

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 48 n° 1 – Mars 1998

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, lagoonar and terrestrial milieus :

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

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

The journal is quarterly. Each volume (four fascicles) of ca 400 pages presents original articles, reviews and short papers, in french or english.

Manuscripts are received by Professor Dr. A. GUILLE, Editor in Chief, or by Dr. N. COINEAU, Executive Editor (Laboratoire Arago, F. 66650 Banyuls-sur-Mer). Papers are only accepted after review by two anonymous referees.

Membres du Comité scientifique international — *International advisory board*

B. BATTAGLIA (Padoue), F. BLANC (Marseille), A. BIANCHI (Marseille), J. BLONDEL (Montpellier), C.F. BOUDOURESQUE (Marseille), P. BOUGIS (Paris), P. CHARDY (Bordeaux), 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 (Marseille), R. MARGALEF (Barcelone), R.C. NEWELL (Sydney), J. POCHON (Paris), S. POULET (Roscoff), D. THISTLE (Tallahassee)

ABONNEMENTS/SUBSCRIPTIONS 1997

Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i>	FRANCE	AUTRES PAYS
	740 F	920 F

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

Vie et Milieu, Laboratoire Arago, BP 44, 66651 BANYULS-SUR-MER CEDEX, 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. 66651 BANYULS-SUR-MER CEDEX

Pierre DRACH, 1906-1998

Pierre Drach, Directeur du Laboratoire Arago de 1965 à 1976, est décédé dans sa quatre-vingt-douzième année, au début janvier 1998, à Cavalaire (Var) où il s'était retiré ces dernières années et où il a été enterré dans l'intimité familiale.

Spécialiste mondialement connu de biologie marine, Pierre Drach a mené de front, tout au long de sa vie, une œuvre considérable aussi bien dans les domaines de la formation universitaire et de la recherche que comme administrateur et citoyen.

Ancien élève de l'École Normale Supérieure, de 1926 à 1930, Pierre Drach est reçu premier à l'agrégation de Sciences Naturelles. Il entre à la Faculté des Sciences de Paris l'année suivante comme assistant de zoologie. Il prépare à la Sorbonne sa thèse de doctorat sur la mue des Crustacés Décapodes, thèse qu'il soutiendra en 1939 juste avant la mobilisation générale qu'entraîne le début de la seconde guerre mondiale. Il est alors depuis un an chef de travaux et devient également sous-directeur de la Station Biologique de Roscoff. En 1942 commencent les différentes étapes de sa carrière de professeur qui le verront en 1964 titulaire de la chaire de biologie marine, chaire associée à la direction du Laboratoire Arago où il termine sa carrière universitaire.

Ses premières fonctions à l'université le conduisent, pendant une dizaine d'années, à assurer les travaux pratiques, que l'on ne distingue pas encore des travaux dirigés..., de biologie animale à La Sorbonne et, à Pâques et en été, à Roscoff. Le brillant agrégé fait partager aux étudiants stagiaires sa passion et ses connaissances encyclopédiques de zoologiste *de terrain*. Cette caractéristique reste toujours présente dans ses cours magistraux qui abordent pratiquement tous les domaines de la biologie de l'époque (génétique, physiologie, reproduction, nutrition, éthologie...), puis se spécialisent progressivement vers l'écologie des Invertébrés marins, tempérés et tropicaux.

La communauté scientifique concernée doit être éminemment redevable à Pierre Drach de créer en 1956 à la Faculté des Sciences de Paris, en même temps que Jean-Marie Pérès à Marseille, un troisième cycle d'océanographie biologique. Pierre Drach y développe, avec beaucoup de conviction pédagogique, la différence entre les concepts de biologie marine et d'océanographie biologique, différence que certains de ses collègues, et non des moindres, tel Georges Teissier, jugent spécieuse... L'équipe enseignante du 3^e cycle rassemble cependant des personnalités parmi les plus éminentes du campus Jussieu, de l'Institut Océanographique et du Muséum national d'Histoire Naturelle et intègre immédiatement la nécessité d'une formation dans les domaines de la physique et de la chimie marine grâce notamment au rôle actif d'Henri Lacombe.

Pendant 20 ans, sous la direction de Pierre Drach, se forment ainsi les 250 premiers océanographes biologistes aujourd'hui enseignants ou chercheurs dans les stations marines de la faculté, devenue Université Pierre-et-Marie-Curie, et dans de nombreuses autres universités, au CNRS, à l'Ifremer, à l'Orstom, mais aussi dans de nombreux autres organismes ou entreprises et dans le monde entier. Car chaque promotion comprend toujours quelques étudiants d'autres pays d'Europe, d'Afrique, du Proche-Orient, d'Amérique du sud, étudiants qui, revenus professeurs dans leurs pays respectifs, restent attachés à la véritable école française d'océanographie biologique formée autour de Pierre Drach.

Le chercheur Pierre Drach est pendant plus de vingt ans, et encore au début des années 80, parmi les dix biologistes français les plus cités par la communauté internationale, selon la revue bibliographique américaine *Current Contents*, pour sa classification des stades d'intermue des Crustacés, classification élaborée dans son mémoire de doctorat en 1939 ! Celle-ci est en effet une référence incontournable dans les multiples travaux non seulement sur la morphologie et la physiologie si particulière des Décapodes mais aussi dans l'étude du modèle exemplaire que constitue la cuticule du Crabe dans le domaine des biomatériaux. Pierre Drach montre les étapes de la mise en place du réseau organique de chitine et de protéines dans l'intermue ainsi que le développement du réseau de calcite, faisant de la cuticule un composite idéal que les physiciens des matériaux souhaiteraient aujourd'hui beaucoup reproduire pour de nombreuses applications industrielles. Pierre Drach, quant à lui et à l'époque, prolonge ses recherches sur les facteurs externes et les facteurs endocriniens commandant ou régulant la fréquence des mues et donc le rythme de croissance des Décapodes. Il collabore avec Maurice Gabe pour décrire les modifications histologiques et histochimiques des glandes endocrines et du système tégumentaire.

Puis d'autres recherches, telles l'étude comparée de la structure de leur endosquelette, lui permettent d'identifier des lignées évolutives distinctes chez les *Reptantia*. Enfin ses derniers travaux, à Banyuls, concernent la structure et le développement des soies au cours de la vie des Crustacés. Il ouvre ainsi un domaine nouveau dans la connaissance de ce groupe au plan morphologique, physiologique et évolutif, en soulignant le rôle des soies en tant qu'organes sensoriels, chimiques ou mécaniques, et effecteurs mécaniques.

Parallèlement à cette œuvre de biologiste, Pierre Drach est des principaux pionniers de l'océanographie française, dès la fin de ses études. Il participe en effet aux trois premières campagnes du Commandant Charcot avec le « Pourquoi-Pas » le long de la côte orientale du Groenland, de 1932 à 1934. Cette dernière année, un autre célèbre biologiste, identifié dans l'équipe scientifique comme « naturaliste », se joint à lui : Jacques Monod. Tous les deux doivent embarquer lors de la tragique dernière expédition de 1936 mais Monod préfère au dernier moment découvrir les laboratoires californiens de génétique et Drach se marie cet été-là...

L'histoire des sciences retiendra aussi que Pierre Drach est le précurseur, dès 1947 à Roscoff, de l'usage indispensable de la plongée en scaphandre autonome pour observer et récolter la faune et la flore des substrats durs infralittoraux. Deux notes aux CRAS en témoignent en 1948. Il constitue deux équipes, l'une à Concarneau, l'autre à Banyuls, autour de cette technique et de ce domaine de recherche. Aujourd'hui un stage annuel de formation permanente du CNRS délivre de difficiles diplômes pour autoriser et favoriser cette technique notamment dans les études, le plus souvent pluridisciplinaires, impliquant une expérimentation *in situ*. Vingt ans plus tôt, certains vieux banyulencques se souviennent pourtant avoir accompagné, il est vrai avec beaucoup d'appréhension, Pierre Drach, âgé d'une soixantaine d'années, dans ses observations sur « le coralligène du cap l'Abeille » et de son insouciance, à la limite du dédain, pour les contraintes physiques et techniques que cette plongée comportait...

Promoteur de l'usage scientifique du scaphandre autonome, il participe tout naturellement à la première expédition de la Calypso en Mer Rouge, avec le Commandant Cousteau, en 1951-52. Sa curiosité l'amène ensuite, avec le développement des moyens d'observation sous-marine dans les années 60, à étudier la faune profonde, d'abord avec la soucoupe SP300, toujours de Jacques-Yves Cousteau, dans les « rechs » (canyons) catalans, puis grâce au bathyscaphe lors de quatre de ses campagnes, en Méditerranée, dans l'Atlantique et dans le Pacifique, le menant notamment à 8 000 mètres de profondeur dans la fosse du Japon.

Cette remarquable activité d'enseignant et de chercheur conduit bien sûr Pierre Drach à participer à de nombreux colloques et congrès internationaux, à assumer des responsabilités internationales, à effectuer de multiples missions dans le monde entier, à se voir décerner de nombreuses distinctions honorifiques. Citons *quelques* exemples significatifs : Lauréat du Prix Millet-Ronsin de l'Institut, en début de carrière (1940), et du Prix Manley-Bendal de l'Institut Océanographique, à la fin de celle-ci (1976), Vice-Président de l'Union Internationale des Sciences Biologiques de 1953 à 1957, chef de la délégation française au premier congrès d'océanographie à New York en 1959, Docteur Honoris Causa de six universités d'Europe et des Amériques (USA, Brésil).

L'œuvre de l'administrateur Pierre Drach est tout aussi impressionnante et caractéristique de sa haute conception de ses responsabilités vis-à-vis de la communauté scientifique. Celle-ci concerne principalement ses diverses fonctions au CNRS, soit de décision, soit de conseil.

Un des trois Directeurs Adjointes du CNRS, de 1957 à 1965, il assume de fait la politique de cet organisme dans le très vaste domaine des sciences de la vie, politique marquée notamment par l'élaboration des 4^e, 5^e et 6^e plans de la DGRST qui développent considérablement certains domaines de la biologie, par exemple la biologie cellulaire, sous l'impulsion intéressée de Jacques Monod. Le mandat de Pierre Drach correspond aussi à la mise en place du statut des chercheurs, à la création des RCP (Recherches Coopératives sur Programmes), à l'émergence de nouveaux laboratoires CNRS de biologie (à Marseille, à Strasbourg, à Chizé, en région parisienne...).

Pierre Drach crée, en 1964, malgré de nombreuses difficultés, qui ne sont pas seulement d'ordre administratif, la première commission d'océanographie du Comité National du CNRS. Cette section pluridisciplinaire, révolution au CNRS, est tout d'abord « horizontale » puis deviendra plus tard une section « verticale » à part entière. Elle va permettre au CNRS le recrutement ciblé de générations d'océanographes biologistes, physiciens et chimistes. Pierre Drach, à qui succèdera Claude Lévi en 1966, dans un CNRS pour la première fois compartimenté en sept départements scientifiques, prend alors la présidence de cette section d'océanographie pendant deux ans puis revient à celle de la section de biologie animale jusqu'en 1970.

Pierre Drach joue aussi au cours de sa carrière, successivement, un grand rôle dans deux autres organismes de recherche. A l'ISTPM, pendant onze ans, de 1949 à 1960, il participe au Conseil



d'Administration et au bureau de cet «office des pêches» qui s'intègre tardivement dans l'IFREMER, au début des années 80. A l'ORSTOM, il assume trois mandats de Président de son Comité Technique d'Océanographie, de 1964 à 1973. Ceux-ci entraîneront de nombreuses missions outre-mer, lui permettront de pratiquer sa passion de l'observation *in situ* de la faune du domaine littoral tropical et surtout correspondront à une période où le nombre des océanographes de cet organisme est doublé!

Enfin au *Laboratoire Arago*, notre reconnaissance envers Pierre Drach est bien sûr particulière. Il faut souligner avant tout que son mandat de directeur a coïncidé avec le retour, déjà initié par Georges Petit, de cette station marine à une dimension internationale.

Pierre Drach entraîne en effet, par sa réputation scientifique, la fréquentation de la station par de nombreuses personnalités du monde entier, celle des stages étudiants d'autres universités françaises et étrangères. Parallèlement, et contradictoire, en raison de l'exiguïté des locaux, à cette activité féconde d'accueil, le nombre d'enseignants et chercheurs permanents est multiplié par deux, passant de 19 en 1965 à 38 en 1976. Ces enseignants et chercheurs se structurent en équipes thématiques et le *Laboratoire Arago* devient associé au CNRS en 1968, à l'unanimité des deux commissions concernées du CNRS

(océanographie et biologie animale). Une politique contractuelle se met en place avec le nouveau CNEXO (Centre National d'Exploitation des Océans). De nouveaux locaux techniques sont construits devant le laboratoire, sur le port, et Pierre Drach jette les premières bases d'un accord avec le Conseil Général du Département des Pyrénées-Orientales pour la location d'un bâtiment d'accueil pour les stages étudiants et chercheurs de passage, le « Grand Hôtel ».

Les personnels du Laboratoire Arago gardent en mémoire les qualités humaines de Pierre Drach, sa grande culture, sa curiosité intellectuelle, son intérêt et son respect pour tous. Ainsi les « anciens » se souviennent de son arrivée à Banyuls, de sa soif de découvrir la région, ses châteaux cathares et ses cloîtres romans, sa passion, qu'il fait partager, pour la musique et le festival de Prades. Il manifeste une grande habileté à dédramatiser, imperturbable, les conflits ou à écouter les doléances des personnels. Ainsi parmi les personnalités scientifiques de l'époque, Pierre Drach est sans doute le moins « mandarin », un des rares à traverser avec non seulement une philosophie souriante les événements de 1968 mais à participer à « l'agitation » de son laboratoire, réclamant ainsi d'un « non-gréviste » qu'il fabrique une banderole « Laboratoire Arago » pour la grande manifestation finale à Perpignan le 28 mai. Il devient ainsi tout naturellement, après Henri Lacombe, le deuxième président de l'Union des Océanographes de France, association issue des « événements ». Tout revient rapidement dans l'ordre sans le moindre conflit d'autorité car Pierre Drach est aussi un citoyen attentif, tolérant, mais toujours prêt à assumer ses propres idées, par nature courtois.

Concluons, en invoquant encore un aspect aujourd'hui oublié de la personnalité du *citoyen* Pierre Drach. Mobilisé comme officier d'artillerie en 39-40, pendant la « drôle de guerre », il entre en 1942 dans la résistance à Paris, et surtout à Roscoff, et crée un service de renseignements rattaché au réseau Castille pour les militaires français de Londres. A la libération, en 1945, il est décoré de la Croix de Guerre et de la Médaille de la Résistance et reçoit en 1946 du Maréchal Montgomery une attestation pour services rendus aux alliés.

Pierre Drach, humaniste réservé et pudique, était également, aux titres de ses activités civiles précédemment développées, Officier de la Légion d'Honneur (1962), Commandeur dans l'Ordre National du Mérite (1965), dans celui des Palmes Académiques (1959) et Commandeur de l'Etoile de l'Afrique Equatoriale (1963).

Alain GUILLE, février 1998
Directeur du Laboratoire Arago
Observatoire Océanologique de Banyuls
Professeur à l'Université P.-et-M.-Curie

MICROPHYTOBENTHOS ET PHYTOPLANCTON EN BAIE DE BANYULS (GOLFE DU LION) : BIOMASSES PIGMENTAIRES ET FACTEURS HYDROCLIMATIQUES

*Microphytobenthos and phytoplankton in Banyuls bay (Gulf of Lions) :
standing stocks and hydroclimatic factors*

C. Riaux-Gobin, G. Vétion, J. Neveux, J.-C. Duchêne

UMR CNRS 7621, Laboratoire d'Océanographie Biologique, Laboratoire Arago,
BP 44, 66651 Banyuls/Mer cedex, France

BIOMASSES PIGMENTAIRES
MICROPHYTOBENTHOS
PHYTOPLANCTON
BAIE DE BANYULS
FACTEURS HYDROCLIMATIQUES

RÉSUMÉ. – Les biomasses microphytobenthiques en baie de Banyuls (golfe du Lion) ont été suivies de mai 1990 à mars 1993, à partir de prélèvements saisonniers de sédiments de granulométrie et bathymétrie diverses (5-7 à 32 m). Des dosages pigmentaires du phytoplancton de la baie ont été réalisés en parallèle. Un gradient microphytobenthique côte-large apparaît : les plus fortes biomasses benthiques sont associées aux sédiments envasés les plus profonds (site P₅, 32 m : en moyenne 2,5 µg Chl *a* g⁻¹ Poids de sédiment Sec, 5 µg Phéo g⁻¹ PS ; soit 7,5 mg Chl *a* m⁻²), tandis que les sables entre 5 et 20 m sont pauvres (en moyenne 1 µg Chl *a* g⁻¹ PS, 0,5-1 µg Phéo g⁻¹ PS ; soit 7 mg Chl *a* m⁻²). Une tendance saisonnière se dessine clairement au point P₅, mais également aux autres sites, avec un maximum estival (> 1 µg Chl *a* g⁻¹ PS pour les sables et > 4 pour le site P₅) correspondant à 14 mg Chl *a* m⁻² pour les sables et 18 mg Chl *a* m⁻² pour le sédiment envasé (concentrations assez basses comparées aux données de la bibliographie). Les augmentations de Chl *a* et de Phéo *a* sont grossièrement synchrones dans les sables et décalées dans le temps au site P₅. Confrontés aux paramètres climatiques (T °C, ensoleillement, force des vents et état de la mer), ces résultats mettent en valeur l'effet du brassage côtier hivernal défavorable au développement du microphytobenthos et l'accumulation de biodépôts d'origine microphytite en fin d'hiver-début printemps à la surface du sédiment le plus profond. Les effets des crues de la Baillaury (apport en particules et sels minéraux) ne sont pas dissociables de ceux des coups de vent (remises en suspension) car localisés aux mêmes saisons. L'augmentation estivale de biomasse microphytobenthique est à relier à la stabilité des masses d'eau et à l'insolation maximale. Les variations de biomasse phytoplanctonique ne suivent pas le même schéma : diminution estivale et augmentation en fin d'hiver atteignant 2 µg l⁻¹, concentration moyenne 0,7 µg l⁻¹ soit 20 mg Chl *a* m⁻² à P₅.

STANDING STOCKS PIGMENTS
MICROPHYTOBENTHOS
PHYTOPLANKTON
BANYULS BAY
HYDROCLIMATIC FACTORS

ABSTRACT. – A three year survey of the microphytobenthic biomass in Banyuls bay (Gulf of Lions) was performed from May 1990 to March 1993. The sediments investigated had different characteristics in granulometry and bathymetry : from shallow sands to a deeper muddy sediment. In order to establish comparisons between pelagic and benthic microphytic biomasses and their temporal variations, the phytoplankton standing crop was also measured in the bay. A geographical gradient appeared : the highest benthic biomasses were associated to the muddy sediment (P₅, 32 m deep : on an average 2.5 µg Chl *a* g⁻¹ sediment Dry Weight, 5 µg Phaeo *a* g⁻¹ DW ; 7.5 mg Chl *a* m⁻²), whereas very low pigment concentrations characterized the sands – 5 to 20 m deep – (on an average 1 µg Chl *a* g⁻¹ DW, 0.5-1 µg Phaeo *a* g⁻¹ DW ; 7 mg Chl *a* m⁻²). A seasonal trend, well marked at P₅, but also at the other stations, was evidenced. These temporal variations are characterized by a summer maximum : up to 1 µg Chl *a* g⁻¹ DW in the sands and more than 4 at P₅, when expressed by surface units it corresponds to 14 mg Chl *a* m⁻² in sands and 18 mg Chl *a* m⁻² in the P₅ muddy sediment. These pigment concentrations are relatively low. Chl *a* and Phaeo *a* variations are simultaneous in the sands and disynchronous at P₅. Some hydroclimatic parameters (temperature, insolation, wind and roughness of sea) are illustrated and their variations compared to those of pigment concentrations in the sediments. The summer increase of the

microphytobenthic biomass may be related to the stability of the substratum and the high level of insolation. The seasonal variations of phytoplankton biomass are quite different: decrease in pigment concentrations in summer and increase in winter (up to $2 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$; annual mean concentration: $0.7 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$ corresponding to $20 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-2}$ at P₅).

INTRODUCTION

Dans le golfe du Lion et en particulier sur la côte catalane, les travaux sur le phytoplancton sont assez nombreux contrairement à ceux concernant le microphytobenthos. Le cycle annuel phytoplanctonique et les successions d'espèces ont été ainsi largement étudiés durant les 30 dernières années (Estrada *et al.* 1985). Près de Barcelone, Margalef & Castellvi (1967) ont décrit trois périodes de floraison phytoplanctonique, une au printemps, reliée à un upwelling modéré provoqué par les vents de nord et caractérisée par la présence de cryptophycées et de coccolithophoridés, une seconde, reliée à l'entrée par la zone Est-Sud Est de masses d'eau du large et caractérisée par des Diatomées pélagiques, enfin, une troisième poussée en automne, reliée à la disparition de la thermocline et caractérisée par des Diatomées pennées. Dans la région de Banyuls, le phytoplancton se développe généralement de février à mars suite à l'homogénéisation hivernale et dans une moindre mesure en automne (biomasses chlorophylliennes dépassant rarement $2 \mu\text{g l}^{-1}$; Jacques 1970; Lantoine 1995). Pour les stations du large, le « bloom » printanier apparaît plus tard dans l'année et le pic automnal ne semble pas toujours avoir lieu. Ces divers développements phytoplanctoniques, en grande partie régis par des événements hydrologiques, sont contrôlés par la formation d'une thermocline en été qui disparaît en automne et par le débit des rivières, particulièrement aux sites côtiers (dilution rhodanienne au printemps et crues d'automne au niveau des rivières de chaque région). D'une manière générale, une grande hétérogénéité spatiale affecte le phytoplancton côtier de la côte catalane (Maso & Duarte 1989), les concentrations pigmentaires pouvant varier du simple au triple en fonction de l'éloignement de la côte et de l'influence des rivières.

Peu de travaux font référence au microphytobenthos des fonds meubles littoraux de la côte Ouest de Méditerranée. Des données concernent la zone Est du golfe du Lion (golfe de Fos) et la zone Sud (embouchure de l'Ebre). Colocoloff (1972) a étudié la production primaire des sédiments sableux dans l'archipel de Riou (Golfe de Marseille), tandis que Plante-Cuny & Bodoy

(1987), dans le Golfe de Fos, comparent les compartiments microphytobenthiques et phytoplanctoniques de deux sites peu profonds et que Barranguet *et al.* (1996), dans ce même Golfe, présentent des données concernant des systèmes conchylicoles et leur environnement. D'après ces auteurs, les variations saisonnières microphytobenthiques diffèrent suivant la situation hydrodynamique du sédiment échantillonné. A granulométrie équivalente (sables fins peu profonds), les moyennes annuelles de la biomasse microphytobenthique pour un site sédimentaire calme sont d'environ $40 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-2}$ et $4 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-2}$ pour un site brassé. Les sables de mode calme sont également les plus productifs (production équivalente à celle du phytoplancton sus-jacent alors que leur biomasse est 30 fois supérieure). Dans les baies proches du delta de l'Ebre (Delgado 1989), les concentrations pigmentaires microphytobenthiques sont équivalentes à celles du phytoplancton (en moyenne $15 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-2}$) alors que leur production est moindre. En ce qui concerne les travaux antérieurs plus spécifiques aux sédiments de la baie de Banyuls, ils concernent des dénombrements de Diatomées récoltées sur des sédiments profonds (Bougis 1946; 200 m), en épiphytes (Aleem 1951; 30 m), sur des vases à *Scoloplos armiger* (Mouneimné 1972-73; 32 m) et quelques données sur les teneurs en carbone organique (Cahet & Mouneimné 1976).

