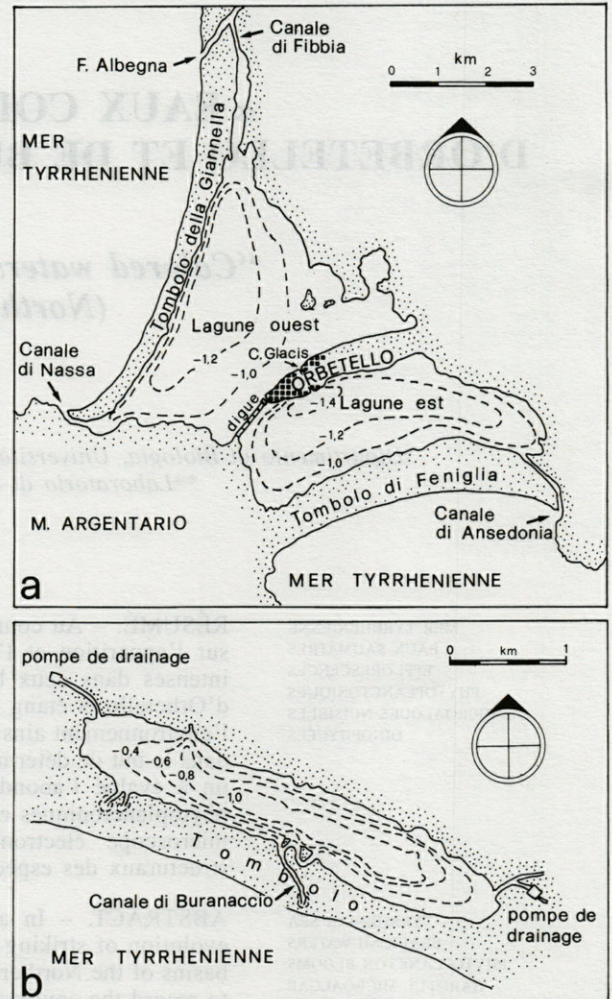


Fig. 2. – a, les lagunes d'Orbetello ; b, lagune de Burano (bathymétrie en m).

a, the lagoons of Orbetello ; b, the lagoon of Burano (the bathymetry is expressed in metre).

La lagune d'Orbetello représente un système littoral soumis au cours du temps à plusieurs phases transgressives et régressives, avec des dépôts de sédiments tantôt continentaux, tantôt marins (Brambati *et al.*, 1979). Actuellement la lagune, située entre la côte et le Mont Argentario, de superficie voisine de 2600 ha, est délimitée par deux cordons littoraux sableux d'origine alluviale (tomboli), coupés par des canaux de communications avec la mer (Canale Nassa et Canale di Fibbia aux extrémités du Tombolo della Giannella et Canale di Ansedonia à la limite orientale du Tombolo di Feniglia : fig. 2a). Un tombolo médian, traversé par le Canale Glacis près de l'agglomération d'Orbetello, subdivise la pièce d'eau en deux parties : lagunes ouest et l'est. Les apports d'eau douce sont très faibles : dans la lagune ouest ils se produisent par le Canale di Fibbia, qui se jette dans la mer près de l'embouchure du Fleuve Albegna ; au contraire, dans la lagune est, il y a des sources d'eau douce au fond et quelques petits canaux d'écoulement dans la zone la plus orientale. La profondeur assez limitée (en moyenne 1 m) cause, au cours de l'année, des fluctuations thermiques ($> 20^{\circ}\text{C}$) et

salines (> 30 ‰) remarquables, surtout là où il y a une circulation hydrique moins accentuée (Anselmi, 1929; Salvatori *et al.*, 1985). Il s'ensuit que fréquemment, pendant l'été, la lagune présente des eaux hyperhalines, même si les valeurs moyennes annuelles sont inférieures à celles qu'on relève en mer ouverte (Maldura, 1935); de toute façon la salinité est plus élevée dans la lagune ouest que dans la lagune est (Brambati *et al.*, 1979; Lenzi & Angelini, 1984; Bucci *et al.*, 1988). Le sédiment du fond est caractérisé par du sable et de la vase : la granulométrie varie par rapport aux différentes zones lagunaires; ceci influence la colonisation de la végétation benthique (algues et phanérogames). Les algues flottantes, non fixées au substratum, ont une distribution peu constante, même s'il est possible de reconnaître des zones préférentielles où elles se développent et s'accumulent. Pendant les derniers 20 ans il y a eu des changements rapides de la végétation algale : *Valonia aegagropila* Agardh et *Chaetomorpha linum* (Müller) Kützing ont été remplacées par *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfuss et, récemment, par *Ulva rigida* Agardh et, de nouveau, par *Chaetomorpha linum* (Giaccone, 1978; Lenzi, 1984; Naviglio *et al.*, 1988).

La structure géomorphologique de l'étang côtier de Burano est bien plus simple (fig. 2 b) : il est peu étendu (120 ha environ), peu profond (tout au plus 1 m) et d'habitude ne communique pas avec la mer puisque le Canale di Burannaccio est souvent comblé par un cordon sableux qui ne s'ouvre que lorsque les eaux dépassent les niveaux d'alerte (Cognetti *et al.*, 1976). Les apports hydriques sont dus à l'écoulement d'eaux superficielles, douces ou saumâtres, grâce à l'activité de pompes de drainage aussi bien dans le secteur oriental que dans le secteur occidental. Au contraire les eaux marines suintent à travers la dune côtière : ce phénomène s'est accentué les dernières années (Lenzi & Angelini, 1985). Dans le secteur occidental, par l'intermédiaire d'un lit unique, les eaux du Fosso di San Floriano et du Fosso del Melone se jettent dans le bassin. Au fond se trouve une couche de vase riche en matériel organique où se développe une végétation de *Ruppia cirrhosa* (Petagna) Grande (Potamogetonaceae), associée à des peuplements flottants, qui actuellement sont formés, à l'est, surtout par *Polysiphonia* sp. et, à l'ouest par *Chaetomorpha linum* (Lenzi & Angelini, 1985).

MATÉRIELS ET MÉTHODES

De 1986 à 1989 nous avons effectué une série d'observations dans la lagune d'Orbetello. Pendant cette période plusieurs efflorescences de microalgues ont été observées; elles ont quelquefois l'aspect de remarquables masses d'agrégats mucilagineux, flottant en surface ou au ras du fond. Au printemps 1990, même dans le petit bassin littoral de Burano, il y a eu un épisode dystrophique avec une efflorescence monospécifique.

Pendant la période d'étude, à l'occasion des épisodes les plus manifestes, on a dressé la carte des zones de prolifération phytoplanctonique et de colonisation des populations benthiques et on a décrit l'évolution du phénomène par rapport aux conditions météorologiques; quelques paramètres hydrologiques ont été relevés et des échantillons de phytoplancton ont été récoltés dans le but d'identifier les taxons responsables, d'éva-

luer l'abondance des cellules par volume unitaire selon la méthode d'Utermöhl (1958) et de définir la structure des communautés phytoplanctoniques (indice de diversité : Shannon, 1948). Pour ce qui concerne les espèces les plus abondantes ou pouvant jouer un rôle important dans la production de biotoxines, surtout en présence de populations oligospécifiques ou monospécifiques, nous avons procédé à des analyses taxinomiques plus détaillées au moyen du microscope électronique à balayage (Philips PSEM 500) : le matériel a été déshydraté à l'alcool éthylique, traité au point critique et métallisé avec de l'or-palladium; les photos ont été effectuées à 25 kV.

RÉSULTATS ET OBSERVATIONS

Lagunes d'Orbetello

— *Juillet/août 1986* — Au cours de ces deux mois on a observé dans tout le bassin des poussées microalgales qui ont déterminé une variation continue de la couleur des eaux. La température était comprise entre 24 et 28°C et la salinité au-dessus de 40 ‰, témoignant de la faible influence des apports continentaux et de l'action non négligeable de l'évaporation estivale.

Le phytoplancton était en majeure partie constitué par des cellules ovoïdes ou sphéroïdales, quelques-unes plus petites ($\varnothing = 10-12 \mu\text{m}$), d'autres plus grandes ($\varnothing = 20-25 \mu\text{m}$) avec beaucoup de chloroplastes et un sillon transversal (cingulum) bien enfoncé : par ces caractères elles ont été attribuées aux Dinophycées (Gymnodiniales), même si la plupart des exemplaires était très déformée sous l'action des fixateurs, peut-être à cause de la structure non rigide de la thèque (Dodge & Crawford, 1970). Les communautés phytoplanctoniques étaient en outre composées par des Euglénophycées (en particulier *Euglena acus* Ehrenberg, *E. gasterosteus* Skuja, *E. caudata* Hübner), des Diatomophycées (représentées surtout par *Nitzschia longissima* (Brébisson) Grunow, *Pleurosigma normannii* Ralfs et *P. elongatum* W. Smith) et d'autres Dinophycées, parmi lesquelles il faut mentionner *Prorocentrum micans* Ehrenberg et *Protoperdinium* cf. *quinquecorne* (Abé) Balech. Tandis que *Prorocentrum micans* est toujours fréquent dans les eaux saumâtres grâce à sa tolérance haline marquée, manifestant une large variabilité morphologique (Pl. I, a), au contraire *Protoperdinium* cf. *quinquecorne* (Pl. I, b) a été trouvé seulement récemment dans les milieux lagunaires de Vénétie et de Sardaigne (Tolomio, 1988; Andreoli & Tolomio, à paraître).

— *Juillet 1987* — Des eaux d'une couleur jaune-marron, très foncée, ont caractérisé la lagune ouest, soit dans la partie la plus méridionale soit dans une zone relativement limitée près du débouché du Canale di Fibbia (fig. 3a). Le phé-

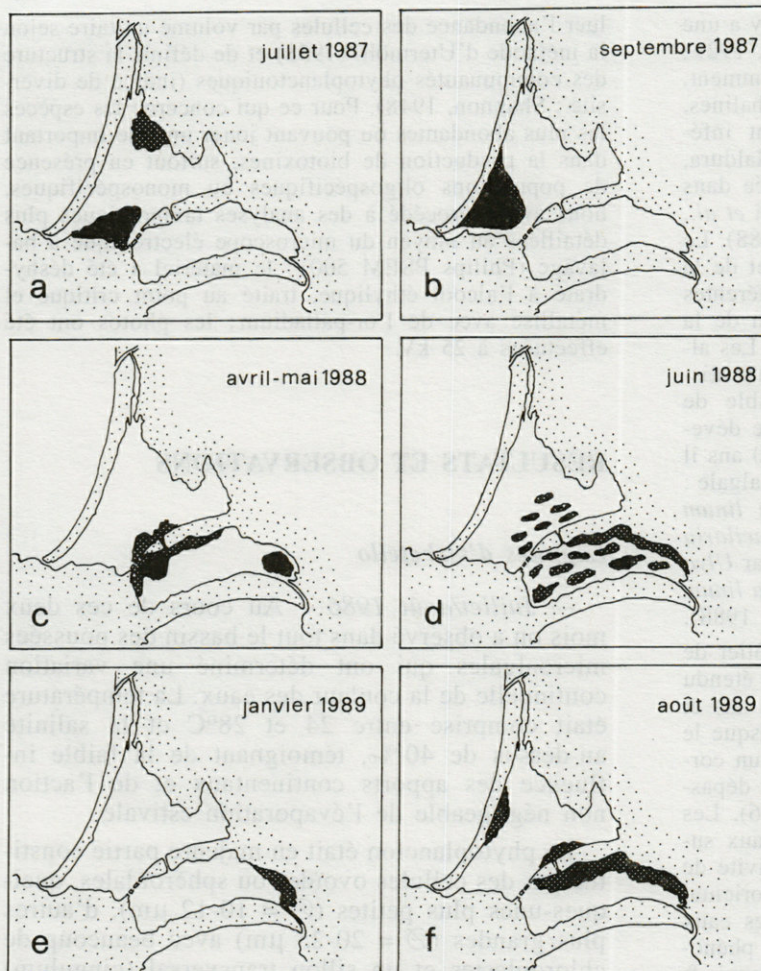


Fig. 3. Etendue des poussées phytoplanctoniques les plus significatives (description dans le texte).

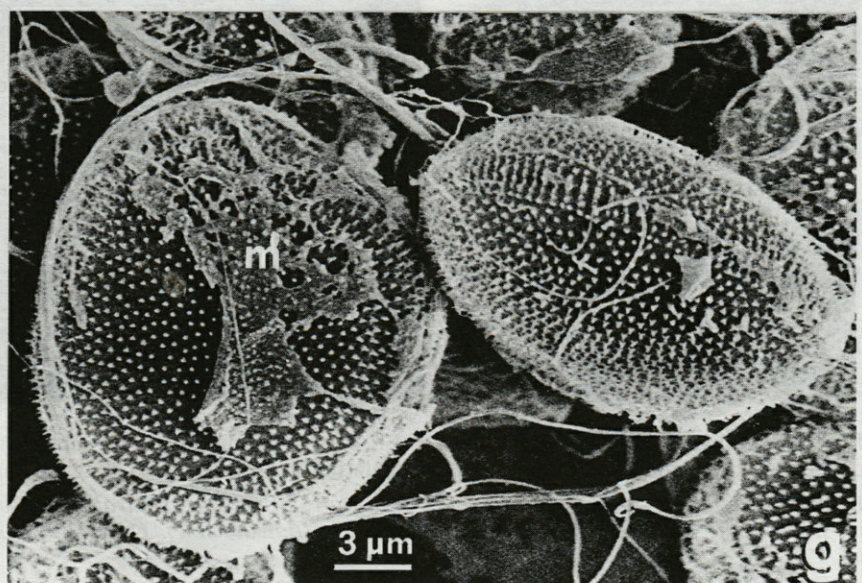
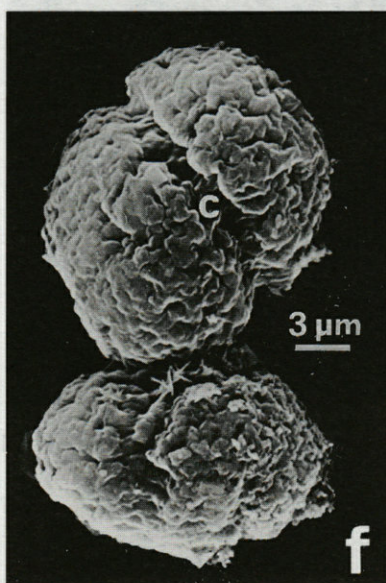
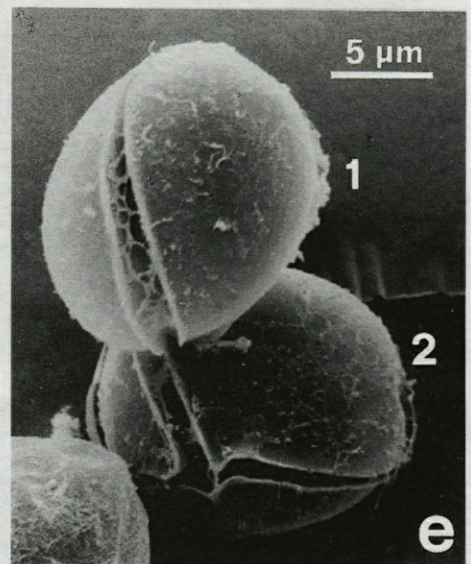
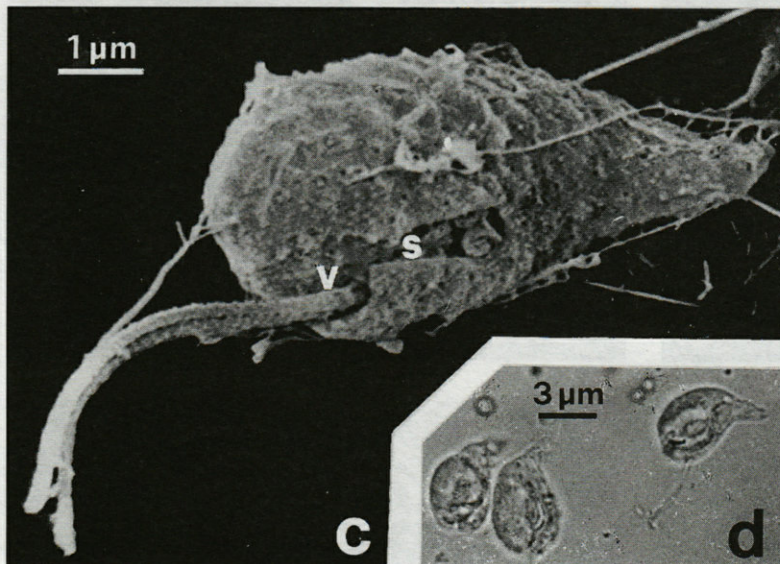
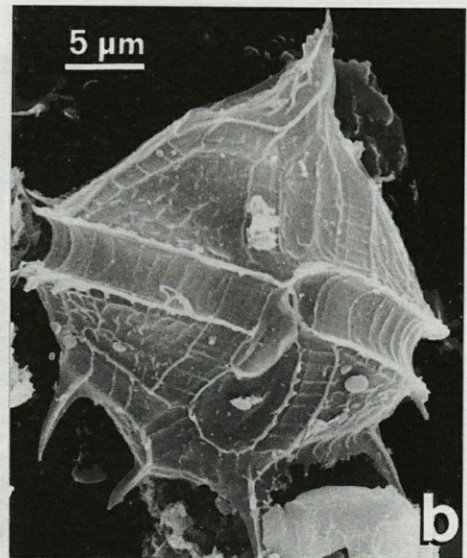
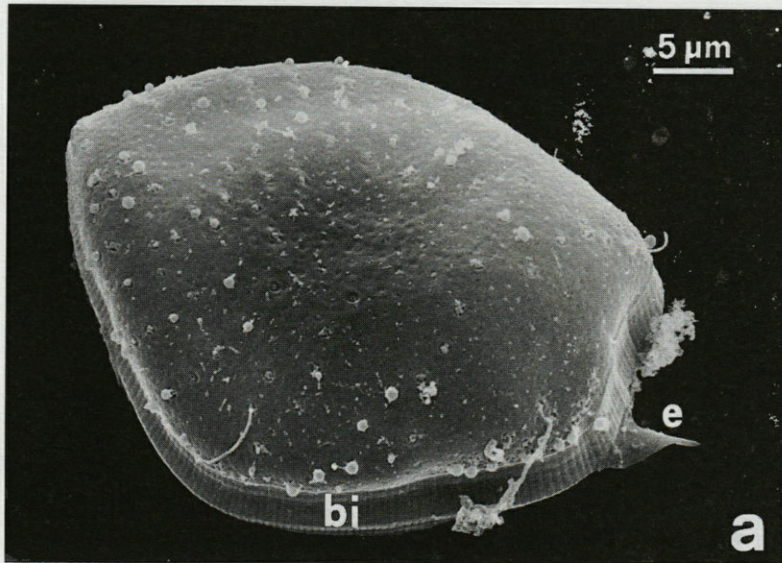
Extent of the very significant phytoplanktonic blooms (see the text).

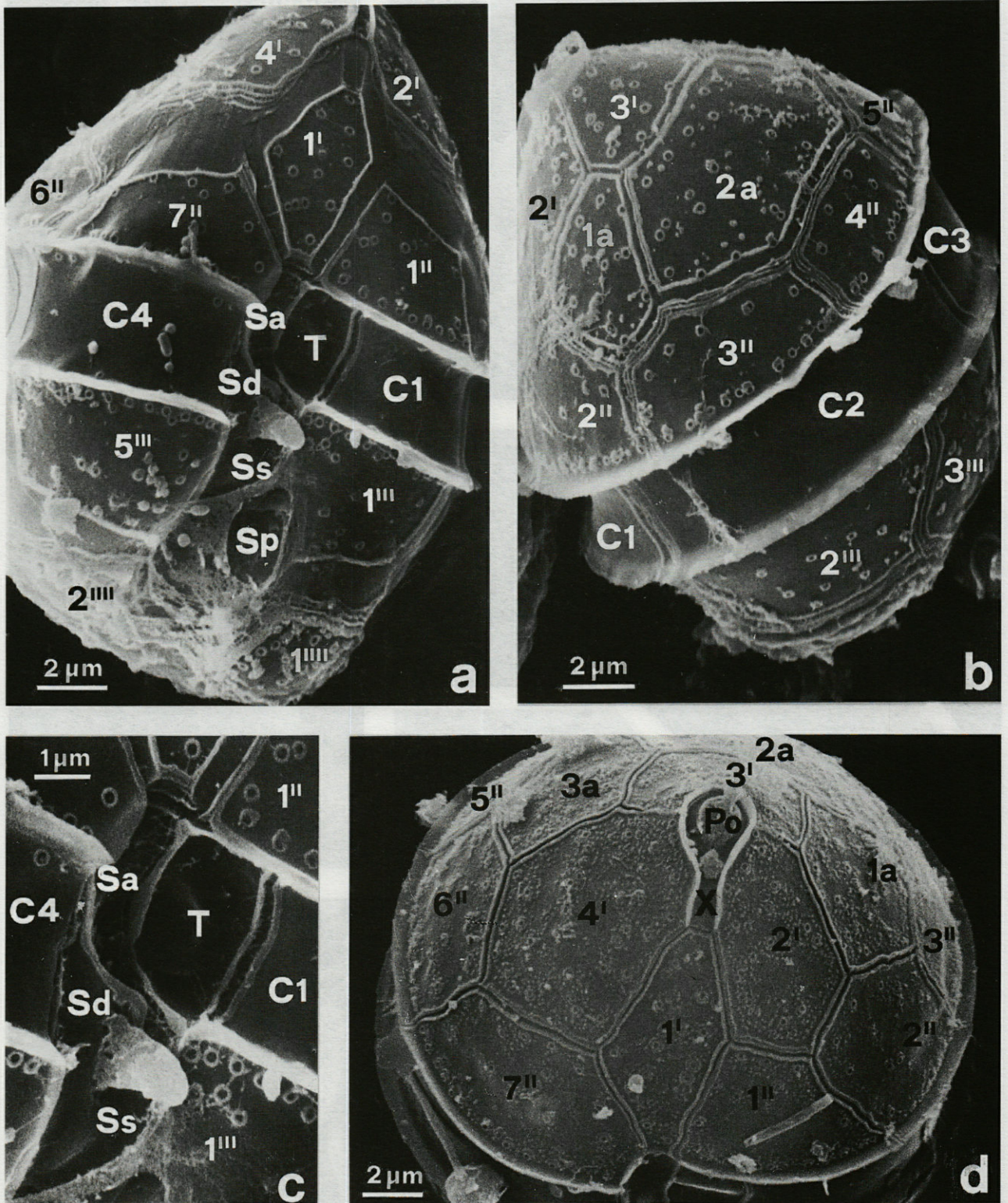
nomène a intéressé toute la colonne d'eau et a provoqué une réduction de la transparence (disque Secchi = < 0,7 m). Comme l'année précédente, la température et la salinité étaient, au-dessus de 26°C et de 39‰. L'abondance des cellules en suspension était comprise entre 10^4 et 10^5 cell.ml⁻¹. La tabulation (Po, X, 4', 3a, 7'', 4C+T, 4S, 5''', 2'''' : Pl. II, a-d) a permis d'attribuer ces formes à *Pentapharsodinium tyrrhenicum*, une Dinophycée ré-

cemment revue et redécrite par Montesor, Zingone et Marino (1993), en étudiant le basionyme *Peridinium tyrrhenicum* (Balech, 1990). Les exemplaires récoltés à Orbetello présentent quelques petites différences par rapport à ceux trouvés dans le Golfe de Naples et le Golfe de Salerno, comme, par ex., la présence constante d'un pédoncule en forme de trompe sur la plaque sulcale droite (Pl. II, c).

Pl. I. - a, *Prorocentrum micans* (M.E.B.) : valve droite (bi = bande intercalaire; e = épine); lagunes d'Orbetello, juillet/août 1986. b, *Protoperidinium* cf. *quinquecorne* (M.E.B.) : vue ventrale; lagunes d'Orbetello, juillet/août 1986. c, *Hillea fusiformis* (Schiller) Schiller (?) (M.E.B. : v = vestibulum; s = sillon); lagune ouest d'Orbetello, décembre 1987. d, *Hillea fusiformis*? (M.O.); lagune ouest d'Orbetello, décembre 1987. e, *Coolia monotis* (M.E.B.), vue de côté (1) et de face (2); lagunes d'Orbetello, avril/mai 1988. f, Gymnodinales (M.E.B.) : on peut observer le cingulum (c) bien marqué; lagunes d'Orbetello, juin 1988. g, *Prorocentrum minimum* : détail (M.E.B.) où on peut remarquer les filets et les pellicules mucilagineuses (m); lagune est d'Orbetello, janvier 1989.

a, *Prorocentrum micans* (M.E.B.) : right valve (bi = intercalary band; e = thorn); Orbetello Lagoons, July/August 1986. b, *Protoperidinium* cf. *quinquecorne* (M.E.B.) : ventral view; Orbetello Lagoons, July/August 1986. c, *Hillea fusiformis* (Schiller) Schiller (?) (S.E.M. : v = vestibulum; s = groove); Orbetello West Lagoon, December 1987. d, *Hillea fusiformis* (?); Orbetello West Lagoon, December 1987. e, *Coolia monotis* (S.E.M.) : side (1) and front (2) view; Orbetello Lagoons, April/May 1988. f, Gymnodinales (S.E.M.) : the deep cingulum (c) is still visible; Orbetello Lagoons, June 1988. g, *Prorocentrum minimum* : detail (S.E.M.) ; mucilaginous filaments and pellicles (m) are visible; Orbetello East Lagoon, January 1989.





Pl. II. *Pentapharsodinium tyrrenicum* (M.E.B.): a, tabulation (vue ventrale). b, tabulation (vue gauche). c, détail de la région sulcale avec pédoncule. d, tabulation (vue d'en haut). Lagune ouest d'Orbetello, juillet 1987.

Pentapharsodinium tyrrenicum (S.E.M.): a, plate tabulation (ventral view). b, plate tabulation (left view). c, detail of sulcus zone with peduncle. d, plate tabulation (apical view). Orbetello West Lagoon, July 1987.

— *Septembre 1987* – L'efflorescence, qui a duré 15 j environ, s'est développée dans une zone circonscrite au début, par la suite plus étendue, près du tombolo della Giannella, en face du débouché dans la lagune du Canale di Nassa (fig. 3b). On pouvait distinguer nettement les eaux de l'efflorescence colorées en jaune-brun des eaux lagunaires restantes; les courants de marée ont entraîné des déplacements périodiques des masses d'eau colorée. La dispersion des micro-organismes et le rétablissement des conditions normales se sont produits à la fin du mois sous l'action des vents et des précipitations. Pendant la phase initiale, dans des eaux de salinité très élevée (> 40 ‰) et à 26°C, la population phytoplanctonique (> 10⁴ cell.l⁻¹) était hétérogène, constituée par beaucoup d'espèces: il faut souligner en particulier l'abondance de quelques Euglénophycées (*Euglena pascheri* Swirenko), de plusieurs Diatomophycées (*Skeletonema costatum* (Greville) Cleve, *Melosira juergensi* Agargh, *Grammatophora oceanica* Ehrenberg, *Nitzschia longissima* et *Pleurosigma normannii*) et de Dinophycées, parmi lesquelles, en plus de *P. micans* déjà mentionné, on doit remarquer la présence de *Gymnodinium splendens* Lebour (Pl. II, d), très fréquent dans les lagunes de l'Adriatique méridional (Solazzi *et al.*, 1973; Tolomio *et al.*, 1990) ainsi que dans quelques viviers de la lagune de Venise où on peut le trouver parfois en quantité massive (Andreoli & Tolomio, 1988). Dans la dernière phase du phénomène on a remarqué des changements considérables de la structure de la communauté phytoplanctonique. La diversité spécifique baisse d'une façon remarquable ($H < 1,5$); en même temps que *Skeletonema costatum*, très abondant, se développent *Eutreptiella marina* Da Cunha et beaucoup de microflagellés, peu faciles à classer malgré les tentatives taxonomiques à cet égard (Travers, 1972; Throndsen, 1980).

— *Décembre 1987* – Dans la zone la plus septentrionale de la lagune ouest, presque en face du Canale di Fibbia et à l'abri de la terre ferme, on a observé, surtout au ras du fond, des masses caractéristiques d'une couleur marron foncée. La température était de 9°C environ et la salinité dépassait de peu 15 ‰: les conditions du milieu étaient donc différentes de celles relevées dans les cas précédents. La composition du phytoplancton est également apparue différente: c'est une population presque monospécifique d'organismes très petits (longueur = 6-8 µm), en forme de virgule, arrondis à l'apex et pointus à l'antapex (Pl. I, d), non pourvus du cytopharynx mais avec un sillon latéral étendu longitudinalement, d'où sortaient deux flagelles (Pl. I, c) peu visibles au microscope optique. D'après ces caractères (Throndsen, 1993), il s'agirait de Cryptophycées (ordre Cryptomonadales, genre *Hillea*). Le développement massif de ces organismes pendant la saison froide n'est pas rare: par ex., à Valle Bagliona (delta du Po), en

février 1986, dans des conditions d'environnement similaires, on a relevé une prolifération anormale de Cryptophycées (Andreoli *et al.*, 1987); cependant les eaux étaient alors bien plus rouges que celles observées à Orbetello.

— *Avril 1988* – Le long des rivages du tombolo médian (Orbetello) et, dans la lagune est, en face du débouché du Canale di Ansedonia (fig. 3c) on a trouvé de petites masses gélatineuses flottantes à tous les niveaux ou attachées à la végétation benthique, lorsque les eaux étaient mésohalines (29 ‰), pas trop chaudes (19°C), nettement alcalines (pH = 8,7) et très transparentes. Ces masses donnaient aux eaux une couleur brun-violacé. L'analyse des échantillons a mis en évidence la présence presque monospécifique de *Coolia monotis* Meunier (Pl. I, e), Dinophycée benthique de large distribution mondiale mais peu signalée le long des côtes italiennes (Tolomio & Cavolo, 1985). En effet, dans des conditions ambiantes favorables, cette espèce se développe en grande quantité, particulièrement sur les végétaux qui colonisent les fonds.

— *Mai 1988* – A la fin du mois, dans les eaux environnant l'agglomération d'Orbetello, le phénomène paru à la moitié d'avril s'est répété d'une façon semblable, provoqué, comme précédemment, par *Coolia monotis*. Dans la zone intéressée la salinité s'est maintenue au-dessous de 26 ‰ tandis que la température s'est révélée plus basse que celle de la saison (15°C environ); d'ailleurs, même si cette espèce est signalée dans des zones sub-tropicales, elle est présente de préférence dans les régions tempérées ou tempérées froides (Tolomio & Cavolo, 1985).

— *Juin 1988* – Dans toute la lagune est et, en faible partie, même dans la lagune ouest (fig. 3 d), en surface et au ras du fond on a repéré des agrégats d'algues unicellulaires en forme de nuages ou de lentilles d'une couleur jaune dorée. La cause du phénomène est une Dinophycée Gymnodiniale malgré le collapsus cellulaire dû à la paroi peu rigide et aux opérations de conservation et de préparation des échantillons (Pl. I, f). En qualité d'espèces accompagnatrices on a trouvé des Diatomophycées tychopélagiques (*Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann & Lewin, *Amphora hyalina* Kützing, *Striatella unipunctata* (Lyngbye) Agardh, *Achnanthes brevipes* Agardh), quelques Euglénophycées et, parmi les Dinophycées, *Prorocentrum micans* et *Gymnodinium splendens*. Au moment du prélèvement les valeurs des paramètres étaient: température = 24°C; salinité = 23 ‰; pH = 7,6; O₂ = 7,5 ml.l⁻¹; disque Secchi = 0,6 m.

— *Janvier 1989* – Une température basse (7,5°C), un contenu salin relativement réduit (25 ‰) à cause de pluies prolongées et abondantes et une élévation de l'oxygène dissous (> 10 ml.l⁻¹) ont caractérisé les eaux lagunaires pendant cette

période, lorsqu'une efflorescence a intéressé une bande riveraine assez étroite près du débouché du Canale di Ansedonia dans la lagune est (fig. 3e). Quand les eaux étaient calmes, les micro-organismes s'accumulaient surtout en surface, en limitant la transparence (disque Secchi = 0,2 m) et en provoquant l'apparition d'une couleur brune jaunâtre. L'examen au microscope optique et électronique à balayage (Pl. I, g) a permis d'identifier l'espèce responsable (*Prorocentrum minimum* (Pavillard) Schiller, y compris la variété *mariae-lebouriae*: Dodge, 1975) et d'évaluer sa concentration ($> 10^4$ cell.ml⁻¹). Il s'agit d'une Dinophycée potentiellement toxique en fortes concentrations, qui se développe surtout dans des zones recevant des apports d'eau douce continentale: grands deltas, estuaires, fjords, lagunes ou étangs côtiers (Sournia *et al.*, 1991). Même si elle est présente toute l'année, le développement massif en hiver, avec beaucoup de mucilage (Pl. I, g), semble être un événement inhabituel; du reste d'autres espèces du genre *Prorocentrum* sont fréquentes et abondantes dans les eaux froides de la mer Baltique ou des fjords de la Norvège (Dodge, 1982) et, quelquefois, elles produisent des blooms même en hiver (Zotter, 1979). Récemment *Prorocentrum minimum* a été signalé dans les eaux de la mer Adriatique (Marasovic *et al.*, 1990) et de ses bassins saumâtres (Andreoli & Tolomio, 1988; Tolomio *et al.*, 1990), mais il n'a atteint que rarement des quantités vraiment massives (Andreoli *et al.*, 1986).

— *Août 1989* — Une floraison d'algues planctoniques unicellulaires, qui ont donné aux eaux différentes tonalités de couleur, s'est vérifiée dans toute la lagune. La plus grande concentration de cellules a été relevée le long du bord septentrional de la lagune est et, dans la lagune ouest, à l'abri de l'agglomération d'Orbetello et près de la partie centrale du tombolo della Giannella (fig. 3 f). Partout la température de l'eau est élevée (27°C); on a mesuré une salinité de 40 ‰ environ; les valeurs de pH, comprises entre 7,3 et 7,7 étaient plus basses que la normale; en général le bas contenu en oxygène dissous dénotait une situation critique, particulièrement accentuée dans la zone orientale (< 1 ml.l⁻¹), comme en témoignent des observations effectuées ailleurs pendant des phénomènes similaires (Carrada & Rigillo Troncone, 1974). La transparence limitée (disque Secchi = 0,4 m) est en relation avec la grande quantité de particules en suspension. La population phytoplanktonique, comme en été 1987, était constituée presque exclusivement par des Gymnodiniales; dans le bassin ouest seulement, d'autres espèces étaient présentes en quantité non négligeable: *Prorocentrum lima* (Ehrenberg) Dodge et *Proto-peridinium divergens* (Ehrenberg) Balech parmi les Dinophycées, *Eutreptia lanowi* Steur parmi les Euglénophycées. Les Diatomophycées, représentées par des cellules naviculoïdes très petites, ont

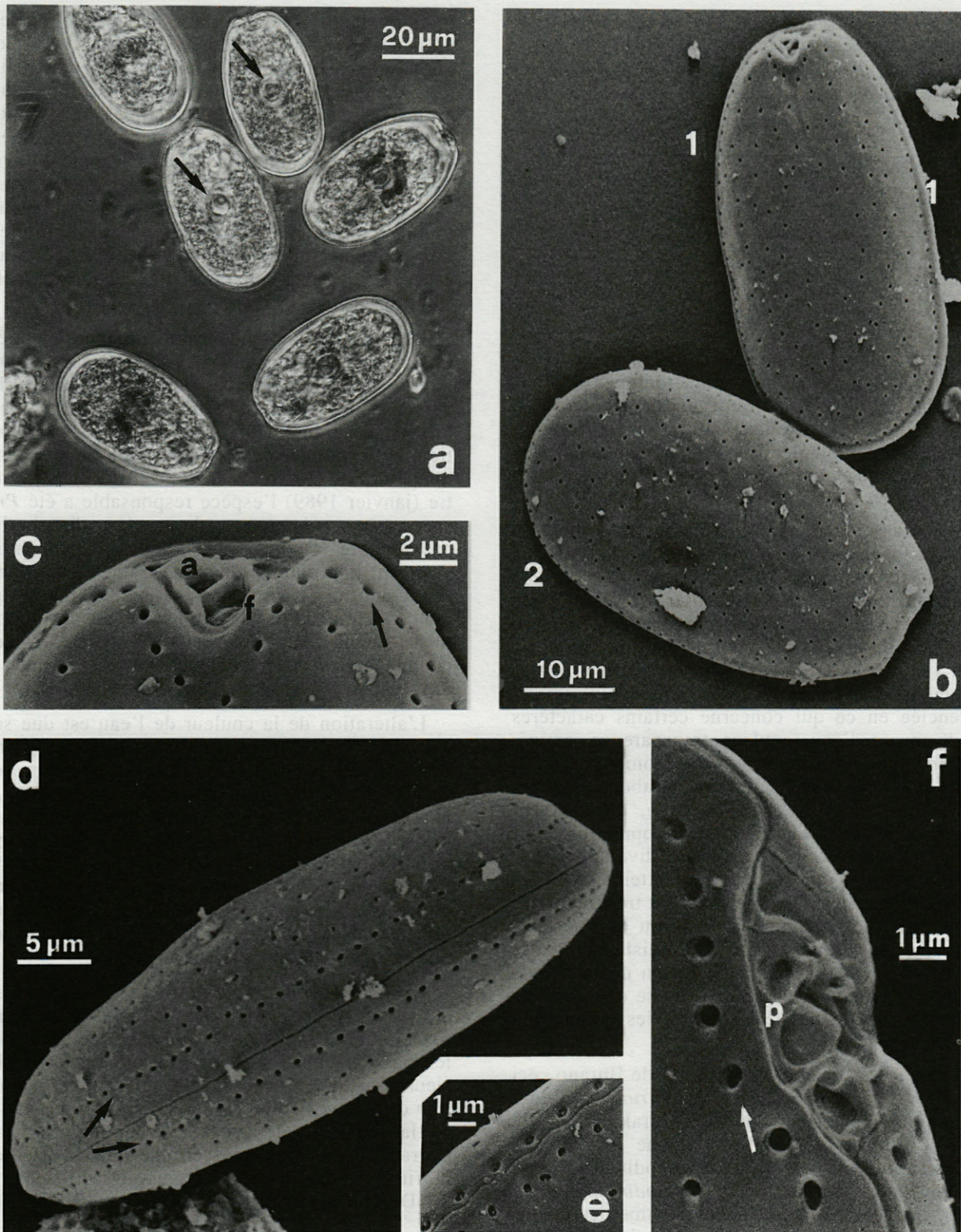
joué un rôle peu significatif du point de vue quantitatif.

Lagune de Burano

— *Avril 1990* — Dans la partie occidentale du bassin une importante efflorescence d'organismes planctoniques, libres ou réunis dans des masses filandreuses au ras du fond, a été observée; au contraire, des agrégats mucilagineux flottants se sont présentés dans la zone centrale, en face du Canale di Buranaccio. Les eaux en surface (t = 17°C) étaient caractérisées par une forte variabilité du pH (7,6 à 8,8) et de l'oxygène dissous (4 à 7 ml.l⁻¹). Le phénomène, très spectaculaire, n'a duré qu'une dizaine de jours à cause d'un brusque changement des conditions météorologiques (pluie et vent). L'espèce responsable a été une Dinophycée benthique, *Prorocentrum lima* (Pl. III, a-f), déjà récoltée en quantité considérable à Orbetello (août 1989). Il s'agit d'une espèce d'habitude peu fréquente et, par conséquent, peu signalée: elle produit des biotoxines de type DSP (Hallegraeff, 1993), qui causent des nuisances graves à la santé humaine, voire la mort. Dans les masses mucilagineuses, cette espèce était agrégée à *Prorocentrum minimum*; ceci contredit le principe de l'«exclusion mutuelle», que Iwasaki (1979) a mis en évidence *in vitro* pour des taxons de ce genre. Les deux espèces mentionnées sont très fréquentes dans les eaux saumâtres italiennes (Tolomio, 1978), en particulier dans la Mer Tyrrhénienne (De Angelis, 1962); elles ont été trouvées avec quelques Diatomophycées communes dans les eaux dessalées où il y a de forts apports continentaux, c'est-à-dire *Cylindrotheca closterium* et *Cocconeis placentula* v. *lineata* (Ehrenberg) Van Heurck.

CONCLUSIONS

Plusieurs hypothèses ont été formulées au sujet de l'apparition soudaine de phénomènes comparables à ceux décrits auparavant (Ghiretti *et* Carriello, 1984). Quelques-unes se basent sur la participation de facteurs spécifiques de croissance qui favorisent les processus de reproduction massive de quelques micro-organismes par rapport à d'autres dans le cadre d'une compétition interspécifique; d'autres hypothèses supposent l'émission de substances inhibitrices par quelques espèces, comme il a été démontré à propos des interactions parmi les Diatomées, les Dinophycées et les Bactéries dans le cycle planctonique de l'eutrophisation; enfin, selon d'autres hypothèses encore, il y a une conjonction de facteurs (température, salinité, etc...), qui, dans des cas particuliers de pol-



Pl. III. *Prorocentrum lima* : a, population monospécifique vue au M.O. (flèches = pyrénoides au centre de la cellule. b, valve gauche (1) et valve droite (2) vues au M.E.B. : distribution des pores des trichocystes, absents dans la zone centrale. c, détail (M.E.B.) de la région apicale de la valve gauche (a = pore auxiliaire ; f = pore flagellaire ; flèche = pores marginaux). d, vue dorsale (M.E.B.) de la bande intercalaire avec les pores marginaux (flèches). e, détail (M.E.B.) de la suture, quelquefois ondulée. f, détail (M.E.B.) de la région apicale de la valve droite (p = plaquettes apicales ; flèche = pores marginaux). Lagune de Burano, avril 1990.

Prorocentrum lima : a, monospecific population (L.M.) (arrows = pyrenoids at the cell center). b, left (1) and right (2) valve (S.E.M.) : distribution of the trichocyst pores, absent in the central region ; c, detail (S.E.M.) of the apical region, left valve (a = auxiliary pore ; f = flagellar pore ; arrow = marginal pores). d, dorsal view (S.E.M.) of the intercalary band with the marginal pores (arrows). e, detail (S.E.M.) of the suture, sometimes wavy. f, detail (S.E.M.) of the apical region, right valve (p = apical plates ; arrow = marginal pores). Burano Lagoon, April 1990.

Tabl. I. – Données hydrologiques relevées pendant les efflorescences dans les lagunes d'Orbetello.

Hydrological data registered during the blooms in the Orbetello lagoons.

Période	t °C	Sal. ‰	pH	O ₂ ml·l ⁻¹	Secchi m	taxons responsables
juillet/août 1986	24 à 28	40 à 43	8,5		0,3 à 0,9	Gymnodinales
juillet 1987	>26	>39	8,1		0,7	<i>Pentaphtarsodium tyr.</i>
septembre 1987	26	>40	7,8		0,6	plusieurs taxons
décembre 1987	9	≥15				Cryptophycées
avril 1988	19	29	8,7			<i>Coolia monotis</i>
mai 1988	~15	>26	8,5			<i>Coolia monotis</i>
juin 1988	24	23	7,6	7,5	0,6	Gymnodinales
janvier 1989	7,5	25	8,4	>10	0,2	<i>Prorocentrum minimum</i>
août 1989	27	~40	<7,7	<1	0,4	Gymnodinales

lution de l'environnement, produisent un développement massif de cellules planctoniques (Aubert et Aubert, 1986). Toutefois il est déplacé de penser qu'une cause exclut l'autre; au contraire, il semble que la complexité du phénomène confirme la thèse d'une conjonction de différentes conditions, toutes favorables.

Au cours de nos observations, les zones les plus influencées par le phénomène ont toujours été différentes (fig. 3, a-f) et caractérisées par une situation hydrologique particulière et contingente (Tabl. I) et même par une durée et une période d'apparition diverses. En outre, sauf quelques cas, il n'y a jamais eu de développement des mêmes organismes responsables: d'où une évolution différenciée en ce qui concerne certains caractères de la masse d'eau (couleur, transparence, oxygénation, concentration phytoplanctonique, etc...). Mais il y a un aspect commun: l'abondance très élevée des cellules en suspension, qui peuvent même dépasser 10⁵ cell.ml⁻¹. Les populations sont donc caractérisées par une basse diversité spécifique: souvent une seule espèce atteint 95% des cellules présentes. Dans ce cas il est très important d'identifier les organismes du point de vue taxinomique puisque les effets, déjà nuisibles à cause des phénomènes d'anoxie en raison de la grande quantité de matière organique qui se dégrade, deviennent tout à fait désastreux si les organismes sont toxiques.

