

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 47 n° 1 – Mars 1997

Sci 1
Qd
540
V54
1997
v.47
1

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 (Paris), R. LABAT (Toulouse), L. LAUBIER (Paris), R. MARGALEF (Barcelone), R.C. NEWELL (Plymouth), J. POCHON (Paris), S. POULET (Roscoff).

ABONNEMENTS/SUBSCRIPTIONS 1997

| | | |
|--|--------|-------------|
| Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i> | FRANCE | AUTRES PAYS |
| Adresser le paiement à l'ordre de / <i>Address payment to the order of :</i> | 740 F | 920 F |

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

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

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

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

BATHYMETRIC, SEASONAL AND VERTICAL DISTRIBUTION OF FEEDING-TYPES OF NEMATODES IN AN OLIGOTROPHIC LAKE

W. TRAUNSPURGER

Zoologisches Institut der Universität München, Abteilung Limnologie, Luisenstr. 14, 80333 München, FRG
e-mail : traunsp@zi.biologie.uni-muenchen.de

NEMATODA
FEEDING-TYPES
KÖNIGSSEE
BENTHOS
TROPIC WEB

ABSTRACT. – Although nematodes are the most common organism group in freshwater meiobenthos, little is known about their role in the trophic webs of lentic systems. In this report the bathymetric, seasonal and vertical distribution of four feeding-types of nematodes in the oligotrophic, alpine lake Königssee are described. Deposit-feeders predominate at all depths, followed by epistrate-feeders, chewers and suction feeders. Deposit-feeders are particularly abundant in the littoral at 5 m water depth, epistrate-feeders in the tropholytic zone at 30 m depth, chewers in the littoral at 1 m depth and suction feeders in the littoral at 2 m and 5 m depth. All feeding types showed variation across months and water depths in their abundances. Chewers and suction feeders are slightly more common in deeper sediment layers than deposit- and epistrate-feeders. The nematode fauna of Königssee is dominated by bacteria and algae feeders.

NEMATODES
GROUPES TROPHIQUES
KÖNIGSSEE
BENTHOS
RÉSEAU TROPHIQUE

RÉSUMÉ. – Bien que les Nématodes constituent le groupe d'organismes le plus nombreux dans la méiofaune des eaux douces, leur rôle dans les réseaux trophiques des systèmes lentiens n'est pas bien connu. Dans cette étude, les espèces de Nématodes ont été groupées selon leur type trophique : "deposit feeders", "epistrate feeders", "chewers", "suction feeders". Ces quatre types trophiques sont analysés en relation avec leur distribution bathymétrique, verticale et saisonnière dans le lac alpin du Königssee. Les "Deposit-feeders" représentent le groupe le plus nombreux à toutes les profondeurs, suivi par les "epistrate-feeders", les "chewers" et les "suction feeders". Les "Deposit-feeders" sont particulièrement abondants dans la zone littorale à 5 m de profondeur, les "epistrate-feeders" dans la zone tropholytique à 30 m, les "chewers" dans la zone littorale à 1 m et les "suction feeders" dans cette dernière zone à 2 et 5 m. L'abondance est variable dans les différentes profondeurs et pendant l'année pour tous les types trophiques. Certains "chewers" et "suction feeders" sont légèrement plus abondants dans des sédiments plus profonds que les "deposit-" et "epistrate feeders". La faune des Nématodes du lac Königssee est dominée par les consommateurs de Bactéries et d'Algues.

INTRODUCTION

Little is known about the general ecology of lake meiozoobenthos, especially in profundal habitats (Goedkoop, 1994). The scarcity of data on benthic food webs has hindered our understanding of phenomena, such as pelagic-benthic coupling (Graf, 1992) and the energy transfer from sediment bacteria to meiobenthos and higher trophic levels. Knowledge about trophic interactions involving meiozoobenthos is central to analyses of structure and function of animal communities in lentic systems, since, in contrast to marine environments, there is no evidence of trophic decoupling between macro- and meiofauna in freshwa-

ter systems (Strayer, 1986; Kemp, 1990). Nematodes are the most abundant and species richest organism group of the metazoa in the benthos of freshwater and marine ecosystems (e.g. Heip *et al.*, 1985; Traunspurger, 1996 a, b), but few studies have been made about the ecology of this meiofaunal community, especially in lakes and running waters (Schiemer *et al.*, 1969; Biro, 1973; Särkkä & Paasivirta, 1972; Holopainen & Paasivirta, 1977; Pehofer, 1989).

It has long been suspected that bacteria and diatoms are the principal food of meiofauna (Montagna *et al.*, 1983). A fundamental, but thus far neglected aspect of trophic interactions between meiofauna and microbial communities is the dis-

tribution of meiofaunal bacteria- and algae-feeders in the sediment. In this report the bathymetric, seasonal and vertical distribution of four feeding-types of nematodes in the oligotrophic lake Königssee is described. The feeding-types include deposit-feeders, epistrate-feeders, chewers and suction feeders. This classification, a modification of systems by Wieser (1953), Jensen (1987) and Yeates *et al.* (1994) is based on morphological characteristics (Table I). The spatial and temporal characterization of nematode feeding types should provide insight into the possible role of these animals in the trophic web of aquatic ecosystems.

Ecological and taxonomic aspects of the meiobenthic community of lake Königssee were studied by Traunspurger (1991, 1995, 1996 a, b, c) and Traunspurger & Drews (1996). The large sample size in this study, more than 40,000 individually identified nematodes belonging to 120 species, offers a good opportunity to investigate the distribution of meiofaunal feeding-types in freshwater benthos. Lake Königssee, a typical oligotrophic lake, is nearly unaffected by anthropogenic activities. The aim of this report, which describes the distribution of nematode feeding types in the lake, is to provide the framework for future analyses of the determinants of its spatial and time dependent variation.

STUDY SITE

A thorough description of lake Königssee is given by Siebeck (1985). In brief, the Königssee is an alpine, rift-valley lake, situated in southeastern Germany (12°58'E, 47°33'N). The lake lies between steep mountain chains reaching over 1500 m height. Some lake parameters are: maximum depth 190 m, mean depth 98.1 m, surface area 5.2 km², volume 511.8 × 10⁶ m³, maximum length 7.7 km, maximum width 1.2 km, pH 7.3-8.5, oxygen content 6-11 mg/l. Due to the morphology of the lake and its unique location, the Königssee is one of the last large oligotrophic lakes in Germany with an intact ecosystem.

Samples were taken along a transect in the northern part of the lake (Fig. 1). Ten depths were examined, five of which correspond to the trophogenic zone (1, 2, 5, 10, 15 m) and five to the tropholytic zone (20, 30, 60, 120, 190 m). Depth zones were further classified as littoral (1 m, 2 m, 5 m, 10 m), littoriprofundal (15 m, 20 m, 30 m) and profundal (60 m, 120 m, 190 m).

MATERIALS AND METHODS

Three to five replicate samples of sediment were collected monthly at each depth during 1986 (except in March because the lake surface was frozen) with the help of a modified Kajak-Corer (diameter 6 cm, area 28 cm², length 60 cm). The abundances (indi-

Table I. – Classification of nematode feeding types from lake Königssee.

| FEEDING TYPE | MORPHOLOGY | MAIN DIET (modified after Yeates <i>et al.</i> , 1994) | REPRESENTATIVE SPECIES |
|--|--|--|---|
| deposit feeder (swallowers) | small tooth absent in buccal cavity | bacteria and unicellular eucaryotes | <i>Rhabdolaimus terrestris</i> <i>Monhystera paludicola</i> <i>Eumonhystera filiformis</i> <i>E. longicaudatula</i> <i>Hofmaenneria</i> <i>brachystoma</i> |
| epistrate feeder (tear-and- swallow feeders) | small tooth present in buccal cavity | bacteria, unicellular eucaryotes, diatoms and other algae | <i>Ethmolaimus pratensis</i> <i>Prismatolaimus</i> <i>intermedius</i> |
| chewers | voluminous, sclerotized buccal cavity with one or more teeth and denticles | unicellular eucaryotes and predation upon protozoa, nematodes, rotifers, enchytraeids, tardigrades | <i>Tobrilus gracilis</i> , <i>Ironus</i> <i>tenuicaudatus</i> |
| suction feeders | stylet present | omnivorous (algae, plants, fungi and animals), epidermal cell and root hairs | <i>Laimydorus</i> sp. <i>Filenchus</i> sp., <i>Lelenchus</i> sp. |

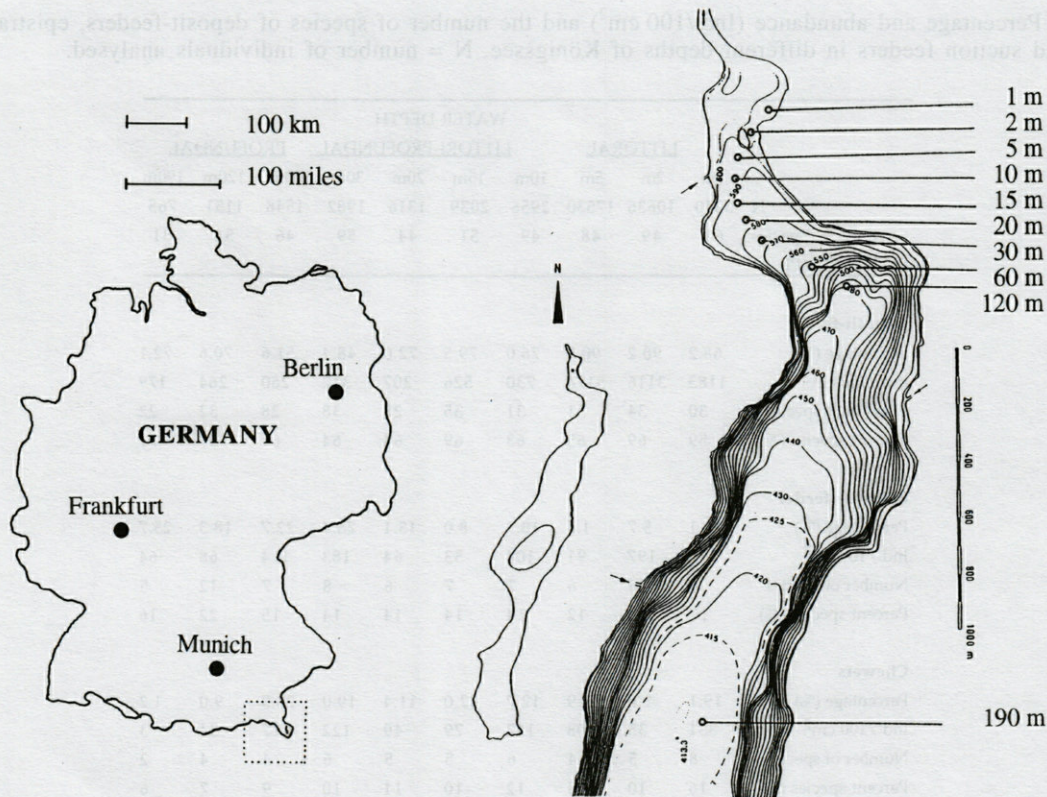


Fig. 1. - Lake Königssee showing sampling sites.

duals/100 cm²) of nematodes, crustaceans, chironomids, oligochaetes, tardigrades and some scarcely represented organism groups (e.g. larvae of insects, bivalvia and gastropods) were quantified. The sediment of each corer was divided into four layers (0-2 cm, 2-5 cm, 5-10 cm and 10-20 cm) and fixed with hot FAA (20 parts of 95% ethanol, 6 parts of 40% formalin, 1 part of glacial acetic acid, 40 parts of distilled water). Organisms were extracted with a funnel, following Uhlig *et al.* (1973). In brief, the sediment sample was suspended in a funnel by a vertical water current. Light organisms (e.g. nematodes, crustaceans, tardigrades), which rise to the surface along with small sediment particles, entered the draining pipe at the top of the funnel and were caught by sieving the suspension through a net with 40 µm mesh size. Nematodes were then isolated under a stereo-microscope with 50 × magnification. Nematodes were placed in glycerin solution (Seinhorst 1959, 1962) and prepared on slides. All area densities of individuals and biomass values are based on counts in the total sediment column sampled (0-20 cm), unless otherwise indicated. The nematodes were identified to species level under a microscope (oil immersion, 1250 × magnification).

RESULTS

Bathymetric distribution

Table II shows the mean annual proportion, abundance and number of species for each feeding-type at the investigated water depths. Depo-

sit-feeders, 82% of all nematodes, had the highest abundance of all feeding-types at all depths. Their relative abundance ranged between 48% and 91% of the total nematode densities, depending on water depth. Deposit feeders had maximum absolute abundances in the littoral, with a peak at 2 m and 5 m depth. The absolute number of deposit-feeders increased from 1 m to 2 m and 5 m water depth and declined subsequently towards the bottom of the lake. Out of 63 species of deposit-feeders, between 22 and 38 occurred sympatrically, depending on the water depth. The dominant species of this feeding-type, i.e. with relative abundance > 10% at a given water depth, were *Rhabdolaimus terrestris* (1 m, 2 m, 5 m), *Monhystera paludicola* (10 m, 15 m, 20 m, 120 m, 190 m), *Eumonhystera filiformis* (1 m, 15 m, 20 m, 190 m), *E. longicaudatula* (10 m) and *Hofmannella brachystoma* (30 m, 60 m).

The next common feeding-type in lake Königssee was the epistrate-feeder (14 species), which comprises 7.6% of all nematodes. They reached a high relative abundance especially in the tropholytic zone (20-190 m). Highest absolute numbers of this feeding-type were found at 1 m, 2 m, 10 m, 30 m and 60 m water depth (> 100 ind./100 cm²). The number of species varied between five and 12, depending on the water depth. Dominant epistrate-feeders were *Ethmolaimus pratensis* (1 m, 190 m) and *Prismatolaimus intermedius* (30 m, 60 m).

Table II. – Percentage and abundance (Ind./100 cm²) and the number of species of deposit-feeders, epistrate-feeders, chewers and suction feeders in different depths of Königssee. N = number of individuals analysed.

| | WATER DEPTH | | | | | | | | | |
|--------------------------|-------------|-------|-------|-------------------|------|------|------|-----------|------|------|
| | LITTORAL | | | LITTORI-PROFUNDAL | | | | PROFUNDAL | | |
| | 1m | 2m | 5m | 10m | 15m | 20m | 30m | 60m | 120m | 190m |
| N | 5340 | 10636 | 17530 | 2956 | 2039 | 1316 | 1982 | 1548 | 1151 | 765 |
| Species | 61 | 49 | 48 | 49 | 51 | 44 | 59 | 46 | 54 | 31 |
| FEEDING-TYPE | | | | | | | | | | |
| Deposit-feeder | | | | | | | | | | |
| Percentage (%) | 68.2 | 90.2 | 90.9 | 76.0 | 79.5 | 72.0 | 48.4 | 51.6 | 70.6 | 72.1 |
| Ind./100 cm ² | 1183 | 3116 | 5174 | 730 | 526 | 307 | 312 | 260 | 264 | 179 |
| Number of species | 30 | 34 | 31 | 31 | 35 | 28 | 38 | 28 | 32 | 22 |
| Percent species (%) | 59 | 69 | 65 | 63 | 69 | 64 | 64 | 61 | 59 | 71 |
| Epistrate-feeder | | | | | | | | | | |
| Percentage (%) | 10.1 | 5.7 | 1.6 | 10.9 | 8.0 | 15.1 | 28.4 | 22.7 | 18.3 | 25.7 |
| Ind./100 cm ² | 175 | 197 | 91 | 104 | 53 | 64 | 183 | 114 | 68 | 64 |
| Number of species | 8 | 6 | 6 | 7 | 7 | 6 | 8 | 7 | 12 | 5 |
| Percent species (%) | 16 | 12 | 12 | 14 | 14 | 14 | 14 | 15 | 22 | 16 |
| Chewers | | | | | | | | | | |
| Percentage (%) | 19.1 | 1.0 | 1.9 | 12.7 | 12.0 | 11.4 | 19.0 | 23.3 | 9.0 | 1.2 |
| Ind./100 cm ² | 331 | 35 | 108 | 122 | 79 | 49 | 122 | 117 | 34 | 3 |
| Number of species | 8 | 5 | 4 | 6 | 5 | 5 | 6 | 4 | 4 | 2 |
| Percent species (%) | 16 | 10 | 8 | 12 | 10 | 11 | 10 | 9 | 7 | 6 |
| Suction feeders | | | | | | | | | | |
| Percentage (%) | 2.6 | 3.0 | 5.6 | 0.5 | 0.4 | 1.5 | 4.2 | 2.5 | 2.0 | 1.0 |
| Ind./100 cm ² | 45 | 104 | 319 | 5 | 3 | 6 | 27 | 13 | 7 | 2 |
| Number of species | 5 | 4 | 7 | 5 | 4 | 5 | 7 | 7 | 6 | 2 |
| Percent species (%) | 10 | 8 | 15 | 10 | 8 | 11 | 12 | 15 | 11 | 6 |

Chewers comprised 6.8% of all nematodes and was represented by 17 species in lake Königssee. The highest absolute abundance of this feeding type was found at 1 m water depth. Large numbers of chewers were also found at 5 m, 10 m, 30 m and 60 m water depth (> 100 ind./100 cm²). The percentage of this feeding-type from the total nematode fauna was highest at 1 m, 30 m and 60 m water depth (about 19-23%). The number of species varied between two and eight, depending on the water depth. Dominant species among chewers were *Tobrilus gracilis* (1 m, 15 m) and *Ironus tenuicaudatus* (30 m, 60 m).

Suction feeders comprised 3.6% of the nematode fauna in Königssee. The absolute number of this feeding type reached its highest values in the littoral at 2 m and 5 m water depth. A small increase in the abundance of suction feeders was further found at 30 m and 60 m water depth. The relative abundance of this group was below 6% at all depths. The number of species of suction feeders varied between two and seven, depending on the water depth. This feeding type was represented by a total of 24 species in lake Königssee. None of these species had a mean annual relative abundance greater than 5% at any depth.

Seasonal distribution

Figures 2a-d show the seasonal distribution of each feeding-type of nematodes in various depths of lake Königssee. In the trophogenic zone (1-15 m), high overall abundances of deposit-feeders were found from May to October, corresponding to spring, summer and early autumn (Fig. 2a). In 10 m depth there was a second abundance peak in December which results from a great abundance of *Monhystera paludicola*. In the tropholytic zone (20-190 m) maximum abundances of deposit-feeders occurred overall from September to February, corresponding to autumn and winter. Epistrate-feeders were relatively abundant in winter at 2 m, 15 m and 120 m depth, in spring at 1 m, 2 m, 20 m, 30 m and 190 m depth, in summer at 1 m, 10 m, 20 m, 30 m, 60 m and 190 m depth and in autumn at 5 m, 10 m, 30 m, 60 m and 120 m depth (Fig. 2b).

The abundance of chewers in 1 m water depth, where it is most numerous, remained more or less constant across the year, with the exception of a marked drop in September (Fig. 2c). A similarly constant pattern was found at 10 m depth. Abundance peaked at 5 m and 15 m depth both in

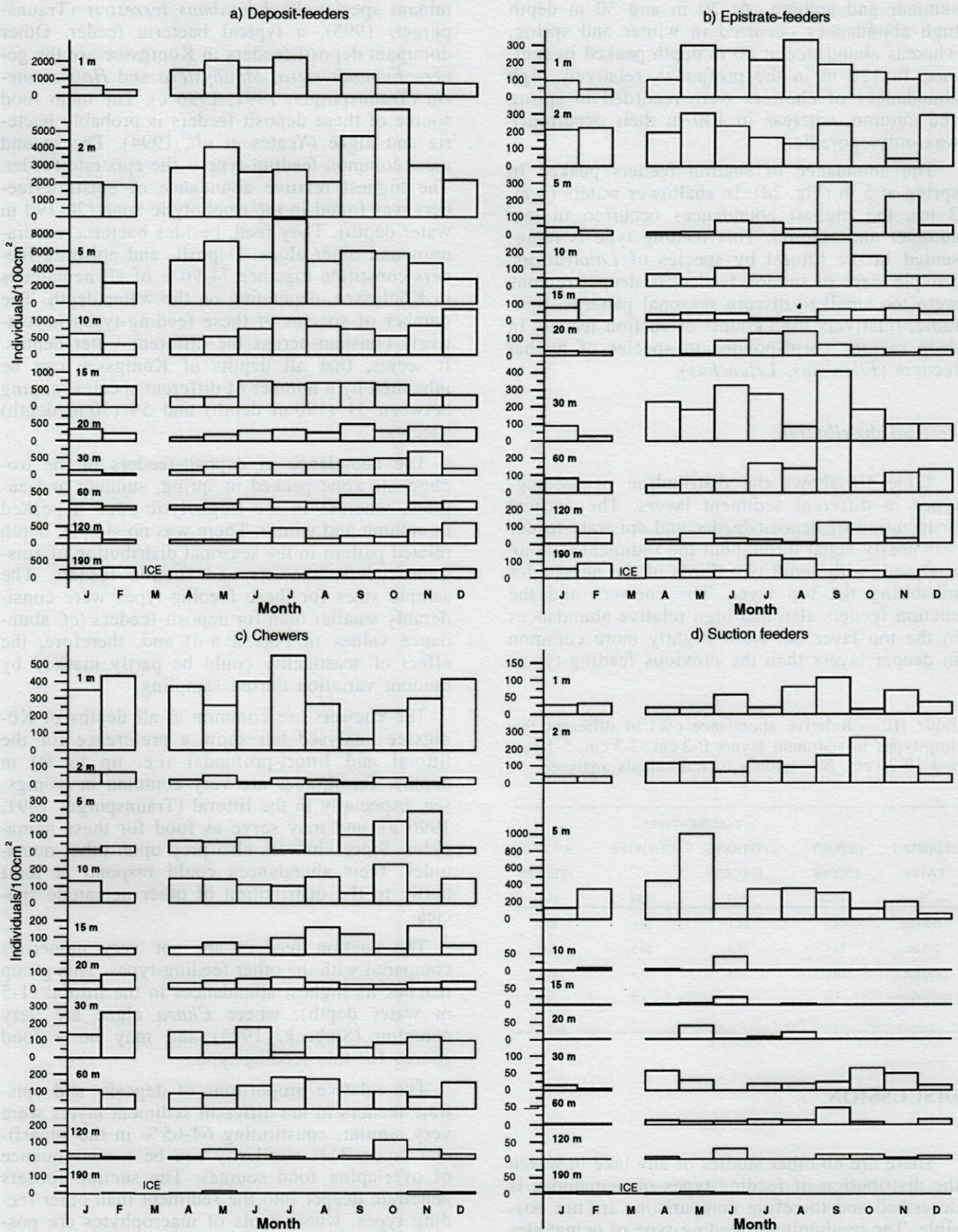


Fig. 2. - Seasonal distribution of each feeding-type of nematodes in various depths of lake Königssee. a, deposit feeders, b, epistrate feeders, c, chewers and d, suction feeders.

summer and autumn. At 20 m and 30 m depth high abundances occurred in winter and spring, whereas abundance at 60 m depth peaked in summer. In 120 m in the profundal, relatively high abundances of chewers were recorded in spring and autumn, whereas in 190 m their occurrence was only sporadic.

The abundance of suction feeders peaked in spring at 5 m (Fig. 2d). In shallower waters (1 m, 2 m), the highest abundances occurred in late summer and autumn. This feeding type is represented in the littoral by species of *Laimydorus*. Sample sizes of suction feeders in deeper regions were too small to discern seasonal patterns. Sporadic, relatively high counts of suction feeders in deep regions corresponded to species of hyphal feeders (*Filenchus*, *Lelenchus*).

Vertical distribution

Table III shows the distribution of feeding-types in different sediment layers. The vertical distribution of deposit-feeder and epistrate-feeder was nearly equal throughout the sediment column analysed, with about two thirds of the nematodes inhabiting the top layer. The chewers and the suction feeders also had high relative abundances in the top layer but were slightly more common in deeper layers than the previous feeding-types.

Table III. – Relative abundance (%) of different feeding-types in sediment layers 0-2 cm, 2-5 cm, 5-10 cm and 10-20 cm. N = number of individuals analysed.

| SEDIMENT LAYER | FEEDING-TYPES | | | |
|----------------|----------------|------------------|---------|-----------------|
| | DEPOSIT-FEEDER | EPISTRATE-FEEDER | CHEWERS | SUCTION FEEDERS |
| N | 37107 | 3427 | 3089 | 1640 |
| 0-2 cm | 64.7 | 64.1 | 59.6 | 53.8 |
| 2-5 cm | 24.3 | 25.6 | 29.3 | 30.1 |
| 5-10 cm | 10.0 | 9.3 | 9.9 | 15.1 |
| 10-20 cm | 1.0 | 1.0 | 1.3 | 1.0 |

DISCUSSION

There are no other studies of any lake in which the distribution of feeding-types of nematodes is described and therefore comparisons are not possible. The predominant feeding-type of nematodes in Königssee is at all depths the deposit-feeder, representing over half of all nematodes in the lake. This feeding-type reaches its highest abundance in the trophogenic zone, in 5 m water depth with 5174 ind./100 cm², mainly due to the predo-

minant species *Rhabdolaimus terrestris* (Traunspurger, 1995), a typical bacteria feeder. Other dominant deposit-feeders in Königssee are the genera *Eumonhystera*, *Monhystera* and *Hofmaenneria* (Traunspurger, 1991, 1996 c). The main food source of these deposit-feeders is probably bacteria and algae (Yeates *et al.*, 1994). The second most common feeding-type is the epistrate-feeder. The highest relative abundance of epistrate-feeders was found in the tropholytic zone (20-190 m water depth). They feed, besides bacteria, on diatoms and other algae. Deposit- and epistrate feeders constitute together 74-96% of all nematodes in Königssee, depending on the water depth. The number of species of these feeding-types is relatively constant across the different water depths. It seems, that all depths of Königssee can be inhabited by a number of different species ranging between 31 (190 m depth) and 59 (30 m depth) species.

The abundance of deposit-feeders in the trophogenic zone peaked in spring, summer and autumn, whereas in the tropholytic zone it peaked in autumn and winter. There was no simple, depth related pattern in the seasonal distribution of epistrate-feeders, chewers and suction feeders. The sample sizes for these feeding-types were considerably smaller than for deposit-feeders (*cf.* abundance values in Figs. 2 a-d) and, therefore, the effect of seasonality could be partly masked by random variation during sampling.

The chewers are common at all depths of Königssee analysed but show a preference for the littoral and littori-profundal (i.e. up to 60 m depth). Tardigrades are very common in Königssee, especially in the littoral (Traunspurger 1991, 1996 a), and may serve as food for these nematodes. Since chewers also prey upon other nematodes, their abundances could respond at least partly to the distribution of other nematode species.

The suction feeders are not very numerous compared with the other feeding-types. This group reaches its highest abundances in the littoral (1-5 m water depth), where *Chara* algae are very common (Siebeck, 1985) and may be a food source for this feeding-type.

The relative proportions of deposit- and epistrate-feeders in the different sediment layers were very similar, constituting 64-65% in the superficial layer. This similarity can be a consequence of overlapping food sources. The suction feeders penetrate deeper into the sediment than other feeding types, where roots of macrophytes are possibly a suitable food source.

This is the first time that an oligotrophic lake is characterized by the distribution of different feeding-types of nematodes, the most abundant and species richest organism group of benthic

metazoa. In conclusion, a clear dominance of bacteria and algae feeders at all depths in Königssee is found. The reasons for the variation of abundance during season and water depths remain unclear. Environmental factors like grain size of the sediment, oxygen content of the sediment and food input may explain the distribution. These variables were not investigated in the present study.

ACKNOWLEDGMENTS – This study was supported by Nationalpark Verwaltung Berchtesgaden (Director : Dr. H. Zierl) and by Zoologischen Staatssammlung München (Director : Prof. Dr. E.J. Fittkau). Previous versions of this manuscript benefited greatly from comments by Carlos Drews.

REFERENCES

- EBÍRÓ K. 1973. Nematodes of Lake Balaton. 4. Seasonal qualitative and quantitative changes. *Annal. Biol. Tihany* **40** : 135-158.
- GOEDKOOP W. 1994. Profundal benthic macro- and meiofauna : food resources and biotic interactions. *Scripta Limnologica Upsaliensia* **13** : 1-16.
- GRAF G. 1992. Benthic-pelagic coupling : A benthic view. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* **30** : 149-190.
- HEIP C., VINCX M. and VRANKEN G. 1985. The ecology of marine nematodes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **23** : 399-489.
- HOLOPAINEN I.J. and PAASIVIRTA L. 1977. Abundance and biomass of the meiozoobenthos in the oligotrophic and mesohumic lake Pääjärvi, southern Finland. *Ann. Zool. Fennici* **14** : 124-134.
- JENSEN P. 1987. Feeding ecology of free-living aquatic nematodes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **35** : 187-196.
- KEMP P.F. 1990. The fate of benthic bacterial production. *Rev. Aquat. Sci.* **2** : 109-124.
- MONTAGNA P.A., COULL B.C., HERRING T.L. and DUDLEY B.W. 1983. The relationship between abundances of meiofauna and their suspected microbial food (Diatoms and Bacteria). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **17** : 381-394.
- PEHOFER H.E. 1989. Spatial distribution of the nematode fauna and production of three nematodes (*Tobrilus gracilis*, *Monhystera stagnalis*, *Ethmolaimus pratensis*) in the profundal of Piburger See (Austria, 913 m a.s.l.). *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **74** : 135-168.
- SÄRKKÄ J. and PAASIVIRTA L. 1972. Vertical distribution and abundance of the macro- and meiofauna in the profundal sediments of Lake Pääjärvi, Finland. *Ann. Zool. Fennici* **9** : 1-9.
- SCHIEMER F., LÖFFLER H. and DOLLFUSS H. 1969. The benthic communities of Neusiedlersee (Austria). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **17** : 201-208.
- SEINHORST J.W. 1959. A rapid method for the transfer of nematodes from fixative to anhydrous glycerin. *Nematologica* **4** : 67-69.
- SEINHORST J.W. 1962. Modifications of the elutriation method for extracting nematodes from soil. *Nematologica* **8** : 117-128.
- SIEBECK O. 1985. Der Königssee. Eine limnologische Projektstudie. Forschungsbericht 5/1982, 2nd edition, Nationalparkverwaltung Berchtesgaden, Berchtesgaden.
- SIEGEL S. 1956. Nonparametric statistics for the behavioral sciences. Mc Graw-Hill, New York.
- STRAYER D. 1986. The size structure of a lacustrine zoobenthic community. *Oecologia* **69** : 513-516.
- TRAUNSPURGER W. 1991. Fischbiologie des Königssees. Nahrungsangebot und Nahrungswahl. Band I. Forschungsbericht 22/1991, Nationalparkverwaltung Berchtesgaden, Berchtesgaden.
- TRAUNSPURGER W. 1995. Autecology of *Rhabdolaimus terrestris*. De Man – a dominant freshwater nematode in an oligotrophic lake. *Nematologica* **41** : 603-616.
- TRAUNSPURGER W. 1996 a. Distribution of benthic nematodes in the littoral of an oligotrophic lake (Königssee, Nationalpark Berchtesgaden, FRG). *Arch. Hydrobiol.* **135** : 393-412.
- TRAUNSPURGER W. 1996 b. Distribution of benthic nematodes in the littoriprofundal and profundal of an oligotrophic lake (Königssee, Nationalpark Berchtesgaden, FRG). *Arch. Hydrobiol.* **135** : 557-575.
- TRAUNSPURGER W. 1996 c. Autecology of *Monhystera paludicola* De Man, 1880 – seasonal, bathymetric and vertical distribution of a free-living nematode in an oligotrophic lake. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* **81**(2) : 201-213.
- TRAUNSPURGER W. and DREWS C. 1996. Vertical distribution of benthic nematodes in an oligotrophic lake : seasonality, species and age segregation. *Hydrobiologia* **331** : 33-42.
- UHLIG G., THIEL H. and GRAY J.S. 1973. The quantitative separation of meiofauna. *Helgol. wiss. Meeresunters.* **25** : 173-195.
- YEATES G.W., BONGERS T., DE GOEDE R.G.M., FRECKMAN D.W. and GEORGIEVA S.S. 1994. Feeding habits in soil nematode families and genera – an outline for soil ecologists. *J. Nematol.* **25** : 315-331.
- WIESER W. 1953. Die Beziehung zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden. *Arkiv Zoologi* **4** (26) : 439-484.

Reçu le 14 novembre 1995 ; received November 14, 1995
 Accepté le 13 juin 1996 ; accepted June 13, 1996

ANALYSIS OF MEIOBENTHIC COMMUNITY STRUCTURE IN RELATION TO POLLUTION AND DISTURBANCE IN IRAKLION HARBOUR, GREECE

N. LAMPADARIOU¹, M.C. AUSTEN², N. ROBERTSON¹,
G. VLACHONIS¹

¹Institute of Marine Biology of Crete, P.O. Box 2214, 71003 Iraklio, Crète, Greece
²Plymouth Marine Laboratory, Prospect Place, West Hoe, Plymouth PL1 3DH, UK

MEDITERRANEAN
MEIOFAUNA
HEAVY METALS
NEMATODES
COPEPODS
HARBOUR
POLLUTION

ABSTRACT. – The community structure of meiobenthic nematodes and copepods was investigated in Iraklion harbour, Crete, in the south Aegean Sea. A grid of seventeen stations was sampled to cover the inner most polluted area to the outer comparatively clean harbour. Results indicate clear zonation of nematode communities according to proximity to pollutant (waste outfalls) and physical disturbance (from shipping). The copepod zonation was not as clear-cut although there was evidence of distinct changes in community structure from the inner to the outer harbour areas. Depth, organic carbon, copper and cadmium for nematodes, and copper for copepods showed the highest correlation between environmental variables and community structures in BIOENV analysis but these correlations were rather poor. It is concluded that because of low variability in concentrations between stations metal contamination is not likely to influence meiofaunal communities. Other factors, such as TBT, which are known to affect the meiofaunal community structure, could play a more important role.

MÉDITERRANÉE
MÉIOFAUNE
MÉTAUX LOURDS
NÉMATODES
COPÉPODES
PORT
POLLUTION

RÉSUMÉ. – Analyse de la structure des peuplements méiobenthiques du port d'Héraklion (Grèce) en fonction des pollutions et des perturbations. Au Sud de la Mer Egée, en Crète, la structure des peuplements méiobenthiques – Nématodes et Copépodes – a été étudiée dans le port d'Héraklion. Des échantillons ont été prélevés sur 17 stations couvrant l'ensemble du port et allant de la zone intérieure la plus polluée à la zone extérieure plus propre comparativement. Les résultats indiquent une nette zonation pour les associations de Nématodes suivant la proximité du polluant (débouché des égouts) ou des perturbations physiques (navigation). Pour les Copépodes, la zonation n'est pas aussi tranchée, bien que des changements apparaissent dans la structure des peuplements de l'intérieur vers l'extérieur de la zone portuaire. Les seules corrélations exprimées par une analyse 'BIOENV' entre les variables environnementales et la structure des peuplements, sont dues aux descripteurs profondeur, carbone organique, cuivre et cadmium pour les Nématodes et cuivre pour les Copépodes; toutefois ces corrélations sont assez faibles. Il semble donc qu'en raison du peu de variabilité des taux de leur concentration d'une station à l'autre, les métaux lourds n'ont guère d'impact sur les communautés méiobenthiques. D'autres facteurs tels le tributylétain (TBT) connu pour affecter la structure des peuplements de la méiofaune pourraient jouer un rôle plus important.

INTRODUCTION

Macrofauna has traditionally been the only benthic faunal component examined in pollution monitoring surveys. However in recent years there has been an increase in studies worldwide which consider the use of meiofauna as potential indi-

cators of anthropogenic disturbance in aquatic ecosystems (Coull & Chandler 1992). This is due primarily to the several size-related advantages of the meiobenthos over the macrobenthos. These include their small size and high densities which permit the collection of smaller samples and shorter generation times combined with a lack of a planktonic phase in their life cycles, which sug-

gest a potentially shorter response time and therefore higher sensitivity to anthropogenic disturbance (Heip *et al.* 1988, Warwick 1993). Furthermore the meiofauna is abundant and diverse even in habitats which are subjected to considerable natural, physical and chemical stress, and where very few if any macrofauna species remain.

Domestic sewage discharges produce organic pollution which can influence the meiobenthic community structure in two ways: 1. by generating changes in the organic matter and nutrient concentrations in the sediments and 2. by stimulating microbial heterotrophic activity and hence causing hypoxia or even anoxia in the sediment and interstitial waters. Heavy metals, which are an important component of sewage wastes (Bryan 1976), are often correlated with environmental measures such as sediment structure, depth and organic enrichment (Gee *et al.* 1992). The very few pollution studies from the Mediterranean Sea involving the meiofaunal component of the benthos have invariably focussed on either total meiofauna abundance or individual taxa (Marcotte & Coull 1974, Gowing & Hullings 1976, Vidakovic 1983, Sandulli & De Nicola-Giudici 1990) rather than species distributions of the dominant taxa. Our knowledge of the taxonomy and ecology of Mediterranean meiobenthos, particularly in the Eastern Mediterranean Sea, is still very poor, consisting of only a small number of scientific publications (Dinet 1976, Soyer 1985, Roidou & Eleftheriou 1989). In this study therefore, we have attempted to investigate meiofaunal community structure in relation to anthropogenic disturbance in Iraklion Harbour, and also make a contribution to the knowledge of the nematode and copepod components of meiobenthic communities in the Eastern Mediterranean Sea.

MATERIALS AND METHODS

Field location and sampling

Iraklion Harbour is situated on the north coast of Crete (south Aegean Sea, Greece), which is located in the eastern Mediterranean basin. The harbour is relatively small and shallow with depths ranging from 5 m in the inner harbour to 22 m at the outer most station. It is characterized by intense ferry boat activity, especially during the summer when the number of inhabitants in the adjoining city of Iraklion approximately doubles to about 300,000 people, and supports small commercial fishing and yacht boats. Additionally the untreated domestic sewage of the city is discharged into the harbour through five outfalls. Sixteen stations were sampled to cover the harbour area evenly, with a 17th reference site located 1 km east of the harbour entrance (Fig. 1). At each site two samples were taken with a Craib corer to a depth of 5 cm. The inner diameter of the core was 5.8 cm. Fauna in the sediment samples were initially relaxed for 5 min with $MgCl_2$ and then fixed in 5% formalin. The overlying water in the cores was filtered through a sieve of $63 \mu m$ mesh, and material retained on the sieve was backwashed into the respective sample containers. Additional core samples were taken at each site for analysis of sediment particle size, particulate organic carbon (POC), chlorophyll a, phaeopigments and major trace metals. These samples were frozen at $-20^\circ C$ on board until analysis. Samples for heavy metals were divided into two sections (0-2.5 cm and 2.5-5 cm) but for this study only the top 0-2.5 cm was analysed.

Sample processing

Samples for meiofauna were extracted by flotation using a colloidal silica solution (Ludox TM) with a specific gravity of 1.15. The supernatant was decanted

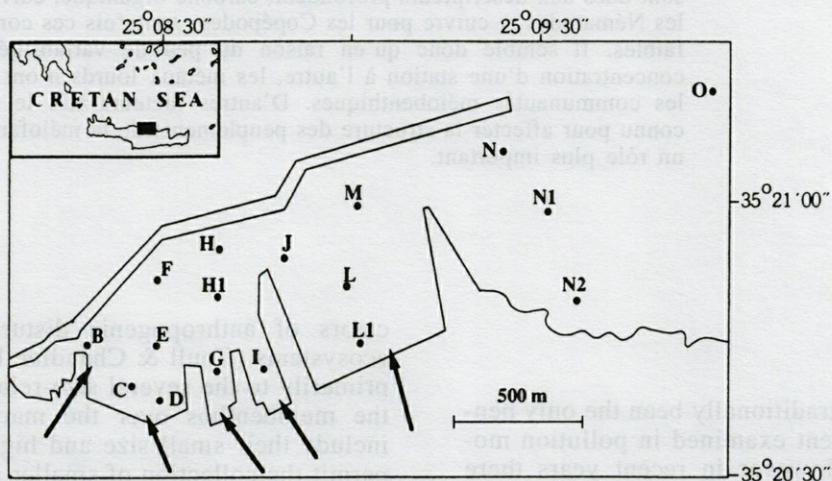


Fig. 1. - Iraklion Harbour showing sampling stations, arrows indicate position of sewage outfalls.

onto a 63 μm sieve and the extraction was repeated two more times. After extraction each sample was washed into a lined petri dish and the copepods picked out under a binocular microscope and identified to species using a Nomarski interference contrast microscope. Nematodes were counted under the same binocular microscope and then sub-sampled for the preparation of permanent microscope slides. The sub-samples were slowly evaporated to anhydrous glycerol and evenly spread on slides for examination using conventional bright field illumination microscopy. The first 200 specimens encountered in each sample were identified to species, allowing the total numbers of each species in each sample to be estimated. Nematodes and copepods were identified to species level.

Particulate organic carbon (POC), chlorophyll a and phaeopigments estimations were carried out according to Strickland & Parsons (1972). Sediment particle size analysis was carried out by wet sieving through a 63 μm sieve to separate the coarse and fine fractions and the % silt and clay was determined by further pipette analysis (Buchanan 1984). For the determination of metal concentrations sediment samples were freeze-dried, homogenized and digested in concentrated suprapure HNO_3 with the addition of an oxidizing agent. After digestion and centrifugation the metal concentrations were determined by graphite furnace atomic absorption using Zeeman background correction and autosampler. Certified reference material was analysed along with the samples to control the accuracy of the method.

Data analysis

Analysis of data followed standard methods described in Clarke (1993) using the PRIMER software package (Plymouth Marine Laboratory). The following univariate measures were calculated: Shannon-Wiener diversity using natural logarithms (H'), species richness (Margalef's d), evenness (Pielou's J) and abundance (A). Faunal samples were subjected to non-metric mul-

ti-dimensional scaling (MDS) ordination. For this and subsequent multivariate analysis the nematode data was fourth root transformed and the copepod data was square root transformed. Faunal data transformations were necessary to allow for relatively high dominance in some samples. The species contributing to dissimilarities between different groups of stations observed in the MDS ordinations were investigated using the similarities percentages procedure SIMPER and these results were used to assist in interpretation of the species changes causing the patterns observed in the ordinations. The relationship between measured environmental variables and faunal community structure was explored firstly by carrying out BIOENV analysis (Clarke & Ainsworth 1993). In BIOENV, Euclidean distance similarity matrices of environmental variables data are correlated with Bray-Curtis similarity matrices computed from the faunal data. These correlations are repeated for all possible permutations and combinations of the ten measured environmental variables. The best correlation determined indicates those variables which in combination best agree with the patterns observed in the faunal MDS. Ordinations of all of the environmental data and those variables which gave the best correlations with the faunal data were carried out using correlation based principal components analysis (PCA). Some of the environmental variables of interest from the BIOENV analysis were superimposed onto the MDS ordinations to provide visual correlations.