Les données présentées dans ce travail sont les premières concernant la biomasse microphytobenthique des côtes catalanes françaises. Le but du suivi était de quantifier les biomasses chlorophylliennes moyennes disponibles à chaque saison pour les maillons supérieurs de la chaîne trophique et ceci pour différents substrats d'une baie ouverte. Cette étude a également permis 1) de comparer les biomasses microphytobenthiques et phytoplanctoniques à surface projetée égale, informations susceptibles d'intéresser les benthologues, 2) d'étudier, le long d'un gradient bathymétrique concernant des sables, le synchronisme des fluctuations de biomasses et de comparer ces fluctuations à celles affectant le sédiment vaseux plus profond, à l'abri du « gyre » de la baie et 3) de mettre en valeur, à partir des données pigmentaires, des indicateurs de sédimentation et d'existence de peuplements microphytobenthiques autochtones.

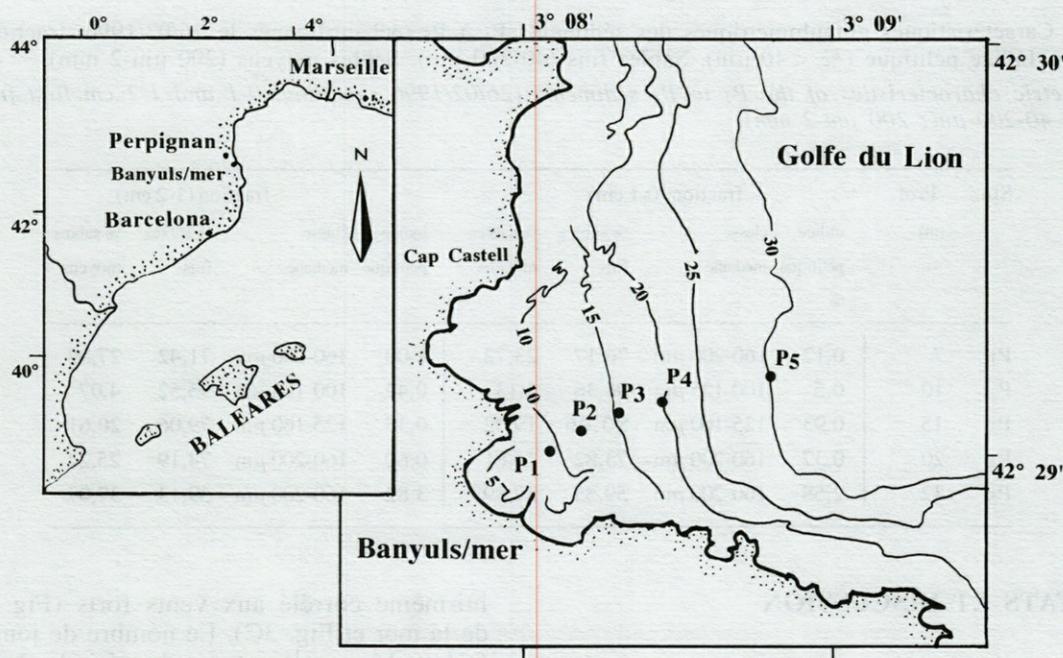


Fig. 1. – Situation géographique des 5 points de prélèvement dans le Golfe du Lion (P₁ à P₄, sables; P₅, sable envasé).

Geographical position of the sampling sites in the Gulf of Lions (P₁ to P₄, sands; P₅, muddy sand).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les prélèvements de sédiment en baie de Banyuls ont été réalisés suivant une radiale côte-large de 5 points (P₁ 5-7 m à P₅ 32 m; Fig. 1) et suivant un rythme saisonnier (environ tous les 2 mois, durant 3 ans). Les sédiments ont été récoltés par carottage manuel en plongée autonome (tubes de plexiglas de 5,4 cm diam. int., 24 cm haut.), ce qui minimise les perturbations de l'interface eau/sédiment. Des échantillons de surface de ces sédiments ont été conservés au formol (dilat. finale 10% en volume) en vue d'études taxinomiques ultérieures. Les masses d'eau ont été échantillonnées à P₅ (10 à 20 cm sous la surface afin d'éviter de prélever l'hyponeuston). Les échantillons ont été transférés immédiatement au laboratoire (chambre froide à 4 °C). Les carottes de sédiment ont été congelées (-20 °C) pour dosages différés (pigments et évaluation de la teneur en eau). Les prélèvements d'eau ont été immédiatement filtrés (de 0,5 à 2 l, suivant la richesse en particules; 3 replicats) sur membrane filtrante Whatman GF/F de 47 mm diam. (sous vide modéré < 200 mbars), et les filtres congelés à -20 °C pour dosages différés. Après décongélation partielle, les carottes ont été fractionnées en 6 segments (0-0,5, 0,5-1, 1-2, 2-4, 4-6 et 6-8 cm) avant l'extraction acétonique pour l'étude des pigments. Le point de prélèvement P₁ n'a pas toujours pu être échantillonné en raison de sa position (zone protégée réservée aux estivants, navigation réglementée en été). Nous n'avons pas réalisé

d'analyse factorielle des résultats, confrontés aux paramètres hydroclimatiques du milieu, en raison du rythme d'échantillonnage trop peu élevé dans le temps.

Les «chlorophylle a» (incluant les iso- et allomères et la chlorophyllide a), «b» et «c» (Chl a, b and c) et les «phéopigments» associés (Phéo a, b, c) ont été mesurés sur des extraits acétoniques (acétone à 90%) en utilisant la méthode spectrofluorimétrique de Neveux & Lantoiné (1993). Les filtres GF/F ont été broyés dans de l'acétone (100% p.a. Merck) et conservés au froid et à l'obscurité pendant 12 h. Le traitement des échantillons de sédiment et la préparation des extraits ont été réalisés suivant les mises au point de Riaux-Gobin & Klein (1993): 1) extraction sur des échantillons de sédiments humides (environ 1 g ± 0,0001 g) durant 16 h (obscurité, 4 °C) dans 6 ml d'acétone à 90% (p.a. Merck), sans broyage; 2) agitation manuelle des extraits 2 fois durant le temps d'extraction; 3) d'autre part séchage de sous-échantillons au four (12-18 h, 60 °C) afin d'en évaluer la teneur en eau. Les résultats sont exprimés en µg g⁻¹ Poids de sédiment Sec (µg g⁻¹ PS) et également par unité de surface (µg m⁻²) après application d'un facteur de conversion propre à chacun des 5 sédiments, obtenu après «pesée sèche» (dessiccation de 48 h, 60 °C) d'un échantillon dont la surface, l'épaisseur et le poids frais sont connus. Les facteurs de conversion ont été calculés à partir de prélèvements effectués le 26/02/1996. La granulométrie de chaque site (fractions 0-1 et 1-2 cm) a été effectuée par tamisage différentiel de sédiment lyophilisé (tamisage aux normes AFNOR) après élimination des chlorures par décantation dans de l'eau distillée.

Tabl. I. – Caractéristiques granulométriques des sédiments P₁ à P₅ (échantillonnés le 26/02/1996, fractions 0-1 cm et 1-2 cm). Indice pélitique (% < 40 µm). Sables fins (40-200 µm). Sables moyens (200 µm-2 mm).

Granulometric characteristics of the P₁ to P₅ sediments (26/02/1996 sampling, 0-1 and 1-2 cm first fractions; % < 40 µm; 40-200 µm; 200 µm-2 mm).

Stn.	Prof. (m)	fraction (0-1 cm)				fraction (1-2 cm)			
		indice pélitique %	classe médiane	% sables fins	% sables moyens	indice pélitique %	classe médiane	% sables fins	% sables moyens
P ₁	7	0,12	160-200 µm	76,17	23,72	1,00	160-200 µm	71,42	27,58
P ₂	10	0,5	100-125 µm	96,36	3,13	0,42	100-125 µm	95,52	4,07
P ₃	15	0,93	125-160 µm	80,06	19,02	0,35	125-160 µm	79,06	20,61
P ₄	20	0,37	160-200 µm	73,82	25,81	0,60	160-200 µm	74,19	25,22
P ₅	32	2,58	160-200 µm	59,53	37,89	3,82	160-200 µm	59,13	37,07

RÉSULTATS ET DISCUSSION

1. Facteurs hydroclimatiques

Plusieurs facteurs hydroclimatiques peuvent influencer sur le développement du microphytobenthos :

L'énergie lumineuse parvenant au sédiment est liée à l'insolation (heures par mois; Fig. 2B, station météorologique de Perpignan-Rivesaltes) et à la transparence des masses d'eau côtière, elle-même inversement corrélée à l'état de la mer (remises en suspension du sédiment) et aux crues de la Baillaury (apports particulaires) (Fig. 2C, 3 & 4). Si l'insolation est irrégulière en 1990 et légèrement inférieure à la moyenne (calculée pour les années 1946 à 1989), les années suivantes sont encore plus déficitaires, particulièrement 1992 (Fig. 2B). L'augmentation printanière s'ébauche en mars-avril; elle est bien marquée en 1991.

La température : le réchauffement des masses d'eau de surface s'effectue en parallèle au réchauffement de l'air. Une bonne corrélation existe entre ces 2 paramètres (Nozais 1995). En l'absence de données précises sur la température des masses d'eau de la baie durant la période 1990-1993, on se réfère ici aux variations saisonnières de la température de l'air mesurées au Cap Bear, proche de Banyuls (Fig. 2A). La transition printanière se marque entre mars et mai (température air dépassant 15 °C); l'évolution rapide vers les températures estivales s'effectue avec un léger retard par rapport à l'augmentation de l'insolation. Sur les 3 années consécutives, la « période estivale » de 1990 est la plus longue (températures élevées et mer relativement calme sur une période d'environ 170 j).

La stabilité des sédiments peu profonds, qui est en grande partie régie par le régime des houles,

lui-même corrélé aux vents forts (Fig. 2C : état de la mer et Fig. 3C). Le nombre de jours de vent fort (> 16 m s⁻¹) est, sur la période de référence 1950-1992, de 14 j mois⁻¹ durant le premier trimestre, puis chute jusqu'en septembre à 6 et remonte ensuite progressivement à 14. L'année 1990 comporte très peu de périodes de vents forts, les années 1991 et 1992 sont un peu plus ventées que la moyenne et 1993 est peu ventée. De manière générale les périodes sans coups de vent sont de courte durée et généralement situées en été, ce qui induit une plus grande stabilité des masses d'eau et des sédiments à cette période (Fig. 2C, périodes de stabilité accrue en grisé) pouvant être favorable au développement du microphytobenthos.

Par ailleurs, les courants marins créent un « gyre » dans la baie (Nozais 1995), empêchant une sédimentation des particules fines en dehors de la zone centrale de la baie, à partir de l'isobathe 30 m, d'où la granulométrie différente entre les sables unimodaux bien triés des zones peu profondes et le sédiment sablo-vaseux P₅ plus au large (Tabl. I). Ces différences de granulométrie et de sédimentation peuvent induire l'implantation d'assemblages microphytiques différents et par ailleurs favoriser ou non les biodépôts.

Les apports en sels nutritifs, conséquence du brassage hivernal qui permet aux masses d'eau profondes d'enrichir les masses d'eau côtières, s'effectuent avant l'installation de la thermocline (Jacques 1970; Lantoine 1995). Les concentrations en nitrate et phosphate, au large de la baie de Banyuls, en un site un peu plus éloigné de la côte que le site P₅, sont relativement faibles : en moyenne 1,32 µM NO₃ et 0,06 µM PO₄, avec des maxima en hiver. Des enrichissements peuvent également s'effectuer par le biais d'événements sporadiques telles les remontées temporaires d'eau de fond suite aux coups de vent de Nord (Tramontane) – événements non suivis lors de cette

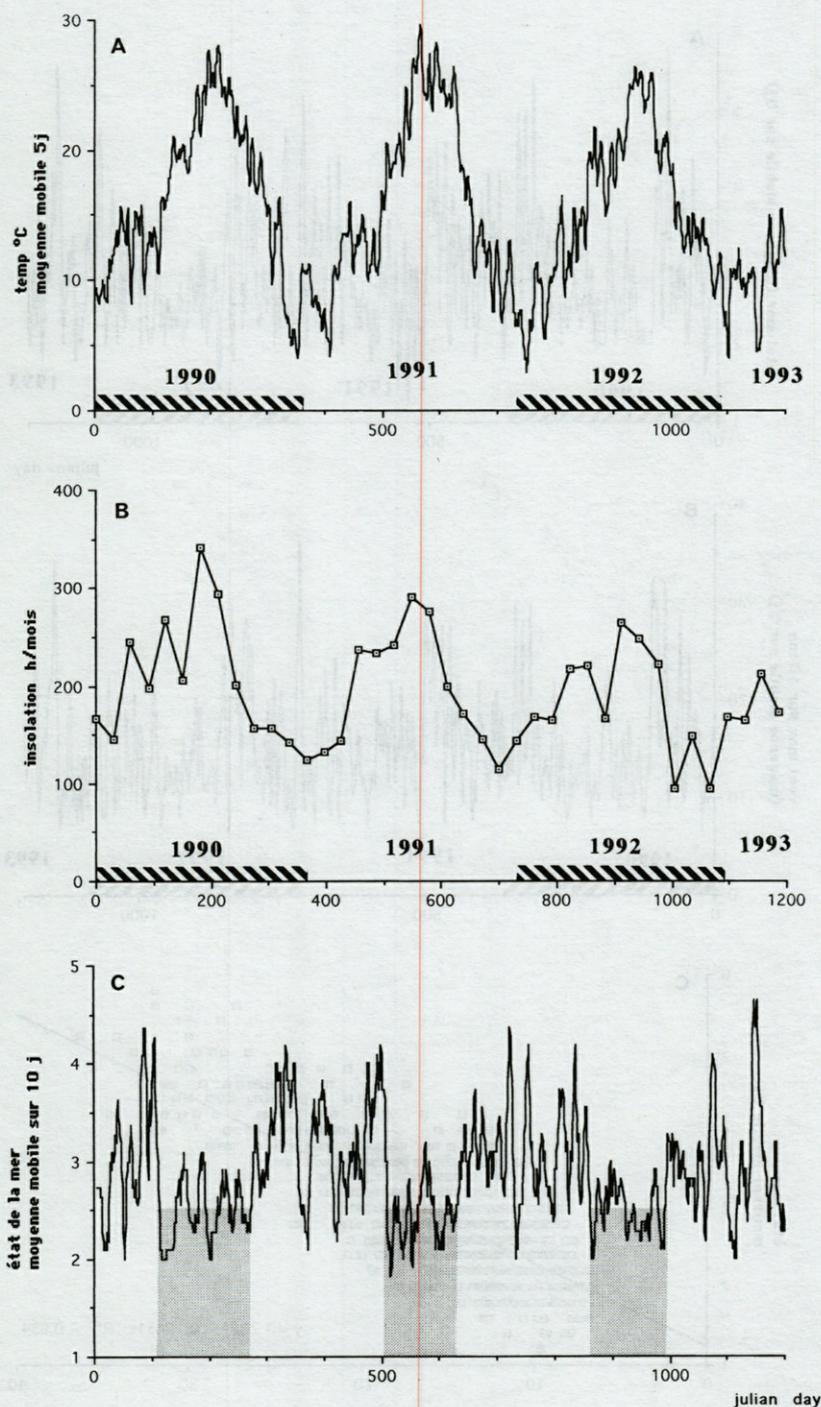


Fig. 2. – Paramètres hydroclimatiques. A, température de l'air ($^{\circ}\text{C}$, Station Cap Bear, moyenne mobile sur 5 j). B, Insolation (h mois^{-1} , Station Perpignan-Rivesaltes). C, Etat de la mer (Station Cap Bear, moyenne mobile sur 10 j, périodes de stabilité accrue en grisé). L'unité sur l'axe des temps (Fig. 2 à 7) est le jour julien («julian day»).

Hydroclimatic parameters. A, air temperature ($^{\circ}\text{C}$, 5 days mean values, Cap Bear Station). B, Insolation (h month^{-1} , Perpignan-Rivesaltes Station). C, Sea roughness (10 days mean values, Cap Bear Station, in dark : periods of stability). Time unit (Fig. 2 to 7) : julian day.

étude – ou lors des crues des rivières locales (Maso & Duarte 1989). Les crues de la Baillaury sont synchrones de celles du Tech, avec au plus un décalage d'une journée (Fig. 4), alors que les bas-

sins versants sont très différents en superficie et en orientation. Ces crues sont sporadiques et plutôt localisées au printemps et en automne-hiver, la période de juillet à septembre étant particuliè-

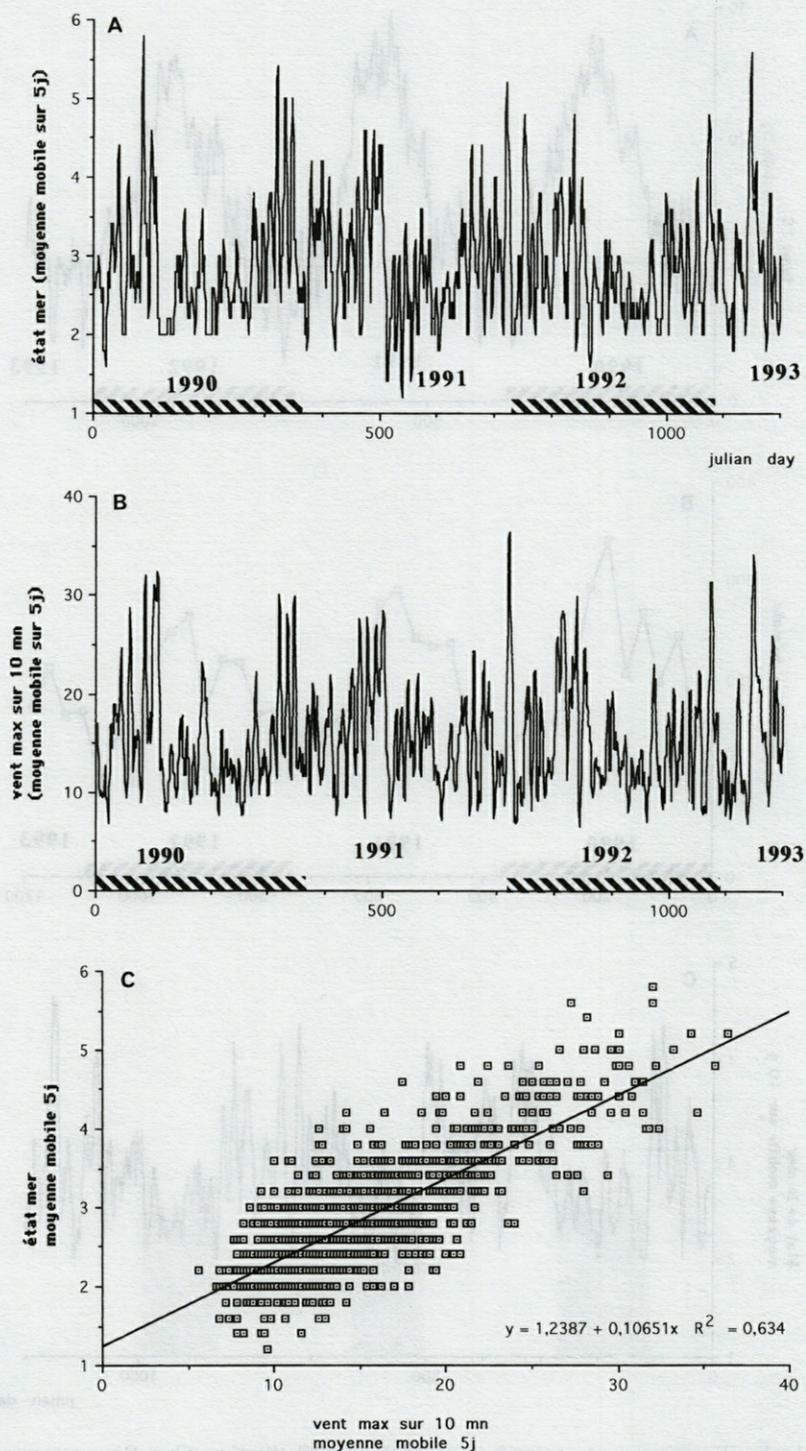


Fig. 3. – A, Etat de la mer (Station Cap Bear, moyenne mobile sur 5 j). B, Vitesse du vent ($m s^{-1}$, max. moy. sur 10 mn, Station Cap Bear, moyenne mobile sur 5 j). C, Régression linéaire entre l'état de la mer et les coups de vent.

A, Sea roughness (Cap Bear Station, 5 days mean values). B, Wind speed ($m s^{-1}$, max. mean/10 mn, Station Cap Bear, 5 days mean values). C, Linear regression between the sea roughness and wind speed.

rement sèche. L'année 1990 est, par ailleurs, très sèche. Les crues de la Baillaury apportent dans la baie de Banyuls des panaches terrigènes caractéristiques, qui s'étendent très au large. L'impact de

tels événements sporadiques en termes de fertilisation de la baie, apport en pérites, diminution de la pénétration de la lumière et leurs répercussions sur le microphytobenthos, restent à étudier.

2. Description succincte et granulométrie des sédiments

La granulométrie des sédiments superficiels (les 2 premiers cm) de la radiale P₁ à P₅ a été étudiée sur un échantillonnage hivernal. Les sédiments, à dominance de sables fins, sont bien classés (courbes granulométriques unimodales) et très peu envasés – sauf à P₅, 32 m –, témoignant d'un hydrodynamisme fort (Tabl. I). Un gradient granulométrique, fonction de la bathymétrie, existe de P₂ à P₅. La classe de taille la mieux représentée passe de 100-125 µm à 10 m, à 160-200 µm à 32 m. Le pourcentage de sables fins diminue progressivement, de 96 % à P₂ à 59 % à P₅. L'indice pélitique augmente brusquement à P₅ (2,58 %). Les caractéristiques du sable au point P₁ se rapprochent de celles du point P₄ avec cependant un indice pélitique plus faible en surface. L'évolution saisonnière de cette granulométrie n'a pas été étudiée. Par contre, l'évolution temporelle (1990-93) du pourcentage de poids sec a été suivie à chaque prélèvement et pour chaque niveau de sédiment (Fig. 7; illustration du niveau 0-0,5 cm). La teneur en eau du sédiment (100 – % PS) est de manière classique corrélée à sa teneur en pélites. Les sables P₁ à P₄, ne présentent pas de variations temporelles cohérentes de ce paramètre, alors que le sédiment P₅ présente une augmentation des teneurs en eau en été, qui est à relier à l'hydrodynamisme plus faible (accumulation de pélites). Par ailleurs, le sédiment P₅ montre une stratification nette, comportant une zone réduite vers 10-15 cm, visible à l'œil nu, alors que les sables P₁ à P₄ ne présentent pas cette zone réduite.