Dans les lagunes d'Orbetello et de Burano ceci s'est vérifié: en plus de *Prorocentrum lima* dont la toxicité est bien prouvée (Murakami et al., 1982; Bomber et al., 1985), même *P. minimum* et les formes attribuées aux Gymnodinales, parmi lesquelles il faut signaler *Gymnodinium splendens*, peuvent être considérées comme des taxons nuisibles en puissance (Hansen et Sarma, 1969; Tangen, 1980; Andersen et al., 1980; Trick et al., 1983) et responsables d'épisodes qu'on ne peut pas sous-évaluer du point de vue social, économique et sanitaire, en provoquant des syndromes paralysants (PSP: Paralytic Shellfish Poisoning) ou diarrhéiques (DSP: Diarrhetic Shellfish Poisoning) (Viviani, 1991). Leur apparition est toujours liée à des conditions de stabilité hydro-météoro-

logique, tandis que la phase de développement massif peut avoir une durée différente (de quelques jours à quelques semaines) et peut être interrompue à la suite de changements climatiques et de la sédimentation de cellules sénescents comme cela s'est produit d'une façon brusque à Orbetello en septembre 1987 et à Burano en avril 1990. Mais il faut aussi mentionner que des substances excrétées par les mêmes organismes phytoplanctoniques peuvent avoir un rôle inhibiteur ou stimulant sur le développement de certaines espèces, avec des situations d'exclusion mutuelle (Sournia et al., 1991).

Bien que presque tous les phénomènes aient été observés pendant la saison chaude, il y a eu quelquefois des efflorescences même au cœur de l'hiver dans des eaux assez froides (< 10°C): dans un cas (décembre 1987) il s'agit d'une prolifération de Cryptophycées, qui tolèrent bien les basses températures (Andreoli et al., 1987); dans un autre (janvier 1989) l'espèce responsable a été *Prorocentrum minimum*, dont la distribution cosmopolite (Dodge, 1975), souvent en quantité vraiment importante, témoigne d'une adaptation à des conditions thermiques assez différentes qui donc n'excluent pas la possibilité de développement même dans les eaux tempérées-froides, comme celles des fjords de Norvège (Kimor et al., 1985).

L'altération de la couleur de l'eau est due soit à la prolifération massive d'algues unicellulaires caractérisées par des chloroplastes différents, soit à la remontée d'hydrogène sulfuré du fond qui, à la suite de processus d'oxydation, donne aux masses d'eau une couleur jaune-blanchâtre: tout ceci est une conséquence logique de la dégradation de la biomasse non seulement des microphytes mais aussi (et surtout) des macrophytes, qui, au terme de leur cycle vital, forment d'importantes accumulations sur le fond.

Existe-t-il un rapport entre le développement de la végétation benthique et celui des algues planctoniques? Les observations effectuées dans les bassins concernés ont mis en évidence plusieurs fois une succession temporelle: l'apparition des marées colorées fait suite à la dégradation de la biomasse des végétaux benthiques. Cette dégradation recycle une certaine quantité de sels nutritifs et de substances organiques utilisées par les Dinophycées (Jacques & Sournia, 1978-79).

La possibilité de prévoir le phénomène et de prévenir les dommages au milieu et, indirectement, à l'homme, représente un but tout à fait souhaitable (Trevisan et Andreoli, 1990). En analysant les rapports de cause à effet, Aubert et al. (1984) ont effectué une étude prévisionnelle d'apparition d'eaux rouges: en fait, l'importance de ces phénomènes varie en fonction des espèces qui les provoquent et des conditions écologiques.

C'est peut-être par l'analyse statistique des efflorescences phytoplanctoniques et de leur déterminisme que l'on arrivera à déterminer les périodes éventuelles d'apparition de phénomènes exceptionnels.

REMERCIEMENTS – Les auteurs remercient vivement E. Moschin pour sa collaboration dans la préparation des échantillons observés au M.E.B.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSEN R.J., M.J. LEBLANC & F.W. SUM, 1980. 1 (2,66-trimethyl-4-hydrocyclo-hexenyl)-1,3-butane-dione, extracellular metabolite from the dinoflagellate *Prorocentrum minimum*. *J. Org. Chem.* **45** : 1169-1170.
- ANDREOLI C. & C. TOLOMIO, 1988. Densité et biomasse du phytoplancton dans des bassins fertilisés en « Valle Fosse » et « Valle Zappa » (Lagune de Venise). *Arch. Hydrobiol. (Algol. Studies)* **49** : 505-528.
- ANDREOLI C., C. TOLOMIO, N. RASCIO & L. TALARICO, 1987. Some observations on a cryptophyce responsible for a winter red bloom. *Giorn. Bot. Ital.* **120** : 70-71.
- ANDREOLI C., C. TOLOMIO, A. TONELLO, A. TONELLO, A. ZORZETTO, L. GUGLIELMO & F. LUMARE, 1986. Effetti della fertilizzazione sulle catene trofiche in due valli da pesca della Laguna di Venezia. *Ambiente e Risorse* **1** : 37-46.
- ANSELMIS S., 1929. Osservazioni fisico-chimiche sulla laguna di Orbetello. *Boll. Pesca, Piscicol. Idrobiol.* **5** : 649-690.
- ARTEGIANI A., R. AZZOLINI, M. MARZOCCHI, M. MORBIDONI, A. SOLAZZI & F. CAVOLO, 1985. Prime osservazioni su un « bloom » fitoplanctonico lungo la costa marchigiana nell'anno 1984. *Nova Thalassia* **7** : 137-142.
- AUBERT M. & J. AUBERT, 1986. Eutrophie et dystrophie en milieu marin. Phénomènes planctoniques et bactériens. *Rev. Int. Oceanogr. Méd.* **83-84** : 1-302.
- AUBERT M., H. AUGIER, J. AUBERT, C. GUILLEMAUT, P. VON UNRUH & J.M. PINCEMIN, 1984. Etude prévisionnelle d'apparition d'eaux rouges. *Rev. Int. Oceanogr. Méd.* **73-74** : 5-25.
- BALECH E., 1990. Four new dinoflagellates. *Helgol. Meeressunters* **44** : 387-396.
- BOMBER J.W., D.R. NORRIS & L.E. MITCHELL, 1985. Benthic dinoflagellates associated with ciguatera from the Florida keys. II. Temporal, spatial and substrate heterogeneity of *Prorocentrum lima*. In : Toxic dinoflagellates (Ed. by Anderson D.M., White A.W. & Baden D.G.), pp. 177-182, Elsevier, New York.
- BRAMBATI A., G.P. FANZUTTI, R. MAROCCO, S. PANELLA & G. MAGAZZU, 1979. Caratteristiche sedimentologiche ed idrologiche della laguna di Orbetello. *Archo Oceanogr. Limnol.* **19** : 179-222.
- BUCCI M., V. GARELLI & D. VINCENZI, 1988. Risanamento della laguna di Orbetello. Studi idrologici e idrogeologici. ENEA RT/PAS/88/10, Roma.
- CARRADA G.C. & M. RIGILLO TRONCONE, 1974. Presence of « red water » and environmental condition in some meromitic brackish-water lagoons of the Pontine Region. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **22** : 33-35.
- COGNETTI G., C.M. DE ANGELIS & E. ORLANDO, 1976. Situazione ecologica del Lago di Burano (Grosseto). *WWF, Atti e Studi* **3** : 1-23.
- CVIIC V., 1955. Red water in the lake « Malo Jezero », Island of Mljet. *Acta Adriat.* **6** : 1-15.
- CVIIC V., 1960. Apparition d'« eau rouge » dans le Veliko Jezero (Ile de Mljet). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **15** : 79-81.
- D'ANCONA U., 1954. « Fioritura » di fitoplancton in una valle da pesca. *Archo Oceanogr. Limnol.* **9** : 286-288.
- DE ANGELIS C.M., 1962. Distribuzione ed ecologia di alcune specie di Dinoflagellati di acque salmastre. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli* **32** : 301-314.
- DODGE J.D., 1975. The Procoentrales (Dinophyceae). II. Revision of the taxonomy within the genus *Procentrum*. *Bot. J. Linn. Soc.* **71** : 103-125.
- DODGE J.D., 1982. Marine Dinoflagellates of the British Isles. Her Majesty's Stationery Office, London, 303 p.
- DODGE J.D. & R.M. CRAWFORD, 1970. A survey of thecal fine structure in the Dinophyceae. *Bot. J. Linn. Soc.* **63** : 53-67.
- FONDA UMANI S., E. GHIRARDELLI & M. SPECCHI, 1989. Gli episodi di « mare sporco » nell'Adriatico dal 1729 ai giorni nostri. Regione Autonoma Friuli-Venezia Giulia, 178 p.
- FORTI A., 1906. Alcune osservazioni sul « mar sporco » ed in particolare sul fenomeno avvenuto nel 1905. *N. Giorn. Bot. Ital.* **13** : 357-408.
- FROGLIA C., 1970. Fitoplanctonti raccolti in occasione della moria di pesci verificatasi lungo la costa marchigiana-romagnola nel maggio 1969. *Giorn. Bot. Ital.* **104** : 389-396.
- GENOVESE S., 1961. Sul fenomeno dell' « acqua rossa » riscontrato nello stagno salmastro di Faro (Messina). *Atti Soc. pelor. Sci. fis. mat. nat.* **7** : 269-271.
- GENOVESE S., C. RIGANO & M. LA CAVA, 1963. Ulteriori osservazioni sulla presenza dell' « acqua rossa » nel lago di Faro. *Atti Soc. pelor. Sci. fis. mat. nat.* **8** : 503-510.
- GHIRETTI F. & L. CARIELLO, 1984. Gli animali marini velenosi e le loro tossine. Piccin Nuova Libreria, Padova, 165 p.
- GIACCONE G., 1978. Indagini sulla vegetazione lagunare. In : Risanamento e protezione dell'ambiente idrobiologico delle Lagune di Orbetello. Studio di fattibilità (Ed. da Comune di Orbetello – Regione Toscana) : 100-109.
- HALLEGRAEFF G.M., 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia* **32** : 79-99.
- HANSEN V.K. & A.H.V. SARMA, 1969. On a *Gymnodinium* red water in the eastern North Sea during

- autumn 1968 and accompanying fish mortality with notes on the oceanographic conditions. C.I.E.M. (Copenhagen) C.M./21 : 10 p.
- IWASAKI H., 1979. Physiological ecology of red tide flagellates. In : Biochemistry and physiology of Protozoa (Ed. by Levandowski M. & Hutner S.H.) : 357-393, Academic Press, New York.
- JACQUES G. & A. SOURNIA, 1979. Les «eaux rouges» dues au phytoplancton en Méditerranée. *Vie Milieu* **28-29** : 175-187.
- KIMOR B., A.G. MOIGIS, V. DOHMS & C. STIEMEN, 1985. A case of mass occurrence of *Prorocentrum minimum* in the Kiel Fjord. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **27** : 209-215.
- LENZI M., 1984. Indagine sulla distribuzione delle macrofite nella laguna di Orbetello. *Quad. Mus. Stor. Nat. Livorno* **5** : 37-55.
- LENZI M. & M. ANGELINI, 1984. Indagine sulle condizioni ambientali della Laguna di Orbetello (GR). Chimico-fisica e carico microfitico. *Atti Mus. Civ. Stor. Nat. Grosseto* **3** : 18-30.
- LENZI M. & M. ANGELINI, 1985. Indagine sulla macrovegetazione sommersa e sul carico microfitico dello stagno costiero di Burano. *Quad. Mus. Stor. Nat. Livorno* **6** : 27-35.
- LENZI M. & R. SALVATORI, 1986. Eutrofizzazione, distrofie e produzione ittica nella laguna di Orbetello. *Atti Mus. civ. Stor. nat. Grosseto* **9/10** : 45-55.
- MALDURA C.M., 1935. Ricerche chimiche sulla laguna di Orbetello in rapporto alla biologia. Nota I e II. *Atti Acc. Naz. Lincei Rc.* **22** : 64,68, 140-145.
- MARASOVIC I., T. PUCHER-PETKOVIC & V. PETROVA-KARADJOVA, 1990. *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae) in the Adriatic and Black Sea. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **70** : 473-476.
- MONTRESOR M., A. ZINGONE & D. MARINO, 1993. The calcareous resting cyst of *Pentaparsodinium tyrrhenicum* comb. nov. (Dinophyceae). *J. Phycol.* **29** : 223-230.
- MURAKAMI Y., Y. OSHIMA & T. YASUMOTO, 1982. Identification of okadaic acid as a toxic component of a marine dinoflagellate : *Prorocentrum lima*. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.* **48** : 69-72.
- NAVIGLIO L., R. UCCELI, G. FALCHI & M. LENZI, 1988. Risanamento ambientale della laguna di Orbetello : indagine preliminare sulla distribuzione e sull'abbondanza della vegetazione macrofitica. ENEA, RT/PAS/88/11, Arti Grafiche S. Marcello, Roma. 67 p.
- PICCINETTI C. & G. MANFRIN, 1969. Osservazioni sulla mortalità di pesci e di altri organismi verificatisi nel 1969 in Adriatico. *Note Lab. Biol. mar. Pesca Fano* **3** : 73-92.
- PINCEMIN J.M., 1969. Le problème de l'eau rouge. *Rev. Int. Oceanogr. Méd.* **13-14** : 181-203.
- PULCHINO G. & L. VOLTERRA, 1986. Alghe produttrici di biotossine. Rischi per l'uomo e l'ambiente. *Ambiente e Risorse* **1** : 53-59.
- SALVATORI R., M. ANGELINI, M. LENZI & F. FOMMEI, 1985. Attività di acquacoltura nella laguna di Orbetello. Regione Toscana, Firenze. 117 p.
- SCHREIBER B., 1928. Osservazioni su di un principio di «mar sporco» in una valle lagunare veneta. *Arch. Zool. Ital.* **12** : 123-131.
- SHANNON C.E., 1948. A mathematical theory of communication. *Bell Syst. Tech. J.* **27** : 379-423.
- SOLAZZI A., C. TOLOMIO, C. ANDREOLI, G. CANNIGLIA & V. COLLIVA, 1972. La laguna di Lesina (Foggia). Carico microfitico in un ciclo annuale. *Mem. Biogeogr. Adr.* **9** : 1-42.
- SOURNIA A., C. BELIN, B. BERLAND, E. ERARDE DENN, P. GENTIEN, D. GRZEBYK, C. MARCAILLOU-LE BAUT, P. LASSUS & F. PARTENSKY, 1991. Le phytoplancton nuisible des côtes de France. De la biologie à la prévention. IFREMER-CNRS, Plouzan, 154 p.
- STEIDINGER K.A., 1975. Basic factors influencing red tides. In : Proceedings First International Conference on Toxic Dinoflagellate Blooms (Ed. by Lo Cicero V. R.) : 153-162. Mass. Sci. Technol. Found., Wakefield.
- TANGEN K., 1980. Brunt vann i Oslofjorden i September 1979, forarsaket av den toksiske *Prorocentrum minimum* og andre dinoflagellater. *Blyttia* **38** : 145-158.
- THRONDSSEN J., 1980. Bestemmelse av marine nakne flagellater. *Blyttia* **38** : 189-207.
- THRONDSSEN J., 1993. The planktonic marine flagellates. In : Marine phytoplankton. A guide to naked flagellates and coccolithophorids (Ed. by Tomas C.R.) : 7-145, Academic Press Inc., San Diego.
- TOLOMIO C., 1978. Catalogo delle Diatomee e delle Peridinee più significative segnalate nelle acque salmastre italiane. *Mem. Biol. Mar. e Oceanogr.* **8** : 129-150.
- TOLOMIO C., 1988. Il fitoplancton della Valle di Brenta (Laguna Veneta). Indagini stagionali : giugno 1980-marzo 1982. *Archo Oceanogr. Limnol.* **21** : 117-150.
- TOLOMIO C., C. ANDREOLI & M. MONTANARI, 1990. Etude sur l'hydrologie et le phytoplancton du lac de Varano (Mer Adriatique). Mai 1985-Mai 1986. *Arch. Hydrobiol. (Algol. Studies)* **58** : 57-86.
- TOLOMIO C. & F. CAVOLO, 1985. Presenza di *Coolia monotis* Meunier (Dinophyceae, Peridinales) nelle acque della laguna di Venezia. *Oebalia* **11** : 849-852.
- TRAVERS M., 1972. Le microplancton du golfe de Marseille : variations de la composition systématique et de la densité des populations. *Tethys* **5** : 31-53.
- TREVISAN R. & C. ANDREOLI, 1988. Il fenomeno delle fioriture algali ed i problemi connessi. *Ambiente e Risorse* **2** : 81-84.
- TRICK C.G., R.J. ANDERSEN, A. GILLAN & P.J. HARRISON, 1983. Procentrin : an extracellular siderophore produced by the marine dinoflagellate *Prorocentrum minimum*. *Science* **219** : 306-308.
- UTERMÖHL H., 1958. Zur Vervollkummung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt. int. Verein. Theor. angew. Limnol.* **9** : 1-38.
- VIVIANI R., 1991. Biotossine e prodotti della pesca e dell'acquacoltura. *Laguna* **5** : 73-83.

- VOLTOLINA D., 1970. Fioritura di fitoplancton nella laguna veneta. *Archo Oceanogr. Limnol.* **16** : 275-279.
- VOLTOLINA D., 1973. Osservazioni sulla composizione qualitativa del fitoplancton durante un fenomeno di fioritura nella laguna di Venezia. *Atti Ist. Ven. Sc., Lett. ed Arti* **131** : 119-146.
- ZANON V., 1931. Esame di un campione di «mare sporco» del golfo di Fiume. *Mem. Acc. Pont. Sc. Nuovi Lincei* **15** : 449-473.
- ZOTTER J., 1979. *Exuviaella baltica* : a bloom organism of the Galveston bay system. In : Toxic Dinoflagellate Blooms (Ed. by Taylor D.L. & H.H. Seliger) : 195-198. Elsevier North Holland, Inc., New York.

Reçu le 3 janvier 1994 ; received January 3, 1994
Accepté le 9 janvier 1995 ; accepted January 9, 1995

THE IDENTIFICATION OF THE PENULTIMATE LARVAL STAGE OF THE PROCESSIDAE (CRUSTACEA, DECAPODA, CARIDEA) FROM THE FRENCH COAST OF THE MEDITERRANEAN SEA (*)

R. BARNICH

Institut für Spezielle Zoologie und Vergleichende Embryologie der Westfälischen Wilhelms-Universität Münster, Hüfferstr. 1, D-48149 Münster, Federal Republic of Germany

CRUSTACEA DECAPODA
MEDITERRANEAN PROCESSIDAE
LARVAE
IDENTIFICATION

ABSTRACT. – The penultimate larval stage of six different species or subspecies of *Processa* from plankton samples of the French coast of the Mediterranean Sea is described. The larvae of *P. modica carolii*, *P. nouveli nouveli*, and *P. edulis edulis* are identified from earlier descriptions. The larvae of three other species are described for the first time. One of these species is considered to be *P. elegantula*, the remaining could not be identified. The presence or absence of a spine on the stylocerite of the antennulae is used as a new identification character for the larvae of the Processidae. The characters used may also be applied to last stage larvae.

CRUSTACEA DECAPODA
PROCESSIDAE MÉDITERRANÉENS
LARVES
IDENTIFICATION

RÉSUMÉ. – Le pénultième stade larvaire de six espèces ou sous-espèces différentes de *Processa* provenant du plancton méditerranéen des côtes françaises est décrit. Les larves de *P. modica carolii*, *P. nouveli nouveli* et *P. edulis edulis* sont identifiées d'après des descriptions existantes. Les larves de trois autres espèces sont décrites pour la première fois. Une de ces espèces est rattachée à *P. elegantula*, les deux autres n'ont pu être identifiées. La présence ou l'absence d'une épine sur le stylocérite de l'antennule est appliquée comme nouveau caractère d'identification pour les larves des Processidae. Les caractères utilisés peuvent aussi être appliqués aux derniers stades larvaires.

INTRODUCTION

The taxonomy of the European Processidae has been very problematic in the past. In 1957 Nouvel & Holthuis revised the adult Processidae from European waters and described eight different species for the Mediterranean Sea. Al-Adhub & Williamson revised some adult European Processidae again in 1975. Williamson & Rochanaburanon (1979) completed this revision and also reviewed the larvae of the north European species. The Mediterranean Processidae now comprise the following species and subspecies: *Processa canaliculata* Leach (Al-Adhub & Williamson, 1975), *P. edulis edulis* Risso (Nouvel & Holthuis, 1957), *P. nouveli nouveli* (Al-Adhub & Williamson, 1975), *P. modica carolii* Williamson (Williamson & Rochanaburanon, 1979), *P. robusta* Nouvel & Holthuis (Nouvel & Holthuis, 1957), *P. acutirostris* Nouvel & Holthuis (Nouvel & Holthuis, 1957), *P. macrophthalma* Nouvel & Holthuis (Nouvel & Holthuis, 1957), and *P. elegantula* Nouvel & Hol-

thuis (Nouvel & Holthuis, 1957). Besides other localities in the Mediterranean Sea, the adults of these species are all reported for the investigated French coast (Nouvel & Holthuis, 1957; Zariquiey-Alvarez, 1968).

Even though the processid larvae are very common in the Mediterranean plankton, their identification is difficult, and only few descriptions are available today.

Kurian (1956) was the first to describe the larvae of *P. canaliculata* Leach, *P. edulis edulis* Risso, and *P. modica carolii* Williamson & Rochanaburanon (as *Latreutes* sp.). Bourdillon-Casanova (1960) dealt with *P. modica carolii* Williamson & Rochanaburanon (as *P. parva* Holthuis) and the larvae and post-larvae of four different unidentified species. Williamson (1967) characterized four species (EM 4, EM 5, EM 6, EM 7) for the Eastern Mediterranean Sea. He could identify EM 7 as *P. canaliculata* Nouvel & Holthuis non Leach, which is now referred to as *P. nouveli nouveli* Al-Adhub & Williamson. Wil-

Williamson & Rochanaburanon (1979) gave a detailed description of the larvae of *P. modica carolii* and *P. canaliculata* Leach.

The larvae of the remaining four species in the Mediterranean Sea, *P. robusta*, *P. acutirostris*, *P. macrophthalma*, and *P. elegantula*, are still unknown.

The main problem in identifying processid larvae is their small size. Therefore, this investigation is based on the penultimate larval stage which is common in coastal plankton and has clearly distinguishable identification characters.

In the present paper the penultimate larval stage of six different species or subspecies of the Processidae from the French Mediterranean coast are described. Three of them could be clearly identified to species, the remaining are described here for the first time.

MATERIALS AND METHODS

Larval stages of *Processa* were collected in plankton tows at Villefranche-sur-Mer and Banyuls-sur-Mer (France) in April and September 1991, 1992, and 1993. Different oblique hauls covering a depth range of 0 to 70 m were made using nets of 300 and 500 μ m mesh-size. After relaxation in 7% $MgCl_2$ the specimens were fixed in 3% glutaraldehyde diluted in seawater and transferred to 70% ethanol. Altogether 98 larvae in the penultimate stage were examined to establish the identification characters (*Processa edulis edulis*, 13; *P. modica carolii*, 10; *P. noveli noveli*, 53; *Processa* sp. 1, 10; *P. ? elegantula*, 8; *Processa* sp. 2, 4). The different stages and species were identified by light microscopy (LM). Scanning electron microscopy (SEM) was used to get more detailed information and to confirm the differences observed between specimens. For SEM specimens were critical-point dried using CO_2 , coated with gold, and examined with a Hitachi SEM H-530. The length of the specimens was measured from the tip of the rostrum to the posterior margin of the telson (excl. setae).

Characterization of the penultimate stage

As stated above, the morphological features used to identify the different species are only clearly distinguishable for late larval stages, i.e. the penultimate and the last larval stage. The investigated larvae were all in a comparable stage of development. They showed large biramous pleopods with appendix interna and some small setae. The second pereopods began to be chelated. The flagellum of the antenna was jointed and exceeded the length of the scale (Fig. 1). This stage is considered to be the penultimate with reference to Gurney (1923) who described the last stage having fully formed chelae on the first and the second pereopods and the flagellum of the antenna being very long. Gurney observed some specimens which moulted directly

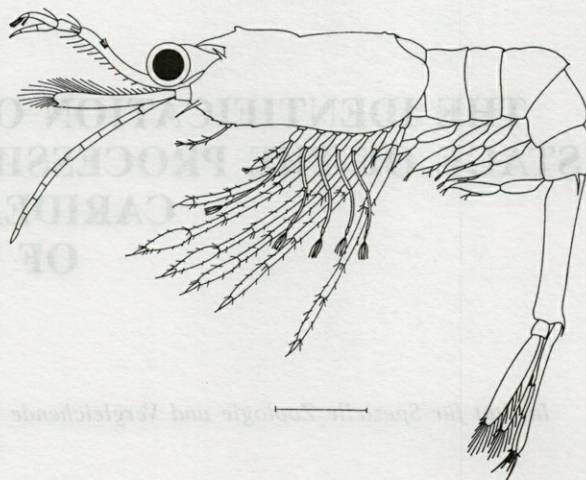


Fig. 1. – General morphology of the penultimate stage of *Processa modica carolii* (stage VIII). Bar scale = 0,5 mm.

from the penultimate stage to the post-larval and others which passed through the last stage before moulting to the post-larval. These observations were confirmed later by Lebour (1936) and Williamson & Rochanaburanon (1979). Therefore, the terms “penultimate” and “last” larval stage are used here to describe the “morphological age” of the larvae.

Unfortunately, the number of larval stages is only known for two Mediterranean species, i.e. *P. modica carolii* and *P. canaliculata* (Williamson & Rochanaburanon, 1979). Unlike *P. modica modica* from the Atlantic, which passes through seven stages, *P. modica carolii* usually has nine. *Processa canaliculata* passes through eight or nine stages.

Characters used to separate the species

A preliminary sorting of the larvae into three groups was done with a light microscope according to the rostrum length (seen from the dorsal side): 1) rostrum not exceeding the frontal lobe (rostrum not visible in ventral view), 2) tip of rostrum exceeding the frontal lobe (only tip of rostrum visible in ventral view), 3) rostrum reaching at least to 1/2 of the first segment of the antennal flagellum (more than tip of rostrum visible in ventral view).

The dorso-median spine on abdominal somites 3 and 6 was examined by LM, but the spine on the stylocerite of the antennulae had to be examined by SEM. The spine on the stylocerite can be seen by LM only in living specimens.

Using these characters as main distinguishing features the larvae of six out of eight Mediterranean species of *Processa* were found in the samples.

Additional characters, however, as the length of the pterygostomian spine (visible in LM) and the number of denticles of the antero-ventral carapace margin (clearly distinguishable only by SEM) are necessary to compare the larvae of the species found with others described for the Mediterranean Sea.

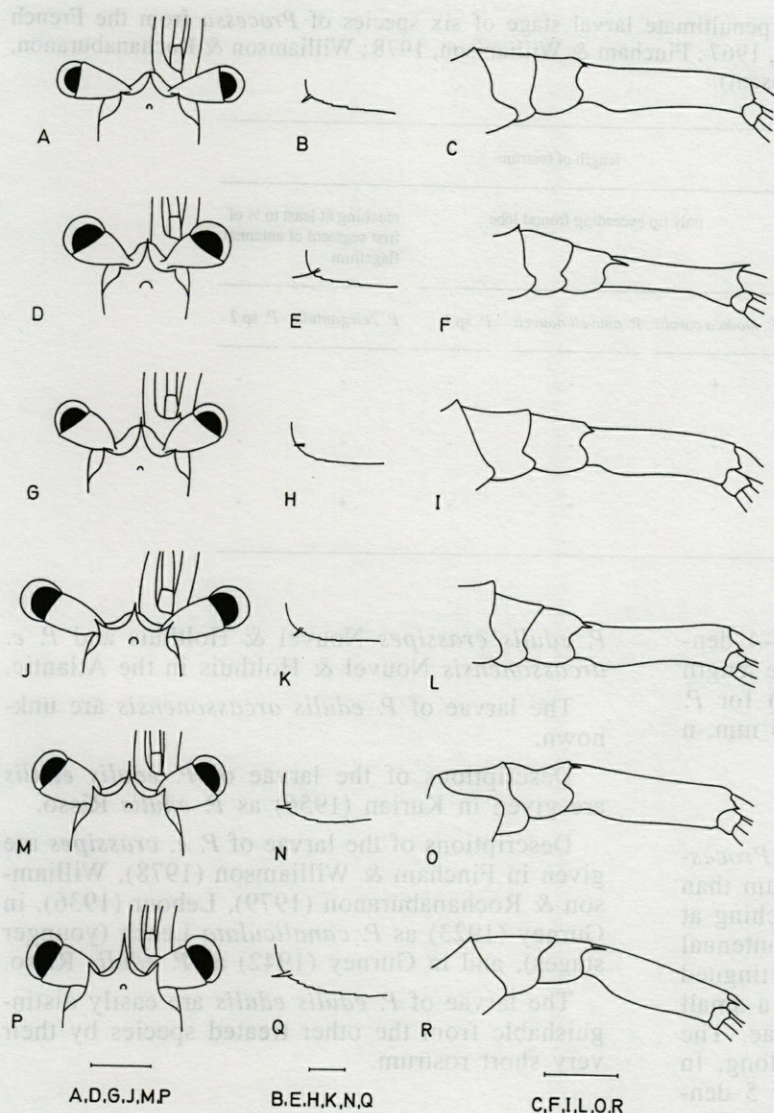


Fig. 2. - Penultimate larval stage of six species of *Processa* from the French Mediterranean coast: Head (dorsal), antero-ventral carapace margin (lateral), abdominal segments (without pleopods) (lateral). A-C, *P. edulis edulis*; D-F, *P. modica carolii*; G-I, *P. nouveli nouveli*; J-L, *Processa* sp. 1; M-O, *P. ?elegantula*; P-R, *Processa* sp. 2. Bar scales: A, D, G, J, M, P = 0,5 mm; B, E, H, K, N, Q = 0,2 mm; C, F, I, L, O, R = 0,5 mm.

RESULTS

Identification characters of the six species or subspecies

The characters are described for larvae in the penultimate stage, but may also be applied to last stage larvae.

Group 1

Processa edulis edulis (Fig. 2 A-C) is distinguished from all other species found by a very short rostrum, which is not exceeding the frontal lobe. The abdominal somites 3 and 6 of this species show no dorso-median spine and there is no spine on the stylocerite of the antennulae. *Processa edulis edulis* is further characterized by a small pterygostomian spine and 4 antero-ventral carapace denticles. Average length 4,7 mm (range: 3,6-5,6 mm, n = 10).

Group 2

Processa modica carolii (Fig. 2 D-F), *P. nouveli nouveli* (Fig. 2 G-I), and *Processa* sp. 1 (Fig. 2 J-L) have a relatively short rostrum. Only the tip of the rostrum is exceeding the frontal lobe.

Processa modica carolii can be distinguished from all other species found in the samples by the presence of a median spine on abdominal somites 3 and 6. The stylocerite of the antennulae shows no spine. Additionally, *P. modica carolii* is characterized by a very long pterygostomian spine and 5 denticles on the antero-ventral carapace margin. Average length 4,4 mm (range: 4,0-4,7 mm, n = 7).

In *P. nouveli nouveli* and *Processa* sp. 1 the abdominal somites 3 and 6 have no dorso-median spine. But *Processa nouveli nouveli* is separated from *Processa* sp. 1 by the presence of a spine on the stylocerite of the antennula. Both species

Table I. – Main distinguishing features of the penultimate larval stage of six species of *Processa* from the French Mediterranean coast (modified from Williamson, 1967; Fincham & Williamson, 1978; Williamson & Rochanaburanon, 1979) (+ = character present; – = character absent).

	length of rostrum					
	not exceeding frontal lobe	only tip exceeding frontal lobe			reaching at least to ½ of first segment of antennal flagellum	
	<i>P. edulis edulis</i>	<i>P. modica carolii</i>	<i>P. nouveli nouveli</i>	<i>P. sp.1</i>	<i>P. ?elegantula</i>	<i>P. sp.2</i>
spine on abd. som. 3 (dorso-median)	-	+	-	-	-	-
spine on abd. som. 6 (dorso-median)	-	+	-	-	-	-
spine on stylocerite of antennulae	-	-	+	-	+	-

have a small pterygostomian spine and 3-4 denticles on the carapace margin. The average length is 4,8 mm (range : 4,4-5,3 mm, n = 10) for *P. nouveli nouveli* and 4,8 mm (range : 4,5-5 mm, n = 8) for *Processa* sp. 1.

Group 3

Processa ?elegantula (Fig. 2 M-O) and *Processa* sp. 2 (Fig. 2 P-R) have a longer rostrum than all previously described species. It is reaching at least to 1/2 of the first segment of the antennal flagellum. *Processa ?elegantula* is distinguished from *Processa* sp. 2 by the presence of a small spine on the stylocerite of the antennulae. The pterygostomian spine of both species is long. In contrast to *P. ?elegantula*, which has only 5 denticles on the antero-ventral carapace margin, *Processa* sp. 2 has 6-7. The average length is 5,0 mm (range : 4,7-5,6 mm, n = 5) for *P. ?elegantula* and 4,4 mm (range : 4,2-4,7 mm, n = 3) for *Processa* sp. 2.

Table I summarizes the main distinguishing features of the species.

DISCUSSION

The larvae of *Processa edulis edulis*, *P. modica carolii*, *P. nouveli nouveli*, and *P. canaliculata* are known from existing descriptions, but those of *P. elegantula*, *P. robusta*, *P. acutirostris*, and *P. macrophthalma* have not yet been described.

Processa edulis edulis Risso (Tabl. I, Fig. 2, A-C)

In the revision of Nouvel & Holthuis (1957) *P. edulis* Risso is divided into three subspecies : *P. edulis edulis* Risso in the Mediterranean Sea, and

P. edulis crassipes Nouvel & Holthuis and *P. e. arcassonensis* Nouvel & Holthuis in the Atlantic.

The larvae of *P. edulis arcassonensis* are unknown.

Descriptions of the larvae of *P. edulis edulis* are given in Kurian (1956) as *P. edulis* Risso.

Descriptions of the larvae of *P. e. crassipes* are given in Fincham & Williamson (1978), Williamson & Rochanaburanon (1979), Lebour (1936), in Gurney (1923) as *P. canaliculata* Leach (younger stages), and in Gurney (1942) as *P. edulis* Risso.

The larvae of *P. edulis edulis* are easily distinguishable from the other treated species by their very short rostrum.

Processa modica carolii Williamson & Rochanaburanon (Tabl. I, Fig. 2, D-F)

Williamson & Rochanaburanon (1979) proposed *P. modica* as a new species with the subspecies *P. m. carolii* in the Mediterranean Sea and *P. modica modica* in the Atlantic.

The larvae of *P. modica carolii* are described by Williamson & Rochanaburanon (1979), by Caroli (1947) as *P. aequimana* (Paulson), by Kurian (1956) as *Latreutes* sp.?, and by Bourdillon-Casanova (1960) as *P. parva* Holthuis.

Those of *P. modica modica* are described by Fincham & Williamson (1978), by Williamson & Rochanaburanon (1979), and by Rees & Catley (1949) as *P. aequimana* (Paulson).

The very long pterygostomian spine and the long dorso-median spine on abdominal somite 6 are reliable characters to distinguish the larvae of *P. modica carolii* from the other examined species. Even in younger stages starting from stage III these characters are visible. Older larvae of *P. m. carolii* are also characterized by the absence of

exopods on pereopods 4 and 5. In the other species exopods are absent only on pereopod 5.

The specimens investigated here show a much smaller dorso-median spine on abdominal somite 3 than those from Naples described by Williamson & Rochanaburanon (1979). This may be due to geographical variation.

In this paper the presence of a spine on the stylocerite of the antennulae, a feature used for the identification of adults by Nouvel & Holthuis (1957), Al-Adhub & Williamson (1975), and Williamson & Rochanaburanon (1979), is applied to larvae for the first time (using SEM). However, no spine could be found in the penultimate stages of *P. modica carolii*, even though the adults of this species show this character. Maybe this spine occurs only in last stage larvae of *P. m. carolii*, which were not present in the samples. Examinations of the other described species confirm that this character is present in the penultimate stage of some species (*P. nouveli nouveli* and *P. ?elegantula*).

***Processa nouveli nouveli* Al-Adhub & Williamson (Tabl. I, Fig. 2. G-I)**

Al-Adhub & Williamson (1975) revised the species described by Nouvel & Holthuis (1957) as "*P. canaliculata* Leach" and renamed it *P. nouveli*, with *P. nouveli nouveli* in the Mediterranean Sea and *P. nouveli holthuisi* in the Atlantic.

The larvae of *P. n. nouveli* are only described by Williamson (1967) as *Processa* EM 7, resp. *P. canaliculata* Nouvel & Holthuis non Leach.

Those of *P. n. holthuisi* are described by Fincham & Williamson (1978), by Williamson & Rochanaburanon (1979), and by Gurney (1923) as *P. canaliculata* Leach (later stages).

Processa n. nouveli is very similar to *Processa* sp. 1 (Tabl. I, Fig. 2. J-L), but the presence of a spine on the stylocerite of *P. n. nouveli* is a reliable character to separate these species. The spine on the stylocerite is also present in the adults of *P. nouveli* (Nouvel & Holthuis, 1957; Al-Adhub & Williamson, 1975).

***Processa canaliculata* Leach**

This species was revised by Al-Adhub & Williamson (1975).

The larvae occurring in the Mediterranean Sea are described by Kurian (1956) and by Bourdillon-Casanova (1960) as *P. mediterranea* Parisi.

The larvae occurring in the Atlantic are described by Lebour (1936), by Fincham & Williamson

(1978), and by Williamson & Rochanaburanon (1979).

No larvae of *P. canaliculata* Leach could be found in the present collection; according to Kurian (1956) and Bourdillon-Casanova (1960) they seem to be very rare in the coastal plankton. They are characterized by the presence of dorso-lateral spines on abdominal somites 4 and 5. None of the investigated specimens showed any spines on abdominal somite 4.

***Processa ?elegantula* (Tabl. I, Fig. 2. M-O)**

Nouvel & Holthuis (1957) described four adult species of *Processa* having a spine on the stylocerite: *P. parva* (i.e. *P. m. carolii*), *P. canaliculata* non Leach (i.e. *P. n. nouveli*), *P. mediterranea* (i.e. *P. canaliculata* Leach), and *P. elegantula*.

As the larvae of *P. m. carolii*, *P. n. nouveli*, and *P. canaliculata* Leach have been characterized above, the remaining larvae having a spine on the stylocerite could be those of *P. elegantula*, which have never been described before (Fig. 2. M).

Processa ?elegantula is very similar to *Processa* EM 6 (Williamson, 1967). Both species are characterized by a long rostrum and a strong pterygostomial spine. However *P. ?elegantula* has only 5 antero-ventral carapace denticles, while *Processa* EM 6 has 9.

***Processa* sp. 1 and *Processa* sp. 2 (Tabl. I, Fig. 2. J-L, P-R)**

Among the eight Mediterranean Processidae the larvae of *P. macrophthalma*, *P. acutirostris*, and *P. robusta* are still unknown. As the adults of these species are reported for the investigated area, the French Mediterranean coast, their larvae should also occur in the examined samples.

According to the descriptions given above, there is no doubt that *Processa* sp. 1 and *Processa* sp. 2 are distinct species, but they could not yet be identified.

Processa EM 4 described by Williamson (1967) is very similar to *Processa* sp. 1. The only apparent difference is the lack of carapace denticulation in *Processa* EM 4, while *Processa* sp. 1 shows 3-4 distinct denticles.

The identification characters described in this paper for larvae in the penultimate stage may also be applied to last stage larvae. Unfortunately these characters are less distinct in younger larvae, which makes a separation of the species very difficult. Only the younger stages of *P. m. carolii* and *P. canaliculata* can easily be identified, as they show additional spines on abdominal somites 3 and 6, resp. on abdominal somite 4.

ACKNOWLEDGMENTS – It is a pleasure to thank Prof. Dr. P. Fioroni for bringing decapod larvae to my attention, Dr. D. Fiege, S. Lenz, and some anonymous reviewers for critical comments on the manuscript, and Prof. Dr. J. Soyer, Director of the Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer, and Prof. Dr. A. Guille, Director of the Laboratoire Arago in Banyuls-sur-Mer, for providing research facilities. I am very indebted to M. Fasel for drawing the final figures.

(*) The results communicated in this paper are part of the author's doctoral thesis at the Westfälische Wilhelms-Universität Münster (F.R.G.).

LITERATURE CITED

- AL-ADHUB A.H.Y. and D.I. WILLIAMSON, 1975. Some European Processidae (Crustacea, Decapoda, Caridea). *J. Nat. Hist.* **9** : 693-703.
- BOURDILLON-CASANOVA C., 1960. Le méroplankton du Golfe de Marseille. Les larves de Crustacés Décapodes. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume* **30** (18) : 1-286.
- CAROLI E., 1947. Sulla presenza di *Processa aequimana* (Paulson) nel Golfo di Napoli. (Un altro elemento della fauna eritrea penetrato nel Mediterraneo). *Boll. Soc. Nat. Napoli* **56** : 34-36.
- FINCHAM A.A. and D.I. WILLIAMSON, 1978. Crustacea Decapoda : Larvae. VI. Caridea, Families Palaemonidae and Processidae. *Fich. Ident. Zooplankton* **159/160** : 1-8.
- GURNEY R., 1923. The larval stages of *Processa canaliculata* Leach. *J. Mar. Biol. Ass.* **13** : 245-265.
- GURNEY R., 1942. Larvae of Decapod Crustacea. *Roy Society London* **129** : 1-306.
- KURIAN C.V., 1956. Larvae of Decapod Crustacea from the Adriatic Sea. *Acta Adriatica* **6** (3) : 1-108.
- LEBOUR M.V., 1936. Notes on the Plymouth *Processa* (Crustacea). *Proc. Zool. Soc. Lond.* **1936** : 609-617.
- NOUVEL H. and L.B. HOLTHUIS, 1957. Les Processidae (Crustacea Decapoda Natantia) des eaux européennes. *Zool. Verh.* **32** : 1-53.
- REES C.B. and J.G. CATLEY, 1949. *Processa aequimana* (Paulson) in the North Sea. *Nature* **164** : 367.
- WILLIAMSON D.I., 1967. On a collection of planktonic Decapoda and Stomatopoda (Crustacea) from the Mediterranean coast of Israel. *Bull. Sea Fish. Res. Sta. Haifa* **45** : 32-50.
- WILLIAMSON D.I. and T. ROCHANABURANON, 1979. A new species of Processidae (Crustacea, Decapoda, Caridea) and the larvae of the north European species. *J. Nat. Hist.* **13** : 11-33.
- ZARIQUIEY ALVAREZ R., 1968. Crustáceos Decápodos Ibéricos. *Inv. Pesq.* **32** : 1-510.

Reçu le 13 septembre 1994 ; received September 13, 1994
 Accepté le 26 janvier 1995 ; accepted January 26, 1995

DEMERSAL FISH COMMUNITIES EXPLOITED ON THE CONTINENTAL SHELF AND SLOPE OFF MAJORCA (BALEARIC ISLANDS, NW MEDITERRANEAN)

E. MASSUTÍ, O. REÑONES, A. CARBONELL and P. OLIVER

I.E.O. Centre Oceanogràfic de Balears, Moll de Ponent s/n, Apdo. 291, 07080 Palma de Mallorca, Spain

ICHTHYOFAUNA
BATHYMETRIC DISTRIBUTION
DEMERSAL
MAJORCA
MEDITERRANEAN

ABSTRACT. – 104 demersal fish species have been recorded in 46 bottom trawls conducted on the continental shelf and slope off Majorca Island. A hierarchical analysis based on qualitative data allowed the identification of four distinct communities. Above 30 m in depth, the *Posidonia oceanica* seagrass meadows are characterized by the dominance in number of labrid species and the almost exclusive presence of Syngnathidae and Gobiesocidae. From 30 to 70 m in depth, in the maërl community, *Mullus surmuletus* and *Spicara smaris* predominate, and are the main target species of small trawlers at night. *Merluccius merluccius*, abundant on muddy bottoms between 70 and 180 m in depth, is another target species of this fleet. The last community is situated on the middle slope between 500 and 800 m in depth, and is exploited by a fleet of large trawlers directed to the capture of red shrimp (*Aristeus antennatus*).

ICHTHYOFAUNE
DISTRIBUTION BATHYMETRIQUE
ESPÈCES DÉMERSALES
MAJORQUE
MÉDITERRANÉE

RÉSUMÉ. – 104 espèces de Poissons démersaux ont été capturées dans 46 chalutages effectués le long du plateau continental et du talus de l'île de Majorque. L'analyse hiérarchique des données qualitatives a permis de différencier 4 communautés. Les fonds de profondeur inférieure à 30 m avec des herbiers de *Posidonia oceanica* sont caractérisés par la dominance en nombre des espèces de Labridae et la présence exclusive des Syngnathidae et des Gobiesocidae. Dans les fonds de 30 à 70 m colonisés par le maërl, *Mullus surmuletus* et *Spicara smaris* dominant et sont les espèces recherchées par les petits chalutiers pendant la nuit. *Merluccius merluccius* est abondant sur les fonds vaseux de 70 à 180 m et constitue une autre espèce capturée par ces bateaux. Cette dernière communauté est située au niveau du talus continental, entre 500 et 800 m de profondeur et est exploitée par des chalutiers plus grands, dont l'activité principale est la pêche des Crevettes rouges (*Aristeus antennatus*).

INTRODUCTION

The composition of the ichthyic communities of the Mediterranean Sea, as well as the bathymetric distribution of their species are well known (Fredj & Maurin, 1987 and references cited therein). In the Catalan Sea (northwestern Mediterranean, 38°45'N to 42°00'N and 0°00'E to 5°00'E) numerous descriptive reports were written on the demersal fish communities of the continental shelf and slope, both in the zones of commercial fishing (e.g., Matallanas, 1979; Allué, 1985), and in greater depths (Allué *et al.*, 1985; Stefanescu *et al.*, 1992, 1993). However, few references are available on the ichthyofauna of the Balearic Islands.