RESULTS

Environmental variables

Sediment environmental variables (Table I) show that organic input and metal concentrations are highest near the outfalls. Station G is characterised by a very high concentration of copper and

Table I. - Environmental variables measured at each site in Iraklion Harbour: concentrations ($\mu\text{g g}^{-1}$ dry weight sediment) of particulate organic carbon (POC), chlorophyll a (Chl. a), phaeopigments (phaeop.) and heavy metals; MD - median grain size diameter (mm); % silt and clay (% S & C); water depth (m).

| Station | POC | Chl.a | Phaeop. | MD | %S&C | Depth | Cu | Cr | Pb | Cd |
|---------|---------|-------|---------|------|-------|-------|--------|--------|--------|------|
| B | 7857.71 | 6.20 | 33.32 | 0.07 | 47.52 | 5.00 | 69.93 | 131.56 | 64.31 | 1.39 |
| C | 2335.56 | 0.48 | 3.29 | 0.29 | 6.96 | 8.00 | 18.41 | 93.28 | 42.51 | 1.62 |
| D | 6449.19 | 1.67 | 9.49 | 0.08 | 41.94 | 9.00 | 30.66 | 138.28 | 117.72 | 1.39 |
| E | 3509.39 | 1.11 | 6.72 | 0.25 | 5.71 | 11.00 | 5.82 | 111.25 | 21.80 | 0.90 |
| F | 5092.68 | 1.25 | 12.89 | 0.14 | 12.36 | 7.00 | 19.93 | 106.56 | 33.79 | 1.10 |
| G | 4859.88 | 3.50 | 18.64 | 0.14 | 26.06 | 9.50 | 237.16 | 130.28 | 49.45 | 3.38 |
| H | 6763.44 | 1.72 | 15.22 | 0.11 | 22.52 | 10.00 | 26.06 | 130.31 | 41.97 | 1.22 |
| H1 | 2675.38 | 0.45 | 2.09 | 0.18 | 7.53 | 11.50 | 4.09 | 106.72 | 17.44 | 1.07 |
| I | 7742.54 | 1.01 | 12.28 | 0.12 | 23.40 | 9.50 | 23.30 | 115.31 | 44.15 | 1.16 |
| J | 4767.29 | 0.79 | 7.20 | 0.11 | 18.06 | 9.50 | 8.27 | 140.63 | 29.43 | 0.99 |
| L | 2703.57 | 0.67 | 4.55 | 0.11 | 15.72 | 7.00 | 9.79 | 204.12 | 17.43 | 2.63 |
| L1 | 6192.23 | 2.48 | 15.10 | 0.06 | 51.18 | 5.00 | 76.15 | 194.80 | 26.34 | 3.62 |
| M | 2127.44 | 0.34 | 2.90 | 0.15 | 5.96 | 12.50 | 9.50 | 131.72 | 23.44 | 0.73 |
| N | 3368.03 | 0.44 | 3.10 | 0.13 | 9.84 | 14.00 | 7.05 | 123.28 | 32.70 | 0.90 |
| N1 | 1261.21 | 0.75 | 3.02 | 0.10 | 4.61 | 10.80 | 3.40 | 134.22 | 26.71 | 0.84 |
| N2 | 1185.77 | 0.69 | 0.87 | 0.15 | 1.99 | 5.50 | 2.01 | 131.25 | 58.86 | 0.90 |
| O | 817.23 | 0.41 | 0.47 | 0.28 | 1.36 | 22.00 | 1.01 | 81.41 | 16.35 | 0.99 |

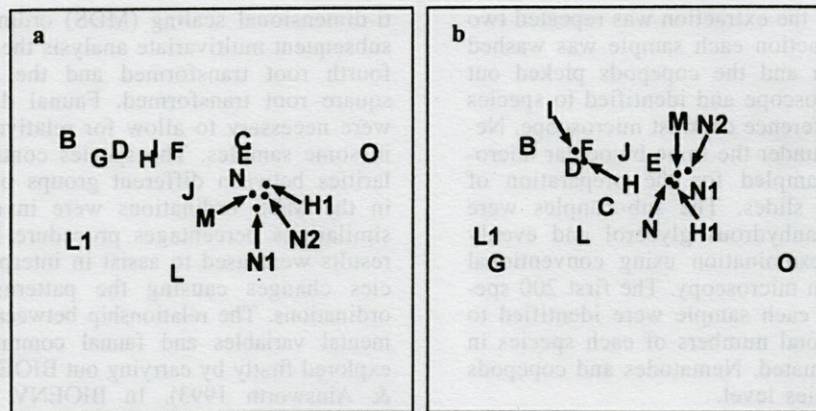


Fig. 2. – PCA ordinations of metal data from Iraklion Harbour. a) PCA ordination with all the measured variables, b) PCA ordination with only four variables (POC, depth, Cu, Cd), which showed the highest rank correlation with the nematode abundance similarity matrix in BIOENV.

cadmium, L and L1 have high concentrations of chromium and cadmium and D has a very high concentration of lead. Ordination of the environmental variables by PCA (Fig. 2a) shows no clear pattern that can be related to either geographical location or proximity to outfalls.

Faunal data

Nematode and copepod species abundances across the harbour are given in the Appendix. The number of species for both nematodes and copepods increased towards the outer harbour stations, particularly for copepods where this gradient was also clear in the species richness; the other univariate measurements did not show any clear pattern (Fig. 3).

MDS ordinations for both nematodes and copepods using both replicates indicated that replication was reasonably good (Fig. 4), and for simplicity of presentation further analysis was carried out with combined replicates. The MDS ordination in Fig. 4 shows a clear gradation in nematode community structure. Station G was clearly separated from all other stations, which are ordered in similarity in the MDS from the inner end of harbour to the outermost station. The ordination of the copepod data (Fig. 4) shows a similar pattern. Again station G was clearly separated and the rest of the stations were ordered from the inner end of the harbour to the outer-most station, although not so clearly.

The uneven and rather gradual gradient in nematode community structure from the innermost confines of the harbour to the outermost station is reflected in the species abundance data. Abundances of some species are highly variable with several species occurring in very high numbers at only one or two stations e.g. *Metoncholaimus* sp., *Hypodontolaimus* sp., *Paracanthonus* sp.,

Microlaimus sp., *Molgolaimus* sp., *Promonhystera* sp., *Terschellingia* sp. 1 and *Terschellingia* sp. 2. It is difficult to identify specific trends. The nematode community in station G was separated from those in all other stations because it had fewer species but also high numbers of *Aponema* sp. which was present only in low numbers elsewhere and also a relatively high abundance of *Rhabditis* sp.. *Sabatieria* sp. 1 was the dominant nematode in all but station G and the outermost stations (N, N1, N2, O). *Metalinhomæus* sp. and *Daptonema* sp. had generally higher abundances close to the sewage outfalls and in the more enclosed inner harbour area (stations B-I). *Molgolaimus* sp. was more abundant in the middle – outer harbour stations (J-N1 but not N2) and was particularly abundant at station L. *Terschellingia* sp. 1 and 2 and *Paracomesoma* sp. were present in much higher densities at station L1 than at other stations but were otherwise generally more abundant at stations furthest away from the outfalls (F, H, J, L, M, N and N1) although they were virtually absent from stations N2 and O. Stations at the outer end of the harbour were clearly separated from the others by the presence of relatively high numbers of *Richtersia* sp., *Desmodora* sp., *Odanticoma* sp. and *Halalaimus* sp.. Certain species were present in particularly high densities at either station N1 (*Metoncholaimus* sp., and *Hypodontolaimus* sp.) or N2 (*Microlaimus* sp.) and were found in much lower abundances at all other stations. Stations O and N2 have low abundances of several species not found in the other stations in the harbour.

For the copepod communities, stations near the sewage outfalls and in the inner harbour area (stations B-H1) differed from the other stations by their overall lack of species and lower abundances and were characterised (excepting for station G) by the consistent presence of only two species, *Brianola stebleri* and *Enhydrosoma pro-*

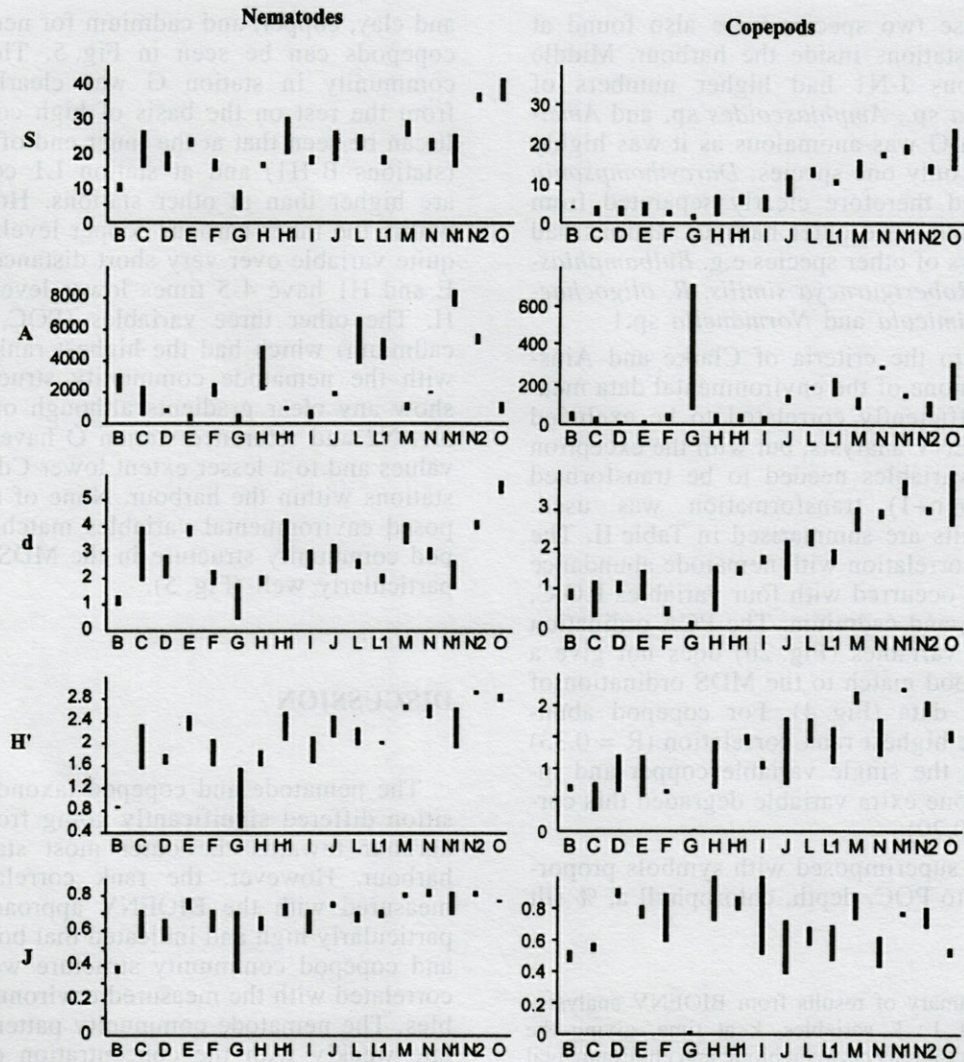


Fig. 3. - Range of univariate measures of nematode and copepod community structure in Iraklion Harbour from two replicates at each station. S : number of species, A : abundance, d : Margalef's d, H' : Shannon-Wiener diversity, J : Pielou's J.

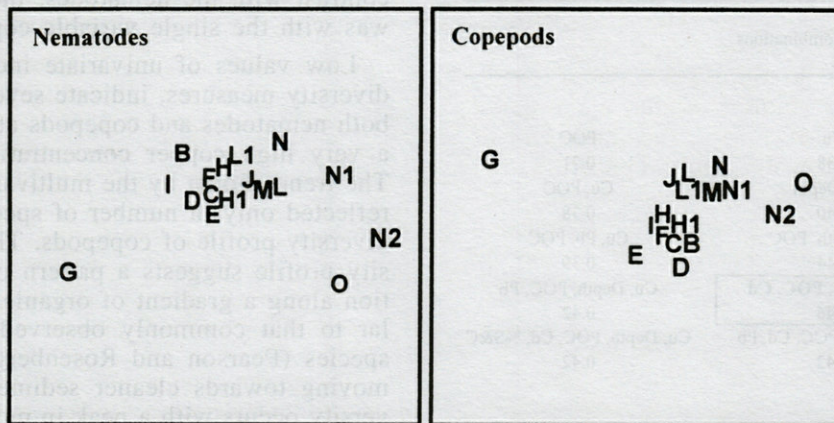


Fig. 4. - Multidimensional scaling ordination for fourth root transformed nematode abundance (stress = 0.074) and square root transformed copepod abundance (stress = 0.064) in Iraklion Harbour where replicate data for each station has been combined.

pinquum. These two species were also found at all the other stations inside the harbour. Middle harbour stations J-N1 had higher numbers of *Rhyncholagena* sp., *Amphiascoides* sp. and *Ameira* sp.. Station G was anomalous as it was highly dominated by only one species, *Darcythompsonia fairliensis*, and therefore clearly separated from all other stations. The outer harbour stations had higher numbers of other species e.g. *Bulbamphiascus inermis*, *Robertgurneya similis*, *R. oligochaeta*, *Cletodes limicola* and *Normanella* sp.1

According to the criteria of Clarke and Ainsworth (1993) none of the environmental data measured was sufficiently correlated to be excluded from the BIOENV analysis, but with the exception of depth all variables needed to be transformed and a $\text{Log}_{10}(n+1)$ transformation was used. BIOENV results are summarised in Table II. The highest rank correlation with nematode abundance data ($R=0.46$) occurred with four variables P.O.C, depth, copper, and cadmium. The PCA ordination of these four variables (Fig. 2b) does not give a particularly good match to the MDS ordination of the nematode data (Fig. 4). For copepod abundance data the highest rank correlation ($R = 0.33$) occurred with the single variable copper and including even one extra variable degraded this correlation ($R = 0.29$).

MDS plots superimposed with symbols proportional in size to POC, depth, chlorophyll a, % silt

Table II. - Summary of results from BIOENV analysis: combinations of 1 : k variables, k at time, giving the highest rank correlations between biotic and environmental data similarity matrices. Nematode and copepod abundance data were 4th root and square root transformed respectively, all environmental variables except depth were $\log(x+1)$ transformed. For key see table I.

| k | Best variable combinations | |
|------------------|--|----------------------------------|
| Nematodes | | |
| 1 | Cu 0.38 | POC 0.21 |
| 2 | Cu, Depth 0.40 | Cu, POC 0.38 |
| 3 | Cu, Depth, POC 0.44 | Cu, Pb, POC 0.39 |
| 4 | Cu, Depth, POC, Cd 0.46 | Cu, Depth, POC, Pb 0.42 |
| 5 | Cu, Depth, POC, Cd, Pb 0.42 | Cu, Depth, POC, Cd, %S&C 0.42 |
| Copepods | | |
| 1 | Cu 0.33 | Cd 0.18 |
| 2 | Cu, Pb 0.29 | Cu, Depth 0.24 |
| 3 | Cu, Depth, Cd 0.26 | Cu, Depth, Pb 0.24 |

and clay, copper, and cadmium for nematodes and copepods can be seen in Fig. 5. The nematode community in station G was clearly separated from the rest on the basis of high copper levels. It can be seen that at the inner end of the harbour (stations B-H1) and at station L1 copper levels are higher than at other stations. However even within the inner harbour copper levels are clearly quite variable over very short distances - stations E and H1 have 4-5 times lower levels than F or H. The other three variables (POC, depth, and cadmium) which had the highest rank correlation with the nematode community structure do not show any clear gradients although outer stations N1, N2 and reference station O have lower POC values and to a lesser extent lower Cd values than stations within the harbour. None of the superimposed environmental variables matches the copepod community structure in the MDS ordinations particularly well (Fig. 5).

DISCUSSION

The nematode and copepod taxonomic composition differed significantly going from the inner harbour towards the outer most station of the harbour. However, the rank correlation values measured with the BIOENV approach were not particularly high and indicated that both nematode and copepod community structure were not well correlated with the measured environmental variables. The nematode community pattern did correlate weakly with the concentration of metals in the sediment such as copper and cadmium, as well as with natural environmental variables (depth) and POC concentrations. The correlation between copepod community pattern and the measured environmental variables was even weaker and, in contrast with the nematodes, the best correlation was with the single variable copper.

Low values of univariate indices, particularly diversity measures, indicate severe disturbance of both nematodes and copepods at station G, where a very high copper concentration was reported. The trend shown by the multivariate analysis was reflected only in number of species, richness and diversity profile of copepods. The copepod diversity profile suggests a pattern of diversity variation along a gradient of organic enrichment similar to that commonly observed for macrofaunal species (Pearson and Rosenberg 1978): thus on moving towards cleaner sediments, a rise in diversity occurs with a peak in moderately enriched sediments (station N1) and thereafter a decline to diversity values typical of clean sediments may be occurring. Coull and Chandler (1992) summarise similar responses of copepod diversity profiles to organic enrichment. However, our data do

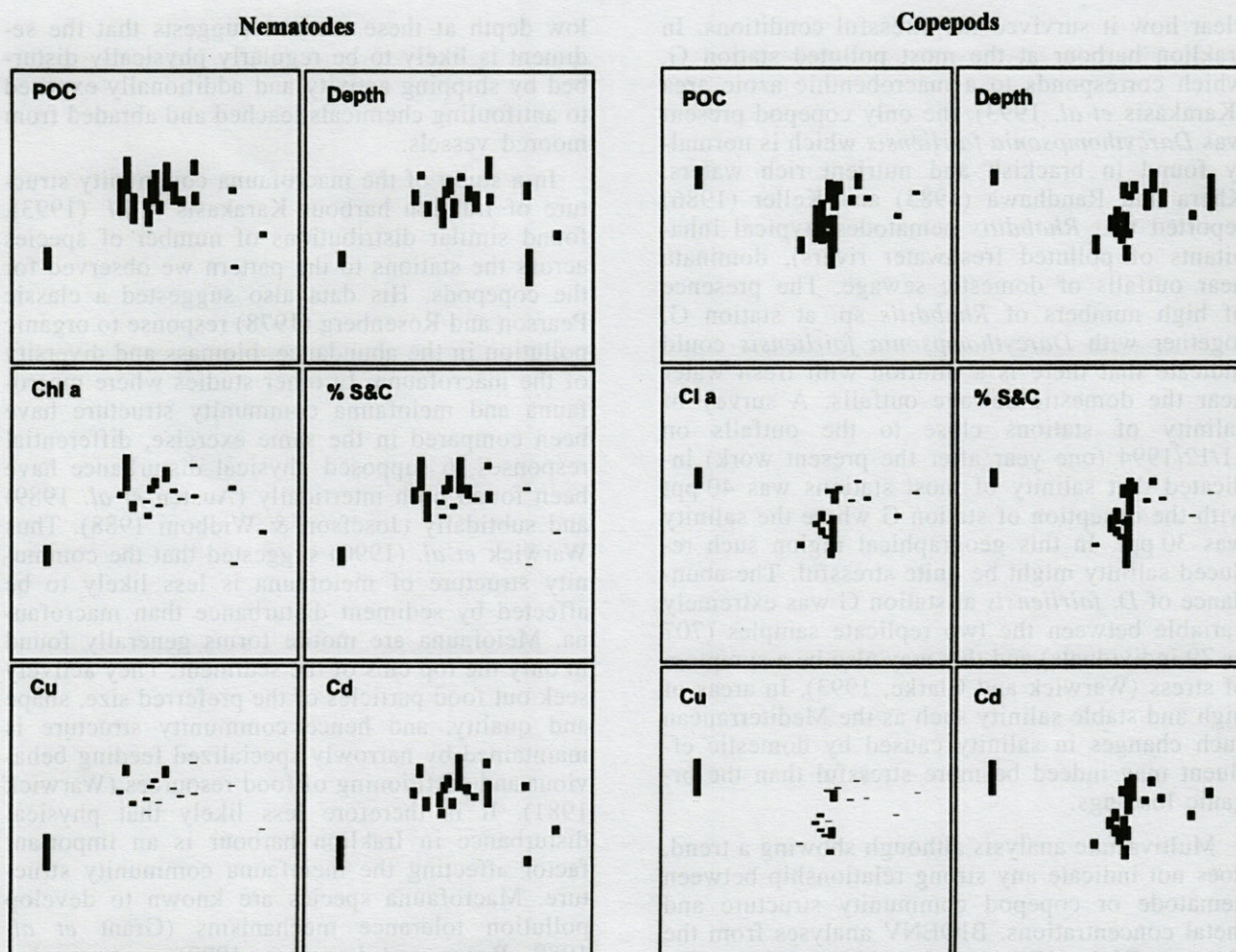


Fig. 5. - MDS ordinations of the nematode and copepod abundance as in Fig. 4 with superimposed symbols proportional to the measured values of the key environmental variables at these stations (% S & C = % silt and clay).

not show a corresponding POC gradient in the sediment across the stations. In a previous study in 1992 (IMBC unpublished data) there was a water column POC gradient which corresponds quite well with our copepod diversity profile but again the POC values in the sediment did not show a similar gradient. It appears that in Iraklion Harbour the amount of organic carbon which is finally bounded to the sediment is not dependent on the levels observed in the water column. Measured levels of metals in the sediment also varied little between stations (with some exceptions like station G). Warwick *et al.* (1988) similarly report that levels of water contamination by hydrocarbons and copper were not reflected in levels of sediment contamination in a mesocosm experiment. In Iraklion Harbour pollutant concentrations in water (which were not measured) might have shown a clearer gradient corresponding to the observed faunal gradients caused by dispersion from the outfalls and the hydrography of the har-

bour area. Since the decrease in copepod diversity in relation to the increasing levels of pollution did not take place in the nematode community our results add weight to the hypothesis that at the community structure level copepods are more sensitive to organic pollution than nematodes (Gee *et al.* 1985). This differential sensitivity could be due to different routes of exposure to pollutants for the two groups. The copepods are mainly epibenthic or with a rather surficial distribution whilst the nematodes are mainly interstitial and burrowing animals. In the Bay of Piran, also in the Mediterranean, Marcotte and Coull (1974) recorded an overwhelming dominance of *Bulbamphiascus imus* at their most polluted station in summer which was replaced in winter by *Tisbe* sp. They concluded that because *Tisbe* sp. is an epibenthic or semipelagic species it may withstand the high stress by literally staying above the contaminated sediment. However, *Bulbamphiascus imus* is a burrower and it is not at all

clear how it survived the stressful conditions. In Iraklion harbour at the most polluted station G, which corresponds to a macrobenthic azoic area (Karakasis *et al.* 1993), the only copepod present was *Darcythompsonia fairliensis* which is normally found in brackish and nutrient rich waters. Khera and Randhawa (1985) and Keller (1986) reported that *Rhabditis* nematodes (typical inhabitants of polluted freshwater rivers), dominate near outfalls of domestic sewage. The presence of high numbers of *Rhabditis* sp. at station G, together with *Darcythompsonia fairliensis* could indicate that there is a dilution with fresh water near the domestic sewage outfalls. A survey of salinity of stations close to the outfalls on 11/12/1994 (one year after the present work) indicated that salinity of most stations was 40 ppt with the exception of station G where the salinity was 30 ppt. In this geographical region such reduced salinity might be quite stressful. The abundance of *D. fairliensis* at station G was extremely variable between the two replicate samples (707 vs 79 individuals) and this may also be a symptom of stress (Warwick and Clarke, 1993). In areas of high and stable salinity such as the Mediterranean such changes in salinity caused by domestic effluent may indeed be more stressful than the organic loadings.

Multivariate analysis although showing a trend, does not indicate any strong relationship between nematode or copepod community structure and metal concentrations. BIOENV analyses from the German Bight (Gee *et al.*, 1992) and the Fal estuary system (Somerfield *et al.* 1994) implicate heavy metals as determinants of meiobenthic community structure. In the former study, changes in environmental measures such as sediment structure and depth were co-responsible with the levels of contamination for the changes in the fauna. In the latter study a strong gradient was present with concentrations of heavy metals approximately doubling their values through the five different sites of the study. In our study none of the metals showed a similar clear gradient. Indeed, with the exception of some sites with very high metal concentrations, there is only a small range of variation in concentrations between the rest of the sites. It is therefore not surprising that community structure in the majority of stations was unrelated to heavy metals. In a similar study from Hamilton harbour Warwick *et al.* (1990), found a strong correlation between TBT in the water column and community patterns. TBT from antifouling paints could play a similar role in Iraklion harbour due to the high shipping activities throughout the year but it was not possible to measure TBT levels in this study. Station G, and to a lesser extent stations D, I and L1, are placed at the major mooring and manœuvring areas for large ferry boats which daily enter and leave Iraklion harbour. The shal-

low depth at these stations suggests that the sediment is likely to be regularly physically disturbed by shipping activity and additionally exposed to antifouling chemicals leached and abraded from moored vessels.

In a study of the macrofauna community structure of Iraklion harbour Karakasis *et al.* (1993), found similar distributions of number of species across the stations to the pattern we observed for the copepods. His data also suggested a classic Pearson and Rosenberg (1978) response to organic pollution in the abundance, biomass and diversity of the macrofauna. In other studies where macrofauna and meiofauna community structure have been compared in the same exercise, differential responses to supposed physical disturbance have been found both intertidally (Austen *et al.* 1989) and subtidally (Josefson & Widbom 1988). Thus Warwick *et al.* (1990) suggested that the community structure of meiofauna is less likely to be affected by sediment disturbance than macrofauna. Meiofauna are motile forms generally found in only the top cms of the sediment. They actively seek out food particles of the preferred size, shape and quality, and hence community structure is maintained by narrowly specialized feeding behaviour and partitioning of food resources (Warwick 1981). It is therefore less likely that physical disturbance in Iraklion harbour is an important factor affecting the meiofauna community structure. Macrofauna species are known to develop pollution tolerance mechanisms (Grant *et al.* 1989, Bryan and Langston 1992) or to evolve tolerant strains (Hatley *et al.* 1989) and such processes may also be found in the meiofauna (Somerfield *et al.* 1994, Tietjen 1980). Our data suggest that some species, such as *Sabatieria* sp.1, *Brianola stebleri*, and *Enhydrosoma propinquum* may have developed tolerance mechanisms since they can withstand the environment near the outfalls but are also found elsewhere although with lower densities. At least three species, *Darcythompsonia fairliensis*, *Aponema* sp. and *Rhabditis* sp. must have developed locally tolerant strains since they were inhabiting the extreme environment of station G, but were not present elsewhere in the harbour.

Both the univariate and multivariate measures of community structure indicate that there are significant differences in the meiofaunal communities along Iraklion harbour. But to what extent these differences are the results of anthropogenic perturbation or the variation of environmental factors, which we have not quantified, is difficult to determine. Possibly there is a combined effect of the discharges from the outfalls with other environmental factors on the meiobenthic community structure. BIOENV analysis showed that depth, organic carbon, copper and cadmium play an important role. However other factors which we have

not examined, such as antifouling paints (TBT?) from local shipping activity, could also be important.

ACKNOWLEDGEMENTS – This work was funded by the British Council as part of a collaborative program between the Institute of Marine Biology of Crete and Plymouth Marine Laboratory, on the use of meiofauna in pollution monitoring programmes. We acknowledge the captain of the R.V. *Philia*, M. Kokos, together with his crew for sampling assistance, Dr M. Gee for his help in identifying the copepods, A. Otegui E. N. Dafnomili, and S. Zivanovic for technical assistance, N. Gourbault for assistance with our text and Prof. A. Eleftheriou who enthusiastically stimulated and encouraged this collaborative research.

REFERENCES

- AGARD J.B.R., GOBIN J. and WARWICK R.M. 1993. Analysis of marine macrobenthic community structure in relation to natural and man induced perturbations in a tropical environment (Trinidad, West Indies). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **92** : 233-243.
- AUSTEN M.C., WARWICK R.M. and ROSADO M.C. 1989. Meiobenthic and macrobenthic community structure along a putative pollution gradient in southern Portugal. *Mar. Pollut. Bull.* **20** : 398-405.
- BRYAN G.W. 1976. Heavy metal contamination in the sea. In *Marine pollution*, edited by J. Johnston, Academic Press, London, p. 185-302.
- BRYAN G.W. and LANGSTON W.J. 1992. Bioavailability, accumulation and effects of heavy metals in sediments with special reference to U.K. estuaries: a review. *Environ. Pollut.* **76** : 89-131.
- BUCHANAN J.B. 1984. Sediment analysis. In *Methods for the study of Marine Benthos*. Edited by N.A. Holme and A.D. McIntyre, Blackwell Scientific Publications, Oxford : 41-65.
- CLARKE K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* **18** : 117-143.
- CLARKE K.R. and AINSWORTH M. 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **92** : 205-219.
- COULL B.C. and CHANDLER G.T. 1992. Pollution and meiofauna : field, laboratory and mesocosm studies. *Oceanogr. mar. Biol. A. Rev.* **30** : 191-271.
- DINET A. 1976. Etude quantitative du meiobenthos dans le secteur nord de la mer Egée. *Acta Adriatica* **18** : 83.
- GEE J.M., WARWICK R. M., SCHAANING M., BERGE J.A. and AMBROSE W.G. Jr. 1985. Effects of organic enrichment on meiofaunal abundance and community structure in sublittoral soft sediments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **91** : 247-262.
- GEE J.M., AUSTEN M.C., DE SMET G., FERRERO T., MCEVOY A., MOORE S., VAN GAUSBEKI D., VINCX M. and WARWICK R.M. 1992. Soft sediment meiofauna community responses to environmental pollution gradients in the German Bight and at a drilling site off the Dutch coast. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **91** : 289-302.
- GOWING M.M. and HULINGS N.C. 1976. A spatial study of the meiofauna on a sewage-polluted Lebanese sand beach. *Acta Adriatica* **18** : 341-363.
- GRANT A., HATELY J.G. and JONES N.V. 1989. Mapping the ecological impact of heavy metals in the estuarine polychaete *Nereis diversicolor* using inherited metal tolerance. *Mar. Pollut. Bull.* **20** : 235-238.
- HATELY J.G., GRANT A. and JONES N.V. 1989. Heavy metal tolerance in estuarine populations of *Nereis diversicolor*. In *Reproduction, genetics and distribution of marine organisms*. Edited by J.S. Ryland and P.A. Tyler, Proc. 23th Eur. mar. Biol. Symp. : 379-384.
- HEIP C., WARWICK R.M., CARR M.R., HERMAN P.M.J., HUYS R., SMOL N. and VAN HOLSBEKE K. 1988. Analysis of community attributes of the benthic meiofauna of Friersfjord/Langesundfjord. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **46** : 171-180.
- JOSEFSON A.B. and WIDBOM B. 1988. Differential response of benthic macrofauna and meiofauna to hypoxia in the Gullmar Fjord basin. *Mar. Biol.* **100** : 31-40.
- KARAKASIS I., PAPADOPOULOU K.N., DAFNOMILI E.N., PLAITI W. and WILKINSON M. 1993. Preliminary study of the environmental conditions of Iraklion harbour. Proc. 4th Natl. Symp. Oceanogr. Fish. : 397-400.
- KELLER M., 1986. Structure des peuplements méio-benthiques dans le secteur pollué par le rejet en mer de l'égout de Marseille. *Ann. Inst. Océanogr.* **62** : 13-36.
- KHERA S. and RANDHAWA N. 1985. Benthic nematodes as indicators of water pollution. *Res. Bull. Panjab. Univ. Sci.* **36** : 401-403.
- MARCOTTE B.M. and COULL B.C. 1974. Pollution, diversity and meiobenthic communities in the North Adriatic (Bay of Piran, Yugoslavia). *Vie Milieu* **24(2B)** : 281-300.
- PEARSON T.H. and ROSENBERG R. 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the Marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Annual Rev.* **16** : 229-311.
- ROIDOU E. and ELEFTHERIOU A. 1989. The meiofauna of the Northeastern Mediterranean sea. Observations from the Aegean and Cretan sea. Proceed. 7th International Meiofauna Conference, August 1989, Vienna.
- SANDULLI R., DE NICOLA-GIUDICI M. 1990. Pollution effects on the structure of meiofaunal communities in the Bay of Naples. *Mar. Pollut. Bull.* **21** : 144-153.
- SOMERFIELD P.J., GEE J.M. and WARWICK R.M. 1994. Soft sediment meiofaunal community structure in relation to a long-term heavy metal gradient in the Fal estuary system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **105** : 79-88.
- SOYER J. 1985. Mediterranean sea meiobenthos. In *Mediterranean marine ecosystems*. Edited by Moraitou-Apostolopoulou and Kiortsis, Pl. Publ. Corp. : 85-108.

| Species | B | C | D | E | F | G | H | H1 | I | J | | | | | | | | | | |
|----------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|----|----|-----|-----|-----|---|----|------|-----|-----|----|----|----|-----|-----|
| <i>Dasynemoides sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | | | | | | | | |
| <i>Pselionema sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | | | | | | | | |
| <i>Tricoma sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | | | | | | | | |
| <i>Diplolaimella sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | | | | | | | | |
| <i>Amphimonhystera sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | | | | | | | | |
| <i>Cobbia sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | | | | | | | | |
| <i>Linhystera sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | | | | | | | | | |
| <i>Daptonema sp.1</i> | 83 | 78 | 52 | 37 | 45 | 7 | 12 | 132 | 105 | 13 | 5 | 98 | 35 | 252 | 162 | 27 | 37 | 9 | 30 | |
| <i>Daptonema sp.3</i> | 0 | 0 | 13 | 0 | 0 | 0 | 0 | 42 | 35 | 138 | 0 | 0 | 0 | 9 | 15 | 4 | 4 | 0 | 10 | |
| <i>Daptonema sp.4</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 35 | 0 | 0 | 0 | 12 | 9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Daptonema sp.5</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Daptonema sp.7</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Daptonema sp.9</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 12 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Daptonema sp.10</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 8 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 9 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Daptonema sp.11</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Paramonhystera sp.1</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 5 | 5 | 0 | 0 | 18 | 40 | |
| <i>Paramonhystera sp.2</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Paramonhystera sp.3</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Promonhystera sp.1</i> | 0 | 0 | 0 | 13 | 0 | 0 | 6 | 17 | 70 | 38 | 0 | 3 | 25 | 12 | 93 | 20 | 0 | 0 | 63 | 70 |
| <i>Promonhystera sp.2</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Promonhystera sp.3</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Stylotheristus sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 19 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Theristus sp.</i> | 0 | 0 | 13 | 47 | 54 | 18 | 16 | 45 | 26 | 38 | 0 | 0 | 25 | 0 | 19 | 15 | 12 | 18 | 0 | 10 |
| <i>Trichotheristus sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Eleutherolaimus sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Linhomoeus sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 3 | 4 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Megadesmolaimus sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Paralinhomoeus sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Tersshellingia sp.1</i> | 21 | 47 | 26 | 11 | 22 | 11 | 9 | 11 | 79 | 50 | 0 | 0 | 49 | 106 | 5 | 35 | 19 | 28 | 108 | 70 |
| <i>Tersshellingia sp.2</i> | 10 | 16 | 39 | 11 | 0 | 4 | 7 | 3 | 149 | 125 | 0 | 0 | 539 | 319 | 14 | 66 | 23 | 2 | 242 | 249 |
| <i>Tersshellingia sp.3</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Tersshellingia sp.4</i> | 21 | 16 | 65 | 16 | 9 | 11 | 0 | 17 | 61 | 13 | 0 | 3 | 0 | 47 | 5 | 5 | 19 | 7 | 72 | 120 |
| <i>Sphaerolaimus sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| <i>Metalinhomoeus sp.</i> | 300 | 576 | 881 | 150 | 277 | 28 | 63 | 22 | 96 | 588 | 0 | 0 | 1519 | 402 | 5 | 66 | 35 | 16 | 9 | 40 |
| <i>Axonolaimus sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 |
| <i>Odontophora sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Araeolaimus sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Campylaimus sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Coninkia sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| Species | L | L1 | M | N | N1 | N2 | O |
|--------------------------|---|----|---|----|----|-----|-----|
| <i>Rhabditis sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Enoplus sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Enoploides sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 6 |
| <i>Mesacanthion sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| <i>Anoplostoma sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 170 | 363 |
| <i>Odontanticoma sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 5 | 10 | 10 | 38 |
| <i>Halalaimus sp.</i> | 0 | 0 | 0 | 21 | 0 | 20 | 86 |

L'AQUACULTURE EN HABITAT ARTIFICIEL (ACADJA-ENCLOS) : MODIFICATIONS ET TRANSFORMATIONS DU MILIEU LAGUNAIRE (lagune Tendo – Côte-d'Ivoire)

Aquaculture in artificial habitat (Acadja-enclos) : Modification and transformation of the lagoonal environment (Tendo lagoon – Ivory Coast)

Y. SANKARE¹, E. KODJO² et N'G. KOUASSI²

¹ Laboratoire d'Ecologie Benthique, Centre de Recherches Océanologiques, 29, rue des Pêcheurs, B.P.V 18 Abidjan, Côte-d'Ivoire

² Laboratoire d'Hydrobiologie, Faculté des Sciences et Technique, Université Nationale de Côte-d'Ivoire, B.P.V 34 Abidjan, Côte-d'Ivoire

AQUACULTURE
MACROBENTHOS
SÉDIMENT
LAGUNE TENDO
CÔTE-D'IVOIRE

RÉSUMÉ. – Cet article présente les résultats d'une étude comparative de sédiments prélevés en lagune et au sein de structures d'élevage de Poissons dénommés «acadja-enclos» en expérimentation à Tiapoum dans la lagune Tendo (Côte-d'Ivoire). Les caractéristiques biologiques (abondance et composition de la macrofaune benthique) et physico-chimiques ont permis de mettre en évidence de profonds changements du milieu au sein de la structure. Ces modifications correspondent essentiellement à une augmentation des fractions sédimentaires fines liées aux modifications de l'hydrodynamisme. Le nouveau biotope ainsi créé, plus confiné, riche en matière organique et en particules sédimentaires fines, favorise la prolifération des Mollusques brouteurs, des Polychètes et des Oligochètes. En conclusion, l'avenir de cette technique d'élevage extensif est discuté et des recommandations sont formulées pour son usage dans les pays en voie de développement.

AQUACULTURE
MACROBENTHOS
SEDIMENT
TENDO LAGOON
CÔTE-D'IVOIRE

ABSTRACT. – This paper presents the results of a comparative study of sediment sampled in the lagoon and within fish culture structures called «acadja-enclos» in experimentation at Tiapoum in the Tendo lagoon. Biological (macrobenthic fauna composition and abundance) and physico-chemical characteristics showed important transformations, in the biotope within the structure. These modifications correspond mainly to an increase in fine sediment particles related to a modification of the hydrodynamism. Thus, the confined biota created are rich in organic matter and fine particles and are suitable for the proliferation of grazing molluscs, polychaetes and oligochaetes. In conclusion, the future of this extensive technic of fish raising is discussed and recommendations are formulated for its use in developing countries.

INTRODUCTION

La station d'aquaculture du Centre de Recherches Océanologiques de Côte-d'Ivoire, créée en 1976 et installée à Dabou (Layo) au bord de la Lagune Ebrié, a pour objectifs généraux :

- l'acquisition de connaissances scientifiques de base sur la biologie des Poissons autochtones présentant un potentiel aquacole,
- le développement de technologies adaptées à l'élevage piscicole.

Ces objectifs ont pour finalité la définition de meilleures structures d'élevage prenant en compte le choix du site, les espèces à élever, le coût et la disponibilité des matériaux locaux.

En 1976 la station était dotée d'une dizaine d'étangs bordiers. A partir de 1980, Hem (1982) note que de nombreux bassins à terre et diverses structures d'élevage dont des enclos ont été construits. Cette dernière structure est satisfaisante pour l'élevage des mâchoirons (*Chrysi-chthys nigrodigitatus*) car elle a permis d'obtenir une bonne croissance de ces Poissons.

En 1983 des « cages-enclos » (Legendre, 1983) ont été créées afin d'éviter les pertes de *Tilapia guineensis* lors des captures en raison de leur comportement de nidification et de la détérioration des enclos. Cette technique d'élevage est une amélioration de la précédente et comprend une poche en filet dont la base repose sur le sédiment.

L'un des problèmes majeurs posés par ces différentes techniques d'élevage est l'apport constant de nourriture artificielle.

Devant cette situation, le Centre de Recherches Océanologiques s'est intéressé à l'aquaculture extensive sans apport de nourriture artificielle et plus particulièrement aux « acadjas » et depuis 1984 il expérimente en lagune Ebrié une forme améliorée des acadjas traditionnels dénommée « acadja-enclos » à des fins piscicoles (Hem, 1988).

Divers aspects de sa faune ichthyologique, notamment la composition qualitative et quantitative en Poissons (Hem *et al.*, 1990), le régime et le comportement alimentaires de certains Poissons (Konan, 1988), la composition, la répartition et l'abondance des algues fixées sur les bambous (Konan et Abé, 1990) ont été étudiés. Cependant, l'écosystème sédimentaire (la faune benthique et le sédiment au sein de ces structures) reste encore peu connu malgré son importance au plan du fonctionnement des « acadjas ».

Cette étude présente d'une part une caractérisation physico-chimique du sédiment et d'autre part décrit les variations qualitatives et quantitatives de la macrofaune benthique lors d'une expérimentation au sein d'un « acadja-enclos » installé dans une lagune à forte influence continentale dans la région de Tiapoum en lagune Tendo.

GÉNÉRALITÉS SUR LES ACADJAS

Les acadjas désignent des parcs de branchages fixés dans le sédiment ou d'herbiers retenus par des piquets. Ils sont installés dans des eaux dont la profondeur moyenne est de 1,5 m et sont de forme circulaire ou rectangulaire (Hem *et al.*, 1990). Welcome (1972) indique que la productivité en Poissons de ces parcs est de 8 à 20 t/ha/an dans les lagunes du Bénin.

L'implantation des acadjas traditionnels débute par la délimitation de la zone périphérique de l'acadja, suivie du dépôt des branchages au centre. Ces derniers sont disposés pendant 6 mois en position verticale, puis 6 autres mois en position horizontale. Une fois l'exploitation terminée, ils sont utilisés comme bois de chauffe.

La pêche a lieu généralement tous les deux mois et surtout durant les saisons sèches car pendant ces périodes le niveau de l'eau est bas.

La récolte comprend plusieurs phases. La première étape consiste à lester un filet autour de l'acadja; les plombs sont ensuite enfoncés dans le sédiment par pression à la main par un plongeur et le haut du filet est accroché aux piquets installés tout autour de la structure. La deuxième phase correspond à l'enlèvement et au rejet des branchages à l'extérieur de l'enceinte au fur et à mesure que l'on resserre le filet. Enfin, au cours de la dernière étape, les Poissons sont chassés vers des poches de capture.

Plusieurs espèces de Poissons sont rencontrées dans les acadjas traditionnels; les plus communs sont *Sarotherodon melanotheron*, *Hemichromis fasciatus*, *Tilapia guineensis*, *Chrysichthys maurus* et *nigrodigitatus*.

Cependant, cette technique de pêche présente de nombreux inconvénients dont les plus importants sont la difficulté d'obtenir les branchages et la colonisation de ceux-ci par de nombreux organismes aquatiques comme les Huîtres *Crassostrea gasar* et les Balanes *Balanus sp.* qui empêchent la fixation des algues. Ces dernières représentent la nourriture essentielle des Poissons rencontrés dans les acadjas (Konan et Abé, 1990). Les branchages sont aussi détruits par les Tarets *Teredo petiti* et *Bankia bagidaensis* qui y creusent des galeries.

Devant tous ces problèmes, le centre de Recherches Océanologiques, dans sa politique de développement de technologies adaptées à l'élevage piscicole à moindre frais pour les pays en voie de développement, s'est intéressé à la structure. Il l'a améliorée et dénommée « acadja-enclos ». C'est ainsi que la construction des « acadjas-enclos » se fait à l'aide de Bambou de Chine (*Bambusa vulgaris*) au lieu de branchages d'espèces végétales diverses. Pour éviter les problèmes de pêche, les « acadja-enclos » sont construits avec des couloirs où sont effectuées les pêches à l'aide de filets maillants à maille de 35 mm et sans déplacement des bambous.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Présentation du milieu d'étude

L'acadja-enclos d'expérimentation est localisé sur la rive nord de la lagune Tendo, à 5 km à l'Est de Tiapoum (Fig. 1). La région est directement influencée par le fleuve Tanoé. La profondeur moyenne des eaux est de 1,5 m. Les berges des rives du site sont dominées par endroits par une forêt marécageuse comprenant les espèces végétales *Myragyna ciliata* Aubrev. et Pellegier

(Rubiacées), *Symphonia globulifera* L. (Guttiferacées) et *Raphia hookeri* Mann et Wendl (Arécacées), une ceinture hydrophytique de *Echinochloa pyramidalis* (Lam) Hitch et Anse (Poacées) et des plantes flottantes *Pistia stratiotes* L. (Aracées) et *Eichhornia crassipes* (Mart) Solms-Laub. (Pontedériacées).

La température des eaux est homogène sur toute la colonne d'eau pour l'ensemble des stations et varie entre 25 °C (août) et 28 °C (avril). Les travaux effectués par Trébaol (1990) indiquent que les variations saisonnières de la température du système lagunaire Aby suivent celles de la température atmosphérique en lui étant inférieure de 2 à 3 °C. La température elle-même, homogène dans les hauts fonds, oscille entre les valeurs extrêmes de 25 à 31 °C. Dans les zones profondes, la différence de température entre la surface et le fond est de l'ordre de 1 à 2 °C (Métongo, 1989).

Faible en saison des pluies (inférieure à 2 ‰), la salinité de surface atteint son niveau le plus élevé en lagune Aby en saison sèche (3 ‰ dans le secteur lagunaire nord et > 20 ‰ dans la zone du delta) (Métongo, 1989). Les valeurs obtenues au cours de la présente étude pour les eaux de surface et du fond oscillent entre 0,5 et 1 ‰.

La transparence des eaux, liée à la turbidité, permet d'apprécier la zone euphotique qui intervient dans la production primaire. Les études de Chantraine (1980) ont montré que de faibles valeurs (0,5 m) sont observées en toutes saisons, à l'embouchure des fleuves et les valeurs élevées (1,5 m) dans les zones à influence

marine. Les valeurs obtenues au cours de nos mesures varient entre 0,8 m en avril et 1 m en septembre.

Les pourcentages de saturation en oxygène sont de l'ordre de 80 % et souvent de 100 % en surface (Chantraine, 1980). Dans les zones profondes, les couches inférieures à 6 m sont anoxiques, ce qui témoigne d'un faible renouvellement des eaux du fond.

Présentation de l'acadja d'expérimentation

La structure d'expérimentation de forme circulaire a une surface de 5 000 m². Son implantation a nécessité 17 500 Bambous d'environ 10 cm de diamètre et de 2 m de hauteur, soit 4 Bambous/m². Une haie, également en Bambous rattachés les uns aux autres par des lianes, délimite l'ensemble du système. L'espace d'attraction situé au centre, a 18 m de rayon (Fig. 1). La profondeur des différentes stations varie entre 1,10 et 1,80 m.