3. Biomasse pigmentaire phytoplanctonique

La biomasse pigmentaire phytoplanctonique (Fig. 5) varie de 0,2 à 2 µg Chl *a* l⁻¹ (valeur moyenne 0,7 µg Chl *a* l⁻¹), sans qu'il soit possible d'établir des variations saisonnières précises. Les valeurs les plus élevées se situent en période hivernale alors que les concentrations en phéopigments sont également les plus élevées, prouvant qu'il ne s'agit pas d'une simple floraison mais probablement aussi d'apports liés aux crues de la Baillaury ou de remises en suspension des sédiments de la baie. L'augmentation pigmentaire hivernale dans la région de Banyuls a déjà été soulignée (Lantoine 1995; site au large de P₅, isobathe 50 m). Un parallélisme existe entre les variations en Chl *a* du phytoplancton et le débit des rivières locales (Fig. 4): les apports d'eau douce peuvent jouer un rôle de fertilisation de la baie, comme ceci a déjà été démontré en Catalogne du sud (Maso & Duarte 1989), ils peuvent aussi apporter des débris végétaux. Le rapport Chl *a*/Phéo *a* est élevé (en moyenne 10) et présente des augmentations estivales (> 60 en 1990 et

1992). Le rapport Chl *a*/chl *c* est très stable et varie de 3,2 à 4,7. Par ailleurs les concentrations en Chl *b*, pigment caractéristique de certaines classes d'algues telles les Euglenophyceae et Chlorophyceae, sont toujours faibles (0,05 à 0,2 µg Chl *b* l⁻¹); le rapport Chl *a*/Chl *b* varie de 4 à 17. Les variations temporelles de la Chl *b* suivent celles de la Chl *a* sauf au printemps, période pendant laquelle la concentration en Chl *b* augmente alors que celle de la Chl *a* chute. Cette observation est à rapprocher de celle de Lantoine (1995) décrivant, en zone côtière, une augmentation du rapport Chl *b*/Chl *c* succédant à l'augmentation de Chl *a* hivernale.

4. Biomasses pigmentaires microphytobenthiques

a. Tendances saisonnières et zones géographiques

Si de réelles variations saisonnières sont difficiles à mettre en valeur en baie de Banyuls sur la seule base de ce travail, la comparaison inter-annuelle (Fig. 6) indique cependant une nette tendance à l'augmentation de Chl *a* en période estivale. Cette tendance est particulièrement claire aux sites P₃, P₄ et P₅. Ce suivi met également en valeur le fait que la baie se subdivise en deux zones :

1) Les sables peu profonds (P₁ à P₄, entre 5-7 et 20 m de profondeur) pour lesquels la biomasse microphytobenthique est assez faible (en moyenne 1 µg Chl *a* g⁻¹ PS soit 7 mg m⁻²) mais où les pigments dégradés (Phéo *a*) sont présents en quantités généralement inférieures à celles de la Chl *a*; les variations temporelles y sont grossièrement synchrones. Ce synchronisme, joint à l'absence d'apports allochtones de pigments dégradés indique que cette partie de la baie est régie par l'hydrodynamisme et que les assemblages sont autochtones et évoluent sur place.

2) Le sédiment vaseux plus au large (P₅, 32 m) est caractérisé par une biomasse plus élevée (en moyenne 2,5 µg Chl *a* g⁻¹ PS soit 7,5 mg m⁻²), évoluant régulièrement au cours du temps et susceptible d'être contrôlée par des facteurs externes tel l'éclairement ou les variations de température, plus que par l'hydrodynamisme. En cette zone centrale protégée du «gyre» de la baie, la sédimentation est favorisée (apports en phéopigments allochtones) et un vannage moindre peut également y favoriser l'accumulation de particules détritiques, ce dont témoignent des concentrations en Phéo *a* le plus souvent supérieures à celles de la Chl *a*. L'augmentation estivale de la teneur en eau du sédiment P₅ (inverse du pourcentage de poids sec; Fig. 7), elle-même reliée à la teneur en pélites, illustre les variations saisonnières de cette sédimentation.

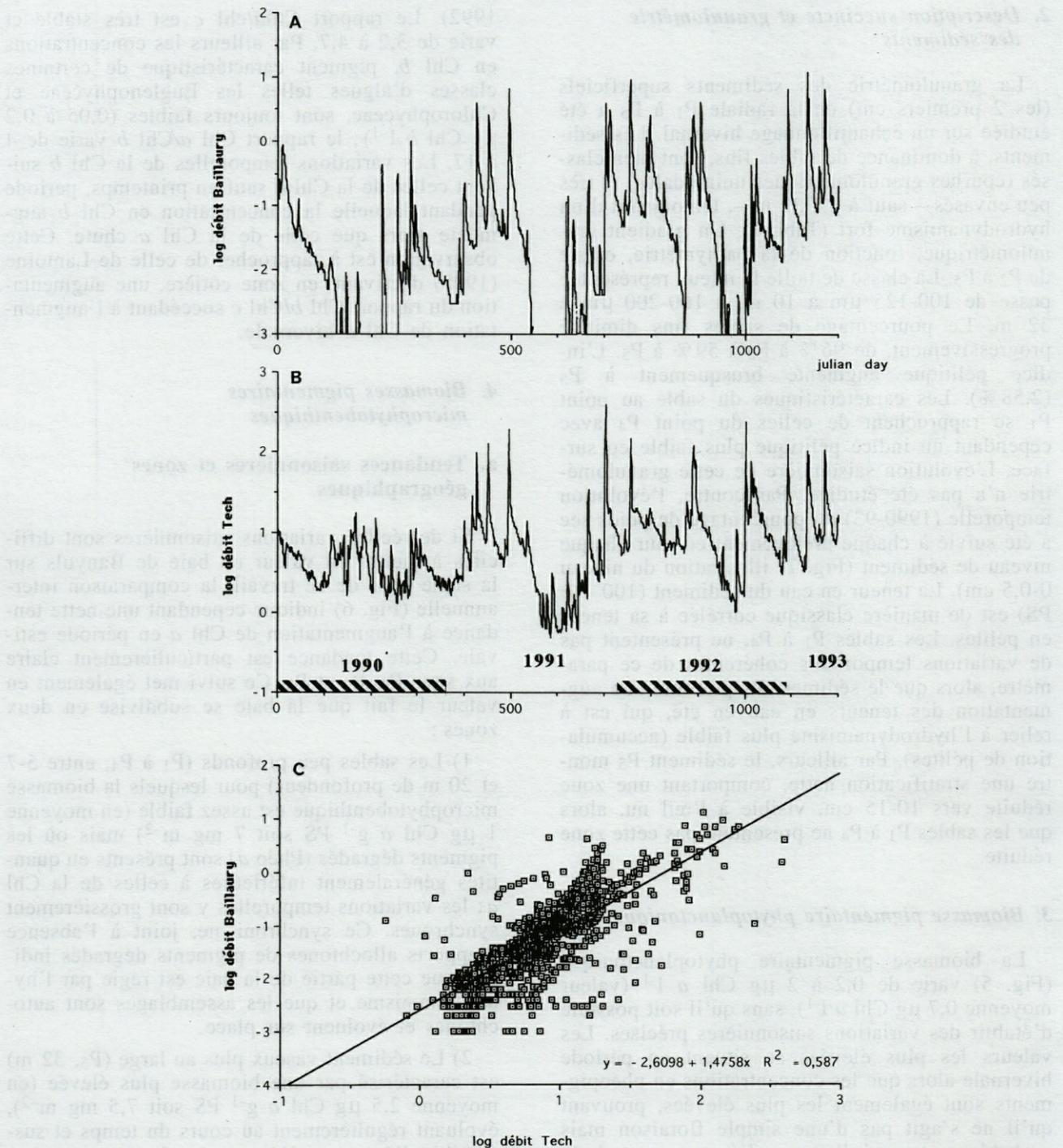


Fig. 4. – A, Débit moyen journalier de la Baillaury ($\log \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$). B, Débit moyen journalier du Tech ($\log \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$). C, Régression linéaire entre les débits de la Baillaury et du Tech.

A, River flows (daily mean) of the Baillaury river ($\log \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$). B, River flows (daily mean) of the Tech river. C, Linear regression between river flows of the Baillaury and of the Tech rivers.

La confrontation des variations temporelles des concentrations pigmentaires à celles des facteurs externes (température, insolation ou état de la mer, Fig. 2), permet seulement de relier les augmentations de biomasses estivales, sensibles à P₃, P₄ et

P₅, aux périodes de plus fortes insolation et températures et de faible hydrodynamisme. Une étude à plus courte échelle de temps permettrait d'appréhender avec plus de précision les relations reliant ces facteurs et les biomasses.

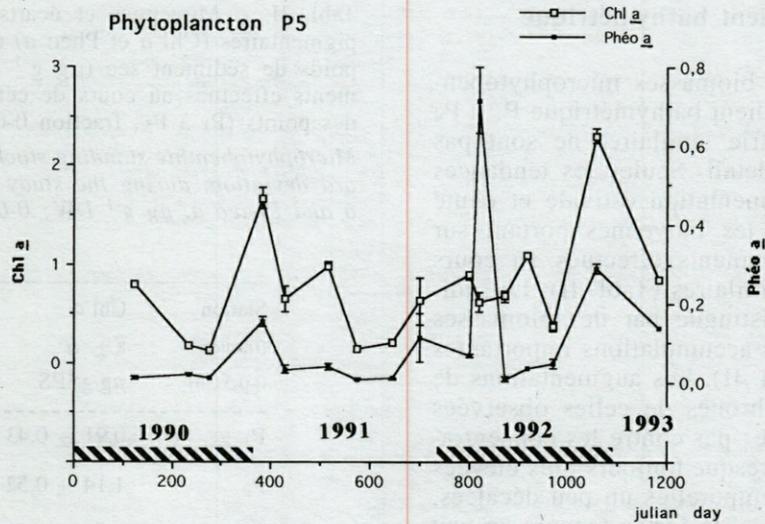


Fig. 5. – Variations temporelles (1990-93) de la biomasse pigmentaire phytoplanctonique au point P₅ (Chl *a* et Phéo *a*, $\mu\text{g l}^{-1}$; moyenne des triplicats et écart type; prélèvements effectués 20 cm sous la surface).

*Phytoplankton standing stock, 1990-93 temporal variations at P₅ (Chl *a* and Phaeo *a*, $\mu\text{g l}^{-1}$; triplicate mean value and standard deviation; 20 cm deep under the sea surface samplings).*

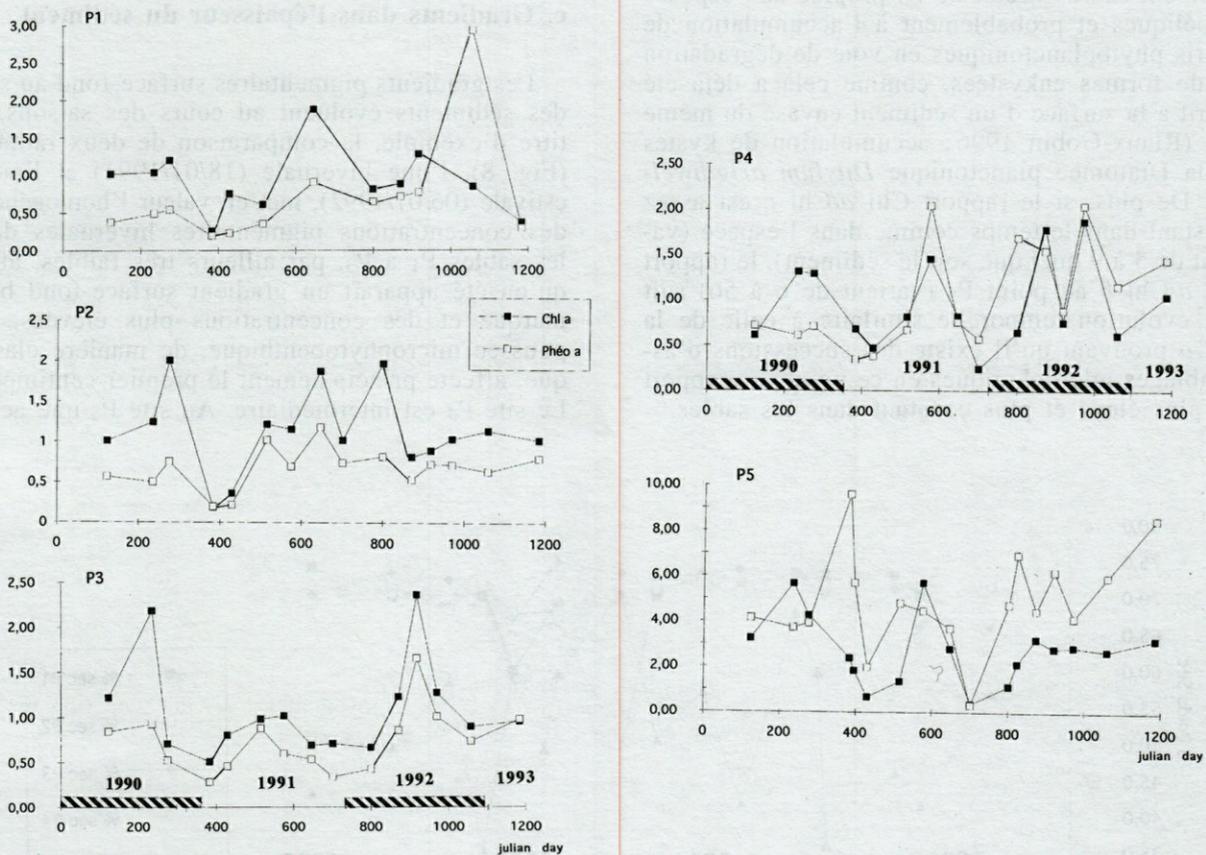


Fig. 6. – Variations temporelles (1990-93) de la biomasse pigmentaire microphytobenthique aux points P₁ à P₅ (Chl *a* et Phéo *a*, $\mu\text{g g}^{-1}$ PS; fraction 0-0,5cm).

*Temporal variations of the microphytobenthic standing stocks, 1990-93 (P₁ to P₅, Chl *a* and Phaeo *a*, $\mu\text{g g}^{-1}$ DW; 0-0.5 cm fraction).*

b. Influence du gradient bathymétrique

Les fluctuations de biomasses microphytobenthiques le long du gradient bathymétrique P₁ à P₄ (sables de granulométrie similaire) ne sont pas comparables dans le détail. Seules les tendances saisonnières avec augmentation estivale et chute hivernale (P₃, P₄) et les moyennes portant sur l'ensemble des prélèvements effectués au cours de cette étude, sont similaires (Tabl. II). Le sédiment envasé P₅ se distingue par des biomasses plus élevées et par des accumulations importantes de phéopigments (Tabl. II). Les augmentations de Chl *a* à P₅ sont synchrones de celles observées dans le reste de la baie; par contre les concentrations en Phéo *a* sont presque toujours plus élevées et leurs fluctuations temporelles un peu décalées. Par ailleurs, la présence de fortes teneurs en eau (et corrélativement en pélites) de ce substrat (P₅) indique clairement que les conditions hydrodynamiques sont différentes. L'étude ultérieure des assemblages microphytiques devrait permettre de différencier ces deux types d'habitat: sables peu profonds propices aux espèces épipsammiques et sédiment sablo-vaseux de P₅ propice aux espèces épipéliques et probablement à l'accumulation de débris phytoplanctoniques en voie de dégradation ou de formes enkystées, comme cela a déjà été décrit à la surface d'un sédiment envasé du même site (Riaux-Gobin 1996; accumulation de kystes de la Diatomée planctonique *Ditylum brighwellii*). De plus, si le rapport Chl *a*/Chl *c* est assez constant dans le temps comme dans l'espace (variant de 5 à 9 quel que soit le sédiment), le rapport Chl *a*/Chl *b* au point P₅ (variant de 6 à 56) suit une évolution temporelle similaire à celle de la Chl *a* prouvant qu'il existe des successions d'assemblages microphytiques en ce point; ce rapport est plus élevé et plus constant dans les sables.

Tabl. II. – Moyennes et écarts types des biomasses pigmentaires (Chl *a* et Phéo *a*) exprimées par unité de poids de sédiment sec ($\mu\text{g g}^{-1}$ PS), pour les prélèvements effectués au cours de cette étude, pour chacun des points (P₁ à P₅; fraction 0-0,5 cm).

*Microphytobenthic standing stocks: average and standard deviation, during the study period (P₁ to P₅, Chl *a* and Phaeo *a*, $\mu\text{g g}^{-1}$ DW; 0-0.5 cm fraction).*

Station (fraction 0-0,5 cm)	Chl <i>a</i> $\bar{x} \pm \sigma$ $\mu\text{g g}^{-1}\text{PS}$	Phéo <i>a</i> $\bar{x} \pm \sigma$ $\mu\text{g g}^{-1}\text{PS}$
P ₁	0,91 \pm 0,43	0,71 \pm 0,73
P ₂	1,14 \pm 0,52	0,68 \pm 0,26
P ₃	1,08 \pm 0,53	0,73 \pm 0,35
P ₄	0,96 \pm 0,48	1,04 \pm 0,58
P ₅	2,74 \pm 1,50	4,91 \pm 2,20

c. Gradients dans l'épaisseur du sédiment

Les gradients pigmentaires surface-fond au sein des sédiments évoluent au cours des saisons. A titre d'exemple, la comparaison de deux radiales (Fig. 8), l'une hivernale (18/01/1991) et l'autre estivale (06/07/1992), met en valeur l'homogénéité des concentrations pigmentaires hivernales dans les sables P₁ à P₃, par ailleurs très faibles, alors qu'en été apparaît un gradient surface-fond bien marqué et des concentrations plus élevées. La poussée microphytobenthique, de manière classique, affecte principalement le premier centimètre. Le site P₄ est intermédiaire. Au site P₅ une accu-

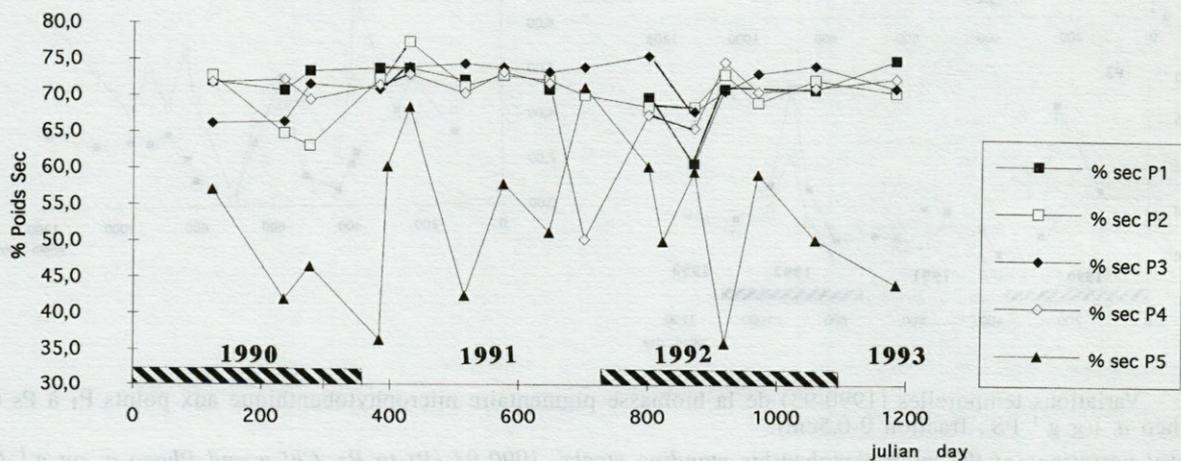


Fig. 7. – Variations temporelles (1990-93) du pourcentage de poids sec des sédiments P₁ à P₅ (fraction 0-0,5 cm).
Temporal variations (1990-93) of the dry weight percentage of sediments (P₁ to P₅, 0-0.5 cm fraction).

Tabl. III. – Biomasse chlorophyllienne moyenne par unité de poids de sédiment sec et par unité de surface et rapport Chl *a*/Phéo, pour quelques sédiments subtidaux, peu profonds, des côtes françaises en Manche et Atlantique, et des côtes espagnoles et françaises de Méditerranée. * = valeurs calculées à partir des données de l'auteur.