The first reports about the Balearic ichthyofauna are the compilation, catalogue and description of new species, carried out by Delaroche (1809),

Weyler (1854), Barceló (1868, 1875), Ferrer-Hernández (1903), Ferrer-Aledo (1906, 1930), Fage (1907), De Buen (1918, 1926), García del Cid (1924), Navarro (1942) and Oliver-Billoch (1944). The first fishery explorations were carried out in the early years of the present century, on board the R/V "Roland" in 1903 and 1904 (De Buen, 1916a), and "Vasco Núñez de Balboa" in 1914 and 1915 (De Buen, 1916b). Some years later, De Buen (1934) described the different types of continental shelf bottoms off the south of Majorca and their associated species, using data from the previous expeditions and the results of the first oceanographic cruise carried out in the Island in 1933 on board the R/V "Xauen", in which trawling was performed down to 200 m depth. The first description of the bottoms of the slope and their characteristic fish species was carried out by Oliver (1953) in the south and southwest of the Island, in view of a possible fishery exploitation.

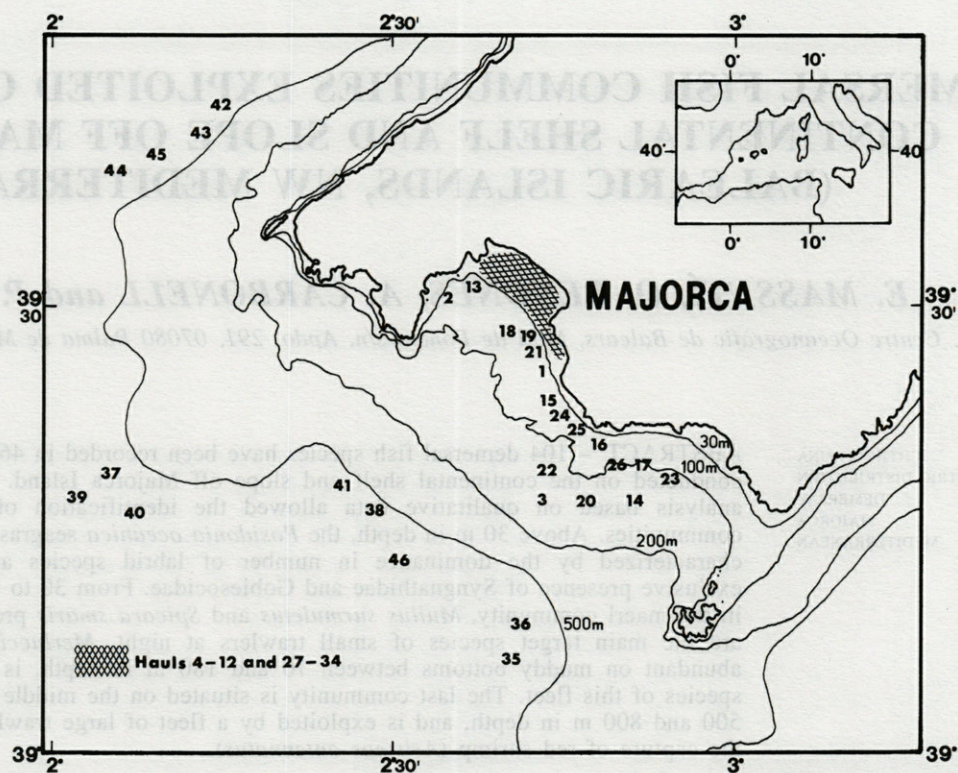


Fig. 1. – Map of the area studied on the south coast of Majorca (Balearic Islands, NW Mediterranean), with location and reference number of the hauls analyzed.

In the 1960's, Massutí (1965) described the littoral ichthyic communities from the south of Majorca (in less than 30 m deep). Maurin (1962, 1965, 1968), in a description of the continental shelf and slope communities of bottom trawls in the western Mediterranean, makes reference to the Balearic Islands, where in 1961 and 1965 exploration trips were carried out between depths of 50 and 500 m.

More recently, reports concerning the ichthyofauna of the Balearic Islands dealt with the descriptions of littoral ichthyic communities (Demestre *et al.*, 1974; Cardona, 1992; García-Rubies, 1993) and with the distribution and capture of some species (Sostoa *et al.*, 1976; Roig, 1979; Oliver, 1981; Massutí *et al.*, 1993, amongst others), as well as ichthyological catalogues referring to the islands of Ibiza (Riedl, 1978) and Cabrera (Riera *et al.*, 1993).

The present study deals with the description, from a qualitative point of view, of the demersal ichthyic communities exploited on the continental shelf and slope off the south of Majorca. The information used in this study was collected from fishing boat landings and oceanographic expeditions, carried out by teams from the Centre Oceanogràfic de Balears of the Instituto Español de Oceanografía that followed the developed fisheries in the Balearic Islands (NW Mediterranean).

MATERIAL AND METHODS

Information has been collected on the ichthyic composition of catches carried out between 1977 and 1992 in the south of the island of Majorca (Fig. 1). A total of 46 bottom trawl hauls were carried out on fishing and research vessels, between 5 and 763 m in depth (Table I).

A beam trawl was used in the depth-strata between 5 and 30 m. Although actually the use of the beam trawl is prohibited, this gear has been extensively used in the Island for the exploitation of bottoms between 15 and 25 m deep (Oliver, 1966), and is well adapted to study the demersal littoral communities (Harmelin-Vivien, 1981). Below a depth of 30 m, otter trawls were used, as commonly employed by the commercial fleet of the Island for the exploitation of the different communities studied.

The species composition of each catch has been qualitatively analysed from a presence and absence matrix. Hierarchical classifications of both species and samples were performed with the Jaccard's index (Jaccard, 1908) as a measure of similarity, applying the clustering algorithm UPGMA to the similarity matrix. All these processes and calculations were carried out using the multivariate analysis package LAWI written in FORTRAN (J. LLeonart I.C.M. Barcelona, unpublished).

The pelagic species from the continental shelf and species in the slope samples that appeared to be mar-

Table I. - Number of reference, date, type of trawl gear used, depth and duration of the hauls used in this study.

Haul	Date	Type of trawl	Depth (m)			Duration (min)
			Min	Max	Mean	
1	26-03-77	otter	40	70	--	30
2	26-03-77	otter	40	70	--	30
3	26-03-77	otter	130	170	--	60
4	19-04-77	beam	10	15	--	20
5	19-04-77	beam	15	20	--	20
6	19-04-77	beam	20	25	--	20
7	10-05-77	beam	15	20	--	20
8	10-05-77	beam	10	15	--	20
9	12-05-77	beam	10	15	--	20
10	23-06-77	beam	15	20	--	20
11	23-06-77	beam	10	15	--	20
12	23-06-77	beam	5	10	--	20
13	28-06-77	otter	40	70	--	30
14	28-06-77	otter	130	170	--	60
15	01-12-89	otter	--	--	54	85
16	01-12-89	otter	--	--	58	85
17	01-12-89	otter	--	--	88	95
18	02-12-89	otter	--	--	45	85
19	02-12-89	otter	--	--	34	50
20	02-12-89	otter	--	--	132	95
21	03-12-89	otter	--	--	40	70
22	03-12-89	otter	--	--	118	85
23	03-12-89	otter	--	--	97	100
24	04-12-89	otter	--	--	55	75
25	04-12-89	otter	--	--	60	80
26	04-12-89	otter	--	--	90	120
27	16-05-91	beam	27.3	29	28	30
28	16-05-91	beam	25	29	26.5	15
29	16-05-91	beam	29.3	29.6	29.5	15
30	16-05-91	beam	27	29.6	28	30
31	16-05-91	beam	29.3	29.6	29.3	15
32	21-05-91	beam	22	28.7	25.2	30
33	21-05-91	beam	25	29	27	15
34	21-05-91	beam	21.6	28.7	24.5	30
35	26-11-91	otter	720	756	738	430
36	12-02-92	otter	558	678	618	435
37	27-02-92	otter	567	576	571	435
38	11-03-92	otter	435	671	553	445
39	13-04-92	otter	594	685	639	420
40	27-04-92	otter	594	675	634	390
41	27-05-92	otter	406	697	551	430
42	21-07-92	otter	486	727	606	450
43	13-08-92	otter	522	732	627	420
44	09-09-92	otter	633	720	676	430
45	07-10-92	otter	586	704	645	365
46	10-11-92	otter	655	763	709	450

edly mesopelagic and bathypelagic were disregarded (Table II), since they may have been captured at some distance of the bottom. *Lampanyctus crocodilus* was an exception and hence was included, because the adults have been shown to dwell close to the bottom in the Catalan Sea (Stefanescu & Cartes, 1992). Species recorded in only one sample were omitted from the analysis, since it was felt that the only effect of including such species would be to produce errors in the analysis.

The species richness (total number of species), mean species richness (number of species per sample) and the composition by families, were determined in each

group resulting from the cluster analysis. To test the reliability of the species richness estimates, cumulative curves were constructed, as proposed by Blondel (1979).

The results of 12 hauls, standardized to 60 min, were used to calculate the mean species composition, the number of individuals and the biomass of the shelf communities located below 30 m depth. They were carried out in 1989 during an oceanographic cruise on selectivity of trawl gears, on bottoms between 34 and 132 m (Table I, hauls 15 to 26).

Table II. – Pelagic, mesopelagic and bathypelagic species captured in the hauls developed on the continental shelf (SH) and continental slope (SL).

Species	Type of haul
<i>Sardina pilchardus</i> (Walbaum, 1792)	SH
<i>Sardinella aurita</i> Valenciennes, 1847	SH
<i>Engraulis encrasicolus</i> (Linnaeus, 1758)	SH
<i>Argyropelecus hemigymnus</i> Cocco, 1829	SL
<i>Chauliodus sloani</i> Schneider, 1801	SL
<i>Stomias boa</i> (Risso, 1810)	SL
<i>Benthoosema glaciale</i> (Reinhardt, 1837)	SL
<i>Myctophum punctatum</i> Rafinesque, 1810	SL
<i>Evermannella balbo</i> (Risso, 1820)	SL
<i>Notolepis rissoi</i> (Bonaparte, 1840)	SL
<i>Paralepis coregonoides</i> Risso, 1820	SL
<i>Nemichthys scolopaceus</i> Richardson, 1848	SL
<i>Nettastoma melanurum</i> Rafinesque, 1810	SL
<i>Macroramphosus scolopax</i> (Linnaeus, 1758)	SL
<i>Capros aper</i> (Linnaeus, 1758)	SL
<i>Centracanthus cirrus</i> Rafinesque, 1810	SL
<i>Trachurus spp</i> Rafinesque, 1810	SH
<i>Scomber scombrus</i> Linnaeus, 1758	SH
<i>Centrolophus niger</i> (Gmelin, 1788)	SL
<i>Tetragonurus cuvieri</i> Risso, 1810	SL

RESULTS

The 46 samples collected yielded a total of 104 demersal species, belonging to 49 families (Table III).

The dendrogram resulting from the hierarchical classification performed on the application of Jaccard's index to the samples is shown on figure 2. The principal factor of association is the bathymetric gradient. The first dichotomy clearly separates catches of the continental shelf (less than 170 m in depth) from those of the slope (hauls 35 to 46, more than 500 m in depth). Within the continental shelf, the second dichotomy separates two groups, the littoral catches shallower than 30 m (hauls 4 to 12 and 27 to 34) and deeper littoral catches from 30 to 170 m deep. Within this later group, a separation is noticed between catches from 34 to 70 m and those carried out between 88 and 170 m (Fig. 2). The only exception is haul 13 which, although it corresponds to a depth between 40 and 70 m, is more closely associated to the deep littoral group due to the appearance of species such as *Cepola rubescens*, *Argentina sphyraena* and *Trisopterus minutus ca-*

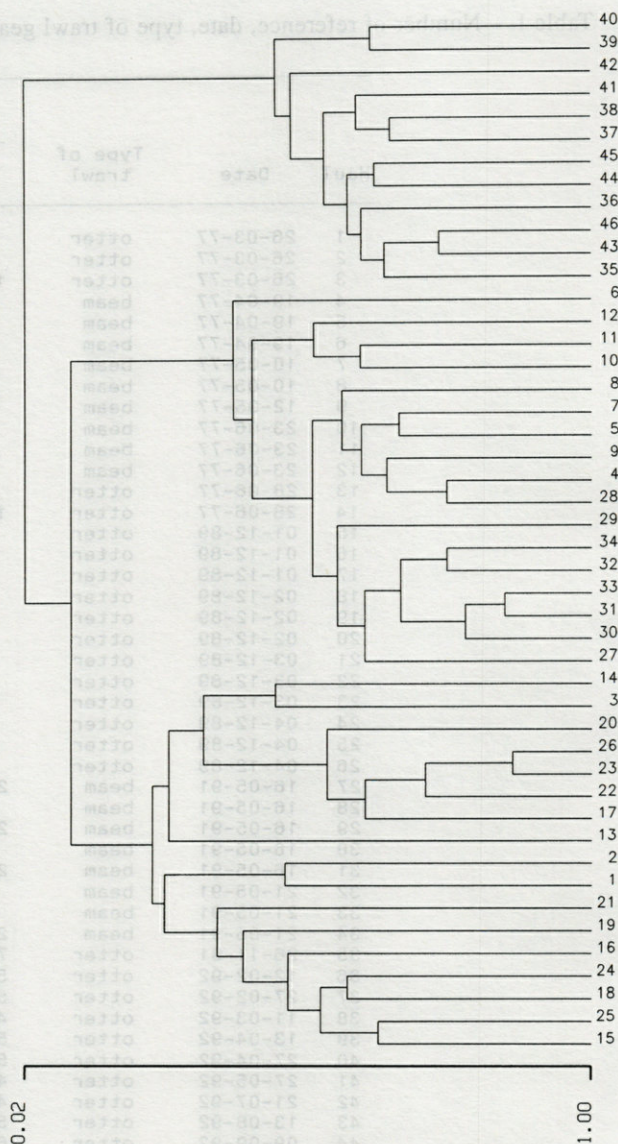


Fig. 2. – Cluster analysis of samples.

pelanus, frequently captured between a depth of 80 and 170 m.

In the cluster analysis of species (Fig. 3), the two first dichotomies coincide with those observed on the catches dendrogram, separating the species caught in a higher number on the slope than on the continental shelf. *Alepocephalus rostratus*, *Epigonus telescopus*, *Chlorophthalmus agassizi*, *Lepidopus caudatus*, *Etmopterus spinax*, *Galeus melastomus*, *Lampanyctus crocodilus*, *Hymenocephalus italicus*, *Phycis blennoides*, *Nezumia aequalis*, *Micromesistius putassou*, *Hoplostethus mediterraneus*, *Mora moro*, *Dalatias licha*, *Molva dipterygia macrophthalma*, *Notacanthus bonapartei*, *Coeloerhynchus coelohynchus*, *Symphurus ligulatus*, *Chimaera monstrosa*, *Gadidulus argenteus* and *Epigonus denticulatus*, have been captured only in hauls done below a depth

Table III. – Demersal species captured from 1977 to 1992 off Majorca Island (NW Mediterranean), between 5 and 763 m in depth. The hauls in which these species were captured are indicated.

SCYLIORHINIDAE : *Galeus melastomus* Rafinesque, 1810, 35-46; *Scyliorhinus canicula* (Linnaeus, 1758), 15, 16, 19, 24, 25, 1, 17, 20, 22, 23, 26, 3, 14; *Scyliorhinus stellaris* (Linnaeus, 1758), 3; SQUALIDAE : *Dalatias licha* (Bonnaterre, 1788), 36, 39, 41-43, 45, 46; *Etmopterus spinax* (Linnaeus, 1758), 35-46; *Squalus acanthias* Linnaeus, 1758, 23; TORPEDINIDAE : *Torpedo marmorata* Risso, 1810, 3; RAJIDAE : *Raja clavata* Linnaeus, 1758, 15, 19, 24, 25, 23, 26, 3, 14; *Raja miraletus* Linnaeus, 1758, 1, 2, 13; DASYATIDAE : *Dasyatis pastinaca* (Linnaeus, 1758), 2; CHIMAERIDAE : *Chimaera monstrosa*, 35, 38, 39, 41; ALEPOCEPHALIDAE : *Alepocephalus rostratus* Risso, 1820, 39, 42, 43; ARGENTINIDAE : *Argentina sphyraena* Linnaeus, 1758, 13, 20, 22, 23, 26, 14; SYNODONTIDAE : *Synodus saurus* (Linnaeus, 1758), 18, 19, 21, 24, 29, 4; CHLOROPHTHALMIDAE : *Chlorophthalmus agassizii* Bonaparte, 1840, 37-41, 46; *Bathypterois mediterraneus* Bauchot, 1962, 40; MYCTOPHIDAE : *Lampanyctus crocodilus* (Risso, 1810), 35-46; CONGRIDAE : *Conger conger* (Linnaeus, 1758), 16, 24, 25, 35-42, 44-46; NOTACANTHIDAE : *Notacanthus bonapartei* Risso, 1840, 37, 38, 42, 44, 45; SYNGNATHIDAE : *Hippocampus hippocampus* (Linnaeus, 1758), 34; *Nerophis ophidion* (Linnaeus, 1758), 7, 8, 10, 11; *Syngnathus acus* Linnaeus, 1758, 27, 28, 30-34, 6; *Syngnathus typhle* Linnaeus, 1758, 27-30, 33, 34, 4, 6, 8; MACROURIDAE : *Coelorhynchus coelorhynchus* (Risso, 1810), 35-37, 41; *Hymenocephalus italicus* Giglioli, 1884, 35-38, 40-46; *Nezumia aequalis* (Günther, 1878), 35-37, 40-44, 46; *Trachyrhynchus trachyrhynchus* (Risso, 1810), 43; MERLUCCIIDAE : *Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758), 16, 1, 2, 13, 17, 20, 22, 23, 26, 14, 35, 37, 38, 41, 43-46; GADIDAE : *Gadiculus argenteus* Guichenot, 1850, 38, 41; *Micromesistius poutassou* (Risso, 1826), 35-39, 41, 43, 44, 46; *Trisopterus m. capelanus* (Lacepède, 1800), 13, 17, 20, 22, 23, 26, 14; *Molva d. macrophthalma* (Rafinesque, 1810), 37, 38, 41-45; *Phycis blennoides* (Brönnich, 1768), 35-46; MORIDAE : *Lepidion lepidion* (Risso, 1810), 35; *Mora moro* (Risso, 1810), 35, 37, 39, 40, 41, 43, 45, 46; TRACHICHTHYIDAE : *Hoplostethus mediterraneus* Cuvier, 1829, 35-37, 39-43, 45, 46; ZEIDAE : *Zeus faber* Linnaeus, 1758, 15, 19, 24, 2, 13, 17, 22, 23, 26, 3, 14, 27; SERRANIDAE : *Serranus cabrilla* (Linnaeus, 1758), 15, 17, 22, 27, 31-34, 10; *Serranus hepatus* (Linnaeus, 1758), 16, 21, 1, 17, 20, 22, 23, 26-28, 12; *Serranus scriba* (Linnaeus, 1758), 2, 3, 14, 27-34, 4, 5, 7-12; APOGONIDAE : *Epigonus denticulatus* Dieuzeide, 1950, 39-41; *Epigonus telescopus* (Risso, 1810), 39, 41, 42; CEPOLIDAE : *Cepola rubescens* Linnaeus, 1766, 13, 22, 23, 26, 3, 14; HAEMULIDAE : *Pomadasyus incisus* (Bowdich, 1825), 21, 24; MULLIDAE : *Mullus barbatus* Linnaeus, 1758, 21, 17, 22, 23, 26, 3, 14, 39, 40; *Mullus surmuletus* Linnaeus, 1758, 15, 16, 18, 21, 24, 25, 1, 2, 13, 32, 34, 37; SPARIDAE : *Boops boops* (Linnaeus, 1758), 15, 16, 18, 21, 24, 25, 1, 2, 17, 20, 22, 23, 26, 3, 14, 32, 33, 34; *Diplodus annularis* (Linnaeus, 1758), 16, 18, 21, 24, 1, 27-34, 4-12; *Diplodus sargus* (Linnaeus, 1758), 32, 34; *Diplodus vulgaris* (E. Geoffrey Saint-Hilaire, 1817), 15, 18, 24, 3, 27, 34, 11, 12; *Lithognathus mormyrus* (Linnaeus, 1758), 21, 24; *Pagellus acarne* (Risso, 1826), 21, 24, 1, 2, 37-40; *Pagellus bogaraveo* (Brönnich, 1768); *Pagellus erythrinus* (Linnaeus, 1758), 15, 16, 18, 21, 24, 25, 1-3, 41; CENTRACANTHIDAE : *Spicara maena* (Linnaeus, 1758), 18, 25, 3, 14, 29-34; *Spicara smaris* (Linnaeus, 1758), 15, 16, 18, 21, 24, 17, 26, 29-34, 8; POMACENTRIDAE : *Chromis chromis* (Linnaeus, 1758), 15, 27, 31-34, 5, 7, 10, 11; LABRIDAE : *Coris julis* (Linnaeus, 1758), 2, 27-33, 5-8, 11; *Symphodus cinereus* (Bonnaterre, 1788), 1, 2, 27-34, 4-6, 9-12; *Symphodus doderleini* Jordan, 1891, 3, 28-34, 4, 5, 7-9; *Symphodus mediterraneus* (Linnaeus, 1758), 25, 1, 27-34, 4-6, 8-12; *Symphodus melanocercus* (Risso, 1810), 32; *Symphodus ocellatus* Forsskal, 1775, 27-34, 4-10, 12; *Symphodus roissali* (Risso, 1810), 1, 2, 10-12; *Symphodus rostratus* (Bloch, 1797), 27-34, 4, 5, 7-12; *Symphodus tinca* (Linnaeus, 1758), 27-30, 32, 34, 4, 7-11; TRACHINIDAE : *Trachinus araneus* Cuvier, 1829, 1-3; *Trachinus draco* Linnaeus, 1758, 15, 16, 18, 19, 21, 24, 25, 1, 2, 17, 22, 23, 26, 3, 14, 29, 34; *Trachinus radiatus* Cuvier, 1829, 18; URANOSCOPIDAE : *Uranoscopus scaber* Linnaeus, 1758, 15, 18, 24, 25, 1, 2, 23, 26, 3, 14, 34; TRICHIURIDAE : *Lepidopus caudatus* (Euphrasen, 1788), 37-39, 41-43, 46; GOBIIDAE : *Delentosteus quadrimaculatus* (Valenciennes, 1837), 20; *Gobius cruentatus* Gmelin, 1789, 14, 27-34, 4-7, 10; *Gobius niger* Linnaeus, 1758, 14; CALLIONYMIDAE : *Callionymus maculatus* Rafinesque-Schmaltz, 1810, 17, 20, 22; *Synchropus phaeton* (Günther, 1861), 13, 14, 41; BLENNIDAE : *Blennius ocellaris* Linnaeus, 1758, 16, 18, 19, 24, 25, 13, 17, 20, 23, 26, 3, 14; OPHIDIIDAE : *Ophidion barbatum* Linnaeus, 1758, 18, 21, 2, 3, 14; CARAPIDAE : *Carapus acus* (Brunnich, 1768), 14; ATHERINIDAE : *Atherina hepsetus* Linnaeus, 1758, 1, 32; SCORPAENIDAE : *Helicolenus dactylopterus* (Delaroche, 1809), 2, 13, 14, 36-46; *Scorpaena notata* Rafinesque, 1810, 15, 16, 18, 19, 21, 24, 25, 13, 17, 22, 23, 26, 27-34, 4, 5, 7-9, 11, 12; *Scorpaena porcus* Linnaeus, 1758, 21, 25, 1, 3, 27-34, 4-6; *Scorpaena scrofa* Linnaeus, 1758, 15, 16, 18, 19, 24, 25, 22, 23, 27, 29-32, 34, 5; *Trachyscorpia c. echinata* (Koehler, 1896), 38; TRIGLIDAE : *Lepidotrigla cavillone* (Lacepède, 1801), 17, 20, 22, 23, 26; *Trigla lucerna* Linnaeus, 1758, 1, 2, 13, 14; *Trigla lyra* Linnaeus, 1758, 38; *Trigloporus lastoviza* (Brönnich, 1768), 15, 18, 19, 21, 24, 25, 3, 14, 29; PERISTEDIIDAE : *Peristedion cataphractum* (Linnaeus, 1758), 17, 20, 22, 23, 26, 14, 40; DACTYLOPTERIDAE : *Dactylopterus volitans* (Linnaeus, 1758), 19; CITHARIDAE : *Citharus linguatula* (Linnaeus, 1758), 2, 17, 22, 23; SCOPHTHALMIDAE : *Lepidorhombus boscii* (Risso, 1810), 1, 2, 20, 22, 23, 26, 35, 36, 38, 41, 43, 44, 46; BOTHIDAE : *Arnoglossus laterna* (Walbaum, 1792), 1, 14; *Arnoglossus thori* Kyle, 1913, 21, 24, 25; *Bothus podas* (Delaroche, 1809), 18, 19, 21, 1, 2, 29, 34; SOLEIDAE : *Microchirus ocellatus* (Linnaeus, 1758), 18; *Microchirus variegatus* (Donovan, 1808), 24, 25, 22, 23; *Monochirus hispidus* Rafinesque, 1814, 29, 32; *Solea vulgaris* Qhensel, 1806, 18, 19, 21, 24; CYNOGLOSSIDAE : *Symphurus ligulatus* (Cocco, 1844), 36, 37; *Symphurus nigrescens* Rafinesque, 1810, 13; GOBIESOCIDAE : *Lepadogaster candollei* Risso, 1810, 30, 33, 6; LOPHIIDAE : *Lophius piscatorius* Linnaeus, 1758, 1, 13, 41

of 500 m. The group made up of continental shelf species, in turn is subdivided into species caught only in the littoral catches from less than a depth of 30 m (*Diplodus sargus*, *Lepadogaster candollei*, *Monochirus hispidus*, *Nerophis ophidion*, *Syngnathus acus*, *Syngnathus typhle*, *Symphodus ocellatus*, *Symphodus roissali*, *Symphodus rostratus*, *Symphodus tinca*) or at least in a large percentage of them (*Spicara maena*, *Scorpaena porcus*, *Symphodus doderleini*, *Gobius cruentatus*, *Symphodus mediterraneus*, *Symphodus cinereus*, *Serranus scriba*, *Diplodus annularis*, *Coris julis* and *Chromis chromis*), from the rest.

The last group is composed of species mainly found in catches located between 30 and 170 m in depth, which generally display a wide bathymetric distribution range throughout the continental shelf and the upper slope. It is noticed, however, that there is a clustering of some species caught with a greater frequency in the catches between a depth of 80 and 170 m : *Argentina sphyraena*, *Trisopterus minutus capelanus*, *Cepola rubescens*, *Lepidotrigla cavillone*, *Peristedion cataphractum*, *Mullus barbatus*, *Citharus linguatula*, *Serranus hepatus*, *Callionymus maculatus* and *Microchirus variegatus*.

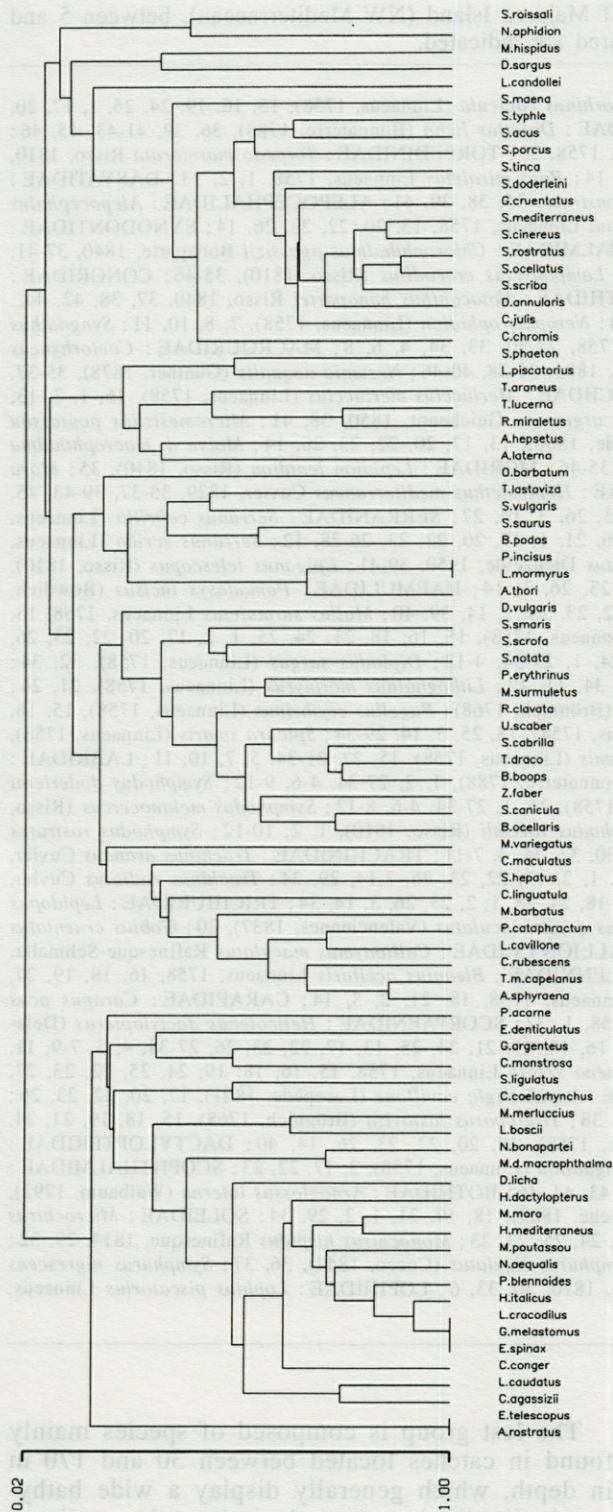


Fig. 3. – Cluster analysis of species.

Both the total species richness and the mean species richness are higher in the catches of the continental shelf between a depth of 30 and 170 m, than in the more littoral ones or deeper on and from the slope (Table IV). This, together with the fact that the number of hauls analysed

in this depth-strata is less than in the two others, is indicative of the effectiveness of sampling for qualitative data analysis. Moreover, in the curves of cumulative species richness (Fig. 4), the slope calculated between the last two points are 0.23, 1.10, 1.71 and 0.42 for the depth-strata 5-30 m, 30-70 m, 80-170 m and 500-800 m, respectively. These values are in all cases lower than 4% of the species richness, therefore it seems rather unlikely that additional hauls would capture many new species in the area.

Very clear differences are also seen between the composition of families observed throughout the bathymetric gradient (Fig. 5), and of families characteristic of a particular depth-strata. Syngnathidae (with 4 species) and Gobiesocidae only appear in the catches shallower than 30 m, whereas Alepocephalidae, Chimaeridae, Myctophidae, Notacanthidae, Trachichthyidae, Trichiuridae, Moridae, Chlorophthalmidae, Apogonidae and Macrouridae (these last four with more than 25% of the total species in this bathymetric interval), only appear in the slope catches (more than 500 m in depth).

The families Mullidae, Scorpaenidae, Sparidae and Triglidae occurred in the whole bathymetric range studied, whereas others such as the Gadidae and the chondritic Scyliorhinidae and Squalidae do not appear in the shallower zone, being limited at depths deeper than 30 m.

The specific composition within each family and/or the abundance and biomass of the species would vary with depth. For example, the Scorpaenidae of the continental shelf (depth shallower than 200 m) belong to the genus *Scorpaena*, whereas the only two species of this family occurring in the slope catches are *Helicolenus dactylopterus* and *Trachyscorpia cristulata echinata*. Similar difference occurs within the Triglidae, in with *Trigloporus lastoviza* appearing in the catches shallower than 70 m, *Trigla lucerna* between 30 and 180 m, and *Lepidotrigla cavillone* between 70 and 180 m. The last species, *Trigla lyra* appeared only in one catch carried out at a depth of 550 m.

In Gadidae, Scyliorhinidae and Squalidae were found species typical of the continental shelf and the edge between the continental shelf and slope (*Trisopterus minutus capelanus*, *Scyliorhinus canicula*, *Scyliorhinus stellaris* and *Squalus acanthias*), whereas *Micromesistius poutassou*, *Phycis blennoides*, *Gadiculus argenteus*, *Molva dipterygia macrophthalma*, *Galeus melastomus*, *Etmopterus spinax* and *Dalatias licha* only appear in the slope catches (more than 500 m in depth).

The family Sparidae is represented by six species in the catches from depths shallower than 70 m. Deeper, only two sparid species, *Pagellus acarne* and *Pagellus bogaraveo* appear. They are

Table IV. – Number of hauls analysed by depth-strata, total species richness, and mean species richness with the standard error, in the four groups defined by cluster analysis.

Depth-strata (m)	5-30	30-70	80-170	500-800
Number of hauls	17	10	7	12
Total species richness	37	55	43	37
Mean species richness	15.4	18.6	19.7	16.6
Standard error	1.21	1.49	1.62	0.92

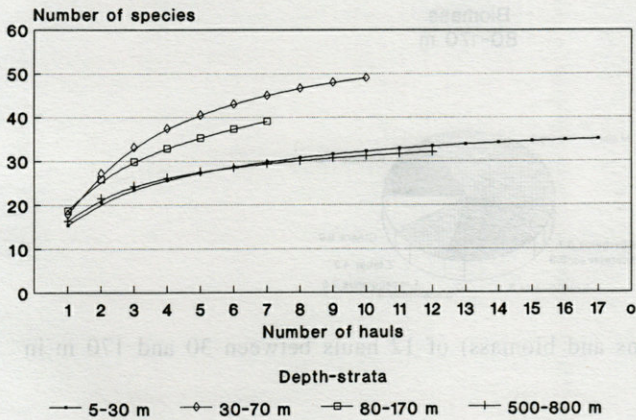


Fig. 4. – Cumulative species richness curves in the four groups identified by cluster analysis.

more frequent between 80 and 170 m than at 500 m, where large sized specimens were occasionally captured. The same trend exists in Mullidae, which are very abundant on the continental shelf.

Clear differences exist in the abundance and biomass of the species collected between 30 and 170 m (Fig. 6). Between 30 and 70 m, *Mullus surmuletus* and *Spicara smaris* represent more than 75% in number of specimens and more than 65% in biomass. Between 70 and 180 m, the predominant species are *Merluccius merluccius*, *Boops boops*, *Scyliorhinus canicula* and *Trisopterus minutus capelanus* which account for 74.3% and 76.2% in number of specimens and biomass, respectively.

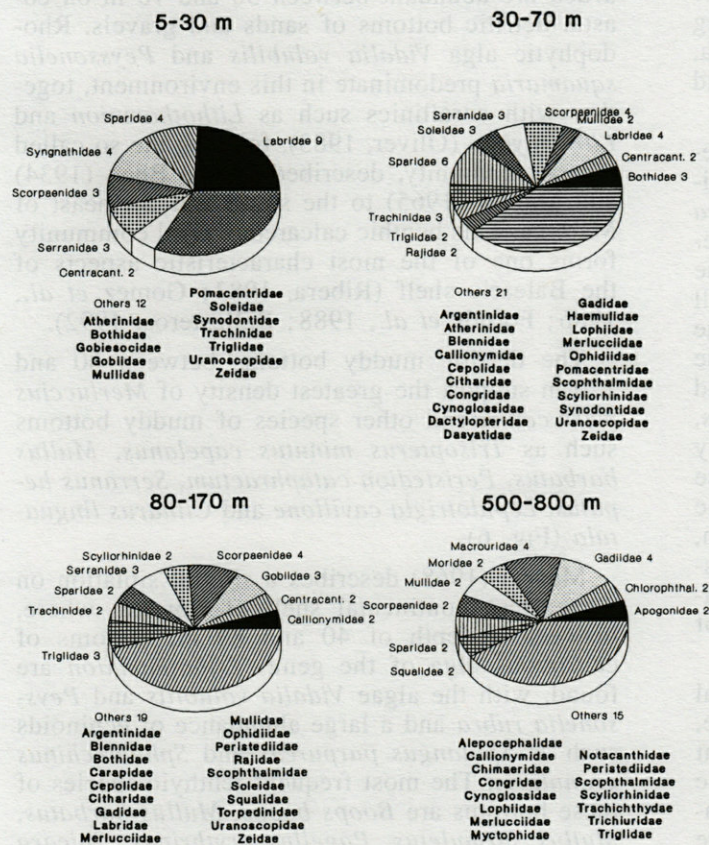


Fig. 5. – Composition by families calculated by depth-strata.

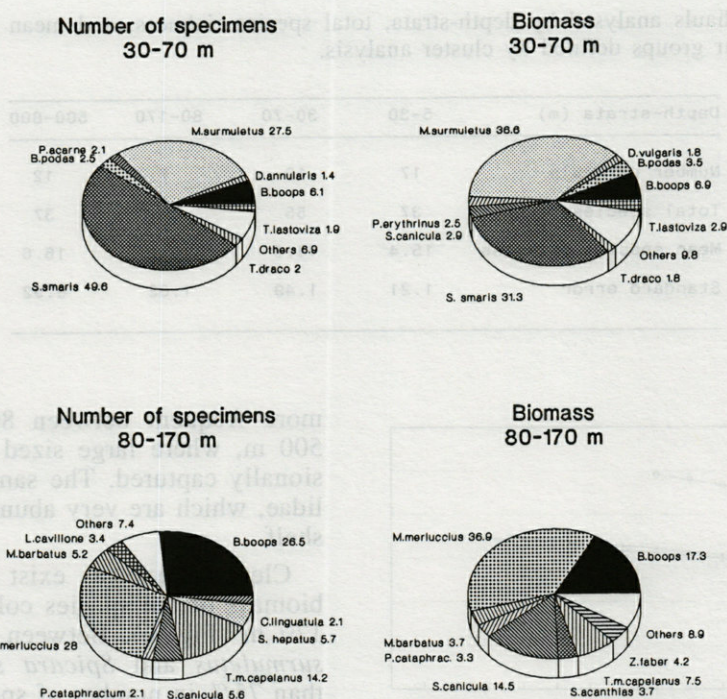


Fig. 6. – Mean specific composition (in number of specimens and biomass) of 12 hauls between 30 and 170 m in depth (in Table I, hauls 15 to 26).

DISCUSSION

The results obtained in this study demonstrate the existence of distinct fish communities along the continental shelf and slope south of Majorca, associated with distinct bathymetric strata and types of bottom.

The hierarchical agglomerative analysis (especially by samples, Fig. 2) shows four communities. The first corresponds to *Posidonia oceanica* seagrass meadows, on the continental shelf between 5-30 m in depth. It is characterized by the great abundance and diversity of Labridae (Bell & Harmelin-Vivien, 1982), the high percentage biomass of Scorpaenidae (Khoury, 1984) and the presence of families such as Syngnathidae and Gobiesocidae that, despite their small biomass, can be considered exclusive to this community (Harmelin-Vivien, 1984). The presence of these species in this biotope is related with their cryptic and feeding strategies (Bell & Harmelin-Vivien, 1983). This community is exploited by the small-scale fishery, using trammel nets and bottom longlines to capture big size specimens of Scorpaenidae, Serranidae and Sparidae.

Between 30 and 170 m deep, on the continental shelf, its border and the upper continental slope, two communities are distinguished, which present similar specific compositions (reflected in the dendrogram by species, Fig. 3), but different importance of species in number and biomass range

(Fig. 6). *Mullus surmuletus* and *Spicara smaris* and, to a lesser extent, *Trigloporus lastoviza*, *Bothus podas*, *Pagellus erythrinus* and *Trachinus draco* are abundant between 30 and 70 m on coastal detritic bottoms of sands and gravels. Rhodophytic alga *Vidalia volubilis* and *Peyssonelia squamaria* predominate in this environment, together with corallinics such as *Lithothamnion* and *Lithophylum* (Oliver, 1983), forming the so called maerl community, described by De Buen (1934) and Maurin (1965) to the south and northeast of Majorca. This benthic calcareous algal community forms one of the most characteristic aspects of the Balearic shelf (Ribera, 1983; Gomez *et al.*, 1986; Fornós *et al.*, 1988; Ballesteros, 1992).

The detritic muddy bottoms between 80 and 170 m support the greatest density of *Merluccius merluccius*, and other species of muddy bottoms such as *Trisopterus minutus capelanus*, *Mullus barbatus*, *Peristedion cataphractum*, *Serranus hepatus*, *Lepidotrigla cavillone* and *Citharus linguatula* (Fig. 6).

Maurin (1968) describes a similar situation on the eastern continental shelf of Corsica, where, between a depth of 40 and 80 m, bottoms of calcareous alga of the genus *Lithothamnion* are found, with the algae *Vidalia volubilis* and *Peyssonelia rubra* and a large abundance of echinoids such as *Spatangus purpureus* and *Sphaerechinus granularis*. The most frequent ichthyic species of these bottoms are *Boops boops*, *Mullus barbatus*, *Mullus surmuletus*, *Pagellus erythrinus*, *Spicara*

smaris and *Serranus cabrilla*. Between 80 and 150 m in depth, he observes sandy and muddy bottoms, with a high abundance of the holothuroid *Stichopus regalis*. The most frequent fish species of those depths are *Mullus barbatus*, *Trisopterus minutus capelanus*, *Pagellus erythrinus*, *Trachurus* spp., *Cepola rubescens*, *Trachinus araneus*, *Blennius ocellaris*, *Lepidotrigla cavillone* and *Serranus hepatus*, amongst others.

Although we are dealing with a multispecific fishery, in which most fish captured are sold, *Mullus surmuletus*, *Spicara smaris* and *Merluccius merluccius* are the main target species of the smaller trawlers based in Palma de Mallorca. *Merluccius merluccius* is mainly fished between 70 and 180 m during the day. *Mullus surmuletus* and *Spicara smaris* are mainly fished in the maerl community (between 30 and 70 m in depth) during the night (Bruno *et al.*, 1979), due to the specific behaviour of *Spicara smaris*. This is a diurnal planktivore which close to the bottom at night (Harmelin-Vivien, 1984). This species, which occurs in other zones of the Mediterranean such as Cyprus (García & Demetropoulos, 1986) and Greece (Tsangridis & Filippousis, 1989; Mytilineou & Papaconstantinou, 1991), is appreciated in the local market, and is very important in the trawls and purse-seines catches, carried out off the Island.

On the Catalanian coast, the maerl community is not found along the whole continental shelf (Desbruyères *et al.*, 1973), and does not constitute a common fishing ground for the trawl fleet, that operates generally over mud bottoms and muddy sands, extensively distributed in the littoral zone (Gili *et al.*, 1987). The main target fish species of this fleet are *Merluccius merluccius* along the whole continental shelf, *Solea vulgaris* in more restricted areas and *Mullus barbatus* temporarily, during its period of recruitment (Martín, 1989). A similar situation occurs in the Alboran Sea, where *Mullus surmuletus* is a species of lower importance than *Mullus barbatus* in the trawl fishery (Gil de Sola, 1993), and in the eastern Mediterranean coast, where *Mullus barbatus* predominates and *Mullus surmuletus* is found in small numbers at all depths (Golani & Galil, 1991).

The last community is located on the middle part of the continental slope, and corresponds to muddy bottoms with *Brisingella coronata* and *Isidella elongata* occurring between a depth of 500 and 800 m (Maurin, 1962). It has been exploited since the early 1960's (Oliver & Daroca, 1975) by a fleet of big trawlers (more than 400 CV). The fishery is monospecific and almost exclusively directed to the capture of red shrimp (*Aristerus antennatus*). In hauls carried out in this depth-strata, the proportion of fish in the total catch is of little importance. There are mainly non commercial species belonging to the families Ma-

crouroidae, Apogonidae, Chlorophthalmidae, Alepocephalidae, Callionymidae, Chimaeridae, Cynoglossidae, Myctophidae, Notacanthidae, Trachichthyidae and meso or bathypelagic species (Table II), as well as small size specimens of *Lepidion lepidion*, *Mora moro*, *Gadiculus argenteus* and *Molva dipterygia macrophthalma*. The only fish species with some valuable importance in these catches are *Galeus melastomus* and *Phycis blennoides*, caught in abundance in restricted zones, and *Merluccius merluccius* and *Lophius piscatorius* for their large size and a high price.

ACKNOWLEDGMENTS - We thank all the participants in the loadings on board research and fishing vessels, for collecting the data used in this work. The contribution of Dr. C. Stefanescu for the calculation of the cumulative species richness curves, and of M.C. Iglesias and B. Pomar for the elaboration of tables and figure 1 was very valuable. We are also thankful to two different referees who helped to improve the preliminary version.