Sédiments

Les sédiments de surface ont été prélevés dans 16 stations au sein de la structure et 5 stations dans le milieu lagunaire au début (avril 1992) et à la fin (septembre 1992) des travaux (Fig. 1). Deux carottages ont été réalisés par station, l'un destiné à l'étude faunistique et l'autre réservé à l'étude sédimentologique. Ces carottages ont été effectués à l'aide d'un collecteur en P.V.C. de 9,3 cm de diamètre (68 cm² de surface de

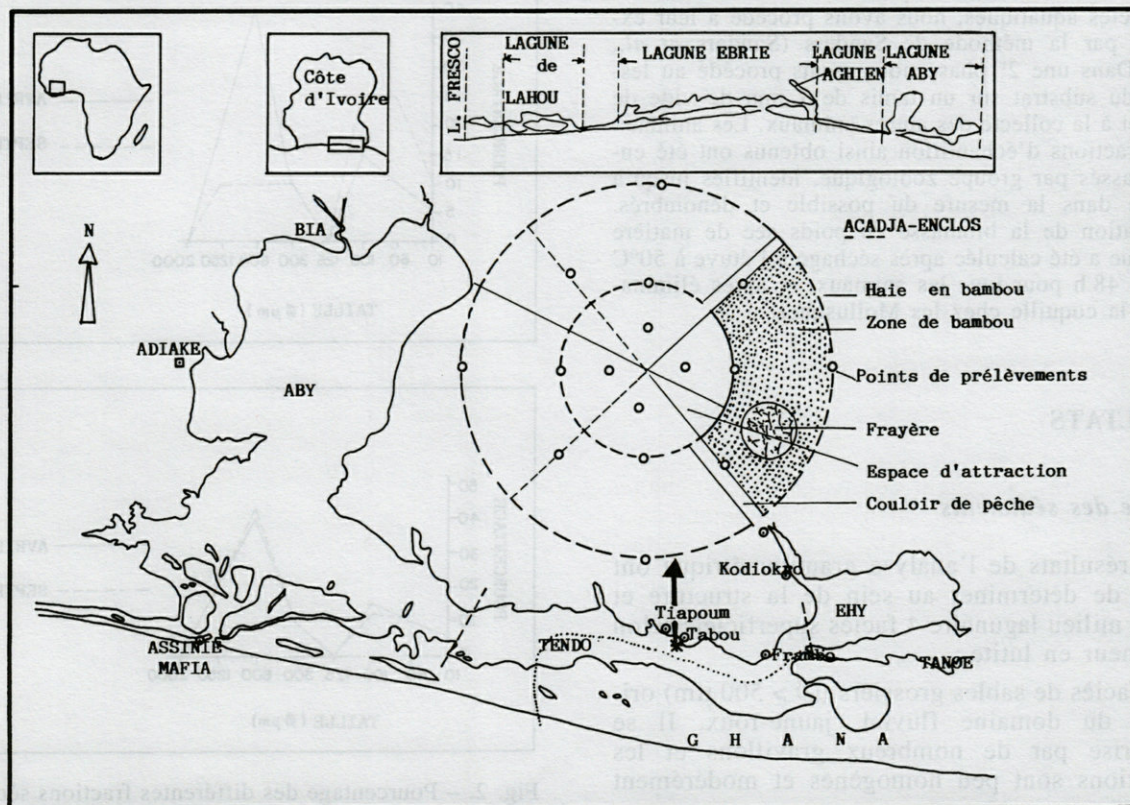


Fig. 1. - Site et structure d'expérimentation.
Experimental location and structure.

prélèvement) avec une profondeur d'enfoncement de 10 cm.

L'analyse sédimentologique des échantillons a porté essentiellement sur la composition granulométrique de la fraction supérieure à 63 μm , le pH, la densité, la teneur en eau (après séchage à 60°C) et l'évaluation qualitative suivie d'une description de la fraction inférieure (couleur, caractéristiques texturales au toucher). Pour ce faire les sables ont été traités selon les techniques classiques d'analyse granulométrique. Après décarbonatation, les sédiments ont été tamisés à sec sur une colonne de tamis A.F.N.O.R. de 1 250 μm à 63 μm pendant 15 à 20 minutes.

Les concentrations en carbone organique ont été dosées après décarbonatation par coulométrie après combustion dans l'oxygène et fixation du CO_2 par la baryte.

L'azote organique a été dosé après minéralisation et entraînement de l'ammoniac formé par colorimétrie avec un autoanalyseur Technicon R.

Les concentrations en pigments chlorophylliens ont été dosées par fluorimétrie après extraction acétonique selon le procédé de Holm-Hansen et Riemann (1978).

Faune benthique

Les échantillons de sédiments recueillis pour le suivi de la macrofaune benthique ont été fixés au formol à 3%. Au laboratoire, ils ont été lavés et tamisés en 2 temps. Dans une 1^{re} phase, afin d'éviter d'endommager les organismes délicats, en particulier les Annélides et les Insectes aquatiques, nous avons procédé à leur extraction par la méthode de Sanders (Sanders *et al.*, 1965). Dans une 2^e phase nous avons procédé au lessivage du substrat sur un tamis de 1 mm de vide de maille et à la collecte des autres animaux. Les animaux des 2 fractions d'échantillon ainsi obtenus ont été ensuite classés par groupe zoologique, identifiés jusqu'à l'espèce dans la mesure du possible et dénombrés. L'évaluation de la biomasse en poids sec de matière organique a été calculée après séchage à l'étuve à 50°C pendant 48 h pour tous les animaux, et après élimination de la coquille chez les Mollusques.

RÉSULTATS

Analyse des sédiments

Les résultats de l'analyse granulométrique ont permis de déterminer au sein de la structure et dans le milieu lagunaire 4 faciès superficiels selon leur teneur en lutite :

Un faciès de sables grossiers ($\varnothing > 500 \mu\text{m}$) originaire du domaine fluvial, jaune-roux. Il se caractérise par de nombreux gravillons et les populations sont peu homogènes et modérément classées.

Un faciès de sables moyens ($500 \mu\text{m} < \varnothing < 250 \mu\text{m}$) jaune-roux contenant des débris coquilliers et végétaux.

Un faciès de sables fins à très fins ($250 \mu\text{m} > \varnothing > 63 \mu\text{m}$) blancs à grisâtres. Ces sables sont très hétérogènes et souvent modérément classés.

Un faciès de vases et de silts ($\varnothing < 63 \mu\text{m}$) qui comprend les vases molles gris-verdâtres et riches en matières organiques.

Les sédiments de l'acadja d'expérimentation présentent en avril une stratification verticale très nette caractérisée par :

- un horizon superficiel (0-1 cm) vaseux recouvert par un film de microalgues,
- une couche intermédiaire (1-8 cm) sablo-vaseuse contenant de nombreux débris coquilliers et végétaux.
- enfin, une couche (8-10 cm) constituée de sable roux.

L'analyse granulométrique des sédiments en avril montre que ceux-ci sont dominés par les sables. En septembre, la couche superficielle vaseuse dans l'acadja atteint 3 à 4 cm ; cet enrichissement du sédiment en particules fines se traduit par une inversion de dominance au profit des vases (Fig. 2).

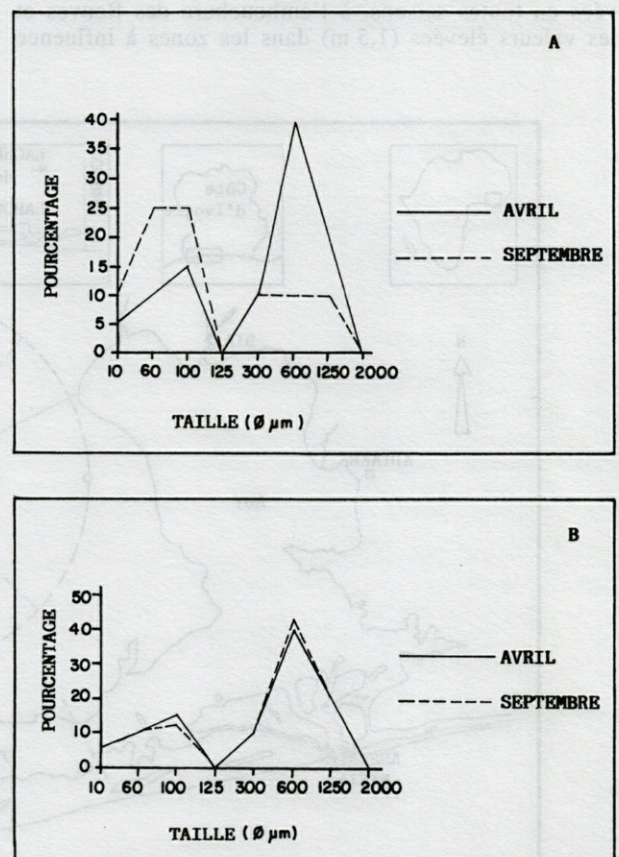


Fig. 2. — Pourcentage des différentes fractions sédimentaires. A, au sein de l'acadja-enclos ; B, dans le milieu lagunaire.

Percentage of the different sediment parts. A, within the acadja structure ; B, in the lagoon.

La répartition des sédiments observée dans le milieu lagunaire, hors de l'enclos, est identique pour les 2 périodes et montre une dominance de la fraction sableuse (Fig. 2).

Le tableau I présente la caractérisation générale des sédiments de surface au sein de la structure et de la lagune. Le pH, les concentrations en pigments chlorophylliens et les teneurs en carbone organique ont très peu varié au cours de la période d'étude alors que la teneur en eau (% du poids frais) du sédiment a diminué dans les deux milieux à la fin des travaux. Les concentrations en azote organique sont demeurées presque similaires dans le milieu de référence durant toute la période des travaux et ont nettement augmenté à la fin des travaux au sein de la structure d'expérimentation.

Tabl. I. - Caractéristiques physico-chimiques des sédiments collectés en avril (A) et en septembre (S) 1992 au sein de la structure d'expérimentation et dans la lagune (n = nombre de stations).

Physico-chemical characteristics of the sediments in April (A) and in September (S) 1992 within the experimental structure and in the lagoon (n : station number).

| | Teneur en eau (% du poids frais) | pH | Pigments chlorophylliens (mg/dm ³ poids) | C.org (%) | N.org (mg/g) |
|--|-------------------------------------|----------|---|--------------|-----------------|
| Dans l'enclos (n = 16 stations) | | | | | |
| A | 29±0,2 | 7,7±0,02 | 10,18±0,3 | 2 | 0,23±0,003 |
| S | 24±0,3 | 7,4±0,03 | 10,66±0,3 | 2 | 0,33±0,003 |
| Hors enclos (n = 5 stations) | | | | | |
| A | 30±0,7 | 7,8±0,3 | 10,20±0,8 | 2 | 0,22±0,007 |
| S | 29±1,2 | 7,7±0,2 | 10,35±0,4 | 2 | 0,24±0,006 |

Peuplement benthique

Quinze taxons appartenant à la macrofaune benthique ont été identifiés durant toute la période d'étude (Tabl. II).

La densité et la biomasse totales au sein de la structure d'élevage sont plus faibles à la fin des expériences qu'au début des travaux. Elles sont par ailleurs sensiblement similaires pour les deux périodes d'étude dans le milieu lagunaire (Tabl. III).

La classification basée sur nos observations et les travaux de Reise (1985) que nous avons utilisés pour la caractérisation des régimes alimentaires de la macrofaune benthique, est arbitraire car les données sur ce sujet sont éparées.

Brouteurs et déposivores

La catégorie des brouteurs comprend les espèces qui broutent la flore rencontrée sur les Bambois et sur le sédiment. Ce sont les Gastéropodes *Pachymelania fusca*, *Pachymelania aurita* et *Neritina oweniana* qui correspondent à 36 % de l'effectif total au début des travaux et à 43 % à la fin des expériences.

La catégorie des déposivores de sub-surface regroupe les espèces qui exploitent les matières organiques archivées dans le sédiment; c'est le cas de l'Oligochète *Chaetogaster* sp.

La catégorie des déposivores de surface comprend les espèces qui se nourrissent par prélèvement des matières organiques déposées sur le fond. Ce groupe est composé des espèces *Bothrioplana* sp. (Hirudinée) et *Excirologana latipes* (Crustacé Isopode). L'ensemble des déposivores représente 11 % de l'effectif total en début d'expérimentation et 25 % à la fin des travaux.

Suspensivores

Ce sont des espèces qui pompent et filtrent l'eau à l'aide de leurs branchies pour se nourrir du phytoplancton et des matières en suspension. Il s'agit des Bivalves *Corbula trigona*, *Iphigenia delesserti* et *Mytilus perna*. Ces animaux représentent au début des études 38 % de l'effectif total et 15 % à la fin des travaux.

Prédateurs

Cette catégorie se différencie des précédentes par le fait que les animaux attaquent et consomment d'autres animaux. On rencontre dans ce groupe les Annélides polychètes *Nereis victoriana* et *Nephtys polybranchia* qui constituent 10 % de l'effectif total au début de l'expérimentation et 15 % à la fin des travaux.

Ce groupe comprend aussi les Némertes et les animaux que nous n'avons pas collectés mais qui se rencontrent dans la région d'étude. Ce sont le Crabe *Callinectes amnicola* (Sankaré, 1988) et les Poissons *Chrysichthys maurus*, *Chrysichthys nigrodigitatus* et *Trachinotus teraia*.

Enfin, la répartition des animaux par groupe trophique à l'extérieur des enclos est sensiblement identique pour les 2 périodes, avec une nette dominance de la catégorie des suspensivores (brouteurs D = 36 %, F = 37 %; déposivores D = 11 %, F = 11 %; suspensivores D = 43 %, F = 42 %; prédateurs D = 10 %, F = 10 %).

Tabl. II. – Liste faunistique de la macrofaune benthique observée au sein de l'acajia et dans la lagune à Tiapoum (+ : présence de l'animal, A : avril, S : septembre).

List of the benthic macrofauna observed within the acajia and the lagoon in Tiapoum (+ : animal present ; A : April ; S : September).

| Taxons | ACADJA | | LAGUNE | |
|--|--------|---|--------|---|
| | A | S | A | S |
| NEMERTES | | | | |
| Némertes Ind. | + | | + | + |
| ANNELIDES | | | | |
| Oligochètes | | | | |
| <i>Chaetogaster</i> sp. | | + | | |
| Hirudinées | | | | |
| <i>Bothrioplana</i> sp | | + | | |
| Polychètes | | | | |
| <i>Nereis victoriana</i> Augener, 1918 | + | + | + | + |
| <i>Nephtys polybranchia</i> Southern, 1921 | + | + | + | + |
| MOLLUSQUES | | | | |
| Gastéropodes | | | | |
| <i>Pachymelania aurita</i> Müller, 1873 | + | + | + | + |
| <i>Pachymelania fusca</i> Gmelin, 1790 | + | + | + | + |
| <i>Neritina oweniana</i> Lamarck, 1816 | + | + | + | + |
| Bivalves | | | | |
| <i>Mytilus perna</i> Linné, 1758 | + | + | + | + |
| <i>Corbula trigona</i> (Hinds, 1843) | + | + | + | + |
| <i>Iphigenia delesserti</i> Schumacher, 1817 | + | + | + | + |
| <i>Caelatura aequatoria</i> | | + | | |
| ARTHROPODES | | | | |
| Crustacés | | | | |
| Amphipode ind. | | | | |
| | + | + | + | + |
| Isopodes | | | | |
| <i>Excilorana latipes</i> Barnard, 1914 | + | + | + | + |
| Insectes | | | | |
| Chironomides ind.(larves) | + | + | + | + |

Tabl. III. – Densité (individus/m²) et biomasse (g/m²: chiffre entre parenthèses) observées au sein de la structure et dans le milieu lagunaire en avril et en septembre 1992.

| | ACADJA (n = 16) | | LAGUNE (n = 5) | |
|--------------|---------------------------|--------------------------|-------------------------|-------------------------|
| | AVRIL | SEPTEMBRE | AVRIL | SEPTEMBRE |
| ANN | 891(55±3) (0,864) | 2232(139±0,2) (1,926) | 881(176±0,3) (0,860) | 885(177±0,3) (0,862) |
| MOLL | 5561(347±0,3) (666,54) | 3168(198±0,1) (316,8) | 5600(1120±6) (680,2) | 5595(1119±1) (670,3) |
| CRUS | 306(19±0,2) (0,279) | 579(36±0,2) (0,198) | 320(64±0,4) (0,31) | 335(67±0,7) (0,35) |
| INS | 357(22±0,1) (0,162) | 432(27±0,2) (0,135) | 421(84±0,3) (0,160) | 430(86±0,4) (0,164) |
| Total | 7115 (667,85) | 6411 (319,06) | 7222 (681,53) | 7245 (671,68) |

(Ann = Annélides; Moll = Mollusques; Crus = Crustacés; Ins = Insectes)

DISCUSSION

L'examen des résultats obtenus permet de mettre en évidence une évolution des peuplements au sein de la structure d'expérimentation et en particulier de certaines populations d'Annélides. Deux espèces font leur apparition, *Chaetogaster* sp. et *Bothrioplana* sp. (Tabl. II).

Par ailleurs, de nombreuses espèces voient leur abondance changer. Les Mollusques suspensivores (*Corbula trigona*, *Iphigenia delesserti* et *Mytilus perna*) tendent à diminuer alors que les effectifs des Mollusques et des Annélides déposivores augmentent.

En milieu lagunaire de référence le peuplement macrobenthique demeure stable.

Ces observations relatives aux modifications qualitatives et quantitatives de la macrofaune ben-

thique au sein de la structure d'expérimentation confirment des résultats déjà publiés sur cette technique. Elles traduisent les effets directs de l'acajia sur l'environnement et indirects sur la communauté benthique.

La composition des sédiments de surface du milieu lagunaire, comme signalé précédemment, demeure stable et est dominée par les sables durant toute la période d'étude.

Comparativement à ces observations l'acajia a provoqué un envasement du milieu à la fin des travaux au sein de la structure (Fig. 2). En effet, les courants rencontrés dans la région d'étude sont ralentis par la structure d'expérimentation et provoquent la remise en suspension des particules fines. L'acajia constitue ainsi une barrière hydrodynamique favorisant la sédimentation fine et la stagnation des eaux en son sein.

La modification de la distribution en taille des particules par enrichissement en fractions fines se répercute sur les caractéristiques du sédiment et particulièrement sa teneur en eau. Celle-ci passe de 29% au début des travaux à 24% du poids frais à la fin des études et traduit un milieu peu poreux où l'eau interstitielle et l'eau libre circulent difficilement. L'enrichissement en particules fines empêche la bonne circulation de l'eau au sein du sédiment et provoque ainsi la désoxygénation locale et temporaire du milieu. La diminution de la teneur en oxygène peut résulter aussi :

- d'une limitation de la production photosynthétique due à une transparence faible,
- de la création d'un micro-environnement confiné et isolé en partie des eaux libres riches en oxygène,
- d'un accroissement des activités respiratoires.

La macrofaune benthique, on le constate, réagit à ces changements au sein de la structure d'expérimentation comparativement au milieu de référence. Les espèces les plus tolérantes, restent stables ou prolifèrent, les autres voient leur effectif diminuer, selon leur capacité à intégrer les variations des facteurs physiques. Ainsi, l'envasement, la désoxygénation, le recouvrement permanent de la macrofaune benthique par les particules fines et la stagnation des eaux détruisent le stock des Mollusques tels que *Corbula trigona*, *Iphigenia delesserti* et *Mytilus perna* et favorisent le développement des Annélides (Oligochètes, *Chaetogaster sp.*), des Mollusques Gastéropodes (*Pachymelania aurita* et *P. fusca*) et des Arthropodes.

Plusieurs hypothèses permettent d'expliquer nos observations mais nous insisterons sur les comportements alimentaires et le mode de vie des espèces récoltées. Les particules fines constituent l'essentiel des ressources alimentaires de nombreux invertébrés. Jumars et Fauchald (1977) ont montré que la stabilité sédimentaire et les flux de matière déterminent la dominance des suspensi-

vores ou des déposivores. Cornet (1986) fait remarquer que les déposivores constituent le groupe dominant lorsque les teneurs en particules fines sont élevées quelle que soit la forme (suspension ou dépôt) et que les suspensivores prennent le relais quand le taux d'éléments fins diminue. Les Bivalves suspensivores sont ici prédominants en début des travaux alors que leur densité diminue fortement en fin des travaux au profit des Mollusques Gastéropodes et des Annélides Oligochètes, c'est-à-dire des brouteurs et des déposivores. Cette situation trouve son explication dans le fait que les suspensivores sont plus sensibles au colmatage des branchies que les brouteurs et les déposivores (Levinton, 1977). Par ailleurs Jorgensen (1966) montre que ces derniers absorbent de grandes particules comparativement aux suspensivores. Outre cela, les brouteurs et les déposivores sont mobiles et donc capables de quitter le milieu lorsque celui-ci est profondément perturbé, à l'inverse des suspensivores qui sont sédentaires. Outre cela, les Mollusques suspensivores sédentaires constituent la proie privilégiée de nombreux prédateurs.

Dans des cas importants d'envasement, on assiste à une élimination progressive des Mollusques suspensivores due essentiellement au recouvrement et à une forte réduction de la teneur en oxygène du milieu, provoquant l'asphyxie des animaux. Cela se traduit dans notre cas par la présence de nombreuses coquilles vides sans traces de prédation que nous avons récoltées à la fin des travaux au sein de la structure d'expérimentation. Cette situation favorise l'augmentation des concentrations en azote organique au sein de l'acajia à la fin des études alors qu'elles demeurent identiques dans le milieu de référence durant toute la période d'étude (Tabl. I).

CONCLUSION

L'installation de l'acajia-enclos a entraîné de profondes modifications de l'environnement hydro-sédimentaire au sein de la structure par rapport aux observations faites au début des travaux et à la lagune. Les Bambous créent un écran qui, avec le ralentissement des courants, diminuent la transparence et favorisent la sédimentation des particules fines.

La sédimentation permanente, le recouvrement des Mollusques par les particules fines, la stagnation des eaux et la diminution du taux d'oxygène au sein de l'acajia-enclos contribuent à la dégradation du milieu et à l'élimination progressive des Mollusques Bivalves suspensivores tels que *Corbula trigona* et *Iphigenia delesserti* qui sont sédentaires au profit des Mollusques brou-

teurs Gastéropodes tels que *Pachymelania aurita* et *Pachymelania fusca* et des Oligochètes déposivores.

Dans la situation actuelle (très faible échange entre les eaux libres et celles de l'acadjia-enclos) et compte tenu de la sédimentation permanente de particules fines au sein de la structure, le recours à un filet comme haie peut constituer temporairement d'un point de vue écologique une solution non préjudiciable à la faune benthique.

BIBLIOGRAPHIE

- CHANTRAINE J.M. 1980. La lagune Aby (Côte-d'Ivoire) : morphologie, hydrologie, paramètres physico-chimiques. *Doc. Scient. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan* 11(2) : 39-77.
- CORNET M. 1986. Evolution des paramètres de structure des populations de Mollusques bivalves des fonds à *Abra alba* au large du bassin d'Arcachon. *Vie Milieu* 36(1) : 15-25.
- HEM S. 1982. L'aquaculture en enclos : adaptation au milieu lagunaire ivoirien. *Aquaculture* 27 : 261-272.
- HEM S. 1988. Acadja-enclos : de la cueillette à la pêche de culture. *Atel. Inter. de Trav. sur la Rech. Aquacole en Afrique. CRDI* 14-17 nov. 1988, Bouaké (Côte-d'Ivoire), 15 p.
- HEM S., KONAN A.A. et AVIT J.B. 1990. Les acadjas traditionnels dans le Sud-Est du Bénin. *Arch. Sci. Cent. Rech. Océanol. Abidjan* 13 (2) : 1-31.
- HOLM-HANSEN O. et RIEMANN B. 1978. Chlorophyll « a » détermination : improvement in methodology. *Oikos* 30 : 438-447.
- JORGENSEN C.B. 1966. *Biology of suspension feeding*. Pergamon Press, Oxford, 357 p.
- JUMARS P.A. et FAUCHALD K. 1977. Between-community contrasts in successful polychaete feeding-strategies. *In Ecology of marine benthos*, B.C. Coull Ed., Univ. South Carolina Press, 6 : 120.
- KONAN A.A. 1988. Etude préliminaire de la flore benthique et de la faune inféodée aux acadja-enclos, lagune Ebrié (Côte-d'Ivoire). *Compte rendu atelier C.R.D.I.* : 114-134.
- KONAN A.A. et ABE J. 1990. Endofaune et épibionte des acadjas-enclos en lagune Ebrié (Côte-d'Ivoire). *Agro. Afr.* 2(1) : 35-44.
- LEGENDRE M. 1983. Observations préliminaires sur la croissance et le comportement en élevage de *Sarotherodon melanotheron* (Ruppel, 1852) et *Tilapia guineensis* (Bleeker, 1862) en lagune Ebrié. *Doc. Scient. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan* 2 : 1-36.
- LEVINTON J.S. 1977. Ecology of shallow water deposit-feeding communities Quisset Harbor, Massachusetts. *In ecology of marine benthos*, B.C. Coull Ed. Univ. South Carolina Press, 6 : 191-227.
- METONGO S. 1989. Production primaire d'une lagune à forte influence continentale : la lagune Aby (Côte-d'Ivoire). *Doc. Sci. Cent. Rech. Océanogr. Abidjan* 1(1) : 23-32.
- REISE K. 1985. Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions. *Ecological studies* 54 : 191 p.
- SANDERS H.L., HESSLER R.R. et HAMPSON G.R. 1965. An introduction to the study of deep sea faunal assemblages along the Gay head - Bermuda transect. *Deep sea Res.* 12 : 845-867.
- SANKARE Y. 1988. Bioécologie de *Callinectes amnicola* : modification du régime alimentaire en fonction de la taille. *Mém. D.E.A. Sér. Ecologie. Univ. Abidjan (Côte-d'Ivoire)*, 35 p.
- TREBAOL L. 1990. Biologie et potentialités aquacoles du Carangidae *Trachinotus teraia* (Cuvier & Valenciennes, 1832) en milieu lagunaire ivoirien. *Coll. études et thèses*, Ed. Orstom, 271 p.
- WELCOME R.L. 1972. An evaluation of acadja method of fishing as practised in the coastal lagoons of Dahomey (West Africa). *J. Fish. Biol.* 4 : 39-55.

Reçu le 10 mars 1994; received March 10, 1994

Accepté le 21 novembre 1994; accepted November 21, 1994

RÉGIME ET TACTIQUE ALIMENTAIRES DE LA LOUTRE (*LUTRA LUTRA*) DANS LE MASSIF CENTRAL

Seasonal diet and feeding tactics of the European otter (Lutra lutra) in Central France

R. LIBOIS*

* Unité de recherches zoogéographiques, Institut de Zoologie, Université de Liège,
quai Van Beneden, 22, 4020 Liège, Belgique

LOUTRE
RÉGIME ALIMENTAIRE
TACTIQUE ALIMENTAIRE
FRANCE

RÉSUMÉ. – Au cours de l'année 1991, des épreintes de Loutre ont été recherchées à chaque saison en différents points du bassin du Chavanon, rivière affluente de la Dordogne. Les restes d'au moins 3148 proies ont été identifiés. Le régime est dominé, en nombres, par des espèces de petite taille. Chabot, Epinoche, Vairon, Loche et Goujon représentent en effet plus de 50% des captures. Leur apport en termes de biomasse est cependant très faible (8%). En fait, c'est la Truite, les Cyprinidés de grande taille et les vertébrés homéothermes qui fournissent l'essentiel de la ration alimentaire. Le régime montre des différences spatiales plus importantes que les variations saisonnières. Les Grenouilles apparaissent principalement au printemps, les Couleuvres exclusivement en été et en automne. Le Goujon et les Insectes sont également plus abondants en été et en automne, tandis que les Perches et les gros Cyprinidés sont plutôt des proies hivernales et printanières. Cette recherche confirme le caractère très opportuniste de la Loutre et le fait qu'elle pêche plutôt sur le fond et le long des berges qu'en pleine eau.

OTTER
DIET
FEEDING TACTICS
FRANCE

ABSTRACT. – Otter spraints were collected in 1991 on a seasonal basis in the river Chavanon catchment, a tributary of the river Dordogne, in central France. Small sized species (bullhead, three-spined stickleback, gudgeon and minnow) are the most numerous items in the diet: they account for more than 50% of the 3148 identified preys. However, when expressed in relative biomass, their importance falls down (8%). In fact, the brown trout, large cyprinid fish, birds and mammals make up the bulk of the diet. We found strong differences linked to the general habitat types and also seasonal ones. Frogs are mainly preyed upon during the spring whereas the snakes are exclusively taken in the summer and autumn months. Gudgeon and insects are also mainly summer and autumn preys. Perch and large cyprinid fish remains are more frequent during winter and even spring. The present results confirm the opportunistic way of predation of the otter and the fact that its hunting takes place more on the bottom and along the river banks than in the open water.

INTRODUCTION

Espèce menacée à travers toute l'Europe occidentale, la Loutre demeure cependant bien représentée dans certaines régions. Le facteur alimentaire, sans être le seul en cause, est incontestablement de toute première importance dans le maintien de certains noyaux de population. Une meilleure compréhension de l'exploitation des ressources alimentaires par les Loutres devrait en principe permettre d'élaborer plus efficacement une stratégie de protection.

Si l'on en juge par l'abondance des indices qu'il est possible de trouver sur certains réseaux hydrographiques, la petite population qui vit entre Creuse, Corrèze et Puy-de-Dôme doit être assez prospère. La Loutre y regagne même du terrain, notamment à l'ouest et au sud, vers le Limousin et vers les Cévennes (Fonderflick *et al.*, 1995).

En dépit des nombreux travaux réalisés sur le régime alimentaire de la Loutre, dont il est possible de trouver de bonnes synthèses (Chanin 1985, Mason & Macdonald 1986), aucune recherche de quelq'envergure n'a été réalisée dans les milieux oligotrophes de France. Nous avons

donc estimé qu'il n'était pas inutile d'étudier la question, précisément dans une région comme celle-là et en utilisant la méthode déjà employée dans le Marais Poitevin qui permet une approche très complète du problème.

Zone d'étude

Le site d'étude est constitué par le bassin du Chavanon, affluent de la Dordogne en amont du barrage de Bort-les-Orgues (Fig. 1). Il se localise à la limite des départements de la Creuse, de la Corrèze et du Puy-de-Dôme. Le Chavanon est une rivière rapide, coulant dans une vallée très encaissée aux flancs boisés. Cette rivière impétueuse naît de la confluence de la Ramade et de la Méouzette, au cours plus lent, qui coulent, de même que leurs affluents, sur le flanc oriental du Plateau de Millevaches, à une altitude comprise entre 800 et 675 m (naissance du Chavanon). En tête de bassin, les ruisseaux ont été barrés ce qui a donné naissance à de très nombreux étangs. Le substrat est granitique et les sols du plateau sont de qualité agronomique médiocre, tourbeux en maints endroits.

Le paysage est largement dominé par des formations boisées (hêtraies, plantations de résineux) et par des prairies humides utilisées comme pâtures. De petits hameaux constitués de groupes de fermes représentent les seules sources de pollution possible pour ces rivières dont la qualité biologique est excellente. La faune piscicole est très diversifiée étant donné la présence de différents faciès : les étangs hébergent les habituels Cyprinidés (Carpe, *Cyprinus carpio*, Tanche, *Tinca tinca*, Gardon, *Rutilus rutilus*, Rotengle, *Scardinius erythrophthalmus*) ainsi que des Perches, *Perca fluviatilis*, et le Sandre, *Stizostedion lucioperca* (étang de la Ramade), tandis que les rivières abritent des Cyprinidés rhéophiles (Chevaine, *Leuciscus cephalus*, Vandoise, *L. leuciscus*), la Loche franche, *Noemacheilus barbatulus*, la Truite, *Salmo trutta* et le Chabot, *Cottus gobio*. Vairon, *Phoxinus phoxinus* et Goujon, *Gobio gobio*, semblent également abondants.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons réalisé 4 campagnes de récolte d'échantillons, une par saison (fin décembre, début avril, mi-juillet et début novembre), sur l'ensemble du bassin oriental du Chavanon. Les sites de récolte (Fig. 1) ont

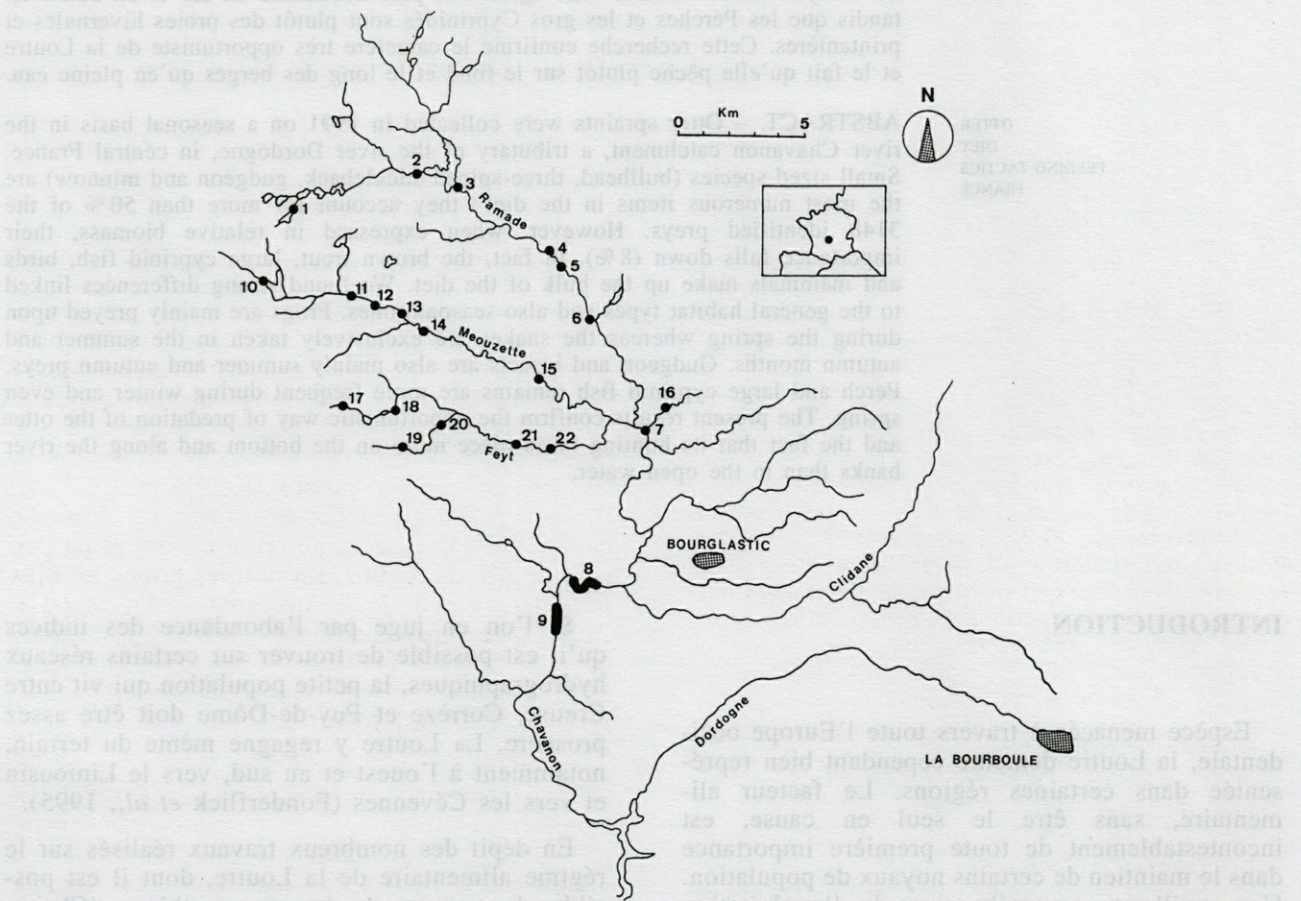


Fig. 1. - Carte du bassin du Chavanon indiquant les points de récolte des échantillons.
Map showing the geographical distribution of the sampling points.

été choisis non seulement en fonction des possibilités d'accès mais surtout de manière à échantillonner correctement les différents types de milieux aquatiques présents : rivières encaissées au fond caillouteux avec de nombreuses zones de rapides (Ramade : 4, 5, 6, Chavanon : 7, 8, 9; Méouzette aval : 15 et Feyt aval : 21, 22); rivières de plateau, plus lentes, coulant sur des sédiments fins (Méouzette : 11, 12, 13, 14; Feyt amont : 20), étangs oligotrophes (18, 19) ou plutôt mésotrophes (1, 2, 3, 10) et têtes de bassin (16, 17). La répartition des échantillons récoltés par saison et par site est indiquée au tableau I.

Tabl. I. – Nombre d'épreintes récoltées saisonnièrement aux différents sites d'échantillonnage.

Number of spraints collected seasonally at each sampling point.

| Site n° | Hiver <i>Winter</i> | Printemps <i>Spring</i> | Été <i>Summer</i> | Automne <i>Autumn</i> | Type de milieu <i>Habitat type</i> |
|--------------|------------------------|----------------------------|----------------------|--------------------------|---------------------------------------|
| 1 | 1 | 4 | 7 | 4 | étang mésotrophe |
| 2 | 18 | 8 | 1 | | étang mésotrophe |
| 3 | 1 | 5 | 2 | 5 | étang mésotrophe |
| 4 | 3 | 9 | 7 | 11 | rivière rapide |
| 5 | 1 | 3 | 3 | 3 | rivière rapide |
| 6 | 8 | 17 | 16 | 14 | rivière rapide |
| 7 | 2 | 12 | 20 | 21 | rivière rapide |
| 8 | 14 | 13 | 22 | 23 | rivière rapide |
| 9 | 4 | 13 | 22 | 17 | rivière rapide |
| 10 | 12 | 14 | 2 | 11 | étang mésotrophe |
| 11 | 6 | 6 | 5 | 6 | rivière lente |
| 12 | 7 | 3 | 8 | 3 | rivière lente |
| 13 | 7 | 16 | 9 | 9 | rivière lente |
| 14 | 12 | 16 | 12 | 10 | rivière lente |
| 15 | 9 | 16 | 10 | 16 | rivière rapide |
| 16 | 1 | | | | tête de bassin |
| 17 | 1 | 1 | | | tête de bassin |
| 18 | 1 | 2 | 4 | 7 | étang oligotrophe |
| 19 | 14 | 9 | 12 | 18 | étang oligotrophe |
| 20 | 3 | 4 | 7 | 4 | rivière lente |
| 21 | 7 | 11 | 14 | 11 | rivière rapide |
| 22 | 2 | 4 | 4 | 4 | rivière rapide |
| TOTAL | 134 | 186 | 187 | 197 | |

Les épreintes récoltées ont été traitées suivant la méthode décrite précédemment. L'identification des proies, l'étude de leur taille et l'estimation de leur biomasse ont également été réalisées comme dans nos précédents travaux (Libois *et al.*, 1987; Libois & Rosoux, 1991; Libois *et al.*, 1991). Les résultats seront exprimés en occurrences relatives, en abondances relatives et en biomasses relatives. L'utilisation des occurrences relatives permet la comparaison avec de nombreuses études antérieures mais présente l'inconvénient de surestimer les proies régulières et peu abondantes par rapport aux proies abondantes mais dont la fréquence d'apparition est moindre. L'expression des résultats en biomasses relatives est la seule qui permette d'apprécier l'impact biocénétique du prédateur et d'identifier les ressources les plus importantes pour lui (Libois *et al.*, 1987).

Malgré un effort de prospection identique à chaque saison, la distribution de fréquence des épreintes par station n'est pas homogène. Ceci nous interdit de rechercher d'éventuelles variations saisonnières sur les résultats bruts.

C'est pourquoi nous avons réalisé une analyse des correspondances où les échantillons de chaque site ont été regroupés par saison pour former les lignes du tableau (observations élémentaires). Lorsque les échantillons ainsi sommés ne comprenaient pas au moins 10 proies, ils ont été écartés de l'analyse. Les échantillons ont été caractérisés uniquement par leur contenu, l'abondance de chaque espèce-proie constituant une variable. La Brème commune (*Abramis brama*) et le Carassin (*Carassius carassius*) ont cependant été omis, étant donné qu'ils ne sont apparus qu'une fois en un exemplaire. Les variables ont été découpées en 2 classes (présence/absence) ou en 3 (absence, importance inférieure à 10% et supérieure à 10%) pour les espèces les plus abondantes (Truite, Chabot, Perche, Loche franche, Goujon, vairon, *Cyprinidae* indéterminé, et Batraciens, *Anura*). Le tableau a été analysé au moyen d'un programme du logiciel biomeco (Groupe biométrie, 1988).

RÉSULTATS

Aperçu général du régime alimentaire

Comme l'indiquent les Tabl. II et III, le régime de la Loutre sur le bassin du Chavanon est extrêmement varié. Il n'est pratiquement aucune espèce de Poisson présente dans la région qui ne figure au menu. Le Sandre est l'exception remarquable.

L'espèce la plus fréquente (F : 14%) et la plus abondante (A : 17%) est le Chabot, Poisson benthique vivant dans les rivières claires et rapides à fond caillouteux. Avec d'autres espèces de petite taille (Epinoche, *Gasterosteus aculeatus* (F : 3% et A : 10%), Vairon (F : 6% et A : 8%), Loche (F : 8% et A : 7%), Goujon (F : 6% et A : 7%)), il forme près de la moitié des proies. En biomasse cependant, ces espèces ne représentent qu'un peu plus de 8% du régime. En fait, les proies les plus importantes pour la Loutre sont la Truite (B = 21,5%), les gros Cyprinidés (B = 18,5%) ainsi que les Oiseaux et Mammifères. Ensemble, ces catégories alimentaires comptent en effet pour plus de 50% de l'apport pondéral.

Parmi les proies autres que les Poissons, les animaux liés aux milieux aquatiques dominent nettement. Néanmoins, il est surprenant de constater la présence d'Etourneaux (*Sturnus vulgaris*), d'un Pic (*Picus sp.*), de Courtilières (*Gryllotalpa gryllotalpa*), de géotrupes (*Geotrupes sp.*) et même d'un porcelet (*Sus domesticus*) (Tab. III). Il est possible que ce dernier ait été dévoré à l'état de charogne fraîche.

Tabl. II. – Aperçu général du régime alimentaire de la Loutre dans le bassin du Chavanon.
General view of the otter diet in the catchment of the river Chavanon.

| | | Occurrence (n) | Abondance (n) | Biomasse (grammes) | Occurrence relative | Abondance relative | Biomasse relative |
|--------------------------------|-----------------|-------------------|------------------|-----------------------|------------------------|-----------------------|----------------------|
| <i>Salmo trutta</i> | Truite fario | 181 | 229 | 14000 | 9,25 | 7,27 | 21,53 |
| <i>Esox lucius</i> | Brochet | 30 | 25 | 6350 | 1,53 | 0,79 | 9,76 |
| <i>Cottus gobio</i> | Chabot | 279 | 544 | 1940 | 14,26 | 17,28 | 2,98 |
| <i>Perca fluviatilis</i> | Perche | 180 | 277 | 2820 | 9,20 | 8,80 | 4,34 |
| <i>Lepomis gibbosus</i> | Perche-soleil | 13 | 21 | 100 | 0,86 | 0,67 | 0,15 |
| <i>Gasterosteus aculeatus</i> | Epinoche | 65 | 311 | 515 | 3,32 | 9,88 | 0,79 |
| <i>Noemacheilus barbatulus</i> | Loche franche | 157 | 228 | 485 | 8,02 | 7,24 | 0,75 |
| Cyprinidae indé. | | 183 | 193 | 12000 | 9,35 | 6,13 | 18,45 |
| <i>Rutilus rutilus</i> | Gardon | 62 | 112 | 2000 | 3,17 | 3,56 | 3,08 |
| <i>Scard. erythrophthalmus</i> | Rotengle | 20 | 27 | 450 | 1,02 | 0,86 | 0,69 |
| <i>Tinca tinca</i> | Tanche | 66 | 154 | 2180 | 3,37 | 4,89 | 3,35 |
| <i>Cyprinus carpio</i> | Carpe | 37 | 42 | 2930 | 1,89 | 1,33 | 4,51 |
| <i>Carassius carassius</i> | Carassin | 2 | 2 | 10 | 0,10 | 0,06 | 0,02 |
| <i>Abramis brama</i> | Brème commune | 1 | 1 | 5 | 0,05 | 0,03 | 0,01 |
| <i>Leuciscus leuciscus</i> | Vandoise | 5 | 6 | 45 | 0,26 | 0,19 | 0,07 |
| <i>Leuciscus cephalus</i> | Chevaine | 22 | 27 | 2000 | 1,12 | 0,86 | 3,08 |
| <i>Alburnus alburnus</i> | Ablette commune | 3 | 46 | 25 | 0,15 | 1,46 | 0,04 |
| <i>Leucaspis delineaatus</i> | Able de Haeckel | 11 | 18 | 30 | 0,56 | 0,57 | 0,05 |
| <i>Phoxinus phoxinus</i> | Vairon | 114 | 254 | 510 | 5,83 | 8,07 | 0,78 |
| <i>Gobio gobio</i> | Goujon | 115 | 219 | 1880 | 5,88 | 6,96 | 2,89 |
| <i>Rana sp.</i> | Grenouilles | 189 | 203 | 3680 | 9,66 | 6,45 | 5,66 |
| <i>Natrix sp.</i> | Couleuvres | 12 | 9 | 1350 | 0,61 | 0,29 | 2,08 |
| Aves | Oiseaux | 21 | 13 | 2900 | 1,07 | 0,41 | 4,46 |
| Mammalia | Mammifères | 29 | 16 | 5600 | 1,48 | 0,51 | 8,61 |
| Invertebrata | Invertébrés | 160 | 171 | 1230 | 8,18 | 5,43 | 1,89 |
| TOTAL | | 1957 | 3148 | 65035 | | | |

Variations spatiales et saisonnières de l'abondance des proies

Analyse des correspondances

Les valeurs propres extraites par les 3 premiers axes représentent respectivement 12,3, 10,5 et 7,6% de la variabilité totale des données.