*Some references concerning mean pigment concentrations (reported to dry weight of sediment or to surface unit), and Chl a/Phaeo ratio, of subtidal and shallow sediments from French Atlantic coast and French and Spanish Mediterranean coast. * = after author data.*

Lieu	profondeur m	granulométrie	Chl <i>a</i> $\mu\text{g g}^{-1}\text{PS}$	Chl <i>a</i> /phéo	Chl <i>a</i> mg m^{-2}	Référence
Marseille	2,5 à 12	sables plus ou moins envasés	4,3-5	1,8-2,7	24-64	Colocoloff 1972
baie de Concarneau	5 15	sable sable envasé	1,3 0,53	0,38	-	Boucher 1975
Chenal de la Penzé	2 à 20	sables plus ou moins envasés	0,5-1,5	0,7-1,5	-	Riaux 1977
baie de Morlaix	20	sable	3,8	0,41	20-40	Riaux 1983
baie de Douarnenez	0 à 25	divers	1,1-4,5	0,2-1,7*	-	Bodin <i>et al.</i> 1985
Golfe de Fos	0,5	sables	0,9-4,9	1,2-3,9*	14-76	Plante <i>et al.</i> 1986
Rade de Brest	10	vase sableuse	8	0,59	20-40	Riaux-Gobin <i>et al.</i> 1989
Delta de l'Ebre	4-6	divers	-	-	15	Delgado 1989
Golfe de Fos	0,5-13	sables et vases	1,7-70,3	0,3-1,3*	36-190	Barranguet <i>et al.</i> 1996
baie de Banyuls	5 à 20 32	sables sable envasé	1 2,5	1,4-2 0,5	7 7,5	présente étude

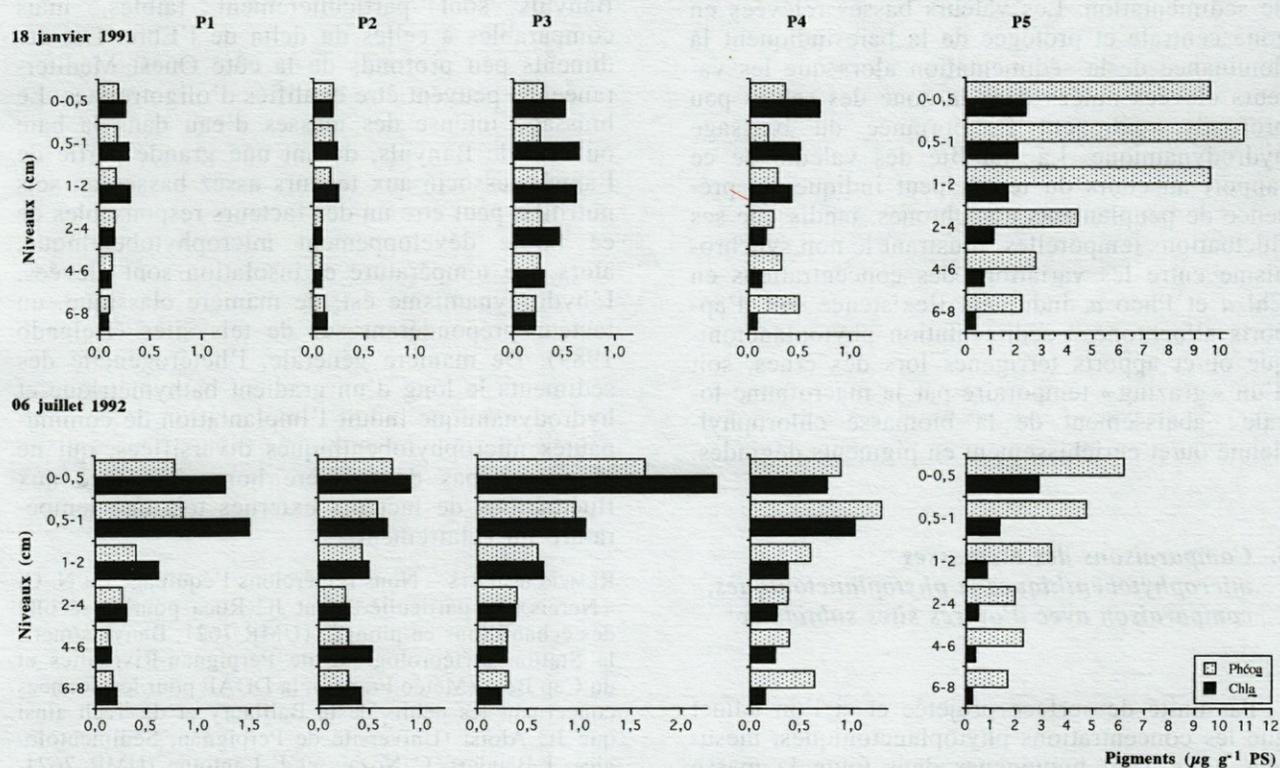


Fig. 8. – Gradients pigmentaires au sein des sédiments P₁ à P₅ (0 à 8 cm, Chl *a* et Phéo *a*, $\mu\text{g g}^{-1}\text{PS}$), lors d'une radiale hivernale (18/01/1991) et estivale (6/07/1992).

*Vertical distribution of pigments in sediments (P₁ to P₅, 0-8 cm; Chl *a* and Phaeo *a*, $\mu\text{g g}^{-1}\text{DW}$) during summer (6/07/1992) and winter (18/01/1991).*

mulation de phéopigments apparaît clairement en hiver, tandis qu'en été le gradient de la Chl *a* est plus marqué et les phéopigments moins abondants.

d. Rapport pigmentaire «Chl *a*/Phéo *a*»

Le rapport Chl *a*/Phéo *a* présente un gradient inverse de celui de la bathymétrie, très marqué selon l'axe de la baie. Ce rapport varie d'environ 2 à P₁, à 1,4 à P₃ et il est relativement constant au cours du temps dans cette zone peu profonde, alors qu'il chute à 0,5 à P₅ où il présente de plus des fluctuations temporelles importantes. Un synchronisme entre les fluctuations en Chl *a* et en Phéo *a*, est donc plus important dans les sables (P₁ à P₃) que dans les sédiments plus profonds (P₄, P₅). Ceci peut indiquer la présence de peuplements microphytobenthiques évoluant *in situ* en zone peu profonde et d'apports détritiques allochtones en zone plus profonde abritée. Ainsi, à P₅ les fortes valeurs de Phéo *a* en fin d'hiver 1991, printemps 1992 et 1993 sont-elles synchrones des concentrations élevées en Phéo *a* du domaine pélagique (Fig. 5), tandis que les concentrations en Chl *a* de ce même site augmentent en été, en dehors de toute relation avec le phytoplancton.

La valeur absolue du rapport Chl *a*/Phéo *a* peut être considérée ici comme un indice ou «traceur» de sédimentation. Les valeurs basses relevées en zone centrale et protégée de la baie indiquent la dominance de la sédimentation alors que les valeurs élevées notées dans la zone des sables peu profonds soulignent l'importance du brassage hydrodynamique. La stabilité des valeurs de ce rapport au cours du temps peut indiquer la présence de peuplements autochtones, tandis que ses fluctuations temporelles, illustrant le non synchronisme entre les variations des concentrations en Chl *a* et Phéo *a*, indiquent l'existence soit d'apports allochtones : sédimentation phytoplanctonique ou/et apports terrigènes lors des crues, soit d'un «grazing» temporaire par la macrofaune locale : abaissement de la biomasse chlorophyllienne ou/et enrichissement en pigments dégradés.

5. Comparaisons des biomasses microphytobenthiques et phytoplanctoniques, comparaison avec d'autres sites subtidiaux

Par unité de surface projetée et si l'on admet que les concentrations phytoplanctoniques, mesurées à P₅, sont homogènes dans toute la masse d'eau de la baie (des isobathes 5-7 à 32 m), les biomasses varient au cours des saisons de 6,4 à 64 mg Chl *a* m⁻² à P₅ et de 1 à 10 mg m⁻² à P₁. Pour le microphytobenthos, les biomasses inté-

grées par unité de surface atteignent un maximum estival de 14 mg Chl *a* m⁻² pour les sables (P₁ à P₄) et 18 mg Chl *a* m⁻² pour le sédiment envasé P₅. Les variations temporelles de biomasses n'étant pas synchrones entre les deux écosystèmes, il est difficile d'établir de réels bilans. En été la biomasse microphytobenthique par unité de surface est supérieure à celle du phytoplancton sus-jacent, tandis qu'en fin d'hiver-début de printemps, durant les blooms observés de phytoplancton, la situation est inverse. En moyenne, la biomasse phytoplanctonique à P₅ est de 20 mg Chl *a* m⁻², ce qui est supérieur à la valeur moyenne de celle du microphytobenthos de cette zone (7,5 mg Chl *a* m⁻²).

Le tableau III illustre la variabilité des concentrations pigmentaires moyennes de sédiments marins subtidiaux, non pollués, de faibles profondeurs, sur les côtes françaises de Manche, Atlantique ainsi que sur les côtes françaises et espagnoles de Méditerranée. La comparaison entre résultats est rendue difficile car les modes de prélèvement et l'épaisseur de sédiment échantillonné, de même que la méthodologie de dosages, sont très variables. Cependant ces valeurs sont toutes relativement basses par rapport à celles notées dans les sédiments intertidaux, lagunaires, estuariens ou proches d'installations ostréicoles de ces mêmes sites. Les biomasses microphytobenthiques des sables peu profonds de la baie de Banyuls sont particulièrement faibles, mais comparables à celles du delta de l'Ebre. Les sédiments peu profonds de la côte Ouest Méditerranéenne peuvent être qualifiés d'oligotrophes. Le brassage intense des masses d'eau dans la baie ouverte de Banyuls, durant une grande partie de l'année, associé aux teneurs assez basses en sels nutritifs, peut être un des facteurs responsables de ce faible développement microphytobenthique, alors que température et insolation sont élevées. L'hydrodynamisme est, de manière classique, un facteur prépondérant sur de tels sites (Delgado 1989). De manière générale, l'hétérogénéité des sédiments le long d'un gradient bathymétrique et hydrodynamique induit l'implantation de communautés microphytobenthiques diversifiées, qui ne réagissent pas de manière homogène face aux fluctuations de facteurs externes tels que température ou éclaircissement.

REMERCIEMENTS – Nous remercions l'équipage du N. O. «Nereis» et particulièrement JC Roca pour la récolte des échantillons en plongée (UMR 7621, Banyuls/mer), la Station météorologique de Perpignan-Rivesaltes et du Cap Béar (Météo France), la DDAF pour les données concernant les débits de la Baillaury et du Tech ainsi que JC Aloisi (Université de Perpignan, Sédimentologie), J Baudart, C Nozais et F Lantoine (UMR 7621, Banyuls/Mer) pour leur collaboration au cours de cette étude. Nous remercions également les évaluateurs pour leur lecture critique du manuscrit.

REFERENCES

- Aleem AA 1951. Contributions à l'étude de la flore des Diatomées marines de Méditerranée. I. Diatomées des eaux profondes de Banyuls-sur-Mer (Pyrénées-Orientales). *Vie Milieu* 2 (1) : 44-49.
- Barranguet C, Plante-Cuny MR, Alivon E 1996. Microphytobenthos production in the Gulf of Fos, French Mediterranean coast. *Hydrobiologia* 333 : 181-193.
- Bodin P, Boucher D, Guillou J, Guillou M 1985. The trophic system of the benthic communities in the bay of Douarnenez (Brittany). In : Gibbs PE (ed.) *Proceedings 19th European Marine Biology Symposium*. Cambridge Univ. Press, Cambridge : 361-370.
- Bougis P 1946. Méthode pour l'étude quantitative des Diatomées vivant sur les fonds de vase. *C.-r. Acad. Sc. Paris* 223 : 1166-1168.
- Boucher D 1975. Production primaire saisonnière du microphytobenthos des sables envasés en Baie de Concarneau. Thèse 3^e Cycle UBO Brest, 113 p.
- Cahet G, Mouneimné N 1976. Production carbonée microbenthique en sédiments margino-littoraux (Golfe du Lion). *Ann. Inst. Océanogr. Paris* 52 : 189-203.
- Colocoloff M 1972. Recherches sur la production primaire d'un fond sableux. 2. Biomasse et production. Thèse 3^e Cycle, Univ. Aix-Marseille 2, 98 p.
- Delgado M 1989. Abundance and distribution of microphytobenthos in the Bays of Ebro Delta (Spain). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 29 : 183-194.
- Estrada M, Vives F, Alcaraz M 1985. Vida y producción en el mar abierto. In *El Mediterraneo Occidental*. Edited by R. Margalef, Omega : 151-199.
- Jacques G 1970. Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion). IV - Biomasse et production, 1965-1969. *Vie Milieu* 21 : 37-102.
- Lantoine F 1995. Caractérisation et distribution des différentes populations du picoplancton (picoeucaryotes, *Synechococcus* spp., *Prochlorococcus* spp.) dans diverses situations trophiques (Atlantique tropicale, Golfe du Lion). Thèse Doc. Univ. Paris, 264 p.
- Margalef R, Castellvi J 1967. Fitoplancton y producción primaria de la costa catalana, de julio de 1966 a julio de 1967. *Inves. Pesqu.* 31 : 491-502.
- Maso M, Duarte CM 1989. The spatial and temporal structure of hydrographic and phytoplankton biomass heterogeneity along the Catalan coast (NW Mediterranean). *J. Marine Research* 47 : 813-827.
- Mouneimné N 1972-73. Contribution à l'étude des Diatomées des fonds meubles vaseux de Banyuls-sur-mer. I. Données hivernales. *Vie Milieu* 23 : 323-334.
- Nozais C 1995. Impact des processus biologiques et des paramètres physiques sur la présence planctonique des larves d'Invertébrés benthiques et sur leur recrutement en baie de Banyuls. Thèse Doc. Univ. Paris, 300 p.
- Neveux J, Lantoine F 1993. Spectrofluorometric assay of chlorophylls and phaeopigments using the least squares approximation technique. *Deep-Sea Res.* 40 : 1747-1765.
- Plante R, Plante-Cuny MR, Reys JP 1986. Photosynthetic pigments of sandy sediments on the north Mediterranean coast : their spatial distribution and its effect on sampling strategies. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 34 : 133-141.
- Plante-Cuny MR, Bodoy A 1987. Biomasse et production primaire du phytoplancton et du microphytobenthos de deux biotopes sableux (Golf de Fos, France). *Oceanologica Acta* 10 : 223-237.
- Riaux C 1977. Contribution à l'étude de facteurs déterminant l'évolution de la biomasse phytoplanctonique dans l'estuaire de la Penzé (Nord Finistère). Evolution comparée des phénomènes dans l'eau et les sédiments sous-jacents. Thèse 3^e Cycle Univ. Paris, 137 p. et annexes.
- Riaux C 1983. Microphytes de l'interface « eau-sédiment » dans une ria de Bretagne Nord : Peuplements, biomasse, production, cycle annuel, variabilité à court terme. Thèse Doc. ès Sc. Nat. Univ. Paris, 300 p. et annexe.
- Riaux-Gobin C, Douchement C, Tréguer P 1989. Microphytobenthos de deux sédiments subtidaux de Nord Bretagne. III : Relations avec les sels minéraux azotés de l'eau interstitielle et deux facteurs hydroclimatiques. *Hydrobiologia* 178 : 11-20.
- Riaux-Gobin C, Klein B 1993. Microphytobenthic biomass measurement using HPLC and conventional pigment analysis. In : P. Kemp, B. Sherre & J. Cole (eds) *Current Methods in Aquatic Microbial Ecology* : 369-376.
- Riaux-Gobin C 1996. *Ditylum brightwellii* (West) Grun. ex V. H. (Bacillariophyceae) : resting spores at the surface of a shallow sediment (Gulf of Lions, Mediterranean) and revival tests. *Phycologia* 35 (4) : 368-371.

Reçu le 22 janvier 1997; received January 22, 1997

Accepté le 3 juillet 1997; accepted July 3, 1997

THE GYMNASOMATA (GASTROPODA : OPISTHOBRANCHIA) IN THE PLANKTON OF THE FRENCH MEDITERRANEAN COAST

Ruth BARNICH¹, Daniela UTHE²

¹ Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberganlage 25, D-60325 Frankfurt, Germany

² Institut f. Spezielle Zoologie u. Vergleichende Embryologie, Westf. Wilhelms-Universität Münster, Hüfferstraße 1, D-48149 Münster, Germany

MEDITERRANEAN GYMNASOMATA
TAXONOMY
IDENTIFICATION
SUCKERS
SCANNING ELECTRON MICROSCOPY

ABSTRACT. – During plankton investigations on the French coast at Banyuls-sur-Mer and Villefranche-sur-Mer in the years 1989-1995 six out of ten species of Gymnosomata (Gastropoda, Opisthobranchia) recorded for the Mediterranean were found, i.e. *Pneumoderma atlanticum*, *Pneumodermaopsis canephora*, *P. ciliata*, *P. paucidens*, *Cliopsis krohnii* and *Paraclione longicaudata*. Specimens in different developmental stages (polytrochous larvae, transitory stages and adults) could be identified by their main identification characters, i.e. protruded prehensile organs such as suckerarms, proboscis or buccal cones. The species found in the samples are presented in an identification key with clear figures and descriptions based on light and scanning electron microscopical investigations are provided. SEM is used for the first time to study pneumodermatid suckers.

GYMNASOMATA MÉDITERRANÉENS
TAXONOMIE
IDENTIFICATION
VENTOUSES
MICROSCOPIE ÉLECTRONIQUE
À BALAYAGE

RÉSUMÉ. – Six espèces de Gymnosomata (Opisthobranchia, Gastropoda) sur dix connues pour la Méditerranée ont été trouvées dans les années 1989-1995 dans le plancton de la côte française, à Banyuls-sur-Mer et à Villefranche-sur-Mer : *Pneumoderma atlanticum*, *Pneumodermaopsis canephora*, *P. ciliata*, *P. paucidens*, *Cliopsis krohnii* et *Paraclione longicaudata*. Des spécimens à différents stades de développement (larves polytroches, stades transitoires et adultes) présentant des caractères d'identification essentiels, les organes buccaux dévaginables, comme les bras à ventouses, la trompe ou les cônes buccaux, ont pu être identifiés. Les espèces présentes dans les échantillons sont présentées dans une clé d'identification avec des figures précises et à l'aide de descriptions basées sur des études au stéréomicroscope et au microscope électronique à balayage. Cette dernière technique est utilisée pour la première fois pour décrire les ventouses des Pneumodermatidae.

INTRODUCTION

During plankton investigations carried out on the French Mediterranean coast, samples were taken at Banyuls-sur-Mer and Villefranche-sur-Mer in spring and autumn of the years 1989-1995. Among many other planktonic gastropods several species of Gymnosomata (Gastropoda, Opisthobranchia) were found. Together with the shell-bearing Thecosomata the shell-less Gymnosomata represent the holoplanktonic pteropods. Pteropods are mainly characterized by their locomotory organs, the wings which are derived parts of the molluscan foot and present an adaptation to their planktonic mode of life. Other adaptations of gymnosomes are the loss of the shell during development, the streamlining of the body and the small body-size. Gymnosomes are predators with specialized evaginable prehensile organs such as

proboscis (with jaws, radula and paired hooksacs) and suckerarms or buccal cones. Unfortunately identification of gymnosomes proves to be very difficult. This is due to the fact that preserved specimens are often highly contracted and the prehensile organs, which are the main identification characters, are often not protruded. Therefore, relaxation before fixation is very important (Lalli & Gilmer 1989).

Major taxonomic works on gymnosomes were carried out by Pelseneer (1887 and 1888), Meisenheim (1905), Tesch (1913), Pruvot-Fol (1926 and 1954) and more recently by van der Spoel (1976). Lalli & Gilmer (1989) published a comprehensive work on the biology of holoplanktonic gastropods. Mediterranean gymnosomes were studied primarily by Kwietniewski (1902, 1903), Steuer (1911), Pruvot-Fol (1954) and Franc (1949). Unfortunately these works generally list and give short descriptions of the Mediterranean

species but provide only few or poor quality illustrations.

Many gymnosome species are oceanic and rarely to be found in coastal waters (Lalli & Gilmer 1989), nevertheless, among the 10 species known to occur in the Mediterranean Sea, different developmental stages of 6 species were present in the investigated samples from the French coast: *Pneumoderma atlanticum*, *Pneumodermopsis canephora*, *P. ciliata*, *P. paucidens*, *Cliopsis krohnii* and *Paraclione longicaudata*. Since the complete development is only known for a few species, age determination is very difficult in gymnosomes. Current information is mainly based on the investigations of Lebour (1931) and Morton (1958) concerning *Clione limacina* and of Lalli & Conover (1973) concerning *Paedoclione doliiformis*. In *C. limacina*, veligers hatch within a few days with a bilobed velum and a thin shell. The following stage, the polytrochous larva, shows 3 locomotory ciliary bands and small wings while velum and shell are lost. The prehensile organs, being the most important identification characters, are already present in this stage. Throughout a gradual metamorphosis the wings grow in the neck region between head and trunk, the ciliary bands are reduced, the body begins to elongate and gills begin to show. The adult stage is characterized by large muscular swimming wings but remainders of the median and posterior ciliary band may still be present. Some species like *P. doliiformis* show neoteny: sexual maturity and spawning occur at a small size, before all larval characters are lost. This paper does not deal with veligers as their identification is almost impossible. However, polytrochous larvae with protruded prehensile organs as well as transitory stages and adults can be identified.

The aim of this paper is to provide a comprehensive review of the species encountered in the plankton of the French Mediterranean coast. The species are presented in a simple key with clear figures facilitating identification. The following systematic section gives a brief account of works of taxonomic interest for the Mediterranean species and descriptions based on light and scanning electron microscopy. SEM is used here for the first time to compare and describe the different pneumodermatid suckers. Similarities to cephalopod suckers are briefly discussed.

MATERIAL AND METHODS

The investigated gymnosomes were sorted from plankton samples taken off the coast of Villefranche-sur-Mer and Banyuls-sur-Mer (France) in spring and autumn 1989-1995. Different oblique hauls covering a depth range from 0 to 70 m were made using nets of

300 µm ("Super-Homogène"-net) and 500 µm ("Régent"-net) mesh-size. Specimens were relaxed using 7% MgCl₂ in distilled water until the prehensile organs were protruded. This method required several hours, but proved very successful, preventing dissection of the animals. Specimens were then fixed in 3% glutaraldehyde added to 90% seawater and transferred to 70% ethanol. Altogether 60 specimens were found in the samples and identified by light microscopy. To get more detailed information some specimens were investigated using scanning electron microscopy. These specimens were critical-point-dried using CO₂, coated with gold and examined with a Hitachi SEM H-530. Due to the variable evagination of the feeding apparatus, the body length of gymnosomes was measured from the base of the anterior tentacles to the posterior end of the body. Buccal parts (radula, jaws and hooksacs) are useful features in the identification of adult molluscs. But, as most of the investigated specimens were polytrochous larvae or in a transitory stage, buccal parts were not completely developed and therefore not studied (see Pruvot-Fol 1924).

MEDITERRANEAN SPECIES OF GYMNOSOMATA DE BLAINVILLE, 1824

Sources: Tesch 1913; Pruvot-Fol 1954; van der Spoel 1976; Lalli & Gilmer 1989.

Classification according to van der Spoel 1976.

Pneumodermatidae Pelseneer, 1887:

Pneumoderma atlanticum (Oken, 1815)*

Pneumoderma mediterraneum (van Beneden, 1838)

Pneumodermopsis canephora Pruvot-Fol, 1924*

Pneumodermopsis ciliata (Gegenbaur, 1855)*

Pneumodermopsis paucidens (Boas, 1886)*

Cliopsidae Costa, 1873:

Cliopsis krohnii Troschel, 1854*

Clionidae Gray, 1840:

Clioninae Pruvot-Fol, 1926:

Paraclione flavescens (Gegenbaur, 1855)

Paraclione longicaudata (Souleyet, 1852)*

Thalassopterus zancleus Kwietniewsky, 1910

Thliptodontinae Pruvot-Fol, 1926:

Thliptodon gegenbauri Boas, 1886

(* = species found in the samples).

Identification key for gymnosomes found in the plankton of the French Mediterranean coast

Identification is possible for polytrochous larvae as well as any other older stage with protruded prehensile organs. Gills are only present in transitory stages and adults. To obtain animals with

evaginated feeding apparatus, relaxation before fixation is required (see Material and methods).