REFERENCES

- ALLUE C., 1985. Composición y estructura de la comunidad de peces demersales frente a Barcelona (Años 1980/81). *Thalassas* 3 (1) : 57-90.
- ALLUE C., J. RUCABADO, D. LLORIS, R. ALLUE, 1985. Contribución al conocimiento de la ictiofauna abisal del Mediterráneo Occidental. *Bull. Soc. Cat. Ictio. Herp.* 10 : 8-13.
- BALLESTEROS E., 1992. Els fons rocosos profunds amb *Osmundaria volubilis* (Linné) R.E. Norris a les Balears. *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears* 35 : 33-47.
- BARCELO F., 1868. Catálogo metódico de los peces que habitan o frecuentan las costas de las Islas Baleares. *Rev. Prog. Cienc. exact. fis. nat. Madrid* 18 (3) : 46 p.
- BARCELO F., 1875. Addenda al catálogo de los peces de las Baleares, inserto en la Revista de los Progresos de las Ciencias exactas, físicas y naturales, t. 18, nº 3 y 4. *Anales Soc. Esp. Hist. Nat.* 6 : 59.
- BELL J.D., M.L. HARMELIN-VIVIEN, 1982. Fish fauna of French Mediterranean *Posidonia oceanica* sea-grass meadows. 1. Community structure. *Tethys* 10 (4) : 337-347.
- BELL J.D., M.L. HARMELIN-VIVIEN, 1983. Fish fauna of French Mediterranean *Posidonia oceanica* sea-grass meadows. 2. Feeding habits. *Tethys* 11 (1) : 1-14.
- BLONDEL J., 1979. Biogéographie et écologie. Masson, Paris, 190 p.
- BRUNO J., P. OLIVER, A. ASTUDILLO, X. PASTOR, E. DAROCA, 1979. Contribution à la connaissance de la biologie du merlu (*Merluccius merluccius* L.) et du rouget (*Mullus surmuletus* L. et *Mullus barbatus* L.). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* 25/26 (10) : 79-86.

- CARDONA L., 1992. Distribución de la ictiofauna costera en el puerto de Mahón (Menorca, Islas Baleares). Análisis faunístico. *Boll. Soc. Hist. Nat. Balears* **35** : 131-139.
- DE BUEN F., 1918. Los Góbidos de la Península Ibérica y Baleares. *Boletín de Pesca* **26** : 291-337.
- DE BUEN F., 1934. Resultados de la primera campaña biológica a bordo del "Xauen" en aguas de Mallorca (Abril 1933). *Trab. Inst. Esp. Oceanogr.* **6** : 7-72.
- DE BUEN O., 1916a. El Laboratorio biológicomarino de Porto Pí (Precedentes-Fundación-Primeros trabajos). *Mem. Inst. Esp. Oceanogr.* **1** : 257-319.
- DE BUEN O., 1916b. El Instituto Español de Oceanografía y sus primeras campañas. *Mem. Inst. Esp. Oceanogr.* **1** : 1-65.
- DE BUEN O., 1926. Observaciones a la fauna ictiológica de las islas Baleares. In Catálogo ictiológico del Mediterráneo Español y de Marruecos, recopilando lo publicado sobre peces de las costas mediterráneas y próximas del Atlántico (Mar de España). Edited by F. De Buen. *Res. Camp. int. Inst. Esp. Oceanogr.* **2** : 1-221.
- DELAROCHE E., 1809. Observations sur des Poissons recueillis dans un voyage aux îles Baléares et Pythiuses. *Ann. Mus. Hist. Nat. Paris* **13** : 98-122.
- DEMESTRE M., A. ROIG, A. de SOSTOA, F.J. de SOSTOA, 1974. Contribución al estudio de la ictiofauna de Cataluña y Baleares. Estudio preliminar de la zona litoral superior de la Isla de Menorca. *Misc. Zool.* **3** (4) : 99-113.
- DESBRUYERES D., D. GUILLE, J. RAMOS, 1973. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane espagnole. *Vie Milieu* **23** : 335-363.
- FAGE L., 1907. Essai sur la faune des poissons des îles Baléares et description de quelques espèces nouvelles. *Arch. Zool. exp. gén.* **4** (7) : 69-93.
- FERRER-ALEDO J., 1906. Catálogo de los peces de Menorca. 1ª Edición, Mahón, 44 p.
- FERRER-ALEDO J., 1930. Catálogo de los peces de Menorca. 2ª Edición, Mahón, 39 p.
- FERRER-HERNANDEZ J., 1903. Materiales para la fauna ictiológica de las Baleares. *Bol. Soc. Esp. Hist. Nat.* **3** : 89-98.
- FORNOS J.J., E. BALLESTEROS, C. MASSUTI, A. RODRIGUEZ-PEREA, 1988. Red Algae sediments in the Balearic Shelf. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **31** (2) : 86.
- FREDJ G., C. MAURIN, 1987. Les poissons dans la banque de données MEDIFAUNE. Application à l'étude des caractéristiques de la faune ichthyologique méditerranéenne. *Cybium* **11** (3) : 219-299.
- GARCIA S., A. DEMETROPOULOS, 1986. Management of Cyprus fisheries. *FAO Fish. Tech. Pap.* **250** : 40 p.
- GARCIA DEL CID F., 1924. Contribución al estudio de la fauna ictiológica española: lábridos de las costas de Cataluña y Baleares. Tarragona, 56 p.
- GARCIA-RUBIES A., 1993. Distribució batimètrica dels peixos litorals de substrat rocós a l'illa de Cabrera. In Història Natural de l'Arxipèlag de Cabrera. Edited by J.A. Alcover, E. Ballesteros and J.J. Fornós. *Mon. Soc. Hist. Nat. Balears* **2** : 645-661.
- GIL DE SOLA L., 1993. Las pesquerías demersales del mar de Alborán (surmediterráneo ibérico). Evolución en los últimos decenios. *Inf. Téc. Inst. Esp. Oceanogr.* **142** : 179 p.
- GILI J.M., J.D. ROS, F. PAGES, 1987. Types of bottoms and benthic cnidaria from the trawling grounds (littoral and bathyal) off Catalonia (NE Spain). *Vie et Milieu* **37** (2) : 85-98.
- GOLANI D., B. GALIL, 1991. Trophic relationships of colonizing and indigenous goatfishes (Mullidae) in the eastern Mediterranean with special emphasis on decapod crustaceans. *Hydrobiologia* **218** : 27-33.
- GOMEZ A., A. RIBERA, G. CHACARTEGUI, 1986. Estudio de la vegetación marina de la Bahía de Palma (Mallorca). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* **3** (1) : 29-42.
- HARMELIN-VIVIEN M.L., 1981. Description d'un petit chalut à perche pour récolter la fauna vagile des herbiers de posidonies. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **27** (5) : 199-200.
- HARMELIN-VIVIEN M.L., 1984. Ichtyofaune des herbiers de posidonies du Parc Naturel Régional de Corse. In International Workshop *Posidonia oceanica* Beds. Edited by C.F. Boudouresque, A. Jeudy de Grissac and J. Olivier. *GIS Posidonie publ.* **1** : 291-301.
- JACCARD P., 1908. Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bull. Soc. vaudoise Sci. nat.* **44** : 223-270.
- KHOURY C., 1984. Ethologies alimentaires de quelques espèces de poissons de l'herbier de posidonies du Parc National de Port-Cros. In International Workshop *Posidonia oceanica* Beds. Edited by C.F. Boudouresque, A. Jeudy de Grissac and J. Olivier. *GIS Posidonie publ.* **1** : 335-347.
- MARTIN P., 1989. Dinámica de la pesquería de arrastre en Cataluña. PhD thesis, University of Barcelona, Barcelona, 358 p.
- MASSUTI E., O. REÑONES, A. CARBONELL, 1993. A propos de la présence de *Trachyscorpia cristulata echinata* (Koehler, 1896) en Méditerranée nordoccidentale. *Cybium* **17** (3) : 223-228.
- MASSUTI M., 1965. Estudio de los fondos de pesca de Baleares. Nota 1ª. Ciclo anual de los peces de las praderas de *Caulerpa* y *Posidonia* capturados por un pequeño arte de arrastre en la bahía de Palma de Mallorca. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* **119** : 157.
- MATALLANAS J., 1979. Contribución al estudio de la ictiofauna de la zona explotada por las barcas de pesca de Blanes (Mar Catalana). *Bol. Soc. Hist. Nat. Balears* **23** : 127-145.
- MAURIN Cl., 1962. Etude des fonds chalutables de la Méditerranée occidentale (Ecologie et Pêche). Résultats des campagnes des navires océanographiques "Président Théodore Tissier", 1957 à 1960, et "Thalassa", 1960 et 1961. *Rev. Trav. Pêches marit.* **26** (2) : 163-218.
- MAURIN Cl., 1965. Etude des fonds de pêche des Iles Baléares. Campagne de l'"Ichthys", avril-mai 1965. *Science et Pêche, Bull. Inf. Document. Inst. Pêches marit.* **139** : 1-9.
- MAURIN Cl., 1968. Ecologie ichthyologique des fonds chalutables atlantiques (de la baie ibéromarocaine à

- la Mauritanie) et de la Méditerranée occidentale. *Rev. Trav. Pêches marit.* **32** (1) : 1-147.
- MYTILINEOU C., C. PAPACONSTANTINO, 1991. Age and growth of *Spicara flexuosa* (Rafinesque, 1810) (Pisces, Centracanthidae) in the Patraikos gulf (Greece). *Sci. Mar.* **55** (3) : 483-490.
- NAVARRO F. de P., 1942. Bibliografía para un Catálogo de la Fauna y Flora del Mar de Baleares. *Trab. Inst. Esp. Oceanogr.* **15** : 1-92.
- OLIVER M., 1953. Bionomía de los fondos de 300 a 600 metros en el Sur y Suroeste de Mallorca. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* **63** : 3-20.
- OLIVER M., 1966. El "ganguil", arte no selectivo, utilizado en Baleares en fondos de 15 a 25 metros. *Public. Téc. Junt. Est. Pesc.* **5** : 395-406.
- OLIVER P., 1981. Sobre la aparición de algunos peces raros en las Islas Baleares. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* **6** (304) : 60-64.
- OLIVER P., 1983. Los recursos pesqueros del Mediterráneo. Primera Parte : Mediterráneo occidental. *Stud. Rev. Gen. Fish. Counc. Mediterr.* **59** : 139 p.
- OLIVER P., E. DAROCA, 1975. Análisis del esfuerzo para la flota de arrastre del talud de la región Balear. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* **189** : 32 p.
- OLIVER-BILLOCH F., 1944. Catálogo de la fauna marítima de Mallorca. Edited by *Public. Inst. Soc. Mar.*, 9 p.
- RIBERA M.A., 1983. Estudio de la flora bentónica marina de las Islas Baleares. PhD thesis, University Barcelona, Barcelona, 636 p.
- RIEDL R., 1978. Fischfauna von Ibiza, Balearen. *Senckenbergiana biol.* **59** (3/4) : 173-182.
- RIERA F., S. POU, A. GRAU, 1993. La ictiofauna. In *Història Natural de l'Arxipèlag de Cabrera*. Edited by J.A. Alcover, E. Ballesteros and J.J. Fornós. *Mon. Soc. Hist. Nat. Balears* **2** : 623-644.
- ROIG A., 1979. *Syngnathus agassizi* Kaup, Canestrini : Nombre válido para unos singnátidos capturados en La Ràpita (Mallorca, Islas Baleares) (Pisces, Syngnathidae). *Misc. Zool.* **5** : 83-92.
- SOSTOA A. de, A. ROIG, F.J. de SOSTOA, M. DEMESTRE, 1976. Contribución al estudio de la ictiofauna de Cataluña y Baleares. II. Localización de *Blennius nigriceps cypriacus* Bath, 1972, en las Baleares. (Pisces, Blennidae). *Misc. Zool.* **3** (5) : 169-175.
- STEFANESCU C., J.E. CARTES, 1992. Benthopelagic habits of adult specimens of *Lampanyctus crocodilus* (Risso, 1810) (Osteichthyes, Myctophidae) in the western Mediterranean deep slope. *Sci. Mar.* **56** (1) : 69-74.
- STEFANESCU C., D. LLORIS, J. RUCABADO, 1992. Deepliving demersal fishes in the Catalan Sea (western Mediterranean) below a depth of 1000 m. *J. nat. Hist.* **26** : 197-213.
- STEFANESCU C., D. LLORIS, J. RUCABADO, 1993. Deepsea fish assemblages in the Catalan Sea (Western Mediterranean) below a depth of 1000 m. *Deep-Sea Res.* **40** (4) : 695-707.
- TSANGRIDIS A., N. FILIPPOUSSIS, 1989. Length-based Approach to the Estimation of Growth and Mortality Parameters of *Spicara smaris* (L.) in the Saronikos Gulf, Greece, and Remarks on the Application of the Beverton and Holt Relative Yield per Recruit Model. *FAO Fish. Rep.* **412** : 94-107.
- WEYLER F., 1854. Topografía fícomédica de las Islas Baleares y en particular de la de Mallorca. Palma de Mallorca, 320 p.

Reçu le 30 mai 1994; received May 30, 1994

Accepté le 31 janvier 1995; accepted January 31, 1995

FOOD AND FEEDING HABITS OF *LEPIDORHOMBUS BOSCHII* (PISCES, SCOPHTALMIDAE) IN THE SOUTHERN TUSCAN ARCHIPELAGO, TYRRHENIAN SEA

P. SARTOR⁽¹⁾ and S. DE RANIERI⁽²⁾

⁽¹⁾ Centro Interuniversitario di Biologia Marina, Piazzale Mascagni 1, 57127, Livorno, Italy

⁽²⁾ Dipartimento di Scienze dell'Ambiente e del Territorio dell'Università di Pisa, via Volta 6, 56126, Pisa, Italy

LEPIDORHOMBUS BOSCHII
SCOPHTALMIDAE
STOMACH CONTENTS
TYRRHENIAN SEA
WESTERN MEDITERRANEAN

ABSTRACT. – The analysis of 347 stomach contents of *Lepidorhombus boschii* (Risso, 1810) captured during five seasonal trawl surveys, has allowed the dietary habits of this species to be characterized. The diet consists mainly of organisms that live in contact with the sea bottom; the basic food consists of macrobenthic crustaceans among which prevail decapods, mainly represented by *Alpheus glaber*, and mysids, chiefly *Lophogaster typicus*. No substantial seasonal food variations were noted, whilst differences in reference to size were highlighted: mysids are mainly the prey of specimens lesser than 20 cm total length; decapods take on greater importance as the predator increases in size, becoming the main prey of specimens ≥ 20 cm.

LEPIDORHOMBUS BOSCHII
SCOPHTALMIDAE
CONTENUS STOMACAUX
MER TYRRHÉNIENNE
MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE

RÉSUMÉ. – L'analyse de 347 contenus stomacaux de *Lepidorhombus boschii*, (Risso, 1810) capturés au cours de cinq campagnes saisonnières de chalutage, a permis de connaître son régime alimentaire et de mettre en évidence les modifications qu'il subit en fonction de la taille; le régime alimentaire n'a pas montré importantes variations saisonnières. Les Crustacés du macrobenthos représentent la nourriture de base: parmi ceux-ci prédominent les Décapodes, représentés principalement par *Alpheus glaber*, et les Mysidacés, avec *Lophogaster typicus*. Les Mysidacés sont consommés préférentiellement par les individus inférieurs à 20 cm de longueur totale, alors que les Décapodes assument une importance croissante au fur et à mesure que la taille augmente, jusqu'à devenir la proie la plus importante des organismes ≥ 20 cm.

INTRODUCTION

The genus *Lepidorhombus* comprises *L. boschii* (Risso, 1810) and *L. whiffiagonis* (Walbaum, 1792), are both present in the waters of the Mediterranean Sea and in the north-eastern part of the Atlantic Ocean, on the soft bottoms of the continental shelf and slope (Whitehead *et al.*, 1986).

On the soft bottoms of the southern Tuscan Archipelago (Tyrrhenian Sea) the fourspotted megrim, *L. boschii*, is the more abundant of the two species (De Ranieri *et al.*, 1988) and holds an important position within the fish associations of the circalittoral and mesobathyal bottoms (Biagi *et al.*, 1989; Sartor *et al.*, 1992). Moreover this species is of some economic importance and is caught on a regular basis; it has been estimated that in the year 1992 about 1000 Kg of *Lepido-*

rhombus spp. were landed at Porto Santo Stefano, the most important landing point of the area under investigation (Viva, pers. comm.).

A comparative study on the morphometric, biological and ecological features of the two species was undertaken by Dwivedi (1964), who analysed data from both the Mediterranean Sea and the Atlantic Ocean.

Few studies exist however on the diet of *L. boschii*: in the Mediterranean Sea it has already been investigated in the Gulf of Lions (Reys, 1960) and in the Catalan Sea (Macpherson, 1977, 1979, 1981): other information comes from the northern part of the Tuscan Archipelago (Mannini *et al.*, 1990). Further preliminary details are provided by Sartor *et al.* (1993) in reference to the species' diet within the area object of this study. This paper describes the results of a research project designed to establish the species food habits and its position within the food chain.

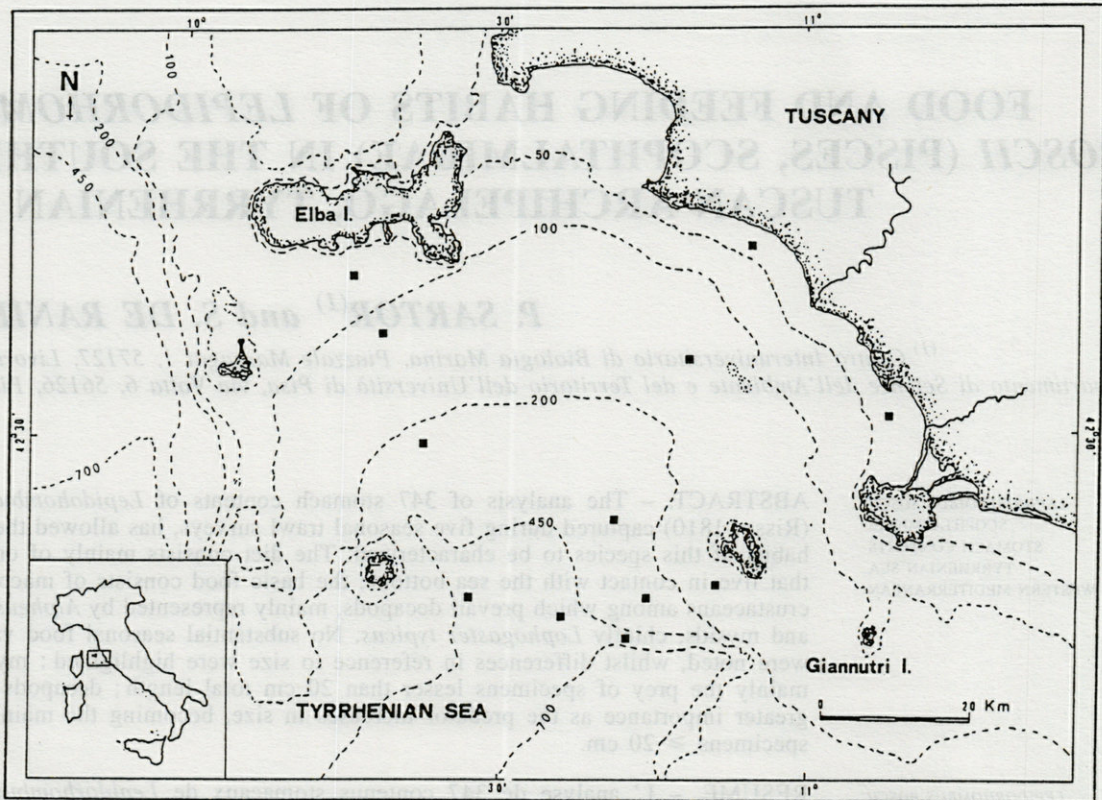


Fig. 1. - Study area and sampling sites.

MATERIAL AND METHODS

Five seasonal trawl surveys were carried out in the Autumn 1990, in the Spring, Summer and Autumn 1991 and in the Spring 1992 in the area of the Tyrrhenian Sea comprised between the isles of Elba and Giannutri. The area was sub-divided into four bathymetric strata: 0-50, 50-200, 200-450, 450-700 m. For each survey, along three transects, twelve daily hauls of two hours trawling were undertaken, except for the hauls undertaken in the first stratum, which lasted one hour (Fig. 1). The allocation of hauls remained fixed during the five surveys. All specimens of *L. boscii* were counted, measured (total length, T.L., to the nearest half centimeter below) and weighed.

A stomach fullness index (FI) was then calculated, in the following way: $FI = fs / (fs + es)$, where: fs = stomachs containing prey; es = empty stomachs.

The stomach content analysis was carried out on representative samples of each haul. Any possible sub-sampling factor of each sample was taken into account in the following data analysis, so as to standardize the results.

The stomachs, if not conspicuously empty, were extracted and fixed in 5% neutralized formalin and preserved in 70% ethanol. Each prey item was identified to the lowest taxonomic level possible, counted and weighed. The hard parts such as beaks of cephalopods, chelae or telson or pereion fragments of crustaceans and fish otoliths were often significantly helpful in

identifying prey items, especially those in an advanced state of digestion. Appropriate collections of intact material found during the same research campaigns were also made.

The weight of each prey item found at an advanced state of digestion was estimated by using conversion factors obtained from a correlation and regression analysis between the length of the hard parts and the total weight of the intact organisms.

The contribution of each prey item to the diet was described by the percentage of frequency of occurrence (F), percentage of abundance composition (N) and percentage of biomass composition (W) (Hyslop, 1980). A modification of the IRI (Index of Relative Importance, Pinkas *et al.*, 1971) was used for each prey item in the following way:

$$IRI = F(N+W)$$

The food niche breadth, was measured using the index (B) of Levins (1968):

$$B = \frac{1}{\sum p_i^2}$$

in which: p_i = proportion in abundance of prey item i .

To obtain a more comparable measure, the Levins' index was standardized in this way: $B_a = \frac{B-1}{n-1}$ where: n = number of prey items.

The diversity of food was calculated using the H' index (Shannon & Weaver, 1964):

$$H' = - \sum p_i \log_2 p_i$$

All the analyses mentioned above were carried out on the whole sample and by subsequently dividing it into three size classes: < 10 cm, 10-19.5 cm and \geq 20 cm T.L.

RESULTS

Distribution and abundance

1680 specimens, ranging from 5 to 26 cm T.L. were caught during the five surveys between 75 and 575 m in depth. The catches per hour per bathymetric range showed that there is a greater abundance of the species at depths greater than 200 m (Table Ia). A reduction in size of the specimens was noted with the increase in depth: the average individual weight varied from 22 g within the 50-200 m bathymetric range to 17 g for those specimens caught below 450 m. The modal progression of the cohort which appeared for the first time in Autumn 1990 may be observed by analysing the length-frequency distributions (Fig. 2); however no similar recruitment phenomenon was recorded the following Autumn.

Fullness index

The fullness index values in reference to each survey were always greater than 0.49. A greater intensity in feeding activity was shown during the two Spring surveys (fullness index of 0.77 in Spring 1992 and of 0.64 in Spring 1991). Significant statistical differences were found in the degree of stomach fullness both in the seasons and in the three size classes ($p < 0.01$, G-test of heterogeneity, Sokal and Rohlf, 1981). The index

Table I. - a, catches per hour (number and weight) of *L. boschii* for each bathymetric stratum. b, values of diversity index (H'), niche breadth (B), standardised niche breadth (B_a) and number of prey items.

a				
Depth (m)	0-50	50-200	200-450	450-700
n/h	-	7.083	23.207	23.231
sd	-	20.708	20.759	38.428
Kg/h	-	0.147	0.389	0.399
sd	-	0.247	0.309	0.458
b				
Size classes (cm)	H'	B	B_a	Prey items
5-9.5	2.247	3.786	0.348	9
10-19.5	3.154	4.591	0.100	37
20-25	3.557	7.583	0.313	22
5-25	3.174	4.617	0.095	39

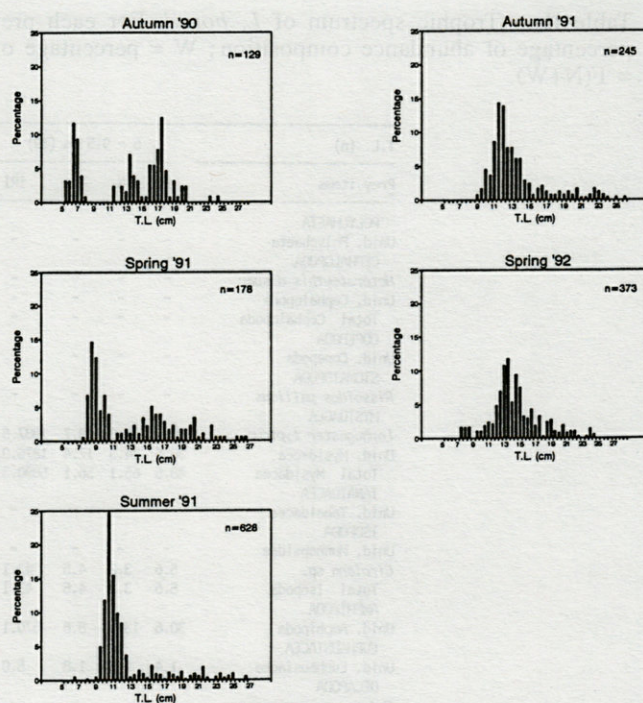


Fig. 2. - Size-frequency distributions of *L. boschii* for each survey.

values increased with body length: 0.42 in the specimens < 10 cm TL, 0.61 in the intermediate size class and 0.68, in reference to \geq 20 cm specimens.

Description of the diet

The stomach contents of the 347 individuals ranging from 5 to 25 cm T.L. contained 39 prey items (Table II). The diet consisted principally of mysids (*Lophogaster typicus*) and decapods (*Alpheus glaber*, *Goneplax rhomboides*, Processidae, *Calocaris macandreae*), secondly of amphipods, fishes (*Antonogadus megalokynodon*) and isopods. Other taxa found in the stomach contents, but of lesser importance, were cephalopods, euphausiids, thaliaceans, stomatopods, polychaetes, copepods, tanaids and crinoids.

The diet showed appreciable variation in relation to size (Table II, Fig. 3). The smallest specimens (<10 cm T.L.) fed mainly on small crustaceans: the main part of the IRI, about 80%, is represented by mysids (found in nearly 50% of the stomachs), the remainder was mainly made up of amphipods and decapods.

The diet of specimens ranging from 10 to 19.5 cm T.L. continued to be dominated by mysids (*L. typicus* has a 46.7% frequency of occurrence), nevertheless decapods began to take on considerable importance, since they represent 38% of the IRI.

Table II. – Trophic spectrum of *L. boschii*. For each prey item: F = percentage of frequency of occurrence; N = percentage of abundance composition; W = percentage of biomass composition; IRI (Index of Relative Importance) = F(N+W).

T.L. (n)	5 - 9.5 cm (39)				10 - 19.5 cm (265)				20 - 25 cm (43)			
	F	N	W	IRI	F	N	W	IRI	F	N	W	IRI
POLYCHAETA												
Unid. Polychaeta	-	-	-	-	0.4	0.1	*	*	-	-	-	-
CEPHALOPODA												
<i>Heteroteuthis dispar</i>	-	-	-	-	1.4	0.5	2.1	3.6	-	-	-	-
Unid. Cephalopoda	-	-	-	-	1.8	0.6	2.0	4.7	1.1	0.4	0.4	0.9
Total Cephalopoda	-	-	-	-	3.1	1.1	4.1	16.1	1.1	0.4	0.4	0.9
COPEPODA												
Unid. Copepoda	-	-	-	-	0.2	0.1	*	*	-	-	-	-
STOMATOPODA												
<i>Rissoides pallidus</i>	-	-	-	-	1.2	0.4	1.3	2.0	7.5	2.9	5.7	64.5
MYSIDACEA												
<i>Lophogaster typicus</i>	25.0	40.8	38.7	1987.5	46.7	44.8	23.7	3199.0	25.8	27.0	4.4	810.1
Unid. Mysidacea	30.6	24.3	17.4	1276.0	12.5	12.9	2.7	195.0	-	-	-	-
Total Mysidacea	48.6	65.1	56.1	5890.3	53.9	57.7	26.4	4533.0	25.8	27.0	4.4	810.1
TANAIDACEA												
Unid. Tanaidacea	-	-	-	-	0.2	0.1	*	*	-	-	-	-
ISOPODA												
Unid. Munnopsidae	-	-	-	-	0.4	0.1	*	*	-	-	-	-
<i>Cirolana</i> sp.	5.6	3.2	4.5	43.1	4.5	1.7	0.7	10.8	12.9	5.0	1.6	85.1
Total Isopoda	5.6	3.2	4.5	43.1	4.7	1.8	0.7	11.8	12.9	5.0	1.6	85.1
AMPHIPODA												
Unid. Amphipoda	30.6	13.3	8.6	670.1	7.8	3.0	0.7	28.9	3.2	1.2	0.1	4.2
EUPHAUSIACEA												
Unid. Euphausiacea	1.4	1.8	1.8	5.0	2.7	3.2	0.6	10.3	2.2	0.8	0.3	2.4
DECAPODA												
<i>Solenocera membranacea</i>	-	-	-	-	0.6	0.2	0.4	0.4	6.5	2.5	3.1	36.4
<i>Alpheus glaber</i>	1.4	0.5	2.3	3.9	22.5	7.7	26.3	765.0	35.5	17.0	30.7	1693.4
<i>Chlorotocus crassicornis</i>	-	-	-	-	1.4	0.5	1.9	3.4	3.2	1.7	1.9	11.5
<i>Plesionika acanthonotus</i>	-	-	-	-	0.2	0.1	0.3	*	-	-	-	-
<i>Plesionika</i> sp.	-	-	-	-	2.4	0.8	0.7	3.6	-	-	-	-
Unid. Pandalidae	-	-	-	-	1.0	0.3	0.3	0.6	-	-	-	-
<i>Philocheras echinulatus</i>	-	-	-	-	1.8	0.7	1.9	4.7	6.5	2.5	3.7	40.3
<i>Pontophilus spinosus</i>	-	-	-	-	0.4	0.1	0.5	0.2	-	-	-	-
Unid. Crangonidae	-	-	-	-	0.2	0.1	*	*	6.5	2.5	1.0	22.8
<i>Pasiphaea sivado</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.1	0.4	1.7	2.3
<i>Processa novelli</i>	-	-	-	-	1.2	0.5	0.6	1.3	-	-	-	-
<i>Processa</i> sp.	-	-	-	-	9.0	3.1	3.7	61.2	4.3	1.7	1.0	11.6
<i>Nephrops norvegicus</i>	-	-	-	-	0.4	0.1	0.4	0.2	-	-	-	-
<i>Calocaris macandreae</i>	1.4	0.5	6.8	10.2	5.5	2.0	2.9	27.0	7.5	2.9	1.9	36.0
<i>Munida</i> sp.	-	-	-	-	0.4	0.1	0.1	*	-	-	-	-
<i>Liocarcinus depurator</i>	-	-	-	-	0.2	0.1	0.1	*	-	-	-	-
<i>Goneplax rhomboides</i>	5.6	1.8	7.2	50.4	7.6	2.8	6.7	72.2	28.0	10.8	7.7	518.0
Unid. Brachyura	-	-	-	-	0.2	0.1	0.2	*	1.1	0.4	0.1	0.6
Unid. Decapoda	-	-	-	-	1.2	0.4	0.9	1.6	4.3	1.7	6.5	35.3
Total Decapoda	8.3	2.8	16.3	158.5	44.5	19.8	48.1	3021.6	69.9	44.0	59.6	7241.6
Unid. Crustacea	20.8	13.8	12.7	551.2	16.5	8.9	3.9	211.2	11.8	4.6	1.4	70.8
CRINOIDEA												
<i>Leptometra phalangium</i>	-	-	-	-	0.2	0.1	0.2	*	-	-	-	-
THALIAEACEA												
<i>Pyrosoma</i> sp.	-	-	-	-	1.2	0.4	0.3	0.8	6.5	3.3	0.6	25.4
PISCES												
<i>Antonogadus megalokynodon</i>	-	-	-	-	1.8	0.6	3.9	8.1	9.7	3.7	14.3	174.6
<i>Lesueurigobius</i> sp.	-	-	-	-	1.0	0.3	1.6	1.9	-	-	-	-
Unid. Gobidae	-	-	-	-	1.2	0.4	1.7	2.5	-	-	-	-
<i>Cylothone braueri</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1.1	0.4	0.1	0.6
Unid. Osteichthyes	-	-	-	-	5.5	1.9	6.2	44.6	12.9	5.0	7.8	165.1
Total Pisces	-	-	-	-	9.0	3.4	13.6	153.0	28.0	10.8	26.0	1030.4

* = < 0.1

Larger specimens (≥ 20 cm T.L.) fed mainly on decapods, which represented 62.2% of the IRI; the mysids diminished slightly in importance, even though they continued to play an important role. Among the decapods, the principal species was *A. glaber*, followed by *G. rhomboides*; only in the diet of this size class did fishes play a relatively important role.

No substantial seasonal variations were noted in the food spectrum although a slight increase was noted in the abundance of mysids in the Spring of 1992 (Fig. 3).

The average weight of the stomach contents and of the prey items increased with size, but the average number of prey items present in a stomach remained more or less constant (Fig. 4). Moreover, the trend of these values stayed substantially the same during the different seasons.

Prey of remarkable size were often found, especially in the biggest specimens. Noteworthy was a 2.83 g *Rissoides pallidus* from a 25 cm T.L. specimen, and a 2.90 g *A. megalokynodon* eaten by a 22 cm T.L. specimen.

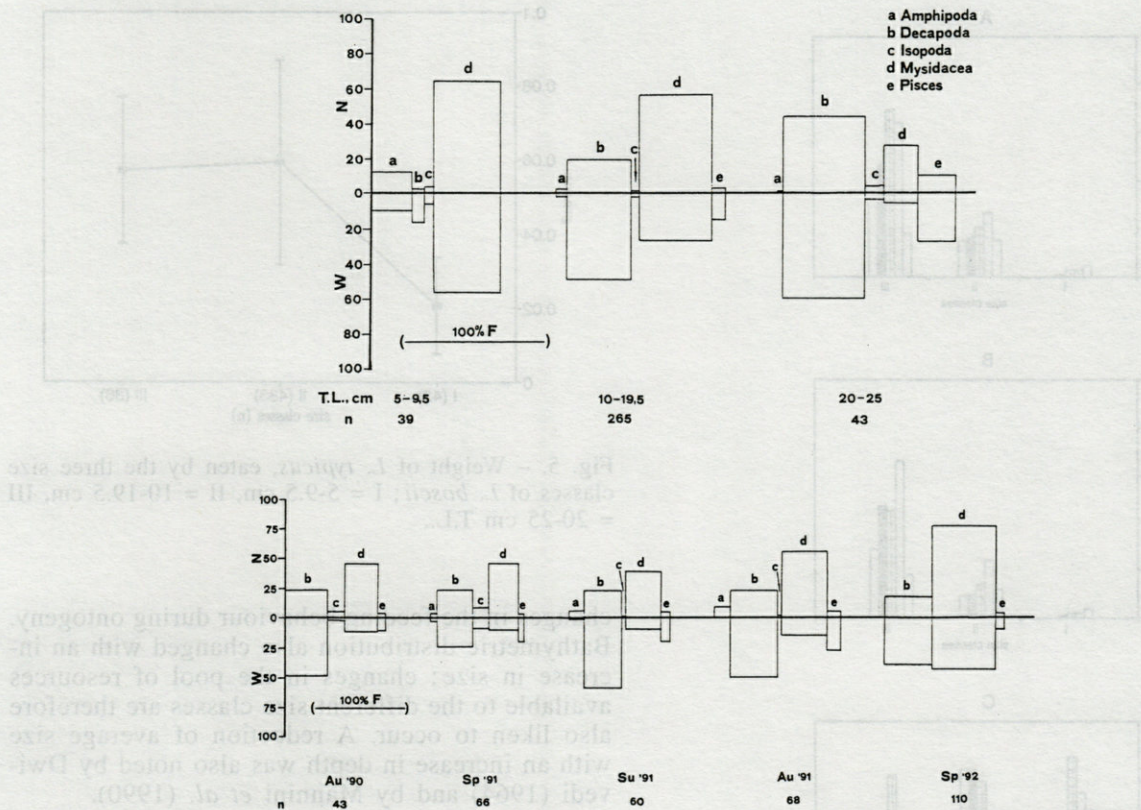


Fig. 3. – Values of F, N and W of the higher taxonomic groups of preys calculated for size classes (above) and for each survey (below).

As regards *L. typicus*, which was the most abundant prey and present in all size classes, a selection of its size by the predator was evidenced: by applying the Kruskal-Wallis test (Sokal and Rohlf, 1981), significant differences ($p < 0.01$) emerged in the weights of *L. typicus* preyed from the three size classes. Figure 5 underlines that 10 cm T.L. is the size in which this change in prey size occurs.

Diversity and niche breadth

The diet of *L. boschii* showed rather high H' and also B values, indicating a certain degree of euryphagia (Table Ib). The smallest specimens showed a limited variety in diet, whilst the food spectrum of the specimens ranging from 10 to 19.5 cm T.L. was characterized by the highest number of prey items, 37 out of the 39 items found in the whole population. This fact may explain the lowest value of B_a registered in the intermediate size class. The individuals of the third size class were those which had the highest values of H' and B; this is essentially due to the high degree of evenness among the abundances of the food items in this size class.

DISCUSSION

The diet of the four spotted megrim consists mainly of those organisms which live in contact with the sea bottom, especially macrobenthic crustaceans. Two prey dominated the food spectrum: the mysid *L. typicus* and the decapod *A. glaber*; even so *L. boschii* was generally euryphagic, as evidenced by the diversity of its diet and by the breadth of its food niche.

It is thus possible to deduce from the values of the fullness index that this species is quite intensely active as a predator. The fact that this index showed greater values with the increase in size may be due to a longer period of duration of the food within the stomach in larger individuals; in fact these specimens feed on relatively voluminous prey, which take more time to digest.

Most of the prey of *L. boschii*, such as *A. glaber*, *G. rhomboides* and *Calocaris macandreae*, are closely associated with the bottom and are able to bury themselves (Buchanan, 1963; Carpine, 1970; Rice and Chapman, 1971). *L. typicus* is also benthic, according to Mauchline (1980); nevertheless, it seems that this species can move into the water column with a diel rhythmicity and as such, Franqueville (1971) defines it as being

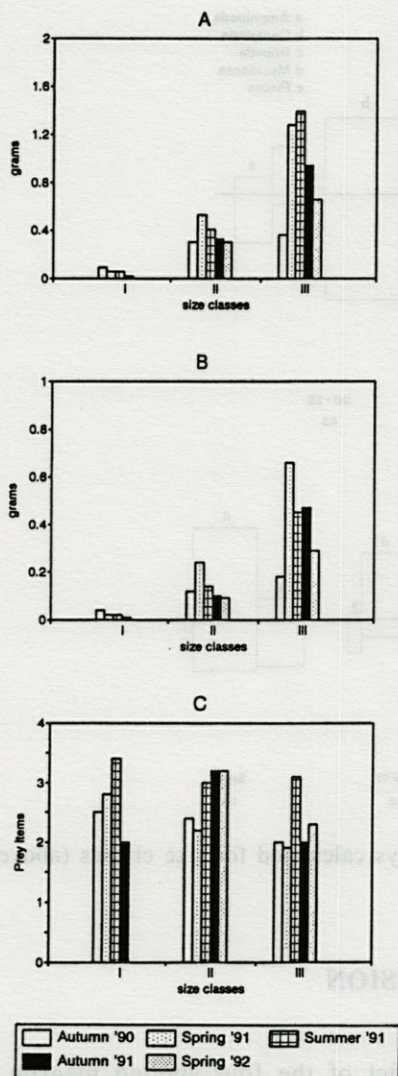


Fig. 4. – Average weight of the stomach content (A), average weight per prey item (B) and average number of prey items (C), for each surveys, calculated for size classes; I = 5-9.5 cm, II = 10-19.5 cm, III = 20-25 cm T.L..

benthoplanktonic. Those species which have fewer links with the sea bed, such as the Processidae and the euphausiids, play a marginal role in the diet.

L. boscii has the capacity to greatly expand its mouth cavity and possesses a large oesophagus and stomach. Such morphological features allow it to digest very large prey, such as *G. rhomboides*, *Munida* sp., *R. pallidus* and *A. megalokynodon*; it appears that capturing fish-prey is helped by well developed gill rakers (De Groot, 1971).

The differences in the food spectrum, both in terms of specific composition and of the relative importance of the dominant taxa, observed with the change of size, could be essentially due to

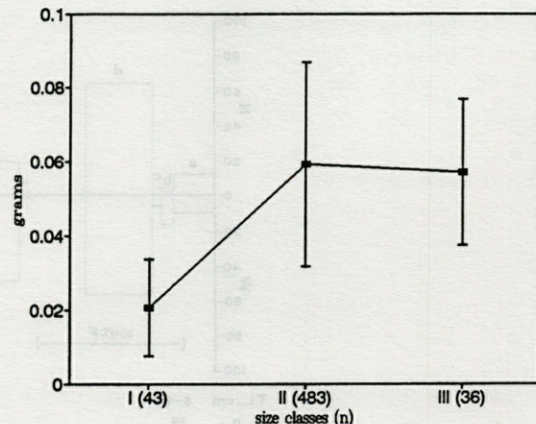


Fig. 5. – Weight of *L. typicus*, eaten by the three size classes of *L. boscii*; I = 5-9.5 cm, II = 10-19.5 cm, III = 20-25 cm T.L..

changes in the feeding behaviour during ontogeny. Bathymetric distribution also changed with an increase in size; changes in the pool of resources available to the different size classes are therefore also likely to occur. A reduction of average size with an increase in depth was also noted by Dwivedi (1964) and by Mannini *et al.* (1990).

The relative constancy of the dietary composition in relation to the seasons could be due to the fact that the macrobenthic populations, unlike those more closely linked to the pelagic domain, are characterized by a certain temporal persistence (Boesch, 1978). The differences observed in Spring, particularly as far as the fullness index is concerned, could be related to the major abundance and/or availability of certain prey, such as the mysids (*L. typicus*, mainly).

A preceding study, carried out in the same area showed that *L. boscii* overlap in its diet with two other important demersal fishes of the epi- and mesobathial plains: *Phycis blennoides* and *Helicolenus dactylopterus* (Sartor *et al.*, 1993). The three species, especially the equivalent size classes, rely upon the same pool of resources, even though there is a certain amount of food resource partitioning. However, a significant overlap value does not mean that competition is necessarily present, since this needs to be related to the level of abundance of food resources (Pianka, 1976).

Reys (1960), in studying the diet of *L. boscii* in the Gulf of Lions, reported a food spectrum dominated by decapods (*A. glaber*, *G. rhomboides*, Processidae), mysids (essentially *Leptomysis gracilis*) and fishes. In the Catalan Sea (Macpherson, 1977, 1979, 1981), the most important prey were the decapods *Processa mediterranea*, *A. glaber*, *Solenocera membranacea* and *G. rhomboides*, the mysids *Pseudomma* sp. and *Erythrops napolitana*, and the fish *A. megalokynodon*. This author re-

ported dietary variations with size similar to those observed in this study.

Observations made by Mannini *et al.*, (1990), in another area of the Tuscan Archipelago, confirm the overall predominance of crustaceans in the diet of this species, without, however, supplying detailed information on the specific composition of this taxon.

Concerning the Atlantic waters, little information is available about the diet of four spotted megrim: in this area, especially in Scottish waters, was studied essentially the diet of the cogenetic species, *L. whiffiagonis* (Rae, 1963; Du Buit, 1982, 1984, 1992; Gonzalez, 1986). These studies report a diet rather similar to that of *L. boschii*, but with more importance taken on by the fishes as a prey.

Essentially, the diet of *L. boschii* seems to be rather constant in the diverse areas investigated and the results of this work are in overall agreement with the preceding observations; the only differences are in the specific composition of the trophic spectra. The peculiarity of the *L. boschii* diet within the area studied is in the importance taken on by the mysid *L. typicus* as a prey. In the other zones investigated the presence of this species in the diet of *L. boschii* was much less important. Nevertheless, the abundance of *L. typicus* in the area of this work has not been reported from any preceding bionomic studies (Albertelli *et al.*, 1983; Pellegrini *et al.*, 1986; Bianchi *et al.*, 1993). For this species, therefore, the analysis of the stomach contents represents a valid method of sampling, as an alternative to the traditional capture systems.

ACKNOWLEDGMENTS – The authors thank Dr Franco Biagi for critically reviewing the manuscript and for his valuable suggestions. This study was supported by the research programme "Valutazione delle Risorse Demersali" supported by the Italian "Ministero della Marina Mercantile".