La Fig. 2 montre qu'à l'intérieur d'une même station, les variations sont faibles d'une saison à l'autre. Les points relatifs à chaque site, à l'exception des n° 4, 7, 12 et 14, sont, en effet, assez bien regroupés. L'axe 1 (F1) isole les stations 1,2,3 et 10, situées au voisinage d'étangs mésotrophes où est pratiquée la pisciculture de Cyprinidés (Gardon, Tanche, Carpe) et de voraces (Perche fluviatile, Sandre, Brochet, *Esox lucius*). A l'opposé, se projettent 2 sites de récolte (18 et 19) qui sont des étangs oligotrophes de plus petite taille où sont élevées Truites farios en compagnie de Tanches et de Carpes. Entre ces deux groupes, se projettent toutes les stations de rivière. L'axe 2 (F2) sépare les faciès lentiques, à gauche, des faciès lotiques, à droite. Il est à noter que les différentes stations d'un même sous-bassin se regroupent dans des ensembles cohérents dont certains se recouvrent partiellement.

Les variables qui contribuent le plus à la construction des axes factoriels 1 à 3 sont reprises au Tableau IV et leur projection représentée Fig. 3. Sont également reprises les catégories alimentaires dont la variabilité est expliquée à plus de 25% par un de ces axes.

L'axe F1 oppose les régimes où l'on trouve le Gardon, le Rotengle, le Brochet et de nombreuses

Tabl. III. – Liste des Mammifères, Oiseaux et Invertébrés identifiés dans le régime de la Loutre (abondances).

List of the rare prey found in the spraints (mammals, birds and invertebrates : numbers).

Mammalia

| | |
|---------------------------|---|
| Lagomorphe | 2 |
| <i>Ondatra zibethicus</i> | 4 |
| <i>Arvicola sp.</i> | 7 |
| <i>Microtus agrestis</i> | 1 |
| Microtidae indé. | 1 |
| Porcelet | 1 |

Aves

| | |
|----------------------------|---|
| Anatidae indé. | 1 |
| <i>Anas platyrhynchos</i> | 1 |
| <i>Ardea cinerea</i> | 1 |
| <i>Rallus aquaticus</i> | 1 |
| <i>Gallinula chloropus</i> | 1 |
| Ralliforme indé. | 1 |
| <i>Picus sp.</i> | 1 |
| <i>Sturnus vulgaris</i> | 4 |
| Indét. | 2 |

Invertebrata

| | |
|--------------------------------|--------------------------------------|
| Mollusques | 2 (<i>Lymnaea sp.</i> et Helicidae) |
| Crustacés | 52 (Ecrevisses) |
| Arachnides | 1 |
| Insectes indé. | 5 (dont 4 larves) |
| Odonates (larves) | 7 |
| Trichoptères (larves) | 1 |
| Orthoptères | |
| <i>Gryllotalpa gryllotalpa</i> | 2 |
| Acridoidea | 1 |
| Hemiptères | |
| Cryptoceres | 4 |
| Hyménoptères | 1 |
| Coléoptères | 19 |
| Dytiscidae indé. | 13 |
| Dytiscidae (larves) | 6 |
| <i>Dytiscus sp.</i> | 19 |
| Carabidae | 4 dont 1 Harpalinae |
| Scarabaeidae | 4 dont 2 <i>Geotrupes sp.</i> |
| Staphylinidae | 1 (Staphylininae) |
| Coccinellidae | 1 (<i>Coccinella sp.</i>) |

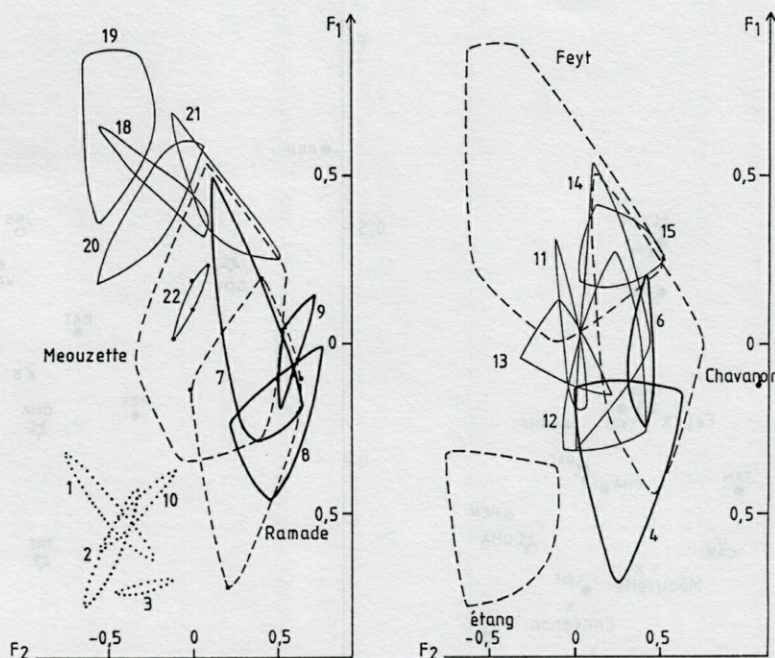


Fig. 2. - Analyse des Correspondances : projection des observations dans le plan F1 X F2. Les numéros des stations sont ceux de la fig. 1. Les groupes de stations représentés en pointillés (---) sont désignés par le nom de chaque sous-bassin. A droite : stations de la Ramade (—) et de la Méouzette (----). A gauche : stations du Feyt (....), du Chavanon (—) et des étangs I (...).

Correspondence Analysis : mapping of the observations on the F1 X F2 axes. Numbers : sampling points as shown in fig. 1. Dotted lines (---) : groups of sampling points from the same river (with its name). Right : sampling points of the rivers Ramade (—) and Méouzette (----). Left : Sampling points of the rivers Feyt (....) and Chavanon (—) and of the ponds I (...).

Perches à ceux où l'Épinoche est présente, la Loche franche abondante et la Truite en quantité moyenne. Au centre, on passe graduellement de régimes dominés par de petites espèces de rivières assez lentes à fond graveleux (Vairon, Goujon) à ceux de rivières plus rapides à débit plus important où dominant Truite, Chabot, Vandoise et Chevaine (F1). L'axe F2 sépare nettement les espèces des milieux d'eau lente (Cyprinidés, Brochet), des Poissons d'eau courante (Truite, Chabot, Cyprinidés rhéophiles), ce qui est conforme à l'ordonnance des stations tel que décrit plus haut. Ces observations se confirment à l'examen du tableau V où l'abondance des différentes espèces de proies a été détaillée par groupe de stations.

Variations saisonnières

De toute évidence, le régime de la Loutre semble donc beaucoup plus influencé par les caractéristiques du peuplement piscicole de chaque station que par une certaine saisonnalité.

Cette première conclusion doit cependant être tempérée. En effet, même si la Fig. 4 montre que l'étalement des nuages correspondant aux saisons est très important et que leur recouvrement est presque total, les barycentres de ces nuages sont nettement distincts et s'alignent suivant une des diagonales du plan. Nous avons cependant vu que

Tab. IV. - En haut, analyse des correspondances : valeurs des contributions absolues des principales variables. En bas, variations saisonnières de la taille des Poissons consommés.

Upper part, reciprocal averaging : absolute contributions of the main contributing variables. Below, seasonal variations in the size of the fish eaten by the otter.

| | | F1 | F2 | F3 |
|-----|--------------------------------|-------|-------|-------|
| PER | <i>Perca fluviatilis</i> | 12,2 | 9,8 | 11,3 |
| LOF | <i>Noemacheilus barbatulus</i> | 11,8 | (2) | (1,8) |
| TRF | <i>Salmo trutta</i> | 10,3 | 11,2 | (1,9) |
| VAI | <i>Phoxinus phoxinus</i> | 10 | (2,0) | (0,3) |
| GAR | <i>Rutilus rutilus</i> | 9,1 | (1,2) | (3,1) |
| EPI | <i>Gasterosteus aculeatus</i> | 8,3 | (0,3) | 4,8 |
| GOU | <i>Gobio gobio</i> | 7,1 | (3,6) | 14,5 |
| CHA | <i>Cottus gobio</i> | (1,2) | 16,7 | 9,7 |
| ABH | <i>Leucaspius delineatus</i> | (2,2) | 7,4 | (0,1) |
| TAN | <i>Tinca tinca</i> | (0,7) | 7,2 | - |
| CHE | <i>Leuciscus cephalus</i> | (0,9) | 6,1 | - |
| BAT | <i>Anura (Rana sp.)</i> | (1,9) | (5,5) | 17,7 |
| REP | <i>Reptilia (Natrix sp.)</i> | (1,8) | (0,6) | 15 |

| | | |
|-------------------------|-------------------|-------------|
| Ensemble des poissons | A < H, P, E | |
| Truite fario | A < H, P | P > E* |
| Chabot | A < H, P, E | |
| Perche fluviatile | A > H | P < E, A, H |
| Épinoche | A < H, P, E | |
| Loche franche | E > A | |
| Ensemble des Cyprinidés | A < H, P, E | |
| Gardon | H > P | |
| Goujon | P < E*, A | |
| Vairon | A > H | |
| Carpe | H < P | |
| Tanche | Aucune différence | |

A: Automne; E: Été; H: Hiver; P: Printemps

*: test significatif pour $p < 0,05$;

dans les autres cas, il est significatif pour $p < 0,01$

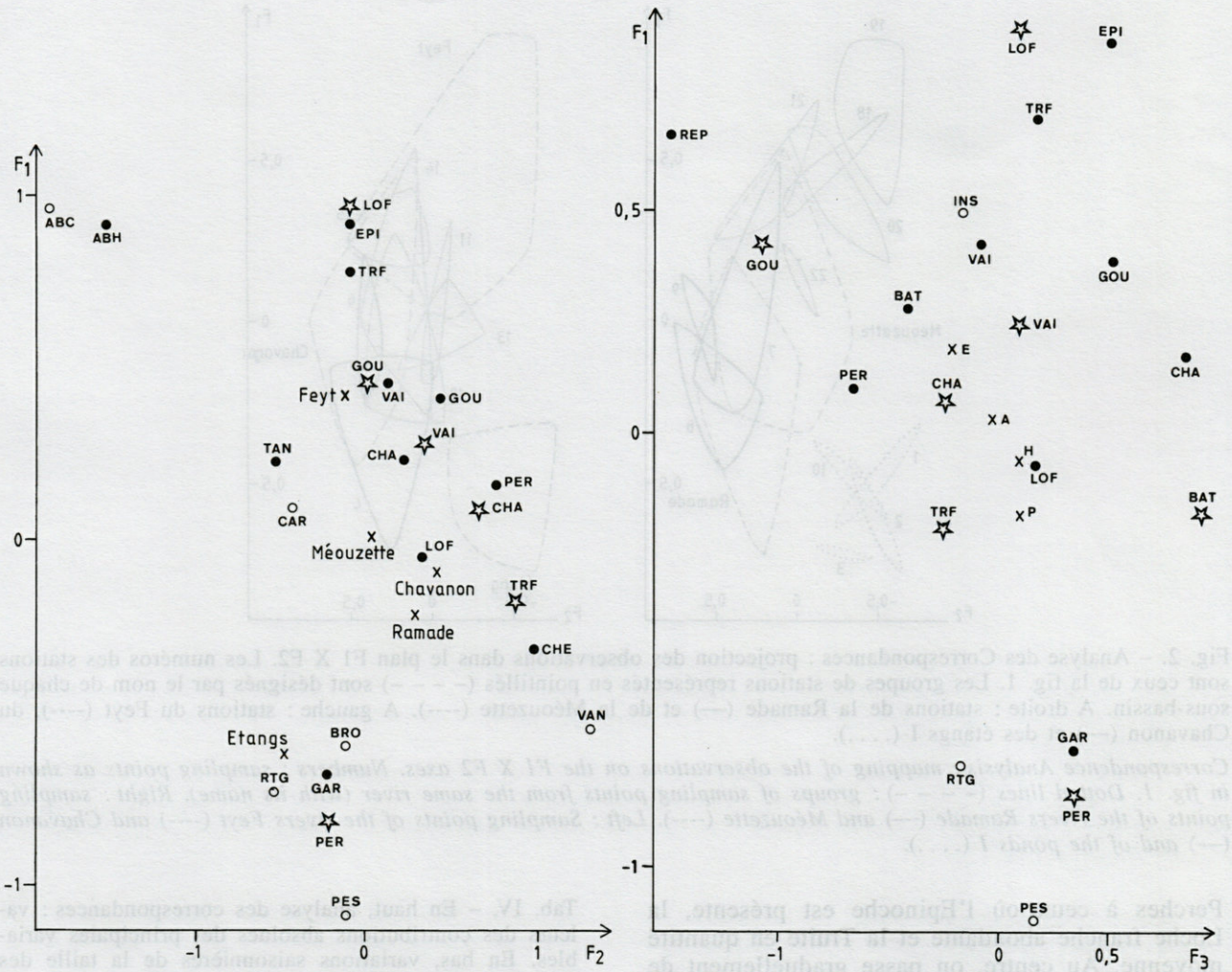


Fig. 3. — A gauche, Analyse des Correspondances : projection des principales variables dans le plan F1 X F2. ABC : Ablette commune; ABH : Able de Haeckel; BRO : Brochet; CAR : Carpe; CHA : Chabot; CHE : Chevaîne; EPI : Epinoche; GAR : Gardon; GOU : Goujon; INS : Insectes; LOF : Loche franche; PER : Perche fluviale; PES : Perche-soleil; RTG : Rotengle; TAN : Tanche; TRF : Truite fario; VAI : Vairon; VAN : Vandoise; X : barycentres des sous-bassins. ○ : Présence (variables à contribution relative élevée); ● : Présence ou abondance faible à moyenne; ☆ : grande abondance (variables à contribution absolue élevée).

A droite, Analyse des Correspondances : projection des principales variables dans le plan F1 X F3. Même légende qu'à la fig. de gauche. A : Automne; E : Été; H : Hiver; P : Printemps.

On the left, Reciprocal averaging : mapping of the main variables on the F1 X F2 axes. ABC : Common bleak; ABH : rain bleak; BRO : pike; CAR : carp; CHA : bullhead; CHE : chub; EPI : Three spined stickleback; GAR : roach; GOU : Gudgeon; INS : Insects; LOF : Stone loach; PER : common perch; PES : Bluegill; RTG : rudd; TAN : tench; TRF : brown trout; VAI : mimow; VAN : dace. ○ : Presence (high relative contribution variables); ● : Presence or low to medium abundance; ☆ : Great abundance (high absolute contribution variables).

On the right, Reciprocal averaging : mapping of the main variables on the F1 X F3 axes. Same legend as on the left. A : Autumn, E : Summer; H : Winter, P : Spring.

les stations 1, 2, 3 et 10 n'ont livré, en été, que de trop rares échantillons (Tab. I). Comme elles se caractérisent par une position singulière dans le plan F1/F2, le décalage du barycentre ETE vers des valeurs élevées de F1 est peut-être la conséquence d'un artefact.

Néanmoins, nous pouvons constater (Fig. 4) que les barycentres saisonniers des stations 4, 7, 12 et 14, qui montrent dans le plan F1/F2 les variations les plus grandes, s'alignent sur la même

diagonale et dans le même ordre. Il est donc pertinent de tenter l'interprétation du plan F1/F3 en termes de variations saisonnières.

Les régimes estivaux se caractérisent par la présence de Reptiles et par l'abondance de petits Poissons benthiques : Loche, Goujon, Chabot. Ils sont également les plus riches en Vairons et en Insectes. A l'opposé, les régimes printaniers comprennent plus de Perches et de Batraciens. Automne et hiver occupent des positions intermé-

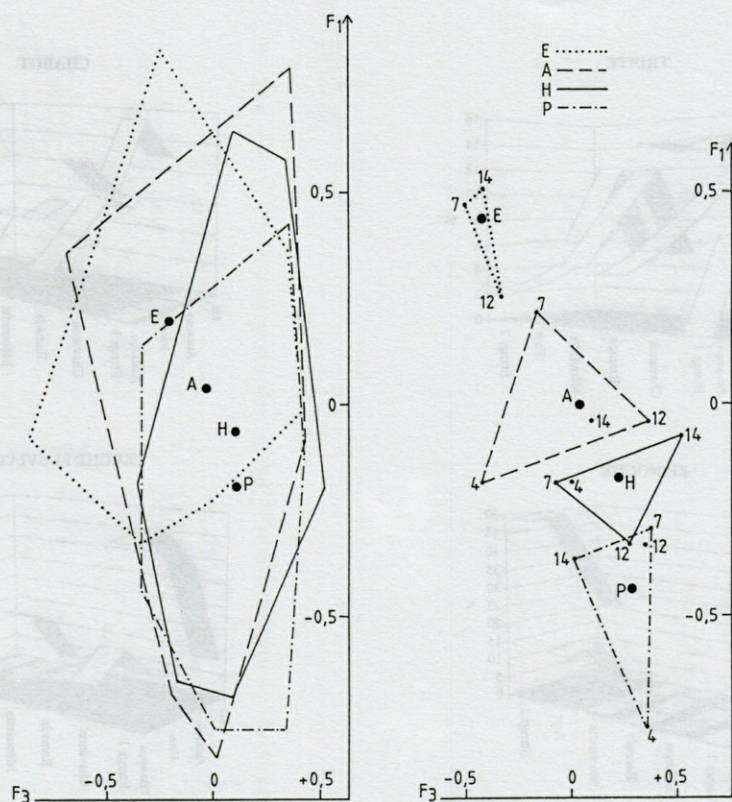


Fig. 4. — Analyse des Correspondances : projection des observations dans le plan F1 X F3. Les points symbolisent les barycentres saisonniers. A : Automne ; E : Été ; H : Hiver ; P : Printemps. A gauche : ensemble des stations ; à droite : stations 4, 7, 12 et 14.

Reciprocal averaging : mapping of the observations on the F1 X F3 axes. Black dots : seasonal centres of gravity A : Autumn ; E : Summer ; H : Winter ; P : Spring. Left : all the points ; right : sampling points 4, 7, 12 and 14 only.

diaires, marquant une transition progressive entre été et printemps.

Ces observations sont confirmées par le résultat de tests de χ^2 effectués sur les données saisonnières de l'abondance regroupées par sous-bassin hydrographique (Chavanon : $\chi^2_{48} = 526,5$; Ramade : $\chi^2_4 = 69,7$; Méouzette $\chi^2_{30} = 126,5$; $\chi^2_{21} = 57,2$; étangs : $\chi^2_{15} = 46,5$; $p < 0,001$ pour tous les tests effectués). En bref, au printemps, la Loutre prend nettement plus de Grenouilles, de Perches et de gros Cyprinidés, c'est en cette saison aussi que les Truites, les Tanches et les Insectes sont les moins abondants. En été, le régime s'enrichit significativement en Goujons, Loches, Ecrevisses et Insectes, localement en Vairons. Il est en revanche déficitaire en Perches, gros Cyprinidés (LT 10 cm) et Epinoches. L'automne est pauvre en Perches, gros Cyprinidés et Grenouilles. Truites, Tanches et Chabots atteignent leurs proportions les plus élevées. En hiver, gros Cyprins, Loches, Epinoches, et surtout Perches sont plus abondants alors que diminue la proportion des Ecrevisses, des Insectes, des Chabots et des Goujons. La Truite demeure encore abondante, nettement plus qu'au printemps (Fig. 5).

Etude de la taille des Poissons-proies

La Fig. 6 montre que les Poissons consommés par la Loutre ont une taille comprise entre 2 et 68 cm mais la moitié d'entre eux n'atteint pas 7 cm et seuls 20 % dépassent 10 cm. Cela s'explique évidemment du fait que la taille adulte des espèces les plus mangées dépasse rarement ces valeurs. Comparant entre elles les fonctions de distribution de fréquence de la taille établies pour chaque saison (classes de taille de 1 cm ; test de Kolmogorov-Smirnov), nous constatons qu'en automne, la proportion de petits individus est nettement plus importante qu'aux autres saisons ($p < 0,01$).

Pour les espèces dont les effectifs étaient suffisants ($n > 100$, Carpe exceptée), nous avons effectué le même type de comparaison. Aucune différence n'a été mise en évidence pour la Tanche mais, pour la Truite, le Chabot, l'Epinoche et la Loche, la proportion de petits individus est supérieure en automne. Les Truites prises en été sont également plus petites qu'au printemps. Ces variations qui affectent les principales espèces-proies expliquent les différences observées dans la comparaison des fonctions de distribution saisonnières globales. D'autres différences apparais-

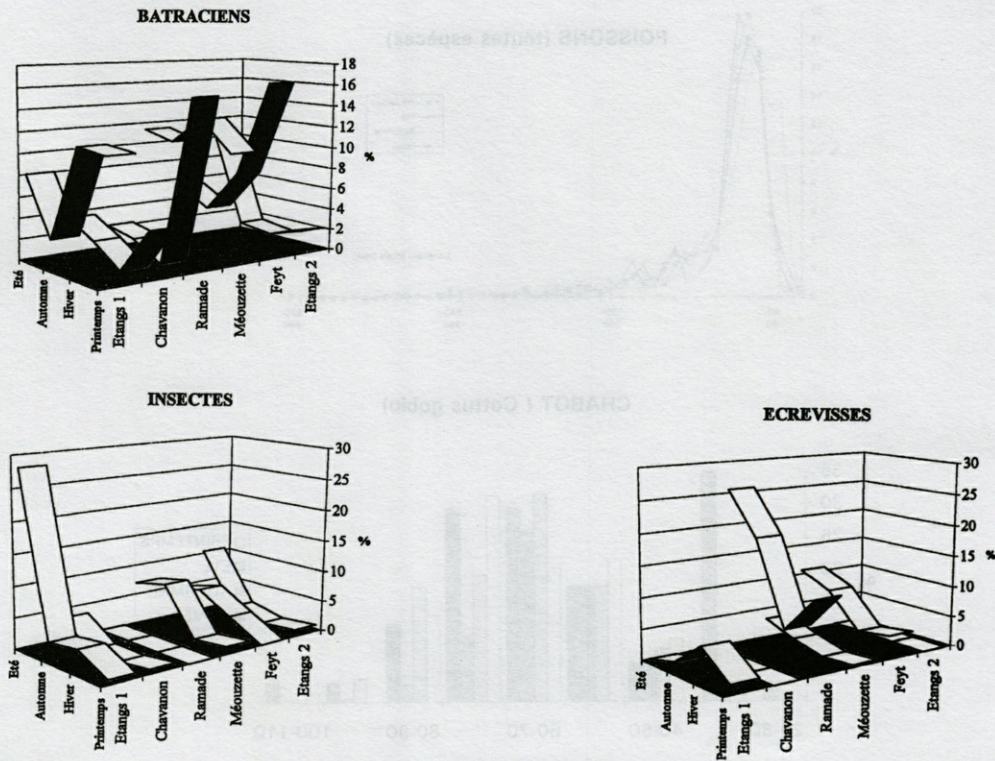


Fig. 5. – Illustration des variations saisonnières et spatiales du régime (abondances relatives).
Different cases of seasonal and spatial variations in the otter diet (relative abundances).

sent toutefois : Carpes hivernales plus petites que les printanières, Goujons printaniers plus petits que ceux de la bonne saison... (Tabl. IV et Fig. 6).

DISCUSSION

Variations spatiales du régime

En l'absence de données récentes sur l'ichtyofaune des rivières étudiées, il est assez difficile de comparer le régime de la Loutre aux ressources disponibles et de tirer directement des conclusions sur l'éventualité d'une prédation sélective. Nous avons dû aborder la question par des voies détournées, notamment en veillant à prendre des échantillons dans des milieux variés. Kruuk & Moorhouse (1990) ont mis en évidence de fortes différences dans la composition des régimes de Loutres chassant dans des milieux spatialement proches mais écologiquement différents. Leurs conclusions reposent sur des observations visuelles directes et non sur des analyses d'épreintes.

Notre approche peut donc paraître surprenante puisqu'à première vue, le contenu d'une épreinte déposée à un endroit ne correspond pas nécessairement à des proies pêchées à proximité. Il est en effet bien connu que l'étendue d'un domaine vital de Loutre est importante (de l'ordre d'une dizaine

de km de berges : Erlinge, 1968; Green *et al.*, 198; Rosoux, comm. pers.). Cependant, lorsqu'elle est en prospection alimentaire, la Loutre progresse assez lentement (1 à 2 km/h) et nous avons observé sur des Loutres captives que le transit digestif était extrêmement rapide pour les petits Poissons : de 1 à 2 heures seulement (De-looz *et al.*, 1991). Ces deux éléments permettent de penser que les épreintes trouvées à un endroit donné peuvent effectivement correspondre à des proies capturées non loin de là.

Ceci explique sans doute que dans la petite zone étudiée, le régime varie de manière importante d'un milieu à l'autre. Il n'est donc pas surprenant que nos résultats divergent de ceux de Bouchardy (1986) pour la même région (4 fois moins souvent de Truites, fréquence double de Cyprinidés et de Chabots dans la présente étude), étant donné que nos stations de récolte ne sont pas situées sur les mêmes cours d'eau.

Variations saisonnières

Exploitation du milieu

Le fait que nous n'ayons trouvé que très peu d'épreintes au voisinage des grands étangs en été et en automne suggère également un schéma sai-

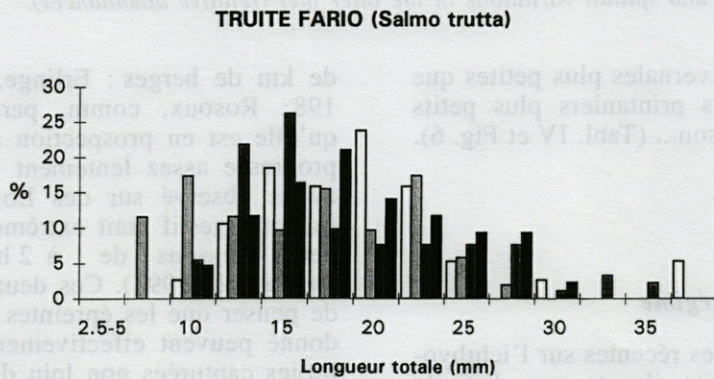
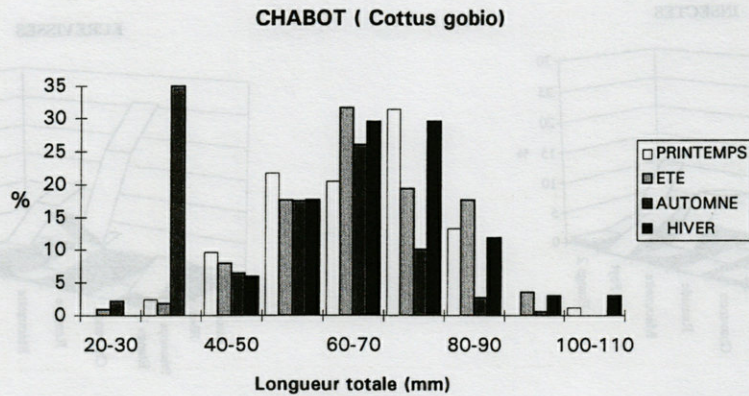
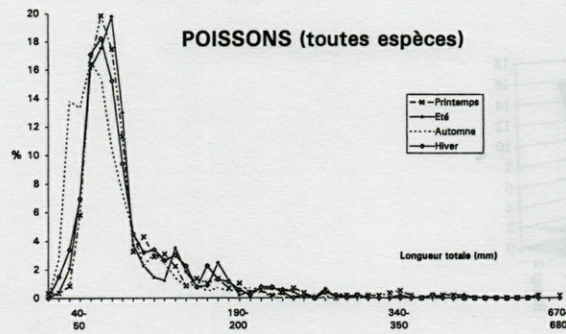


Fig. 6. – Variations saisonnières de la taille des proies capturées. En haut, Poissons, toutes espèces confondues; au milieu, Chabot; en bas, Truite.

Seasonal variations in the prey size. Above, All species of fish; middle, bullhead; below, brown trout.

sonnier d'exploitation des différents milieux. En période de hautes eaux (crues hivernales et printanières), la Loutre exploiterait beaucoup plus la partie amont des bassins hydrographiques où se trouvent les étangs. Au printemps, elle y profiterait de la reproduction des Cyprinidés et des Grenouilles, ce qui est également attesté par Bouchardy (1986) pour la même région. En été et en automne, quand les eaux sont beaucoup plus basses, les étangs, par ailleurs perturbés par des activités touristiques (pêche sportive, baignade, canotage), semblent abandonnés au profit du cours inférieur des rivières. Les faibles niveaux d'eau rencontrés à cette époque y favorisent certaine-

ment la capture des Poissons, notamment des petites espèces de fond (Chabot, Loche, Goujon) mais aussi de la Truite.

Variations de l'abondance des proies

En dépit du fait que les variations saisonnières observées ne concordent pas toujours d'une station à l'autre, il est manifeste que le régime de la Loutre s'adapte saisonnièrement aux fluctuations d'abondance ou d'accessibilité de certaines proies. En hiver, elle ne dédaigne d'ailleurs pas la charogne, ce qui est attesté par la découverte des restes d'un porcelet dans quelques épreintes

Tabl. V. – Abondances relatives des différentes proies sur les différents ensembles hydrographiques.
Relative abundances of the different prey species summarized by river.

| Stations n° | | Chavanon | Feyt | Méouzette | Ramade | Etangs I | Etangs II | |
|-------------|--------------------------------|-----------------|----------|-------------------|--------|-------------|-----------|-------|
| | | 7,8,9 | 20,21,22 | 11,12,13 14,15 | 4,5,6 | 1,2,3 10 | 18,19 | |
| | N | 655 | 360 | 739 | 242 | 374 | 766 | |
| | <i>Salmo trutta</i> | Truite fario | 12,98 | 6,94 | 7,04 | 6,61 | 4,01 | 4,44 |
| | <i>Esox lucius</i> | Brochet | 0,46 | | 0,95 | 1,65 | 2,94 | |
| | <i>Cottus gobio</i> | Chabot | 49,62 | 20,28 | 10,96 | 21,07 | | 1,70 |
| | <i>Perca fluviatilis</i> | Perche | 5,34 | 1,67 | 12,72 | 5,37 | 33,96 | 0,13 |
| | <i>Lepomis gibbosus</i> | Perche-soleil | 1,22 | | | 2,89 | 1,60 | |
| | <i>Gasterosteus aculeatus</i> | Epinoche | 0,31 | 6,94 | 0,27 | 0,41 | | 36,68 |
| | <i>Noemacheilus barbatulus</i> | Loche franche | 5,34 | 11,94 | 8,53 | 0,83 | 0,53 | 10,84 |
| | Cyprinidae indé. | | 8,55 | 2,22 | 6,09 | 14,88 | | 6,68 |
| | <i>Rutilus rutilus</i> | Gardon | 1,37 | 0,28 | 4,33 | 2,48 | 16,84 | 0,13 |
| | <i>Scard. erythrophthalmus</i> | Rotengle | 0,15 | 0,56 | 0,41 | 1,24 | 4,81 | |
| | <i>Tinca tinca</i> | Tanche | | 5,28 | 2,17 | 0,83 | 5,35 | 12,53 |
| | <i>Cyprinus carpio</i> | Carpe | | 2,50 | 0,81 | 1,65 | 2,14 | 2,09 |
| | <i>Carassius carassius</i> | Carassin | | | 0,27 | | | |
| | <i>Abramis brama</i> | Brème commune | | | | 0,27 | | |
| | <i>Leuciscus leuciscus</i> | Vandoise | 0,31 | | 0,27 | 0,83 | | |
| | <i>Leuciscus cephalus</i> | Chevaine | 0,92 | | 0,95 | 4,55 | 0,27 | 0,13 |
| | <i>Alburnus alburnus</i> | Ablette commune | | | | | 0,27 | 5,87 |
| | <i>Leucaspis delineatus</i> | Able de Haeckel | | 0,28 | | | 1,07 | 1,70 |
| | <i>Phoxinus phoxinus</i> | Vairon | 5,04 | 19,17 | 13,80 | 4,96 | 0,53 | 5,74 |
| | <i>Gobio gobio</i> | Goujon | 3,97 | 2,78 | 12,31 | 7,02 | | 8,49 |
| | <i>Rana sp.</i> | Grenouilles | 2,75 | 7,78 | 11,23 | 5,79 | 9,36 | 3,13 |
| | <i>Natrix sp.</i> | Couleuvres | 0,31 | | 0,41 | 0,41 | 0,27 | 0,26 |
| | Aves | Oiseaux | | 0,28 | 0,41 | 0,83 | 1,34 | 0,13 |
| | Mammalia | Mammifères | | 0,28 | 1,22 | 0,83 | 0,80 | 0,13 |
| | Ecrevisses | | 0,15 | 7,22 | 1,08 | 14,88 | 2,94 | 0,13 |
| | Autres invertébrés | | 1,22 | 3,61 | 3,79 | | 4,01 | 3,00 |

et par une observation réalisée en décembre 1990 par C. Bouchardy et nous-même. Nous avons repéré dans la neige, le long de la Liège (Corrèze), une voie de Loutre soulignée de touffes de poils de Cerf et menant sous un Épicéa où le sol était tapissé des mêmes poils. Quelques jours plus tôt, les restes d'une Biche avaient été abandonnés dans la rivière par des braconniers...

Tout comme en Andalousie (Adrian & Delibes, 1987), les Reptiles ne sont mangés qu'à la bonne saison, c'est-à-dire au moment de l'année où ils sont actifs. A propos des Écrevisses, nous remarquons, à l'instar d'Erlinge (1967b), leur plus grande abondance en été, lorsqu'elles sont plus actives. Les Insectes aussi apparaissent principalement pendant les mois chauds, époque où leur abondance dans le milieu est maximale. Les Batraciens sont plutôt recherchés en hiver, lorsqu'ils hibernent, ou au printemps, époque de la ponte. De semblables changements saisonniers de l'importance des Grenouilles dans le régime de la Loutre ont été observés par Erlinge (1967b), Jenkins *et al.* (1979), Jenkins et Harper (1980), Bouchardy (1986) et Weber (1990). Ce dernier a également trouvé une excellente corrélation entre la disponibilité des Amphibiens et la part qu'ils prennent dans le menu des Loutres. Il ne fait d'ailleurs guère de doute que la Loutre puisse modifier son comportement de prédation pour s'intéresser à une proie particulièrement profitable à un moment donné. Bouchardy (1986) le notait précisément à propos des Grenouilles au moment de la ponte, ce que confirme l'étude de Weber (1990) et les observations de Rosoux sur une

Loutre radiopistée dans le Marais Poitevin qui quittait les canaux pour fourrager dans les prairies humides.

Parmi les Poissons, il faut insister sur le déficit hivernal et, dans certaines stations, printanier en petites espèces benthiques, comme le Chabot, la Loche et le Goujon. La Loutre éprouve probablement plus de difficultés à capturer ces proies lorsque le débit des rivières est important. Elle mange aussi plus de Truites en été/automne. Ce Poisson est diurne et il se peut que la Loutre, en dépit du moindre niveau d'activité de la proie à basse température, la débusque plus difficilement lorsque les eaux sont hautes. Les gros Cyprinidés (10 cm) sont nettement plus consommés en hiver et au printemps qu'à la bonne saison. Dans les eaux froides, ces Poissons sont moins mobiles et moins vifs, donc plus faciles à capturer. Leur abondance accrue dans le régime en saison froide, phénomène constaté par de nombreux auteurs (Webb, 1975; Chanin, 1981; Wise *et al.*, 1981; Lopez-Nieves & Hernando, 1984; Callejo, 1988; Libois & Rosoux, 1991) pourrait donc s'expliquer de la sorte, de même que par une plus grande vulnérabilité au cours de la fraie printanière et des quelques semaines qui la précèdent. Le cas de la Perche est sans doute interprétable de la même manière.

Variations de la taille au cours de l'année

Les différences saisonnières observées dans les distributions de fréquence de la taille des Poissons trouvent, pour la plupart, une explication par rap-

port à la biologie des espèces considérées. La reproduction des Poissons entraîne l'apparition, en été et en automne, de nombreux alevins qui sont exploités par la Loutre. C'est ce que l'on constate pour la Truite, le Chabot, l'Épinoche et la Loche et l'ensemble des Cyprinidés. Par ailleurs, la croissance des Poissons permet de comprendre qu'en hiver, leur taille soit un peu plus importante qu'en automne (cas de la Truite, du Chabot et de l'Épinoche) et plus faible qu'au printemps (cas de la Carpe?). Pour le Goujon, dont les alevins semblent peu exploités, les individus d'été sont, en moyenne, plus grands qu'au printemps. Les différences observées pour le Gardon et la Perche sont malaisées à interpréter de cette manière. Le Gardon fait l'objet d'une pisciculture. De ce fait, les classes de taille peuvent être très différentes d'un étang à l'autre car sa croissance est fortement dépendante des conditions de densité de population et d'environnement. De plus, en milieu artificiel (étangs p. ex.), le Gardon est souvent atteint par un phénomène de nanisme : croissance très lente, maturité sexuelle à faible taille. Il en va de même pour la Perche (Philippart & Vranken, 1983). L'endroit de récolte des épreintes peut donc jouer un rôle déterminant dans les variations observées pour ces deux espèces.

CONCLUSIONS

Notre étude confirme un certain nombre de caractéristiques relativement bien connues du régime de la Loutre : 1, il est dominé par les Poissons ; 2, pour la plupart, les autres proies sont des espèces liées aux milieux aquatiques ; 3, il comprend une grande majorité de proies de petite taille ; 4, l'apport en biomasse est principalement assuré par les proies de grande taille.

Nous devons souligner également la faible incidence de la Loutre sur les espèces qui présentent un certain intérêt pour la pêche ou pour la pisciculture extensive : en nombre, moins du tiers des Poissons mangés appartiennent à cette catégorie. En taille, moins de 20 % des prises ont une longueur totale supérieure à 10 cm et moins de 10 % dépassent 15 cm...

L'existence de relations étroites entre composition du régime et caractéristiques des milieux exploités localement, d'une part, et entre fluctuations saisonnières du régime et cycle biologique des principales proies, d'autre part, renforce nos précédentes conclusions relatives à l'opportunité alimentaire de la Loutre. La consommation occasionnelle de charognes, que nous avons établie avec certitude, ainsi que la prédation massive sur les alevins en automne, de même que l'ex-

ploitation complémentaire des étangs (hiver et printemps) et des rivières (été et automne) sont d'autres indices d'une très grande plasticité alimentaire de l'espèce.

Enfin, nos résultats suggèrent, comme dans le Marais Poitevin (Libois *et al.* 1991) que la Loutre chasse plutôt sur le fond ou au voisinage des berges qu'en pleine eau. A cet égard, l'abondance, dans le régime, des Poissons à mœurs plutôt benthiques (Chabot, Loche, Goujon et Tanche) est assez révélatrice, de même que la rareté de Poissons grégaires de pleine eau (Ablette, Brême) et l'absence totale de Sandre. Ce Poisson qui fait pourtant la réputation halieutique de l'étang de la Ramade n'a jamais été retrouvé dans les épreintes. Ses mœurs nocturnes de chasseur pélagique le mettent probablement à l'abri d'une prédation par la Loutre.

REMERCIEMENTS - Ce travail est une contribution du groupe Loutre de la société française pour l'Etude et la Protection des Mammifères. Il n'aurait pu être réalisé sans la contribution du Service de Recherche et de Traitement des Informations sur l'Environnement du secrétariat d'Etat à l'Environnement (Paris). Nous tenons également à remercier C. Bouchardy et C. Hallet pour leur aide inestimable sur le terrain ainsi que R. Rosoux pour l'identification des restes d'Oiseaux et V. Maes pour la réalisation des figures.

BIBLIOGRAPHIE

- ADRIAN I. and DELIBES M. 1987. Food habits of the otter (*Lutra lutra*) in two habitats of the Doñana National Park, SW Spain. *J. Zool. Lond.* **212** : 399-406.
- BOUCHARDY C. 1986. La loutre. Ed. Sang de la Terre, Paris, 174 p.
- CALLEJO A. 1988. Le choix des proies par la Loutre (*Lutra lutra*) dans le nord-ouest de l'Espagne, en rapport avec les facteurs de l'environnement. *Mammalia* **52** : 11-20.
- CHANIN P. 1981. The diet of the otter and its relations with the feral mink in two areas of southwest England. *Acta Theriol.* **26** : 83-95.
- CHANIN P. 1985. The natural history of otters. Croom Helm, Beckenham, 179 p.
- DELOOZ E., LIBOIS, R.M. and ROSOUX R. 1991. Spraint analysis. Is the method reliable for a quantitative study of the diet of the European otter (*Lutra lutra*)? Abstracts 1st European Congress of mammalogy, Lisbonne, 108.
- ERLINGE S. 1967 a. Home range of the otter, *Lutra lutra* L. in Southern Sweden. *Oikos* **18** : 186-209.
- ERLINGE S. 1967 b. Food habits of the fish otter, *Lutra lutra*, in South Swedish habitats. *Viltrev.* **4** : 371-443.
- FONDERFLICK J., DE KERMABON J., LIBOIS R., BAFFIE P., ROSOUX R. and TOURNEBIZE T. 1995. Evolution récente du statut de la Loutre dans

- le Parc National des Cévennes. *Cahiers Ethol.* **15** : 233-238.
- GREEN J., GREEN R. and JEFFERIES D.J. 1984. A radiotracking survey of otters, *Lutra lutra*, on a Perthshire river system. *Lutra* **27** : 85-145.
- GROUPE BIOMETRIE 1988. Logiciel biomeco. CEPE, Montpellier.
- JENKINS D. and HARPER R.J. 1980. Ecology of otters in northern Scotland II. Analyses of otter (*Lutra lutra*) and mink (*Mustela vison*) faeces from Deeside, N.E. Scotland in 1977-78. *J. Anim. Ecol.* **49** : 737-754.
- JENKINS D., WALKER J.G.K. and McCOWAN D. 1979. Analyses of otter (*Lutra lutra*) faeces from Deeside, N.E. Scotland. *J. Zool., Lond.* **187** : 235-244.
- KRUUK H. and MOORHOUSE A. 1990. Seasonal and spatial differences in food selection by otters (*Lutra lutra*) in Shetland. *J. Zool., Lond.* **221** : 621-637.
- LIBOIS R.M. and ROSOUX R. 1991. Ecologie de la loutre (*Lutra lutra*) dans le marais poitevin. II. Aperçu général du régime alimentaire. *Mammalia* **55** : 35-47.
- LIBOIS R.M., HALLET-LIBOIS C. and LAFONTAINE L. 1987. Le régime de la loutre (*Lutra lutra*) en Bretagne intérieure. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* **42** : 135-144.
- LIBOIS R. M., ROSOUX R. and DELOOZ E. 1991. Ecologie de la loutre (*Lutra lutra*) dans le marais poitevin. III. Variations du régime et tactique alimentaire. *Cahiers Ethol.* **11** : 31-50.
- LOPEZ-NIEVES P. and HERNANDO J. A. 1984. Food habits of the otter in the central Sierra Morena (Cordoba, Spain). *Acta Theriol.* **29** : 383-401.
- MASON C.F. and MACDONALD S. 1986. Otters. Ecology and conservation. Cambridge Univ. Press, 236 p.
- PHILIPPART J.C. and VRANKEN M. 1983. Atlas des Poissons de Wallonie. Distribution, Ecologie, Ethologie, Pêche, Conservation. *Cahiers Ethol. appl.* **3**, suppl. 1-2, 395 p.
- WEBB J.B. 1975. Food of the otter (*Lutra lutra*) on the Somerset levels. *J. Zool., Lond.* **177** : 486-491.
- WEBER J.M. 1990. Seasonal exploitation of amphibians by otters (*Lutra lutra*) in north-east Scotland. *J. Zool., Lond.* **220** : 641-651.
- WISE M.H., LINN I.J. and KENNEDY C.R. 1981. A comparison of feeding biology of Mink, *Mustela vison* and otter, *Lutra lutra*. *J. Zool., Lond.* **195** : 181-213.

Reçu le 11 avril 1995 ; received April 11, 1995
Accepté le 31 octobre 1996 ; accepted October 31, 1996

DIEL FEEDING RHYTHM OF GREY MULLET FRY IN NORTHEASTERN SPAIN

E. GISBERT, L. CARDONA, F. CASTELLÓ

Aquaculture Laboratory, Department of Animal Biology, Faculty of Biology, University of Barcelona, Avda.
Diagonal 645, 08028 Barcelona, Spain

MULLET FRY
FEEDING RHYTHM
CHELON LABROSUS
LIZA SPP.

ABSTRACT. – Diel feeding rhythms of the fry of three grey mullet species (*Liza ramada*, *L. saliens* and *Chelon labrosus*) were studied in a Mediterranean coastal lagoon. All the species considered had a diurnal feeding cycle, which suggests that light has a major role in prey detection. However, the activity pattern was not the same for the three species. *L. ramada* and *C. labrosus* were collected in winter. Their feeding activity increased at sunrise and remained stable throughout most of the day, although *C. labrosus* showed an activity peak at dusk. In contrast, *L. saliens* fry were caught in summer. Feeding activity also increased after sunrise, but fell in the afternoon. Comparison of these patterns with those reported for the same species in other geographical areas and seasons suggests that feeding rhythm is not a species feature, but it is probably induced by environmental features that change seasonally.