1. a) no evaginable proboscis; 2 pairs of buccal cones (arms without suckers, but with papillose surface); no gills; body elongated, posterior end pointed; median footlobe very small

Paraclione longicaudata (Fig. 1A)

b) evaginable proboscis present; no buccal cones, with or without suckerarms; gills present; body short or elongated 2

2. a) no suckerarms; only long proboscis present; body short, cylindrical, posterior end rounded; no median footlobe, but small median tubercle present, posterior gill present

Cliopsis krohnii (Fig. 1B)

b) 2 or 3 arms with stalked suckers; body elongated; median footlobe well developed .. 3

3. a) 2 arms with more than 10 suckers; lateral and posterior gill present; lateral footlobes horseshoe-shaped

Pneumoderma atlanticum (Fig. 1C);

Pneumoderma sp. (Fig. 1D, E)

b) 3 suckerarms: the 2 lateral may be fused, wreath-like, encircling the median arm; only lateral gill present: genus *Pneumodermopsis* 4

4. a) 2 lateral arms each with 1 small terminal sucker, the median one with 1 enormous urn-shaped terminal sucker, 2 superior and 2 inferior smaller suckers

Pneumodermopsis canephora (Fig. 2A)

b) 2 lateral arms forming a wreath around the median arm, wreath with several suckers on the margin 5

5. a) 2 lateral arms fused dorsally; median arm with 1 terminal cup-shaped sucker, 2 superior and 2 inferior flattened suckers (suckers with indented edges)

Pneumodermopsis paucidens (Fig. 2B)

b) 2 lateral arms not fused dorsally; median arm with 1 mid-size terminal sucker (cup-shaped), 2 large superior cup-shaped and 2 minute inferior flattened suckers

Pneumodermopsis ciliata (Fig. 2C)

SYSTEMATIC SECTION

Pneumodermatidae Pelseneer, 1887

Pneumoderma Dumeril, 1806

Pneumoderma atlanticum (Oken, 1815);
Fig. 1C; Pl. I B-D

Pneumodermis atlantica Oken, 1815: p. 327.

Pneumoderma violaceum - Kwietniewski 1902:
p. 45; - Kwietniewski 1903: p. 307, pl. 14 fig. 13,

pl. 15 figs. 23, 25, 26, 30-35, 37, 38, 41-43; - Steuer 1911: p. 20; - Tesch 1913: p. 112.

Pneumoderma atlanticum - Pruvot-Fol 1924:
p. 385, pl. 15 figs. 1-9; figs. XXVI-XXX; - Pruvot-Fol 1954: p. 134, fig. 41a-c; - van der Spoel 1976: p. 80, fig. 79.

— Material: transitory stages (13 spms.; length: 1.5-3.5 mm).

Identification characters: body elongated, head smaller than trunk; median footlobe about as long as or shorter than the horseshoe-shaped lateral lobes; evaginable proboscis with long ventral papilla present; 2 suckerarms with more than 10 suckers; stalked flattened suckers (consisting of a suction-disk surrounded by a distinct rim; width of rim about 1/4 of disk); lateral and posterior gills present (only transitory stages and adults); maximum body length: 13 mm.

— Geographical distribution: Atlantic, Mediterranean (present material: Banyuls, Villefranche), Indian Ocean, Pacific.

— Remarks: Specimens of *Pneumoderma mediterraneum* (van Beneden, 1838) were missing from the samples. The main identification character of this species is the presence of suckerarms with less than 10 suckers per arm, even in adults (van der Spoel 1976). According to Pruvot-Fol (1954) this species occurs in the same oceans but is less frequent than *P. atlanticum*.

Pneumoderma sp. Fig. 1D-E; Pl. I A

— Material: polytrochous larvae (6 spms.; length: 1-1.5 mm); transitory stages (9 spms.; length: 1.5-3.5 mm); adults (2 damaged spms.; length: 5.6-8.0 mm).

Identification characters: body elongated, head smaller than trunk; median footlobe about as long as or shorter than the horseshoe-shaped lateral lobes; lateral and posterior gills present (only older stages).

— Geographical distribution: present material: Banyuls, Villefranche.

— Remarks: As the genus *Pneumoderma* is represented by two different species in the Mediterranean identification to species level was impossible for some specimens in bad shape or with invaginated suckerarms. The main identification character of the genus are the size and shape of the median and lateral footlobes.

Pneumodermopsis Keferstein, 1862

Pneumodermopsis canephora Pruvot-Fol, 1924; Fig. 2A; Pl. II D-F

Pneumodermopsis canephora Pruvot-Fol 1924:
p. 370, pl. 15 figs. 18-20, pl. 16 figs. 1-10, figs. XVIII-XXV; - Pruvot-Fol 1954: p. 139, figs. 43f, 45c-f; - van der Spoel 1976: p. 69, fig. 66.

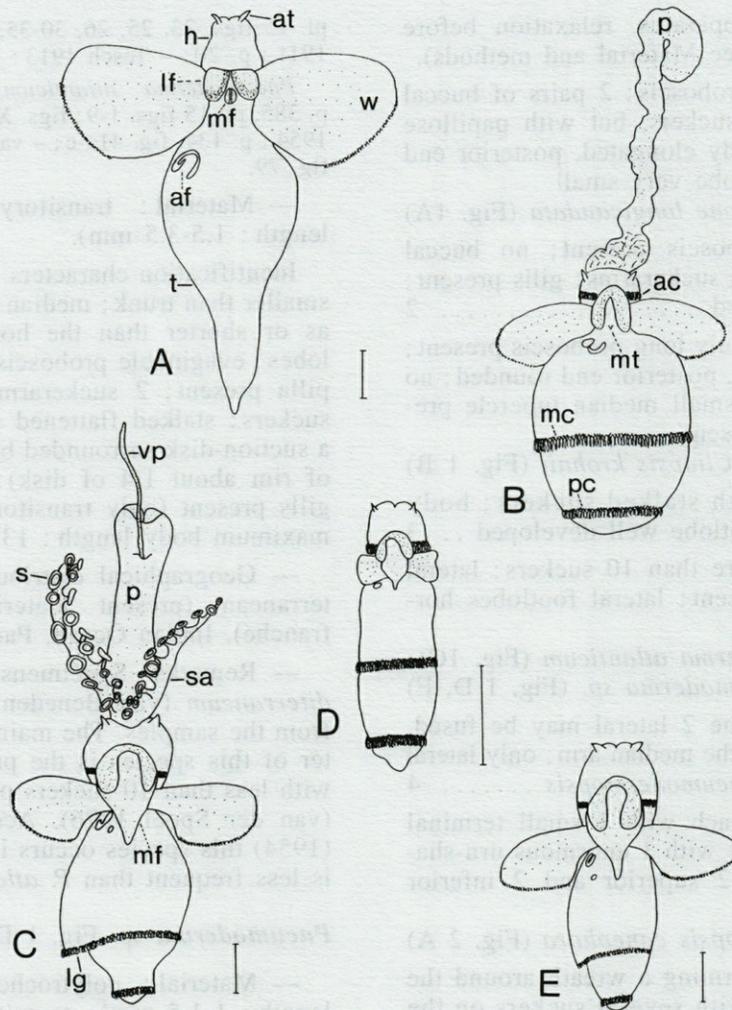


Fig. 1. A, *Paraclione longicaudata*, adult; B, *Cliopsis krohnii*, transitory stage; C, *Pneumoderma atlanticum*, transitory stage; D, E, *Pneumoderma* sp., prehensile organs withdrawn; D, polytrochous larva; E, transitory stage. All specimens presented in ventral view. Bar scales = 500 µm.

Material: polytrochous larvae (6 spms.; length: 0.7-1.5 mm); transitory stages (8 spms.; length: 1.5-3.2 mm).

Identification characters: body elongated, head smaller than trunk; median footlobe as long as or slightly longer than lateral lobes; evaginable proboscis present; 3 arms with stalked suckers, the 2 lateral arms each with a small terminal sucker (flattened, suction-disk surrounded by rim); median arm with 1 enormous urn-shaped terminal sucker, 2 superior and 2 inferior smaller suckers (urn-shaped sucker with a distinct rim covered by papillae, the smaller ones flattened with rim and some tufts of cilia); lateral gill long, reaching sometimes posterior end of body (only in adults), no posterior gill; maximum body length: 12 mm.

Geographical distribution: Atlantic, Mediterranean (present material: Villefranche).

Remarks: One of the investigated specimens, a polytrochous larva, showed a long ventral

papilla on the proboscis. According to Kwietniewski (1902) this feature is present in larvae of the genus *Pneumodermopsis* (resp. *Dexiobranchaea*) but missing in adults. In contrast to the ventral papilla found in all stages of *Pneumoderma* this feature seems to be reduced in adults of *Pneumodermopsis*. Older specimens of *P. canephora* and polytrochous larvae as well as transitory stages of *P. paucidens* and *P. ciliata* from the present material did not show this ventral papilla. Therefore, we suppose that this character is specific for larvae of *P. canephora*, but not for other *Pneumodermopsis* larvae.

Pneumodermopsis ciliata (Gegenbaur, 1855);
Fig. 2 C; Pl. I E-F

Pneumodermon ciliatum Gegenbaur 1855: p. 74, 213.

Dexiobranchaea ciliata - Kwietniewski 1902: p. 45; Kwietniewski 1903: p. 293, pl. 14 figs. 1-5.

Pneumodermopsis ciliata Steuer 1911: p. 19; Tesch 1913: p. 105; Pruvot-Fol 1954: p. 138, figs. 41d-i, 43a, 44; van der Spoel 1976: p. 68, fig. 64.

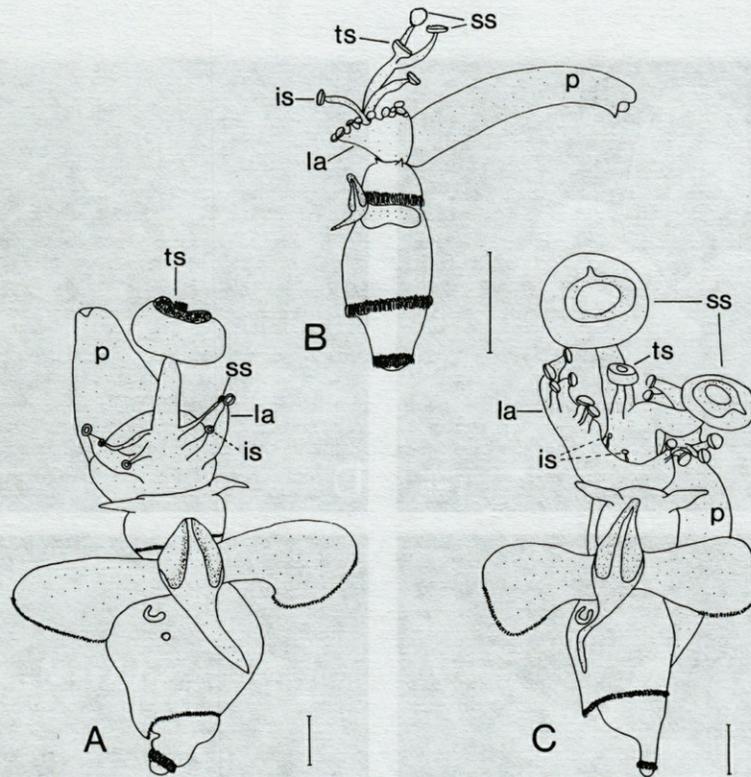


Fig. 2. A, *Pneumodermopsis canephora*, transitory stage; B, *Pneumodermopsis paucidens*, polytrochous larva; C, *Pneumodermopsis ciliata*, transitory stage. All specimens presented in ventral view. Bar scales = 500 μ m.

Material: transitory stages (2 spms.; length: 1.5-2.9 mm).

Identification characters: body elongated, head smaller than trunk; median footlobe much longer than lateral lobes; evaginable proboscis present; 3 arms with stalked suckers, the 2 lateral arms not fused dorsally forming a wreath around the median arm with 6-9 small suckers on its margin (suckers flattened, rimless); median arm with 1 mid-size terminal sucker, 2 large superior and 2 minute inferior suckers (terminal mid-size and large superior suckers cup-shaped with down-turned margin; margin of large suckers characteristically pointed; minute inferior suckers flattened, rimless); lateral gill long, free end reaching almost posterior end of trunk (only in adults), no posterior gill; maximum body length: about 15 mm.

Geographical distribution: Atlantic, Mediterranean (present material: Villefranche), Indian Ocean, Pacific.

Pneumodermopsis paucidens (Boas, 1886)
(Figs. 2 B; Pl. II A-C)

Dexiobranchaea paucidens Boas 1886: p. 160, 223, pl. 7 figs. 105-106; Kwietniewski 1902: p. 46; Kwietniewski 1903: p. 299, pl. 14 figs. 6-9, pl. 15 figs. 22, 46-48.

Pneumodermopsis paucidens Tesch 1913: p. 107; Pruvot-Fol 1954: p. 138, figs. 43c, 45b; van der Spoel 1976: p. 69, fig. 67.

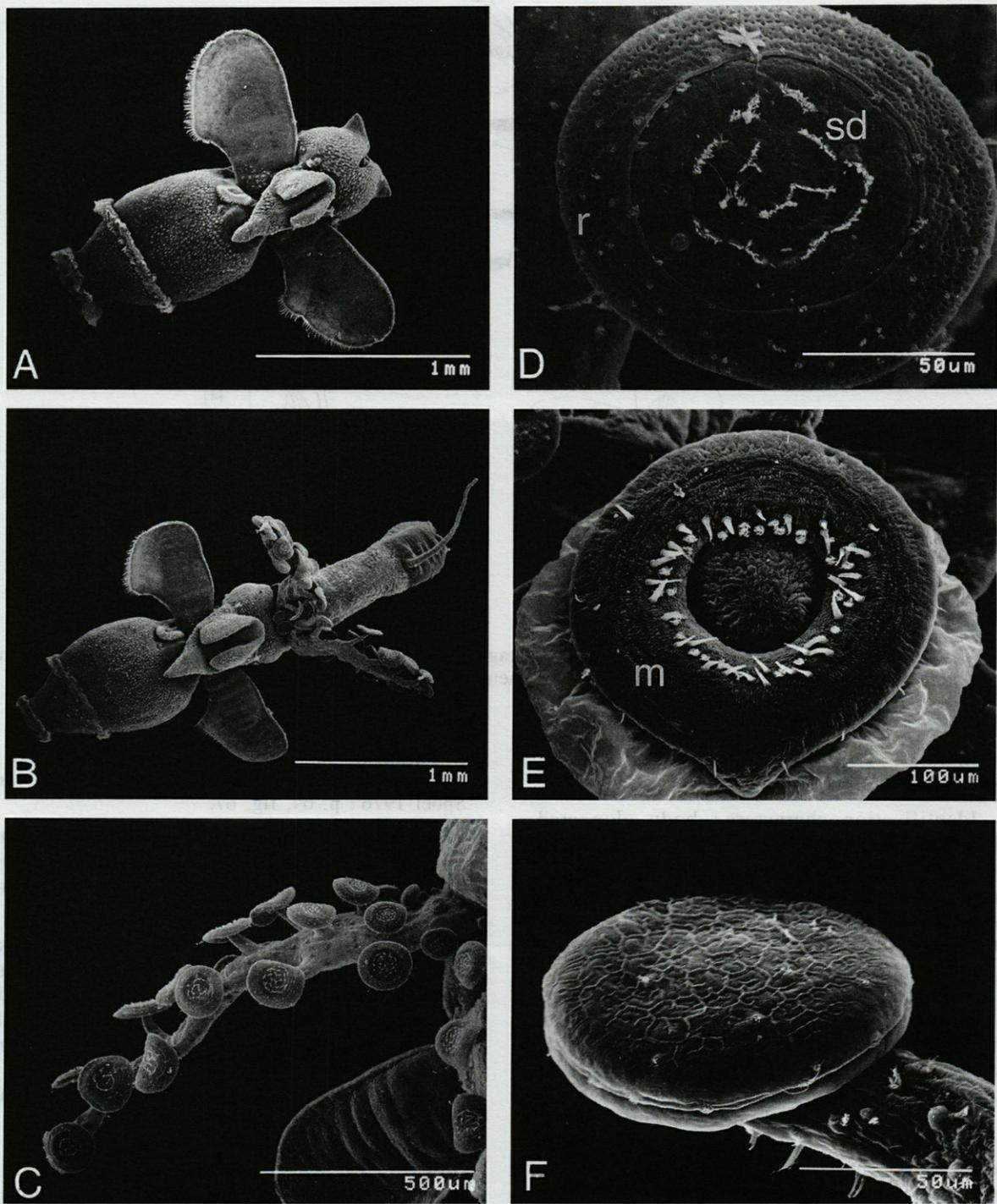
Material: polytrochous larvae (5 spms.; length: 0.7-1.2 mm); transitory stages (5 spms.; length: 2.7-2.8 mm); adults (1 spm.; length: 5.6 mm).

Identification characters: body elongated, slender, head smaller than trunk; median footlobe about as long as lateral lobes; evaginable proboscis present; 3 arms with stalked suckers, the 2 lateral arms fused dorsally forming a wreath around the median arm with 11-13 small flattened suckers on the margin (suckers without rim or indented edge, but showing some cilia); median arm with 1 terminal cup-shaped sucker with down-turned margin as well as 2 superior and 2 inferior flattened suckers, median arm suckers all with indented edge and tufts of cilia; lateral gill very short (present only in older stages), no posterior gill; maximum body length: about 6 mm.

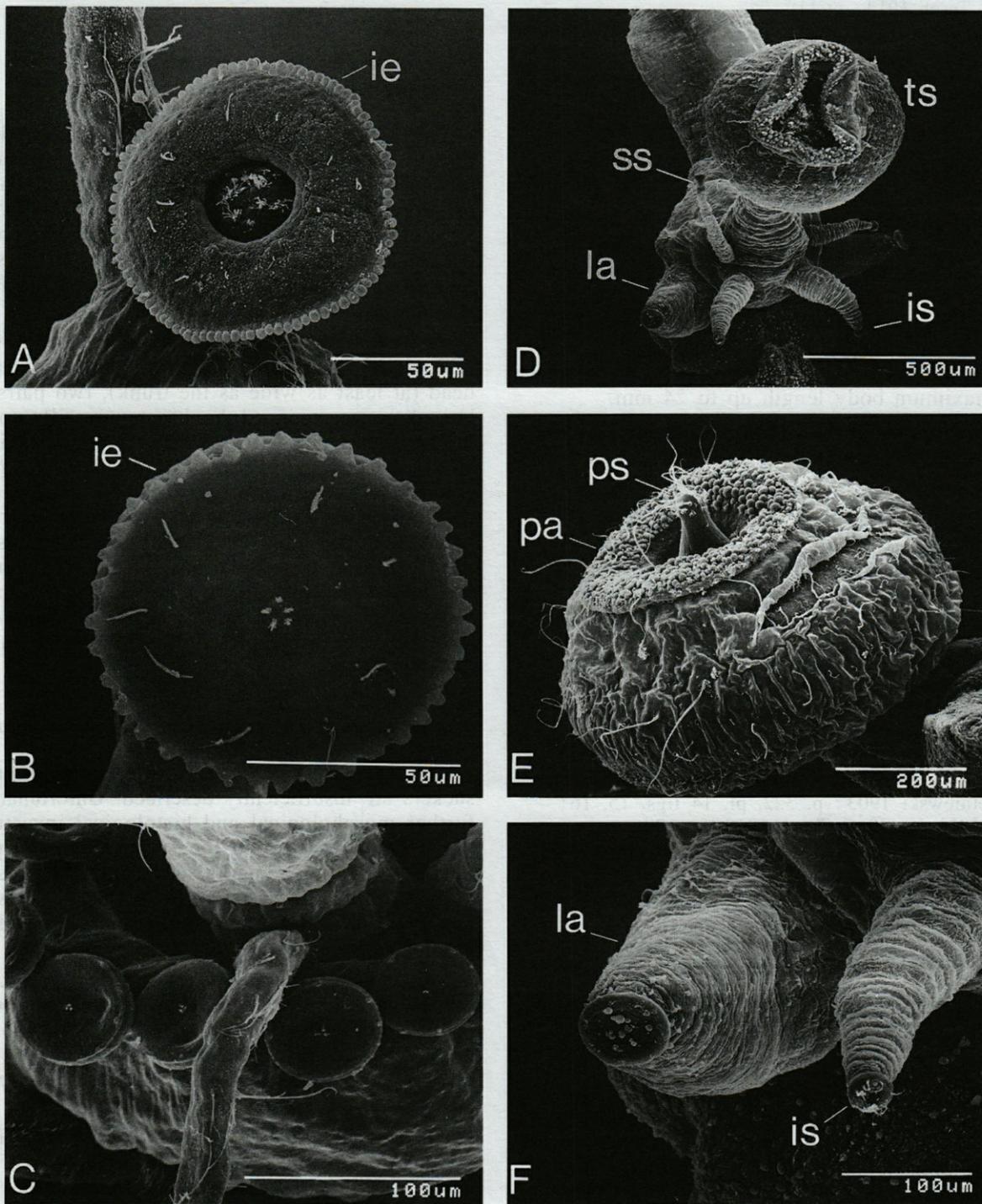
Geographical distribution: Atlantic, Mediterranean (present material: Banyuls, Villefranche), Indian Ocean.

Cliopsidae Costa, 1873

Cliopsis Troschel, 1854; (Fig. 1B)



Pl. I. A, *Pneumoderma* sp., transitory stage; specimen with prehensile organs withdrawn (ventral view). B-D, *Pneumoderma atlanticum*, transitory stage; B, specimen with protruded suckerarms and proboscis (ventral view); C, suckerarm with stalked flattened suckers; D, sucker consisting of suction-disk and rim. E, F, *Pneumodermopsis ciliata*, transitory stage; E, large superior cup-shaped sucker of median arm with down-turned margin; F, flattened, rimless sucker of lateral arm.



Pl. II. A-C, *Pneumodermopsis paucidens*, polytrochous larva; A, terminal cup-shaped sucker of median arm with indented edge; B, superior flattened sucker of median arm with indented edge; C, small flattened, rimless suckers of fused lateral arms. D-F, *Pneumodermopsis canephora*, transitory stage; D, enormous urn-shaped terminal sucker of median arm in contrast to the superior and inferior median arm suckers and the lateral arm suckers; E, urn-shaped sucker of another specimen showing piston and rim covered by papillae; F, flattened terminal sucker of lateral arm and inferior sucker of median arm showing small rim and cilia.

Cliopsis krohnii – Troschel 1854 : 222, pl. 10 figs. 1-12; – Tesch 1913 : p. 119.

Clionopsis krohni – Kwietniewski 1902 : p. 45; – Kwietniewski 1903 : p. 314.

Cliopsis krohni – Pruvot-Fol 1924 : p. 353, pl. 15 fig. 12, figs. II-IX; – Pruvot-Fol 1954 : p. 145, figs. 48, 49a; – van der Spoel 1976 : p. 93, fig. 100.

— Material : transitory stage (1 spm.; length : 1.3 mm).

— Identification characters : body short cylindrical, posterior end rounded, head smaller than trunk; no median footlobe, but median tubercle present, lateral lobes horseshoe-shaped; very long evaginable proboscis present (about twice as long as body); no buccal cones or suckerarms; posterior gill present (only in older stages), no lateral gill; maximum body length up to 24 mm.

— Geographical distribution : Atlantic, Mediterranean (present material : Villefranche), Indian Ocean, Pacific.

Clionidae Gray, 1840

Clioninae Pruvot-Fol, 1926

Paraclione Tesch, 1903

Paraclione longicaudata (Souleyet, 1852)
(Fig. 1A)

Clione longicaudatus Souleyet, 1852 : p. 286.