REFERENCES

- ALBERTELLI G., M. CATTANEO, N. DELLA CROCE and N. DRAGO, 1983. Macrobenthos delle isole Capraia, Pianosa, Giglio, Montecristo, Giannutri, Elba (Arcipelago Toscano). Progetto Finalizzato C.N.R. "Oceanografia e Fondi Marini", rapp. tecn. N. 18, 28 p.
- BIAGI F., S. DE RANIERI, M. MORI, P. SARTOR and M. SBRANA, 1989. Preliminary analysis of demersal fish assemblages in the Northern Tyrrhenian Sea. *Nova Thalassia* **10** (Suppl. 1): 391-398.
- BIANCHI C.N., I. CEPPODOMO, I. NICCOLAI, S. ALIANI, S. DE RANIERI, M. ABBIATI, F. DELL'AMICO and C. MORRI, 1993. Benthos dei mari toscani. II: Isola d'Elba-Montecristo (Crociera EN-EA 1986). In Arcipelago Toscano – Studio oceanografico, sedimentologico, geochimico e biologico. O. Ferretti, F. Immordino e V. Damiani Ed. ENEA, Roma: 291-316.
- BOESCH D. F., 1978. Benthic ecological studies: macrobenthos. In: Middle Atlantic outer continental shelf environmental studies. Chemical and Biological Benchmark studies. Va. Inst. Mar. Sci. Gloucester Point, **2**: 6-198.
- BUCHANAN J. B., 1963. The biology of *Calocaris macandreae* (Crustacea: Thalassinidae). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* **43** (3): 729-747.
- CARPINE C., 1970. Ecologie de l'étage bathyal dans la Méditerranée Occidentale. *Mém. Inst. Océanogr. Monaco* **2**, 146 p.
- DE GROOT S.J., 1971. On the interrelationships between morphology of the alimentary tract, food and feeding behaviour in flatfishes (Pisces: Pleuronectiformes). *Neth. J. Sea Res.*, **5** (2): 121-196.
- DE RANIERI S., P. BELCARI, F. BIAGI, M. MORI and D. PELLEGRINI, 1988. Valutazione delle risorse demersali fra l'Isola d'Elba e l'Isola di Giannutri: primi risultati delle campagne 1985. In Atti seminari per la pesca e l'acquacoltura, Vol. 3. Edit. Ministero della Marina Mercantile & C.N.R.T., Roma 1986: 1167-1195.
- DU BUIT M.H., 1982. Essai d'évaluation de la prédation de quelques Téléostéens en Mer Celtique. *J. Cons. int. Explor. Mer.* **40** (1): 37-46.
- DU BUIT M.H., 1984. Predation de la cardine (*Lepidorhombus whiffiagonis* W.) au nord et à l'ouest de l'Ecosse. *J. Cons. int. Explor. Mer.* **41**: 194-198.
- DU BUIT M.H., 1992. Alimentation de la cardine, *Lepidorhombus whiffiagonis* en Mer Celtique. *Cah. Biol. Mar.* **33** (4): 501-514.
- DWIVEDI S.N., 1964. Ecologie, morphologie et biologie comparées des deux espèces du genre *Lepidorhombus*: *L. megastoma* (Donovan) et *L. boschii* (Risso). Etude de leurs races et populations. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* **24** (4): 321-399.
- FRANQUEVILLE C., 1971. Macroplankton profond (Invertébrés) de la Méditerranée Nord-Occidentale. *Tethys* **3** (1): 11-56.
- GONZALEZ R., 1986. Preliminary studies on the stomach contents of several species in the demersal fishery off Galicia (Ixa VIIIc). *ICES Council Meetings 1986/6*: 57, 8 p.
- HYSLOP E.J., 1980. Stomach content analysis – a review of methods and their application. *J. Fish. Biol.* **17**: 411-429.
- LEVINS R., 1968. Evolution in changing environments. Princeton University Press, 120 p.
- MACPHERSON E., 1977. Estudio sobre relaciones tróficas en peces bentónicos de la costa catalana. Thesis, Univ. Barcelona, 369 p.
- MACPHERSON E., 1979. Estudio sobre el régimen alimentario de algunos peces en el Mediterraneo Occidental. *Misc. Zool.* **5**: 93-107.
- MACPHERSON E., 1981. Resource partitioning in a mediterranean demersal fish community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **4**: 183-193.

- MANNINI P., B. REALE and P. RIGHINI, 1990. Osservazioni sulla biologia e la pesca di *Lepidorhombus boscii* (Risso) (Osteichthyes, Scopthalmidae) nel Tirreno settentrionale. *Oebalia* **16** (1) suppl. : 245-255.
- MAUCLINE J., 1980. The biology of mysids and euphausiids. Edited by J.H.S. Blaxter, S.F. Russell and S.M. Yonge, *Adv. Mar. Biol.*, **18**, 681 p.
- PELEGRINI D., P. BELCARI, F. BIAGI, S. DE RANIERI and M. MORI, 1986. Osservazioni preliminari sulle biocenosi bentoniche dei fondi strascicabili del Mar Tirreno Settentrionale. *Nova Thalassia* **8** (suppl. 3) : 649-650.
- PIANKA E.R., 1976. Competition and niche theory. In *Theoretical ecology, principles and applications*. Edited by R. M. May, W.B. Saunders Philadelphia and Toronto : 114-141.
- PINKAS L., M.S. OLIPHANT and I.L.K. IVERSON, 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in Californian waters. *Calif. Fish. Game Fish. Bull.* **152**, 150 p.
- RAE B.B., 1963. The food of the megrim. *Mar. Res. Scot.* **3**, 23 p.
- REYS J., 1960. Etude de la nourriture de quelques poissons demersaux du Golfe de Lion. *Rec. Trav. Stn. mar. Endoume* **20** (33) : 65-97.
- RICE A. L. and C.J. CHAPMAN, 1971. Observations on the burrows and burrowing behaviour of the mud-dwelling decapod crustaceans *Nephrops norvegicus* and *Goneplax rhomboides*. *Mar. Biol.* **10** : 330-342.
- SARTOR P., M. SBRANA and C. VIVA, 1992. Fauna ittica di fondi mesobatiali dell'Arcipelago Toscano Meridionale. *Oebalia* **17** (2) (suppl.) : 159-162.
- SARTOR P., F. Biagi and M. Mori, 1993. Feeding habits and trophic relationships in *Phycis blennoides* (Brünnich), *Lepidorhombus boscii* (Risso) and *Helicolenus dactylopterus* (Delaroche) (Pisces, Osteichthyes) in the Northern Tyrrhenian Sea. *Biologia Marina* (suppl. al Notiz. S.I.B.M.) **1** : 161-166.
- SHANNON C. E. and W. WEAVER, 1963. The Mathematical theory of communication. Univ. of Illinois Press, Urbana.
- SOKAL R.R. and F. J. ROHLF, 1981. *Biometry*. Second edition. W.H. Freeman & Co., 861 p.
- WITHEHEAD P.J., M. L. BAUCHOT, J. C. HUREAU, S. NIELSEN and E. TORTONESE (Editors), 1986. Fishes of the North-Eastern Atlantic and Mediterranean. UNESCO, Vol. 3 : 1015-1473.

Reçu le 22 février 1994; received February 22, 1994

Accepté le 18 octobre 1994; accepted October 18, 1994

REFERENCES

- ALBERTELLI G., M. CATTANEO, N. DELLA GROCE and N. DRAGO, 1983. Macrobenthos delle isole Caprì, Pianosa, Giglio, Montecristo, Giannutri, Elba (Arcipelago Toscano). Progetto Finalizzato C.N.R. "Oceanografia e Fondi Marini", rapp. tecn. N. 18, 38 p.
- BIAGI F., S. DE RANIERI, M. MORI, P. SARTOR and M. SBRANA, 1988. Preliminary analysis of demersal fish assemblages in the Northern Tyrrhenian Sea. *Nova Thalassia* **10** (suppl. 1) : 391-398.
- BLANCHI C.N., I. CEPPODOMO, I. NICCOLAI, S. ALIANTI, S. DE RANIERI, M. ABBATE, F. DELLE AMICO and C. MORI, 1993. Benthos del mar toscano. II : Isola d'Elba-Montecristo (Crociera EN-

THE FRESHWATER EELS (ANGUILLIDAE) OF NEW CALEDONIA : TAXONOMY AND DISTRIBUTION

G. MARQUET

*Ecole Pratique des Hautes Etudes, Laboratoire d'Ichtyoécologie Tropicale et Méditerranéenne, URA 1453,
Université de Perpignan, 66860 Perpignan Cedex, France*

ANGUILLE
NOUVELLE CALÉDONIE
SYSTÉMATIQUE
RÉPARTITION
CIVELLE
AIRE DE PONTE

EEL
NEW CALEDONIA
TAXONOMY
DISTRIBUTION
ELVER
SPAWNING AREA

RÉSUMÉ. – Un inventaire partiel des Poissons d'eau douce de la Nouvelle-Calédonie (Mission PEDCAL) a été réalisé pendant les mois de septembre et d'octobre 1991. Cinq espèces d'Anguilles ont été répertoriées en Nouvelle-Calédonie : *Anguilla australis schmidtii*, *Anguilla marmorata*, *Anguilla megastoma*, *Anguilla obscura* et *Anguilla reinhardtii*. La présente étude examine la répartition altitudinale et géographique de ces espèces en Nouvelle-Calédonie. Cette répartition peut être reliée à la vie marine des différentes espèces d'Anguilles.

ABSTRACT. – A survey of New Caledonia freshwater fish (project Pedcal) has been conducted during the months of September and October 1991. Five species of eels occur in New Caledonia : *Anguilla australis schmidtii*, *Anguilla marmorata*, *Anguilla megastoma*, *Anguilla obscura* and *Anguilla reinhardtii*. The present study examines the altitudinal and geographical distribution of these species in New Caledonia. The latter may be correlated with their marine life.

INTRODUCTION

New Caledonia (Fig. 1) is a large island with an area of 19 500 km². It is situated between 164° E-168°E longitude and 20°S-23°S latitude.

Although the temperate species of freshwater eels (genus *Anguilla*) have been widely studied, there have been few studies of tropical species especially those of the Pacific region. Biological data available for these species are meristic features (Ege, 1939; Beumer *et al.*, 1981; Marquet and Lamarque, 1986; Allen, 1991), distribution (Ege, 1939; Castle, 1968; Marquet and Galzin, 1991) and larval information (Jespersen, 1942; Castle, 1963; Jellyman, 1987).

Apart from the Weber and de Beaufort's (1915) publication, little is known about New Caledonian freshwater fish. Therefore a survey of the New Caledonia freshwater fishes (project Pedcal) has been conducted over a two months period (September-October 1991). The present study examines the results concerning the taxonomy, the altitudinal and geographical distribution of eels in New Caledonia. The latter may be paralleled with their marine life.

MATERIALS AND METHODS

Taxonomy

Coloration, proportional body measurements and vertebral counts are widely used to distinguish the various species of *Anguilla*.

Three distances have been measured according to the method of Ege (1939) and Beumer *et al.* (1981) : the distance from the tip of the lower jaw to the vertical through the origin of the dorsal fin, the distance from the tip of the lower jaw to the vertical through the anus and the distance from the perpendicular through the eye-centre on the margin of the upper jaw to the angle of the gape. Vertebral counts were made after X-rays photographs taken by B. Séret (ORSTOM, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris).

Catching methods

Two methods of capture have been used : electric fishing mainly and rotenone poisoning occasionally. Two generators were used : the "Cormoran" (Gosset, 1975) and the "Martin-Pêcheur" (Gosset *et al.*, 1971).

The "Cormoran" gives a polarised rectangular impulse output, at 100 and 400 Hz, with a cyclic ratio adjustable between 10 and 50%. Five strengths are

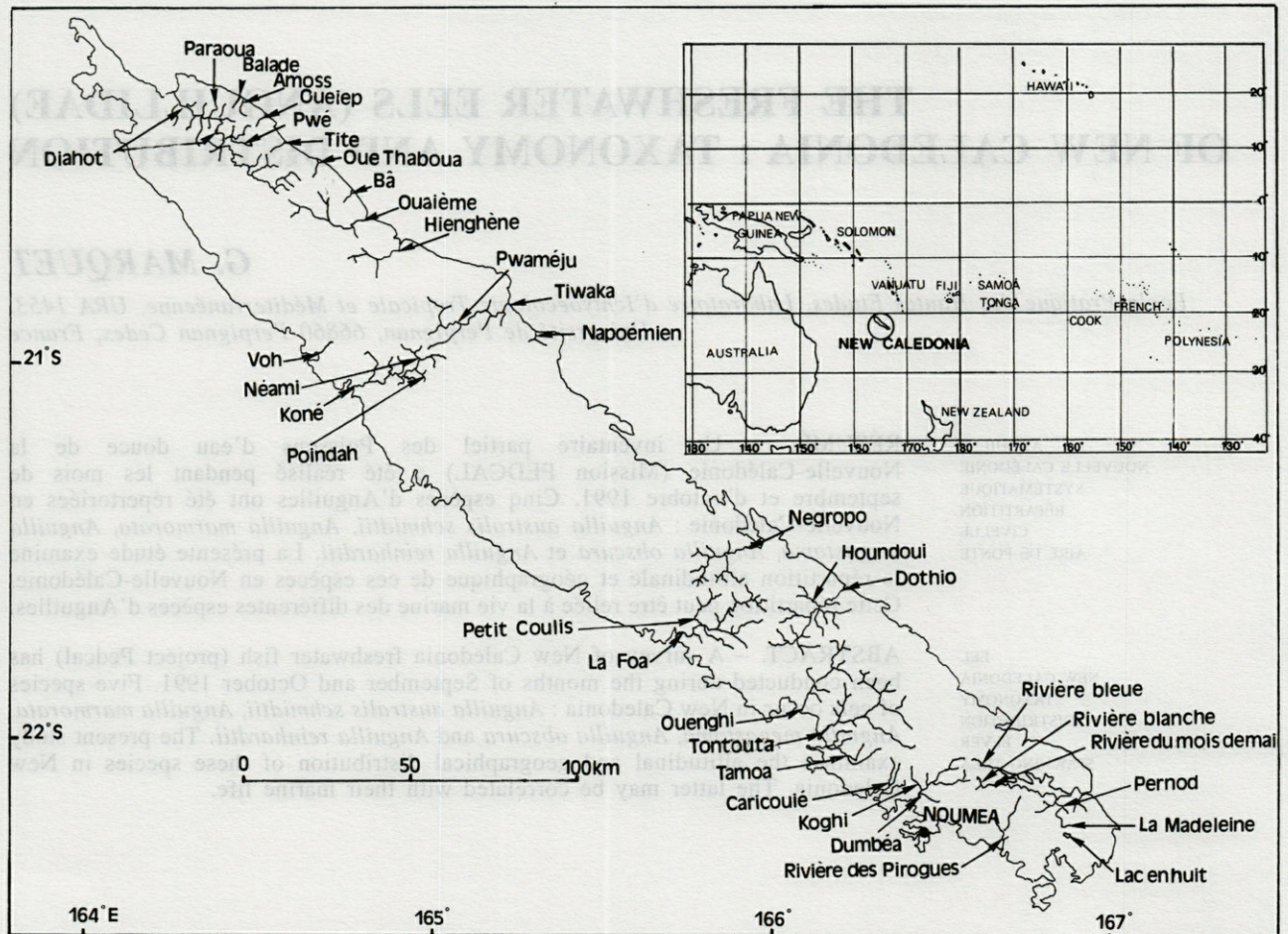


Fig. 1. – General map of New Caledonia showing the location of the 35 investigated rivers.

available between 100 and 400 V. The power output is 1000 W. This apparatus has been designed for brackish waters within a 500 to 5000 $\mu\text{S cm}^{-1}$ conductivity range.

The "Martin-Pêcheur" is a portable battery operated apparatus, with a 180 W output, weighing 12 kg, battery included. It gives polarised rectangular impulse with a choice of two frequencies: 100 or 400 Hz with a cyclic ratio continuously adjustable between 5 and 25%. Three strengths are available: 150, 200 and 300 V. This apparatus has been designed for waters within a 50 and 1000 $\mu\text{S cm}^{-1}$ conductivity range.

Rotenone poisoning was used only where the above generators were not suitable to the conductivity of the investigated waters.

Survey of the various types of habitat

A total of 35 rivers have been investigated (Fig. 1): 6 rivers in the South; 12 on the West coast; 11 on the East coast and 6 in the North. "Lac en huit" has been visited twice.

Under the "Pedcal project" 65 fishing operations have been conducted in the above rivers and lake. The presence of eels was established in 40 of those operations.

Main physical features of the fishing sites were as follows: widths from 2 to 30 m, depths from 0.2 to 2 m, altitudes from 0 to 580 m, temperatures from 19° to 26°, pH from 6 to 8 and conductivities from 53 to 35000 $\mu\text{S cm}^{-1}$.

RESULTS

Among the 16 eel species recorded by Ege (1939) or 15 by Castle and Williamson (1974), five can be found in New Caledonia: *Anguilla australis schmidtii* Philipps, 1925 (Tabl. I), *Anguilla marmorata* Quoy and Gaimard, 1824 (Tabl. II), *Anguilla megastoma* Kaup, 1856 (Tabl. III A), *Anguilla obscura* Günther, 1871 (Tabl. III B) and *Anguilla reinhardtii* Steindachner, 1867 (Tabl. IV).

Table I. – Distribution of *Anguilla australis schmidtii* (Fig. 2) : 7 specimens (from 47 to 111 mm).

River	N° of Pedcal sites (reference number of MNHN 1993)	Number of specimens	Length (mm)	altitude (m)
Koghi	11 (0211)	2	96 and 111	340
La Foa	23 (0212)	1	97	50
Diahot	28 (0213)	1	70	60
Tiwaka	43 (0217)	1	108	15
Des Pirogues	62 (0220)	2	47 and 59	5

DISCUSSION

Taxonomy

Five species occur in the rivers of New Caledonia : Three have a skin with variegated markings and are longfinned : *Anguilla marmorata*, *A. megastoma* and *A. reinhardtii*. Two have a skin without variegated markings and are shortfinned : *Anguilla australis schmidtii* and *A. obscura*. The presence of these species in New Caledonia is consistent with Ege's results (1939) and with their known geographical distribution. Indeed, *A. australis schmidtii* is restricted to New Zealand and New Caledonia (Ege, 1939); *A. marmorata* has a wide Indo-Pacific distribution from South Africa in the Indian Ocean to Mangareva in

French Polynesia in the Pacific Ocean (Marquet and Galzin, 1991); *A. megastoma* is known from the Solomon islands to Pitcairn island (Ege, 1939); *A. obscura* is known in Australia (Beumer *et al.*, 1981) and from New Guinea to Mangareva (Marquet and Galzin, 1991); *A. reinhardtii* is restricted to Australia, New Guinea and New Caledonia (Ege, 1939; Allen, 1991).

In the course of our inventory, no large specimen of *Anguilla australis schmidtii* has been captured, in contrast to the other species. Nevertheless Weber (1915) studied only 3 specimens of *Anguilla australis* in the Oubatche River (86, 104 and 316 mm), Ege (1939) studied numerous specimens (61 from 300 mm to 599 mm) with elvers (158 from 44 mm to 56 mm). Electric fishing in strongly conductive waters was not possible with the available generators and it may be that in New Caledonia large specimens of *A. a. schmidtii* live mostly in such waters.

Key to the New Caledonian species of Anguilla

- 1a. Skin with variegated markings and with long dorsal fin..... 2
- 1b. Skin without variegated markings and short dorsal fin..... 3
- 2a. Distance between verticals through anus and origin of dorsal fin, in percent of total length 7-13 4

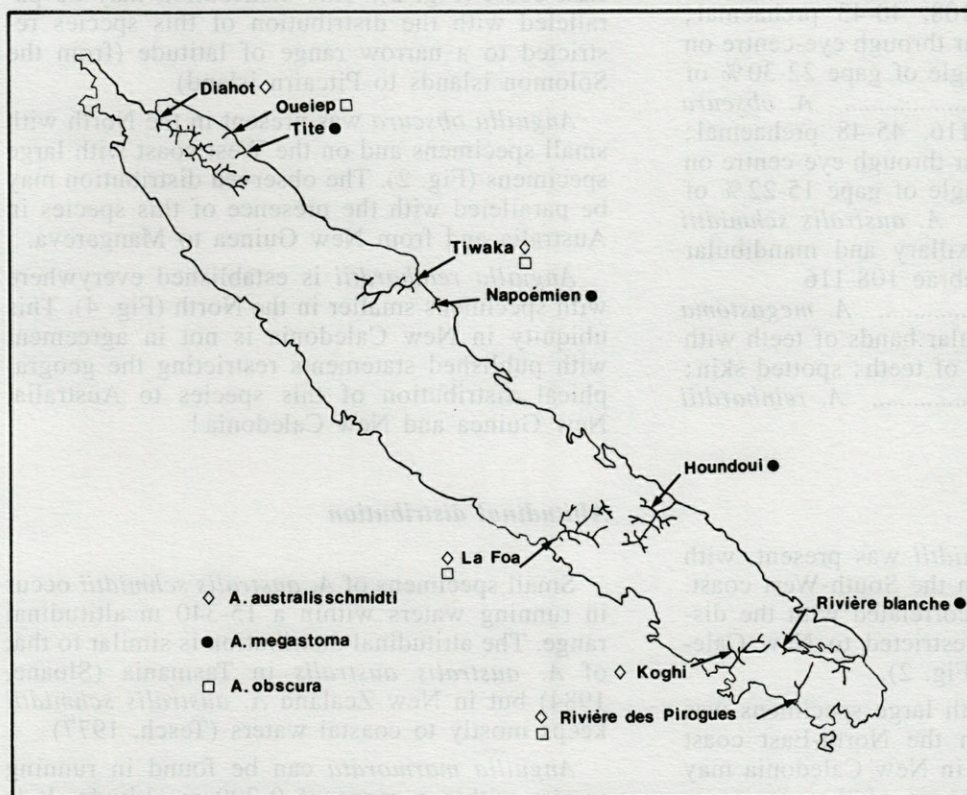


Fig. 2. – Distribution of *A. australis schmidtii*, *A. megastoma*, *A. obscura*.

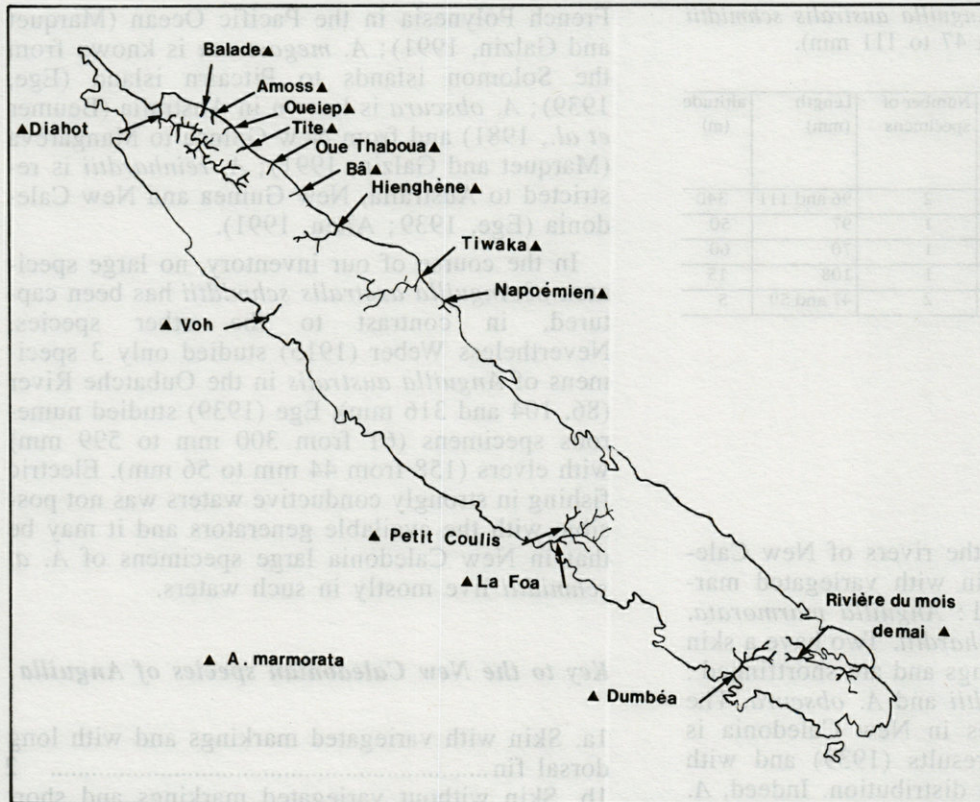


Fig. 3. - Distribution of *A. marmorata*.

- 2b. Distance between verticals through anus and origin of dorsal fin, in percent of total length 13-19; mottled or marbled skin; total vertebrae 103-109..... *A. marmorata*
- 3a. Total vertebrae 102-108, 40-43 prehaemal; distance from perpendicular through eye-centre on margin of upper jaw to angle of gape 22-30% of length of gape..... *A. obscura*
- 3b. Total vertebrae 109-116, 45-48 prehaemal; distance from perpendicular through eye-centre on margin of upper jaw to angle of gape 15-22% of length of gape..... *A. australis schmidtii*
- 4a. Broad, undivided maxillary and mandibular bands of teeth; total vertebrae 108-116..... *A. megastoma*
- 4b. Maxillary and mandibular bands of teeth with a longitudinal groove free of teeth; spotted skin; total vertebrae 104-110..... *A. reinhardtii*

Geographical distribution

Anguilla australis schmidtii was present, with small specimens, mostly in the South-West coast. This distribution may be correlated with the distribution of this species restricted to New Caledonia and New Zealand (Fig. 2).

Anguilla marmorata with large specimens was found to occur mostly in the North-East coast (Fig. 3). This distribution in New Caledonia may be paralleled with the absence of the species in

Australia and its presence in Solomon and Vanuatu islands for example.

Anguilla megastoma was present only on the East coast (Fig. 2). This distribution may be paralleled with the distribution of this species restricted to a narrow range of latitude (from the Solomon islands to Pitcairn island)

Anguilla obscura was present in the North with small specimens and on the West coast with large specimens (Fig. 2). The observed distribution may be paralleled with the presence of this species in Australia and from New Guinea to Mangareva.

Anguilla reinhardtii is established everywhere with specimens smaller in the North (Fig. 4). This ubiquity in New Caledonia is not in agreement with published statements restricting the geographical distribution of this species to Australia, New Guinea and New Caledonia!

Altitudinal distribution

Small specimens of *A. australis schmidtii* occur in running waters within a 15-340 m altitudinal range. The altitudinal distribution is similar to that of *A. australis australis* in Tasmania (Sloane, 1984) but in New Zealand *A. australis schmidtii* keeps mostly to coastal waters (Tesch, 1977)

Anguilla marmorata can be found in running waters within a range of 0-200 m altitude. It is

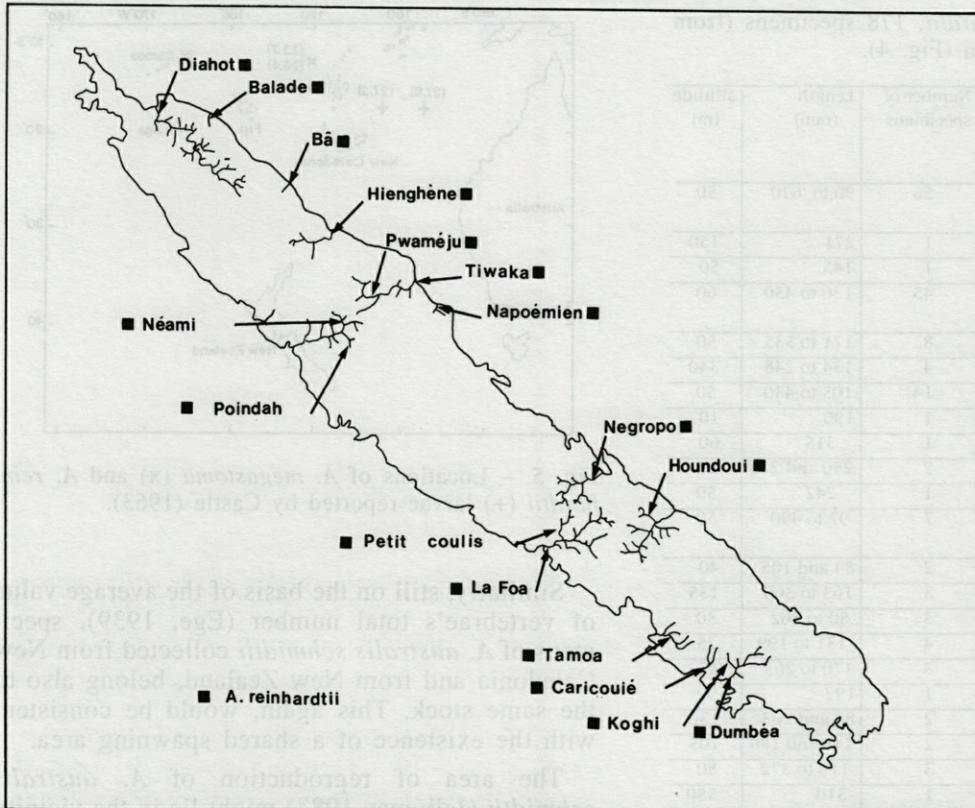


Fig. 4. – Distribution of *A. reinhardtii*.

indeed, an adaptable species, present in coastal and altitudinal areas (Marquet and Galzin, 1991).

A. megastoma inhabits the upper course of streams within a range of 200-580 m altitude. The same was observed in French Polynesia (Marquet and Galzin, 1991).

Table II. – *Anguilla marmorata*, 55 specimens (from 60 to 860 mm) : distribution (Fig. 3).

River	N° of Pedcal sites (reference number of MNHN 1993)	Number of specimens	Length (mm)	altitude (m)
du mois de mai	2 (0205)	2	780 and 800	180
La Foa	4 (0195-0218)	4	108 to 197	30
Petit Coulis	7 (0180-0189)	2	295 and 620	60
Bâ	14 (0165)	2	245 and 380	140
Napoémien	15 (0168)	2	315 and 545	0
Napoémien	16 (0156)	2	176 and 256	6
Napoémien	17 (0153)	4	275 to 510	200
Voh	25 (0184)	2	195 and 270	0
Diahot	27 (0152)	1	450	40
Amoss	31 (0187)	1	155	0
La Ouelep	32 (0201)	1	208	5
Pouebo	34 (0173)	5	60 to 425	30
Tite	35 (0192)	1	199	10
Tite	36 (0198)	1	385	80
Oue Thaboua	37 (0151)	4	141 to 540	5
Hienghène	38 (0176)	9	70 to 335	25
Tiwaka	43 (0199-0221)	2	202 and 860	15
Tiwaka	44 (0172-0204)	7	212 to 770	30
La Dumbea	58 (0179)	3	181,221 and 230	5

A. obscura is present in running waters within a range of 0-20 m altitude as observed also in French Polynesia (Marquet and Galzin, 1991).

A. reinhardtii is established everywhere in running waters within a 5-580 m altitudinal range. On the contrary, in Tasmania, this species is found only in the lower freshwater reaches and in the estuaries of north-eastern and eastern rivers (Sloane, 1984). In New Guinea (Allen, 1991) it inhabits streams, lakes and swamps, but is most common in flowing waters.

Table III. – En haut, *Anguilla megastoma*, 9 specimens (from 95 to 1170 m) : distribution (Fig. 2). En bas, *Anguilla obscura*, 9 specimens (from 56 to 835 mm) : distribution (Fig. 2).

River	N° of Pedcal sites (reference number of MNHN 1993)	Number of specimens	Length (mm)	altitude (m)
Napoémien	17 (0215)	1	95	200
Tite	36 (0214)	1	125	80
Houndoui	50 (0207)	5	705 to 1170	580
Rivière blanche	64(0206)	2	855 and 788	200

River	N° of Pedcal sites (reference number of MNHN 1993)	Number of specimens	Length (mm)	altitude (m)
La Foa	4 (0208 - 0202)	3	305, 525 and 835	50
La Ouelep	32 (0210)	1	172	5
Tiwaka	43 (0216)	1	160	15
Tiwaka	44 (0209)	1	205	30
Des Pirogues	61 (0219)	3	56 to 95	5

Table IV. – *Anguilla reinhardtii*, 178 specimens (from 82 to 620 mm) : distribution (Fig. 4).

River	N° of Pedcal sites (reference number of MNHN 1993)	Number of specimens	Length (mm)	altitude (m)
La Foa	4 (0154- 0169- 0170- 0203)	56	90 to 620	50
Dumbea	5 (0185)	1	271	150
Tamoa	6 (0194)	1	145	50
Petit Coulis	7 (0174- 0175- 0177)	45	136 to 450	60
Negropo	9 (0166- 0178)	8	171 to 535	50
Koghi	11 (0182)	4	134 to 248	340
Koghi	12 (0167)	14	105 to 430	50
Bá	13 (0191)	1	190	10
Napoémien	16 (0155)	1	315	60
Dumbéa	22 (0160)	2	250 and 283	20
La Foa	23 (0200)	1	242	50
La Foa	24 (0157 - 0161- 0188)	7	97 to 490	50
Diahot	27 (0162)	2	84 and 105	40
Diahot	29 (0181)	3	163 to 360	135
Pouebo	34 (0163 - 0186)	3	80 to 362	30
Hienghène	38 (0233)	4	131 to 199	25
Hienghène	39 (0193)	3	170 to 265	45
Tiwaka	44 (0171)	1	192	30
Pwaméju	45 (0190)	2	82 and 263	130
Néami	46 (0196)	2	118 and 186	105
Poindah	47(0164)	3	116 to 372	80
Houndouli	50 (0158)	1	310	580
Dumbea	56 (0183)	1	171	0
Dumbea	58 (0159)	10	88 to 235	5
Caricoué	59 (0197)	2	126 and 170	22

Marine life history of New Caledonian species

Like their freshwater biology, the sea-life of New Caledonian species is largely unknown. Indeed only 16 larvae of *Anguilla* have been collected in the Southern Pacific : four by Jespersen (1942) and 12 have been studied by Castle (1963). Therefore the marine phase of the eels' life history can only be tentatively deduced from such informations as the (very limited) larval data, oceanic hydrology, sizes and arrival times of glass eels, glass-eel meristics and electrophoresis, and the timing and maturity of seaward migrating adults (Jellyman, 1987).

On the basis of the average value of vertebrae's total number (Ege, 1939), specimens of *A. reinhardtii* collected from New Caledonia and from Australia belong to the same stock. This would be consistent with the existence of a shared spawning area.

Two specimens (Fig. 5) belonging possibly to *A. reinhardtii* (27.3 and 27.6 mm) have been collected (Castle, 1963) in the Coral Sea to the North-West of New Caledonia. This suggests that the spawning area could be lying to the North-East of New Caledonia. This localisation would explain the great abundance of the species on the New-Caledonian territory.

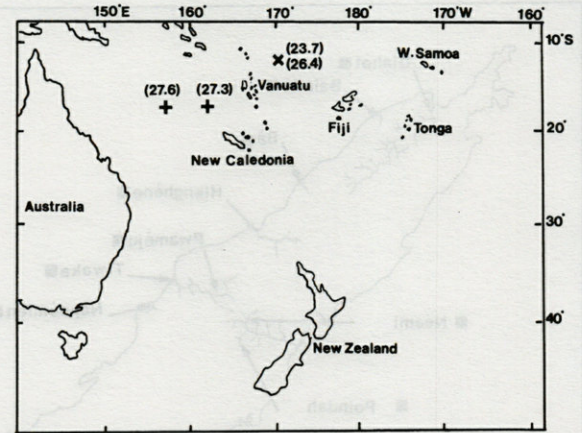


Fig. 5. – Locations of *A. megastoma* (x) and *A. reinhardtii* (+) larvae reported by Castle (1963).

Similarly, still on the basis of the average value of vertebrae's total number (Ege, 1939), specimens of *A. australis schmidtii* collected from New Caledonia and from New Zealand, belong also to the same stock. This again, would be consistent with the existence of a shared spawning area.

The area of reproduction of *A. australis schmidtii* (Jellyman, 1987) might lie in the vicinity of 150-170° W and 5°-15° S.

On the contrary, according to the average value of the prehaemal vertebrae and the total number of vertebrae, Ege (1939) can distinguish in the Pacific Ocean, two populations of *A. marmorata*, *megastoma* and *obscura* : one in a western region extending from New Guinea to Samoa and one in an eastern region including Cook islands and French Polynesia, suggesting that racial differences are connected with the existence of correspondingly different areas of reproduction. This fact is corroborated by the lengths of elvers of New Caledonia (Ege, 1939) similar or smaller than those of Tahitian elvers (Marquet, 1992). Indeed, for *A. marmorata*, the lengths of glass-eels of New Caledonia are 45-51 mm and those of Tahiti 47-57 mm. For *A. megastoma*, the lengths of glass-eels of New Caledonia are 46-49 mm and those of Tahiti 47-55 mm. For *A. obscura*, the lengths of glass-eels of New Caledonia are 46-52 mm and those of Tahiti 47-55 mm. That comparison, however, should not be asserted without caution : the size of glass eels varies with the stage of pigmentation, with the season and from year to year, as well as with the strength and type of preservative and the time spent therein (Strubberg, 1913).

Two specimens of *A. megastoma* (23.7 mm and 26.4 mm) collected to the Northeast of New Caledonia (Fig. 5) and studied by Castle (1963) are the smallest larvae studied in the Southern Pacific. The spawning area of this species may be located in the North-East of Samoa. It could

explain its geographical distribution : Indeed, *A. megastoma* seems located on the East coast of New Caledonia and is absent on Australian East coast. However, this geographical distribution in New Caledonia may be quite simply the result of the more precipitous character of the East shoreline of New Caledonia in comparison with the West one. The other larvae (Castle, 1963) belonging to *A. marmorata* and *A. obscura* are too large (from 37,3 to 49,6 mm) or their localization too distant from New Caledonia to conclude anything.

Although still in its early stages, the study of New Caledonian rivers shows that, of all the five species of New Caledonia eels, *A. reinhardtii* is the only one to show a character of ubiquity. This would place the spawning area of *A. reinhardtii* close to New Caledonia.

The existing stock of New Caledonian eels is such that the possibility of drawing a moderate amount of elvers or young eels could be envisaged without any risk of affecting the balance of species in the rivers. This possibility could render a program of eel farming feasible.

ACKNOWLEDGMENTS – This work was funded by a grant from the Commission de Coordination de la Recherche dans les Départements et Territoires d'Outre Mer (Cordet). We thank P. Lamarque, B. Séret and E. Guilbert, the other members of the Pedcal team, for their assistance in the field. We especially thank M. Boulet, C. Pöllabauer, and J. Rivaton for their help in different purposes.

REFERENCES

- ALLEN G. R., 1991. Field guide to the freshwater fishes of New Guinea. Christensen Research Institute, Madang, Papua New Guinea, 268 p.
- BEUMER J.P., R.G. PEARSON and L.K. PENRIDGE, 1981. Pacific Short – finned eel, *Anguilla obscura* Günther, 1871 in Australia : Recent records of its distribution and maximum size. *Proc. R. Soc. Qd.* **92** : 85-90.
- CASTLE P.H.J., 1963. Anguillid leptocephali in the Southwest Pacific. *Zool. Publ. Victoria Univ. Wellington* **33** : 1-14.
- CASTLE P.H.J., 1968. *Anguilla obscura* on Rennell Island. *Nat. Hist. Rennel Is. Br. Solomon Is* **5** : 61-66.
- CASTLE P.H.J. and G.R. Williamson, 1974. On the validity of the freshwater eel species *Anguilla ancestralis* Ege, from Celebes. *Copeia* **2** : 569-570.
- EGE V., 1939. A revision of the genus *Anguilla* Shaw. A systematic, phylogenetic and geographical study. *Dana rep.* **16** (3) : 256 p.
- GOSSET C., 1975. L'appareil de pêche à l'électricité pour eaux douces et saumâtres : "Le cormoran". *Pisc. fr.* **44** : 37-42.
- GOSSET C., P. LAMARQUE and N. CHARLON, 1971. Un nouvel appareil de pêche électrique portable : le "Martin-pêcheur". *Bull. Franç. Pisc.* **242** : 33-46.
- JELLYMAN D.J., 1987. Review of the marine life history of Australasian temperate species of *Anguilla*. *Am. Fish. Soc. Symp.* **1** : 276-285.
- JESPERSEN P., 1942. Indo-Pacific leptocephalids of the Genus *Anguilla*. Systematic and biological studies. *Dana Rep.* **22** : 177 p.
- MARQUET G., 1992. L'étude du recrutement et de la physiologie des anguilles de Polynésie française permet-elle de cerner leur aire de ponte ? *Bull. Inst. Océan. Monaco*, **10** : 129-147.
- MARQUET G. and P. LAMARQUE, 1986. Acquisitions récentes sur la biologie des Anguilles de Tahiti et de Moorea (Polynésie française) : *A. marmorata*, *A. megastoma*, *A. obscura*. *Vie Milieu* **36** (4) : 311-315.
- MARQUET G. and R. GALZIN, 1991. The eels of French Polynesia : Taxonomy, distribution and biomass. *La mer, Tokyo* **29** (1) : 8-17.
- SLOANE R.D., 1984. Distribution and abundance of freshwater eels (*Anguilla* spp) in Tasmania. *Aust. J. mar. freshw. Res.* **35** : 463-470.
- STRUBBERG A, 1913. The metamorphosis of elvers as influenced by outward conditions. *Meddr Kommn Haunders., Ser. Fisk.* **4** (3) : 1-11.
- TESCH F.W., 1977. The eel. Biology and management of anguillid eels. Edited by Chapman and Hall. London, 435p.
- WEBER M. and L.F. BEAUFORT, 1915. Les poissons d'eau douce de la Nouvelle Calédonie. In *Nova Caledonia., Zool*, vol. II L.I. Edited by Sarazin and J. Roux, 41 p.

Reçu le 6 avril 1994 ; received April 6, 1994
 Accepté le 16 octobre 1995 ; accepted October 1995

LARVAL GROWTH OF ANCHOVY, *ENGRAULIS ENCRASICOLUS* (FISHES) IN THE EASTERN ADRIATIC SEA

J. DULČIĆ, M. KRALJEVIĆ

Institute of Oceanography and Fisheries, Set. I. Meštrovića 63,
P.O. Box 500, 58000 Split, Croatia

ANCHOVY
FISH
LARVAE
GROWTH
OTOLITH
ADRIATIC

ABSTRACT. – *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) were sampled in July/August 1990 in the Eastern Adriatic Sea; they were aged by means of growth rings in the sagittae. Length-age relationship was approximated by Gompertz and Laird-Gompertz functions with the high and statistically significant ($P < 0.001$) correlation coefficient ($r^2 = 0.982$, $r^2 = 0.998$) between estimated and observed values. Calculated values of Gompertz and Laird-Gompertz functions were $a = 29.66$, $b = 3.03$, $c = 0.12$; $L_0 = 2.63$, $A_0 = 0.21$; $a = 0.08$. Statistically significant differences between the lengths estimated by the function obtained from growth rings counting and the lengths of artificially reared larvae of the same age suggest that the growth of larvae is affected by temperature and density of food. Growth parameters should be estimated for every particular survey when the data on age of larvae are needed.

ANCHOIS
POISSON
POST-LARVES
CROISSANCE
OTOLITHES
ADRIATIQUE

RÉSUMÉ. – *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) a été échantillonné en juillet/août dans l'est de la mer Adriatique. Le nombre d'anneaux de croissance des otolithes a été dénombré pour estimer l'âge approximatif des post-larves en journées de vie. La relation entre la longueur des post-larves et leur âge est approchée par deux fonctions de forme sigmoïde, Gompertz et Laird-Gompertz, avec des coefficients de corrélation statistiquement significatifs ($P < 0.001$) entre les longueurs observées et calculées. Les paramètres de l'équation de Gompertz sont : $a = 29.66$, $b = 3.03$, $c = 0.12$ et ceux de Laird-Gompertz $L_0 = 2.63$, $A_0 = 0.21$, $a = 0.08$. La différence statistiquement significative entre la longueur des post-larves élevées dans des conditions expérimentales et celle du même âge estimé montrent que la croissance est influencée par la température et la quantité de nourriture disponible. Chaque fois qu'il est nécessaire de connaître l'âge des post-larves, l'analyse des otolithes et le calcul des paramètres de croissance s'avèrent indispensables.

INTRODUCTION

Age and growth assesment of fish from their calcified structures (otoliths, scales, vertebrae, opercular bone) have been used widely for many years (Beamish & Mc Farlane, 1983; Campana & Neilson, 1985; Casselman, 1987; Meunier, 1988; Castanet *et al.*, 1992; Castanet *et al.*, 1993). Daily growth increments in fish otoliths have been widely used to age fish and estimate fish growth rates (Pannella, 1980; Radtke & Scherer, 1982; Campana & Neilson, 1985).

The observations of microscopic growth rings in thin sections of the otoliths of fishes, with evidence that these rings present a record of daily growth (Pannella, 1971, 1974) provided an alternative means of ageing tropical species for which seasonal and annual growth rings are often hard

to interpret. These marks are produced in many fishes (Brothers *et al.*, 1976; Struhsaker & Uchiyama, 1976; Neilson & Geen, 1985; Jones & Brothers, 1987). Counting otolith microincrements has proved useful in estimating the growth of juvenile and larval fishes (Barkman, 1978; Methot, 1981; Mc Gurk, 1984; Jones, 1986; Gef-fen, 1986).