ALEVIN DE MULET
RYTHME D'ALIMENTATION
CHELON LABROSUS
LIZA SPP.

RÉSUMÉ. – Les rythmes d'alimentation journaliers de l'alevin de trois espèces de Mulet (*Liza ramada*, *L. saliens* et *Chelon labrosus*) ont fait l'objet d'une étude dans une lagune côtière de Méditerranée. Toutes les espèces considérées ont un cycle diurne d'alimentation, ce qui suggère que la lumière joue un rôle important sur la détection des proies. Cependant, le schéma d'activité n'est pas le même pour les trois espèces. *L. ramada* et *C. labrosus* ont été capturés en hiver. Leur activité alimentaire augmente au lever du soleil et reste stable tout le long de la journée, quoique *C. labrosus* atteint un maximum d'activité au crépuscule. L'alevin de *L. saliens*, par contre, est capturé en été. Son activité alimentaire augmente aussi après le lever du soleil, mais décline dans l'après-midi. La comparaison de ces schémas avec ceux rapportés pour les mêmes espèces dans d'autres régions au cours des différentes saisons suggère que le rythme d'alimentation n'est pas un trait propre à l'espèce, mais qu'il est probablement induit par les facteurs environnementaux qui subissent des modifications au cours de l'année.

INTRODUCTION

Arhythmic behaviour is uncommon in natural conditions and nearly all fish species show diel feeding rhythms, caused by the alternation of light and darkness (Thorpe, 1978; Neveau, 1981; Wotton, 1990). There are many possible explanations for such activity cycles, but dissolved oxygen, water temperature and light intensity have been pointed out as the most important external factors. However, endogenous circadian rhythms (Thorpe, 1978) and changes in food quality and availability have also been considered, both for herbivorous and carnivorous species (Taborsky & Limberger, 1980; Neveau, 1981; O'Brien, 1987; Polunin & Klump, 1989).

Grey mullet fry (*Liza ramada* (Risso), *L. saliens* (Risso), *L. aurata* (Risso), *Chelon labrosus*

(Risso) and *Mugil cephalus* L.) are probably the most important zooplanktophagous group in the Northwestern Mediterranean coastal lagoons (Gisbert, 1994). It is clear that they feed mainly during the day (Albertini-Berhaut, 1979; Torricelli *et al.*, 1988), as do the fry of other grey mullet species such as *L. subviridis* (Valenciennes) and *L. malinoptera* (Valenciennes) (Bruslé, 1981; Ling & Tang, 1985), and this evidence suggests that light plays an important role in prey capture. However, little is known about the factors affecting feeding intensity during day time.

Albertini-Berhaut (1979) and Torricelli *et al.* (1988) reported that feeding intensity of *L. ramada* in summer and spring decreased throughout the day, after a sharp increase at sunrise. In addition, Torricelli *et al.* (1988) pointed out that feeding intensity of *L. ramada* was correlated with water temperature, on a whole-day basis. Feeding

activity of the other four species (*L. saliens*, *L. aurata*, *C. labrosus* and *Mugil cephalus*) was believed to be temperature-independent, but that of summer-caught species (*C. labrosus* and *L. aurata*) showed a drop in the afternoon, whilst that of autumn-caught species (*L. saliens* and *M. cephalus*) was stable or increased throughout the light hours. These patterns suggest that temperature may also have an important role in these species and that feeding rhythms could be a season induced pattern rather than a species feature. The aim of this paper is to test this hypothesis.

MATERIAL AND METHODS

In northeastern Spain, grey mullet fry recruit earlier than in northwestern Italy and southern France (Cambrony, 1984; Torricelli *et al.*, 1981-1982; Gisbert, 1994) and hence water temperature at recruitment season is quite different. Thus, a comparison of the feeding rhythms of grey mullet fry in northeastern Spain with those reported by Albertini-Berhaut (1979) for southern

France and Torricelli *et al.* (1988) for northwestern Italy allow us to test the former hypothesis.

Samples were taken every three hours (at 02:00, 05:00, 08:00, 11:00, 14:00, 17:00, 20:00 and 23:00) over a 24-hours cycle (Collins, 1981) at the drainage channel of the Canal Vell lagoon in a scoop net. Fry were immediately fixed and preserved in 10% formaldehyde. Species were identified by the number and shape of pyloric caeca (Perlmutter *et al.*, 1957; Farrugio, 1977) and body pigmentation (Cambrony, 1984). Total length (TL) was measured to the nearest mm and weight (W) was measured to the nearest g (Table I).

20 individuals of *L. saliens* and *L. ramada* and 35 of *C. labrosus* were randomly selected from the material collected at each three-hour sampling periode. According to Gisbert *et al.* (1995), this is the minimum sample size suitable for the study of grey mullet fry diet in Canal Vell lagoon. When the number of fry captured was lower than the minimum number necessary to characterize the diet, all the available individuals were examined. *L. aurata* and *M. cephalus* were not studied because of their low frequency.

Vacuity coefficient (V_c) and average number of prey per stomach (Nm) were used for measuring feeding

Table I. - Above, Features of samples from Canal Vell lagoon : sampling dates, number of specimens examined, mean total length and standard deviation (TL ± s.d., in mm.), mean total weight and standard deviation (W ± s.d., in g.) and predusk (T_{pdk}) and predawn (T_{pdw}) water temperatures (°C). Below, Comparison of the average number of prey per stomach of *L. saliens*, *C. labrosus* and *L. ramada* at different hours by means of Scheffe's multiple range test.

| | Sampling date | No. ind. examined | TL ± s.d. (mm) | W ± s.d. (g) | T _{pdk} - T _{pdw} (°C) |
|--------------------|---------------|-------------------|----------------|--------------|--|
| <i>L. ramada</i> | 15-16/2/93 | 155 | 22.45±1.1 | 0.15±0.06 | 8.1 - 10.3 |
| <i>C. labrosus</i> | 15-16/2/93 | 144 | 20.32±1.4 | 0.14±0.06 | 8.1 - 10.3 |
| <i>L. saliens</i> | 18-19/7/93 | 140 | 13.18±0.8 | 0.04±0.01 | 21.7 - 24.4 |

| Sampling Hour | <i>L. saliens</i> | | <i>C. labrosus</i> | | <i>L. ramada</i> | |
|---------------|-------------------|--------------------|--------------------|--------------------|------------------|--------------------|
| | Sample size | Homogeneous groups | Sample size | Homogeneous groups | Sample size | Homogeneous groups |
| 02:00 | 20 | XX | 20 | X | 20 | XX |
| 05:00 | 19 | X | 22 | X | 20 | XX |
| 08:00 | 20 | X | 17 | XX | 21 | X |
| 11:00 | 21 | X | 19 | X | 20 | XX |
| 14:00 | 20 | X | 18 | XX | 20 | XX |
| 17:00 | 20 | X | 19 | X | 20 | X |
| 20:00 | 20 | XX | 20 | X | 20 | X |
| 23:00 | 20 | X | 20 | X | 18 | X |

activity (Castel, 1985). The vacuity coefficient is defined as follows :

$$V_c = 100 \times (N_e/N)$$

where N_e is the number of empty stomachs and N is the number of stomachs studied.

One-Way ANOVA (Press, 1982) was used to detect whether time of sampling has a significant effect on the mean number of preys per stomach within each 3 hour sampling period. When significant differences were found, Scheffe's multiple range test was applied for pair-wise sampling period comparison. The more usual Tukey's test was not used because sample size was not constant. All statistical analyses were performed with STATGRAFICS (STSC, 1989).

RESULTS

Diel feeding activity of *L. saliens* was far from constant (Fig. 1A; $P \leq 0,05$ ANOVA test). Scheffe's multiple range test showed two different periods of feeding activity ($P \leq 0,05$, Table I below). From 08:00 to 14:00 h., i.e. light hours, stomach fullness was high and constant. In contrast, from 17:00 to 05:00 h., stomach fullness decreased sharply.

Diel feeding activity of *C. labrosus* was not constant either (Fig. 1B; $P \leq 0,05$ ANOVA test). Scheffe's multiple range test also showed three different periods of feeding activity ($P \leq 0,05$, Table I below). The first was compressed between

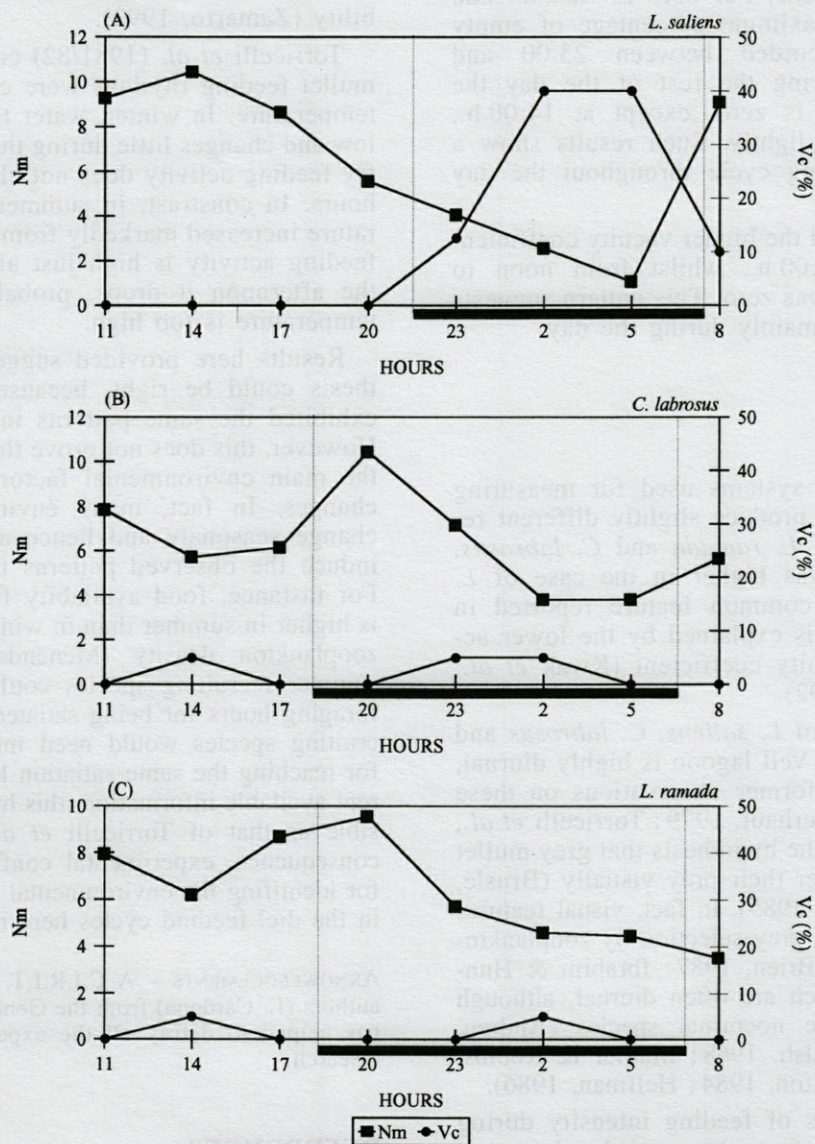


Fig. 1. - Diel change in the mean number of prey per stomach (Nm) and vacuity coefficient (Vc) of *L. saliens* (A), *C. labrosus* (B), and *L. ramada* (C). Hours of sampling are reported on the abscissa and dark period is shown in black.

02:00 and 05:00 h. and characterized by an important decrease in stomach fullness. From 08:00 to 17:00 h., i.e. light hours, values increased considerably and activity remained constant. Finally, the maximum number of prey per stomach was observed at 20:00 h., just after sunset.

Feeding activity of *L. ramada* was very similar to the former (Fig. 1C; $P \leq 0,05$ ANOVA test), but only two feeding activity periods were recognized ($P \leq 0,05$, Table I below). At 11:00 h. feeding activity increased sharply and remained stable until just after 20:00 h. From 23:00 to 08:00 h. stomach fullness decreased markedly.

Figure 1 also shows the results obtained with the vacuity coefficient. The vacuity coefficients of *L. ramada* and *C. labrosus* were normally lower than that of *L. saliens*. For both *L. ramada* and *C. labrosus*, the maximum percentage of empty stomachs was recorded between 23:00 and 02:00 h., while during the rest of the day the vacuity coefficient is zero, except at 14:00 h., when it increased slightly. Such results show a homogeneous feeding cycle throughout the day except at midnight.

L. saliens showed the higher vacuity coefficient from 23:00 to 05:00 h., whilst from noon to 20:00 h. the value was zero. This pattern suggests that the fish feeds mainly during the day.

DISCUSSION

The two present systems used for measuring the feeding activity produce slightly different results in the case of *L. ramada* and *C. labrosus*, whilst agreement was higher in the case of *L. saliens*. This is a common feature reported in similar studies and is explained by the lower accuracy of the vacuity coefficient (Kwak *et al.*, 1992; Zamarro, 1992).

Feeding activity of *L. saliens*, *C. labrosus* and *L. ramada* in Canal Vell lagoon is highly diurnal, which agrees with former observations on these species (Albertini-Berhaut, 1979; Torricelli *et al.*, 1988) and supports the hypothesis that grey mullet fry probably discover their prey visually (Brusle, 1981; Ling & Tang, 1985). In fact, visual features have a major role in prey selection by zooplanktonic species (O'Brien, 1987; Ibrahim & Huntingford, 1989), which are often diurnal, although there are also some nocturnal species (Andreu, 1967; Keast & Wealsh, 1968; Mathur & Robins, 1971; Allen & Wootton, 1984; Helfman, 1986).

However, patterns of feeding intensity during the day are different from those previously reported for the Mediterranean grey mullet species. Fry collected in winter in Canal Vell lagoon (*L. ramada* and *C. labrosus*) have a diel feeding cycle close to that reported by Torricelli *et al.* (1988)

for *L. saliens* fry collected in October in northwestern Italy, when water temperature was similar to that recorded in winter in northeastern Spain. On the other hand, in northeastern Spain *L. saliens* recruits in summer and its feeding rhythm in Canal Vell lagoon is close to that of those species recruiting in spring-summer in northwestern Italy, i.e. *L. ramada* and *C. labrosus* (Torricelli *et al.*, 1988), and in summer in southern France, i.e. *L. ramada* (Albertini-Berhaut, 1979).

These data support the hypothesis that diel feeding activity is not a species feature, but rather environment-induced. In fact, this is the general rule for most fish species, whose activity patterns might change with temperature (Yip & Cech, 1990), tide rhythm (Sawara, 1992), predator presence (Williams & Brown, 1991) or prey availability (Zamarro, 1992).

Torricelli *et al.* (1981/82) considered that grey mullet feeding rhythms were controlled by water temperature. In winter, water temperature is very low and changes little during the day. Thus, mullet fry feeding activity does not change during light hours. In contrast, in summer the water temperature increased markedly from dawn to dusk. Fry feeding activity is high just after sunrise, but in the afternoon it drops, probably because water temperature is too high.

Results here provided suggest that this hypothesis could be right, because different species exhibited the same patterns in the same season. However, this does not prove that temperature was the main environmental factor involved in such changes. In fact, many environmental features change seasonally and hence any of them could induce the observed patterns in grey mullet fry. For instance, food availability for grey mullet fry is higher in summer than in winter, due to a higher zooplankton density (Menéndez, 1985). Hence, summer recruiting species could need just a few foraging hours for being satiated, whilst winter recruiting species would need more foraging hours for reaching the same satiation level. With our current available information, this hypothesis is as possible as that of Torricelli *et al.* (1981/82). As a consequence, experimental confirmation is needed for identifying the environmental factors responsible in the diel feeding cycles here reported.

ACKNOWLEDGEMENTS – A C.I.R.I.T. grant to one of the authors (L. Cardona) from the Generalitat de Catalunya has helped to defray all the expenses of the present research.

REFERENCES

- ALBERTINI-BERHAUT J. 1979. Rythme alimentaire chez de jeunes *Mugil capito* (Téléostéens Mugilidae) dans le Golfe de Marseille. *Tethys* 9(1): 79-82.

- ALLEN J.R.M. and WOOTTON J.M. 1984. Temporal patterns in diet and rate of food consumption of the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) in Llyn Frongoch, an upland Welsh lake. *Freshwater Biology* **14** : 335-336.
- ANDREU B. 1967. Contribución al estudio de la biología de *Sardina pilchardus* (Walb.). Las branquiespinas en la caracterización de razas de *Sardina pilchardus*. PhD. Thesis. Univ. Barcelona, 176 p.
- BRUSLÉ J. 1981. Food and feeding in grey mullet. In *Aquaculture of grey mullets*. Edited by O.H. Oren, Cambridge University Press, Cambridge : 185-190.
- CAMBRONY M. 1984. Identification et périodicité du recrutement des juvéniles de Mugilidae dans les étangs littoraux du Languedoc-Roussillon. *Vie Milieu* **34**(4) : 221-227.
- CASTEL J. 1985. Importance des Copépodes miobenthiques lagunaires dans le régime alimentaire des formes juvéniles des Poissons euryhalins. *Bull Ecol.* **16**(2) : 169-176.
- COLLINS M.R. 1981. The feeding periodicity of striped mullet *Mugil cephalus* L., in two Florida habitats. *J. Fish. Biol.* **19** : 307-315.
- DE SILVA S.S. and WIJEYARATNE M.J.S. 1977. Studies on the biology of young grey mullet, *Mugil cephalus* L., II. Food and feeding. *Aquaculture* **12** : 157-167.
- FARRUGIO H. 1977. Clés commentées pour la détermination des adultes et des alevins de Mugilidae de Tunisie. *Cybiu* 3^e Sér. **2** : 57-73.
- GISBERT E. 1994. Ecología trófica de los alevines de mugilidos (Osteichthyes : Mugilidae) en la laguna del Canal Vell (Delta del Ebro). MsC. Thesis. Univ. Barcelona : 144 p.
- GISBERT E., CARDONA L. and CASTELLO F. 1995. Competition between mullet fry. *J. Fish Biol.* **47** : 414-420.
- HELFMAN G.S. 1986. Fish behaviour by day, night and twilight. In *The Behaviour of teleost fishes*. Edited by T.J. Pitcher, Croom Helm, London : 366-387.
- IBRAHIM A.A. and HUNTINGFORD F.A. 1989. Laboratory and field studies on diet choice in three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L., in relation to profitability and visual features of prey. *J. Fish Biol.* **34** : 245-257.
- KEAST A. and WELSH L. 1968. Daily feeding periodicities, food uptake rates, and dietary changes with hour of a day in some lake fishes. *J. Fish. Res. Board Can.* **25** (6) : 1133-1144.
- KWAK T.J., WILEY M.J., OSBORNE L.L. and LARIMORE R.W. 1992. Application of diel feeding chronology to habitat suitability analysis of warmwater stream fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **49** : 1417-1430.
- LING C.X. and TANG T.D. 1985. A study on feeding habits of mullet fry under culturing environments. *J. Fish China* **9**(3) : 289-296.
- MATHUR D. and ROBBINS W. 1971. Food habits and feeding chronology of young white crappie, *Pomoxis annularis* Rafinesque, in Conowingo Reservoir. *Trans. Amer. Fish. Soc.* **2** : 307-311.
- MENENDEZ M. 1985. Características físicas y químicas y variación estacional del zooplankton en las lagunas costeras del delta del Ebro. MsC. Thesis Univ. Barcelona. 185 p.
- NEVEU A. 1981. Les rythmes alimentaires en milieu naturel. In *Nutrition des poissons*. Edited by M. Fontaine, CNRS, Paris : 339-354.
- O'BRIEN W.J. 1987. Planktivory by freshwater fish : thrust and parry in the pelagia. In *Predation. Direct and indirect impacts on aquatic communities*. Edited by W.C. Kerfoot and Sih, Univ. New England, Hanover : 3-16.
- PERLMUTTER A., BOGRAD L. and PUGRININ J. 1957. Use of estuarine and sea fish of the family mugilidae (grey mullet) for pond culture in Israel. *proc. Tech. Pap. Gen. Fish. Counc. Medit.* **4** : 289-304.
- PRESS S.J. 1982. Applied multivariate analysis. Robert E. Krieger Publishing Company, Inc., Malabar, Florida. 600 p.
- POLUNIN N.V.C. and KLUMP D.W. 1969. Ecological correlates of foraging periodicity in herbivorous reef fishes of the Coral Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **126**(1) : 1-20.
- SAWARA Y. 1992. Differences in the activity of juveniles gobiid fish, *Chasmichthys gulosus*. *Jap. J. Ichthyol.* **39** : 201-210. STSC, 1989. Statgraphics. STSC Inc.
- TABORSKY M. and LIMBERGER D. 1980. The activity rhythm of *Blennius sanguinolentus* Pallas, and adaptation to its food source. *P.N.Z.N.I. Marine Ecology* **1** : 143-153.
- THORPE J.E. 1978. Rhythmic activity of fishes. Academic Press, London.
- TORRICELLI P., TONGIORGI P. and ALMANSANI P. 1981/1982. Migration of grey mullet fry into the Arno river : seasonal appearance, daily activity and feeding rhythms. *Fish. Res. J.* **1** : 219-234.
- TORRICELLI P., TONGIORGI P. and GANDOLFI P. 1988. Feeding habits of mullet fry in the Arno river (Thyrranian coast). I. Daily feeding cycle. *Boll. Zool.* **3** : 161-169.
- WILLIAMS P.J. and BROWN J.A. 1991. Developmental changes in foraging-predator avoidance trade-off in larval lumpfish *Cyclopterus lumpus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **76** : 53-60.
- WOOTTON R.J. 1990. Ecology of teleost fishes. Chapman & Hall, London. 404 p.
- YIP G.M. and CECH J.J. 1990. Food consumption rate of juvenile dwarf surfperch (*Micrometrus minimus*) : temperature and temporal effects. *Calif. Fish. Game.* **77** : 36-40.
- ZAMARRO J. 1992. Feeding behaviour of the American plaice (*Hippoglossoides platessoides*) on the southern Grand Bank of Newfoundland. *Neth. J. Sea Res.* **29** : 229-238.

Reçu le 20 juillet 1995 ; received July 20, 1995
 Accepté le 12 janvier 1996 ; accepted January 12, 1996

RELATIONS HOMME-MILIEU VÉGÉTAL PENDANT LES CINQ DERNIERS MILLÉNAIRES DANS LA PLAINE LITTORALE DU PENEDÈS (NORD-EST DE LA PÉNINSULE IBÉRIQUE)

Man-vegetation relationships during the last five millennia in the littoral plain of Penedès (NE Iberian Peninsula)

S. RIERA, A. ESTEBAN

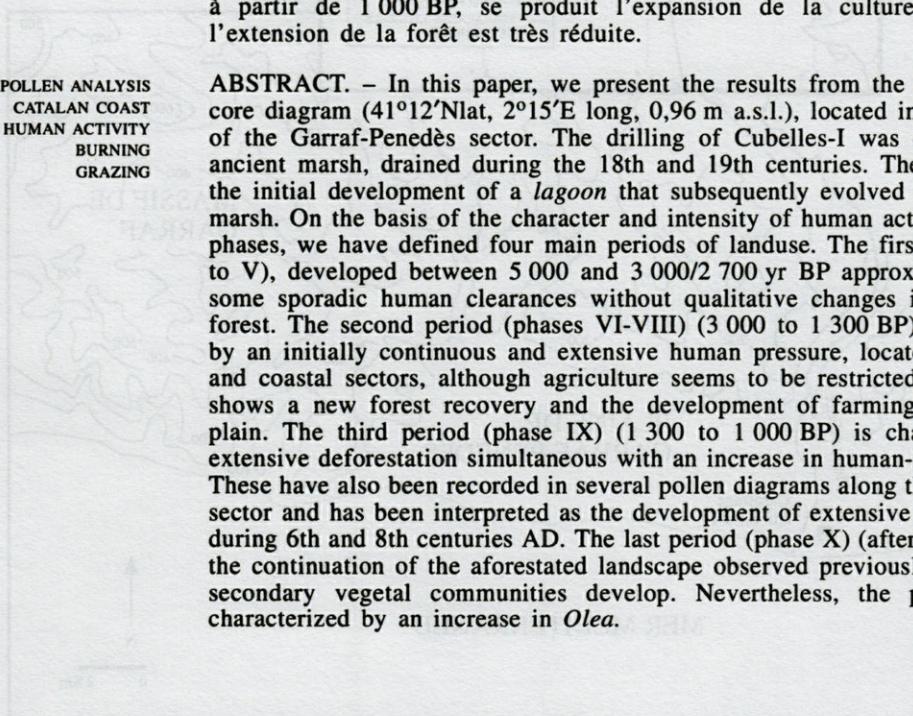
Departamento de Biología Vegetal-II, Facultad de Farmacia, Universidad Complutense, 28040 Madrid, Espagne

ANALYSE POLLINIQUE
ACTION ANTHROPIQUE
LITTORAL CATALAN
BRULAGES
ÉLEVAGE

RÉSUMÉ. – Les résultats de l'analyse pollinique du carottage Cubelles-I (41°12'lat N, 2°15'long E, 0,96 m.s.n.m.), situé près de la côte catalane (NE de la Péninsule Ibérique) sont présentés. Selon le caractère et l'intensité de l'action anthropique, on distingue quatre grandes périodes. La première, comprise approximativement entre 5 000 et 3 000 ans BP, se définit par une action humaine ponctuelle, permettant la restauration postérieure de la forêt. La deuxième période, entre 3 000 et 1 300 BP approximativement, montre une action plus prolongée, parallèlement à l'apparition des premiers incendies. Pendant cette période, la pression anthropique n'a pas été homogène sur tout le littoral catalan. La troisième période – 1 300 à 1 000 BP – est caractérisée par de vastes déforestations, avec une forte expansion des feux. Il y a trace de ce même fait dans d'autres secteurs du littoral catalan, entre 1 500 et 1 300 BP, ce qui fait penser à une généralisation des activités d'élevage extensif. Au cours de la quatrième période, enfin, c'est-à-dire, à partir de 1 000 BP, se produit l'expansion de la culture de l'olivier, et l'extension de la forêt est très réduite.

POLLEN ANALYSIS
CATALAN COAST
HUMAN ACTIVITY
BURNING
GRAZING

ABSTRACT. – In this paper, we present the results from the Cubelles-I pollen core diagram (41°12'Nlat, 2°15'E long, 0,96 m a.s.l.), located in the littoral plain of the Garraf-Penedès sector. The drilling of Cubelles-I was carried out in an ancient marsh, drained during the 18th and 19th centuries. The lithology shows the initial development of a lagoon that subsequently evolved towards a littoral marsh. On the basis of the character and intensity of human activity during these phases, we have defined four main periods of landuse. The first period (phases I to V), developed between 5 000 and 3 000/2 700 yr BP approximately. It shows some sporadic human clearances without qualitative changes inside the natural forest. The second period (phases VI-VIII) (3 000 to 1 300 BP), is characterized by an initially continuous and extensive human pressure, located both in inland and coastal sectors, although agriculture seems to be restricted. The phase VIII shows a new forest recovery and the development of farming activities in the plain. The third period (phase IX) (1 300 to 1 000 BP) is characterized by an extensive deforestation simultaneous with an increase in human-induced burnings. These have also been recorded in several pollen diagrams along the littoral Catalan sector and has been interpreted as the development of extensive grazing activities during 6th and 8th centuries AD. The last period (phase X) (after 1 000 BP) shows the continuation of the aforesaid landscape observed previously, although some secondary vegetal communities develop. Nevertheless, the period is mainly characterized by an increase in *Olea*.



INTRODUCTION

Dans le cadre d'un projet de reconstruction paléovégétale du littoral méditerranéen de la Péninsule Ibérique pendant l'Holocène, nous présentons les résultats de l'analyse pollinique d'un carottage réalisé au centre de la côte catalane. Il s'agit du sondage Cubelles-I, effectué dans une ancienne formation lagunaire juxtalittorale, située dans la plaine littorale du Penedès (Fig. 1) (Riera, 1995).

L'identification et la caractérisation de l'action anthropique à partir de l'analyse pollinique, n'est pas un problème aisé dans ces aires littorales.

Les variations polliniques enregistrées sur des diagrammes provenant de ces secteurs montrent

l'existence de changements végétaux dans des milieux divers (littoraux, juxtalittoraux, versants, etc.), milieux géographiquement très rapprochés dans la petite plaine littorale étudiée. Le diagramme pollinique met donc en évidence les changements de communautés végétales caractéristiques des lignes côtières, résultat des variations sédimentologiques provoquées par des événements géomorphologiques, si caractéristiques du fort dynamisme des secteurs littoraux. D'autre part, dans ces diagrammes polliniques on dénote aussi l'évolution végétale des secteurs juxtalittoraux et des zones plus intérieures, conséquence des oscillations climatiques, de l'impact anthropique ainsi que des processus géomorphologiques.

Il faut noter une autre difficulté dans l'étude pollinique des milieux littoraux, comme la pré-

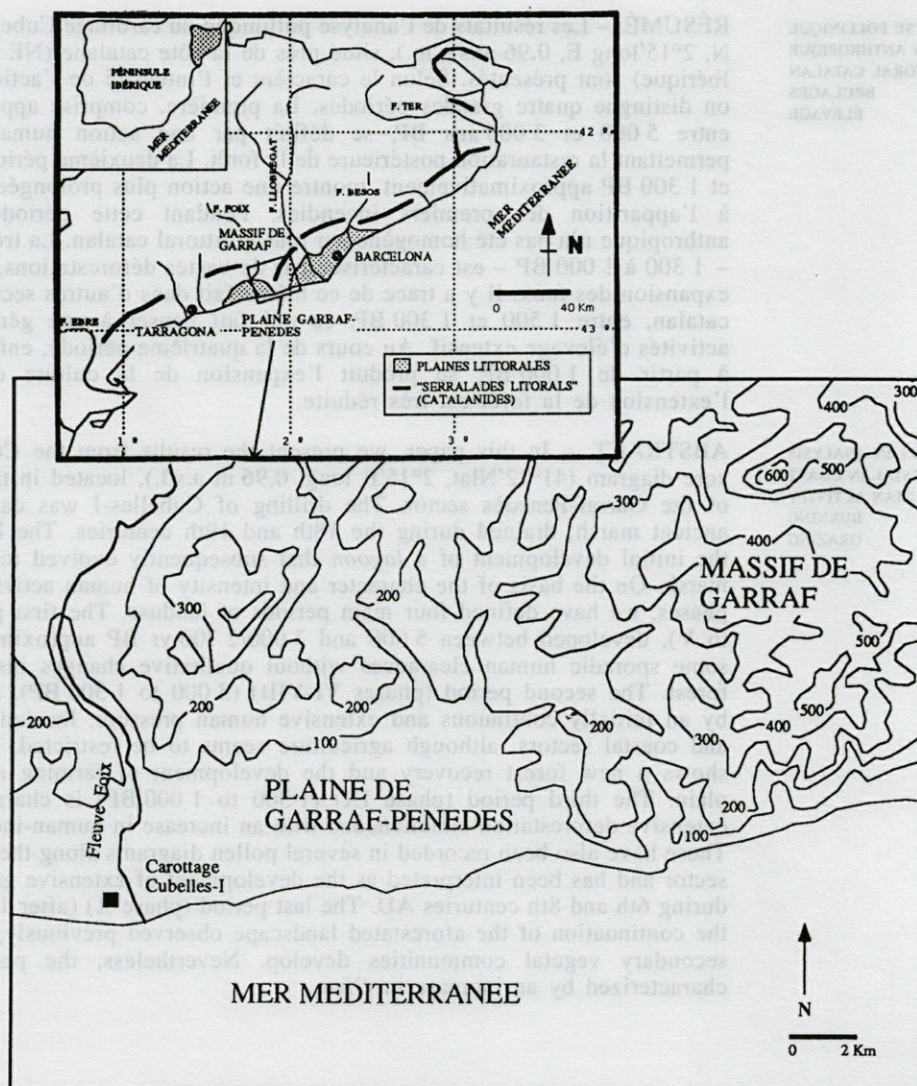


Fig. 1. - Localisation et carte de la plaine littorale du Garraf-Penedès; les unités topographiques principales et la localisation du carottage Cubelles-I sont indiquées.

Location and map of the littoral plain of Garraf-Penedès indicating the main topographical units and the location of the boring-site of Cubelles-I.

sence dans leurs communautés naturelles d'un certain nombre de taxons qui seraient considérés dans d'autres zones comme des indicateurs de la présence humaine. Ce problème concerne autant les Indicateurs Anthropiques Primaires (I.A.P.) que les Secondaires (I.A.S.) (Behre, 1990). Parmi les premiers, le cas du taxon pollinique *Cerealia t.* est le plus clair : il peut être produit par des céréales ou par des Graminées sauvages caractéristiques des secteurs littoraux (*Ammophila arenaria* et genres *Elymus*, *Agropyrum* et *Glyceria*). Entre les I.A.S., on peut citer par exemple les taxons *Carduus/Cirsium* (sols nitrophiles littoraux); *Plantago t. coronopus* (sols saumâtres); *Polygonum t. persicaria* (sols humides vaseux). De plus, dans la région phytogéographique étudiée, certaines espèces cultivées sont aussi présentes sous forme naturelle, notamment *Olea europaea*.

En ce qui concerne la caractérisation de l'action humaine en Méditerranée Occidentale, il y a aussi une difficulté due au manque d'études de référence. Même si pour la Méditerranée Orientale il existe de nombreux travaux (Behre, 1990; Bottema, 1982; Bottema and Woldring, 1990 etc.), permettant d'établir des similitudes et des dissimilitudes avec des modèles d'action anthropique établis au centre et au nord de l'Europe (Behre, 1988; Iversen, 1941; Turner, 1964; Troels-Smith, 1984, etc.), ce n'est pas le cas pour la région occidentale, où les travaux publiés dans cette perspective sont nettement insuffisants (Pons and Thimon, 1987; Stevenson and Harrison, 1992 etc.).

CADRE GÉOGRAPHIQUE

La plaine littorale du Penedès, au centre de la côte Catalane, s'ouvre au Sud sur la mer Méditerranée, et est limitée au N-NE par le massif calcaire du Garraf et ses extensions, qui forment une partie du système des *Serralades litoralis* (Fig. 1). Les hauteurs proches de la plaine s'étagent vers 300-370 m et culminent à 600 m dans le massif de Garraf. Lithologiquement, il s'agit de matériaux crétacés très karstifiés.

La plaine ainsi limitée est très étroite, atteignant à peine 3 km de largeur. Elle est constituée par 2 niveaux, un niveau supérieur de matériaux quaternaires pré-holocènes, et un niveau inférieur holocène, formé principalement par l'apport d'alluvions de ruissellement. Ils sont séparés par un talus érosif qui suit à peu près la courbe topographique des 20 m. Dans le niveau inférieur on trouve des formations lagunaires littorales fossiles, séparées de la mer par des cordons dunaires (Marques and Julia, 1987) (Fig. 2).

Cette zone s'inscrit dans un climat méditerranéen, à caractère sub-aride maritime. La tempéra-

ture moyenne annuelle est 16,7 °C, avec des hivers très tempérés et des étés chauds. Les précipitations moyennes sont de 546 mm. Le trait le plus caractéristique du régime annuel est une aridité estivale intense et très prolongée en juin, juillet, août et septembre (Léon Llamazares, 1989).

Du point de vue biogéographique, il se produit dans ce secteur un contact entre la végétation méditerranéenne méridionale (*Oleo-Ceratonion*) et la végétation méditerranéenne septentrionale (*Quercion ilicis*) (Fig. 2) (Bolos, 1985). Le passage entre ces deux domaines coïncide avec un changement lithologique entre les substrats calcaires du Garraf, au sud, et les substrats siliceux qui se trouvent au nord-est. Ce changement amplifie les différences entre les deux domaines, tout en provoquant au sud une xéricité édaphique plus accentuée (Bolos, 1962).

Le caractère anthropisé et le maigre développement des sols du secteur conditionnent la composition et la structuration de la végétation actuelle. Dans les collines intérieures qui délimitent la plaine, l'association la plus étendue est le *Quercio-Lentiscetum*. Physionomiquement, il s'agit d'un maquis, composé principalement de *Quercus coccifera*, *Chamaerops humilis*, *Pistacia lentiscus*, *Olea europaea var. sylvestris*, *Pinus halepensis* clairsemés etc. Sur les sols les plus profonds des secteurs plus intérieurs des *Serralades litoralis*, sur les versants nord, on trouve quelques restes du *Quercetum ilicis galloprovinciale*, très dégradés, avec des formations de *Buxus* et des pinèdes (*Pinus halepensis*). Celles-ci constituent les formations arborescentes les plus répandues, à cause notamment des replantations (AAVV, 1993; Bolos, 1962).

MATÉRIEL

Le carottage Cubelles-I (41°12'N lat, 2°15'E long, 0,96 m.s.n.m.) a été réalisé avec un carottier continu. Sur 7 m de sédiment, 5 appartiennent à un milieu sédimentaire de type lagune et marais, datant de l'Holocène, et 2 à des formations continentales. En gros, on peut distinguer 6 unités dans la colonne stratigraphique holocène (Fig. 3); Unité I : unité sableuse oxydée, stérile polliniquement; Unité II : de caractère tourbeux et de faible puissance; Unité III : la plus développée, dépassant les 2 m d'épaisseur, formée de vase très organique avec des Lamellibranches (genre *Cardium*), correspondant à un faciès lagunaire, avec une influence marine importante; Unité IV : tourbe compactée; Unité V : à caractère plus détritique, avec des vases organiques; Unité VI : sables, correspondant au niveau sub-aquat de plage.

Ces données mettent en évidence deux séquences : a) transgressive : passage d'un faciès de marais (- 4,5 m) à un faciès lagunaire (- 4,2 à - 2,0 m), signifiant un accroissement progressif de l'influence marine, postérieur à une phase d'une certaine stabilité de la

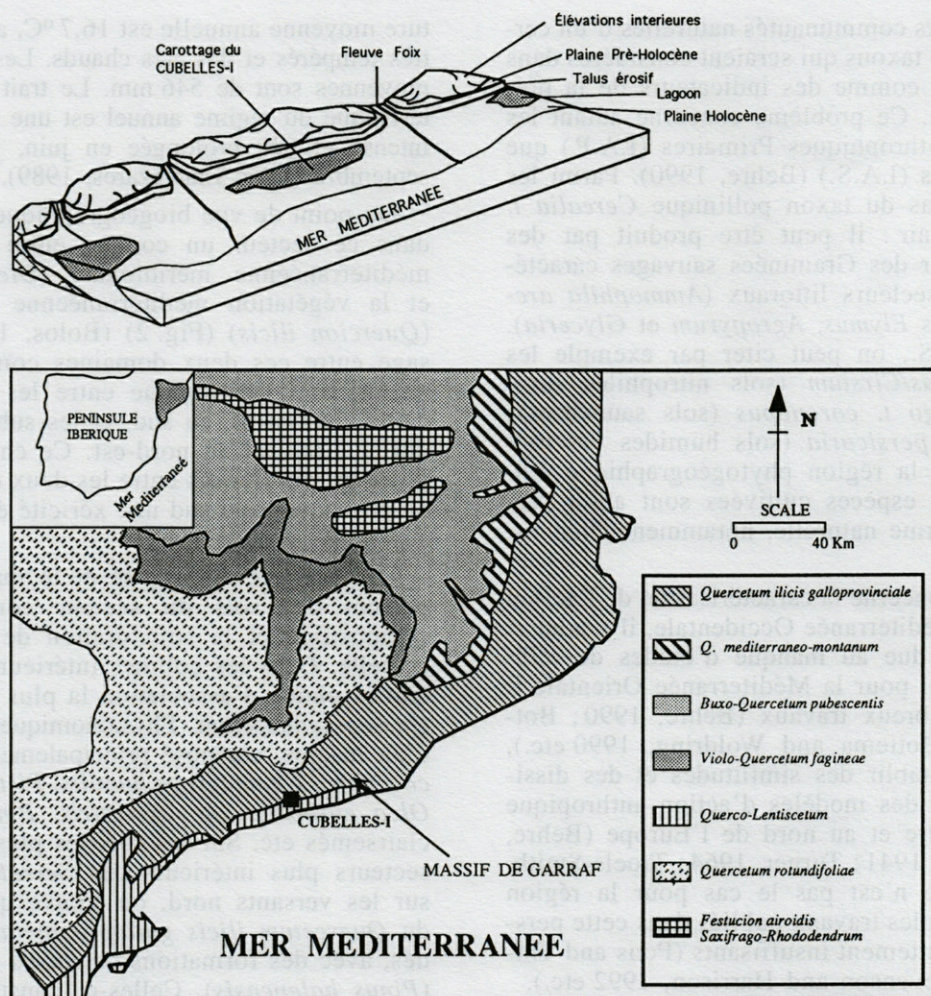


Fig. 2. — En haut, schéma topographique et lithologique de la plaine littorale du Garraf-Penedès (Extrait de M.A. Marqués) (1986). En bas, communautés végétales principales du secteur nord-est de la Péninsule Ibérique (extrait d'O. de Bolós (1985)).

Above, topographic diagram and lithological features of the littoral plain of Garraf-Penedès. From M.A. Marqués (1986); below, main vegetational communities from the NE of the Iberian Peninsula. According to O. de Bolós (1985).

ligne côtière, daté aux alentours de 5 000 BP. b) régressive: passage d'un faciès lagunaire à un faciès de marais, et postérieurement au colmatage du marécage. Ce processus de continentalisation débute après 2 400 BP.

MÉTHODES

On a analysé un total de 45 échantillons, pour 3,5 m de sédiment utile polliniquement, en suivant la méthode classique de traitement chimique (Faegri and Iversen, 1975) et parfois la concentration en liquide dense (Guillet and Planchais, 1969). On a utilisé la méthode volumétrique (Cour, 1974), pour obtenir des valeurs de concentration pollinique.

Deux difficultés surviennent pour interpréter le diagramme pollinique. La première concerne l'identification des secteurs de provenance de l'émission

pollinique. Ainsi, dans le diagramme pollinique on observe la forte présence de taxons locaux, correspondant à des espèces végétales juxtalittorales. Cela nous a amenés à donner aussi un diagramme de concentrations polliniques absolues (Fig. 5 et 7), qui a été utile pour mieux définir les phases de pression anthropique au long de la séquence, isolant, dans une certaine mesure, l'influence dans les diagrammes des taxons répondant à une dynamique locale, qu'il faut mettre en relation avec l'évolution géomorphologique de la plaine littorale et juxtalittorale.

2^e difficulté: il s'agit de distinguer les variations du spectre pollinique attribuables à l'action de l'homme et celles dues à l'action des processus géomorphologiques. Les critères pour l'identification de l'action de l'homme sont les suivants:

a) Les valeurs des cendres en concentration pollinique nous indiquent la présence de brûlis. Actuellement, seulement 5% des feux en forêt méditerranéenne sont attribuables à des causes naturelles (Le Houreau, 1987). La méthode de R.L. Clark (1982) a permis d'étudier les microcharbons.

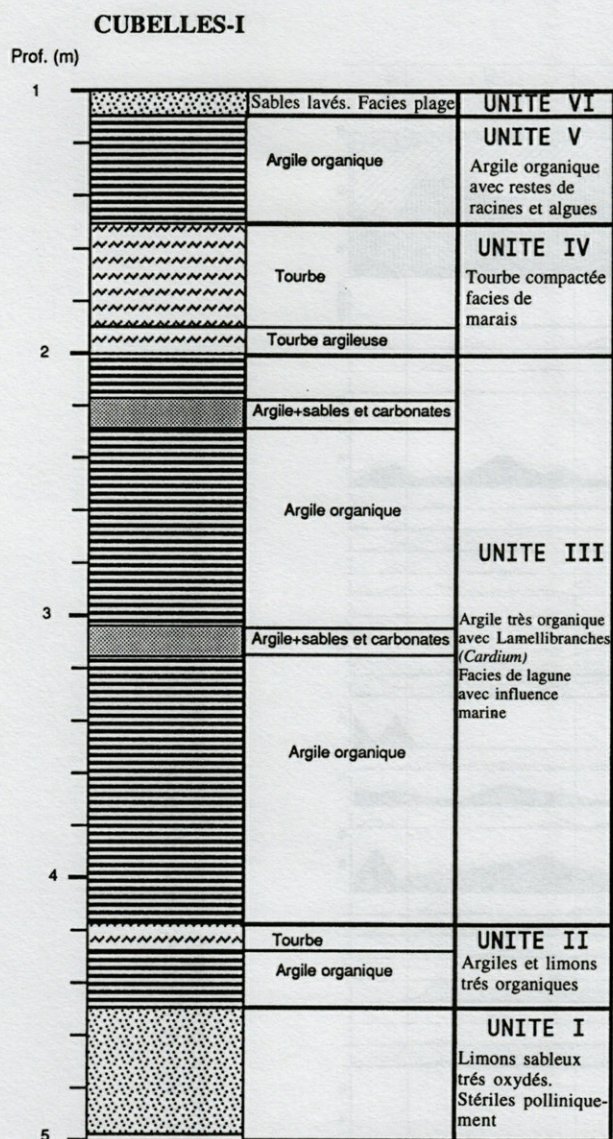


Fig. 3. – Stratigraphie du carottage Cubelles-I.
Lithology of the Cubelles-I core.

b) La variation des valeurs d'AP en pourcentage et en concentration pollinique, indique le taux de couverture forestière. A cet égard, les valeurs polliniques des taxons arborés qui se développent en dehors des milieux juxtalittoraux et littoraux (*Quercus t. ilex*, *Quercus* à feuillage caduque etc.) sont particulièrement utiles.

c) Les oscillations de quelques taxons arbustifs, indicateurs de l'existence des communautés secondaires (Ericaceae, *Buxus*, *Cistus*, Thymelaceae), excluant ceux qui se trouvent en position juxtalittorale (principalement *Juniperus* et *Pistacia*).

d) La présence d'Indicateurs Anthropiques Primaires et Secondaires (Behre, 1981, 1990; Bottema & Woltring, 1990), compte tenu des remarques antérieures.