Clione longicaudata – Kwietniewski 1902 : p. 46; – Kwietniewski 1903 : p. 322, pl. 14 figs. 15, 16; – Steuer 1911 : p. 20; – Tesch 1913 : p. 129.

Clionina longicaudata – Pruvot-Fol 1924 : p. 364, pl. 15 figs. 15-17, figs. XIV-XVII.

Paraclione longicaudata – Pruvot-Fol 1954 : p. 150, figs. 52d-e; – van der Spoel 1976 : p. 106, fig. 117.

— Material : adults (2 spms.; length : 2.0-4.0 mm).

— Identification characters : body long and slender, posterior end pointed; head smaller than trunk; median footlobe very small, median tubercle present; no evaginable proboscis; 2 pairs of buccal cones (arms without suckers, but with papillose surface); no gills; body covered by black chromatophores; maximum body length : up to 10 mm.

— Geographical distribution : Atlantic, Mediterranean (present material : Villefranche), Indian Ocean.

— Remarks : Specimens of *Paraclione flavescens* (Gegenbaur, 1855) were missing in the samples. Due to their distinct median footlobe and larger body size (maximum body length : 22 mm) they can easily be separated from those of *P. longicaudata* (see Tesch 1913). According to Pruvot-Fol (1954) *P. flavescens* is rare in the Mediterranean.

GENERAL REMARKS

1. Further clionid species missing in the samples

Thliptodon gegenbauri Boas, 1886 (Thliptodontinae) : main identification characters : large head (at least as wide as the trunk), no buccal cones or suckerarms, large hooksacs, no gills; bathypelagic, only found near Messina where numerous bathypelagic animals were captured near the surface (Kwietniewski 1902, 1903; Tesch 1913; Pruvot-Fol 1924, 1954).

Thalassopterus zancleus Kwietniewski, 1910 (Clioninae) : main identification characters : large head (at least as wide as the trunk), two pairs of buccal cones, reduced hooksacs, no gills (only larvae found near Messina by Kwietniewski in 1910). According to Pruvot-Fol (1954) *T. zancleus* could be a young form of *Thliptodon gegenbauri* as their radula formula is similar. The described cones could be other developing larval organs or may be these cones are only present in young specimens but reduced in older ones. Unfortunately the development and anatomy of *Thliptodon* have never been completely investigated to check this hypothesis.

2. The suckers of pneumodermatid gymnosomes

The structure and function of pneumodermatid suckers are insufficiently described. Unfortunately, further morphological and histological investigations would be beyond the scope of this paper, but the following remarks summarize the present knowledge mainly based on the works of Meisenheimer (1905) and Pruvot-Fol (1924) as well as our own SEM-studies.

All pneumodermatid suckers are stalked, some with long stalks (e.g. terminal suckers of *Pneumodermopsis* (Figs. 2 A-C)), others with shorter ones (e.g. suckers of *Pneumoderma* (Fig. 1 C, Pl. I C) or lateral arm suckers of *Pneumodermopsis ciliata* (Pl. I F) or *P. paucidens* (Pl. II C)).

Suckers of *Pneumoderma atlanticum* are flattened suction-disks surrounded by a rim (Pl. I D). Tufts of cilia are found on the whole sucker surface; they are not mentioned in Meisenheimer (1905). According to this author the rim consists of an epithelium, secretory cells and bundles of ring musculature, while the disk is formed only by radial musculature covered by a thin epithelium. Meisenheimer described the function of the suckers as follows : Beneath the radial musculature of the disk another layer of muscles is found whose contraction forces the sucker against the surface of the prey. The ring muscles of the rim prevent the lateral extension of the disk. Under the pressure of contraction forces the disk be-

comes arched forming a suction chamber, while the rim covered by secretions of the secretory cells remains in tight contact with the prey.

Pneumodermopsis canephora is characterized by an enormous urn-shaped terminal sucker on the median arm (Pl. II D-E). This sucker shows a distinct rim covered by papillae. According to Pruvot-Fol (1924) the rim is containing large secretory cells, but no ring musculature is mentioned as described for suckers of *Pneumoderma* by Meisenheimer (1905). A very unique feature of the urn-shaped sucker is a piston fastened to the base of the sucker cavity. The tip of the piston and the outer surface of the sucker show some long cilia. In contrast to this enormous sucker the remaining ones (i.e. the superior and inferior median arm suckers and the terminal lateral arm suckers) appear reduced as well in size as in shape (Pl. II D, F). They are flattened showing a rim and some tufts of cilia.

In contrast to the suckers of *Pneumoderma atlanticum* those of *Pneumodermopsis ciliata* are more simply structured. According to Meisenheimer (1905) the small flattened (Pl. I F) as well as the larger cup-shaped suckers (Pl. I E) consist only of radial musculature covered by a thin epithelium. No secretory cells were found by this author. The down-turned margin of the cup-shaped suckers shows tufts of cilia which have not been mentioned before.

The suckers of *Pneumodermopsis paucidens* have never been investigated histologically. Our SEM-studies show that the median arm suckers of *P. paucidens*, i.e. the cup-shaped terminal (Pl. II A) and the flattened superior and inferior suckers (Pl. II B), form a characteristically indented edge which has not been described before, whereas, the flattened lateral arm suckers show a smooth edge (Pl. II C). All suckers of this species are covered by tufts of cilia.

Pneumodermatid suckers are unique in shape and structure and are not to be considered homologous to the suckers of cephalopods. Together with the chromatophores found in the Clionidae these features represent anatomical similarities to cephalopods. They are the results of convergent evolution and do not point to a closer phylogenetic relationship between gymnosomes and cephalopods (Lalli & Gilmer 1989). As in decapod cephalopods suckers of pneumodermatids are stalked, but the latter do not show an acetabulum lined by a thick inner ring nor an infundibulum covered by cuticular polygonal processes. The large cup- or urn-shaped *Pneumodermopsis* suckers resemble those of the vampyromorph cephalopods which are simple unstalked cups with radial musculature forming an acetabulum covered by a thin epithelium (the structure of cephalopod suckers has been investigated by e.g. Nixon & Dilly 1977 and Kier & Smith 1990).

ACKNOWLEDGMENTS – This work is dedicated to our teacher Prof. Dr. Pio Fioroni who introduced us to marine plankton and supported us continuously during our work. Furthermore, we thank Prof. Dr. J. Soyer, director of the Observatoire Océanologique in Villefranche-sur-Mer, and Prof. Dr. A. Guille, director of the Laboratoire Arago in Banyuls-sur-Mer, for providing working facilities at these stations, as well as Dr. D. Fiege from the Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt, and H. Schmidtberg from the Zoological Institute, University of Münster, for providing important references.

Abbreviations

ac : anterior ciliary band; af : anal field; at : anterior tentacle; h : head; ie : indented edge; is : inferior sucker; la : lateral arm; lf : lateral foot-lobe; lg : lateral gill; m : margin; mc : median ciliary band; mf : median footlobe; mt : median tubercle; p : proboscis; pa : papillae; pc : posterior ciliary band; ps : piston; r : rim; s : sucker; sa : suckerarm; sd : suction-disk; ss : superior sucker; t : trunk; ts : terminal sucker; vp : ventral papilla; w : wing.

LITERATURE CITED

- Boas JEV 1886. Spolia atlantica. Bidrag til Pteropodernes. Morfologi og systematik smattil kundskaben om deres geografiske udbredelse. *Vidensk. Selsk. Skr.* 6 Raekke, naturvidensk. mathemat. Afd. 4 (1) : 1-231.
- Franc A 1949. Hétéropodes et autres Gastropodes planctoniques de la Méditerranée occidentale. *J. Conch.* 89 : 209-230.
- Gegenbaur C 1855. Untersuchungen der Pteropoden und Heteropoden. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Thiere, Engelmann, Leipzig, 228 p.
- Kier WA and Smith AM 1990. The morphology and mechanics of octopus suckers. *Biol. Bull.* 178 : 126-136.
- Kwietniewski C 1902. Alcune osservazioni intorno agli Pteropodi Gimnosomi del Mare Mediterraneo. *Atti Soc. Ven.-Trent. Sc. natur. Ser. 2* (4) : 39-57.
- Kwietniewski C 1903. Contribuzioni alla conoscenza anatomo-zoologica degli Pteropodi Gimnosomi del Mar Mediterraneo. *Ricerche Lab. Anat. Roma* 9 : 245-343.
- Kwietniewski C 1910. Über die Larven eines unbekanntes gymnosomen Pteropoden. *Zool. Anz.* 36 (14/15) : 257-271.
- Lalli CM, Conover RJ 1973. Reproduction and development of *Paedocione doliiformis*, and a comparison with *Clione limacina* (Opisthobranchia, Gymnosomata). *Mar. Biol.* 19 : 13-22.
- Lalli CM, Gilmer RW 1989. Pelagic snails. The biology of holoplanktonic gastropod molluscs, Stanford University Press, 259 p.
- Lebour MV 1931. *Clione limacina* in Plymouth waters. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 17 : 785-791.

Meisenheimer J 1905. Pteropoda. *Wiss. Ergeb. Deutsch. Tiefsee-Exp. Valdivia* 1898-1899, 9 (1) : 1-314.

Morton JE 1958. Observations on the gymnosomatous pteropod *Clione limacina* (Phipps). *J. mar. biol. Ass. U.K.* 37 : 287-297.

Nixon M, Dilly PN 1977. Sucker surfaces and prey capture. *Symp. zool. Soc. London* 38 : 447-511.

Oken L von 1815. *Lehrbuch der Naturgeschichte* 3, Zoologie (1) (2). Leipzig, Jena.

Pelseener P 1887. Report on the Pteropoda collected by H.M.S. "Challenger" during the years 1873-1876. Part I. The Gymnosomata. *Rep. Sci. Res. Voy. H.M.S. "Challenger" 1873-1876. Zoology* 19 : 1-74.

Pelseener P 1888. Report on the Pteropoda collected by H.M.S. "Challenger" during the years 1873-1876. Part III. Anatomy. *Rep. Sci. Res. Voy. H.M.S. "Challenger" 1873-1876. Zoology* 23 (2) : 1-97.

Pruvot-Fol A 1924. Etude de quelques Gymnosomes méditerranéens des pêches de «l'Orvet» en 1921 et 1922. *Arch. Zool. exp. Gén.* 62 (6) : 345-400.

Pruvot-Fol A 1926. Mollusques Pteropodes Gymnosomes provenant des campagnes du Prince Albert 1^{er}

de Monaco. *Rés. Camp. Sci. accompl. sur son yacht par Albert 1^{er}.* 70 : 1-60.

Pruvot-Fol A 1954. Mollusques Opisthobranches. *Faune de France.* 58 : 1-457.

Souleyet FLA. 1852. *In Eydoux et Souleyet, Voyage autour du monde exécuté pendant les années 1836 et 1837 sur la corvette «Bonite».* *Zoologie* 2 : 1-664 + atlas. A. Bertrand, Paris.

Spoel S van der 1976. Pseudothecosomata, Gymnosomata and Heteropoda. *Bohn, Scheltema & Holkema, Utrech.* 484 p.

Steuer A 1911. Adriatische Pteropoden. *Sitz. Ber. Kaiserl. Akad. Wiss. Wien. Math.-Naturwiss. Klasse.* 120 (1) : 709-730.

Tesch JJ 1913. Pteropoda. *In Schulze F.E. (ed.), Das Tierreich R. Friedländer und Sohn, Berlin.* 36 : 154 p.

Troschel FH 1854. Beiträge zur Kenntnis der Pteropoden. *Arch. Natur.* 20 (1) : 196-241.

Reçu le 16 mai 1997; received May 16, 1997
 Accepted le 12 novembre 1997; accepted November 12, 1997

LITERATURE CITED

Boer JFV 1886. *Spolia ethnica. Bijdr. tot Pteropoda*

Cheney M 1907. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1908. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1909. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1910. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1911. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1912. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1913. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1914. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1915. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1916. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1917. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1918. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1919. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1920. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1921. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1922. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1923. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1924. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1925. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1926. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1927. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1928. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1929. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1930. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1931. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1932. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1933. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1934. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1935. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1936. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1937. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1938. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1939. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1940. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1941. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1942. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1943. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1944. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1945. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1946. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1947. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1948. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1949. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1950. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1951. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1952. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1953. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1954. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1955. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1956. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1957. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1958. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1959. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1960. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1961. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1962. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1963. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1964. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1965. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1966. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1967. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1968. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1969. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1970. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1971. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1972. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1973. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1974. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1975. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1976. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1977. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1978. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1979. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1980. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1981. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1982. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1983. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1984. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1985. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1986. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1987. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1988. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1989. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1990. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1991. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1992. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1993. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1994. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1995. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1996. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1997. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1998. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 1999. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 2000. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 2001. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 2002. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 2003. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 2004. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 2005. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 2006. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 2007. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 2008. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 2009. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 2010. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 2011. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 2012. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 2013. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 2014. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 2015. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 2016. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 2017. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 2018. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 2019. *Method of systematic animal classification*

Cheney M 2020. *Method of systematic animal classification*

in contrast to the sucker of *Clione limacina* (Phipps) (1905) the small flattened (Pl. I) consists of the larger cup-shaped sucker (Pl. I) consisting of only of radial muscle fibers covered by a thin epithelium the sensory cells were found by this sucker the down-turned margin of the cup-shaped sucker shows that of this which have not been mentioned before.

The sucker of *Clione limacina* (Phipps) (1905) has never been investigated histologically. Our SEM-studies show that the median arm suckers of *Clione*, i.e. the cup-shaped terminal (Pl. II A) and the flattened sucker and interior suckers (Pl. II B) form a characteristically flattened edge which has not been described before, whereas the flattened lateral arm suckers show a smooth edge (Pl. II C). All suckers of this species are covered by thin epithelium.

Protruded sucker are unique in shape and structure and are not to be considered homologous to the suckers of cephalopods. Together with the ornate sucker found in the *Clione* these features represent anatomical similarities to cephalopods. They are the result of convergent evolution and do not point to a closer phylogenetic relationship between gymnosomes and cephalopods (Hall & Dilly 1997). As in decapod cephalopod suckers of *Stomatopoda* are still flat, but the latter do not show an aciculate base by a thick layer and not an interdigitium covered by cuticular polygonal processes. The large cup- or umbrella-shaped *Clione* suckers resemble those of the amphimorph cephalopods which are simple unstalked cups with radial muscle fibers forming an aciculate covered by a thin epithelium the structure of cephalopod sucker has been investigated by e.g. Nixon & Dilly 1997 and Kier & Smith 1997).

VARIATION SAISONNIÈRE DE L’AFFINITÉ BATHYMÉTRIQUE DES CÉTACÉS DANS LE BASSIN LIGURO-PROVENÇAL (MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE)

*Seasonal variation of the bathymetric distribution of cetaceans in the
Liguro-Provençal basin (Western Mediterranean)*

A. GANNIER

*Groupe de Recherche sur les Cétacés, 741, chemin des Moyennes Bréguières, Aurélia 13, 06600 Antibes
actuellement : Laboratoire d’Ecologie Marine, Université Française du Pacifique, BP 6570 FAAA Aéroport, Tahiti*

CÉTACÉS
OBSERVATIONS
MÉDITERRANÉE
BATHYMÉTRIE
ALIMENTATION

RÉSUMÉ. – Le bassin liguro-provençal est un des secteurs les plus attractifs pour les Cétacés de mer Méditerranée. Nous réunissons ici les données de 7 années de recherche sur le terrain pour proposer une étude sur la répartition des Cétacés en fonction de la bathymétrie, aussi bien en été que pendant les autres saisons. Grâce à un effort de recherche de plus de 11 000 km, 850 observations ont été effectuées sur un total de 7 221 Cétacés. Six espèces ont été observées régulièrement au large en période estivale, alors que seulement 3 espèces ont été vues durant les 3 autres saisons (le Dauphin bleu et blanc, le Dauphin de Risso et le Rorqual commun). Nous avons divisé le secteur d’étude en 4 strates bathymétriques dans lesquelles nous évaluons la densité relative des différentes espèces. En été, le Dauphin bleu et blanc et le Rorqual commun occupent la totalité du domaine, bien que le premier soit plus fréquent que le second dans les eaux peu profondes. Le Dauphin de Risso marque une nette préférence pour le domaine du talus continental, entre 500 et 2 000 m de profondeur. Le Globicéphale noir est davantage présent dans les eaux profondes du talus et celles du large, tandis que le Cachalot commun semble exclusivement fréquenter les eaux de profondeur supérieure à 2 000 m. Une variation saisonnière de l’affinité bathymétrique est observée pour les premières espèces : elles favorisent généralement les eaux plus profondes de l’automne à l’hiver et semblent fréquenter davantage le domaine du talus continental, au printemps. Les affinités bathymétriques sont mises en relation avec le régime alimentaire de chaque espèce, tel qu’il a été décrit dans la littérature grâce à l’étude des contenus stomacaux. Ainsi pour le Rorqual commun, la distribution bathymétrique apparaît bien en rapport avec l’écologie du krill consommé. Pour les Dauphins teuthophages, la relation ne peut être établie aussi précisément, les Céphalopodes océaniques étant des organismes mal connus. La complexité est encore plus prononcée pour le Dauphin bleu et blanc, qui s’alimente de manière opportuniste aussi bien de Poissons que de Calmars, voire même de Crustacés. Cette recherche met en évidence l’intérêt qu’il y aurait à mener des études inter-disciplinaires focalisées sur les Cétacés, prédateurs de haut niveau au sein de l’écosystème pélagique.

CETACEANS
SIGHTINGS
MEDITERRANEAN SEA
BATHYMETRIC DISTRIBUTION
FEEDING

ABSTRACT. – The Liguro-provençal basin is one of the most attractive areas for cetaceans in the Mediterranean Sea. During the summer season, high levels of abundance have been estimated in the area. But the cetaceans’ status during the other seasons remains comparatively unknown, we pooled the data of seven years of sampling to get a first description of the seasonal variation of the bathymetric affinities. The sampling was performed on a 30 feet sailboat, cruising at 5 knots on diesel propulsion and concerns the central portion of the Liguro-provençal basin. The total effective effort in the area amounts to 11,000 km. 850 observations of six species were made during the four seasons and three species were also observed throughout the different seasons : the striped dolphin, Risso’s dolphin and the fin whale. Four bathymetric strata were defined between the coastline, the 500 m depth line, the 1,000 m depth line and the 2,000 m depth line. We called bathymetric affinity a distribution indicator corrected for sampling heterogeneities. In summer, the striped dolphin and the fin whale are distributed in all strata, with increasing preferences for deeper areas, whereas Risso’s dolphin

clearly favours the continental slope, particularly the upper part of it. The pilot whale and the spermwhale are markedly more frequent in the deep slope stratum and in the open sea stratum. For the three species present all year round, we observe an increasing affinity for the deeper strata in autumn and winter, while the continental slope seems to be favoured in spring. From an ecological point of view, our results on the seasonal variation of abundance make sense for the fin whale, whose population can feed on euphausiid swarms as soon as February-March. The striped dolphin feeds on a high diversity of prey items, hence its wide range in the area. Risso's dolphin relies mainly on various families of cephalopods, for which the continental slope is a very favourable stratum. More information on the biology of the preys is needed before a more precise diagnostic of the delphinids' habits can be made in this very interesting area of the Mediterranean sea.

INTRODUCTION

Le bassin liguro-provençal est situé au nord-est de la Méditerranée occidentale entre la France continentale, l'Italie et la Corse et son étendue avoisine 50 000 km² (Fig. 1). Il forme une entité écologique bien définie, dont le cycle hydrobiologique a été particulièrement bien étudié durant les trois décennies écoulées. Une zone frontale est associée au courant ligure qui parcourt le bassin dans le sens cyclonique; elle est localisée au voisinage de l'isobathe 2 000 m (Béthoux et Prieur 1983). Cela explique que la production primaire du secteur liguro-provençal soit supérieure à la moyenne du bassin occidental. Mais cette richesse phytoplanctonique subit de très grandes variations au cours de l'année, avec un minimum absolu au

début de l'hiver et un maximum de la fin de l'hiver au milieu du printemps (Morel et André 1991). La température de l'eau superficielle évolue entre 13 °C à la fin de l'hiver et 26-28 °C au milieu de l'été.

Cette évolution saisonnière des conditions physiques et trophiques dans le bassin entraîne une variation importante du peuplement de Cétacés pélagiques. Le peuplement n'est pas très diversifié, avec seulement six espèces que l'on peut considérer comme communes au large (Gannier 1995). Des estimations d'abondance estivale ont été produites dans ce secteur pour deux espèces principales, le Dauphin bleu et blanc (*Stenella coeruleoalba* Meyen, 1833) et le Rorqual commun (*Balaenoptera physalus* Linné, 1758). Les évaluations de densité dans le bassin liguro-provençal

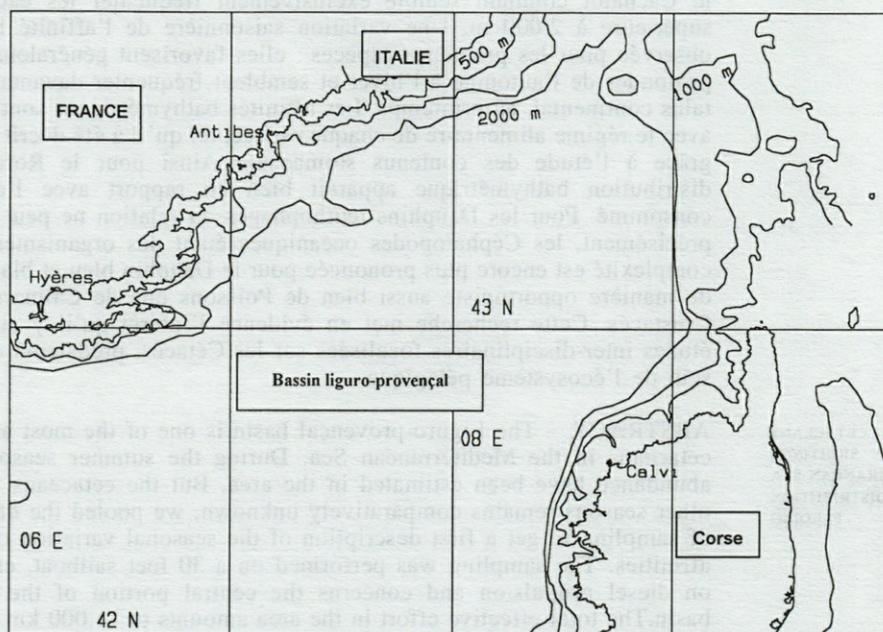


Fig. 1. Le bassin liguro-provençal et les isobathes 500 m, 1 000 m et 2 000 m, qui délimitent les différentes strates bathymétriques de l'étude.

The Liguro-provençal basin with the 500 m, 1,000 m and 2,000 m depth lines limiting the bathymetric strata of this study.