The adult stages of *Engraulis encrasicolus*, the species occurring in the Adriatic Sea, have been studied in some detail (Sinovčić, 1978, 1992); however few studies deal with its early life history. The first data on growth parameters of anchovy larvae obtained from measurements of length of larvae reared in the series of experiments at constant temperature levels carried out during the years 1976 and 1977, were given by Regner (1985). Preliminary data about growth parameters of anchovy larvae in the Adriatic estimated from

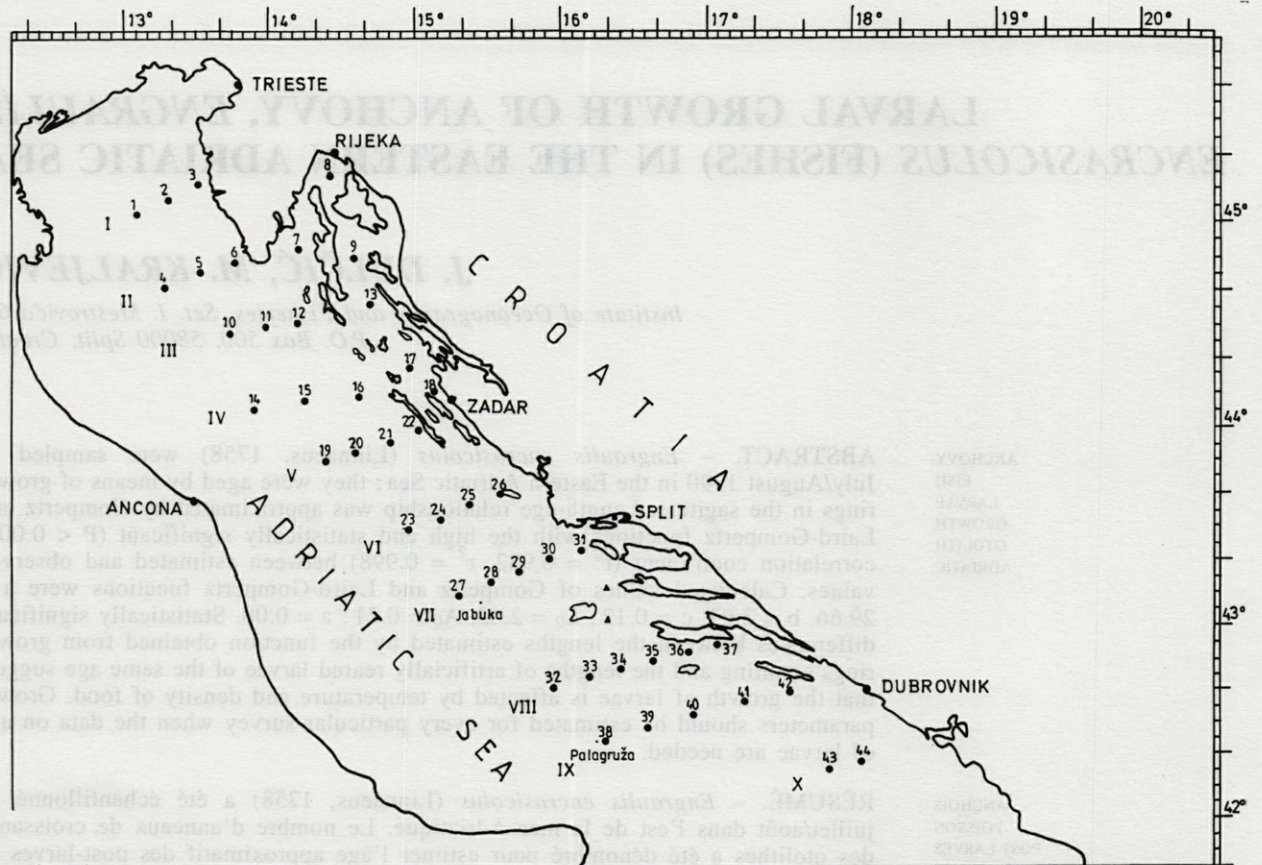


Fig. 1. – Area of investigations.

growth rings are given by Regner & Dulčić (1990).

The data of growth parameters of anchovy larvae were given, for the Western Mediterranean Sea, by Palomera *et al.* (1988).

The aim of this study was to give the parameters of growth of anchovy larvae in the Adriatic Sea, estimated by otolith readings. The Gompertz and Laird-Gompertz equations were used since they effectively described the growth function for *Engraulis encrasicolus* larvae in the Adriatic Sea, and the growth parameters were calculated.

MATERIALS AND METHOD

The plankton samples were collected at 44 stations distributed over 10 transects perpendicular to the eastern Adriatic coast, during the cruise with research vessel BIOS performed from 30 July-5 August 1990 (Fig. 1).

Two methods of collection were used: a) oblique tows from a maximum depth of 150 m to the surface using a BONGO-20 net with 250 and 333 μm meshes, b) surface tows using a neuston net with a mouth opening of 98 cm with a 1 mm mesh.

Temperature was measured with CTD probe at every station, from the surface to the bottom, with the depth resolution of 1 m. The mean surface temperature over the surveyed area was $23.74 \pm 0.86^\circ\text{C}$. The mean temperature from the water layer from 0 to 20 m was also calculated and it was found to be $23.02 \pm 1.33^\circ\text{C}$. In this layer the concentration of anchovy larvae is maximum (Regner, 1972), and this temperature was considered as the mean temperature of the anchovy larvae environment.

The plankton samples were fixed in buffered 2% formal. The anchovy planktonic stages were separated from the samples and standard length of larvae was measured with accuracy of 0.01 mm using an ocular micrometer in a dissecting scope. Shrinking of larvae in the formal was neglected during length measurements.

The saggital otoliths were removed from larvae by fine steel needles. The otoliths were rinsed in distilled water and placed in the drop of immersion oil. The counts of daily increment rings were made, depending on the size of otoliths at the magnifications of 450 x, 600 x or 1000 x, at the transmitted-light microscope.

The light concentric rings, in the saggittae of anchovy larvae, are composed of incremental units of low protein content, the dark ring of discontinuous units with a preponderance of organic material (Watabe *et al.*, 1982; Morales – Nin, 1987). One light plus one dark ring visible all around the otolith was counted as one complete daily growth increment.

Table I. — *Engraulis encrasicolus*. Number of daily rings and mean standard length of anchovy larvae.

Number of rings (days)	SL range (mm)	Mean standard length (mm)	±SD	No. of larvae
0	2.80- 3.55	3.14	0.134	20
2	2.85- 4.50	4.23	0.175	17
6	5.90- 6.99	6.57	0.302	33
9	8.29-10.00	9.09	0.562	21
10	9.25-11.50	10.30	0.595	17
13	12.80-16.00	14.97	1.165	22
16	16.59-19.20	17.36	0.727	15
21	19.87-24.45	22.00	1.567	10
28	24.45-28.90	26.50	1.465	10
30	21.18-31.40	28.20	3.070	15
32	24.95-34.00	30.10	2.686	15
36	28.27-35.26	31.15	2.575	5

Otoliths were separately read by two independent observers, and results were compared. The discrepancy of the counts was found in only 3.5% of the total number of analyzed larvae. In this way rings of the otoliths of 200 larvae of various length were counted.

Regner (1985) studied anchovy larval growth at three constant temperatures (19.02, 21.30 and 24.05°C) under experimental conditions. To obtain mature individuals for artificial fertilization, in Regner's experiments, adult anchovy were caught by pelagic trawl in the Kastela bay and Solta Channel in the close vicinity of the Institute of the Oceanography and Fisheries (Fig. 1). Larvae were kept in the thermostatic chamber. Parax bottles of 1.5 l capacity were used as incubation jars in the experiments. Temperature was measured to the nearest 0.1°C twice per day. Larvae were fed with "wild plankton" which mainly contained nauplii and copepodites. Food was supplied once a day and the nauplii concentration (5-10 ind./ml) was taken as a measure of food quantity.

RESULTS

The results of the counting of otolith rings are shown in Table I.

Two functions were used to express the length-age relationship of anchovy larvae from these data. The first one was of the form:

$$l_t = ae^{-be^{-ct}} \quad (1), \text{ Gompertz (1825),}$$

where l_t is the length of larvae in the time t , a is the asymptote, while b and c are constants. This function was used for the approximation of length-age relationship of artificially reared larvae

Table II. — *Engraulis encrasicolus*. Estimated values of Gompertz and Laird-Gompertz functions.

Gompertz	a	b	c	r	P<	e_f	±SD
	29.66	3.03	0.12	0.982	0.001	0.485	1.456
Laird- Gompertz	L_0	A_0	a	r	P<	e_f	±SD
	2.63	0.21	0.08	0.998	0.001	0.177	0.532

at the mean temperature of 21.30°C (Regner, 1980).

The second function was of the form:

$$l_t = L_0 e^{(A_0/a)(1-e^{-at})} \quad (2), \text{ Laird et al. (1965),}$$

where L_0 is the length at time $t = 0$, A_0 is the instantaneous growth rate at time $t = 0$, and a is the constant. Palomera *et al.* (1988) used this, so called Laird-Gompertz function, to fit the data obtained from otolith readings for Western Mediterranean anchovy larvae.

The program FIT was used to estimate parameters of the function (1) and (2). Besides the correlation coefficients between the estimated and measured data, the program estimates the error of the function, expressed as:

$$e_f = \frac{SD}{\sqrt{N-M}}$$

where SD is the standard deviation, N number of data, and M number of parameters of the function.

Estimated values of the parameters of both functions are shown in Table II.

As it can be seen from Table II, both functions showed the high correlation coefficients, significant at the 99.9% confidence level, with the data on length-age relationship of anchovy larvae, estimated from the counting the number of the rings in the otoliths. Both curves are plotted in Fig. 2A.

The test of differences between the lengths of reared larvae (Regner, 1985) and the lengths for the same age estimated by the function (1) with the parameters obtained from the reading of otoliths gave the following results:

$$\bar{X}_{dif} = -1.88; s\bar{X}_{dif} = 0.4264; t = 6.0832.$$

As the t-test value for 7 df is 2.36 (for $P < 0.05$), the differences between measured and estimated values are significantly different.

The relationship between sagittae diameter and larval length was fit to power equation $Y = aX^b$, taking Y as sagittae diameter and X as larval length. The parameters were: $a = 1.8164$ and $b = 1.4613$, with a correlation of $r = 0.9906$, indicating a positive allometry (Fig. 2B).

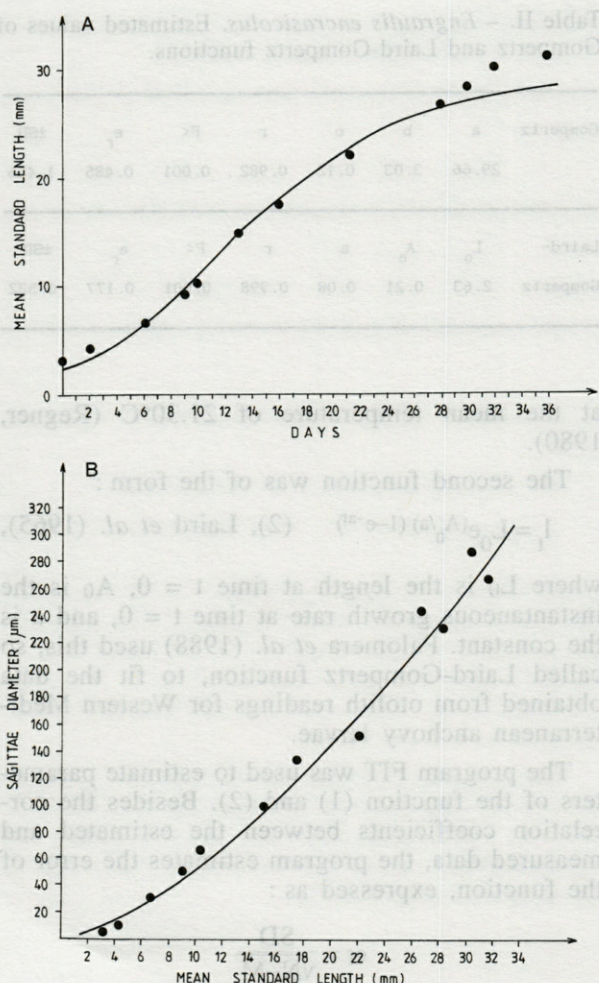


Fig. 2. — A, Observed (circles) and estimated by Gompertz and Laird-Gompertz functions (solid line) growth of anchovy larvae. Age was estimated from the number of daily growth rings in otoliths. B, Relationship between sagittae diameter (Y) and standard length (X) of anchovy larvae, using power regression curve $Y=aX^b$, where $a = 1.8164$, $b = 1.4613$, and correlation coefficient $r = 0.9906$.

DISCUSSION

There are two possible causes of differences between the lengths of reared larvae (Regner, 1985) and the lengths for the same age estimated by Gompertz function in this study. The first one is that rings of otoliths are not deposited as daily increments. This statement is not valid, since the daily formation of growth increments in fish otoliths was reported by Pannella (1971), ageing larval and juvenile fish by counting daily growth increments has become a widely used technique in studying the early life history of the fish (Struhsaker & Uchiyama, 1976; Methot, 1981; Jones, 1986; Tzeng & Yu, 1988). Also, Palomera *et al.* (1988) first described the existence of daily

growth rings in the sagittal otoliths of *Engraulis encrasicolus* in the Western Mediterranean Sea. The daily periodicity of otolith increment formation also has been shown for at least five other larval engraulids; northern anchovy, *Engraulis mordax* (Brothers *et al.*, 1976); anchoveta, *Engraulis ringens* (De Mendiola & Gomez, 1981), nehu, *Stolephorus purpureus* (Struhsaker & Uchiyama, 1976); japanese anchovy, *Engraulis japonica* (Tsuji & Aoyama, 1984); and bay anchovy, *Anchoa mitchilli* (Fives *et al.*, 1986). The second cause can be the well known fact that the growth of fish larvae is primarily affected by the temperature and by the quantity of available food (Hempel, 1965; Theilacker & Dorsey, 1980). The anchovy larvae which were used for fitting the growth curve with Gompertz function were reared at the mean temperature of 21.3°C (Regner, 1985), while the mean temperature of the environment of larvae, whose otoliths were analyzed was, as mentioned before, $23.02 \pm 1.33^\circ\text{C}$. This difference of 1.72°C can be the cause of the different growth characteristics. Otolith increment deposition can be affected by several environmental factors, the most important of which are photoperiod, temperature and feeding. The effects of these factors have been well documented in the literature (see review by Campana & Neilson, 1985). There have also been few studies investigating the effect of extreme conditions, such as starvation or low temperature on otolith increment deposition. Starvation was found to interrupt the formation of daily increments (Bailey & Stehr, 1988; Jones & Brothers, 1987). Campana & Neilson (1985) and Bailey & Stehr (1988) suggested that even in cases where daily growth increments could not be observed during starvation, increment formation may continue but the resolution of the light microscope (LM) is not sufficient to detect the extremely thin increments. In our case it was also found that the mean quantity of food organisms (nauplii, copepodites and tintinnida) was 15.2 individuals/ml at the stations where larvae were found, which was substantially higher than under the experimental conditions, where the mean concentration was 5 and 10 organisms/ml (Regner, 1985). This can also be the cause of the higher growth rate obtained by otolith readings. So, it can be concluded that the rings in the otoliths really represent the age of larvae in days, but that found differences show that the growth process of anchovy larvae is very sensitive to the changes of environment.

The estimated value of L_0 (Table II) is smaller than estimated mean length at $t = 0$ of artificially reared larvae, which was found to be 3.54 mm (Regner, 1985). It was found that in Adriatic anchovy the change of yolk-sac larvae in larvae, i.e. the change from passive to active feeding took place at lengths of 3.1-3.5 mm (Duka, 1963) and/or of 2.8-3.9 mm (Regner, 1972). Kornilova (1955) found for Black Sea anchovy that the yolk

is resorbed at 3.6-4.0 mm. Regner & Dulcic (1990) observed, using otolith reading method, the value of $L_0 = 3.51$ mm ($T = 22.58^\circ\text{C}$), but on a small number of specimens ($n = 51$) and small length range (3.12-17.36 mm). The estimated value of A_0 (Table II) is different to that estimated by Palomera *et al.* (1988) for the western Mediterranean Sea, who found that is were 0.1868 (for $L_0 = 3.14$ mm) and 0.1560 (for $L_0 = 3.76$ mm). However, the estimated value of a is lower than estimated for the western Mediterranean larvae which was, depending whether observed or estimated by curve fitting values of L_0 , were used, 0.0781 and 0.0589, respectively (Palomera *et al.*, 1988). As constant a is the instantaneous rate of growth decrease, it is evident that larvae in the Adriatic grew faster than in the western Mediterranean Sea. In comparing our results with those of other authors we can conclude that the parameters thus obtained are very sensitive to errors in the data, and their reliability is inversely proportional to the range of lengths spanned by the interval containing the data points. Because the measurements were made with the maximum accuracy and precision possible with current methods, the only way to improve estimates would be to have a series of data points running from the vicinity of L_0 to the vicinity of the asymptote. The obtained value of the asymptote (a) was 29.62 mm. It is similar to the value obtained for the same function from the data on age and length of artificially reared anchovy larvae, since it was 27 mm (Regner, 1980). The values of constant $c = 0.12$ and the value of constant $b = 3.03$ were significantly different from the values for the reared larvae ($c = 0.09$ and $b = 2.53$). Palomera *et al.* (1988) obtained greater values of asymptotes (for $L_0 = 3.40$ mm) $a = 37.44$ mm, and (for $L_0 = 3.76$ mm) $a = 53.66$ mm. However, the growth parameters obtained for *Engraulis encrasicolus* in our study area are quite close to the expected values.

Since Regner (1985) found the time delay between fertilization and hatching to be 2.5 days and between hatching and first-feeding larvae to be 3 days, at a temperature similar to that experienced by our larvae, a total of 5.5 days should be added to increment readings.

REFERENCES

- BAILEY K.M. and C.L. STEHR, 1988. The effect of feeding periodicity and ratio on the rate of increment formation in otoliths of larval walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **122** : 147-161.
- BARKMAN R.C., 1978. The use of otolith growth rings to age young Atlantic silversides, *Menidia menidia*. *Trans. Am. Fish. Soc.* **113** : 178-185.
- BEAMISH R.J. and G.A. McFARLANE, 1983. The forgotten requirement for age validation in fisheries biology. *Trans. Am. Fish. Soc.* **110** : 287-299.
- BROTHERS E.B., C.P. MATHEWS, R. LASKER, 1976. Daily growth increments in otoliths from larval and adult fishes. *Fish. Bull. U.S.* **74** : 1-8.
- CAMPANA S.E. and J.D. NEILSON, 1985. Microstructure of fish otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **42** : 1014-1032.
- CASSELMAN J.M., 1987. Determination of age and growth. In: "The Biology of Fish growth". Weatherley and Gill, eds. Acad. Press : 209-242.
- CASTANET J., H. FRANCILLON-VIEILLOT et F.J. MEUNIER, 1992. La squeletteochronologie à partir des tissus osseux et dentaires des Vertébrés. In: "Tissus durs et Age individuel des Vertébrés". Baglinière J.L., Castanet J., Conand F. et Meunier F. J. eds. Colloques et Séminaires, ORSTOM-INRA : 257-280.
- CASTANET J., H. FRANCILLON-VIEILLOT, F.J. MEUNIER and A. RICOLES (de), 1993. Use of bone growth in aging individuals. In: "Bone", B.K. Hall Ed., **7** : CRC Press : 245-283.
- DE MENDIOLA B.R. and O. GOMEZ, 1981. Daily rings in otoliths of larval anchovy (*Engraulis ringens*). *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor Mer Méd.* **178** : 565-566.
- DUKA L.A., 1963. Pitanie licinok hamsi (*Engraulis encrasicolus* L.) v Adriaticeskom more. *Tr. Sev. Biol. St.* **16** : 299-305.
- FIVES J.M., S.M. WARLEN and P.E. HOSS, 1986. Aging and Growth of larval Bay anchovy, *Anchoa mitchilli*, from the Newport River Estuary, North Carolina. *Estuaries* **9** (4B) : 362-367.
- GEFFEN A.J., 1986. Otolith ring deposition in relation to growth rate in herring (*Clupea harengus*) and turbot (*Scophthalmus maximus*) larvae. *Mar. Biol.* **71** : 317-326.
- GOMPERTZ B., 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on the mode of determining the value of live contingencies. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **115** : 531-585.
- HEMPEL G., 1965. On the importance of larval survival for the population dynamics of marine food fish. *Cal. Coop. Ocean. Fish. Inv. Reports* **10** : 13-23.
- JONES C., 1986. Determining age of larval fish with the otolith increment technique. *Fish. Bull.* **84** : 91-104.
- JONES C. and E.B. BROTHERS, 1987. Validation of the otolith increment aging technique for striped bass, *Morone saxatilis*, larvae reared under suboptimal feeding conditions. *Fish. Bull. U.S.* **85** : 171-178.
- KORNILOVA V.P., 1955. Nabludenie za rostrom licinok i molodi Azovskoi hamsi v 1953 g. *Tr. Az.-Cer. NIRO* **16** : 193-200.
- LAIRD A., S.A. TYLER and A.D. BARTON, 1965. Dynamics of normal growth. *Growth* **29** : 233-248.
- McGURK M.D., 1984. Ring deposition in the otoliths of larval Pacific herring, *Clupea harengus pallasii*. *Fish. Bull. U.S.* **82** : 113-120.

- METHOT R.D. Jr., 1981. Spatial covariation of daily growth rates of larval northern anchovy, *Engraulis mordax*, and northern lampfish, *Stenobachius leucop-sarus*. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. Int. Explor. Mer* **178** : 424-431.
- MEUNIER F.J., 1988. Détermination de l'âge individuel chez les Ostéichthyens à l'aide de la squelet-tochronologie : historique et méthodologie. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.* **9** : 299-329.
- MORALES-NIN B., 1987. Ultrastructure of the organic and inorganic constituents of the otoliths of the sea bass. In Summerfelt R.C., Hall G.E. Age and growth of fish. Iowa State University Press, Amer. Iowa : 331-343.
- NEILSON J.D. and G.H. GEEN, 1985. Effects of feeding regimes and diel temperature cycles on otolith increment formation in juvenile chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. *Fish. Bull.* **83** : 91-101.
- PALOMERA I.B., B. MORALES-NIN and J. LLEO-NART, 1988. Larval growth of anchovy, *Engraulis encrasicolus*, in the Western Mediterranean Sea. *Mar. Biol.* **99** : 283-291.
- PANNELLA G., 1971. Fish otoliths : daily growth layers and periodical pattern. *Science (Wash., D.C.)* **173** : 1124-1127.
- PANNELLA G., 1974. Otoliths growth patterns : an aid in age determination in temperate and tropical fishes. In T.B. Bagenal ed. Ageing of fishes. Unwin. Bros. Ltd. London : 28-39.
- PANNELLA G., 1980. Growth patterns in fish sagitta. In : Rhoads, D.C. and R.A. Lutz (eds.). Skeletal growth of aquatic organisms : Biological records of environmental change. Plenum Press, NY : 519-560.
- RADTKE R.L. and M. SCHERER, 1982. Daily growth of winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*) larvae in the Plymouth harbour estuary. In C.F. Bryan, J.V. Connors, F.M. Truesdale (Eds.). Fifth Annual Larval Fish Conference, La Coop. Fish. Res. Unit., L.S.U.; Baton Rouge : 1-5.
- REGNER S., 1972. Contribution to the study of the ecology of the planktonic phase in the life history of the anchovy in the Central Adriatic. *Acta Adriat.* **14** : 1-40.
- REGNER S., 1980. On semigraphic estimation of parameters of Gompertz function and its application on fish growth. *Acta Adriat.* **21** : 227-236.
- REGNER S., 1985. Ecology of planktonic stage of the anchovy, *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758), in the Central Adriatic. *Acta Adriat.* **26** : 1-113.
- REGNER S. and J. DULČIĆ, 1990. Growth parameters of anchovy postlarvae in the Adriatic estimated from otolith growth rings. *Biljeske-Notes* **76** : 1-8.
- SINOVCIC G., 1978. On the ecology of anchovy, *Engraulis encrasicolus* (L.), in the Central Adriatic. *Acta Adriat.* **19** : 1-32.
- SINOVCIC G., 1992. Biology and population dynamics of anchovy *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758) in the central Adriatic. Disertationes, University of Zagreb, 1-163.
- STRUHSAKER P. and J.H. UCHIYAMA, 1978. Age and growth of the nehu, *Stolephorus purpureus* (Pisces : Engraulidae), from the Hawaiian Islands as indicated by daily growth increments of sagittae. *Fish. Bull. U.S.* **74** : 9-17.
- THEILACKER G. and K. DORSEY, 1980. Larval fish diversity, a summary of laboratory and field research. IOC Workshop Rep. **28** : 105-142.
- TSUJI S. and T. AOYAMA, 1984. Daily growth increments in otoliths of Japanese anchovy larvae *Engraulis japonica*. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* **50** : 1105-1108.
- TZENG W.N. and S.Y. YU, 1988. Daily growth increments in otoliths of milkfish, *Chanos chanos* (Forss-käl), larvae. *J. Fish. Biol.* **32** : 495-504.
- WATABE N., K. TANAKA, J. YAMADA, J. DEAN, 1982. Scanning electron microscope observations of the organic matrix in the otolith of the teleost fish *Fundulus heteroclitus* (Linnaeus) and *Tilapia nilotica* (Linnaeus). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **58** : 127-134.

Reçu le 1^{er} avril 1993; received April 1, 1993

Accepté le 15 octobre 1993; accepted October 15, 1993

REFERENCES

- BALLET K.M. and C.L. STEHR, 1988. The effect of feeding frequency and ratio on the rate of increment formation in otoliths of larval walleye pike *Stizostedion canadense* (Fallax). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **122** : 147-161.
- BARAKAN R.C. 1978. The use of otolith growth rings to age young Atlantic silversides, *Menidia menidia*. *Trans. Am. Fish. Soc.* **107** : 178-184.

ÉTUDE COMPARATIVE DE CINQ ESPÈCES D'ÉCREVISSES, DÉFINIES PAR LEURS POPULATIONS NATURELLES DU MÊME SECTEUR GÉOGRAPHIQUE

A comparative study of five crayfish species based on their natural populations located in the same area

M. MANKAMPA, C. CHAISEMARTIN

E.A.1075, laboratoire d'Hydrobiologie et de Biologie des populations, Université de Limoges, 87060 Limoges Cedex, France

CRUSTACÉ
ÉCREVISSES
STRUCTURE DÉMOGRAPHIQUE
COHORTES
FÉCONDITÉ POTENTIELLE

RÉSUMÉ. – L'estimation des peuplements fait appel à la méthode de Lury (1947). La structure démographique peut être déterminée à partir des données sur la fréquence de taille (Hopkins, 1967). Les classes d'âge définissant les cohortes sont déterminées par la méthode de Bhattacharya (1967). L'analyse interspécifique montre que dans un secteur aux facteurs écologiques similaires l'espèce *P. leniusculus* est la plus performante. Elle permet en second de retenir *P. leptodactylus* parce que les histogrammes de fréquences de taille traduisent des populations en abondance. En ce qui concerne la reproduction, ces espèces ont une maturité précoce et une capacité reproductive plus élevée que les espèces autochtones. *P. leniusculus* est donc une espèce fort intéressante mais des précautions doivent être prises car elle peut propager la Thélohaniose là où elle est introduite.

CRUSTACEAN
CRAYFISH
DEMOGRAPHIC STRUCTURE
COHORTS
POTENTIAL FECONDITY

SUMMARY. – Estimations of populations are based on the de Lury method (1947). The demographic pattern can be determined from the data on the size frequency (Hopkins, 1967). The age classes and the cohorts are determined by the Bhattacharya method (1967). The interspecific analysis of three parameters shows that the species *P. leniusculus* is the most successful in a sector of similar ecologic data. This analysis permits otherwise to retain *P. leptodactylus* because the size frequency histograms show populations in abundance. Concerning the reproduction, the two species have a precocious maturity and a higher reproductive capacity as compared to autochthonous species. Thus, *P. leniusculus* is certainly an interesting species; but care should be taken because this species can propagate the Thelohaniose where it is introduced.

INTRODUCTION

Les Crustacés, et notamment les Ecrevisses, sont des composants importants de la macrofaune benthique des eaux de surface. Ces invertébrés sont atteints par des mortalités ayant l'aspect épi-zootique ou endozootique qui constituent l'une des causes principales de réduction de leur effectif naturel. Dans ce cadre, nous avons étudié comparativement 5 populations naturelles d'Ecrevisses en vue du soutien des effectifs naturels, du repeuplement et de la protection des espèces.

Unestam (1969), démontre que le succès de l'introduction de *Pacifastacus leniusculus* dans le

lac Tahoe en Californie est lié à sa résistance aux infections pathogènes. Il faut admettre que certaines espèces étrangères (*Pontastacus leptodactylus* et *P. leniusculus*) présentent des avantages sur les autochtones, sur le plan zootechnique : prolificité et rusticité (Massé, 1981).

Notre objectif est de proposer un choix parmi les espèces possibles d'Ecrevisses dans le cadre d'une astaciculture intensive. Les arguments de notre réponse seront fondés sur trois paramètres : structure démographique, structure en classes d'âge (définition des cohortes) et capacités reproductives à partir de 5 populations naturelles, autochtones ou introduites depuis plus de 30 ans en Limousin.

	<i>A. astacus</i>	<i>A. pallipes</i>	<i>O. limosus</i>	<i>P. leniusculus</i>	<i>P. leptodactylus</i>
Surface	100 m ²	100 m ²	100 m ²	100 m ²	100 m ²
effectif total (233-377)	233	339	325	377	257
effectif mâle	128	186	127	121	189
effectif femelle	98	140	155	128	152
densité (ind/m ²)	2,33	3,39	3,25	3,77	2,57
sex ratio	1,30	1,32	0,81	0,94	1,24
individus non sexés	7	13	43	8	36

Tabl. I. – Estimation des effectifs les plus probables de 5 populations naturelles d'Écrevisses échantillonnées de Mai à Juin 1992.

Effective estimation of five crayfish natural populations sampled from to May to June 1992

Populations et leurs habitats

Situés en bordure Ouest du Massif Central français, les cours d'eau échantillonnés présentent une structure rivulaire commune : largeur de 2 à 4 m, profondeur moyenne 0,4 m (Tabl. I). Ce sont des biotopes différents mais situés dans le même secteur géographique. Ces cours d'eau ont un lit cristallogénique de nature granitique métamorphique. L'échantillonnage est effectué sur 100 m², il répond à des eaux vives (vitesse moyenne du courant = 30 cm/s), pures, claires, bien oxygénées mais très pauvres en sels carbonatés calciques (moins de 1° Français de dureté) et relativement froides (températures estivales inférieures à 20° C).

Dans ce contexte physico-chimique, *Austropotamobius pallipes* vit dans l'Anglin, sur des substrats rocheux propres et ouverts, elle cohabite avec *P. leniusculus* mais il s'agit de secteurs encombrés par la végétation aquatique ou bordière.

L'espèce *Orconectes limosus* vivant dans le Vincou, sur des zones riches en dépôts (végétaux exogènes et herbacés), cohabite avec *Astacus astacus*, qui vit parmi la végétation aquatique (*Ranunculus*, *Fontinalis*). Enfin *P. leptodactylus* se trouve dans un secteur plus potamique (Issoire) avec la présence de roselière en milieu profond.

MÉTHODES D'ÉTUDES

Méthode de capture des Écrevisses

Les 5 populations naturelles d'écrevisses ont été capturées à la nasse pendant la période d'anecdysis annuel selon le protocole de Lury (1947). Les références prises en compte sont essentiellement : la taille totale (rostre-telson) mesurée au pied à coulisse. Le sexe et le nombre d'œufs sont relevés. Le poids vif est déterminé au mg près avec des échantillons essuyés.

Traitement des données biométriques

Méthode de Bhattacharya (1967)

Le traitement des données est effectué par la méthode des différences logarithmiques de Bhattacharya (cf. Zekini et Chaisemartin, 1991). À partir d'une distribution polymodale, la méthode permet de séparer les *n* sous-populations gaussiennes d'un mélange, en partant de l'hypothèse que la distribution dans chaque classe de taille est convenablement séparée. La moyenne et la variance de chaque sous-population (cohorte) et sa proportion au sein de la population globale sont évaluées.

Distribution des fréquences de tailles

L'analyse structurale en fréquence des tailles est faite graphiquement par l'ordinateur selon le principe de Hopkins, 1967.

RÉSULTATS

Potentiel de reproduction chez les 5 espèces d'Écrevisses

Nous avons établi la relation entre la fécondité potentielle et la taille des femelles grainées chez les 5 espèces d'Écrevisses (fig. 1).

L'analyse des données révèle des groupes de nuages à l'intérieur de la même espèce. La modélisation de ces groupes fait apparaître deux phénomènes : une partie sous forme de croissance exponentielle qui représente les femelles subadultes avec beaucoup d'œufs, et une autre descendante correspondant aux femelles adultes avec une portée atténuée. Les femelles des espèces autochtones (*A. pallipes* et *A. astacus*) ont un potentiel biotique très faible.

Tabl. II. – Capacités reproductives des femelles des 5 espèces d'Ecrevisses.
Reproductive capacities of the five female species of crayfish.

Espèces	Paramètres	Nombre d'ovules avant la ponte	Nombre d'oeufs sur les pléopodes	Durée d'incubation
<i>A. astacus</i>		152 ± 68	95 ± 45,57	6 mois
<i>A. pallipes</i>		173 ± 68	38 ± 18,49	6 mois
<i>O. limosus</i>		176 ± 85,02	128 ± 88,04	5 mois
<i>P. leniusculus</i>		390 ± 156,12	384 ± 153,8	6 mois
<i>P. leptodactylus</i>		238 ± 115,14	231 ± 83,88	6 mois

Les données sont différentes chez *O. limosus*, *P. leniusculus* et *P. leptodactylus*. Chez ces dernières, les femelles transportent des quantités importantes d'œufs.

Les femelles âgées sont moins fertiles et nous retrouvons facilement les différents groupes d'âge chez les femelles grainées en fonction de la taille à la première reproduction (fig. 1).

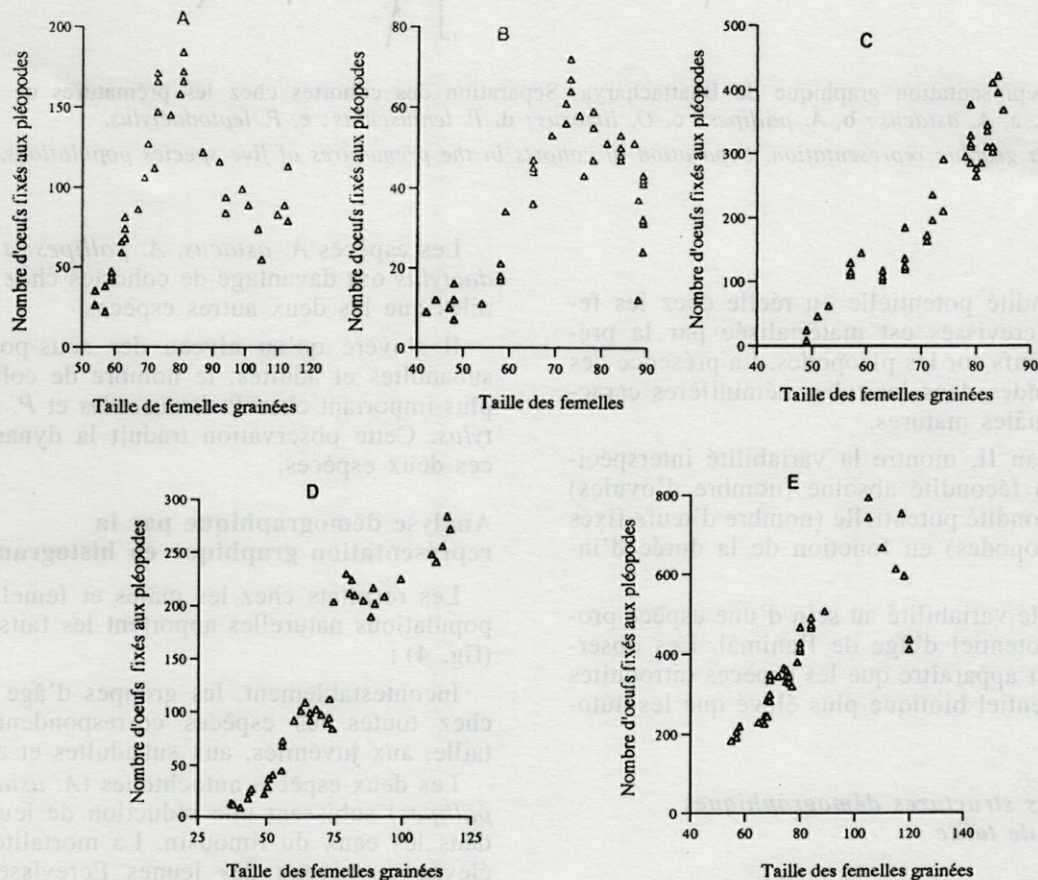


Fig. 1. – Relation nombre d'œufs fixés sur les pléopodes-taille (rostre-telson) des femelles grainées de 5 espèces d'Ecrevisses. A, *A. astacus*; B, *A. pallipes*; C, *O. limosus*; D, *P. leniusculus*; E, *P. leptodactylus*.

The relation between the number of eggs concentrated on the pleopods and ovigerous female size of five crayfish species.

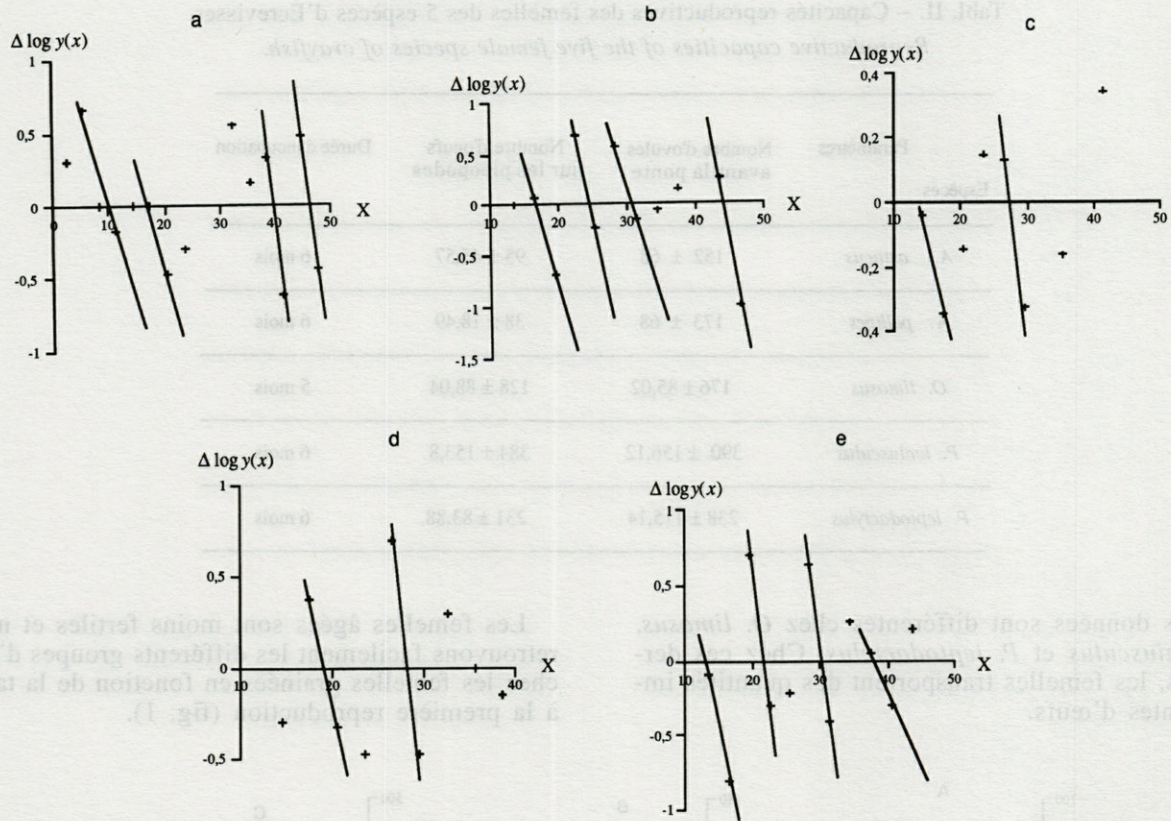


Fig. 2. — Représentation graphique de Bhattacharya. Séparation des cohortes chez les prématures de 5 espèces d'Ecrevisses. a, *A. astacus*; b, *A. pallipes*; c, *O. limosus*; d, *P. leniusculus*; e, *P. leptodactylus*.

Bhattacharya graphic representation. Separation of cohorts in the prematures of five species populations.

Fécondité

La fécondité potentielle ou réelle chez les femelles d'Ecrevisses est matérialisée par la présence des œufs sur les pléopodes. La présence des spermatozoïdes dans les tubes séminifères caractérise les mâles matures.

Le tableau II, montre la variabilité interspécifique de la fécondité absolue (nombre d'ovules) et de la fécondité potentielle (nombre d'œufs fixés sur les pléopodes) en fonction de la durée d'incubation.

La grande variabilité au sein d'une espèce provient du potentiel d'âge de l'animal. Les observations font apparaître que les espèces introduites ont un potentiel biotique plus élevé que les autochtones.

Analyse des structures démographiques en classes de taille

Analyse structurale par la méthode de Bhattacharya

Les figures 2, 3 illustrent la séparation des cohortes chez les prématures, les subadultes et adultes des 5 populations naturelles d'Ecrevisses.

Les espèces *A. astacus*, *A. pallipes* et *P. leptodactylus* ont davantage de cohortes chez les juvéniles que les deux autres espèces.

Il s'avère qu'au niveau des sous-populations subadultes et adultes, le nombre de cohortes est plus important chez *P. leniusculus* et *P. leptodactylus*. Cette observation traduit la dynamique de ces deux espèces.

Analyse démographique par la représentation graphique en histogramme

Les résultats chez les mâles et femelles des 5 populations naturelles apportent les faits suivants (fig. 4) :

Incontestablement, les groupes d'âge observés chez toutes les espèces correspondent, par la taille, aux juvéniles, aux subadultes et adultes.

Les deux espèces autochtones (*A. astacus* et *A. pallipes*) subissent une réduction de leur effectif dans les eaux du limousin. La mortalité est très élevée au niveau des jeunes Ecrevisses et des géniteurs. L'absence de certaines classes traduit le déséquilibre subi par ces deux espèces. Les individus atteignent difficilement les tailles légales de captures (9 cm rostre-telson), en particulier chez *A. pallipes*.

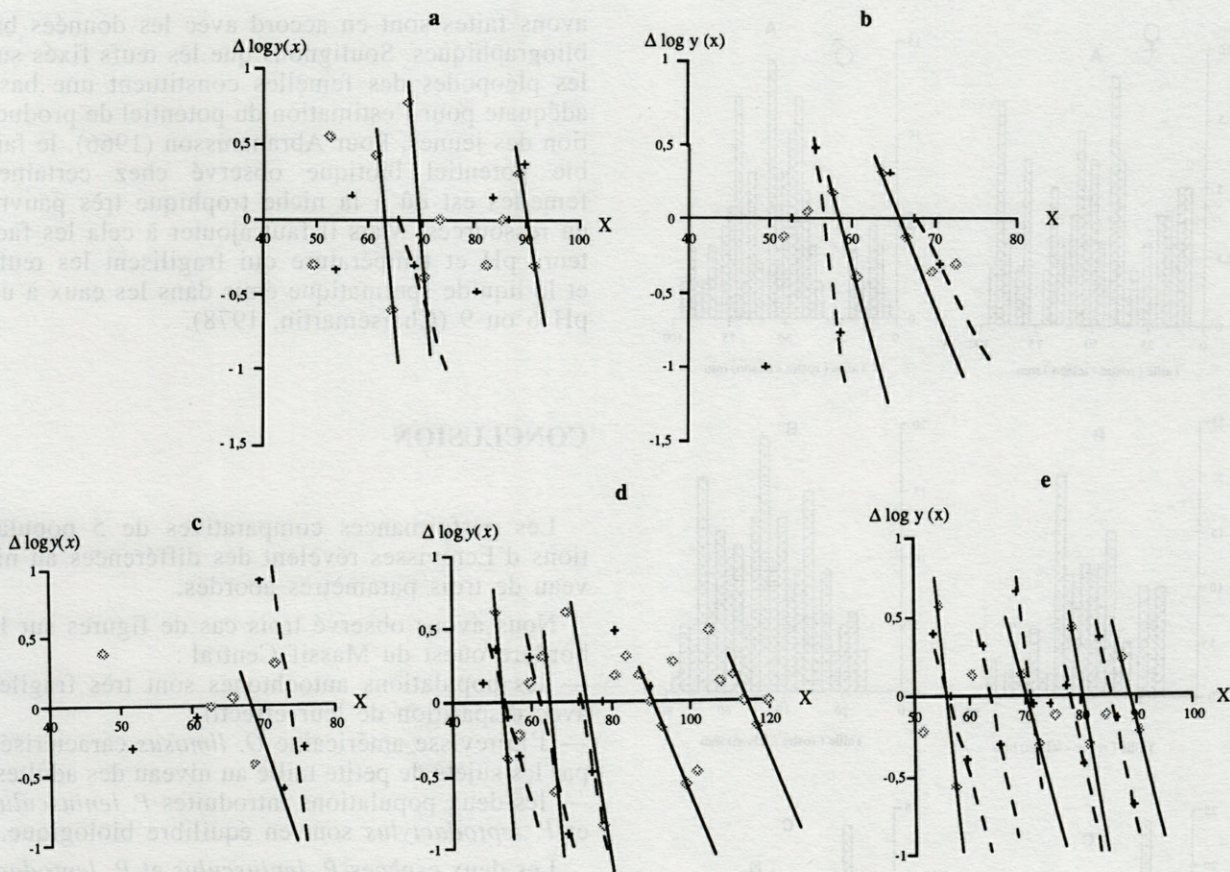


Fig. 3. — Représentation graphique de Bhattacharya. Séparation des cohortes chez les adultes mâles et femelles de 5 espèces d'Ecrevisses. a, *A. astacus*; b, *A. pallipes*; c, *O. limosus*; d, *P. leniusculus*; e, *P. leptodactylus*.