La combinaison de ces éléments permet l'identification indéniable de l'impact humain, et la formu-

lation d'hypothèses sur l'aire de l'impact, son intensité et son caractère.

Néanmoins, pour distinguer clairement la cause des variations du spectre pollinique, on présente d'abord la zonation pollinique du diagramme Cubelles-I, sur laquelle on établit les relations possibles existant entre changements polliniques (végétation) et sédimentologiques (dynamique littorale) (Fig. 4 et 5). Puis un 2^e groupe de diagrammes montre les phases d'intervention anthropique (Fig. 6 et 7).

CHRONOLOGIE DE LA SÉQUENCE

On a obtenu pour la séquence 4 datations absolues : 5 040 ± 70 BP (430 cm), 3 680 ± 80 BP (321 cm), 2 390 ± 130 BP (209 cm) et 950 ± 50 BP (135 cm). Bien que ces dates ne soient pas calibrées, elles s'accordent bien avec les données stratigraphiques et palynologiques obtenues dans d'autres aires du littoral catalan (Esteban *et al.* 1993, Riera and Esteban, 1994; Riera, 1995a). En fonction de la stratigraphie et de la sédimentologie de la séquence et des datations absolues, on a calculé les taux de sédimentation pour la même séquence :

- 430 à 321 cm de profondeur : 0,809 mm/an
- 321 à 209 cm de profondeur : 0,872 mm/an
- 209 à 135 cm de profondeur : 0,514 mm/an
- 135 à 95 cm de profondeur : 0,674 mm/an

Dans l'article, quelques âges ont été extrapolés pour les phases d'action anthropique; il faut donc être conscient de la valeur hypothétique des conclusions tirées selon cette méthode.

Zonation du diagramme

On a identifié dans le diagramme pollinique 4 zones polliniques (Fig. 4 et 5).

La première zone, CUB-A, se caractérise globalement par la prédominance, dans l'ensemble AP, de *Quercus t. ilex*, *Quercus* à feuillage caduc, *Pinus* et spécialement, *Pistacia*. On peut subdiviser CUB-A en 3 subzones. La subzone inférieure, CUB-A1, se caractérise par la pauvreté pollinique du sédiment et par des forts pourcentages d'*Asteraceae liguliflorae*, conséquence du remaniement des niveaux sableux inférieurs. Dans la subzone CUB-A2 on voit un fort développement des taxons herbacés, notamment les *Chenopodiaceae*, *Poaceae* et *Cyperaceae*, fait qui montre l'existence d'un milieu lagunaire avec de l'eau peu saumâtre. Cette constatation se renforce par l'identification sédimentologique d'un niveau de marais. La subzone supérieure, CUB-A3, se caractérise par le développement de *Pinus* et des taxons arbustifs, comme *Buxus* et des Ericaceae. Parallèlement, on observe une réduction notable (spécialement visible en concentration pollinique)

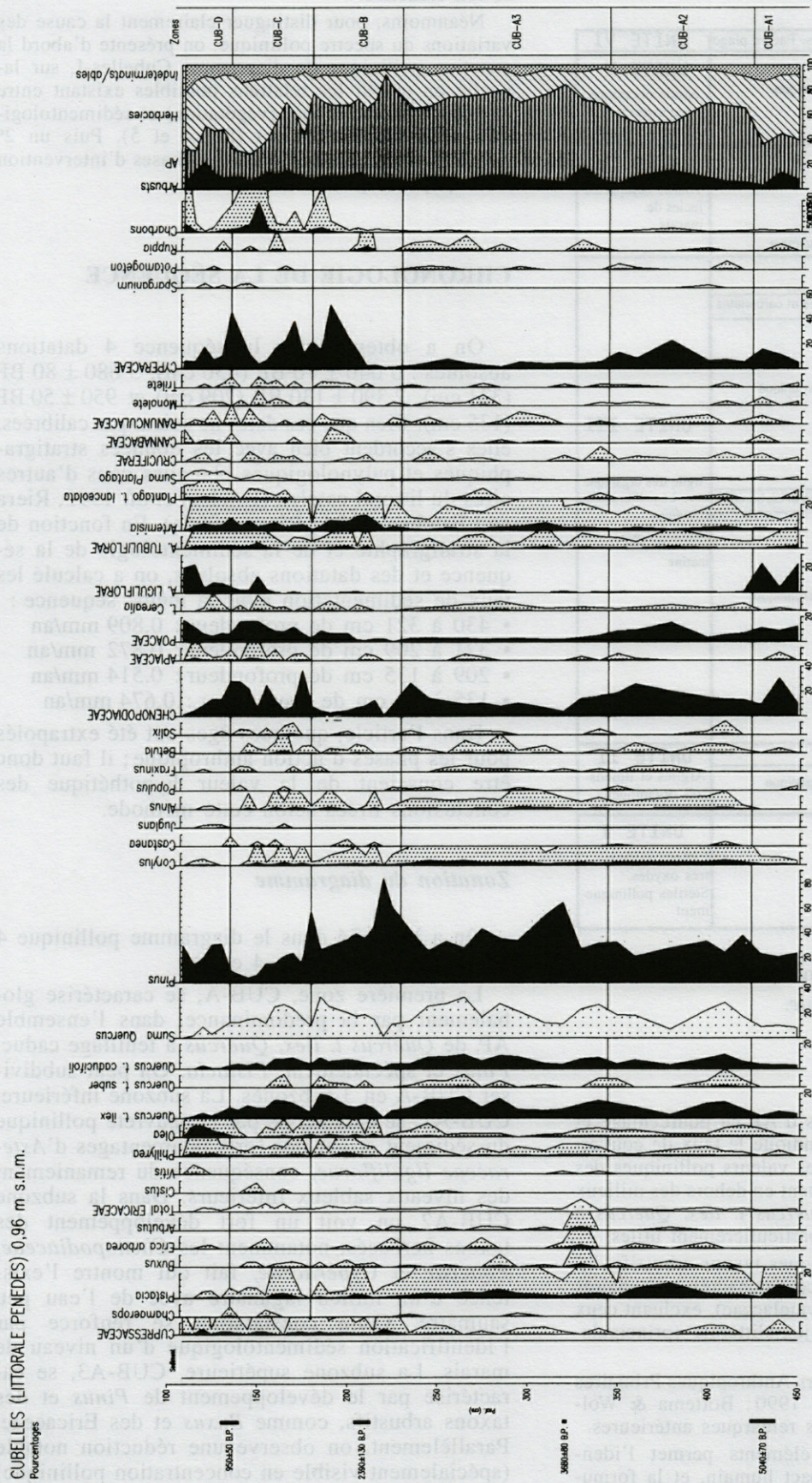


Fig. 4. - Zonation du diagramme pollinique (valeurs des pourcentages) du sondage Cubelles-I.
Pollen zones of the percentage diagram of Cubelles-I.

CUBELLES (LITTORAL PENEDES) 0,96 m s.n.m.
Concentration Pollinique

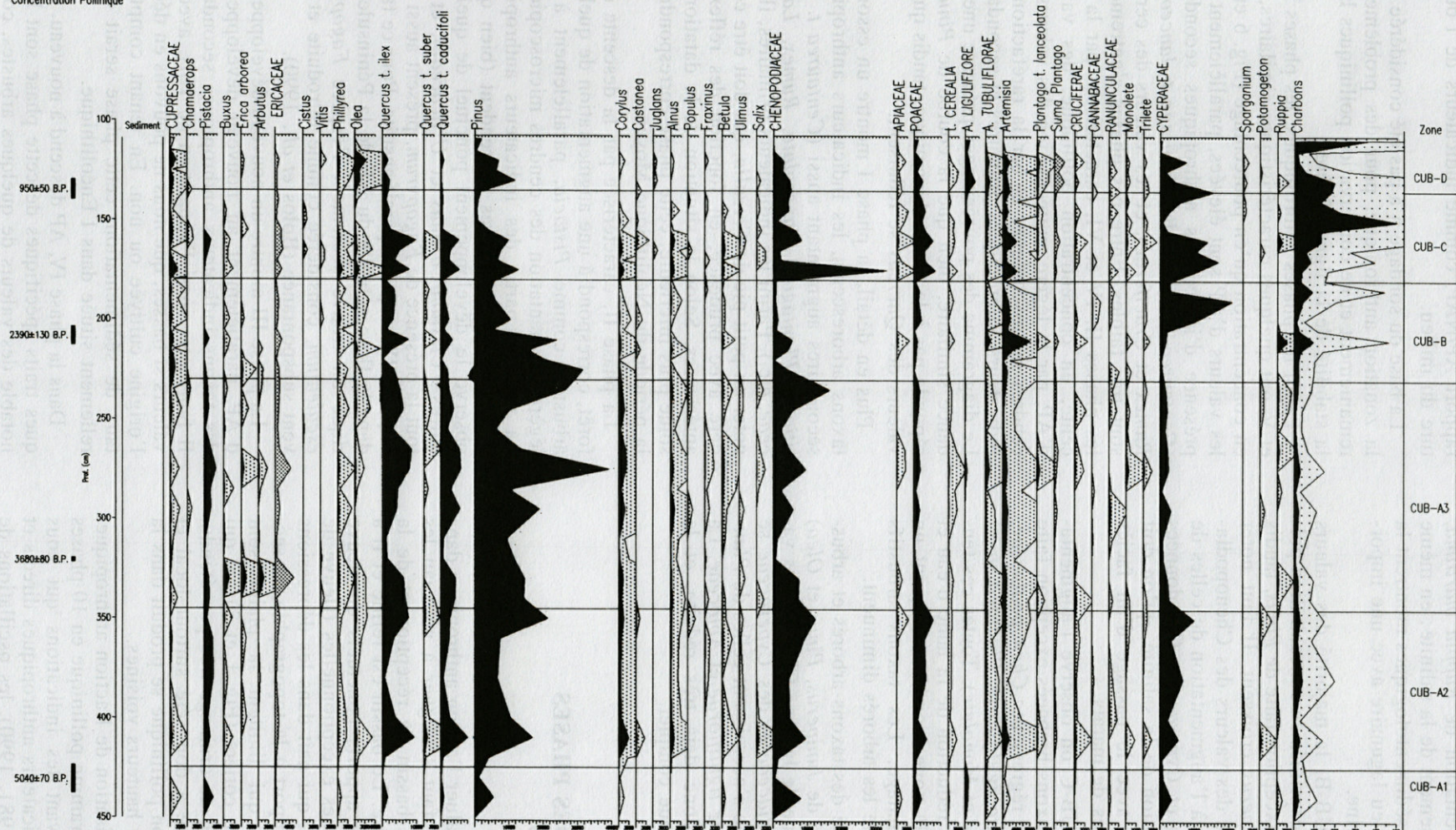


Fig. 5. – Zonation du diagramme pollinique (concentrations polliniques absolues) du sondage Cubelles-I.
Pollen zones of the concentration pollen diagram of Cubelles-I.

(Fig. 5) des *Chenopodiaceae*, *Poaceae* et *Cyperaceae*, et une augmentation de *Ruppia maritima*, indiquant l'accroissement de la salinité; en même temps, les données sédimentologiques montrent la formation d'un milieu lagunaire avec une importante influence marine.

Dans la zone CUB-B, la majorité des valeurs des taxons arborés exprimés en concentration pollinique diminuent, exception faite de *Pinus*, tandis que celles de *Juniperus* croissent. Il faut noter aussi la forte baisse des valeurs des *Chenopodiaceae*, parallèlement à l'augmentation de celles de *Poaceae*, *Artemisia* et *Cyperaceae*. Ces données montrent la diminution de la salinité, qu'on doit mettre en relation avec le passage d'un faciès lagunaire à un faciès de marais.

Dans la zone CUB-C on observe l'augmentation de nombreux taxons herbacés-exception faite des *Cyperaceae*, qui régressent : *Chenopodiaceae*, *Apiaceae*, *Asteraceae liguliflorae*, *Plantago sp.* et les Filicales (*Trilete* et *Monolete*). Toutes ces tendances montrent la réduction de la lame d'eau et de l'extension de la zone inondée, marquant un processus de colmatage. Les taxons arbustifs croissent, tandis que les arborés diminuent.

Enfin, la majorité des taxons arborés et arbustifs (exception faite de *Juniperus*, *Pinus* et *Olea*) disparaissent presque de la zone CUB-D. Les valeurs des *Chenopodiaceae* et des *Cyperaceae* se réduisent, tandis que s'accroissent celles de *Plantago*, des *Asteraceae liguliflorae* et *Apiaceae*. La zone humide est donc déjà très réduite, et le colmatage est presque complet.

DESCRIPTION DES PHASES ANTHROPIQUES

Pour pouvoir évaluer l'action anthropique dans la zone étudiée, il faut souligner à nouveau les caractéristiques du bassin de réception et de la topographie de l'aire. Le bassin est fermé et il a seulement reçu les apports ponctuels du fleuve Foix en cas de pluies exceptionnelles (fleuve de très court parcours, qui naît dans les dépressions intérieures). Par rapport à la topographie du secteur, les hauteurs qui limitent la plaine sont proches de la ligne côtière (Fig. 1 et 2), ce qui configure un réseau de drainage très peu étendu. Le dépôt pollinique a donc été surtout local et régional : l'émission pollinique se produit dans la petite plaine et les hauteurs voisines.

Pour la caractérisation de l'action anthropique, on a divisé le diagramme pollinique en 10 phases (Fig. 6 et 7), suivant les indications qui nous fournissent les indicateurs anthropiques directs et indirects (Behre, 1981, 1990), les oscillations de

la courbe d'AP en concentration pollinique et le rapport AP/NAP, comme indicateurs de l'ouverture du milieu.

La base du sondage n'a pas été considérée dans la zonation anthropique, pour des problèmes de remaniement et de conservation polliniques liés à la stabilité de la ligne côtière.

Parmi les phases anthropiques, les phases I, III et V, ont quelques caractéristiques similaires, tant en concentration qu'en pourcentage (Fig. 6 et 7) : les valeurs d'AP sont élevées, parallèlement à la présence d'indicateurs anthropiques secondaires (*Centaurea t. solstitialis*, *Plantago t. lanceolata*, *Rumex* et *Cruciferae*), et les valeurs des cendres sont très faibles. Entre ces phases s'entremêlent les phases II, IV et VI, caractérisées par la descente, en concentration pollinique, des valeurs d'AP, par la légère augmentation des valeurs des cendres microscopiques et par la raréfaction des indicateurs anthropiques primaires et secondaires. Le diagramme des pourcentages présente une tendance similaire, bien que la courbe de *Pinus* ne réponde pas à la même dynamique, tandis que les valeurs des *Quercus* se réduisent.

Plus en détail, la phase I montre un essor des taxons arborescents, les indicateurs anthropiques secondaires augmentant aussi (*Centaurea t. solstitialis*, *Plantago t. lanceolata*, *Rumex*, *Lamiaceae*, etc.). Parmi les indicateurs primaires, il faut noter un petit pic de *Cerealia*, qui doit être considéré avec prudence, en fonction des réflexions antérieures. Selon la situation de la datation absolue plus inférieure, cette phase correspondrait à la période du Néolithique Moyen.

La phase II, caractérisée par la descente de la forêt, correspond à une augmentation de quelques arbustes, comme *Pistacia*, parallèlement à une légère augmentation des cendres microscopiques. La majeure partie des indicateurs anthropiques primaires et secondaires descendent (bien qu'on observe le développement ponctuel de quelques autres : *Cirsium/Carduus* et *Urticaceae*), et surtout la présence de *Fagopyrum*, présent aussi dans la phase IV et qui disparaît ensuite. Pour ce taxon, dans la flore actuelle du NE de la Péninsule Ibérique on trouve seulement l'espèce *Fagopyrum esculentum*, considérée comme introduite et souvent subspontanée (Bolos *et al.*, 1990).

La phase III montre un nouveau développement d'AP, parallèlement au nouveau développement des taxons indicateurs anthropiques secondaires. Il faut noter aussi l'apparition de *Vitis*, avec des valeurs si basses, que nous ne pouvons en déduire l'origine cultivée ou non. En tenant compte du taux de sédimentation, cette phase serait culturellement située dans l'Enéolithique.

Dans la phase IV, AP descend à nouveau. Quelques traits spécifiques de cette phase sont le pic notable des valeurs de quelques arbustes, comme

CUBELLES-I

(Penedes, Barcelona) 1 ma.s.l.

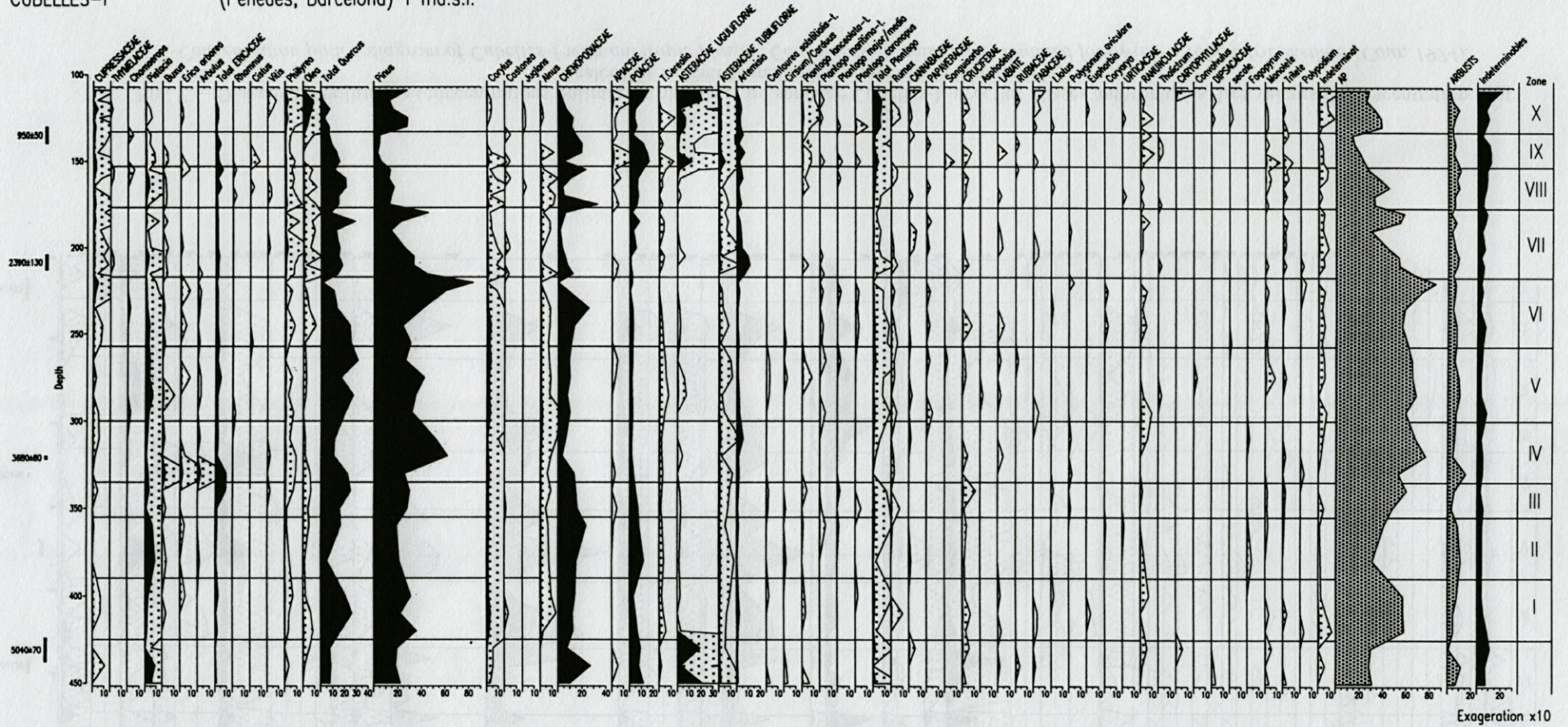


Fig. 6. – Diagramme pollinique (valeurs des pourcentages) du sondage Cubelles-I, avec les phases anthropiques. Les pourcentages sont calculés d'après le nombre total de palynomorphes identifiés.

Percentage pollen diagram of Cubelles-I with anthropic phases. Percentages are established using the total number of palynomorphs per sample.

CUBELLES-I

(Penedes, Barcelona) 1 m a.s.l.

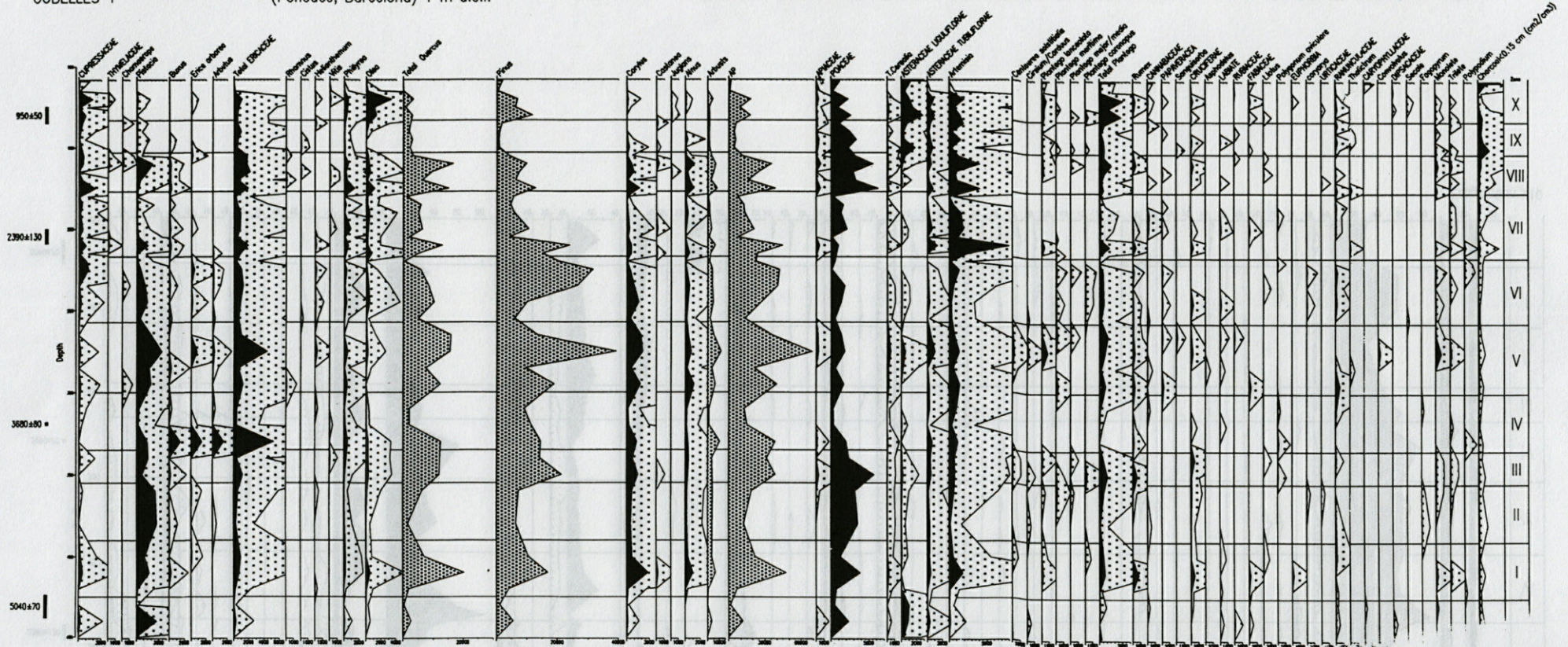


Fig. 7. - Diagramme pollinique (concentrations polliniques absolues) du sondage Cubelles-I, avec les phases anthropiques. Les valeurs de concentration sont calculées suivant la méthode volumétrique (Cour, 1974).

Concentration pollen diagram of Cubelles-I with anthropic phases. Concentration values are obtained following a volumetric method (Cour, 1974).

Erica arborea, *Arbutus*, *Ericaceae* et *Buxus*; le maintien des valeurs de *Pinus*, montrant un faible recul en concentration et une augmentation en pourcentage; le faible développement des taxons indicateurs anthropiques; la dernière apparition de *Fagopyrum*; et les valeurs presque insignifiantes des cendres. La datation de 3680 ± 80 BP situe cette phase dans la période du Bronze Ancien.

Pendant la Phase V, parallèlement à un nouvel essor des AP, réapparaissent fortement les indicateurs anthropiques primaires (*Cerealia*), ainsi que les herbacés secondaires. Pour ce qui est des indicateurs secondaires arbustifs, *Ericaceae* croît, principalement en concentration. Il se produit aussi une petite hausse du taux des cendres. Culturellement, par extrapolation des datations, cette phase s'inscrirait dans un Bronze Moyen-Final.

La Phase VI (Fig. 6 et 7), se caractérise par une descente continue des *Quercus* et *Pistacia*, une retombée et remontée postérieures des *Pinus*, et une descente générale des indicateurs anthropiques. Quant aux *Cerealia*, leurs valeurs descendent, malgré la présence, pour la première fois, de *Secale*. En raison de la datation de la base de la phase VII (2390 ± 130 BP), on situe cette phase VI au début de l'Age du Fer.

Dans la Phase VII, il faut noter une descente remarquable en valeur de concentration pollinique des *Pinus*, la continuation de la descente de *Quercus*, parallèlement à l'apparition des 2 premiers pics significatifs de cendres. Comme indicateurs anthropiques primaires, on trouve *Cerealia*, *Olea*, *Vitis*, mais ils restent des taxons aux valeurs très basses, et *Cannabaceae*, qui atteint la valeur maximum de la séquence. Quant aux indicateurs secondaires arbustifs, on voit un développement initial des Ericacées et *Buxus*, et le début de la courbe des Thymelacées. Cette phase correspond culturellement au deuxième Age du Fer (période romanorépublicaine et Haut-Empire), comme le montre la datation de 2390 ± 130 BP.

La phase VIII (Fig. 6 et 7) se définit par une récupération de la forêt, visible principalement en concentration pollinique (Fig. 7). On continue à trouver des indicateurs anthropiques directs, comme *Olea*, *Vitis* et *Cerealia*, toujours avec des valeurs faibles; on voit aussi réapparaître *Castanea*, et il y a des traces de la première apparition de *Juglans*. En ce qui concerne les arbustes, on observe une croissance des Ericacées, ainsi que la présence de *Cistus*; ce fait doit être mis en relation avec la croissance progressive de la courbe des cendres, qui atteignent leur maximum à la fin de la phase. Dans les deux diagrammes, on observe aussi la présence de probables indicateurs anthropiques secondaires, bien qu'avec des valeurs réduites (*Plantago t. lanceolata*, *Plantago major/media*, *Rumex*, *Papaveraceae*, *Cruciferae*, etc.). En l'absence de datations absolues pour

cette phase, on propose, par extrapolation, un âge compris entre 1700 et 1300 BP, approximativement. La partie terminale peut être datée aussi par corrélation avec d'autres diagrammes de la côte centrale catalane, comme on verra ci-après (Riera and Esteban, 1994; Riera, 1995). La phase VIII s'inscrirait ainsi dans le Bas-Empire Romain et la Tardo-Romanité.

La phase IX se caractérise par une brusque retombée des valeurs d'AP en concentration pollinique, tandis qu'en pourcentage le déclin est plus clair pour les valeurs de *Pinus* et plus graduel pour celles de *Quercus*. On arrive à des valeurs très faibles, coïncidant avec un pic élevé des cendres microscopiques, atteignant les valeurs maximales de la séquence. Ce fait est en accord avec l'augmentation des *Cistus*, taxon favorisé par le feu. D'autre part, les taxons correspondant à des cultures, comme *Vitis*, *Cerealia* et *Olea*, disparaissent presque; *Cerealia* a néanmoins un petit pic au niveau des pourcentages, à la base de la phase. D'autre part, les valeurs de concentration pollinique de la majeure partie des taxons herbacés baissent, à l'exception des *Asteraceae liguliflorae*. La partie supérieure de la phase est datée de 950 ± 50 BP. Pour la base, l'extrapolation donnerait un âge approximatif de 1300 BP, tandis que des niveaux d'incendies comparables ont été rapportés dans deux sondages proches de Cubelles, vers le nord. Ainsi, dans le diagramme de Besòs (Barcelona), le niveau des cendres se situe vers 1300 BP (Riera, 1993; Riera, 1995a), tandis que la datation de ce niveau à Murtrassa (Barcelona) est de 1258 BP (Riera and Esteban, 1994; Riera and Palet, 1994; Riera, 1995a).

Enfin, la Phase X se caractérise par la baisse continue de la majeure partie des taxons arborescents, à l'exception de *Pinus*, et de quelques arbustes, comme *Cupressaceae*, et par la forte poussée d'*Olea*. En même temps, *Vitis* réapparaît et *Cerealia* croît légèrement. Parmi les autres indicateurs anthropiques directs, il faut noter la nouvelle apparition de *Juglans* et *Secale* et la continuité des valeurs de *Cannabaceae*. Pour ce qui est des cendres, leur courbe décline dans un premier temps, pour remonter fortement à la fin du diagramme. La phase est aussi caractérisée par une importante croissance des taxons indicateurs secondaires herbacés, comme *Plantago*.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

A partir des phases définies ci-dessus, sont établies quatre grandes périodes, selon le caractère et la répercussion sur le milieu végétal de l'action anthropique (Riera and Esteban, 1994; Riera, 1995).

La première période (phases I à V) se définit donc par une action anthropique à caractère ponctuel, puis par une récupération de la forêt dans les mêmes conditions qu'auparavant. Il faut distinguer, néanmoins, deux types de phases. Ainsi, dans les phases II et IV, la forêt se réduit, principalement les *Quercus*, ce qui pourrait indiquer l'existence de défrichements sur les versants. Les valeurs des cendres sont basses, ainsi que celles des indicateurs anthropiques primaires (fondamentalement les céréales) et secondaires. A noter, l'apparition de *Fagopyrum* (il s'agit très probablement de l'espèce cultivée *F. esculentum*), qui n'aura plus de continuité postérieurement. Par contre, les phases I, III et V se caractérisent par le développement de la forêt et une croissance en diversité et en valeurs des taxons indicateurs anthropiques herbacés. Les valeurs des cendres sont, par contre, très basses.

Les trois phases ont en commun la présence de possibles indicateurs anthropiques secondaires qui ne vont plus apparaître dans la partie supérieure du diagramme, comme par exemple *Centaurea t. solstitialis*; d'autres taxons, comme *Rumex* et *Cruciferae*, ont des valeurs plus élevées dans cette période que dans les périodes suivantes. Les valeurs des céréales sont, en général, basses, mais plus élevées que dans les phases II et IV.

Quant à la phase V, on y observe un accroissement des valeurs des céréales, ainsi que le développement de taxons arbustifs. La diversité des taxons herbacés augmente, et de nouveaux indicateurs anthropiques secondaires apparaissent, allant en se développant, comme par ex *Papaveraceae* et *Sanguisorba t. minor*. Pendant cette phase, se produit donc une augmentation de l'agriculture et de l'élevage, avec une importance relative de la culture des céréales. L'apparition de nouveaux indicateurs peut être interprétée comme un changement dans les systèmes agraires, ou dans les cultures elles-mêmes.

D'autre part, au début de cette phase V on observe la présence des premiers pollens de *Chamaerops* et de *Rhamnus*, avec probablement *C. humilis* et *R. lycioides*, typiques de l'association *Quercus-Lentiscetum*, actuellement étendue dans le massif du Garraf. A titre d'hypothèse, on peut donc suggérer que l'installation de l'association végétale actuellement prédominante dans la zone, a eu lieu peu après la datation $3\ 680 \pm 80$ BP, approximativement vers $3\ 200$ - $3\ 300$ BP. Les causes qui vont déchaîner ce processus auraient été en partie climatiques, si on tient compte des sondages réalisés dans le domaine du *Quercion ilicis*, au nord du sondage Cubelles I. Dans ces sondages se produisent d'importants changements dans la composition végétale (développement de la chênaie verte) datés entre $3\ 500$ - $3\ 200$ BP (Riera, 1993; Riera et Esteban, 1994; Riera et Parra, 1994; Riera, 1995a).

La correspondance entre les données polliniques, leur attribution chronologique et les données archéologiques pour cette première période, est satisfaisante. Ainsi, au Néolithique Moyen, la majorité des archéologues pensent que se développe, dans la zone d'étude, une exploitation initiale des plaines à finalité agricole, interprétation qui correspond aux données polliniques et à la datation relative de la phase I. Les phases II et III sont difficiles à dater, tandis que la phase IV correspondrait au Bronze Ancien ou Ancien-Moyen. Dans ce cas, les données archéologiques font référence à une période d'habitation dans les grottes du massif du Garraf, ce qui concorde aussi avec l'hypothèse de l'exploitation des versants.

Pour la phase V, correspondant au Bronze Final, on repère archéologiquement le début d'une nouvelle occupation de la plaine au moyen de la formation de villages. Cette occupation humaine correspond polliniquement à la nouvelle exploitation de la plaine. Compte tenu des données polliniques (augmentation des céréales et des mauvaises herbes), on pense que l'exploitation s'intensifie. Il faut aussi noter que le processus de déforestation sur *Quercus*, *Pistacia* et les arbres à tendance mésoméditerranéenne qui se produit dans cette phase, se poursuit dans les périodes ibérique et romaine.

L'action anthropique qu'on observe à Cubelles-I au Néolithique et à l'Age de Bronze présente des éléments communs avec les phases *landnam* observées au nord et au centre de l'Europe (Iversen, 1941), ponctuelles dans le temps et l'espace, et le fait qu'elle permette la récupération postérieure de la forêt. Néanmoins, il existe de nombreuses différences entre les deux zones; ainsi, on ne trouve pas dans le diagramme de Cubelles-I de descente d'AP, synchrone de l'augmentation des cendres, de la croissance des indicateurs primaires et secondaires, ni de l'augmentation postérieure des arbustes et la nouvelle pousse de la forêt, caractéristiques d'une phase *landnam*.

La complexité écologique du milieu méditerranéen, et plus encore dans une zone charnière entre végétation méditerranéenne méridionale et septentrionale, nous oblige à être très prudents, et à repousser pour l'instant l'élaboration d'un autre modèle.

Cependant quelques éléments significatifs méritent un commentaire. Ainsi, on observe à Cubelles-I, dans cette première période, des taux de cendres très bas. Ce fait traduit un usage limité du feu dans la préparation des aires de culture et les pâturages. Il faut donc, dans notre zone, chercher des modèles agraires différents du *slash and burn*, pour ce qui concerne le Néolithique Moyen et les phases immédiatement postérieures. Au Néolithique Ancien, en dehors de la couverture chronologique de notre diagramme, le feu aurait

été plus utilisé, comme c'est le cas dans des niveaux anthropisés des sondages proches : Drasanes - 7 000/6 500 BP - et Besós - 6 700/6 500 BP - (Riera, 1990; Riera, 1993; Riera, 1995a; Riera, 1995b), dans la plaine de Barcelone; Courthézon - 7 350 ± 170 BP - (Triat-Laval, 1979) et Palavas - 6 780 ± 70 BP - (Plan-chais, 1987), en Provence.

Un deuxième élément de différence est la non-correspondance entre la diminution de la masse forestière et l'apparition des indicateurs anthropiques primaires et secondaires. Vu les caractéristiques du bassin de réception, on peut interpréter ce fait en relation avec la surface de l'impact humain. Si l'action anthropique avait affecté les versants des hauteurs intérieures de la plaine, les forêts de *Quercus* seraient les plus affectées, et l'éloignement de la zone d'émission pollinique par rapport au bassin de réception aurait provoqué une sous-représentation des indicateurs anthropiques herbacés. Cette hypothèse peut s'appliquer aux phases II et IV. Par contre, si l'action anthropique se produit dans des secteurs plus littoraux, la végétation des versants peut régénérer, augmentant la pluie pollinique d'origine forestière. L'action humaine sur la végétation serait plus juxtalittorale, et en conséquence les indicateurs anthropiques augmenteraient dans le spectre pollinique par proximité des exploitations. Tel serait le cas des phases I, III et V.

Quant aux caractéristiques des forêts méditerranéennes, leur spécificité fait que la dynamique de succession végétale pendant et après une perturbation anthropique est différente de celle des forêts caducifoliées et de Conifères du Centre et du Nord de l'Europe. Ainsi, la capacité de repousser d'une grande partie des espèces végétales des systèmes méditerranéens est très élevée, les rejets à partir des souches étant une des voies de régénération les plus communes après un incendie en forêt sclérophylle (autosuccession) (Trabaud, 1987). Ces facteurs écologiques pourraient expliquer la longueur des phases de déforestation détectées : environ 400 ans pour la phase II et 300 pour la phase IV. Néanmoins, il convient de rester prudent et on ne peut assurer qu'il n'existe pas d'oscillations au sein des phases de déforestation; un phénomène de cette nature a été repéré ailleurs dans des diagrammes provenant des milieux de forêt caducifoliée et de forêt de Conifères, donnant lieu à des phases de déforestation de 200 et 600 ans, interprétées comme une succession de petits épisodes *landnam* (Edwards, 1979)! La cause de ce phénomène serait la maille d'échantillonnage ou le taux bas de sédimentation.

La deuxième période (phases VI à VIII) se caractérise par une chute continue des valeurs d'AP, plus constante en concentration pollinique, avec une récupération finale dans la phase VIII. Il faut aussi noter une régénération importante des

valeurs de *Pinus* dans la phase VI, en même temps que les Cupressaceae montent, avec une baisse postérieure dans la phase VII.

Une approximation chronologique permet de situer le début de cette période de déforestation entre le Bronze Final et l'Ibérisme plein/début de la colonisation romaine (phase VI). Au premier stade, les défrichements semblent se produire dans des secteurs plus intérieurs (phase VI), tandis que la récupération du Pin marquerait une moindre pression sur le secteur juxtalittoral. A partir de 2 390 ± 130 BP (phase VII), la déforestation se généralise, affectant les secteurs intérieurs et littoraux, parallèlement à la première augmentation significative des cendres, marquant l'extension des incendies.

Cette augmentation de l'activité anthropique caractéristique de la phase VII, contemporaine des périodes romaines Tardo-Républicaine et Haut-Empire, comporte pourtant un développement limité de l'activité agricole, dans l'aire d'étude. Dans ce sens, les valeurs d'*Olea*, bien que devenant continues, ont une faible croissance, bien visible au début de la phase, et parallèle à l'essor de quelques indicateurs anthropiques secondaires herbacés et arbustifs. *Vitis* est à nouveau présent, mais avec des valeurs très faibles. Les valeurs des céréales sont aussi faibles. On est donc en présence, pour cette période, d'un processus progressif de déforestation par le feu, parallèle à un développement non extensif de l'agriculture.

La phase VIII montre une récupération de la forêt, surtout dans les hauteurs intérieures, tandis que les formations littorales et juxtalittorales semblent régénérer dans une certaine mesure. Par extrapolation de dates, on situe cette phase au Bas-Empire romain et au Tardo-Romanité.

Malgré la récupération de la masse forestière, le diagramme en pourcentages nous permet d'apprécier un changement dans la composition végétale. L'essor et la réapparition de quelques taxons comme *Chamaerops*, *Rhamnus*, *Cistus*, *Ericaceae* et *Thymelaceae* indiqueraient une 2^e extension du maquis (*Quercus-Lentiscetum*), la dégradation de ce même maquis provoquant l'extension de la brousse, en relation avec l'action humaine et l'augmentation du nombre des incendies pendant cette phase.

Le diagramme de concentration montre une légère augmentation de l'Olivier, la réapparition de la Vigne et de *Castanea*, et la première apparition de *Juglans*. On apprécie aussi une légère augmentation des taxons indicateurs anthropiques secondaires herbacés (cf. courbe continue de *Plantago* et *P. t. lanceolata*).

Ainsi, dans la VIII^e phase, la pression anthropique se centre sur les secteurs plus littoraux, où se développe une agriculture certainement plus intensive que pendant les phases romaines anté-

rieures. Ces constatations s'accorderaient avec les données archéologiques indiquant un abandon des *villae* (centres agraires romains) pendant les IV^e et V^e siècles, sauf celles proches du littoral, sans doute en raison d'un processus de concentration de la propriété.

La troisième période (phase IX) se définit par la réduction de la forêt et la forte augmentation de l'usage du feu. La forêt, surtout *Quercus*, *Pistacia*, *Corylus*, etc, ne se développera plus. Il faut tenir compte d'une phase d'intense érosion des sols, immédiatement après ces déforestations comme étant sûrement la conséquence de cette même perturbation, dans des secteurs proches de celui étudié, comme le Pla de Barcelona (Riera, 1993; Riera and Palet, 1994; Riera, 1995a). Cette phase se situerait entre 1 300 BP et 950 ± 50 BP. Pour caractériser l'action anthropique, il faut tenir compte de trois facteurs : 1, très fort accroissement des feux, et développement ultérieur des communautés arbustives; 2, développement en pourcentage de quelques taxons indicateurs anthropiques secondaires, comme *Poacea*, *Asteraceae liguliflorae* et *Plantago*; 3, réduction ou disparition d'indicateurs anthropiques primaires, comme *Olea*, *Cerealia* (avec un petit pic initial) et *Vitis*.

Il faut aussi ajouter les forts parallélismes de cette phase à incendies avec d'autres données synchroniques provenant du littoral catalan au nord de la plaine littorale du Penedès (Riera and Esteban, 1994). Ainsi, dans la plaine de Barcelona, dans le diagramme de Besós, on date ces incendies de 1 300 BP (Riera, 1993, 1995a), et ceux de Murtrassa de 1 258 BP (Riera and Palet, 1994; Riera, 1995a). Plus au nord, à Ullastret (Plaine littorale de l'Empordà, Girona), un niveau de déforestation similaire est daté de 1 510 BP (Esteban, 1988). Il se produit ainsi un processus d'uniformisation du paysage le long du littoral centre-nord de la Catalogne, contrastant avec l'hétérogénéité (que peut masquer la spécialisation) pendant la période romaine.

D'autre part, les études sur la morphologie du territoire effectuées dans la zone (Esteban *et al.*, 1993; Riera and Palet, 1994; Palet, 1995) montrent, au Haut-Moyen Age, la construction de cours pour le bétail et le développement d'un réseau de chemins de transhumance. En plus, les rares références sur cette période montrent l'augmentation de l'élevage transhumant (Riera and Esteban, 1994).

En conclusion, toutes les données disponibles permettent de proposer l'hypothèse d'une probable spécialisation dans l'élevage extensif dans la zone médiane de la côte catalane vers les VII^e et VIII^e siècles (Riera and Palet, 1994; Riera and Esteban, 1994).

La quatrième période (phase X) du diagramme montre la continuité d'un paysage ouvert, déforesté, hérité de la phase antérieure, à l'exception du développement des pinèdes comme communautés de substitution. Le fort processus érosif de la phase antérieure, indiqué ci-dessus, a provoqué l'amincissement des sols – sur substrat calcaire –, rendant impossible la régénération de la forêt qui préexistait. On voit donc la mise en place d'un paysage végétal similaire à celui de l'actuel, dominé par des maquis, brousses et pinèdes à *Pinus halepensis*. Parallèlement, on observe une croissance importante de l'Olivier, indiquant l'extension de la culture. Cette expansion a été repérée sur tous les diagrammes du littoral méditerranéen catalan (Esteban, 1988; Riera, 1993; Riera and Esteban, 1994; Riera, 1995a), et datée très récemment dans un diagramme parallèle à la côte de la plaine de Barcelone, à 790 BP (Pantaleón-Cano *et al.*, 1994). Cette expansion de l'Olivier est aussi présente dans la documentation écrite du XII^e siècle (Esteban *et al.*, 1993). On voit aussi une croissance de la vigne, bien que relative. Quant aux céréales, elles augmentent, tant en concentration qu'en pourcentage.

Les faibles valeurs des *Quercus* et la permanence de l'usage du feu, de même que le développement important des indicateurs anthropiques herbacés, permettent de penser à la continuité de l'exploitation des hauteurs voisines, probablement en vue de l'élevage. La persistance de ces faits fixerait, aussi comme conséquence de l'érosion du sol, le maquis dégradé avec du Pin qu'on a vu se développer dans la phase VIII. Les hautes valeurs de certains de ces indicateurs anthropiques répondent aussi, probablement, à un usage du secteur plus littoral pour les pâturages hygrophiles; cette pratique a été enregistrée dans des secteurs proches, tant par les données polliniques (Riera and Palet, 1994) que bibliographiques (Fernandez, 1989; Esteban *et al.*, 1993). Cette continuité de l'exploitation d'élevage du massif du Garraf et de ses contreforts est aussi attestée par des données documentaires et archéologiques (Esteban *et al.*, 1993), et par des informations historiques et ethnographiques; ce secteur a été jusqu'aux XIX-XX^e siècles, la zone terminale d'un couloir qui reliait les Pyrénées-Orientales et la côte, dans un modèle de transhumance saisonnière, avec des pâturages d'été dans les Pyrénées et des pâturages d'hiver sur le littoral et les dépressions intérieures (Vilà Valentí, 1950; Esteban *et al.*, 1993).