Tabl. I. En haut, répartition dans le temps et longueur approximative (en milles nautiques) des échantillonnages réalisés en automne, en hiver et au printemps. En bas, nombre d'observations des différentes espèces dans le bassin liguro-provençal entre 1988 et 1994 (réalisées avec un vent Beaufort ≤ 3).

Above, description of the sampling effort (in nautical miles) for the autumn, the winter and the spring. Below, number of sightings recorded in the liguro-provençal basin between 1988 and 1994, with a wind speed less than 3 Beaufort).

période	longueur du segment	période	longueur du segment	période	longueur du segment
oct/nov 1988	40	mars 1992	55	novemb. 1993	70
oct/nov 1989	160	avril 1992	75	décemb. 1993	60
février. 1990	160	décemb. 1992	40	janvier 1994	50
mars 1991	25	janvier 1993	40	février 1994	75
décemb. 1991	125	février 1993	50	avril 1994	70
janvier 1992	75	avril 1993	110	octobre 1994	40

saison	Dauphin bleu et blanc	Globicéphale noir	Rorqual commun	Dauphin de Risso	Dauphin commun	Cachalot
été	366	14	132	10	2	8
automne	45	1	4	2	0	0
hiver	57	0	5	5	0	0
printemps	55	0	11	6	0	0

varient de 0,30 individu par km² (Forcada *et al.*, 1994), à 0,43 individu par km² (Notarbartolo di Sciara *et al.* 1993) ou à 0,55 individu par km² (Gannier 1997a) pour le Dauphin bleu et blanc. Pour le Rorqual commun, les estimations disponibles sont plus rapprochées, avec 0,0173 ind. par km² (Notarbartolo di Sciara *et al.* 1993) et 0,0162 ind. par km² (Gannier 1997a). Pour deux espèces moins abondantes, le Dauphin de Risso (*Grampus griseus* Cuvier, 1812) et le Globicéphale noir (*Globicephala melas* Trail, 1809), seuls des ordres de grandeurs des densités estivales sont disponibles, avec 0,021 ind. par km² pour le premier et 0,028 ind. par km² pour le second (Gannier 1995). L'évolution saisonnière de l'abondance des Cétacés pélagiques commence à être mieux connue (Gannier et Gannier 1990, 1992, 1993). Parmi les Cétacés les plus communs dans le bassin liguro-provençal, nous avons trois espèces migratrices dont l'abondance est maximale en été (Fig. 2) : d'abord le Globicéphale noir, présent dans le bassin principalement de l'été à l'automne, ensuite le Dauphin bleu et blanc et le Rorqual commun, dont la densité baisse significativement de l'automne au printemps (Gannier 1995; Gannier et Gannier 1997). Pour le Dauphin de Risso, nous n'avons pu mettre en évidence aucune variation saisonnière d'abondance.

A l'instar de l'évolution saisonnière de l'abondance, la distribution spatiale des Cétacés a été peu étudiée, faute de données adéquates. Grâce aux données d'observations collectées lors de différentes saisons nous allons caractériser l'affinité des animaux pour différentes strates bathymétriques. Nous mettrons ensuite ces résultats en relation avec les connaissances disponibles sur le régime alimentaire de chaque espèce.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons obtenu nos données entre 1988 et 1994 grâce à des échantillonnages en mer réalisés avec un bateau à propulsion mixte de 9,50 m de longueur. Nous ne retenons ici que les segments réalisés avec un vent inférieur ou égal à 3 Beaufort et un ciel dégagé. Les campagnes d'été se déroulent entre le 25 juin et le 10 septembre de chaque année. Pour les autres saisons, les regroupements sont effectués comme suit : les échantillons réalisés entre le 25 octobre et le 30 novembre sont affectés à l'automne, ceux réalisés entre le 20 décembre et le 29 février sont affectés à l'hiver et ceux effectués entre le 1^{er} mars et le 5 mai sont affectés au printemps (Tabl. I). Cet ensemble d'échantillons (appelé effort de recherche effectif) totalise 6 206 milles nautiques dans le bassin liguro-provençal, dont 434 en automne, 672 en hiver et 786 au printemps. Nous re-

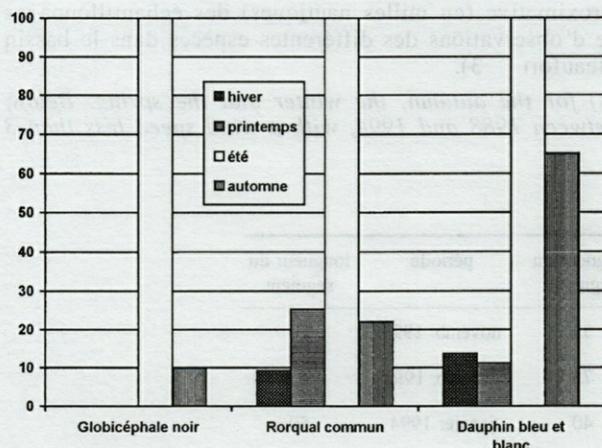


Fig. 2. Variation de l'abondance relative avec la saison pour 3 espèces migratrices (en %, 100% en été) (d'après Gannier et Gannier 1997).

Seasonal variation of the relative abundance for 3 migrating species (in per cent, 100% in summer) (after Gannier and Gannier 1997).

marquons sur les cartes que l'échantillonnage estival couvre la majeure partie du bassin liguro-provençal, alors que durant les autres saisons nous avons couvert une aire plus restreinte (Fig. 3).

Pendant l'échantillonnage, le bateau se déplace au moteur à une vitesse de croisière de 5 nœuds. La taille modeste du bateau empêche de réaliser des segments en dents de scie, en raison de la forte sensibilité à l'état de la mer. Cependant, les échantillons sont réalisés de manière aléatoire (sans lien de causalité entre la présence des Cétacés et la disposition des segments) et dans un ordre dépendant des conditions météorologiques. Deux à quatre observateurs sont à poste, avec les yeux à 3 m d'altitude et se partagent les 180° du secteur avant. La détection des Cétacés s'effectue à l'œil nu, des jumelles étant utilisées pour la confirmation de l'identification et la collecte des données de l'observation. Lorsqu'un groupe de Cétacés est détecté, les paramètres de navigation et la position relative des animaux par rapport au bateau sont notés. Les Cétacés sont ensuite généralement approchés afin de recueillir des informations complémentaires, tels que l'effectif et la composition du groupe ou son activité apparente.

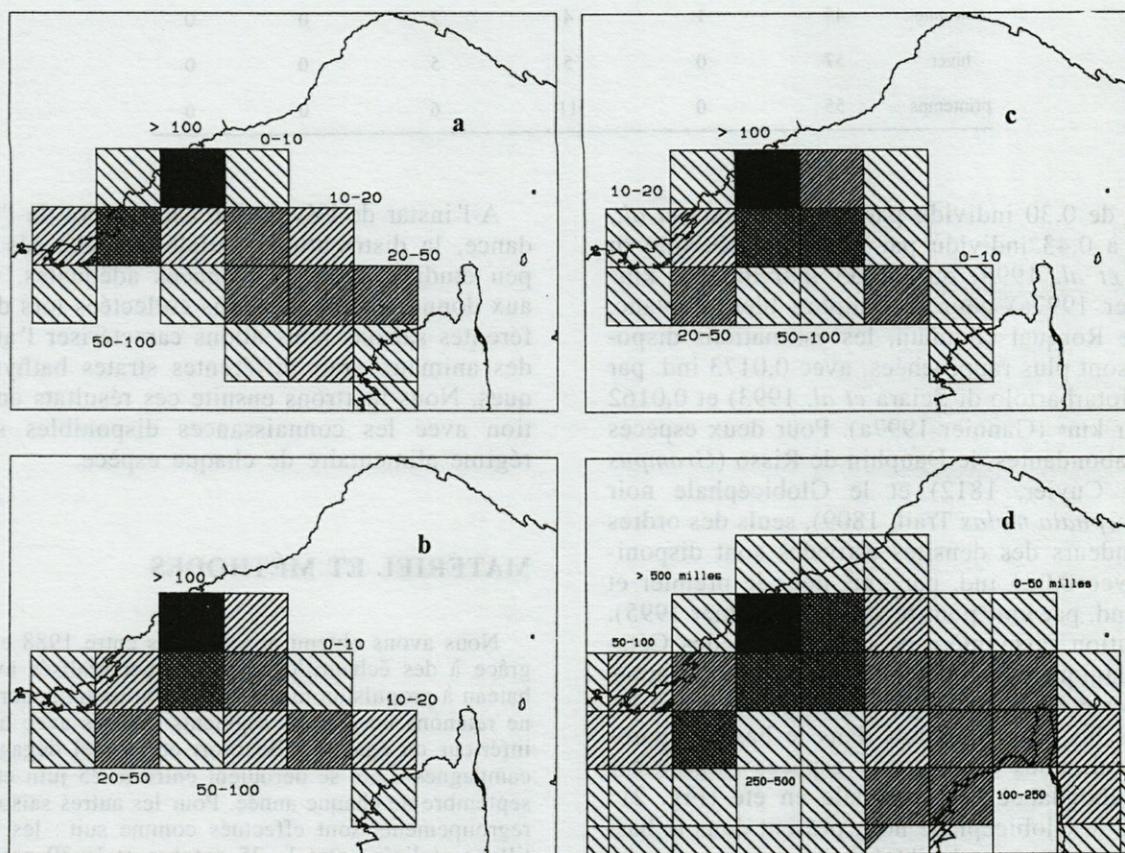


Fig. 3. Couverture du secteur en fonction de la saison (a) automne (b) hiver (c) printemps (d) été. L'effort effectif est indiqué pour des carrés de 20 milles de côté (l'échelle des couvertures est indiquée sur les cartes en « milles d'effort effectif »).

Sampling effort coverage during the different seasons (a) autumn (b) winter (c) spring (d) summer. The effort level is given on a 20 × 20 milles grid with a 5 level scale.

Après un arrêt d'une durée de 5 à 10 minutes, la route initiale est rejointe grâce à un trajet convergent et les observateurs reprennent leur activité de recherche.

Le travail d'analyse est facilité par l'utilisation intensive de bases de données. D'une part, toutes les informations recueillies sur les Cétacés observés sont consignées dans une base « observations » comprenant 54 champs, utilisable pour la quête de tout paramètre concernant les animaux. D'autre part, les informations concernant la localisation des segments, les conditions de navigation et de visibilité et les Cétacés détectés sont enregistrées dans une base « route » à raison d'un point par demi-heure. Cette dernière base nous permet d'obtenir les informations quantitatives sur les peuplements, par filtrage sur des strates géographiques ou saisonnières en liaison avec le logiciel géographique *Oedipe-Karto* d'IFREMER (Massé et Cadiou 1993).

Nous avons divisé le domaine du bassin liguro-provençal en 4 strates bathymétriques : la zone comprise entre 0 et 500 m de profondeur est appelée strate « côtière », la zone comprise entre 500 et 1 000 m est appelée « talus supérieur », la zone comprise entre 1 000 et 2 000 m est appelée « talus profond », et la zone située au-delà de l'isobathe 2 000 m définit la strate « large ». Dans le secteur étudié, l'isobathe 500 m est souvent à moins de 2 ou 3 milles des côtes, alors que l'isobathe 2 000 m est rarement au delà de 10 milles du rivage.

La façon la plus simple d'obtenir la distribution bathymétrique des Cétacés est de calculer la proportion des animaux observés dans chaque strate : $f_i = N_i/N_T$. Mais ce descripteur est potentiellement biaisé si l'observateur n'échantillonne pas toutes les strates bathymétriques de manière égale. Aussi n'est-il pas adéquat pour notre étude. Nous avons développé un indicateur qui corrige ces écarts d'échantillonnages (Gannier 1995 ; 1997b) en partant de la définition de la densité donnée par Buckland *et al.* (1993) : $D = (n/L) \times (1/2.esw) \times S$ où n est le nombre d'observations, S est l'estimateur de l'effectif de groupe moyen, L est l'effort d'échantillonnage et esw est la demi-largeur effective de recherche.

Cette relation peut être écrite pour la strate i si nous entrons la fréquence d'observation f_i et l'effort d'échantillonnage relatif e_i , défini comme le rapport de l'effort dans la strate i à l'effort total (soit $e_i = L_i/L_T$) :

$$D_i = (1/2.esw) \times (N_T/L_T) \times (f_i/e_i)$$

En supposant que le terme $1/2.esw$ ne dépend pas d'une strate particulière, nous définissons la densité relative d'une strate par rapport à l'autre :

$$D_i/D_j = (f_i/f_j) \times (e_j/e_i)$$

Par exemple, nous calculons la densité relative du Dauphin bleu et blanc de la strate « 0-500 m » ($i = 1$) à la strate « + de 2 000 m » ($i = 4$) :

$$D_1/D_4 = 0,053/0,688 \times 0,535/0,168 = 0,245$$

Au lieu de choisir une strate particulière pour établir ces densités relatives, nous pouvons aussi les établir par rapport à la somme des densités de toutes les strates, D_T , ce qui a pour conséquence de normaliser à l'unité la densité relative D_i/D_T :

par ex., pour $i = 1$:

$$D_1/D_T = (1 + D_2/D_1 + D_3/D_1 + D_4/D_1)^{-1}$$

Tabl. II. Affinités bathymétriques estivales pour les espèces les plus communes (en %)

Summer bathymetric affinities for the most common species (in %).

strate	0 - 500 m	500 - 1000	1000 - 2000	+de 2000 m
Dauphin bleu et blanc	9,7	22,4	28,4	39,3
Dauphin de Risso	0	66,6	33,0	0,3
Globicéphale noir	1,1	0	24,9	73,9
Rorqual commun	1,0	11,9	22,1	65,0

Nous appelons ce descripteur « affinité bathymétrique ». L'ensemble des calculs est facile à exécuter en rangeant les données en tableaux où les colonnes sont les strates bathymétriques et les lignes sont les espèces (tableau d'observation) ou les efforts (tableau d'échantillonnage). On aboutit à un tableau d'affinité bathymétrique pour chaque saison ou, éventuellement, pour chaque espèce : en prenant 2 éléments d'une même ligne, une valeur d'affinité plus forte indique bien que l'espèce considérée est plus abondante dans la strate en question, quel que soit l'effort d'échantillonnage.

RÉSULTATS

Un total de 850 observations de Cétacés a été obtenu dans le secteur d'étude entre 1988 et 1994 (Tabl. I). Sept espèces ont été observées au total, y compris le Grand Dauphin (*Tursiops truncatus*) dont nous ne traiterons pas ici, car il est exclusivement côtier. Parmi les 6 espèces pélagiques, 3 ont été vues durant les 4 saisons : le Dauphin bleu et blanc, le Dauphin de Risso et le Rorqual commun, 2 espèces n'ont été observées qu'en été : le Dauphin commun (*Delphinus delphis* Linné, 1758) et le Cachalot (*Physeter macrocephalus* Linné, 1758) et le Globicéphale n'a été vu qu'en été et en automne. Parmi les 7221 Cétacés vus au large en été, le Dauphin bleu et blanc est le plus abondant avec une fréquence de plus de 91,5% des animaux observés. Viennent ensuite dans l'ordre des fréquences décroissantes le Globicéphale noir (3,8%), le Rorqual commun (3,6%) et le Dauphin de Risso (1% des Cétacés). Le Cachalot et le Dauphin commun ont une importance numérique secondaire, avec moins de 1% du peuplement observé.

Si nous considérons les affinités bathymétriques des différentes espèces, celle du Cachalot est simple à évaluer puisque 100% des individus ont été vus au-dessus de fonds de plus de 2 000 m. Pour le Dauphin commun, la rareté des observations (2 groupes observés au niveau du talus) n'autorise pas de calculs poussés.

Tabl. III. Analyse des contenus stomacaux de trois Delphinidés de mer Ligure (en pourcentage des proies identifiées; dans la dernière colonne : nombre d'estomacs examinés; références (1) Würz *et al.* 1992a; (2) Orsi Relini et Garibaldi 1992; (3) Würz et Marrale 1993).

*Stomach contents of Delphiniids in the Ligurian Sea (in percent of the number of identified preys; last column : number of stomachs and reference index (1) Würz *et al.* 1992a; (2) Orsi Relini et Garibaldi 1992; (3) Würz et Marrale 1993).*

proies	céphalopodes				poissons		crustacés	N (réf.)
	Ommas- trephidés	Histio- teuthidés	Onycho- teuthidés	autres	Gadidés	autres		
Dauphin de Risso	20,4	63	7,5	9,1				4 (1)
Globicéphale noir	33,4	60,5	6,0					1 (2)
Dauphin bleu et blanc	3,4	1,3	1,4	1,3	31,2	59,8	1,6	23 (3)

B. physalus et *S. coeruleoalba* présentent des tendances générales similaires avec une affinité bathymétrique croissante en fonction de la profondeur (Tabl. III). Le Rorqual commun montre une préférence plus affirmée pour la strate d'large (65 %) que le Dauphin bleu et blanc (40 %), alors que ce dernier est plus fréquent dans la strate côtière (10 % contre 1 %). Les 2 strates du talus sont également plus favorables au Dauphin qu'au Rorqual, avec des affinités de 22 % (talus supérieur) et 28 % (talus profond) pour *S. coeruleoalba*, contre 12 % et 22 % pour *B. physalus*, respectivement pour le talus supérieur et le talus profond.

Le Globicéphale noir montre une tendance accentuée à fréquenter le large, avec une quasi absence des eaux de profondeurs < 1 000 m et une forte affinité bathymétrique pour la strate large (74 %) et le talus profond (25 %). Le Dauphin de Risso montre un mode radicalement différent avec une affinité élevée pour la strate « 500-1 000 m » (67 %) et des valeurs rapidement décroissantes pour les eaux plus profondes (33 % dans la strate « 1 000-2 000 m »).

Dans l'ensemble, nous avons donc une espèce le Dauphin de Risso dont le *preferendum* bathymétrique est le talus, 2 espèces qui sont présentes de la strate côtière à la strate large, mais qui fréquentent davantage le large, le Dauphin bleu et blanc et le Rorqual commun, et le Globicéphale noir qui privilégie le talus profond et le large.

Nous abordons maintenant la variation saisonnière de cette affinité bathymétrique. Le cas du Globicéphale noir est particulier puisque nous ne disposons que d'une observation en automne.

Pour le Dauphin bleu et blanc (Fig. 4a), l'automne et l'été sont très similaires. Mais ces animaux sont moins fréquents en automne sur la strate côtière (4 %) et sur le talus supérieur (18 %),

et plus fréquents sur les 2 strates profondes (34 % sur le talus profond et 44 % au large). Les affinités hivernales sont proches de celles de l'automne, avec plus de 80 % au large de l'isobathe 1 000 m, contre 3,7 % dans la strate côtière et 16 % sur le talus supérieur. Au printemps, la strate côtière apparaît déserte alors que l'affinité bathymétrique vaut 16,2 % sur le talus supérieur et 46 % sur le talus profond. Le printemps est aussi la seule saison qui voit une affinité plus faible au large (environ 37 %) que sur la strate « 1 000-2 000 m ».

Les affinités bathymétriques du Rorqual commun montrent que durant l'automne, *B. physalus* favorise apparemment le large (100 %). L'affinité pour cette strate décroît en hiver et au printemps, avec respectivement des valeurs de 79 % et 63 % (Fig. 4b), lorsque ces Mysticètes fréquentent également le talus profond. Si le Rorqual commun semble absent des eaux de profondeur < 1 000 m durant les saisons froides, il faut noter que nous avons réalisé plusieurs observations dans des canyons sous-marins, à faible distance de zones peu profondes.

La tendance montrée par le Dauphin de Risso est différente : si 98 % des animaux fréquentent le talus supérieur au printemps, on observe ensuite un élargissement progressif du domaine préférentiel (Fig. 4c). En automne, une affinité de 78 % est trouvée pour le talus profond, contre 22 % pour le large. En hiver, *G. griseus* est présent de la strate côtière au large, avec une nette préférence pour le talus profond (48 %) et le large (36,6 %).

Pour les 3 espèces, nous observons des affinités plus fortes pour le talus profond et le large en automne et en hiver, alors que le printemps se caractérise par une présence plus forte des Cétacés sur les 2 strates du talus. Cela est particulièrement remarquable pour le Dauphin bleu et blanc, avec une affinité bathymétrique maximale sur le talus

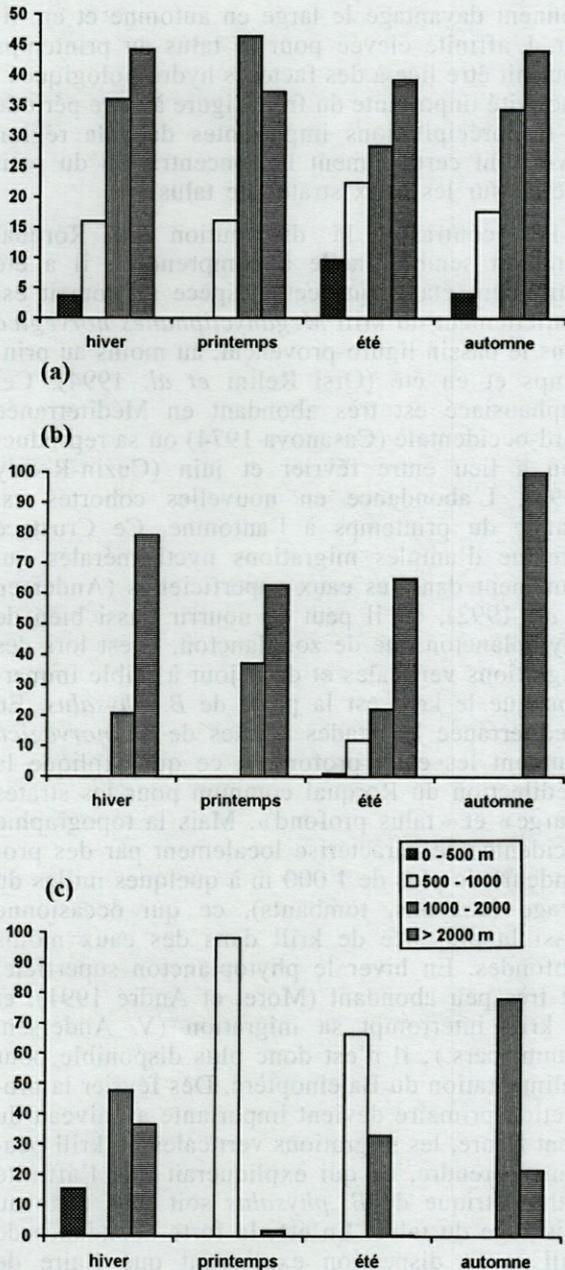


Fig. 4. Affinités bathymétriques pour 3 espèces en fonction de la saison (en %) de haut en bas : le Dauphin bleu et blanc (a), le Rorqual commun (b) et le Dauphin de Risso (c).