Bhattacharya graphic representation. Separation of the cohorts in the adults of males and females of five crayfish species.

L'espèce américaine *O. limosus* s'adapte bien dans les eaux françaises. La structure démographique révèle une forte densité des juvéniles. Les individus subadultes et adultes présentent des sujets de petite taille. Aucun individu n'atteint la taille légale de capture.

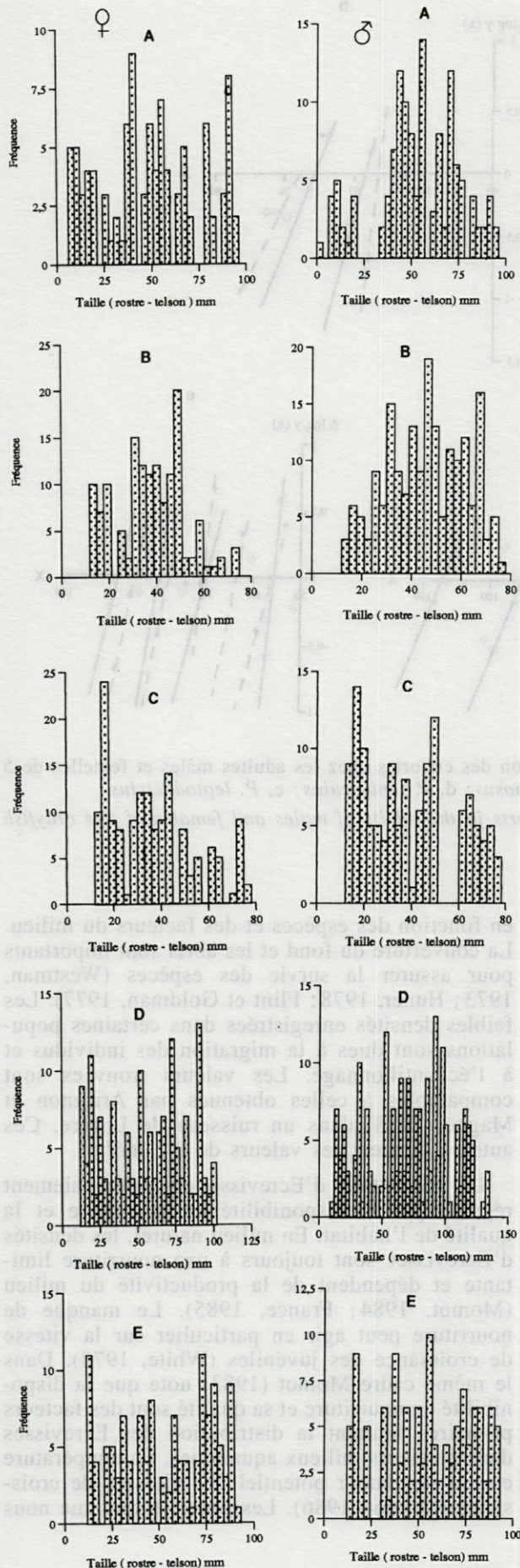
Les deux populations étrangères, *P. leniusculus* et *P. leptodactylus* sont très denses. La mortalité n'est pas très élevée. La forte densité de leur effectif traduit des populations en équilibre biologique. Dans les deux, nous observons la présence d'individus dépassant la taille légale de capture.

DISCUSSION

L'analyse des trois paramètres : structure démographique, séparation des cohortes et potentiel de reproduction nous a permis d'évaluer la variabilité interspécifique chez 5 populations d'Ecrevisses. La nature et l'intensité de la mortalité varie

en fonction des espèces et des facteurs du milieu. La couverture du fond et les abris sont importants pour assurer la survie des espèces (Westman, 1973; Huner, 1978; Flint et Goldman, 1977). Les faibles densités enregistrées dans certaines populations sont dues à la migration des individus et à l'échantillonnage. Les valeurs trouvées sont comparables à celles obtenues par Arrignon et Magné (1978) dans un ruisseau de Lozère. Ces auteurs donnent les valeurs de 3,2 ind/m².

La population d'Ecrevisse est principalement régulée par la disponibilité en nourriture et la qualité de l'habitat. En milieu naturel, les densités d'Ecrevisses sont toujours à une nourriture limitante et dépendent de la productivité du milieu (Momot, 1984; France, 1985). Le manque de nourriture peut agir en particulier sur la vitesse de croissance des juvéniles (White, 1978). Dans le même cadre Momot (1983) note que la disponibilité en nourriture et sa qualité sont des facteurs primaires limitant la distribution des Ecrevisses dans plusieurs milieux aquatiques. La température est un régulateur potentiel des vitesses de croissance (Momot, 1986). Les observations que nous



avons faites sont en accord avec les données bibliographiques. Soulignons que les œufs fixés sur les pléopodes des femelles constituent une base adéquate pour l'estimation du potentiel de production des jeunes. Pour Abrahamsson (1966), le faible potentiel biotique observé chez certaines femelles est dû à la niche trophique très pauvre en ressources. Mais il faut ajouter à cela les facteurs pH et température qui fragilisent les œufs et le liquide spermatique émis dans les eaux à un pH 6 ou 9 (Chaisemartin, 1978).

CONCLUSION

Les performances comparatives de 5 populations d'Ecrevisses révèlent des différences au niveau de trois paramètres abordés.

Nous avons observé trois cas de figures sur la bordure ouest du Massif Central :

- les populations autochtones sont très fragiles avec disparition de leur effectif,
- l'Ecrevisse américaine *O. limosus* caractérisée par les sujets de petite taille au niveau des adultes,
- les deux populations introduites *P. leniusculus* et *P. leptodactylus* sont en équilibre biologique.

Les deux espèces *P. leniusculus* et *P. leptodactylus* sont des candidats potentiels pour une astaciculture intensive future. Ces espèces sont eurythermes et possèdent un large spectre écologique par rapport aux autochtones. Sur le plan zootechnique, ces deux espèces d'Ecrevisses présentent quelques avantages en élevage : prolificité, rusticité et une résistance aux germes pathogènes pour *P. leniusculus*.

BIBLIOGRAPHIE

- ABRAHAMSSON S. A. A., 1966. Dynamics of an isolated population of the Crayfish *Astacus astacus* Linné. *Oikos* 17 : 96-107.
- ARRIGNON J. et P. MAGNE, 1978. Populations d'écrevisses (*Atlantoastacus pallipes pallipes*) d'un ruisseau de Lozère. Freshwater Crayfish. IV. Symposium Thonon-les-Bains, France : 131-140.

Fig. 4. — Structure démographique des mâles et femelles de 5 populations d'Ecrevisses échantillonnées dans les cours d'eau du Limousin et de Charente. A, *A. astacus*; B, *A. pallipes*; C, *O. limosus*; D, *P. leniusculus*; E, *P. leptodactylus*.

Demographic structure of males and females of five crayfish populations sampled in the rivers of Limousin and Charente.

- BHATTACHARYA C. G., 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian Components. *Biometrics* **33** (1) : 115-135.
- CHAISEMARTIN C., 1978. Aspects de l'éthologie chez les invertébrés aquatiques : modèles de réponses chez les Astacidae et les Lymneidae face à différents ions. 102^{ème} Congrès National des sociétés savantes, offset : 1-12.
- FLINT R. W. et C.R. GOLDMAN, 1977. Crayfish growth in lake Tahoe : effects of habitat variation. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **34** : 155-159.
- FRANCE R. L., 1985. Relationship of Crayfish (*Orconectes virilis*) growth to population abundance and system productivity in small oligotrophic lakes in the experimental lakes area, northwestern Ontario. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **42** : 1096.
- HOPKINS C. L., 1967. Growth rate in a population of freshwater crayfish, *Paranephrops planifrons*. *N. Z. J. Mar. Freshwater Res.* **1** : 464 - 474.
- HUNER J. V., 1978. Crayfish population dynamic as they affect production in sexual small, open commercial Crayfish ponds in Louisiana. *Proc. world Maricult. Soc.* **9** : 619.
- LURY D. B., 1947. On the estimation of biological population. *Biometrics* **3** (4) : 145-167.
- MASSE J., 1981. Elevage de l'écrevisse *Astacus leptodactylus* en France. *Bull. franç. Piscicult.* **281** : 162-168.
- MOMOT W. T., 1984. Crayfish production : a reflection of community energetics. *J. Crust. Biol.* **4** : 31-54.
- MOMOT W. T., 1986. Production and exploitation of the Crayfish *Orconectes virilis*, in northern climates. *Can. spec. Publ. Fish. Aquat. sci.* **92**.
- MOMOT W. T. et H. GOWING, 1983. Some factors regulating cohort production of the Crayfish *Orconectes virilis*. *Freshwater Biology* **13** : 1-12.
- UNESTAM T., 1969. Studies on *Aphanomyces astaci*, physiology and parasitic relationship to the crayfish, Uppsala 22 p.
- WESTMAN K., 1973. Cultivation of the American Crayfish *Pacifastacus leniusculus*, in Freshwater Crayfish I : Papers from the first International Symposium on freshwater Crayfish, Abrahamsson, S., Ed., Studen litterature, lund, Sweden : 211.
- WHITE T. C. R., 1978. The importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia* **33** : 71-86.
- ZEKHNINI A. et C. CHAISEMARTIN, 1991. Structure démographique et éthologie alimentaire de l'écrevisse pallipède (*Austropotamobius pallipes*) dans quatre cours d'eau. *Vie Milieu* **41** (1) : 33-45.

Reçu le 6 septembre 1994 ; received September 9, 1994
Accepté le 25 août 1995 ; accepted August 25, 1995

PRODUCTION D'UNE PHYTOCÉNOSE SAHÉLIENNE : PHYTOMASSE HYPOGÉE SOUS ET HORS COUVERT LIGNEUX

L.-E. AKPO

Laboratoire d'Ecologie végétale, Centre ORSTOM, BP 1386 Dakar, Sénégal
Adresse de correspondance : Faculté des Sciences et Techniques (Biologie végétale),
Université Cheikh Anta Diop, BP 5005 Fann-Dakar, Sénégal

ARBRE
HERBE
PHYTOMASSE RACINAIRE
ENRACINEMENT
SÉNÉGAL
SAHEL

RÉSUMÉ. – Après avoir analysé les caractéristiques de l'enracinement de la végétation herbacée sous et hors couvert en zone sahélienne du Nord-Sénégal, la phytomasse racinaire a été évaluée à partir de profils de 250 cm de profondeur. Les résultats montrent 1) un enracinement profond, 2) une production nettement plus importante sous l'arbre et 3) des rapports de fraction hypogée/épigée assez élevés hors couvert indiquant des conditions de milieu plus difficiles que sous l'arbre.

TREE
GRASS
ROOT PRODUCTION
ENTRENCHMENT
SENEGAL
SAHEL

ABSTRACT. – Root-system distribution and underground production of a sahelian plant community (understory vegetation and in open grassland) were studied on profiles 250 cm deep. The results have showed 1) a profound entrenchment of the herbaceous vegetation, 2) a more important production underneath a tree and 3) a high ratio under-ground/above-ground production in unshaded vegetation that indicate more severe environment conditions.

INTRODUCTION

« Le milieu sahélien peut être considéré comme un système écologique défini par des conditions spécifiques d'aridité : longue saison sèche, évaporation intense, précipitations faibles et fort variables, humidité édaphique précaire, couvert végétal faible et discontinu... C'est une zone qui présente des caractères fluctuants pour ce qui concerne les variables écologiques. Les équilibres y sont fragiles et peuvent être rompus à tout moment » (Grouzis, 1988).

Pour une utilisation durable de ce milieu, il est devenu nécessaire de comprendre le réseau d'interactions complexes et dynamiques qui s'y développent. Cela suppose une bonne connaissance de la structure et du fonctionnement de ces écosystèmes et de la variation de leurs ressources en fonction des aléas climatiques.

Nous nous proposons de caractériser l'enracinement et d'évaluer la production hypogée de la strate herbacée d'une formation sahélienne hors et sous le couvert d'une espèce ligneuse, *Acacia tortilis* (Forsk) Hayne *raddiana* (Savi) Brenan.

En zone tropicale, le système racinaire de la végétation herbacée, contrairement à la fraction

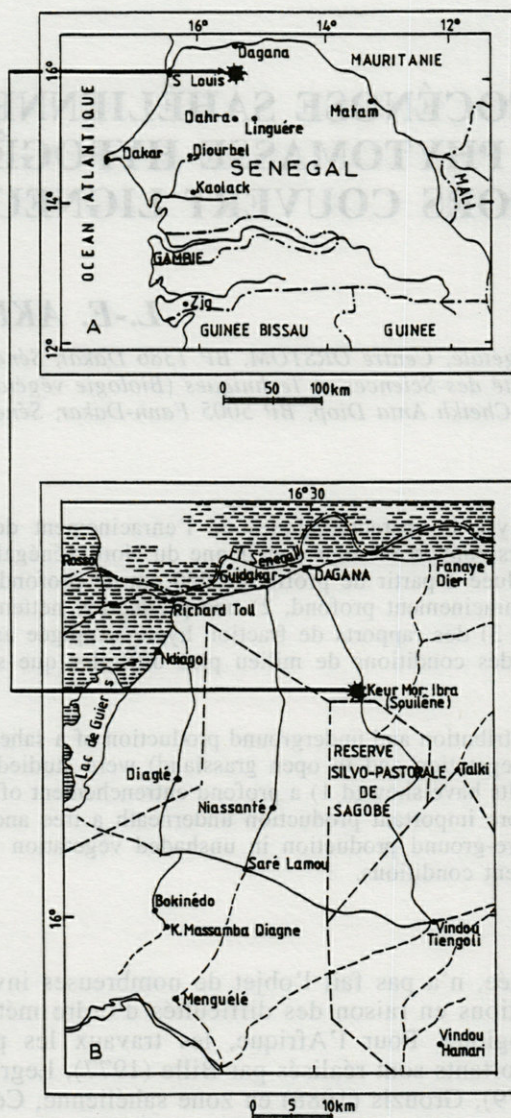
épigée, n'a pas fait l'objet de nombreuses investigations en raison des difficultés d'ordre méthodologique. Pour l'Afrique, les travaux les plus importants sont réalisés par Bille (1977), Legrand (1979), Grouzis (1988) en zone sahélienne, César (1971, 1989), César et Menaut (1974), Fournier (1982) en région soudanienne sur la végétation naturelle. Dans le cadre des espèces fourragères cultivées, nous retiendrons les travaux sur *Panicum maximum* (Picard, 1977) et *Brachiaria sp.* (Boyer, 1986).

1. MATÉRIEL ET MÉTHODES D'ÉTUDE

1.1. La zone d'étude

L'étude a été menée dans la réserve sylvo-pastorale de Sogobe (Ferlo, Nord-Sénégal), près de Soullène : 16°20'99" N et 15°25'40" W (Cartes A & B).

Ferlo appartient au bassin sédimentaire sénégalomauritanien, qui regroupe les formations sableuses dunaires. Les reliefs sont séparés par des dépressions longitudinales à sol sablo-argileux grisâtre, localement calcaire et à sol hydromorphe à engorgement temporaire (Michel, 1969). Les sols, brun-rouges subarides, sont neutres à faiblement acides, et contiennent 80 à 85 %



Cartes A et B. – Situation de la zone d'étude.
Studied area.

de sable et 3,5% d'argile en surface. Ils sont pauvres en matière organique (Leprun, 1971).

Le climat est sahélien. La température moyenne annuelle s'établit à 28°C tandis que les températures moyennes mensuelles minimale et maximale sont respectivement de 14°C (janvier) et 40°C (mai). La pluviométrie moyenne annuelle de la station de référence (Dagana, 1918-1990) est de 282 mm, avec un coefficient de variation de 37%. Dagana se caractérise donc par un déficit pluviométrique persistant qui a commencé en 1970 (Akpo, 1993). En 1990, la pluviométrie enregistrée a été de 200 mm dont 80% pour les mois de juillet et août.

Ce sont autant de conditions particulièrement défavorables à la végétation.

La végétation sahélienne en effet se présente à l'optimum de développement, en fin de saison des pluies, sous la forme d'un tapis herbacé plus ou moins continu, pouvant atteindre 50 cm à 1 m, composé essentielle-

ment d'espèces annuelles. Ce tapis est parsemé d'arbres et d'arbustes fréquemment épineux, ne formant jamais une strate continue.

L'unité de végétation étudiée est une formation à *Balanites aegyptiaca* (L.) Del. et *Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan (Valenza & Diallo, 1972) établie sur sol ferrugineux tropical peu lessivé sur sable et grès. La strate ligneuse est dominée essentiellement par *Balanites aegyptiaca*, *Boscia senegalensis* (Pers.) Lam. et *Acacia raddiana*. La strate herbacée est caractérisée par la dominance d'espèces annuelles, notamment des Poaceae généralement à feuilles basilaires, à limbes étroits et pliés ou enroulés (*Schoenefeldia gracilis* Kunth, *Aristida* sp., *Cenchrus* sp., *Chloris prieurii* Kunth, *Leptothrium senegalense* (Kunth) Clayton).

Cette communauté a en fait été retenue en raison de son importance au niveau de la dition (plus de 35%).

1.2. Méthodes utilisées

La phytomasse ou masse végétale est le poids total, exprimé en matière sèche, de la matière vivante (ou biomasse) et morte (ou nécromasse). Elle est généralement rapportée à une unité de surface (et s'exprime donc en $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ ou $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) ou à une unité de volume.

La phytomasse racinaire (poids de racine par unité de volume ou poids de sol) a été évaluée sous et hors couvert d'un *Acacia raddiana* par la méthode des sondages verticaux ou méthode des carottages (méthode quantitative). Le choix de cette méthode réside notamment dans sa rapidité d'exécution, la possibilité de multiplier les échantillons et donc d'améliorer la précision des mesures. De plus, elle autorise la préservation du site de prélèvement du fait de son caractère relativement peu destructif.

L'appareil utilisé est inspiré de celui de Grouzis (1988). Les sondes sont fabriquées dans un tube d'acier de 6 mm d'épaisseur et de 65 mm de diamètre intérieur. La tête est renforcée par une bague en laiton de 4 mm d'épaisseur. Finalement le diamètre intérieur de la sonde est de 57 mm, ce qui est nettement supérieur à la limite de 40 mm, en dessous de laquelle de trop grandes forces de frottement entre échantillon et bords de la sonde s'établissent (Schuurmann & Goedewagen, 1971). Le renforcement de la tête de la sonde constitue en outre un dispositif qui, tout en diminuant les frottements avec les parois, permet de retenir la carotte de terre dans la sonde au moment de son extraction.

Sous *Acacia tortilis* var. *raddiana* et à 3 m du tronc, 16 profils sont prélevés (4 dans chacun des points cardinaux). La zone de prélèvement hors couvert se trouve à 35 m de l'arbre le plus proche. Douze profils ont été prélevés pour ce témoin. Les prélèvements sont effectués tous les 10 cm jusqu'à 50 cm et tous les 25 cm de 50 à 250 cm, soit 13 échantillons par profil. Cela correspond donc à 208 échantillons sous l'arbre et à 156 pour l'extérieur. Les échantillons (terres et racines) sont ramenés au laboratoire dans des sacs plastiques et gardés en chambre froide jusqu'au traitement. Les racines sont récupérées au jet d'eau au travers de deux tamis superposés de 1 mm et de 0,50 mm. Après élimination des impuretés (sables, brindilles, semences...), les racines retenues sont rincées, séchées à l'étuve jusqu'à poids constant et pesées.

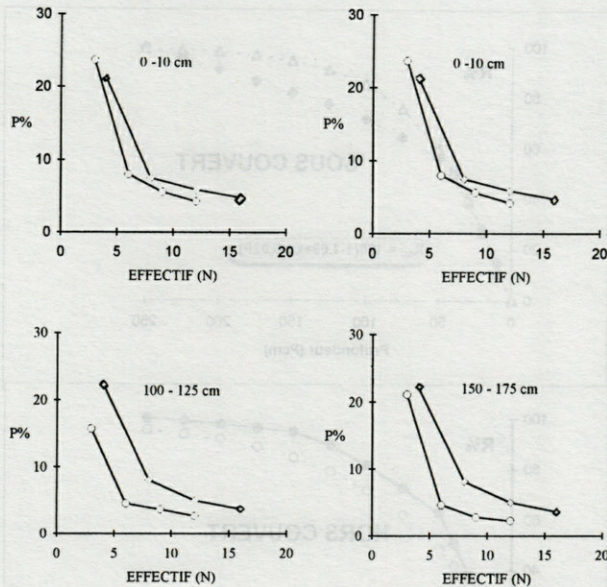


Fig. 1. - Variations de la précision sur la moyenne de la phytomasse herbacée hypogée (P%) en fonction de l'effectif de l'échantillonnage (N) pour différents horizons de sol sous (○) et hors (◇) couvert.

Accuracy on the average of the belowground phytomass (P%) according to the size of the sampling for different soil profiles inside (○) and outside (◇) the crown.

2. RÉSULTATS - DISCUSSION

2.1. Les modèles de distribution des racines : caractéristiques de l'enracinement

Les résultats étant exprimés en fonction des volumes de terre, ($\text{mg} \cdot 1000 \text{ cm}^{-3}$), il est nécessaire de déterminer la précision obtenue sur ceux-ci.

Le diamètre de la sonde et la hauteur de la carotte de terre ont été estimés respectivement à 0,1 et 0,5 cm près.

Pour les 5 premières tranches de sol, le volume prélevé est de $258,77 \pm 0,04 \text{ cm}^3$. Pour les autres, il est de $646,9 \pm 0,2 \text{ cm}^3$.

Les variations de la précision sur la moyenne en fonction de l'effectif de l'échantillonnage pour quelques horizons sont représentées sur la Fig. 1.

La précision sur la moyenne de phytomasse racinaire peut atteindre plus de 25%. Celle-ci est meilleure hors couvert que sous l'arbre.

Pour l'effectif maximal de prélèvement (HC : $n = 12$; SC : $n = 16$), la précision est toujours inférieure à 5%. Sous l'arbre, elle varie de 4 à 7% suivant l'horizon considéré. Nous attribuons ce caractère au fait que la phytomasse hypogée observée hors couvert ne concerne que la strate herbacée alors qu'elle s'adresse à la fois à la phytomasse herbacée et ligneuse sous couvert.

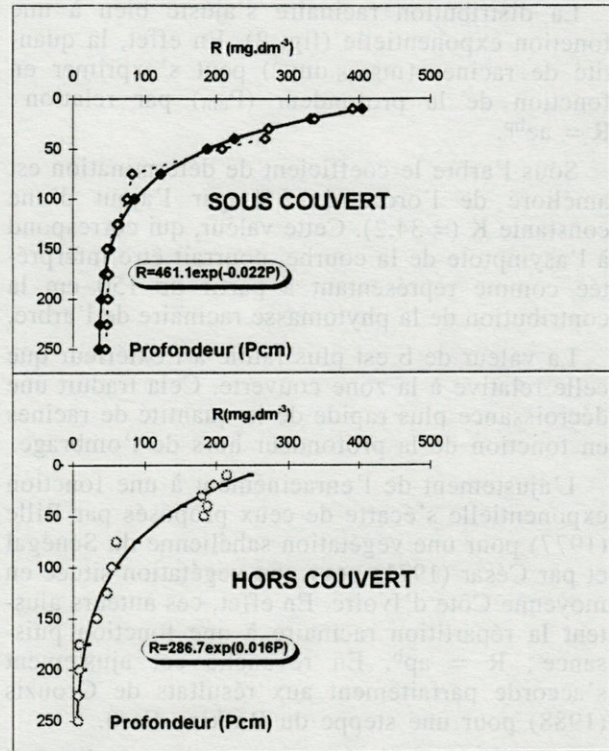


Fig. 2. - Distribution de la phytomasse racinaire R ($\text{mg} \cdot \text{dm}^{-3}$) en fonction de la profondeur P (cm) et son ajustement à une loi exponentielle.

Distribution of the rooted phytomass R ($\text{mg} \cdot \text{dm}^{-3}$) in terms of depth and its fitting to an exponential function.

Les graphiques de la fig. 1 montrent également que la précision sur la moyenne de la phytomasse hypogée diminue notablement dès que l'effectif de l'échantillon devient inférieur à 6 dans la zone découverte et 8 sous l'arbre. A partir de ce seuil, le gain de précision résultant de l'augmentation de l'effectif est généralement très faible par rapport au surcroît de travail nécessaire.

La fig. 2 donne la répartition des phytomasses racinaires ($\text{mg} \cdot \text{dm}^{-3}$) hors et sous couvert ligneux en fonction de la profondeur.

Sous l'arbre, la quantité de racines par unité de volume de sol diminue régulièrement pour atteindre $45,5 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-3}$ entre 225-250 cm. Hors de l'arbre, on observe une relative stabilité de la quantité racinaire jusqu'à 50 cm, puis un décrochage brutal entre 50 et 75 cm. La quantité de racines à l'horizon 225-250 cm se situe à $7,2 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-3}$, soit 6 fois moins que sous couvert. Cette importante disparité à tous les horizons et surtout à 225 - 250 cm confirme bien d'une part une plus forte production sous l'arbre et, d'autre part la présence certaine de racines de ligneux dans le prélèvement. En effet la différenciation entre les petites racines de ligneux et les racines des herbacées n'a pas été possible et nous avons dû renoncer.

La distribution racinaire s'ajuste bien à une fonction exponentielle (fig. 2). En effet, la quantité de racines ($\text{mg}_{\text{MS}}.\text{dm}^{-3}$) peut s'exprimer en fonction de la profondeur (P_{cm}) par relation : $R = ae^{bP}$.

Sous l'arbre le coefficient de détermination est amélioré de l'ordre de 5% par l'ajout d'une constante K ($= 34,2$). Cette valeur, qui correspond à l'asymptote de la courbe, pourrait être interprétée comme représentant à partir de 150 cm la contribution de la phytomasse racinaire de l'arbre.

La valeur de b est plus faible à l'extérieur que celle relative à la zone couverte. Cela traduit une décroissance plus rapide de la quantité de racines en fonction de la profondeur hors de l'ombrage.

L'ajustement de l'enracinement à une fonction exponentielle s'écarte de ceux proposés par Bille (1977) pour une végétation sahélienne du Sénégal et par César (1971) pour une végétation située en moyenne Côte d'Ivoire. En effet, ces auteurs ajustent la répartition racinaire à une fonction puissance : $R = ap^b$. En revanche cet ajustement s'accorde parfaitement aux résultats de Grouzis (1988) pour une steppe du Burkina Faso.

Malgré la discordance entre ces résultats, il semble que les distributions soient comparables car selon Legrand (1979) il est possible de retrouver la relation exponentielle à partir des données de Bille (1977).

Les valeurs de b sont plus élevées que celles de Grouzis (1988 : $-0,04$ à $-0,2$) et indiquent un enracinement plus profond dans les zones sableuses du Ferlo.

Pour normaliser l'expression de l'enracinement en fonction de la profondeur, Gerwitz et Page (1974), ont montré que le pourcentage de racines contenu dans une tranche de sol est relié à la profondeur par la relation générale : $R (\%) = 100(1 - e^{bP})$.

Les courbes correspondant à ce modèle sont tracées sur la fig. 3. Il apparaît que seulement 62,7 et 56,4% de la masse racinaire respectivement hors et sous couvert se situent dans les 50 premiers cm. Il faut atteindre respectivement 125 et 150 cm de profondeur pour avoir 90% de la masse racinaire.

Ce caractère d'enracinement profond corrobore les résultats de Reynolds et Leslie (1989) dans une steppe américaine. Ces auteurs, par la technique des radiotraceurs, ont observé des racines jusqu'à 225 cm de profondeur sur sol sableux dans une steppe à *Artemisia tridentata* et à 200 cm dans une steppe à *Leymus* sur sol argilo-sableux. Selon ces auteurs l'étalement latéral est plus important sur sol lourd (100 cm).

En revanche, le caractère d'enracinement profond de la strate herbacée en milieu sahélien s'écarte totalement des conclusions de Grouzis

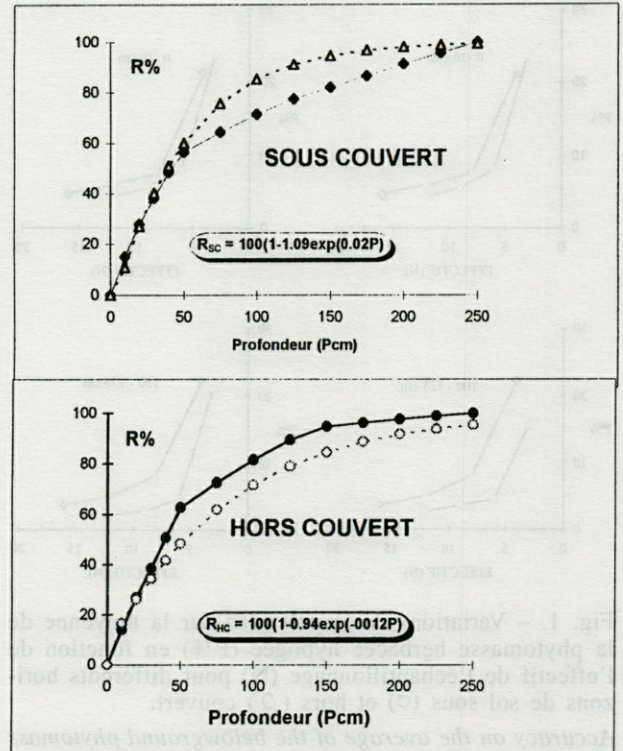


Fig. 3. – Variation de la phytomasse racinaire $R\%$ en fonction de la profondeur P_{cm} et son ajustement à une loi exponentielle.

Belowground phytomass $R\%$ according to the depth P_{cm} and its fitting to an exponential function.

(1988) et de Bille (1977) qui observent respectivement 75 et 85% des racines dans les 20 premiers cm.

Les écarts avec les résultats relatifs à des formations végétales de milieux plus humides sont encore plus grands. En effet, César (1989) et Menaut et César (1979) observent 80% des racines dans les 10 à 30 premiers cm du sol. Il en est de même pour Joffre *et al.* (1987) qui récoltent 31 à 54% dans les 5 premiers cm d'une formation herbacée méditerranéenne.

2.2. La phytomasse hypogée sous et hors de l'arbre

La production hypogée sur le profil étudié est respectivement de $261,8 \pm 5,7$ et $154,3 \pm 4,6$ $\text{g}_{\text{MS}}.\text{m}^{-2}$ sous et hors du couvert, à 5% près (Tabl. I).

La production racinaire sous ombrage est 1,7 fois plus élevée qu'hors ombrage. Bien que légèrement inférieur, ce rapport est du même ordre de grandeur que celui obtenu (1,95) pour la fraction épigée. Cette différence entre les productions ex-

Tabl. I. – Variation de la phytomasse hypogée (g.m^{-2}) sous (SC) et hors couvert (HC) ligneux entre 0 et 250 cm de profondeur de sol.

Variation of the underground phytomass (g.m^{-2}) inside and outside the tree crown between 0 and 250 cm depth.

Pcm	10	20	30	40	50	75	100	125	150	175	00	225	250
SC	39.2	33.8	27.4	26.9	20.8	20.6	18.4	16	12	12.5	11	12	11
HC	21.6	19.8	18.1	18.9	18.4	15.2	13.6	12	8.4	2.4	2.2	2	2

primerait aussi l'incorporation des racines de ligneux sous ombrage car les difficultés de tri n'ont pas permis de faire la différence.

Quel que soit l'horizon considéré la masse de racines récoltées est 1,8 à 6 fois plus élevée sous l'arbre qu'à l'extérieur.

En zone sahélienne, les études du système racinaire ont porté essentiellement sur la zone découverte. Les masses de racines rapportées pour des profondeurs de 100 à 150 cm sont assez variables : de l'ordre de 126 à 330 dans le nord du Sénégal (Bille, 1977), 175 au Burkina Faso (Grouzis, 1988), 130 au Mali (Penning & Djitéye, 1982).

Dans les zones de savanes, la production est plus importante que sous l'arbre au Sahel; elle varie de 978 à 1476 (César, 1989), de 1 000 à 1 900 (César et Menaut, 1974) et de 1 300 sur sol drainé à 1 900 sur sol hydromorphe en Côte d'Ivoire (Menaut et César, 1979).

Dans les herbages des régions tempérées, les quantités de racines mesurées sur des profils dépassant rarement 1,50 m sont nettement plus importantes que sous l'ombrage. Joffre *et al.* (1987) notent en effet des productions de 993 gms.m^{-2} et de 400 à 450 sur des Graminées annuelle (*Phalaris* sp.) et pérenne (*Vulpia* sp.). Les valeurs de Dahlman et Kucera, (1965) et celles de Bartos et Sim (1974) qui varient de 1200 à 1700 gms.m^{-2} sont aussi nettement plus élevées que les quantités sous ombrage.

Pour le désert du Mojave, Wallace *et al.*, (1974) observent des valeurs de 1618 gms.m^{-2} .

Le rapport fraction hypogée/fraction épigée (R/T) s'élève à 1,59 sous couvert et 3,98 à l'extérieur. Il est donc 2,5 fois plus élevé hors de l'arbre. Cet indice élevé (R/T) à l'extérieur peut être mis en relation avec le développement d'un système racinaire plus dense pour s'adapter aux conditions de xéricité ou de déficit nutritif. En effet une valeur élevée de R/T traduit une plus grande xéricité des conditions écologiques (Bray, 1962) et précisément une relative indisponibilité des nutriments (Boote, 1976).

Sous l'arbre, nos résultats sont plus faibles que ceux (2.1) rapportés par Joffre *et al.* (1987) pour des Graminées pérennes (*Vulpia* sp.) en Espagne.

Hors couvert les valeurs sont plus élevées que celles de Bille (1977) pour une steppe au Sénégal : 0,98 à 1,68 et même celles de Menaut et César (1979) : 1 à 3 pour une savane de la zone tropicale humide en Côte d'Ivoire. La différence vient encore de la zone tropicale humide en Côte d'Ivoire. La différence est encore plus marquée avec les valeurs rapportées (1,07) par Wallace *et al.* (1974).

Ces résultats sont comparables à ceux (3,38) de Liang *et al.* (1989) pour une steppe au Colorado.

Lorsque l'on considère enfin le rapport de la fraction hypogée à la phytomasse totale (R+T), les valeurs obtenues sont de 0,60 et 0,80 respectivement sous et hors ombrage. Cela confirme que les conditions du milieu sont plus favorables sous couvert que hors ombrage. Cette valeur, comparable à celle rapportée par Liang *et al.*, (1989 : 0,77) pour une steppe de Colorado, est plus élevée que celle (45 %) rapportée par Floret et Pontanier (1982) pour une steppe tunisienne.

Rappelons toutefois que ces résultats ne concernent qu'un cycle de végétation, alors que les phytomasses racinaires mesurées l'année n concernent non seulement la production de cette année mais encore une fraction de la production de l'année ou des années précédentes, non encore décomposées au moment de l'observation (Grouzis, 1988).

CONCLUSION

L'étude descriptive du profil racinaire hors et sous couvert ligneux montre 1) une production nettement plus importante sous l'arbre, 2) des rapports de fraction hypogée et phytomasse totale plus élevés à l'extérieur indiquant ainsi que ces plantes sont soumises à des conditions de milieu plus difficiles.

Par rapport à d'autres travaux relatifs aux zones sahéliennes nous avons montré que l'enracinement est plus profond : 50 à 60 % seulement des racines se trouvent dans les 50 premiers cm, et il faut atteindre 125 à 150 cm pour obtenir près de 90 % du système racinaire.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARTOS D.L. & P.L. SIMS, 1974. Root dynamics of shortgrass ecosystem. *J. Range Manag.* **27** (15) : 33-36.
- BILLE J.C., 1977. Etude de la productivité nette d'un écosystème sahélien. Orstom éd., Travaux & Documents, **65** : 82 p.
- BOOTE K.J., 1976. Root relationships. *Soil crop Sci. Soc. Florida* **36** : 15-23.
- BOYER J., 1986. Comportement hydrique des plantes fourragères cultivées au Sénégal (*Andropogon gayanus* et *Brachiaria brizantha*) en fonction des contraintes exercées par le milieu. *Rev. El. Méd. vét. Pays trop.* **39** (3-4) : 443-451.
- BRAY J.R., 1962. Root distribution and the estimation of net productivity. *Can. J. Bot.* **41** : 55-72.
- CESAR J., 1989. L'influence de l'exploitation sur la pérennité des pâturages de savane : 1) effets de la coupe sur la masse du système racinaire. *Fourrages* **118** : 115-125.
- CESAR J. & J.C. MENAUT, 1974. Analyse d'un écosystème tropical humide : la savane de Lamto (Côte d'Ivoire). II) Le peuplement végétal : *Bull. liaison chercheurs Lamto*, n° sp 2 : 161 p.
- DAHLMAN R.C. & C.L. KUCERA, 1965. Root productivity and turnover in native prairie. *Ecology* **6** : 84-89.
- FLORET C. & R. PONTANIER, 1982. L'aridité en Tunisie présaharienne. Climat, sol, végétation et aménagement. Orstom, Trav. & Doc. **150** : 544 p.
- FOURNIER A., 1982. Cycle saisonnier de la biomasse dans les savanes de Ouangui-Fitini. *Ann. Univ. Abidjan*, E, **25** : 63-94.
- GERWITZ A. & E.R. PAGE, 1974. An empirical mathematical model to describe plant roots systems. *J. Appl. Ecol.* **11** (2) : 773-781.
- GROUZIS M., 1988. Structure, productivité et dynamique des systèmes écologiques sahéliens (Mare d'Oursi, Burkina Faso). Orstom, Etudes & Thèses, 336 p.
- JOFFRE R., M.J. LEIVA MORALES, S. RAMBAL & A.R. FERNANDEZ, 1987. Dynamique racinaire et extraction de l'eau du sol par des graminées pérennes et annuelles méditerranéennes. *Acta oecologica, Oecol. Plant.* **8** (22) : 181-194.
- LEGRAND P., 1979. Biomasse racinaire de la strate herbacée de formations sahéliennes (Etude préliminaire). ACCT/LAT/DGRST/Orstom, Ouagadougou, 28 p.
- LEPRUN J.C., 1971. Nouvelles observations sur les formations dunaires sableuses fixées du Ferlo nord occidental (Sénégal). Ass Sénégal. Et. Quatern. Ouest afr., Bull. liaison, 31 : 69-78.
- LIANG Y.M., D.L. HAZLETT & W.K. LAUENROTH, 1989. Biomass dynamics and water use efficiencies of five plant communities in the shortgrass stepp. *Oecologia* **80** : 148-153.
- MENAUT J.C. & J. CESAR, 1974. Structure and productivity of Lamto savanas (Ivory Coast). *Ecology* **60** (6) : 1197-1210.
- MICHEL P., 1969. Les bassins des fleuves Sénégal et Gambie. Etude géomorphologique. Thèse Doct. es Sciences, Strasbourg, 1167 p.
- PENNING DE VRIES F.W.T. & M.A. DJITEYE, 1982. La productivité des pâturages sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle. CABO, Wagenigen, 525 p.
- PICARD D., 1977. Sur la possibilité d'évaluer une caractéristique de l'enracinement à partir d'un nombre limité d'échantillons dans les études de dynamique racinaire des cultures. *Cah. Orstom, Sér. Biol.*, **12** (3).
- REYNOLD T.T. & J.R. LESLIE, 1989. Root profile of some native and exotic plant species in southeastern Idaho. *Env. Exp. Bot.* **29** (2) : 241-248.
- SCHUURMAN J.J. & M.A.J. GOEDEWAGEN, 1971. Method for the examination of roots systems. CABO, Wagenigen, 86 p.
- VALENZA J. & A.K. DIALLO, 1972. Etude des pâturages du Nord-Sénégal, IEMVT, Maisons Alfort (ét. agrost.) **34** : 311 p + cartes.
- WALLACE A., J.A. BAMBERG & J.W. CHA, 1974. Herbage response to the tree and shrub thinning in Eucalyptus poplunea shrub woodlands. *Austr. Journ. Agr. Res.* **23** : 405-410.

Reçu le 9 septembre 1993; received September 9, 1993

Accepté le 29 septembre 1995; accepted September 29, 1995

FLUCTUATIONS DE LA PLUVIOSITÉ DANS LES PYRÉNÉES-ORIENTALES (FRANCE), COMPARAISON AVEC LE SAHEL (MALI)

*Rainfall evolution in the Pyrénées-Orientales (France).
Comparison with a Sahelian region*

G. OLIVER et L. SERVE

*Laboratoire de Biologie Végétale ; Université de Perpignan ;
52, avenue de Villeneuve ; F-66860 Perpignan Cedex, France*

FLUCTUATIONS
PLUVIOSITÉ
PYRÉNÉES-ORIENTALES (FRANCE)
SAHEL (MALI)

RÉSUMÉ. – Les auteurs comparent les précipitations de deux stations françaises : Perpignan et Mont-Louis (Pyrénées-Orientales) et une station sahélienne : Kabara (Mali). Un parallèle peut être établi entre la courbe de la moyenne décennale mobile de Kabara et celle des deux autres stations (Perpignan et Mont-Louis). Cependant une divergence apparaît dans la période récente entre la courbe de Mont-Louis, d'une part, et celles de Perpignan et Kabara, d'autre part. La période pendant laquelle les courbes de Mont-Louis et de Perpignan sont opposées (depuis la décennie 1972*) correspond à celle où la courbe de Kabara avoisine les 150mm de la limite saharo-sahélienne. Si la diminution actuelle des précipitations à Perpignan est parallèle à celle du Sahel, l'ampleur du phénomène à basse altitude en région méditerranéenne n'atteint pas d'effets aussi dramatiques. Les données rapportées ici permettent de souligner la position charnière de la décennie 1975* vers une aggravation de la sécheresse dans notre région.

FLUCTUATIONS
PLUVIOSITÉ
PYRÉNÉES-ORIENTALES (FRANCE)
SAHEL (MALI)

SUMMARY. – The authors compare the rainfall of two French stations : Perpignan and Mont-Louis (Pyrénées-Orientales) and a sahelian station : Kabara (Mali). A parallel evolution can be established between the charts of the shifting decade average of Kabara and the two others (Perpignan and Mont-Louis). Yet a divergence has recently appeared between the chart of Mont-Louis on one hand and Perpignan and Kabara on the other hand. The period when the chart of Mont-Louis and of Perpignan are opposite (since the 1972* decade) corresponds to the period where the chart of Kabara gets near the saharan-sahelian limit of 150 mm. If the present day decrease of the rainfall in Perpignan is parallel to that observed in Sahel, the importance of its effects in the low altitude Mediterranean region is not so dramatic in its effects. The data here presented enable to point out the 1975* key-decade when the climate of our area has toppled towards a worsening of dryness.

INTRODUCTION

Depuis le milieu des années soixante, le Sahel subit une sécheresse sévère. Ce phénomène climatique, qui s'inscrit dans le cadre des fluctuations périodiques générales, a été l'objet de travaux scientifiques (par ex. Angladette *et al.*, 1975 ; Bergman *et al.*, 1985). Même si, comme le soulignent Tardy et Probst (1992), on ne peut pas prévoir avec précision la venue des sécheresses, mais seulement les périodes à risques, la connaissance fondamentale des climats demeure utile.

Des études de paléoclimatologie ont révélé des processus d'assèchement cycliques dans les zones sahélienne et saharienne. Pendant ces périodes, les limites du Sahara ont subi d'importants déplacements (Rognon, 1976, 1980 et 1989a ; Lézine, 1989). Plusieurs auteurs (Rognon, 1976 et 1989a ; Duplessy et Morel, 1990) rappellent que les théories des paléoclimats permettent d'expliquer ces variations. Il semble que le climat du dernier interglaciaire dans lequel nous nous trouvons évolue actuellement dans le sens de l'assèchement et ce phénomène a été également signalé dans les grands massifs montagneux (Messerli *et al.*, 1978).

Des facteurs telluriques, comme le Jet Stream (Rognon, 1976) ou El Niño (Wyrski, 1975), peuvent agir sur la variabilité climatique régionale.

Actuellement, dans les départements méridionaux de la France, il est courant d'entendre dire que le climat évolue dans le sens d'une aggravation de la sécheresse⁽¹⁾ et, par ailleurs, on peut noter que Hubert (1920) s'inquiétait déjà du dessèchement progressif de l'Afrique Occidentale (Mauritanie, Sénégal, Niger). Les données pluviométriques recueillies dans les Pyrénées-Orientales permettent-elles de mettre en évidence une tendance à l'assèchement? Dans l'affirmative, peut-on établir un parallèle avec l'assèchement catastrophique qui affecte le Sahel?

I. DONNÉES ET MÉTHODES D'ÉTUDE

Nous avons retenu les relevés pluviométriques par années météorologiques⁽²⁾ (décembre-novembre) des 2 stations les plus anciennes des Pyrénées-Orientales ayant fonctionné pratiquement sans interruption⁽³⁾: Perpignan, de 1834 à 1995, et Mont-Louis, de 1863 à 1995. Ces 2 stations présentent l'avantage d'être situées dans la vallée de la Têt. En effet, comme les observations de Vigneau (1975, 1981 et 1986) permettent de le déduire, il existe une grande disparité dans la pluviosité des différents compartiments de la zone montagneuse des Pyrénées-Orientales: la haute vallée du Tech se distingue par une pluviosité annuelle particulièrement importante (moyenne calculée de 1957 à 1994: 1058,2 mm à Prats de Mollo) et l'absence de saison sèche (Baudière & Bresoles, 1973). A titre de comparaison, nous avons utilisé les données recueillies de 1923 à 1988 à la station de Kabara⁽⁴⁾ située à 5 km au Sud de Tombouctou (Mali).