Quant à la chronologie, cette phase débiterait vers le XI^e s, tandis que le pic de l'Olivier se situerait probablement vers le XIII^e s, en fonction de la documentation historique et des datations absolues dans d'autres secteurs. La phase et la sédimentation du carottage finiraient, probablement, vers les XV-XVII^es (Esteban *et al.*, 1993).

REMERCIEMENTS – Nous remercions le Dr R. Julià pour l'étude stratigraphique de la carotte, M. Miret et X. Miret pour la connaissance des sources archéologiques et documentaires nécessaires pour l'interprétation du diagramme et I. Muro pour les relevés de terrain. Ce travail a reçu le support financier de la Fondation «La Caixa» et de la Generalitat de Catalunya.

REFERENCES

- AAVV 1993. Mapa de vegetació del delta del Llobregat y el Garraf. Museu de Gavà, Gavà.
- BEHRE K.E. 1981. The interpretation of anthropogenic indicators in pollen diagrams. *Pollen Spores* **23** (2) : 225-245.
- BEHRE K.E. 1988. The role of man in the European vegetation History. In *Vegetation History. Handbook of vegetation Science*, 7. Edited by B. Huntley and T. Webb III, 633-672.
- BEHRE K.E. 1990. Some reflections on anthropogenic indicators and the record of prehistoric occupation phases in pollen diagrams from the Near East. In *Man's role in the shaping of the Eastern Mediterranean landscape*. Edited by A.S. Bottema, G. Entjes-Nieborg and W. van Zeist, A.A. Balkema, Rotterdam : 219-230.
- BOLOS O. de 1962. El paisaje vegetal barcelonés. Cátedra Ciudad de Barcelona, Fac. Filosofía y Letras, Universidad de Barcelona, Barcelona.
- BOLOS O. de 1985. Corologia de la flora dels Països Catalans. Volum introductor. ORCA : Notícies i comentaris, Barcelona.
- BOLOS O. de, VIGO J., MASALLES R.M. and NINOT J.M. 1990. Flora manual dels Països Catalans. Barcelona.
- BOTTEMA S. 1982. Palynological investigations in Greece with special reference to pollen as an indicator of human activity. *Palaeohistoria* **24** : 257-289.
- BOTTEMA A.S. and WOLDRING H. 1990. Anthropogenic indicators in the pollen record of the Eastern Mediterranean. In *Man's role in the shaping of the Eastern Mediterranean landscape*. Edited by A.S. Bottema, G. Entjes-Nieborg and W. van Zeist, A.A. Balkema, Rotterdam : 231-264.
- CLARK R.L. 1982. Point count estimation of charcoal in pollen preparations and thin sections of sediments. *Pollen Spores* **24** (3-4) : 623-630.
- COUR P. 1974. Nouvelles techniques de détection des flux et des retombées polliniques : étude de la sédimentation des pollens et des spores sur la surface du sol. *Pollen Spores* **16** (1) : 103-141.
- EDWARDS K.J. 1979. Palynological and temporal inference in the context of prehistory, with special reference to the evidences from lake and peat deposits. *J. Archaeol. Sci.* **6** : 255-270.
- ESTEBAN A. 1988. Notes per al coneixement de l'evolució històrica del paisatge Baix-Empordanès. *Notes Geogr. Fís.* **17** : 57-67.
- ESTEBAN A., RIERA S., MIRET M. and MIRET X. 1993. Transformacions del paisatge i ramaderia a la costa catalana del Penedès i Garraf (Barcelona) a l'alta edat mitjana. Actes du IV Congrès d'Arqueologia Medieval Espanyola **3** : 647-655.
- FAEGRI K. and J. IVERSEN 1975. Textbook of Modern Pollen Analysis. Copenhagen.
- FERNANDEZ J. 1989. Aprofitaments comunals, prats i pastures al delta del Llobregat (segles XIV-XV). Conflictes per a la utilització de l'espai a la baixa Edat Mitjana». *Acta Medievale* **10** : 189-220.
- GUILLET B. et PLANCHAIS N. 1969. Note sur une technique d'extraction des pollens des sols par une solution dense. *Pollen Spores* **21** (114-1145).
- IVERSEN J. 1941. Land occupation in Denmark's Stone Age. Danmarks Geologiske Undersogelse, Ser. II **66** : 165.
- LE HOUREAU H.N. 1987. Vegetation wildfires in the Mediterranean basin : evolution and trends. *Ecologia Mediterranea* **13** (4) : 13-24.
- LEON LLAMAZARES A. de 1989. Caracterización agroclimática de la provincia de Barcelona. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.
- MARQUÉS M.A. and JULIA R. 1987. Geomorphological mapping of Mediterranean coastal features, Northeast Spain. *J. Coast. Res.* **3** (1) : 29-36.
- PALET J.M. 1994. Estudi territorial del Pla de Barcelona : evolució històrica i estructuració del territori en època romana. Segles III/I aC – IX/X dC. Col·lecció Tesis Doct. Microfitxades, Publ. Univ. Barcelona **2525**.
- PANTALEON-CANO J., PEREZ-OBIOL R. et ROURE J.M. 1994. La representació del paisatge vegetal del àrea de Barcelona durant el últim milenio a partir del anàlisi polínic de sediments marins del delta del riu Besòs datados por ²¹⁰Pb. In : *Trabajos de Palinología básica y aplicada* : 211-223. X Simposio de Palinología (A.P.L.E.), Valencia.
- PLANCHAIS N. 1987. Impact de l'homme lors du remplissage de l'estuaire du Lez (Palavas, Hérault) mis en évidence par l'analyse pollinique. *Pollen Spores*, **30** (1) : 73-88.
- PONS A. and M. THINON 1987. The role of fire from palaeoecological data. *Ecologia Mediterranea* **13** (4) : 311.
- RIERA S. 1990. Història de la vegetació al Pla de Barcelona en els darrers 9000 anys : anàlisi polílica de l'antic estany del Cagalell (DR-1). *Rev. Catalana Geogr.* **13** (5) : 57-68.
- RIERA S. 1993. Changements de la composition forestière dans la Plaine de Barcelone pendant l'Holocène (Littoral Méditerranéen de la Péninsule Ibérique). *Palynosciences* **2** : 133-146.
- RIERA S. 1995a. Evolució del paisatge vegetal holocè al Pla de Barcelona, a partir de les dades pollíniques. Col·lecció Tesis Doct. Microfitxades, Publ. Univ. Barcelona **2525**.
- RIERA S. 1995b. Incendis i perturbacions d'origen antròpic durant el Neolític Antic al Pla de Barcelona (sector central de la costa catalana). I Congrès del Neolític a la Península Ibèrica, Gavà-Bellaterra, Actes.
- RIERA S. and ESTEBAN A. 1994. Vegetation history and human activity during the last 6 000 years on

the central Catalan coast (northeastern Iberian Peninsula). *Veget. Hist. Archaeobot.* **3** : 7-23.

RIERA S. and PALET J.M. 1994. Landscape dynamics from iberianroman (2nd centuries BC) to early medieval times (12th century) in the Montjuïc-El Port sectors (Plain of Barcelona, NE Iberian Peninsula). *Archeologia Medievale* **21** : 517-540.

RIERA S. and PARRA I. 1994. Palinología holocénica en el litoral mediterráneo peninsular. In : I. La Serna Ramos (ed.), *Polen y esporas : contribución a su conocimiento, Serie Informes* **35** : 423-429.

STEVENSON A.C. and HARRISON R.J. 1992. Ancient forests in Spain : a model for land-use and dry forest management in South-west Spain from 4 000 BC to 1 900 AD. *Proceed. Prehist. Soc.* **58** : 227-247.

TRABAUD L. 1987. Dynamics after fire of sclerophyllous plant communities in the Mediterranean basin. *Ecologia mediterranea* **13** (4) : 25-37.

TRIAT-LAVAL H. 1979. Contribution pollenanalytique à l'histoire Tardie et Postglaciaire de la végétation de la Basse Vallée du Rhône. Thèse spécialité, Univ. Aix-Marseille III.

TROELS-SMITH J. 1984. Stallfeeding and field manuring in Switzerland about 6 000 years ago. *Tools and tillage* **8** : 13-25.

TURNER J. 1964. The anthropogenic factor in vegetation history. *New Phytologist* **63** : 73-89.

VILA VALENTI J. 1950. Una encuesta sobre la transhumancia en Cataluña. *Pirineos* **1718** : 405-445.

Reçu le 16 septembre 1994 ; received September 16, 1994
 Accepté le 9 octobre 1995 ; accepted October 9, 1995

LE HONORABLE N.M. 1987. Vegetation evolution in the Mediterranean basin : evolution and trends. *Ecologia Mediterranea* **13** (4) : 13-24.

FROM L. AMARAL A. de 1989. Caracterización arqueológica de la provincia de Barcelona. *Mémoires de l'Institut Français de l'Archéologie Méditerranéenne* **1** : 1-10.

MARQUÉS M.A. and JULIA K. 1987. Geomorphological mapping of Mediterranean coastal features. *Geographical Research* **15** (1) : 29-50.

PALET J.M. 1994. Estado territorial del Pla de Barchinonense. *Estudios de Geografía Histórica y Arqueológica de Catalunya*. *Publicacions de l'Institut d'Estudis Catalans*. **10** : 1-100.

PANTALON CANO J. PERIS-GRUIG R. et ROURE J.M. 1994. La reconstrucción del paisaje vegetal del Pla de Barchinonense durante el último milenari a partir de los datos arqueológicos. *Estudios de Geografía Histórica y Arqueológica de Catalunya*. *Publicacions de l'Institut d'Estudis Catalans*. **10** : 101-110.

PLANCHAIS N. 1987. Impact de l'homme sur du paysage de l'est de la France (France). *Historia Geographica* **35** (1) : 13-28.

BONS A. and M. THINON 1987. The role of fire from palaeoecological data. *Écologie Méditerranéenne* **13** (4) : 311.

RIERA S. 1990. Historia de la vegetación al Pla de Barchinonense en els darrers 9000 anys : anàlisi pol·línica. *Estudios de Geografía Histórica y Arqueológica de Catalunya*. *Publicacions de l'Institut d'Estudis Catalans*. **10** : 111-120.

RIERA S. 1993. Cambiament de la composició florística durant el Pleistocè de Barchinonense (l'actual Pla de Barchinonense). *Estudios de Geografía Histórica y Arqueológica de Catalunya*. *Publicacions de l'Institut d'Estudis Catalans*. **10** : 121-130.

RIERA S. 1995. Evolución del paisaje vegetal holocénico al Pla de Barchinonense a partir de los datos polínicos. *Estudios de Geografía Histórica y Arqueológica de Catalunya*. *Publicacions de l'Institut d'Estudis Catalans*. **10** : 131-140.

RIERA S. 1995. Incendis i perturbacions d'origen antròpic durant el Pleistocè Final al Pla de Barchinonense (sector central de la costa catalana). I Congrés del Neolític i la Fenolítica Ibèrica. Gava-Bellaterra. *Actes*.

RIERA S. and ESTEBAN A. 1994. Vegetation history and human activity during the last 6 000 years on

the central Catalan coast (northeastern Iberian Peninsula). *Vegetation History & Archaeobotany* **3** : 7-23.

RIERA S. and PALET J.M. 1994. Landscape dynamics from iberianroman (2nd centuries BC) to early medieval times (12th century) in the Montjuïc-El Port sectors (Plain of Barcelona, NE Iberian Peninsula). *Archeologia Medievale* **21** : 517-540.

RIERA S. and PARRA I. 1994. Palinología holocénica en el litoral mediterráneo peninsular. In : I. La Serna Ramos (ed.), *Polen y esporas : contribución a su conocimiento, Serie Informes* **35** : 423-429.

STEVENSON A.C. and HARRISON R.J. 1992. Ancient forests in Spain : a model for land-use and dry forest management in South-west Spain from 4 000 BC to 1 900 AD. *Proceed. Prehist. Soc.* **58** : 227-247.

TRABAUD L. 1987. Dynamics after fire of sclerophyllous plant communities in the Mediterranean basin. *Ecologia mediterranea* **13** (4) : 25-37.

TRIAT-LAVAL H. 1979. Contribution pollenanalytique à l'histoire Tardie et Postglaciaire de la végétation de la Basse Vallée du Rhône. Thèse spécialité, Univ. Aix-Marseille III.

TROELS-SMITH J. 1984. Stallfeeding and field manuring in Switzerland about 6 000 years ago. *Tools and tillage* **8** : 13-25.

TURNER J. 1964. The anthropogenic factor in vegetation history. *New Phytologist* **63** : 73-89.

VILA VALENTI J. 1950. Una encuesta sobre la transhumancia en Cataluña. *Pirineos* **1718** : 405-445.

Reçu le 16 septembre 1994 ; received September 16, 1994
 Accepté le 9 octobre 1995 ; accepted October 9, 1995

MATURATION SEXUELLE D'*ELEDONE MOSCHATA* (CEPHALOPODA, OCTOPODA) DU GOLFE DE GABÈS (Tunisie, Méditerranée Orientale)

*Sexual maturation in Eledone moschata (Cephalopoda, Octopoda) from
the gulf of Gabes (Tunisia, eastern Mediterranean)*

S. EZZEDDINE-NAJAI

Institut National des Sciences et Technologies de la Mer, 2025 Salammbô, Tunisie

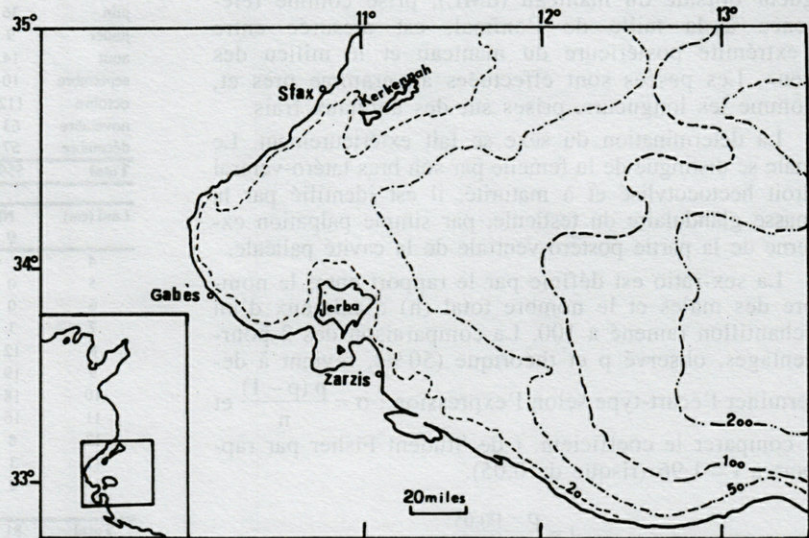
ELEDONE MOSCHATA
CÉPHALOPODE
SEX-RATIO
TAILLE DE MATURATION
RAPPORT GÉNITO-SOMATIQUE
INDICE DE MATURATION

RÉSUMÉ. – La maturation sexuelle de l'espèce *Eledone moschata* est étudiée pour la première fois dans le golfe de Gabès (Méditerranée orientale, Tunisie). La sex-ratio est en faveur des mâles et l'excès devient significatif pendant la période de reproduction. La femelle est mature à la taille moyenne de 11 cm ; les mâles dont la poche de Needham est remplie de spermatophores appartiennent à la classe de taille de 9 cm. La saison de reproduction est déterminée par l'application du rapport génito-somatique RGS et de l'indice de maturation sexuelle M. Elle est étalée sur plusieurs mois allant d'octobre à juin (juillet) avec une période d'activité sexuelle de janvier à juin pour le mâle et une période de ponte de mars à juin pour la ponte chez la femelle. La maturation de la population du golfe de Gabès est plus précoce que celle de la région de Banyuls-sur-Mer (Méditerranée occidentale). Cette différence est imputée au facteur température.

ELEDONE MOSCHATA
CEPHALOPODA
SEX-RATIO
SEXUAL MATURATION LENGTH
GENITO-SOMATIC INDEX
MATURITY INDEX

ABSTRACT. – The sexual maturation of *Eledone moschata* is studied for the first time in the gulf of Gabes (eastern Mediterranean, Tunisia). The sex-ratio is in favour of males and this excess becomes significant during the reproduction period. Females attain sexual maturity at a mean length of 11 cm and mature males with spermatophores stored in the Needham sac belong to the size class of 9 cm ML. The reproduction season is identified by application of genito-somatic index and maturity index. It lasts from October to June (July) with a laying period from January to June for males and from March to June for females. Maturation of the population living in the gulf of Gabes is more precocious than in the area of Banyuls-sur-Mer (western Mediterranean). This difference is imputed to the temperature factor.

Carte du golfe de Gabès
Map of the gulf of Gabes



INTRODUCTION

Les seules données biologiques disponibles concernant la reproduction de *Eledone moschata* sont dues à Boletzky (1975) à partir d'animaux élevés au laboratoire, à Mangold-Wirz (1963) et à Mangold (1983) résultant d'études en élevage et sur le terrain dans un secteur bien déterminé de Méditerranée occidentale, la mer Catalane. Quant à la population du bassin oriental, à ma connaissance, elle n'a fait l'objet d'aucune étude biologique; pourtant, *E. moschata* y est particulièrement abondante. En effet, bien qu'on la capture tout le long de la côte tunisienne, à moins de 100 m de profondeur, elle est surtout pêchée dans le golfe de Gabès.

Le présent travail est une contribution à la connaissance des paramètres biologiques liés à la maturation sexuelle d'*E. moschata* du golfe de Gabès. Il permet, également, de comparer le profil biologique de l'espèce dans deux secteurs de la Méditerranée.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude est basée sur des Elédones prélevées mensuellement dans le golfe de Gabès (carte). L'échantillonnage a lieu sur les apports des chalutiers débarquant dans les ports du golfe, principalement celui de Sfax. Au total, 1055 individus sont étudiés entre octobre 1988 et juillet 1991, répartis en 559 mâles et 496 femelles.

L'échantillonnage est réalisé de deux manières :

— soit à bord du bateau ou dans le port, et dans ces deux cas, seuls le sexe et la taille sont relevés,

— soit au laboratoire où les animaux sont pesés, disséqués et les différents organes sexuels sont étudiés pour le calcul des indices de maturation.

Les mensurations sont exprimées en cm avec la même unité comme intervalle de classe choisi. La longueur dorsale du manteau (dML), prise comme référence à la taille de l'animal, est mesurée entre l'extrémité postérieure du manteau et le milieu des yeux. Les pesées sont effectuées au gramme près et, comme les longueurs, prises sur des animaux frais.

La détermination du sexe se fait extérieurement. Le mâle se distingue de la femelle par son bras latéro-ventral droit hectocotylisé et à maturité, il est identifié par la masse glandulaire du testicule, par simple palpation externe de la partie postéro-ventrale de la cavité palléale.

La sex-ratio est définie par le rapport entre le nombre des mâles et le nombre total (n) d'animaux d'un échantillon ramené à 100. La comparaison des 2 pourcentages, observé p et théorique (50%), revient à déterminer l'écart-type selon l'expression : $\sigma = \frac{p(p-1)}{n}$ et à comparer le coefficient, t de Student Fisher par rapport à t = 1,96 (risque de 0,05).

$$t = \frac{p - p_{0.05}}{\sigma}$$

Deux coefficients ont été appliqués dans la détermination des stades de maturation sexuelle. Ce sont l'indice de maturation M tel que développé par Hayashi (1970) et le rapport génito-somatique RGS respectivement définis par sexe comme suit :

$$M_{\varnothing} = \frac{\text{poids des glandes de l'oviducte} + \text{poids des oviductes}}{\text{poids de l'ovaire}}$$

$$M_{\sigma} = \frac{\text{poids du tractus mâle}}{\text{poids du testicule}}$$

$$RGS_{\varnothing} = \frac{100 \times (\text{poids de l'ovaire} + \text{poids des glandes annexes})}{\text{Poids total du corps}}$$

$$RGS_{\sigma} = \frac{100 \times (\text{poids du testicule} + \text{poids du tractus mâle})}{\text{poids total du corps}}$$

RÉSULTATS

Sex-ratio

La sex-ratio, obtenue sur l'ensemble des années étudiées, est de 52,99% en faveur des σ mais la différence entre le pourcentage expérimental, p, et théorique (50%) n'est pas significative.

Les variations mensuelles de la sex-ratio (Tabl. IA), toutes années confondues, s'échelonnent

Tabl. I. A, Variation mensuelle de la sex-ratio d'*E. moschata*. B, Pourcentage par classe de taille (mdL) des femelles et des mâles matures (valeurs moyennes des années étudiées).

A, Monthly variation of sex ratio in *E. moschata*. B, Percentage in term of size range (dmL) of matures females and males.

| A | | | | | | |
|--------------|---------------|--------------------|-------------------------|---------------|---------------|------------|
| Mois | Nbr. σ | Nbr. \varnothing | 100 x Nbr. σ /nt | σ | t estimé | t / t 0.05 |
| janvier | 68 | 30 | 69.39 | 0.0466 | 4.1609 | + |
| février | 20 | 17 | 54.05 | 0.0819 | 0.4945 | - |
| mars | 49 | 36 | 57.65 | 0.0536 | 1.4272 | - |
| avril | 72 | 85 | 45.86 | 0.0398 | 0.0402 | - |
| mai | 39 | 31 | 55.71 | 0.0594 | 0.9613 | - |
| juin | 36 | 41 | 46.75 | 0.0569 | 0.5711 | - |
| juillet | 9 | 15 | 37.50 | 0.0988 | 1.2652 | - |
| août | 14 | 25 | 35.90 | 0.0768 | 1.8359 | - |
| septembre | 10 | 26 | 27.78 | 0.0747 | 2.9746 | + |
| octobre | 112 | 96 | 53.85 | 0.0346 | 1.1127 | - |
| novembre | 63 | 59 | 51.64 | 0.0452 | 0.3628 | - |
| décembre | 67 | 35 | 65.69 | 0.0470 | 3.3383 | + |
| Total | 559 | 496 | 52.99 | 0.0154 | 1.9415 | - |

| B | | | | | | |
|--------------|---------------|------------|---------------|------------|---------------|--------------|
| Lmd (cm) | Nbr. Mature | | Nbr. Total | | % Mature | |
| | \varnothing | σ | \varnothing | σ | \varnothing | σ |
| 4 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 5 | 0 | 8 | 3 | 9 | 0 | 88.88 |
| 6 | 0 | 30 | 8 | 59 | 0 | 50.85 |
| 7 | 3 | 51 | 33 | 105 | 4.35 | 48.57 |
| 8 | 12 | 33 | 65 | 142 | 2.22 | 23.24 |
| 9 | 19 | 56 | 88 | 110 | 6.35 | 50.91 |
| 10 | 18 | 53 | 68 | 76 | 16.07 | 69.74 |
| 11 | 16 | 36 | 28 | 37 | 53.85 | 97.30 |
| 12 | 8 | 6 | 11 | 10 | 72.73 | 60.00 |
| 13 | 3 | 4 | 3 | 4 | 100.00 | 100.00 |
| 14 | 2 | 2 | 2 | 2 | 100.00 | 100.00 |
| 15 | 1 | 1 | 1 | 1 | 100.00 | 100.00 |
| Total | 81 | 280 | 309 | 556 | 17.80 | 50.36 |

nent entre un minimum de 27,78% obtenu en septembre et un maximum de 69,39% relatif au mois de janvier. L'excès en faveur des ♂ apparaît d'octobre à mai (excepté avril). Nous verrons que cette période, où le nombre de ♂ est dominant, coïncide avec l'époque de reproduction.

L'histogramme exprimant la distribution annuelle des fréquences de taille par sexe (Fig. 1), tous les mois cumulés, montre que les 2 sexes sont représentés en égales proportions pour toutes les classes de taille et à fortiori, après la taille de 10 cm (taille moyenne de maturation sexuelle), ce

qui implique que le ♂ ne survit pas plus longtemps que la ♀. Cette remarque est vérifiée par Mangold (1983) en élevage et, à ce propos, elle note que la ♀ meurt peu après la ponte suivie par le ♂ quelques semaines après.

L'histogramme indique également une stabilité dans les classes de taille exploitées par sexe. Ainsi, dans tous les échantillons des années considérées, la taille moyenne est constante de l'ordre de 8 à 9 cm et les deux sexes sont représentés en proportion comparable pour toutes les classes de taille comprises entre 4 et 14 cm. Lorsque les

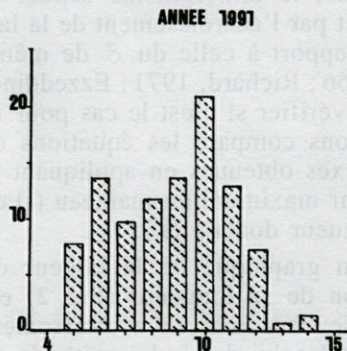
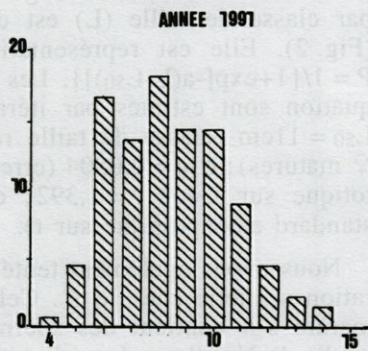
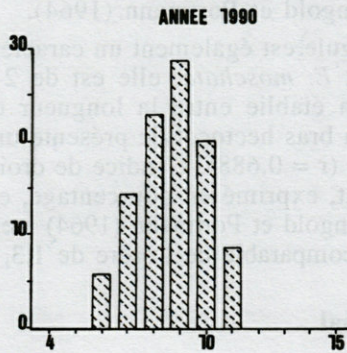
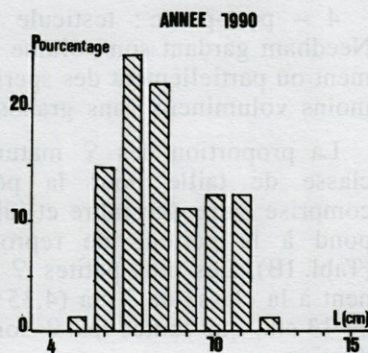
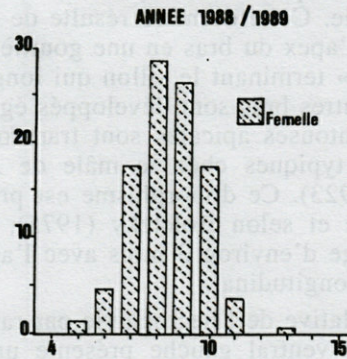
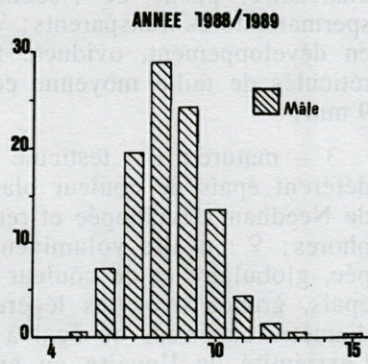


Fig. 1. - Distribution annuelle des fréquences de taille (dmL) chez le mâle et la femelle d'*E. moschata* pêchés d'octobre 1988 à juillet 1991.

Annual distribution of frequency in length (dmL) in males and females of *E. moschata* taken from October 1988 to July 1991.

années sont comparées entre elles. On note toutefois, qu'en 1991, l'exploitation a porté sur une échelle de taille relativement plus large.

Dimorphisme sexuel

Hectocotyle

Le dimorphisme sexuel caractéristique des Céphalopodes se manifeste chez le mâle par la présence du bras copulateur, l'hectocotyle. Pour l'Elédone, c'est le bras latéro-ventral droit qui est modifié en bras copulateur se distinguant du reste de l'appareil brachial par la taille plus courte et par sa ligule apicale. Cette dernière résulte de la différenciation de l'apex du bras en une gouttière minuscule ou « bec » terminant le sillon qui longe le bras. Tous les autres bras sont développés également et leurs ventouses apicales sont transformées en lamelles typiques chez le mâle de *E. moschata* (Naef, 1923). Ce dimorphisme est précoce chez l'espèce et selon Boletzky (1975), il est amorcé dès l'âge d'environ 3 mois avec l'apparition du sillon longitudinal.

La croissance relative de l'hectocotyle par rapport au bras latéro-ventral gauche présente une allométrie positive avec un coefficient angulaire égal à 1,134 ($n = 115$, $r = 0,88$). Le même indice est signalé par Mangold et Portmann (1964).

La taille de la ligule est également un caractère systématique. Chez *E. moschata*, elle est de 2 à 6 mm et la relation établie entre la longueur de la ligule et celle du bras hectocotyle présente une corrélation positive ($r = 0,688$). L'indice de croissance correspondant, exprimé en pourcentage, est de 1,45 ($n = 3$). Mangold et Portmann (1964) mentionnent un indice comparable de l'ordre de 1,3.

Largeur de l'animal

Chez certaines espèces de Céphalopodes telles que *Sepia officinalis*, le dimorphisme sexuel se manifeste également par l'accroissement de la largeur de la ♀ par rapport à celle du ♂ de même taille (Mangold, 1966; Richard, 1971; Ezzeddine-Najai, 1984). Pour vérifier si c'est le cas pour *E. moschata*, nous avons comparé les équations de régression des 2 sexes obtenues en appliquant la relation de la largeur maximum du manteau (l) en fonction de sa longueur dorsale (L).

La représentation graphique de la largeur du manteau en fonction de sa longueur (Fig. 2) est une droite qui accuse, chez la ♀, un accroissement en largeur supérieur à celui du ♂. La méthode de Mayrat (1959), appliquée aux équations linéaires respectives au ♂ et à la ♀, montre pourtant que les 2 droites sont confondues (coefficients angulaires des deux droites et leurs indices d'origine identiques).

Taille à la maturité sexuelle

La différenciation des stades de maturation est établie à partir de la taille des grands ovocytes et des caractères morphologiques de la gonade et des glandes annexes. Ainsi, nous avons défini 4 stades pour les 2 sexes suivants :

1 - immature : ♂ : testicule très petit, poche de Needham transparente et vide ; ♀ : ovaire petit et transparent, glandes de l'oviducte minuscules et ovocytes de diamètre homogène très faible inférieur à 4 mm ;

2 - en cours de maturation : ♂ testicule petit blanchâtre, poche de Needham avec quelques spermatophores transparents ; ♀ : ovaire et glande en développement, oviducte filiforme, ovocytes réticulés de taille moyenne comprise entre 4 et 9 mm ;

3 - mature : ♂ : testicule volumineux, canal déférent épais de couleur blanc-crème, poche de Needham développée et remplie de spermatophores ; ♀ : ovaire volumineux, glande développée, globulaire et de couleur brunâtre, oviducte épais, grands ovocytes légèrement réticulés de diamètre supérieur ou égal à 10 mm attachés à l'extrémité de l'ovaire ou engagés dans l'oviducte ;

4 - post-ponte : testicule flasque, poche de Needham gardant son volume mais évidée totalement ou partiellement des spermatophores ; ovaire moins volumineux sans grands ovocytes ;

La proportion des ♀ matures est étudiée par classe de taille pour la période de l'année comprise entre décembre et juillet, ce qui correspond à la période de reproduction d'Elédone (Tabl. IB). Les plus petites ♀ matures appartiennent à la classe de 7 cm (4,35 %) et c'est à partir de 13 cm, que toutes les ♀ sont aptes à la reproduction.

La courbe des pourcentages de ♀ matures (p) par classe de taille (L) est de forme sigmoïde (Fig. 2). Elle est représentative de l'équation : $P = 1 / \{1 + \exp[-a(L - L_{50})]\}$. Les paramètres de l'équation sont estimés par itération comme suit : $L_{50} = 11$ cm (classe de taille relative à 50 % des ♀ matures) ; $\sigma_{50} = 0,0804$ (erreur standard asymptotique sur L_{50}) ; $r = 1,392$; $\sigma_r = 0,1376$ (erreur standard asymptotique sur r).

Nous avons également tenté d'étudier la maturation sexuelle chez le ♂. Celui-ci est considéré mature s'il contient des spermatophores dans la poche de Needham. Les plus petits mâles matures appartiennent à la classe de 5 cm. Ils sont récoltés au chalut entre novembre et janvier. Cependant, les ♂, en majorité, ne sont aptes à la reproduction qu'à partir de la longueur de 9 cm (50 % de la population) (Tabl. IB).

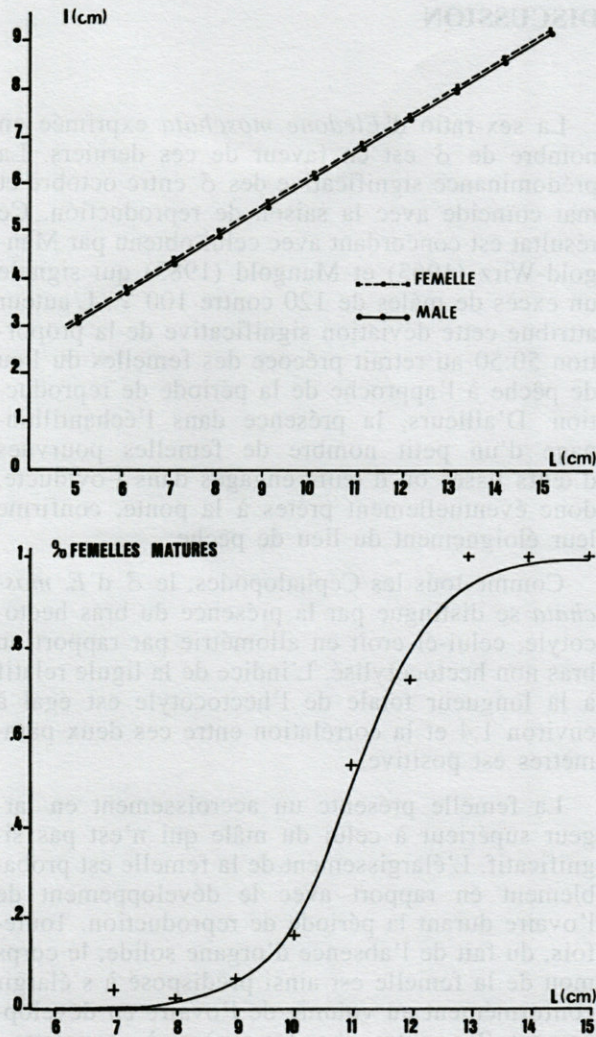


Fig. 2. — En haut, Evolution de la largeur du manteau (dmL) en fonction de sa longueur (dmL) chez le mâle et la femelle d'*E. moschata*. En bas, Pourcentage par classe de taille (dmL) des femelles matures par rapport à la période de reproduction d'*E. moschata*.

Above, Variation of mantle width (dmL) in relation to its length (dmL) in males and females of *E. moschata*. Below, Percentage in terms of size range (dmL) of mature females related to reproduction season of *E. moschata*.

Indices de maturation

Deux coefficients ont été appliqués à la population d'*Eledone* pour déterminer les stades de maturation sexuelle : ce sont le rapport génito-somatique (RGS) et l'indice de maturation (M).

Rapport génito-somatique

C'est le rapport RGS, exprimé en pourcentage, du poids de la gonade et des glandes annexes sur le poids total du corps. L'évolution sexuelle de la population est suivie à partir des valeurs moyennes du RGS représentées sur des bases mensuelles durant les années étudiées (Fig. 3A).

— RGS mâle

Les valeurs moyennes du RGS varient entre un minimum de 0,1372 en septembre et un maximum de 2,5524 obtenu en avril. Les indices mensuels, toutes années cumulées, mettent en évidence

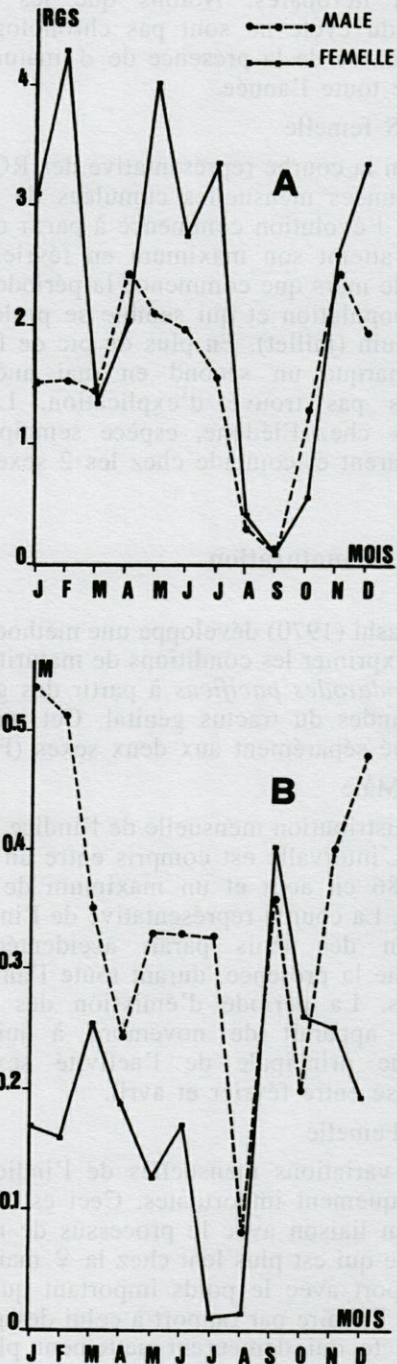


Fig. 3. — Evolution mensuelle du rapport génito-somatique RGS (A) et de l'indice de maturation M (B) chez le mâle et la femelle d'*E. moschata* (valeurs des 4 années cumulées).

Monthly variation of genito-somatic index RGS (A) and maturation index M (B) in males and females of *E. moschata* (values pooled over 4 years).

l'étendue de la période de reproduction qui dure de novembre à juin (juillet) avec une période de ponte maximale de janvier à mars. La courbe descend ensuite, en août et septembre atteignant ainsi un minimum que l'on pourrait comparer au « repos sexuel » qui, en fait, est caractéristique des espèces itéropares. Notons que les différents stades du cycle ne sont pas chronologiquement nets à cause de la présence de ♂ matures durant presque toute l'année.

— RGS femelle

Selon la courbe représentative des RGS relatifs aux données mensuelles cumulées de toutes les années, l'évolution commence à partir de novembre et atteint son maximum en février. C'est à partir de mars que commence la période de ponte de la population et qui semble se prolonger jusqu'en juin (juillet). En plus du pic de février, on en remarque un second en mai auquel nous n'avons pas trouvé d'explication. Le « repos sexuel » chez *Elédone*, espèce semelpare, n'est qu'apparent et coïncide chez les 2 sexes.

Indice de maturation

Hayashi (1970) développa une méthode qui permit d'exprimer les conditions de maturité sexuelle chez *Todarodes pacificus* à partir des gonades et des glandes du tractus génital. Cet indice a été appliqué séparément aux deux sexes (Fig. 3B).

— M Mâle

La distribution mensuelle de l'indice est importante. L'intervalle est compris entre un minimum de 0,086 en août et un maximum de 0,534 en janvier. La courbe représentative de l'indice M en fonction des mois paraît accidentée ce qui confirme la présence, durant toute l'année, de ♂ matures. La période d'émission des spermatozoaires apparaît de novembre à juillet mais l'époque principale de l'activité sexuelle est comprise entre février et avril.

— M Femelle

Les variations mensuelles de l'indice ♀ sont numériquement importantes. Ceci est éventuellement en liaison avec le processus de maturation sexuelle qui est plus lent chez la ♀ mais, surtout, en rapport avec le poids important que peut atteindre l'ovaire par rapport à celui des glandes de l'oviducte qui demeurent nettement plus petites que l'ovaire.

Comparée à celle du RGS, la courbe présente un profil symétrique comparable à ce qui a été obtenu chez la Seiche *Sepia officinalis* (Ezzedine-Najai, 1984). Cette symétrie est en fait apparente, elle résulte de l'accroissement pondéral très faible des glandes de l'oviducte par rapport à l'ovaire.

DISCUSSION

La sex-ratio d'*Eledone moschata* exprimée en nombre de ♂ est en faveur de ces derniers. La prédominance significative des ♂ entre octobre et mai coïncide avec la saison de reproduction. Ce résultat est concordant avec celui obtenu par Mangold-Wirz (1963) et Mangold (1983) qui signale un excès de mâles de 120 contre 100 ♀. L'auteur attribue cette déviation significative de la proportion 50:50 au retrait précoce des femelles du lieu de pêche à l'approche de la période de reproduction. D'ailleurs, la présence dans l'échantillonnage d'un petit nombre de femelles pourvues d'œufs lisses ou d'œufs engagés dans l'oviducte, donc éventuellement prêtes à la ponte, confirme leur éloignement du lieu de pêche.

Comme tous les Céphalopodes, le ♂ d'*E. moschata* se distingue par la présence du bras hectocotyle, celui-ci croît en allométrie par rapport au bras non hectocotylisé. L'indice de la ligule relatif à la longueur totale de l'hectocotyle est égal à environ 1,4 et la corrélation entre ces deux paramètres est positive.

La femelle présente un accroissement en largeur supérieur à celui du mâle qui n'est pas significatif. L'élargissement de la femelle est probablement en rapport avec le développement de l'ovaire durant la période de reproduction. Toutefois, du fait de l'absence d'organe solide, le corps mou de la femelle est ainsi prédisposé à s'élargir conformément au volume de l'ovaire en développement. Par contre, chez les espèces à « squelette » solide telle que *Sepia officinalis*, le développement de l'ovaire confère au sépion de la femelle un accroissement en largeur significatif par rapport aux mâles comme il a été vérifié sur la même espèce par plusieurs auteurs (Mangold 1966; Richard, 1971; Jeon, 1982; Ezzedine-Najai, 1984).

La maturité sexuelle est étudiée chez les deux sexes pendant les mois d'activité sexuelle. La taille moyenne correspondant à 50% de la population mature appartient aux classes de taille de 9 cm et 11 cm chez le mâle et la femelle respectivement. D'après Mangold-Wirz (1963), le plus petit mâle de la région de Banyuls pourvu de spermatozoaires appartient à la classe de 6 cm et les 52% de mâles matures correspondent à la classe de 9 cm. Pour les femelles, les plus petites *Elédones* portant des œufs de diamètre supérieur à 11 mm mesurent 9 cm (8,9%) alors que les 53,8% de la population mature sont représentés par la classe de taille de 13 cm. Le même auteur (Mangold, 1983) signale que les femelles pesant moins de 400 g sont rarement matures. Ceci n'est pas le cas chez *E. moschata* du golfe de Gabès dont le poids moyen de la population des femelles matures est de 220 g.

Boletzky (1975) a étudié la maturation sexuelle de l'Elédone à partir d'animaux élevés au laboratoire dans des conditions expérimentales favorables et nourris en abondance. Des femelles maintenues à un cycle jour/nuit naturel, ont atteint la maturité sexuelle à un âge compris entre 9 et 11 mois, soit à la taille correspondante de 9,5 à 10 cm.

La fécondation interne est confirmée par la présence de spermatanges dans l'ovaire de certaines femelles. Mangold (1983) en a compté au maximum 10 dans un ovaire; on n'en a relevé que 4 au maximum. La rareté dans l'échantillon de femelle portant des spermatanges laisse penser que, d'une part un petit nombre de spermatophores arrive à atteindre l'ovaire et que d'autre part la femelle s'accouple peu avant la ponte. Ceci n'est pas le cas pour la femelle de quelques espèces de Céphalopodes telle que *Sepia officinalis* chez laquelle l'accouplement peut s'accomplir quelques mois avant la maturité sexuelle (Mangold, 1983; Ezzeddine-Najai, 1983).

La période de reproduction est déterminée par l'application du rapport génito-somatique (RGS) et de l'indice de maturation (M). Ces coefficients sont calculés en fonction des mois et par classe de taille à partir des données de toutes les années prises en commun.

Le RGS varie entre un minimum de 0,05 % obtenu chez une femelle immature de taille de 7,5 cm (pesant 67,4 g) et un maximum de 22,3 % relatif à une femelle mesurant 11 cm et pesant 256 g. Des taux comparables ont été obtenus par Mangold (1983) sur *Eledone moschata* de Méditerranée occidentale allant de moins 0,01 % chez les femelles juvéniles jusqu'à environ 20 % pour celles qui sont en pleine maturité sexuelle; ce rapport pouvant atteindre les 30 % dans les conditions d'élevage (Boletzky, 1975).

La période de reproduction, définie comme étant la période qui englobe les stades allant de la maturité à la ponte, est étalée sur plusieurs mois et d'après l'évolution mensuelle du RGS, la saison s'étend d'octobre à juin (juillet) avec une période principale de janvier à juin pour le mâle alors que pour la femelle, elle est comprise entre mars et juin.

L'application de l'indice de maturation confirme l'extension de l'époque de ponte de l'espèce allant de novembre à juillet marquée par une période de ponte principale comprise entre février et mai. Des deux coefficients appliqués au développement sexuel de l'Elédone, il apparaît que, d'une part, les stades de maturation sont moins nets chez le mâle à cause, probablement, de la présence de spermatophores dans la poche de Nee-dham presque tout le long de l'année et que, d'autre part, M définit mieux ces phases de développement sexuel. En fait, le poids corporel utilisé comme variable dans le rapport génito-

somatique rend le coefficient peu précis relativement à l'indice de maturation M surtout en ce qui concerne la femelle. D'ailleurs, la corrélation obtenue entre le poids corporel et l'ovaire est plus faible que lorsqu'elle est établie entre le testicule et le tractus ♂.

Comparée à celle de la mer Catalane (Méditerranée occidentale), la population du golfe de Gabès présente une saison de reproduction plus longue, du moins en ce qui concerne la femelle. Ainsi, d'après Mangold (1983), les mâles matures de la région de Banyuls sont collectés d'août à mai, alors que les femelles sont aptes à la reproduction de janvier à mai (juin). La différence entre les deux secteurs méditerranéens se manifeste également dans la taille de maturité de la femelle; celle du golfe de Gabès est plus petite. Ces différences seraient liées au facteur température du milieu ambiant et ceci par analogie aux résultats obtenus par Richard (1966, 1971) qui a démontré que la température joue un rôle accélérateur dans le processus de la maturation sexuelle de l'espèce *Sepia officinalis*. Ces résultats sont ensuite confirmés sur la même espèce habitant le golfe de Tunis (Ezzeddine-Najai, 1984). En effet, les Seiches du golfe sont, à maturité sexuelle, de taille inférieure à celles de la région catalane et elles sont encore plus petites que celles de l'Atlantique.

Dans le golfe de Gabès, de par sa position géographique et l'étendue de son plateau continental, on relève dans les masses d'eau comprises entre 0 et -50 m, une température saisonnière moyenne assez élevée de l'ordre de 13,9 °C en hiver et 24 °C en été (Ktari-Chakroun & Azouz, 1971) et ceci comparativement à celle du bassin de la Méditerranée occidentale prise à la même époque de l'année et dans les mêmes isobathes. Ce serait l'une des raisons pour laquelle la maturation sexuelle de la population d'Elédone du golfe de Gabès est plus précoce que celle de la mer Catalane.

Ces différences, notées dans la chronologie de la reproduction sexuelle, expliquent la diversité observée entre les populations des différents secteurs marins bien que la durée du cycle sexuel demeure identique pour la même espèce quelle que soit la répartition géographique.

Les paramètres de la biologie de reproduction étant abordés, il serait intéressant de lier ces données avec le comportement de la population au cours de la période d'activité sexuelle, avec le recrutement et avec la fécondité.

BIBLIOGRAPHIE

- BOLETZKY S.V. 1975. Le développement d'*Eledone moschata* (Mollusca, Cephalopoda) élevée au laboratoire. *Bull. Soc. Zool. Fr.* **100** (3) : 361-367.

- EZZEDINE-NAJAI S. 1984. Reproduction de la seiche *Sepia officinalis* Linné, 1758, Mollusque, Céphalopode) du golfe de Tunis : Etude morphologique et morphométrique. *Bull. Inst. natn. scient. techn. Océanogr. Pêche Salammbô* **11** : 71-118.
- KTARI-CHAKROUN F. & AZOUZ A. 1971. Les fonds chalutables de la région sud-est de la Tunisie (golfe de Gabès). *Bull. Inst. natn. scient. techn. Océanogr. Pêche Salammbô*. **2**(1) : 5-47.
- HAYASHI Y. 1970. Studies on the maturity condition of the common Squid. A method of expressing maturity condition by numerical values. *Bull. jap. Soc. Sci. Fish.* **36** : 995-999.
- MANGOLD K. 1966. *Sepia officinalis* de la mer catalane. *Vie Milieu* **17A** : 961-1012.
- MANGOLD K. 1983. *Eledone moschata*. In Cephelopod life cycles, I. Species accounts, P.R. Boyle (ed.), Academic Press, London : 387-400.
- MANGOLD K. & PORTMANN A. 1964. Dimensions et croissance relatives des Octopodidés méditerranéens. *Vie Milieu Suppl.* **17** : 213-233.
- MANGOLD-WIRZ K. 1963. Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la mer catalane. *Vie Milieu Suppl.* **13** : 1-285.
- MAYRAT A. 1959. Nouvelle méthode pour l'étude comparée d'une croissance relative dans deux échantillons. Applications à la carapace de *Penaeus kerathurus* (Forsk.) (Forsk.). *Bull. I.F.A.N.* **21**(1A) : 21-59.
- NAEF A. 1923. Die Cephalopoden. Fauna flora golf. Neapel. (Systematik). Monogr. **35**(1) : 1-812.
- RICHARD A. 1966. Action de la température sur l'évolution génitale de *Sepia officinalis* L. *C.R. Acad. Sci.*, Paris **263** (D) : 1998-2001.
- RICHARD A. 1971. Contribution à l'étude expérimentale de la croissance et de la maturation sexuelle de *Sepia officinalis* L. (Mollusque, Céphalopode). Thèse Doct. Etat Lille **243** : 1-264.

Reçu le 18 juin 1993 ; received June 18, 1993

Accepté le 20 décembre 1993 ; accepted December 20, 1993

BIBLIOGRAPHIE

BOLETSKY S.V. 1975. Le développement d'*Eledone moschata* (Mollusca, Cephalopoda) élevée en laboratoire. *Wulfen Jahrb. 108* (3) : 361-367.

INVENTAIRE DE L'ICHTYOFAUNE DANS LA RÉSERVE NATURELLE MARINE DE CERBÈRE / BANYULS-SUR-MER (MÉDITERRANÉE N.-O., FRANCE)

Inventory of Cerbère/Banyuls-sur-Mer marine reserve ichthyofauna (N.-W. Mediterranean, France)

J.-Y. JOUVENEL

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

RÉSERVE MARINE
ICHTYOFAUNE
MÉDITERRANÉE

RÉSUMÉ. – Un premier inventaire de la faune ichthyologique de la réserve naturelle marine de Cerbère/Banyuls-sur-Mer présente 124 espèces appartenant à 39 familles. Parmi ces espèces, 4 n'ont pas été signalées dans la région de Banyuls-sur-Mer, et 5 sont situées en limite de leurs aires de répartition. Ce travail utilise notamment des données antérieures à la création de cette réserve (1974) mais dont l'origine provient de zones incluses dans le futur périmètre de protection. Cet inventaire a été dressé à partir de travaux scientifiques utilisant diverses techniques d'échantillonnages telles que le chalutage expérimental, la capture aux anesthésiques et le comptage visuel en scaphandre autonome.

MARINE RESERVE
ICHTYOFAUNA
MEDITERRANEAN

ABSTRACT. – A first inventory of Cerbère/Banyuls-sur-Mer marine reserve ichthyofauna shows 124 species dispatched in 39 families. Among these species, there are four which haven't yet been recorded in Banyuls-sur-Mer area. Five species are located in their biogeographical area borders. This work compiles data collected from 1964 to 1994 in the area where in 1974 a marine park was set up. Surveys carried out from 1964 to 1994, used several approaches as trawling, anesthetic's catches and underwater visual censuses.

INTRODUCTION

La réserve naturelle de Cerbère/Banyuls-sur-Mer a été créée en 1974 le long du littoral rocheux du massif des Albères sur une étendue de 650 ha. Une zone plus restreinte de 65 ha, au Cap Rédéris, a été mise en réserve intégrale et préservée de toute exploitation des ressources et de toute activité touristique.

Ce statut de réserve naturelle marine présente un intérêt évident pour toute étude écologique. Les travaux effectués sur les Poissons peuplant des faciès rocheux de la réserve concernent les peuplements des zones superficielles, le comportement et le régime alimentaire de quelques espèces (Louisy, 1983; Gibson, 1968 et Zander, 1982), les peuplements des fonds meubles plus profonds très proches des zones rocheuses (Vu-Tan-Tue, 1964 et Tito de Moraes, 1980), et ceux des substrats durs de profondeurs moyennes comprises entre 7 et 30 m où se mêlent éboulis rocheux et structures biogènes (Bell, 1983 et Du-four *et al.*, 1995). Les premières approches s'ap-

puient sur l'étude d'échantillons obtenus par prélèvements au chalut (Vu-Tan-Tue, 1964 et Tito de Moraes, 1980) et capturés à l'anesthésique (Gibson, 1968). Les autres travaux présentent des listes faunistiques obtenues par des techniques de dénombrement *in situ* qui ont été développées par Harmelin-Vivien et Harmelin (1975) dans le parc national de Port-Cros. Ces techniques de recensement visuel présentent l'avantage de ne pas être destructrices et par conséquent de mieux se prêter à l'étude des zones marines protégées.

Les objectifs de ce travail sont d'exploiter les données disponibles dans la littérature sur les peuplements de Poissons du secteur de Banyuls-sur-Mer, et d'y associer les travaux que nous avons commencés depuis 1991 pour réaliser un premier inventaire des Poissons de cette réserve naturelle.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La côte rocheuse du Massif des Albères est située en Méditerranée nord-occidentale près de la frontière

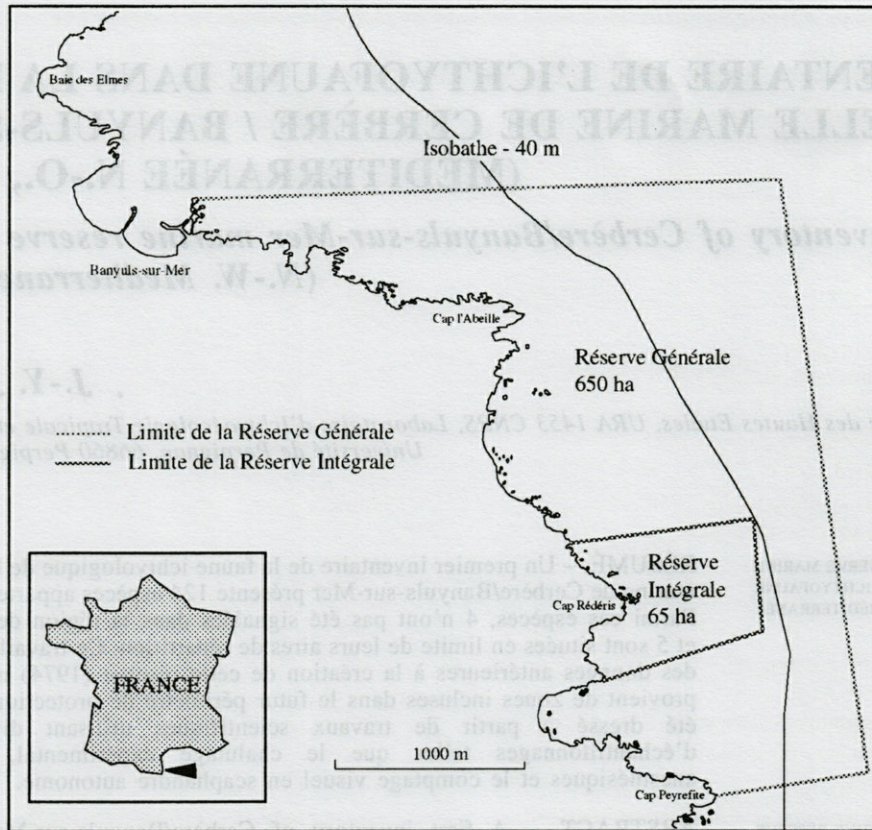


Fig. 1. – Carte de la réserve marine de Cerbère/Banyuls-sur-Mer.

Map of Cerbère/Banyuls-sur-Mer marine reserve.

franco-espagnole. Elle s'étend sur une quarantaine de km et se présente comme une succession de falaises entrecoupées de petites criques sableuses. La réserve naturelle marine de Cerbère/Banyuls-sur-Mer a été mise en place le long de cette côte rocheuse (Fig. 1).

La technique de collecte des données en plongée est celle utilisée par Harmelin-Vivien et *al.* (1985). Les espèces identifiées formellement sont répertoriées sur une tablette immergeable. La colonne d'eau, la zone épibenthique ainsi que les anfractuosités, les cavernes et les surplombs formés par les rochers sont inspectés.

Quatre grandes unités bathymétriques ont été échantillonnées.

1 – De 0 à 8 m, le fond est constitué de roches massives dans le cas des zones de falaises et de sables grossiers avec galets, dans celui des criques où se sont installés des herbiers à *Posidonia oceanica*.

2 – De 8 à 15 m, le substrat rocheux est composé de blocs issus de l'érosion des falaises formant une zone d'éboulis favorisant le développement des espèces necto-benthiques et cryptiques. Les criques présentent un fond meuble qui est le prolongement de l'unité bathymétrique décrite ci-dessus.

3 – De 15 à 35 m, le fond est principalement représenté par un édifice bio-construit, appelé le coralligène, une structure complexe produite par des algues Lithothamniées (Laubier, 1966).

4 – Au-delà de 35 m, le fond est caractérisé par des substrats meubles sablo-vaseux.

Les données ont été collectées de manière différente en fonction des objectifs. Nous distinguons ainsi 3 séries de données se décomposant comme suit.

Série A dans le tableau I : Ichtyofaune des fonds de 0 à 5 m de profondeur

Une liste a été dressée à partir des données non publiées collectées lors de 26 plongées de reconnaissance en scaphandre autonome, 03/03/91 au 24/06/91, et au cours de 35 plongées libres d'octobre à mai 1994. Pendant l'été 1994, l'intégralité du linéaire côtier de la réserve entre la surface et 1,5 m de profondeur a été inspecté.

Série B dans le tableau I : Ichtyofaune des fonds de 7 à 30 m de profondeur

En ce qui concerne les plongées en scaphandre, la durée des immersions étaient de 30 à 45 minutes. Les inventaires ont été réalisés entre 10 h et 16 h. Les cavités ainsi que les surplombs ont été inspectés.

Série C dans le tableau I : Ichtyofaune des fonds de 35 à 50 m de profondeur

Les données ont été collectées essentiellement par chalutage grâce aux unités du Laboratoire Océanologique Arago lors de missions d'études (Vu-Tan-Tue, 1964 et Tito de Moraes, 1980).

La classification systématique retenue est celle de Fredj et Maurin (1987) de la banque de données Méditerranéenne.

Tabl. I. – Inventaire de l'ichtyofaune de la réserve marine de Cerbère/Banyuls-sur-Mer. La colonne A représente les espèces observées à faible profondeur (0 à 5 m) ; colonne B : espèces observées en plongée entre 7 et 30 m ; colonne C : espèces chalutées entre 35 et 50 m de profondeur.

Inventory of Cerbère/Banyuls-sur-Mer marine reserve ichthyofauna. Column A, B and C shows data origin. Column A represents shallow waters observed species (0 to 5 m depth), column B scuba-diving observed species between 7 and 30 m depth, and column C trawling caught species (35 to 50 m depth).

| Famille | | A | B | C |
|--|--------------------------|----------|----------|----------|
| Espèce | | | | |
| Scyliorhinidae | | | | |
| Scyliorhinus canicula (Linné, 1758) | Petite roussette | | | ■ |
| Dasyatidae | | | | |
| Dasyatis pastinaca (Linné, 1758) | Raie pastenague | ■ | | |
| Myliobatidae | | | | |
| Myliobatis aquila (Linné, 1758) | Aigle de mer | | | ■ |
| Muraenidae | | | | |
| Muraena helena Linné, 1758 | Murène | ■ | ■ | |
| Congridae | | | | |
| Conger conger (Linné, 1758) | Congre | ■ | ■ | |
| Clupeidae | | | | |
| Alosa fallax (Lacépède, 1803) | Alose | | | ■ |
| Sprattus sprattus phalericus (Risso, 1826) | Spratt | | | ■ |
| Sardina pilchardus sardina (Risso, 1826) | Sardine | | | ■ |
| Gobiesocidae | | | | |
| Lepadogaster lepadogaster (Bonnaterre, 1788) | Lepadogaster | ■ | | |
| L. candollei Risso, 1810 | Lépadogaster de Candolle | ■ | | |
| Gouania wildenovi (Risso, 1810) | Gouanie | ■ | | |
| Lophiidae | | | | |
| Lophius piscatorius Linné, 1758 | Baudroie | | ■ | |
| Merlucciidae | | | | |
| Merluccius merluccius (Linné, 1758) | Merlu | | | ■ |
| Gadidae | | | | |
| Gaidopsarus mediterraneus (Linné, 1758) | Motelle | ■ | | |
| Phycis phycis (Linné, 1758) | Mostelle brune | | ■ | |
| P. blennoïdes (Brunnich, 1768) | Mostelle blanche | | | ■ |
| Trisopterus minutus capelanus (Lacépède, 1800) | Capelan | | ■ | ■ |
| Micromesistius poutassou (Risso, 1826) | Poutassou | | | ■ |
| Belonidae | | | | |
| Belone belone (Linné, 1761) | Aiguillette | ■ | | |
| Atherinidae | | | | |
| Atherina hepsetus Linné, 1758 | Joel | ■ | | |
| Caproidae | | | | |
| Capros aper (Linné, 1758) | Sanglier | | | ■ |
| Scorpaenidae | | | | |
| Scorpaena porcus Linné, 1758 | Rascasse brune | ■ | ■ | |
| S. scrofa Linné, 1758 | Chapon | ■ | | |
| S. notata Rafinesque, 1810 | Petite rascasse | | | ■ |
| S. loppei Cadenat, 1943 | Rascasse de Loppé | | | ■ |
| Triglidae | | | | |
| Trigla lucerna Linné, 1758 | Perlon | | | ■ |
| Lepidotrigla cavillone (Lacépède, 1801) | Cavillone | | | ■ |
| Aspitrigla obscura (Linné, 1864) | Grondin sombre | | | ■ |
| Trigoporus lastoviza (Brunnich, 1768) | Grondin strié | | | ■ |
| Eutrigla gurnardus (Linné, 1758) | Grondin gris | | | ■ |
| Serranidae | | | | |
| Epinephelus marginatus Heemstra, 1991 | Mérou brun | ■ | | |

Tabl. I. - (suite).

| | |
|--|----------------------------|
| E. alexandrinus (Valenciennes, 1828) | Badèche |
| Serranus cabrilla (Linné, 1758) | Serran chevrette |
| S. hepatus (Linné, 1758) | Serran tambour |
| S. scriba (Linné, 1758) | Serran écriture |
| Moronidae | |
| Dicentrarchus labrax (Linné, 1758) | Loup |
| Anthiidae | |
| Anthias anthias (Linné, 1758) | Barbier |
| Carangidae | |
| Trachurus trachurus (Linné, 1758) | Chinchard |
| Seriola dumerlii (Risso, 1810) | Sériole |
| Sciaenidae | |
| Sciaena umbra Linné, 1758 | Corb |
| Mullidae | |
| Mullus barbatus Linné, 1758 | Rouget de vase |
| M. surmuletus Linné, 1758 | Rouget de roche |
| Sparidae | |
| Sparus aurata Linné, 1758 | Daurade |
| Pagrus pagrus (Linné, 1758) | Pagre |
| Diplodus annularis (Linné, 1758) | Sparaillon |
| D. sargus (Linné, 1758) | Sar commun |
| D. puntazzo (Cetti, 1777) | Sar à bec pointu |
| D. vulgaris (Geoffroy St-Hilaire E., 1817) | Vérade |
| D. cervinus (Lowe, 1841) | Sar tambour |
| Boops boops (Linné, 1758) | Bogue |
| Dentex dentex (Linné, 1758) | Denti |
| Oblada melanura (Linné, 1758) | Oblade |
| Pagellus erythrinus (Linné, 1758) | Pageot |
| P. bogaraveo (Brunnich, 1768) | Dorade rose |
| P. acarne (Risso, 1826) | Pageot blanc |
| Sarpa salpa (Linné, 1758) | Saupe |
| Lithognathus mormyrus (Linné, 1758) | Marbré |
| Spondyliosoma cantharus (Linné, 1758) | Griset |
| Centracanthidae | |
| Spicara maena (Linné, 1758) | Mendole |
| S. flexuosa Rafinesque, 1810 | Gerle |
| S. smaris (Linné, 1758) | Picarel |
| Pomacentridae | |
| Chromis chromis (Linné, 1758) | Castagnole |
| Labridae | |
| Labrus bimaculatus Linné, 1758 | Coquette |
| L. merula Linné, 1758 | Merle |
| L. viridis Linné, 1758 | Labre vert |
| Coris julis (Linné, 1758) | Girelle |
| Symphodus mediterraneus (Linné, 1758) | Crénilabre de Méditerranée |
| S. melops (Linné, 1758) | Crénilabre mélops |
| S. tinca (Linné, 1758) | Crénilabre paon |
| S. ocellatus (Forsskal, 1775) | Crénilabre ocellé |
| S. cinereus (Bonnaterre, 1788) | Crénilabre cendré |
| S. rostratus (Bloch, 1797) | Sublet |
| S. melanocercus (Risso, 1810) | Crénilabre nettoyeur |
| S. roissali (Risso, 1810) | Crénilabre de Roissal |
| S. doderleini Jordan, 1891 | Crénilabre de Doderlein |

Tabl. I. - (suite).

| | | |
|--|--------------------------|---|
| Ctenolabrus rupestris (Linné, 1758) | Cténolabre rupestre | ■ |
| Thalassoma pavo (juvéniles) (Linné, 1758) | Girelle paon | ■ |
| Trachinidae | | |
| Trachinus draco Linné, 1758 | Grande vive | ■ |
| Uranoscopidae | | |
| Uranoscopus scaber Linné, 1758 | Uranoscope | ■ |
| Scombridae | | |
| Scomber scombrus Linné, 1758 | Maquereau | ■ |
| Gobiidae | | |
| Gobius niger Linné, 1758 | Gobie noir | ■ |
| G. paganellus Linné, 1758 | Gobie paganel | ■ |
| G. cruentatus Gmelin, 1789 | Gobie ensanglanté | ■ |
| G. xanthocephalus (Heymer & Zander, 1992) | Gobie à tête jaune | ■ |
| G. cobitis Pallas, 1811 | Gobie à grosse tête | ■ |
| G. geniporus Valenciennes, 1837 | Gobie à joues poreuses | ■ |
| G. buccichi Steindachner, 1870 | Gobie de Buccichi | ■ |
| G. vittatus Vinciguerra, 1883 | Gobie rayé | ■ |
| Deltentosteus quadrimaculatus (Valenciennes, 1837) | Gobie à quatre tâches | ■ |
| Pomatoschistus pictus (Malm, 1865) | Gobie varié | ■ |
| Lesieurigobius friseii (Malm, 1874) | Gobie à grandes écailles | ■ |
| Thorogobius ephippiatus (Kolombatovic, 1891) | Gobie léopard | ■ |
| Callionymidae | | |
| Callionymus lyra Linné, 1758 | Dragonet lyre | ■ |
| C. reticulatus Valenciennes, 1837 | Callionyme réticulé | ■ |
| Blenniidae | | |
| Blennius ocellaris Linné, 1758 | Baveuse papillon | ■ |
| Lipophrys pavo Risso, 1810 | Blennie paon | ■ |
| L. trigloides Valenciennes, 1836 | Blennie trigloïde | ■ |
| Lipophrys canevai (Vinciguerra, 1880) | Blennie de Caneva | ■ |
| L. dalmatinus (Steindachner & Kolombatovic, 1883) | Blennie dalmate | ■ |
| L. nigriceps (Vinciguerra, 1883) | Blennie à tête noire | ■ |
| Parablennius gattorugine Brunnich, 1768 | Blennie gattorugine | ■ |
| P. tentacularis Brunnich, 1768 | Blennie tentaculée | ■ |
| P. sanguinolentus (Pallas, 1811) | Blennie palmicorne | ■ |
| P. rouxi Cocco, 1833 | Blennie de Roux | ■ |
| Aidablennius sphyinx Valenciennes, 1836 | Blennie sphyinx | ■ |
| Parablennius zvonimiri Kolombatovic, 1892 | Blennie de Zvonimir | ■ |
| Parablennius incognitus Bath, 1968 | Blennie pontique | ■ |
| Coryphoblennius galerita Linné, 1758 | Blennie coiffée | ■ |
| Clinidae | | |
| Clinus argentatus (Risso, 1810) | Cline | ■ |
| Tripterigidae | | |
| Tripterygion tripteronotus (Risso, 1810) | | ■ |
| T. melanurus Guichenot, 1845 | | ■ |
| T. xanthosoma Zander & Heymer, 1971 | | ■ |
| Mugilidae | | |
| Chelon labrosus (Risso, 1826) | Muge lippu | ■ |
| Oedalechilus labeo (Cuvier, 1829) | Mulet labéon | ■ |
| Citharidae | | |
| Citharus linguatula (Linné, 1758) | Fausse limande | ■ |
| Scophthalmidae | | |
| Lepidorhombus boscii (Risso, 1810) | Cardine à quatre taches | ■ |

Tabl. I. - (suite).

| | |
|--|-------------------|
| Bothidae | |
| <i>Arnoglossus laterna</i> (Walbaum, 1792) | Fausse limande |
| <i>A. thori</i> Kyle, 1913 | |
| Soleidae | |
| <i>Solea vulgaris</i> Quensel, 1806 | Sole |
| <i>S. varietaga</i> (Donovan, 1808) | Sole panachée |
| <i>S. lascaris</i> (Risso, 1810) | Sole pole |
| <i>S. kleinii</i> Bonaparte, 1833 | Sole |
| <i>Buglossidium luteum</i> (Risso, 1810) | Petite sole jaune |
| Molidae | |
| <i>Mola mola</i> (Linné, 1758) | Poisson lune |

RÉSULTATS

Parmi les 124 espèces inventoriées dans la réserve marine, seules 3 sont des Chondrichthyens qui se répartissent en 3 familles : les Scyliorhinidae, les Dasyatidae et les Myliobatidae.

En ce qui concerne les Téléostéens, 36 familles sont présentes dans la liste dont les mieux représentées sont les Sparidae (16 espèces), les Labridae (15 espèces), les Blenniidae (14 espèces) et les Gobiidae (12 espèces). Ces 4 familles représentent 46 % de la diversité spécifique de la réserve marine. Les deux premières familles regroupent des espèces necto-benthiques qui sont bonnes nageuses mais qui gardent d'étroites relations avec le substrat, les deux dernières rassemblent des espèces benthiques strictes et crypto-benthiques. Les espèces purement pélagiques sont au nombre de 8, elles sont donc faiblement représentées.

Quatre espèces sont signalées pour la première fois sur les côtes du Roussillon. Il s'agit de deux Gobiidae : *Gobius geniporus* et *Pomatoschistus pictus*, d'un Labridae : *Thalassoma pavo* et d'un Callionymidae *Callionymus reticulatus*.

Parmi les autres espèces inventoriées, 5 se trouvent en limite de leurs aires de répartition biogéographique telles qu'elles sont définies par Whitehead *et al.* (1986). Il s'agit du Serranidae *Epinephelus alexandrinus*, du Labridae *Symphodus doderleini*, du Gobiidae *Gobius vittatus*, du

Tabl. II. - Biodiversité des Poissons de quatre réserves méditerranéennes marines présentant des habitats rocheux similaires.

Summary table of fishes biodiversity in four mediterranean marine reserves which have similar type of rocky shore habitats.

| Sites protégés | Espèces | Sparidae | Labridae | Familles |
|------------------------|---------|----------|----------|----------|
| Port-Cros 1800 ha | 179 | 16 | 16 | 68 |
| Scandola 950 ha | 142 | 15 | 13 | 57 |
| Lavezzi 5000 ha | 170 | 15 | 15 | 60 |
| Cerbère/Banyuls 650 ha | 124 | 16 | 15 | 39 |

Tripterygiidae *Tripterygion xanthosoma* et du Blenniidae *Parablennius rouxi*.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Le nombre total d'espèces dans cette zone protégée (124 espèces réparties en 39 familles) est assez faible en comparaison des données récoltées pour d'autres réserves marines (Tabl. II). La place des Chondrichthyens dans la réserve marine de Cerbère/Banyuls-sur-Mer est réduite : 3 espèces réparties en 3 familles. Dans les autres espaces protégés les Poissons cartilagineux occupent une situation plus importante : 13 familles et 17 espèces à Port-Cros (Francour et Harmelin, 1988), 12 familles et 16 espèces (Francour et Finelli, 1991) à Scandola et 11 familles avec 21 espèces aux îles Lavezzi (Bouchereau *et al.*, 1992). La principale raison de cette situation est probablement liée à la différence dans l'effort d'échantillonnage pratiqué dans la réserve de Cerbère/Banyuls par rapport à celui investi dans les autres espaces protégés. L'exploitation des témoignages, des captures de la pêche professionnelle ou bien encore l'emploi de substances anesthésiques permettent en effet d'établir des listes plus exhaustives. D'autre part, les critères choisis pour ce premier inventaire sont limitants dans le sens où ne sont prises en compte que les espèces communément rencontrées en milieu rocheux principalement et jusqu'à 50 m de profondeur. Les études menées dans les deux réserves naturelles de Corse telle que Scandola (Miniconi *et al.*, 1990; Francour et Finelli, 1991) ou bien celle des îles Cerbère et Lavezzi (Bouchereau *et al.*, 1992), ainsi que dans le parc national de Port-Cros (Francour et Harmelin, 1988), sont plus nombreuses. Cependant nous pouvons d'ores et déjà considérer que la réserve de Cerbère/Banyuls-sur-Mer présente une richesse ichtyofaunistique intéressante étant donné sa taille modeste. Les familles les mieux représentées qualitativement sont les Sparidae et

les Labridae. Le nombre cumulé d'espèces de ces 2 familles constitue de 18 à 25 % de la diversité spécifique pour les espaces marins protégés présentés dans le tableau II.

Il est bien évident que de nombreuses autres espèces seront signalées dans l'avenir, notamment les espèces occasionnelles et rares, mais aussi les espèces crypto-benthiques très difficiles à inventorier.

L'intérêt de notre démarche, outre celui de réaliser un premier inventaire des espèces présentes dans cette réserve marine, est également de détecter d'éventuels changements dans la composition spécifique d'un assemblage ichthyologique en évolution naturelle. Les sources d'information utilisées pour établir cet inventaire sont malheureusement assez éloignées dans le temps. Des changements importants dans la composition des peuplements de Poissons se sont certainement produits entre 1964, date de nos premières informations, et 1994. Il est notamment admis à l'heure actuelle que le réchauffement des eaux en Méditerranée induirait de telles évolutions (Quignard & Raibaut, 1993; Francour *et al.*, 1994). De ce fait, la présence du Spratt *Sprattus sprattus* devrait être considérée comme très occasionnelle dans la région de Banyuls-sur-Mer. A titre d'exemple, le Sar Tambour, *Diplodus cervinus*, n'a été signalé dans la région de Banyuls qu'en 1966 (Oliver, 1966). Dans le même ordre d'idée, l'apparition de la Girelle paon, *Thalassoma pavo* est également à mettre en relation avec ces phénomènes thermiques. Dans le cas de cette espèce, seuls des individus juvéniles ont été observés à la fin des automnes 93 et 94. Sur cette côte découpée constituée de grands caps et de baies, l'apparition de gyres hydrodynamiques à certaines périodes de l'année pourrait être mise à profit par les larves marines dans leurs processus de colonisation. Ceci pourrait en partie expliquer la présence des seuls juvéniles de la Girelle paon (*T. pavo*) dans la réserve marine.

REMERCIEMENTS – L'auteur remercie la DGXIV de la Communauté Européenne pour son soutien financier dans le cadre du Programme International MED 92/007, ainsi que la précieuse collaboration du Pr J.-P. Quignard pour certaines déterminations. Ce travail est une contribution au programme NATMAR (Ministère de l'Environnement) piloté par la Réserve Naturelle Marine de Cerbère/Banyuls-sur-Mer.

RÉFÉRENCES

BELL J.D. 1983. Effects of depth and marine reserve fishing restrictions on the structure of a rocky reef fish assemblage in the N.O. Mediterranean sea. *J. Appl. Ecol.* **20** : 357-369.
BOUCHEREAUJ.L., TOMASINI J.A., RUSS C. and JOUVENEL J.Y. 1992. Inventaire des poissons peu-

plant la Réserve Naturelle des îles Lavezzi. *Trav. sci. Parc Reg. Res. Nat. de Corse* **39** : 13-28.
DUFOUR V., JOUVENEL J.Y. and GALZIN R. 1995. Study of a Mediterranean reef fish assemblage. Comparisons of population distributions between depths in protected and unprotected areas over one decade. *Aquat. Living Resour.* **8**(1) : 17-25.
FRANCOUR P., BOUDOURESQUE C.F., HARMELIN J.G., HARMELIN-VIVIEN M.L. and QUIGNARD J.P. 1994. Are the mediterranean waters becoming warmer? Information from biological indicators. *Mar. Pollut. Bull.* **28**(9) : 523-526.
FRANCOUR P. and FINELLI F. 1991. Complément à l'inventaire des poissons marins de la réserve de Scandola (Corse, Méditerranée nord-occidentale). *Trav. sci. Parc Reg. Res. Nat. de Corse* **31** : 35-53.
FRANCOUR P. and HARMELIN J.G. 1988. Inventaire de la faune ichthyologique marine de Port-Cros (Méditerranée occidentale). *Trav. sci. Parc Nat. Port-Cros* **14** : 65-79.
FREDJ G. and MAURIN C. 1987. Les poissons de la banque de données Médifaune. Application à l'étude de la faune ichthyologique méditerranéenne. *Cybium* **11**(3) : 218-299.
GIBSON R.N. 1968. Food and feeding relation of littoral fish in the Banyuls region. *Vie Milieu* **19A** : 447-456.
HARMELIN-VIVIEN M.L. and HARMELIN J.G. 1975. Présentation d'une méthode d'évaluation *in situ* de la faune ichthyologique. *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros I* : 47-52.
HARMELIN-VIVIEN M.L., HARMELIN J.G., CHAUVET C., DUVAL C., GALZIN R., LEJEUNE P., BARNABE G., BLANC F., CHEVALIER R., DUCLERC J. and LASSERRE G. 1985. Evaluation visuelle des peuplements et populations de poissons : méthodes et problèmes. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* **40** : 467-540.
HEYMER A. and ZANDER C.D. 1992. Le statut de *Gobius auratus* Risso, 1810 et description de *Gobius xanthocephalus* n. sp. de la Méditerranée (Teleostei, Gobiidae). *Zool. Jb. Syst.* **119**(2) : 291-313.
LAUBIER L. 1966. Le Coralligène des Albères, monographie biocénotique. *Ann. Inst. Océanogr.*, 304 p.
LOUIS P., 1983. Ecoéthologie comparée de *Parablennius zvonimiri* (Kolombatovic, 1892) et *Parablennius incognitus* (Bath, 1968) (Pisces, Blenniidae). Thèse 3^e Cycle, Univ. Paris 6, 108 p.
MINICONI R., FRANCOUR P. and BIANCONI C.H. 1990. Inventaire de la faune ichthyologique de la réserve naturelle de Scandola (Corse, Méditerranée Nord-occidentale). *Cybium* **14**(1) : 77-83.
OLIVER G. 1966. Sur la présence de *Diplodus cervinus* (Lowe, 1841) (Sparidae) dans la région de Banyuls-sur-Mer (Pyr. Orient.). *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.* **30**(4) : 343-346.
QUIGNARD J.P. and RAIBAUT A. 1993. Ichtyofaune de la côte languedocienne (Golfe de Lion) modifications faunistiques et démographiques. *Vie Milieu* **43**(4) : 191-195.
TITO DE MORAÏS 1980. L'ichtyofaune de la région de Banyuls-sur-Mer – Observations écologiques. D.E.A. Univ. Paris VI, 59 p.

VU-TAN-TUE 1964. Contribution à l'étude des Téléostéens littoraux de la région de Banyuls-sur-Mer. Thèse Doc. 3^e cycle, Univ. Paris.

WHITEHEAD P.J.P., BAUCHOT M.-L., HUREAU J.-C., NIELSEN J. and TORTONESE E. 1984-1986. Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean. UNESCO éd., Paris, 3 tomes : 1-1473.

ZANDER C.D. 1982. Feeding ecology of littoral gobiid and blennioïd fish of the Banyuls area (Mediterranean sea). I. Main food and trophic dimension of niche and ecotope. *Vie Milieu* 32(1) : 1-10.

Reçu le 25 mars 1995; received March 25, 1995

Accepté le 27 octobre 1995; accepted October 27, 1995

FRANÇOIS P. BONDURESCU C.L. HARMELIN J.G. HARMELIN-VIVIEN M.L. and QUENECEN J.P. 1994. Are the Mediterranean waters becoming warmer? Information from biological indicators. *Marine Pollution Bulletin* 28(9) : 523-526.

FRANÇOIS P. and FINELLI F. 1991. Complément à l'inventaire des poissons marins de la réserve de Banyuls (Corse, Méditerranée nord-occidentale). *Ann. Mus. Nat. Hist. Nat. de Corse* 31 : 25-33.

FRANÇOIS P. and HARMELIN J.G. 1988. Inventaire de la faune ichthyologique marine de Port-Cros (54^e département occidantale). *Ann. Mus. Nat. Hist. Nat. de Corse* 14 : 65-79.

FREY G. and MARTIN C. 1987. Les poissons de la réserve de Banyuls (Corse, Méditerranée). Application à l'étude de la faune ichthyologique méditerranéenne. *Cyprinus* 11(3) : 218-229.

GIBSON R.N. 1968. Food and feeding relation of littoral fish in the Banyuls region. *Mar. Biol.* 1 : 447-458.

HARMELIN-VIVIEN M.L. and HARMELIN J.G. 1973. Présentation d'une méthode d'évaluation in situ de la faune ichthyologique. *Ann. Mus. Nat. Hist. Nat. de Corse* 1 : 47-52.

HARMELIN-VIVIEN M.L., HARMELIN J.G., CHAU-VET C., DUVAL G., GALZIN R., LEJEUNE P., HARNABE G., BLANC R., CHEVALIER R., DUCÉROC J. and LASSERRE G. 1982. Evaluation et étude des peuplements et populations de poissons: méthodes et problèmes. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)* 46 : 467-548.

HEYMER A. and ZANDER C.D. 1993. Le statut de *Gobius gulosus* Risso, 1810 et description de *Gobius zumbroepolus* n. sp. de la Méditerranée (Etelosol). *Göteborgs Zool. W. Syst. Hist.* 119(2) : 281-313.

LAUBER F. 1966. Le Coralligène des Alpes, monographie bioécologique. *Ann. Mus. Géologique*, 304 p.

LOUIS P. 1983. Écologie comparée de *Parablennius zoster* (Kolombatovic, 1895) et *Parablennius zoster* (Hart, 1866) (Pisces, Blennioïdes). Thèse 3^e Cycle. Univ. Paris 6, 108 p.

MINICONT R., FRANÇOIS P. and BIANCONI C.H. 1990. Inventaire de la faune ichthyologique de la réserve naturelle de Scandola (Corse, Méditerranée nord-occidentale). *Cyprinus* 14(1) : 77-81.

OLYER G. 1966. Sur la présence de *Diploodus verticillatus* (Lacép.) (1841) (Sparidae) dans la région de Banyuls-sur-Mer (P.C. Corse). *Ann. Mus. Nat. Hist. Nat. de Corse* 10(4) : 343-346.

QUONARD J.P. and RAIBAUT A. 1973. Ichthyofaune de la côte languedocienne (Golfe de Liost) modifiée: causes languiques et démographiques. *Vie Milieu* 43(3) : 191-195.

FTO DE MORAIS 1970. L'ichtyofaune de la région de Banyuls-sur-Mer - Observations écologiques. D.E.A. Univ. Paris VI, 59 p.

ment les espèces occasionnelles et rares, mais aussi les espèces crypto-benthiques très difficiles à inventorier.

L'intérêt de cette démarche, outre celui de réajuster un inventaire des espèces présentes dans cette réserve marine, est également de détecter d'éventuels changements dans la composition spécifique d'un assemblage ichthyologique en évolution naturelle. Les sources d'information utilisées pour établir cet inventaire sont mathématiquement assez éloignées dans le temps. Elles sont également importantes dans la composition des peuplements de poissons se sont certainement profondément modifiées au cours de ces dernières années, et 1994. Il est notamment admis à l'heure actuelle que le réchauffement des eaux en Méditerranée induit de telles évolutions (Guinand & Raibaut 1993; François et al. 1994). De ce fait, la présence de *Sparus aurata* qui n'est pas considérée comme une espèce occasionnelle dans la région de Banyuls-sur-Mer. A titre d'exemple, le 2^e janvier 1994, *Diploodus verticillatus* n'a été signalé dans la région de Banyuls qu'en 1966 (Olyer, 1966). Dans le même ordre d'idée, l'apparition de la Grenouille pour *Thalassoma* n'est également à mettre en relation avec ces profondes transformations. Dans le cas de cette espèce, seuls des individus juvéniles ont été observés à la fin des automnes 93 et 94 sur cette côte dépourvue de grands caps et de baies. L'apparition de ces hydrocaninides à certaines périodes de l'année pourrait être mise à profit par les chercheurs dans leurs processus de colonisation. Ceci pourrait en partie expliquer la présence de *Sparus aurata* de la Grenouille pour (X. Joubert) dans la réserve marine.

Remerciements - L'auteur remercie le DGAEP de la Communauté Européenne pour son soutien financier dans le cadre du Programme International MED 2000, ainsi que la précieuse collaboration de P. J.-P. Quonard pour certaines déterminations. Ce travail est une contribution au programme KATWAB (Ministère de l'Environnement) financé par la Réserve Naturelle Marine de Banyuls-sur-Mer.

RÉFÉRENCES

BELL J.D. 1983. Effects of depth and substrate on feeding restrictions on the structure of a rocky reef fish assemblage in the N.O. Mediterranean sea. *J. Appl. Ecol.* 20 : 357-369.

BOUCHERBAULT TOMASINI J.A., RUSS C. and JOUVENEL J.Y. 1992. Inventaire des poissons peu-

Directeur gérant de la publication : A. GUILLE

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

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

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

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

TEXTE

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

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

Chaque manuscrit comportera :

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

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

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

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

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

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

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

ILLUSTRATIONS

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

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

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

ÉPREUVES ET TIRÉS À PART

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

Les tirages à part, facturés directement par l'imprimeur, doivent être commandés dès réception de l'imprimé spécial joint aux épreuves.

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

TEXT

The manuscript should be typed double-spaced on one side of white paper, format A4, pages numbered (max, 20 pp), and sent in definitive form, in triplicate, to the editor.

The title of the paper should be as concise as possible; it is followed by the first and second name of the author(s) and address of the laboratory at which the work was done. Each manuscript should include :

- a french summary of 15 lines max., followed by the english translation,
- key words in french and english (6 max.) allowing treatment by abstracting journals,
- short version of title (60 signs and spaces max.),
- english translation of the full title,
- a separate list of figure legends in english and french,
- a separate list of numbered tables with their legends in english and scientific names (genera, species, sub-species) should be written in italics or underlined once.

References of papers cited in the text should be listed at the end of the manuscript in alphabetical order, according to the following models :

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

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

The title of a journal must be abbreviated according to the rules set by the World list of Scientific Periodicals.

Footnotes and acknowledgments should be as brief as possible.

ILLUSTRATIONS

Line drawings should be prepared with India ink on heavy tracing paper, bristol board, white drawing-cardboard or graph paper (blue grid). Letters and numbers on figures should be large enough to be easily readable after reduction; use letter transfer equipment. As far as possible, figures should be grouped in plates of 17×24.35 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.

SOMMAIRE – SUMMARY

| | |
|--|----|
| Bathymetric, seasonal and vertical distribution of feeding-types of nematodes in an oligotrophic lake W. TRAUNSPURGER | 1 |
| Analysis of meiobenthic community structure in relation to pollution and disturbance in Iraklion harbour, Greece N. LAMPADARIOU, M.C. AUSTEN, N. ROBERTSON, G. VLACHONIS | 9 |
| L'aquaculture en habitat artificiel (Acadja-enclos) : Modifications et transformations du milieu lagunaire (lagune Tendo – Côte-d'Ivoire) <i>Aquaculture in artificial habitat (Acadja-enclos) : Modification and transformation of the lagoonal environment (Tendo lagoon – Ivory Coast)</i> Y. SANKARE, E. KODJO, N'G. KOUASSI | 25 |
| Régime et tactique alimentaires de la Loutre (<i>Lutra lutra</i>) dans le Massif Central <i>Seasonal diet and feeding tactics of the European otter (Lutra lutra) in Central France</i> R. LIBOIS | 33 |
| Diel feeding rhythm of grey mullet fry in northeastern Spain E. GISBERT, L. CARDONA, F. CASTELLÓ | 47 |
| Relations homme-milieu végétal pendant les cinq derniers millénaires dans la plaine littorale du Penedès (N.-E. de la Péninsule Ibérique) <i>Man-vegetation relationships during the last five millenia in the littoral plain of Penedès (NE Iberian Peninsula)</i> S. RIERA, A. ESTEBAN | 53 |
| Maturation sexuelle d' <i>Eledone moschata</i> (Cephalopoda, Octopoda) du golfe de Gabès (Tunisie, Méditerranée orientale) <i>Sexual maturation in Eledone moschata (Cephalopoda, Octopoda) from the gulf of Gabes (Tunisia, eastern Mediterranean)</i> S. EZZEDDINE-NAJAI | 69 |
| Inventaire de l'ichtyofaune dans la réserve naturelle marine de Cerbère/Banyuls-sur-Mer (Méditerranée N-O., France) <i>Inventory of Cerbère/Banyuls-sur-Mer marine reserve ichthyofauna (N.-W. Mediterranean, France)</i> J.-Y. JOUVENEL | 77 |