Parmi les différentes représentations graphiques possibles (écart relatif à la moyenne...) nous avons retenu la moyenne décennale mobile. Comme le précise Rognon (1981), cette méthode permet de faire disparaître les irrégularités interannuelles et de faire ressortir l'évolution à long terme. Bien qu'il s'agisse d'une méthode classique de lissage des courbes, nous avons retrouvé peu de publications qui s'y réfèrent (Rognon, 1981; Petit-Maire, 1984; Skouri, 1984).

Dans un but de simplification de l'expression, chaque décennie est désignée par la dernière année et signalée par un astérisque (*). Les années dont au moins une valeur mensuelle manque ne sont pas prises en compte: 1846 à 1850, 1943 à 1944 et 1961 pour Perpignan, 1870 et 1871, 1920, 1926 à 1929, 1939 à 1944, 1954, 1958 et 1961 pour Mont-Louis. Compte tenu de la répartition saisonnière des pluies à Kabara la méthodologie suivie est celle qu'utilise Gondolo (*in litteris*): celle-ci consiste à exclure les années (1956 et 1960) dont la somme des moyennes des mois manquants dépasse 4% de la moyenne annuelle. La moyenne mobile est ainsi calculée d'après le nombre d'années complètes.

Pour la commodité du langage, nous considérons comme « sèche » une année, une décennie ou une période dont la valeur est inférieure à la moyenne annuelle des précipitations et « humide » celles dont la valeur correspondante est supérieure à cette moyenne.

II. PLUVIOSITÉ DANS LES PYRÉNÉES-ORIENTALES

Les stations de Perpignan et de Mont-Louis (Pyrénées-Orientales), situées sensiblement à la même latitude (42°42' et 42°30' respectivement), sont distantes de 65 km environ et leurs altitudes respectives sont de 42 m et 1 600 m.

A Perpignan nous sommes en présence d'un bioclimat méditerranéen présentant une période sèche estivale (Bagnouls et Gaussens, 1953). Les précipitations, généralement concentrées en automne et au printemps, présentent une variabilité importante d'une année à l'autre. Baudière et Emberger (1959) ont déjà souligné que la grande irrégularité interannuelle de la pluviosité, notamment en ce qui concerne le creux estival, est liée aux influences météoriques: « Si l'anticyclone des Açores est puissant, l'année sera méditerranéenne; si, au contraire, il est faible, c'est l'influence continentale ou océanique qui a le dessus, et l'année sera marquée par un été pluvieux ou une pluviosité plus ou moins régulièrement répartie en toutes saisons. » Ils considèrent donc la région méditerranéenne française comme une zone de climat méditerranéen de transition caractérisée par un comblement du creux pluviométrique estival. Cette notion a été révisée par Daget (1980) au point de vue nomenclatural.

Du fait du gradient altitudinal, et malgré la proximité de la Méditerranée, le climat de Mont-Louis présente des précipitations plus régulièrement réparties tout au long de l'année et sans période sèche.

1. Pluviosité à la station de Perpignan (fig. 1)

Pour la période considérée (1834-1995) la pluviosité moyenne est de 586,8 mm avec un minimum de 217,7 mm en 1973 et un maximum de 1357,4 mm en 1959. On dénombre 90 années sèches et 64 années humides. La médiane (527,7 mm) est située entre 527,6 mm (1912) et 527,8 mm (1839).

La moyenne décennale mobile présente un minimum de 462,3 mm (1873*) et un maximum de 804 mm (1941*); la valeur moyenne est de 591,5 mm. Pendant cette période, 77 valeurs de la moyenne décennale mobile sont inférieures et 76 sont supérieures à sa moyenne annuelle, tandis que 72 valeurs sont inférieures et 81 sont supérieures à sa médiane.

Le début de la courbe (fig. 1) croît jusqu'à un maximum de 676,3 mm (1853*), puis décroît jusqu'au minimum absolu de 462,3 mm (1873*).

Ensuite, jusqu'à la décennie 1921* (742,8 mm), la tendance générale est à l'augmentation avec des

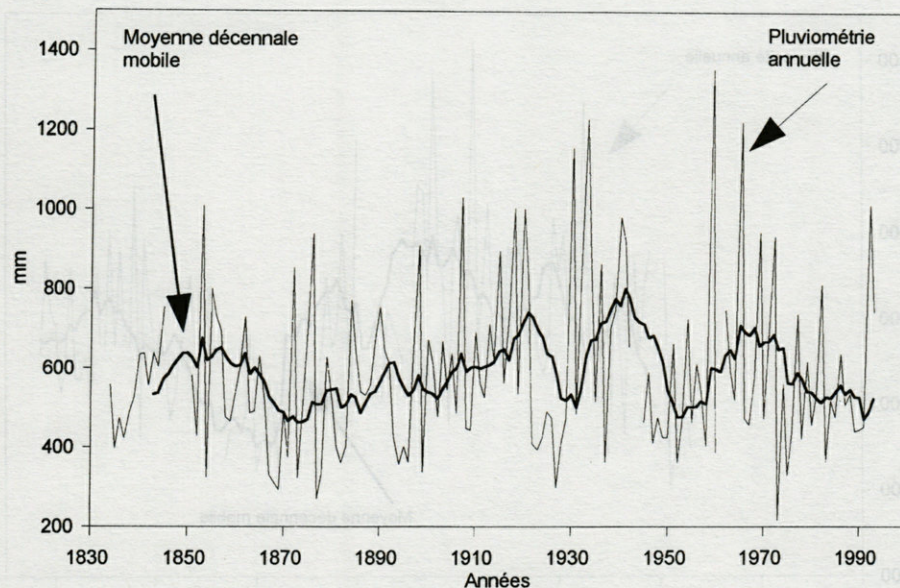


Fig. 1. – Courbes de la pluviosité annuelle et de la moyenne décennale mobile pour la station de Perpignan (Pyrénées-Orientales; France) entre 1834 et 1995.

Curves of annual rainfall and moving decennial mean at the station of Perpignan (Pyrénées-Orientales, France) between 1834 and 1995.

irrégularités parmi lesquelles un maximum intermédiaire de 616 mm apparaît lors de la décennie 1893*.

Après une diminution régulière et rapide jusqu'en 1931* (501,9 mm), la courbe remonte en une progression aussi régulière et aussi rapide jusqu'en 1941* (804 mm) qui correspond au maximum absolu pour la période étudiée.

Une nouvelle oscillation prend la suite avec un minimum de 477,2 mm en 1953* et un maximum de 710,5 mm en 1965*.

Depuis cette date on assiste à une diminution jusqu'en 1982* (514,7 mm). Une remontée de faible amplitude est intervenue jusqu'en 1986* (559,2 mm), interrompant la tendance à la décroissance que l'on retrouve dans la décennie suivante (jusqu'au minimum de 473 mm en 1991*).

La courbe représentant la moyenne décennale mobile (fig. 1) oscille périodiquement de part et d'autre de la valeur moyenne avec une fréquence de l'ordre d'une vingtaine à une trentaine d'années.

En résumé cette courbe débute en période sèche et la première période humide enregistrée s'étale de 1846* à 1865*. Une période sèche s'installe ensuite jusqu'en 1890*. La période humide qui lui succède jusqu'en 1927* est interrompue par deux brèves périodes sèches de faible amplitude de 1894* à 1897* et de 1899* à 1904*. Une courte période sèche de 1928* à 1932* précède la plus importante période humide observée qui s'étend de 1933* à 1949* et qui comprend le

maximum absolu (804 mm en 1941*) de la moyenne décennale mobile. Une courte période sèche s'installe de 1950* à 1958*, suivie d'une période humide de 1959* à 1974*. Depuis 1975* nous nous trouvons dans une période sèche seulement interrompue en 1977*.

2. Pluviosité à la station de Mont-Louis (fig. 2)

Pendant la période d'observation (1863-1995), la pluviosité moyenne est de 774,3 mm; le minimum est de 381 mm en 1945 et le maximum est de 1 447,4 mm en 1907. On dénombre 68 années sèches et 50 années humides. La médiane (en 1901) est de 730,3 mm.

Le minimum de la moyenne décennale mobile est de 502,4 mm (1950*) et le maximum est de 992,4 mm (1915*); la valeur moyenne est de 776,1 mm. On note, d'une part, que 55 valeurs de la moyenne décennale mobile sont inférieures et 69 sont supérieures à sa moyenne et, d'autre part, que 57 valeurs sont inférieures et 67 sont supérieures à sa médiane.

La courbe de la moyenne décennale mobile (fig. 2) débute à la décennie 1872*. Elle présente une série d'oscillations culminant à 839,1 mm en 1877*, à 927,2 mm en 1892*, puis à 992,4 mm en 1915*; cette croissance générale s'arrête à 983,2 mm en 1921*. Ensuite une décroissance s'amorce jusqu'à 504,3 mm en 1947* avec une nette oscillation intermédiaire dont le maximum est de 887,3 mm en 1934*, précédé par un mini-

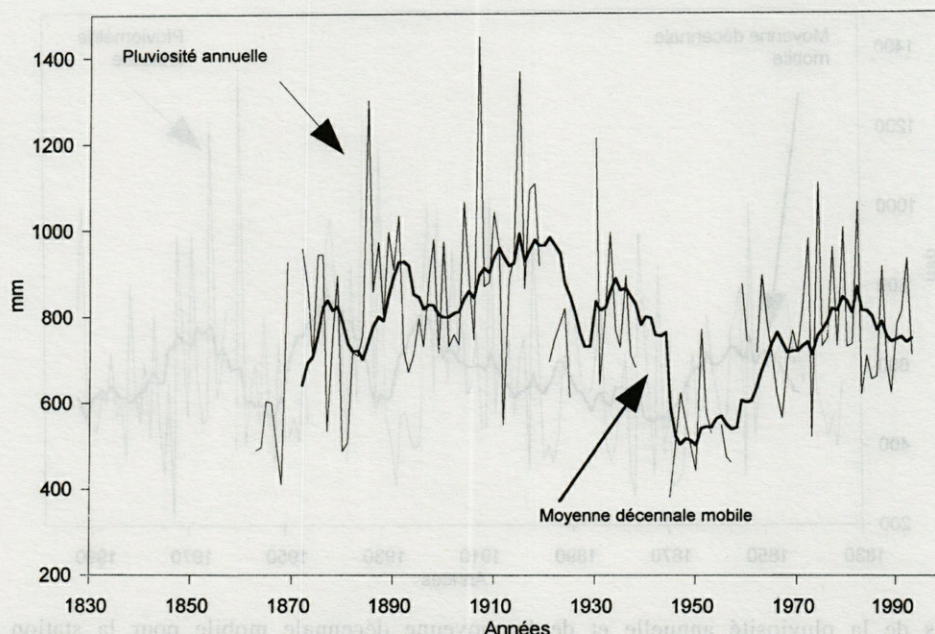


Fig. 2. – Courbes de la pluviosité annuelle et de la moyenne décennale mobile pour la station de Mont-Louis (Pyrénées-Orientales; France) entre 1863 et 1995.

Curves of annual rainfall and moving decennial mean at the station of Mont-Louis (Pyrénées-Orientales, France) between 1863 and 1995.

mum de 739,9 mm en 1929*. Une nouvelle croissance assez régulière remonte jusqu'à 868,6 mm en 1982*, suivie par une diminution.

Les oscillations de la courbe de la moyenne décennale mobile paraissent, comme à Perpignan, correspondre à une périodicité de l'ordre d'une trentaine d'années.

En résumé, cette courbe débute nettement dans une période sèche qui s'achève en 1875*. A la suite on rencontre successivement une période humide peu marquée de 1876* à 1880* et une période sèche d'égale importance de 1881* à 1886*. Une très longue période humide s'étale jusqu'en 1942*, interrompue, toutefois, de 1928* à 1929*. Une période sèche importante par sa durée et son intensité (comprenant le minimum absolu de la moyenne décennale mobile : 502,4 mm en 1950*) s'installe jusqu'en 1975*. On remarque que, de 1945* à 1950*, la valeur de la moyenne décennale mobile de Mont-Louis a atteint des valeurs inférieures à celles de Perpignan (l'absence de données pendant quelques années ne semble pas avoir masqué ce phénomène). Entre 1976* et 1985* la période est humide. Depuis 1986*, à l'exception de la décennie 1987* (788,6 mm), les valeurs de la moyenne décennale mobile correspondent à des périodes sèches.

PLUVIOSITÉ DANS LA RÉGION SAHÉLIENNE

1. Données générales

Les anomalies des précipitations au Sahel, citées par Bergman *et al.* (1985), mettent en évidence une alternance de périodes « sèches » et de périodes « humides », de durée et d'intensité variables. D'après les graphiques établis selon la méthode de l'écart relatif par rapport à la moyenne (Lamb, 1982 et 1985), la sécheresse actuelle au Sahel serait due à la persistance anormale et à l'importance du déficit pluviométrique depuis 1966. En effet, avant cette date, la période de sécheresse la plus longue a été d'une dizaine d'années au début de ce siècle. En outre, l'écart à la moyenne n'atteignait pas 1 alors qu'il avoisine 1,5 en 1983. Les travaux du même auteur et la courbe qu'en déduisent Bergman *et al.* (1985) suggèrent, pour expliquer la gravité de la sécheresse actuelle au Sahel, la coalescence de deux périodes sèches par suite de la « disparition » de la période humide qui aurait dû normalement les séparer, comme c'était le cas avant 1966.

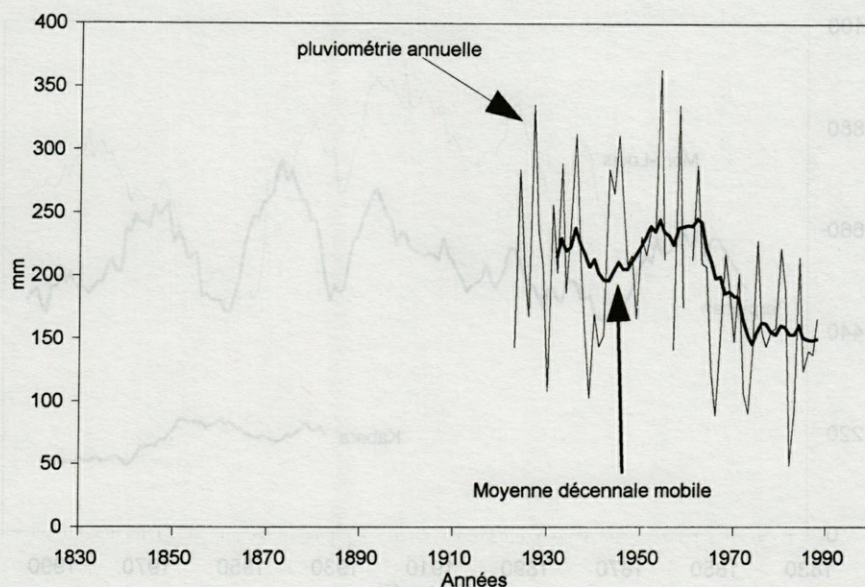


Fig. 3. – Courbes de la pluviosité annuelle et de la moyenne décennale mobile pour la station de Kabara (Mali) entre 1923 et 1988.

Curves of annual rainfall and moving decennial mean at the station of Kabara (Mali) between 1923 and 1988.

2. Pluviosité à la station de Kabara (fig. 3)

De 1923 à 1988 (64 années retenues), la pluviosité moyenne annuelle à Kabara (Mali) ($16^{\circ}40'N$; $3^{\circ}W$) est de 195,8 mm. Les valeurs extrêmes sont 49 mm en 1982 et 363,4 mm en 1954; la médiane est de 205,4 mm (1946). On dénombre 31 années sèches et 33 années humides. Cinq années seulement (1927, 1936, 1945, 1954 et 1958) ont reçu des précipitations supérieures à 300 mm, mais 17 années (1923, 1930, 1939, 1941, 1957, 1965, 1966, 1970, 1972 à 1974, 1977, 1982 et 1983, 1985 à 1987) ont reçu des précipitations inférieures à 150 mm. Il faut remarquer que les années 1983 (93,9 mm), 1973 (90,4 mm), 1966 (89 mm) et surtout 1982 (49 mm) sont même situées au-dessous de 100 mm. On notera que 12 de ces 17 années (70%) sont comprises dans la période 1965 à 1988 au cours de laquelle a été enregistré le minimum absolu. Cette distribution est concordante avec les données de la littérature concernant la pluviosité (Lamb, 1982; Nicholson *et al.*, 1988) et celles concernant le régime hydrologique des fleuves africains (Orange *et al.*, 1995; Olivry *et al.*, 1995).

Les valeurs extrêmes de la moyenne décennale mobile sont : 145,7 mm (1974*) pour le minimum et 245,7 mm (1962*) pour le maximum. Le tracé de la courbe correspondante (fig. 3) met en évidence 2 périodes opposées par rapport à la moyenne annuelle. Jusqu'à la décennie 1967* (les 36 1^{res} années d'observation) les valeurs de la moyenne décennale mobile sont supérieures ou égales à la moyenne annuelle. La moyenne décen-

nale mobile de 1942* et de 1943* (196,7 et 196,2 mm respectivement) ainsi que celle de 1966* et de 1967* (198 mm et 199,1 mm respectivement) sont les plus proches de la moyenne annuelle. A partir de 1968* les valeurs de la moyenne décennale mobile sont inférieures ou très inférieures à la moyenne annuelle et même inférieures à 150 mm, exceptionnellement en 1974* et régulièrement de 1977* à 1986*.

Comme d'autres auteurs (Capot-Rey, 1952, cité par Barry *et al.*, 1976; Petit-Maire, 1984), nous retenons l'isohyète 150 mm en tant que limite saharo-sahélienne. Toutefois, Capot-Rey (1952, cité par Barry *et al.*, 1976) précise que la limite du Sahara [et par conséquent celle du Sahel] se situerait, selon les auteurs, soit à l'isohyète 100 mm, soit à l'isohyète 200 mm.

L'isohyète 100 mm correspond à la limite de l'aire culturelle du Palmier-Dattier (Capot-Rey, 1952, cité par Barry et Celles, 1973), espèce introduite, donc non représentative de la végétation spontanée. Or l'extension d'une plante cultivée « dépend étroitement de l'état de la technologie agricole et de la conjoncture socio-économique » (Daget, 1980). Ce dernier auteur ajoute que l'utilisation d'une plante cultivée pour la caractérisation d'un climat constitue une méthode « agronomique » et non « bioclimatologique ».

Généralement, les phytogéographes considèrent que la végétation est le reflet du climat. Ainsi nous nous rangeons à l'avis de Quézel (1965, cité par Barry *et al.*, 1976) pour qui la limite du désert correspond à l'isohyète 150 mm, laquelle se su-

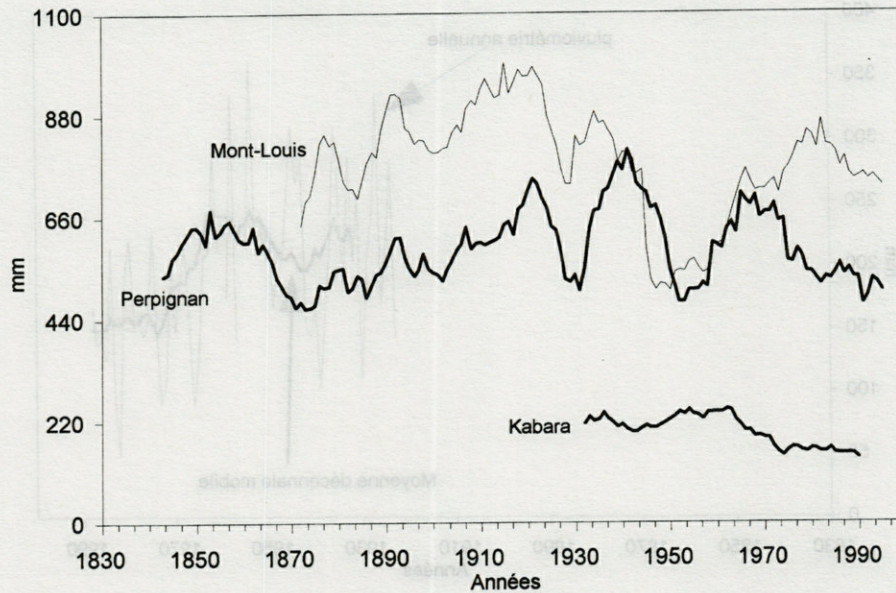


Fig. 4. – Comparaison de la moyenne décennale mobile de la pluviosité pour les stations de Perpignan (-----) et de Mont-Louis (.....) (Pyrénées-Orientales; France) entre 1863 et 1995.

Comparison of the moving decennial mean of rainfall at the stations of Perpignan (-----) and Mont-Louis (.....) (Pyrénées-Orientales; France) between 1863 and 1995.

perpose à la limite de la thérophyte *Cenchrus biflorus* ou Cram-cram.

Dans l'état actuel des données dont nous disposons, la courbe de la moyenne décennale mobile de Kabara ne semble pas présenter de fluctuations périodiques comme nous venons de le voir pour Perpignan et pour Mont-Louis. Au contraire, cette courbe de Kabara met en évidence deux périodes opposées : une période humide jusqu'en 1967* et une période sèche depuis 1968*, selon les critères méthodologiques retenus dans ce travail.

DISCUSSION

En superposant les courbes de la moyenne décennale mobile de Perpignan et de Mont-Louis (fig. 4), on constate qu'elles ont une évolution sensiblement parallèle depuis l'origine de la courbe de Mont-Louis (1872*) jusqu'à la décennie 1930*. De 1930* à 1972* les deux courbes suivent une évolution similaire, parfois anticipée à Mont-Louis par rapport à Perpignan; pendant cette période la moyenne décennale mobile de Mont-Louis est assez proche ou très proche de celle de Perpignan, voire inférieure à cette dernière. A partir de 1972* la pluviosité de ces deux stations présente une évolution d'abord inversée, puis parallèle. Compte-tenu de la variation de la courbe de la moyenne décennale mobile par rapport à la moyenne, il semblerait que la pluviosité aurait augmenté à Perpignan par rapport à Mont-

Louis. Toutefois il faut se garder de conclusions trop précises en raison des particularités locales des climats de montagne.

La comparaison de la courbe de la moyenne décennale mobile de Kabara et des deux précédentes (fig. 4) fait apparaître des analogies, particulièrement en ce qui concerne Perpignan et Kabara depuis 1966. Toutefois, la diminution de la pluviosité a commencé plus tôt à Kabara (1955*) qu'à Perpignan (1972*). La période à partir de laquelle la pluviosité de Mont-Louis (1982*) et surtout de Perpignan (1969*) diminue, correspond à celle où la courbe de Kabara approche la valeur de 150 mm. D'après le régime hydroclimatique des cours d'eau du Bassin d'Aquitaine, Probst et Tardy (1985) observent également un retard de 9 mois en moyenne de la manifestation de la sécheresse par rapport au Sahel.

Utilisant une méthode bayésienne de détection de changement de moyenne dans une série chronologique, basée sur le test de Lee et Heghinian, Carbonnel et Hubert (1985) montrent, au Burkina-Faso, que «la probabilité de cassure dans la série est maximale en 1972 (0,25) et qu'elle se concentre presque complètement entre 1967 et 1978 (0,87)». En outre, à Tombouctou, la moyenne quinquennale mobile est inférieure à 150 mm depuis 1971 (Petit-Maire, 1984).

Des opinions contraires ont cependant été émises quant à la tendance de l'évolution de la pluviosité au Sahel. En extrapolant le caractère cyclique des sécheresses du Sahel, Faure et Gac

(1981) prévoient qu'à partir de 1985 la tendance à la diminution des précipitations s'inverserait, et Rognon (1989b) précise : « Cette prévision semble se confirmer ». Au contraire, la courbe de la moyenne décennale mobile pour la station de Kabara (fig. 3) infirme cette assertion. Il en découlerait que la crise climatique actuelle, considérée comme « naturelle » mais d'une ampleur insoupçonnée (Rognon, 1989b), se prolongeait encore en 1988.

Le minimum absolu des précipitations à Perpignan (217,7 mm en 1973) a été enregistré pendant la période de sécheresse actuelle. Les données que nous présentons permettent de souligner la position charnière de la décennie 1975* dans le basculement du climat de notre région vers une aggravation de la sécheresse. Ainsi la moyenne décennale mobile peut constituer un moyen rapide et pourtant précis d'analyse de la pluviosité.

Pour autant qu'on puisse en juger d'après le petit nombre de stations étudiées, les résultats dont nous venons de faire état indiquent que le phénomène, se traduisant par la sécheresse catastrophique au Sahel, se manifeste, mais d'une manière atténuée, dans la région méditerranéenne nord-occidentale. Les zones de montagne, ainsi que le montrent les données de la station de Mont-Louis, sembleraient échapper à la gravité de ce phénomène mais l'enregistreraient avec un décalage d'une quinzaine d'années.

Ces résultats demanderaient à être étendus au sein même de la région méditerranéenne et au-delà vers le Nord pour essayer de cerner les limites latitudinales et éventuellement altitudinales de l'impact de cette fluctuation climatique. De son côté, Vines (1985) a mis en évidence une périodicité de 10-12 ans en Europe septentrionale et de 20-22 ans en Europe méridionale. Cependant, comme le soulignent Tardy et Probst (1992), les oscillations climatiques qui affectent périodiquement la planète n'entraînent pas partout en même temps des résultats identiques.

REMERCIEMENTS - Nous remercions vivement M. le Professeur A. Gondolo (École normale supérieure de Bamako, Mali), M. J. Maley (Institut des Sciences de l'Évolution, Université de Montpellier II) et les Services de la Météorologie nationale de Perpignan-Rivesaltes qui nous ont très obligeamment communiqué ou permis de relever les données disponibles, ainsi que M. le Professeur H. Jupin, de l'Université de Perpignan, pour les conseils qu'il nous a prodigués.

(1) Toutefois, au point de vue agronomique, la valeur absolue de la pluviosité annuelle n'est pas toujours un facteur déterminant à l'égard des productions végétales. Il faut également tenir compte de l'étalement des précipitations dans le temps. Ainsi, pour une pluviosité identique en 1980 et 1982 en Aquitaine, les vins de Bordeaux pour ces deux millésimes ont été très différents. En effet « 1982 a profité de la bonne pluie au moment où la vigne en avait besoin, tandis que 1980 a été arrosé d'une pluie maudite aux pires moments du cycle végétatif » (Naudin & Flavigny, 1994 : 58).

(2) L'utilisation de l'année météorologique permet de tenir compte de la précocité de l'été dans les Pyrénées-Orientales (Daget, 1980).

(3) A l'origine la station météorologique de Perpignan était installée à l'Observatoire situé avenue de Grande-Bretagne, à proximité de l'Hôtel de Police actuel. Elle a été transférée à l'aérodrome de La Llabanère ou Perpignan-Rivesaltes en 1932.

(4) Parmi les stations de la région sahélienne dont nous aurions pu utiliser les données, nous avons retenu la station de Kabara en raison de la plus grande ancienneté et de la plus grande régularité des relevés mensuels disponibles auprès de la Direction de la Météorologie Nationale.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANGLADETTE, AUBERT, A. AUBREVILLE, BINET, CORNEVIN, F. CROUZET, LHOPE, R. GENTY, Th. MONOD, SCHRAMM & SOUCADEAUX, 1975. La sécheresse en zone sahélienne. Causes. Conséquences. Étude des mesures à prendre. *Notes Etud. docum.*, **4216-4276** : 1-75.
- BAGNOULS F. & H. GAUSSEN, 1953. Période de sécheresse et végétation. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **236** : 1075-1077.
- BARRY J.-P. & J.-C. CELLES, 1972-1973. Le problème des divisions bioclimatiques et floristiques au Sahara algérien (entre 0° et 6° longitude est). *Nat. monspel.*, sér. Bot., **23-24** : 5-48.
- BARRY J.-P., J.-C. CELLES & R. MANIERE, 1976. Le problème des divisions bioclimatiques et floristiques au Sahara algérien. Note II. Le Sahara central et le Sahara méridional. *Nat. monspel.*, sér. Bot., **26** : 211-242.
- BAUDIÈRE A. & P. BRESOLES, 1973. Le milieu et la végétation sur le territoire de la carte au 1/200 000°. Feuille de Perpignan. Perpignan, Centre Universitaire de Perpignan, Laboratoire de Botanique Méditerranéenne et Pyrénéo-Alpine : 1-39 (multigr.).
- BAUDIÈRE A. & L. EMBERGER, 1959. Sur la notion de climat de transition en particulier dans le domaine du climat méditerranéen. *Bull. Serv. Carte phytogéogr.*, sér. B, **4** (2) : 95-117.
- BERGMAN K.H., B. BOVILLE, M. CHOUDRY, G.A. CORBY, M. COUGHLAN, M. GWYNNE, P.D. JONES, G.P. KURBATKIN, T.D. POTTER, E. RASMUSSEN, C. ROPELEWSKI, R. SOULAGE, Y. TOURRE & S. UNNINAYAR, 1985. The global climate system. A critical review of the climate system during 1982-1984. Genève, World meteorological organization, World Climate Data Programme : 1-53.
- CARBONNEL J.-P. & P. HUBERT, 1985. Sur la sécheresse au Sahel d'Afrique de l'Ouest. Une rupture climatique dans les séries pluviométriques du Burkina Faso (ex Haute-Volta). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **301**, sér. **2** (13) : 941-944.
- DAGET Ph., 1980. Un élément actuel de la caractérisation du monde méditerranéen : le climat. *Nat. monspel.*, n° hors sér. : 101-126.
- DUPLESSY J.-C. & P. MOREL, 1990. Gros temps sur la planète. Paris, Editions Odile Jacob : 1-297.

- FAURE H. & J.-Y. GAC, 1981. Will the Sahelian drought end in 1985? *Nature*, Lond. **291** : (5814) : 475-478.
- HUBERT H., 1920. Le dessèchement progressif de l'Afrique Occidentale. *Bull. Com Et. hist. sci. Afr. occid. fr.* : 401-467.
- LAMB P.J., 1982. Persistence of subsaharian drought. *Nature*, **299** : 46-48.
- LAMB P.J., 1985. Rainfall in subsaharian West Africa during 1941-83. *Z. Gletske Glazialgeol.*, **21** : 131-139.
- LÉZINE A.-M., 1989. Le Sahel : 20000 ans d'histoire de la végétation. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 8^e sér., **5** (1) : 35-42.
- MESSERLI B., P. MESSERLI, Ch. PFISTER & H.T. ZUMBUHL, 1978. Fluctuations of climate glaciers in the Bernese Oberland, Switzerland, and their geocological significance, 1600 to 1975. *Arctic Alpine Res.*, **10** (2) : 247-260.
- NAUDIN Cl. & L. FLAVIGNY (Directeurs), 1994. Larousse des vins. Tous les vins du Monde. Paris, Larousse : 1-608.
- NICHOLSON S.E., J. KIM & J. HOOPINGARNER, 1988. Atlas of African rainfall and its interannual variability. Tallahassee, The Florida State University, Department of Meteorology : 1-288.
- OLIVRY J.-C., J.-P. BRICQUET, BAMBA F. & M. DIARRA, 1995. Le régime hydrologique du Niger supérieur et le déficit des deux dernières décennies. In : Grands bassins fluviaux périatlantiques : Congo, Niger, Amazone. OLIVRY J.-C. et BOULÈGUE J. éd. Paris, ORSTOM éd., Coll. « Colloques et Séminaires », Actes coll. PEGI, Paris, 22-24 nov. 1993 : 251-266.
- ORANGE D., J.-C. OLIVRY & C. CENSIER, 1995. Variations et bilans des flux de matières particulaires et dissoutes de l'Oubangui à Bangui (de 1987 à 1992). In : Grands bassins fluviaux périatlantiques : Congo, Niger, Amazone. OLIVRY J.-C. et BOULÈGUE J. Eds. Paris, ORSTOM éd., Coll. « Colloques et Séminaires », Actes coll. PEGI, Paris, 22-24 nov. 1993 : 147-158.
- PETIT-MAIRE N., 1984. Le Sahara, de la steppe au désert. *Recherche*, **160** : 1372-1382.
- PROBST J.-L. & Y. TARDY, 1985. Fluctuations hydro-climatiques du Bassin d'Aquitaine au cours des 70 dernières années. *Rev. Géol. dynam. Géogr. phys.*, **26** (1) : 59-76.
- ROGNON P., 1976. Essai d'interprétation des variations climatiques au Sahara depuis 40 000 ans. *Rev. Géogr. phys. Géol. dyn.*, 2^e sér., **18** (2-3) : 251-282.
- ROGNON P., 1980. Une extension des déserts (Sahara et Moyen-Orient) au cours du Tardiglaciaire (18000-10000 ans BP). *Rev. Géogr. phys. Géol. dyn.*, **22** (4-5) : 313-328.
- ROGNON P., 1981. Les crises climatiques. *Recherche*, **128** : 1354-1364.
- ROGNON P., 1989a. Variation de l'aridité au Sahara depuis 125000 B.P. en relation avec les « contraintes » orbitales et glaciaires. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 8^e sér., **5** (1) : 13-20.
- ROGNON P., 1989b. Biographie d'un désert. Paris, Plon, Collection scientifique « Synthèses » : 1-347.
- TARDY Y. & J.-L. PROBST, 1992. Sécheresse et crises climatiques. Paris, In Encyclopaedia Universalis, Universalis, Paris : 167-174.
- SKOURI M., 1984. Lutte contre la désertification et développement en zones présahariennes. *Nat. Resourc.*, **20** (1) : 10-20.
- VIGNEAU J.-P., 1971. Précipitations d'automne et perturbations méditerranéennes dans les Pyrénées orientales. *Rev. géogr. Pyr. S.-O.*, **42** (3) : 265-292.
- VIGNEAU J.-P., 1975. La sécheresse exceptionnelle de 1973 dans les Pyrénées Orientales. *Rev. géogr. Pyr. S.-O.*, **46** (1) : 55-68.
- VIGNEAU J.-P., 1981. Haut Vallespir, vallée de la pluie. Introduction à une recherche des mécanismes pluviométriques dans une vallée catalane. In : Eaux et climats. Mélanges géographiques offerts au professeur Ch.-P. Péguy : 561-572.
- VIGNEAU J.-P., 1986. Climat et climats des Pyrénées orientales. Toulouse, Imprimerie Lahournère : 1-618.
- VINES R.G., 1985. European rainfall patterns. *J. Climat.*, **5** : 607-616.
- WYRTKI K., 1975. El Niño. The dynamic response of the equatorial Pacific Ocean to atmospheric forcing. *J. phys. Oceanogr.*, **5** : 572-584

Reçu le 20 janvier 1995; received January 20, 1995

Accepté le 27 novembre 1995; accepted November 27, 1995

ANALYSE D'OUVRAGE

BOOK REVIEW

ATHIAS-BINCHE, F., 1994. «La phorésie chez les Acariens. Aspects adaptatifs et évolutifs», Editions du Castillet, Perpignan, 180 p, index comprenant 319 entrées, bibliographie de 242 réf. L'auteur tient à la disposition du lecteur une base informatisée de plus de 1 500 références. Deux résumés très consistants en français et en anglais.

Ce livre se compose de 14 chapitres dont les principaux traitent des points suivants : Adaptations fonctionnelles à la phorésie ; La phorésie vraie, stratégie de dispersion ; Stratégie démographiques des phorétiques et polymorphismes ; Types biologiques des phorétiques et fréquence des voyages ; Spécificité de la phorésie ; Phorésie et évolution vers le parasitisme ; Phorésie et relations de compétition avec l'hôte.

La phorésie a été décrite comme un simple moyen de transport chez les animaux qui se font véhiculer par d'autres organismes. Elle appartient au phénomène général de la symbiose au même titre que le mutualisme et le parasitisme et concerne l'association de deux organismes différents. La quiescence et l'absence d'échange d'énergie avec l'hôte caractérisent la phorésie. Cette symbiose temporaire peut être considérée comme une catégorie particulière de parasitisme car la simple présence des voyageurs peut perturber l'activité de l'hôte. De ce point de vue l'ouvrage est déséquilibré et on aurait aimé disposer de plus d'informations sur les actions de l'Acarien sur son hôte

Les aspects appliqués ne sont pas négligés et l'auteur traite de la lutte contre les Coléoptères xylophages, contre les Acariens phytoparasites, contre les Acariens des denrées conservées et des milieux fermés. Enfin les Acariens phorétiques sont souvent associés à des Insectes nécrophages. La faune entomologique colonisant les cadavres selon une périodicité assez stricte, la présence des Acariens venus par voie phorétique signalent de façon précise certains stades de putréfaction. L'entomologie médico-légale des cadavres s'appuie sur la connaissance très précise du cycle biologique des envahisseurs successifs.

L'accent est mis sur plusieurs aspects biologiques fondamentaux : la spécificité de la phorésie et son évolution, les relations de compétition, le développement de stratégies de reproduction, de

dispersion et de reconnaissance de l'hôte. L'aspect dispersion retient l'attention et peut être mis en parallèle avec les processus analogues se produisant en milieu marin. Dans ce cas il apparaît, par une analyse de plus en plus fine, que la phase de dissémination par stades larvaires est plus un facteur négatif dans la réalisation du cycle vital qu'un facteur favorable et de nombreux caractères sont interprétés comme des adaptations s'opposant à cette dispersion. La nécessité d'une phase de dissémination en milieux variable ou discontinu n'est pas spécialement reconnue. Dans le cas du milieu terrestre il serait aussi nécessaire de s'interroger sur la signification du transport. L'auteur montre bien que la dispersion assure un certain maintien des échanges et favorise la panmixie ; cependant ce caractère n'apparaît pas toujours et d'autres processus limitent les flux géniques. L'auteur remarque bien le nombre élevé d'exemples d'isolements de souches ou d'espèces. Ces isolations semblent être précisément la conséquence de la phorésie alors que cette dernière est le plus souvent interprétée comme une stratégie de dispersion qui devrait théoriquement favoriser le brassage génétique. La structure génétique est souvent celle d'une métapopulation c'est-à-dire d'un ensemble constitué d'un certain nombre de petits groupes ou de demeures locales entre lesquels les échanges génétiques sont réduits. L'intérêt de ce travail n'est pas mince pour qui s'interroge sur l'universalité de quelques lois écologiques. La prise en compte des milieux terrestre et marin constitue une bonne introduction à cette recherche de l'universalité. Cependant le paragraphe p. 17 sur la phorésie en milieu marin aurait mérité un plus long développement.

L'auteur insiste sur les coordinations entre différents traits biologiques et entre des phénomènes se déroulant à des échelles de temps différentes (relations hétérospécifiques, comportement, sexualité, processus de spéciation, dispersion...). Ainsi l'approche des cycles de vie privilégie l'intégration des différentes étapes du développement et s'effectue dans un cadre qui dépasse la simple description événementielle. L'intérêt de cette approche globale est à souligner.

Nous avons apprécié certains schémas synthétiques par exemple la fig. 8 illustrant les voies de colonisation empruntées par les Acariens au cours de leur évolution.

Quelques points négatifs doivent être relevés : allusion à des concepts anciens (stratégie r p. 45); insuffisante relecture des pages 17 et 18 (5 coquilles); hétérogénéité dans la présentation de quelques illustrations (par exemple les fig.18 et 19 supporterait une plus grande réduction et une meilleure intégration au texte), mise en page ménageant sans justification d'importantes fractions de pages blanches.

En définitive l'intérêt de ce livre est triple et porte sur la nature du groupe zoologique – les Acariens – mal connu bien qu'il se manifeste souvent de façon peu discrète : les allergies, sur le volume d'informations présenté et leur traitement, sur le problème biologique de la phorésie et enfin sur le dépassement du cadre systématique en traitant de problèmes biologiques généraux. Ce livre aurait mérité une diffusion plus large de niveau national.

Michel BHAUD

ANNOUNCEMENT

FOURTH INTERNATIONAL CRUSTACEAN CONGRESS (ICC IV) 1998

Following the first, second, and third International Crustacean Conferences, respectively, in Ernakulam, India (1965), Sydney (1980) and Brisbane (1990), Australia, now European carcinologists have taken the initiative to organize a fourth such meeting in Amsterdam, the Netherlands. Planning will target one week in June-July, 1998. The putative general theme will be :

CRUSTACEANS AND THE BIODIVERSITY CRISIS

Within this theme, papers on all aspects of all groups of crustaceans may be submitted. Both invited lectures and contributed papers will be organized according to the following subthemes : Phylogeny/Systematics, Evolution/Paleontology, and Biogeography; Biodiversity and Environment (including Pollution and Toxicology); Morphology and Anatomy; Larval Biology and Life History; Ecology and Ethology; Physiology and Biochemistry; Genetics and Molecular Biology; and Fisheries and Aquaculture.

Participants from all over the world working on Crustacea will be welcome. Papers to be published in the Proceedings will be subject to normal refereeing. The Dutch members of the Organizing Committee and their institutions will host the congress. On their behalf, Charles H.J.M. Franssen, Frederick R. Schram, Dick H. Spaargaren, J. Carel von Vaupel Klein, and Gerard van der Velde invite all those who are interested to respond to this call at the address given below before May, 1996, in order to receive a "First Circular" in the Spring of 1996.

Please send your reaction as soon as possible to :

Fourth International Crustacean Congress,
c/o Secretariat, Institute of Systematics and Population Biology of the University of Amsterdam,
P.O. Box 94766, NL-1090 GT
Amsterdam, The Netherlands.
(Fax : 31.205255402; e-mail : zijkl@bio.uva.nl).

Directeur gérant de la publication : A. GUILLE

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays.

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les « copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective » et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou ayants cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40).

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

Printed in France

Dépôt légal 1^{er} trimestre 1996

Commission paritaire n° 22217

Imprimerie Louis-Jean, 05002 GAP cedex — Dépôt légal 276 — Avril 1996

Dépôt légal : A. O. 1996

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tout procédé réservés pour tous pays.
La loi du 11 mars 1957 n'autorisant aux termes des articles 2 et 3 de l'article 41 de nos lois « 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'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 » (article 1^{er} de l'article 40).
Cette représentation ou reproduction par quelque procédé que ce soit, constituant donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 412 et suivants du Code pénal.

Commission nationale n° 22317

Dépôt légal 1^{er} trimestre 1996

Printed in France

Imprimerie Louis-Jean, 02002 GAP cedex - Dépôt légal 2^e - Avril 1996

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 x 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 x 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, 1995, 46 (1)

Life & Environment

SOMMAIRE – SUMMARY

Rapid creation of a reduced environment and an early stage of chemosynthetic community on cattle bones at the deep-sea bottom in Sagami Bay, Central Japan. An experimental approach to test the stepping-stone hypothesis for chemosynthetic community dispersion H. KITAZATO, Y. SHIRAYAMA	1
A revision of <i>Psamathea</i> (Harpacticoida : Leptastacidae) with description of <i>P. britannica</i> sp. nov. R. HUYS, J.-Y. BODIOU, P. BODIN	7
<i>In situ</i> orientation of the manila clam <i>Ruditapes philippinarum</i> (Bivalvia, Veneridae) : Preliminary results J.-M. DEFOSSEZ, J. DAGUZAN	21
“Eaux colorées” dans les lagunes d’Orbetello et de Burano (Mer Tyrrhénienne du Nord) de 1986 à 1989 “Colored waters” in the Orbetello and Burano lagoons (Northern Tyrrhenian Sea) from 1986 to 1989 C. TOLOMIO, M. LENZI	25
The identification of the Penultimate larval stage of the processidae (Crustacea, Decapoda, Caridea) from the French coast of the Mediterranean Sea R. BARNICH	39
Demersal fish communities exploited on the continental shelf and slope off Majorca (Balearic Islands, NW Mediterranean) E. MASSUTI, O. RENOÑES, A. CARBONELL, P. OLIVER	45
Food and feeding habits of <i>Lepidorhombus boscii</i> (Pisces, Scophtalmidae) in the Southern Tuscan Archipelago, Tyrrhenian Sea P. SARTOR, S. DE RANIERI	57
The freshwater eels (Anguillidae) of new Caledonia : taxonomy and distribution G. MARQUET	65
Larval growth of anchovy, <i>Engraulis encrasicolus</i> (Fishes) in the Eastern Adriatic Sea J. DULČIĆ, M. KRALJEVIC	73
Etude comparative de cinq espèces d’Ecrevisses, définies par leurs populations naturelles situées dans le même secteur géographique A comparative study of five crayfish species based on their natural populations located in the same area M. MANKAMPA, C. CHAISEMARTIN	79
Production d’une phytocénose sahélienne : phytomasse hypogée sous et hors couvert ligneux Production of a Sahelian plant community : underground and surface production of a Sahelian plant community L.-E. AKPO	87
Un exemple de comparaison des variations de la pluviosité dans les Pyrénées-Orientales (France) et au Sahel (Mali) An example of comparison between rainfall variations in the Pyrénées-Orientales (France) and Sahel (Mali) G. OLIVER, L. SERVE	93
Analyse d’ouvrage/Book review	101
Announcement	102