Bathymetric affinities of three species as a function of the season (in percent) from top to bottom : the striped dolphin (a), the fin whale (b) and the Risso's dolphin (c).

profond au printemps. La concentration du Dauphin de Risso sur le talus est surtout apparente au printemps et en été, alors que l'espèce semble élargir son domaine en automne et en hiver. Le Rorqual commun occupe un vaste domaine en été et se restreint davantage aux zones profondes durant les saisons froides.

DISCUSSION

Les variations saisonnières des affinités bathymétriques de chaque espèce peuvent être corrélées à différents facteurs, écologiques ou anthropiques. Dans le contexte méditerranéen, on peut exclure que la prédation due aux Requins (ou à d'autres carnassiers) joue un grand rôle sur la distribution. Par contre, l'évolution de l'affinité bathymétrique peut refléter l'évitement de zones où l'activité humaine est trop intense en été : la bande des 0-3 milles, qui recouvre la strate côtière et le talus supérieur, est très fréquentée durant la saison touristique. Mais ce facteur difficilement vérifiable ne semble toutefois pas prépondérant, d'après nos observations. La distribution spatiale peut aussi être influencée par des facteurs biologiques, tels que les activités de reproduction ou d'alimentation des Cétacés. Nous allons discuter ici des relations entre la disponibilité des ressources alimentaires et l'affinité bathymétrique. Cette discussion s'appuiera sur l'analyse de contenus stomacaux récoltés sur des Cétacés échoués ou, plus rarement, capturés.

Le Dauphin *Grampus griseus* apparaît surtout teuthophage en Méditerranée nord-occidentale (Podestà et Meotti 1991; Würz *et al.* 1992a et b). Selon les 4 contenus stomacaux examinés dans le secteur ligurien, les proies seraient principalement des Céphalopodes pélagiques appartenant à 3 familles (Ommastrephidés, Onychoteuthidés et Histiotéuthidés) ainsi que certaines espèces benthiques (Tabl. III). Parmi les autres espèces capturées (9,1% des proies), on trouve des Céphalopodes néritiques et océaniques appartenant à 6 genres différents. Trois autres estomacs examinés dans le secteur tyrrhénien central (Carlini *et al.* 1992) et adriatique méridional (Bello 1992) conduisent à des résultats semblables. Dans le proche Atlantique, Desportes (1985) rapporte aussi la capture de Seiches et de Poulpes. Ailleurs dans le monde, le Dauphin de Risso se nourrit aussi occasionnellement de Poissons (Evans 1987). Ce régime alimentaire teuthophage préférentiel serait bien en accord avec la forte affinité bathymétrique trouvée pour le talus supérieur : cette strate abrite en effet de nombreuses espèces de Céphalopodes. De plus, les Calmars peuvent y être capturés lors des migrations qu'ils effectuent au cours de leur cycle de reproduction (Mangold-Wirz 1961). Ainsi, en Méditerranée occidentale le Dauphin de Risso fréquente surtout le ruban formé par le talus continental (Beaubrun 1995) avec une stratégie de déplacements « nomades » adaptée à une ressource alimentaire largement distribuée mais nulle part abondante en permanence.

Le cas de *Globicephala melas* est totalement différent : le seul contenu stomacal étudié dans notre aire (Orsi Relini et Garibaldi 1992) suggère que le Globicéphale noir se nourrit principalement

d'espèces appartenant à 2 familles de Céphalopodes pélagiques ou océaniques (Clarke 1966, 1985), les Histiotéuthidés et les Ommastrephidés, avec un appoint constitué de 2 espèces d'Onychoteuthidés (Tabl. III). Ailleurs dans le monde, le Globicéphale noir serait un teuthophage préférentiel, notamment au voisinage de Terre-Neuve et des îles Féroé, mais il peut se nourrir également de nombreuses espèces de Poissons (Evans 1987). En Méditerranée, la ponte de l'Ommastrephidé *Todarotes sagittatus* (Lamarck 1798) semble intervenir en automne (Mangold-Wirz 1961), ce qui amènerait à cette époque une grande abondance de ces Calmars à proximité du talus. L'abondance maximale de *Histiotéuthis reversa* et *H. bonnellii* pourrait aussi se situer en été, car ces espèces se reproduiraient au printemps (Mangold-Wirz 1961 ; P. Sanchez, comm. pers). Mais, le cycle biologique de ces espèces non commerciales est très mal connu. Ainsi, le cycle migratoire de *G. melas* associé à son affinité bathymétrique très élevée pour la strate large et le talus profond pourraient indiquer un régime alimentaire moins diversifié que celui des autres Delphinidés communs dans le secteur liguro-provençal.

L'interprétation devient plus difficile pour le Dauphin *S. coeruleoalba*, car cette espèce se nourrit en Méditerranée d'une grande variété de Poissons pélagiques, de Calmars et même de Crustacés Décapodes (Würz et Marrale 1991 ; Boutiba 1992 ; Würz *et al.* 1992a ; Blanco *et al.* 1994). Le même constat émane de l'étude de Desportes (1985) pour le proche Atlantique et serait valable à l'échelle mondiale (Evans 1987). Cependant, selon Würz et Marrale (1993), le Gadidé *Micromesistius poutassou* et l'Ommastrephidé *T. sagittatus* paraissent être les proies majoritaires dans le bassin ligure, avec des indices d'importance relative (IRI), de respectivement de 25,8 % et 34,5 %. Les autres proies appartiennent à de nombreuses familles de Poissons et Céphalopodes, dont seules 3 ont un IRI supérieur à 5 % : *Boops boops* (Linné 1758), *Ancistroteuthis lichtensteinii* (Gérussac 1839) et *Mauroliticus muelleri* (Gmelin 1789). Cet opportunisme expliquerait pourquoi la distribution du Dauphin bleu et blanc s'étend à toutes les strates bathymétriques en été et en automne, certaines proies, comme *B. boops*, étant abondantes dans les eaux côtières l'été. Mais il faut remarquer que 51,7 % des proies absorbées appartiennent, à l'instar de *M. muelleri*, à des familles de Poissons bathypélagiques, la plupart de taille < 100 mm, qui pratiquent la migration nycthémerale et évoluent dans les eaux superficielles durant la nuit. Parmi les proies principales, certaines – comme *M. poutassou* – se reproduisent de l'hiver au printemps, ce qui amène des cohortes abondantes de juvéniles de taille adaptée entre l'été et l'automne. La disponibilité des espèces de Céphalopodes pourrait expliquer pourquoi les Dauphins affectent

tionnent davantage le large en automne et en hiver. L'affinité élevée pour le talus au printemps pourrait être liée à des facteurs hydrobiologiques : l'activité importante du front ligure à cette période et les précipitations importantes dans la région favorisent certainement la concentration du petit necton sur les deux strates de talus.

Par contraste, la distribution du Rorqual commun semble facile à comprendre : il a été clairement établi que cette espèce se nourrit essentiellement du krill *Meganyctiphanes norvegica* dans le bassin liguro-provençal, au moins au printemps et en été (Orsi Relini *et al.* 1994). Cet Euphausiacé est très abondant en Méditerranée nord-occidentale (Casanova 1974) où sa reproduction a lieu entre février et juin (Cuzin-Roudy 1993). L'abondance en nouvelles cohortes est grande du printemps à l'automne. Ce Crustacé effectue d'amples migrations nycthémerales qui l'amènent dans les eaux superficielles (Andersen *et al.* 1992), où il peut se nourrir aussi bien de phytoplancton que de zooplancton. C'est lors des migrations verticales et du séjour à faible immersion que le krill est la proie de *B. physalus*. En Méditerranée les stades adultes de *M. norvegica* peuplent les eaux profondes, ce qui explique la prédilection du Rorqual commun pour les strates « large » et « talus profond ». Mais la topographie accidentée se caractérise localement par des profondeurs de plus de 1 000 m à quelques milles du rivage (canyons, tombants), ce qui occasionne aussi la présence de krill dans des eaux moins profondes. En hiver le phytoplancton superficiel est très peu abondant (Morel et André 1991), et le krill interrompt sa migration (V. Andersen, comm. pers.) ; il n'est donc plus disponible pour l'alimentation du Baleinoptère. Dès février la production primaire devient importante au niveau du front ligure, les migrations verticales du krill peuvent reprendre, ce qui expliquerait que l'affinité bathymétrique de *B. physalus* soit plus forte au voisinage du talus. En été, la forte abondance de krill et sa dispersion expliquent que l'aire de distribution du rorqual s'étende à toutes les strates. En automne, l'affinité très élevée pour le large pourrait être reliée au pic secondaire de production primaire qui se déroule au centre du bassin ligure durant quelques semaines (Morel et André 1991), et qui favoriserait la concentration du krill.

CONCLUSIONS

Ces résultats récents combinent un effort d'échantillonnage substantiel durant les saisons froides et une méthode d'analyse des données fondée sur un logiciel cartographique. Les indications que nous obtenons sur la variation saison-

nière de la distribution bathymétrique des Cétacés apparaissent plutôt en accord avec les données sur le régime alimentaire des différentes espèces. Ainsi, le régime alimentaire opportuniste du Dauphin bleu et blanc expliquerait pourquoi cette espèce tend à occuper toutes les strates en période d'abondance de ressources. Le Dauphin de Risso exploiterait complètement la faune teuthologique du bassin en adaptant sa distribution bathymétrique selon l'abondance des proies et le Globicéphale noir serait un prédateur plus spécialisé de quelques espèces de grandes taille, abondantes dans les eaux profondes de l'été à l'automne. Quant au Rorqual commun, sa distribution bathymétrique (comme son abondance) semble bien corrélée à l'écologie de sa proie préférentielle.

Cependant, pour les petits Delphinidés, force est de constater que la mise en relation précise de la distribution bathymétrique avec les proies est difficile en raison de la multiplicité de ces dernières et surtout de la connaissance insuffisante que nous avons de leur écologie. En particulier, les Céphalopodes océaniques demeurent parmi les moins connus des organismes supérieurs. De plus, la description du régime alimentaire du Dauphin de Risso et du Globicéphale noir repose sur trop peu de données. En revanche, la discussion de l'affinité bathymétrique du Rorqual commun paraît mieux étayée, en raison des résultats disponibles sur la biologie de l'Euphausiacé *M. norvegica*. Un jeu de données plus vaste permettra d'améliorer ces premiers résultats, et d'incorporer à l'analyse des Cétacés moins abondants, comme le Cachalot et le Dauphin commun. Mais la compréhension de la stratégie d'utilisation de l'écosystème par les Odontocètes ne progressera pas beaucoup si de nouvelles études ne sont pas menées sur la biologie de leurs proies. Le bassin occidental de la mer Méditerranée est certainement un lieu très favorable pour de futures études inter-disciplinaires focalisées sur les Cétacés, car il comprend plusieurs sites océaniques accessibles en toutes saisons et dont l'océanologie physique est bien connue.

REMERCIEMENTS – Je remercie le Ministère de l'Environnement, la Région Provence-Alpes-Côte d'Azur et la Municipalité d'Antibes Juan-Les-Pins pour avoir soutenu le Groupe de Recherche sur les Cétacés depuis plusieurs années. Merci à B. Liorzou de la station IFREMER de Sète pour m'avoir aimablement prêté et présenté le logiciel «*Oedipe-Karto*» et à deux lecteurs anonymes dont les commentaires m'ont permis d'améliorer une première version de ce manuscrit.

RÉFÉRENCES

Andersen V, Sardou J, Nival P 1992. The diel migrations and vertical distributions of zooplankton and

- micronecton in the Northwestern Mediterranean Sea. 1. Euphausiids, Mysids, Decapods and Fishes. *Plankton Research* 14 (8) : 1129-1154.
- Beaubrun PC 1995. Atlas préliminaire de distribution des cétacés de Méditerranée. CIESM et Musée Océanographique de Monaco Ed., 87 p.
- Bello 1992. Stomach contents of a Risso's Dolphin, *Grampus griseus*. Do dolphins compete with fishermen and Swordfish, *Xiphias gladius*? *European Res. Cetaceans* 6 : 199-202.
- Bethoux JP, Prieur L 1983. Hydrologie et circulation en Méditerranée Nord-Occidentale. *Pétrole et Techniques* 229 : 25-34.
- Boutiba Z 1992. Les Mammifères marins des côtes de l'Algérie. Thèse Doct. Etat, Univ. Oran, 575 p.
- Blanco C, Aznar J, Raga JA 1994. Food habits of *Stenella coeruleoalba* in the western Mediterranean during the 1990 die-off, with special reference to squids. *European Res. Cetaceans* 8 : 196-198.
- Buckland ST, Anderson DR, Burnham KP, Laake JL 1993. Distance sampling Estimating abundance of biological populations. Chapman and Hall Ed., London, 446 p.
- Carlini R, Pulcini M, Würtz M 1992. Cephalopods from the stomachs of Risso's Dolphins, *Grampus griseus*, stranded along the central Tyrrhenian coast. *European Res. Cetaceans* 6 : 196-198.
- Casanova B 1974. Les Euphausiacés de Méditerranée (Systématique et développement larvaire. Biogéographie et Biologie). Thèse Doct. ès Sci. Nat. Univ. Aix-Marseille I, 360 p.
- Clarke MR 1966. A review of the systematics and ecology of oceanic Squids. *Adv. mar. Biol.* 4 : 91-300.
- Clarke MR 1985. Cephalopods in the diet of Cetaceans and Seals. *Rapp Comm. int. mer Médit.* 29 (8) : 211-219.
- Cuzin-Roudy J 1993. Reproductive strategies of the Mediterranean krill, *M. Norvegica* and the Antarctic krill, *E. superba*. *Invertebrate Reproduction Development* 23 (2) : 105-114.
- Desportes G 1985. La nutrition des Odontocètes en Atlantique nord-est. Thèse 3^e cycle Univ. Poitiers, 165 p., annexes.
- Evans PGH 1987. The natural history of Whales and Dolphins. Christopher Helm (Publisher) Ltd, 343 p.
- Forcada J, Aguilar A, Hammond P, Pastor X, Aguilar R 1994. Distribution and numbers of striped dolphins in the Western Mediterranean Sea after the 1990 epizootic outbreak. *Mar. Mammal Sci.* 10 (2) : 137-150.
- Gannier A 1995. Les Cétacés de Méditerranée nord-occidentale : estimation de leur abondance et mise en relation de la variation saisonnière de leur distribution avec l'écologie du milieu. Thèse Doct., Ecole Pratique des Hautes Etudes, 437 p.
- Gannier A 1997a. Summer abundance estimates of striped dolphins (*Stenella coeruleoalba*) and fin whales (*Balaenoptera physalus*) in the future International Marine Sanctuary. *European Res. Cetaceans* 11 : sous presse.
- Gannier A 1997b. A simple method for correcting sampling heterogeneties in distribution studies. *European Res. Cetaceans* 11 : sous presse.
- Gannier A, Gannier O 1990. Cetacean sightings in the Mediterranean Sea : second report. *European Res. Cetaceans* 4 : 39.

Gannier A, Gannier O 1992. Northwestern mediterranean survey : fourth annual report. *European Res Cetaceans* 6 : 56-60.

Gannier A, Gannier O 1993. The winter presence of the finwhale in the liguro-provençal basin : preliminary study. *European Res Cetaceans* 7 : 131-134.

Gannier A, Gannier O 1997. The seasonal variation of the Cetacean Population in the liguro-provençal basin. *European Res. Cetaceans* 11 : sous presse.

Mangold-Wirz K 1961. Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane. Thèse Doct. Fac. Sci. Univ. Paris, 114 p.

Masse J, Cadiou Y 1993. Oedipe – Manuel Utilisateur. IFREMER, 38 p. + annexes.

Morel A, André JM 1991. Pigment distribution and primary production in the western Mediterranean, as derived from space (CZCS) observations. *J. Geophys. Res.* 96 (C7) : 12685-12698.

Notarbartolo di Sciara G, Forcada J, Acquarone M, Fabbri F 1993. Population estimates of the fin whales and the striped dolphin summering in the Corso-Ligurian basin. *European Res. Cetaceans* 7 : 135-138.

Orsi Relini L, Garibaldi F 1992. Feeding of the Pilot Whale, *Globicephala melas*, in the Ligurian sea : a preliminary note. *European Res. Cetaceans* 6 : 142-145.

Orsi Relini L, Relini G, Cima C, Palandri, G, Relini M, Torchia G 1994. *Meganyctiphanes norvegica* and Fin Whales in the Ligurian sea : new seasonal patterns. *European Res. Cetaceans* 8 : 179-182.

Podesta M, Meotti C 1991. The stomach contents of a Cuvier's Beaked Whale, *Ziphius cavirostris*, and a Risso's Dolphin, *Grampus griseus*, stranded in Italy. *European Res. Cetaceans* 5 : 58-61.

Würz M, Marrale D 1991. On the stomach contents of Striped Dolphins, *Stenella coeruleoalba*, from the Ligurian coast. *European Res. Cetaceans* 5 : 62-64.

Würz M, Marrale D 1993. Food of Striped Dolphins, *Stenella coeruleoalba*, in the Ligurian Sea. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 73 : 571-578.

Würz M, Pulcini M, Carlini R 1992a. Mediterranean cetaceans and Fisheries. Do they exploit the same resources ? *European Res. Cetaceans* 6 : 37-40.

Würz M, Poggi R, Clarke MR 1992b. Cephalopods from the stomach of a Risso's Dolphin (*Grampus griseus*) from the Mediterranean. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 72 : 861-867.

Reçu le 5 avril 1996; received April 5, 1996
 Accepté le 14 novembre 1997; accepted November 14, 1997

DATA ON THE BIOLOGICAL CYCLE OF *STEROPUS GLOBOSUS* (COLEOPTERA CARABIDAE) IN THE SOUTH WEST OF IBERIAN PENINSULA

Ana M. CARDENAS, Juan M. HIDALGO

Departamento de Biología Animal, Universidad de Córdoba, Avda. San Alberto Magno s/n. 14071, Córdoba, Spain

BIOLOGICAL CYCLE
COLEOPTERA CARABIDAE
STEROPUS GLOBOSUS

ABSTRACT. – In this paper, preliminary data on the reproductive biology and larval development of *Steropus globosus* (Fabricius, 1792) from the southwest of the Iberian Peninsula are given. The research has been based on field data, rearing experiments in laboratory and anatomic studies referring to the degree of ovarian development in females and the wear of mandibles and setae in imagoes. The results comprise data on both – biology and phenology – of the reproductive period and of the larval development. Moreover, the duration and the survival rate of each stage (*i.e.* egg, first, second and third larval instars and pupa) under similar conditions to the environmental ones are given.

CYCLE BIOLOGIQUE
COLEOPTERA CARABIDAE
STEROPUS GLOBOSUS

RÉSUMÉ. – Dans ce travail sont apportés des résultats préliminaires sur le cycle biologique et le développement larvaire de *Steropus globosus* du sud-ouest de la Péninsule Ibérique. Les données proviennent de l'échantillonnage sur le terrain, de cultures en laboratoire et d'études anatomiques concernant le développement de l'ovaire et le degré de détérioration des mandibules et des soies des adultes. Les résultats obtenus mettent en évidence quelques aspects de la biologie et de la phénologie de la reproduction et du développement larvaire. La longévité et le taux de survie des différents stades du développement (œuf, premier, second et troisième stades larvaires et pupa) dans des conditions similaires à celles de la nature sont également étudiés.

INTRODUCTION

As is known, Carabids are a Group of Coleopterans with a high ecological relevance in a large number of terrestrial ecosystems. They are very different in form, life-cycles, behaviour and other adaptative strategies. For these reasons and because of advanced knowledge on the systematics of Carabidae, ground beetles have been the subject of work of many researchers.

Most of these investigations have been carried out in arctic, subarctic, continental and oceanic climates, and a few correspond to the meridional areas of the temperate zone. In our opinion, research designed to study the biology and the annual rhythms in southern Europe is necessary to understand the evolution and the life-cycles of the Carabidae inhabitants of this area.

With respect to the Iberian Peninsula, particularly to the meridional middle, the studies concerning the biology or the ecology of Carabid populations are scant, and include those of de los Santos *et al.* (1985), Cárdenas & Bach (1988a, 1992a and 1992b) and Cárdenas *et al.* (1996).

The aim of this study is to collect some data relative to the reproductive biology and larval development of *Steropus globosus*, one of the most common Pterostichinae living in the southwest of the Iberian Peninsula, both in open areas and in forest environments. Its distribution area comprises the Mediterranean Iberian Basin, from the Atlantic slope to the west of Almería (Zaballos & Jeanne 1994), and it can also be found in North Africa (Antoine 1957).

The insect is large (15-25 mm), slender, convex, black and apterous. The head is quite thick and the pronotum is transverse, regularly rounded on each side and with the hider angles completely bent. The elytra are subparallel with the shoulder which is totally effaced, and the striae are usually regular and well marked across the entire length. The legs are normally conformed, but the mesotibiae have a characteristic cleaning organ; the males have the front tarsomeres 1-3 dilated, with adhesive setae.

Research has been focussed on this species because it is one of the most abundant inhabiting forests, and also being present in open areas such as farmyards or cultivated fields. In the Sierra

Morena community *S. globosus* is among the most abundant species, with a specific abundance index 20% (Cárdenas & Bach 1988b), and could therefore play an important role in the ecosystem. Moreover, as it is widespread in the Mediterranean area, its biological cycle is a good example to show the adaptations in the life-history of carabids to Mediterranean environments.

THE STUDY AREA

The activity pattern of *Steropus globosus* was recorded in the Hornachuelos Natural Park, situated in Central Sierra Morena (SW Iberian Peninsula), a geologically and geographically natural region (average altitude up to 400 m), with a low population density whose main resource is forestry. The soil is physically and chemically homogeneous with a friable and porous structure and clayey texture, a pH ranging between 5.2 and 7.7, and high levels of organic matter and carbon (Cárdenas & Bach 1989).

According to Marvizon-Preney & Fernandez Caro (1981), its climate corresponds to the subtropical Mediterranean type, characterized by subtropical heat and Mediterranean subdry relative humidity.

Vegetation in the area is typical of a Mediterranean mixed forest and belongs to the Duriilignose formation, represented in Spain by the *Quercetea ilicis* type. It is constituted by perennial leaf and phanerophyte communities where shrubs and bushes predominate. The most representative species are *Quercus suber*, *Q. rotundifolia*, *Pistacia lentiscus*, *Asparagus albus* and different species of *Erica* and *Cistus* (Cárdenas & Bach *op. cit.*).

METHODOLOGY

To find data about the biology of reproduction and larval development of *Steropus globosus*, three different types of methods were followed:

1. *Field data.* In order to record the annual activity pattern, systematic sampling was carried out in Sierra Morena (SW Iberian Peninsula) in 1990. The sampling site was the Hornachuelos Natural Park (see above section). Pitfall-traps (with 4% formaldehyde) were used in the two sampling stations at biweekly collecting intervals.

2. *Anatomical studies.* These studies consisted of determining the sex and the age of the specimens, and of examining the gonadal state of females. For this, the wear of mandibles and setae in imagoes, and the ovarian development degree, the number of ripe eggs and the presence of *corporea lutea* in females were considered.

3. *Laboratory data.* In the winter of 1992/93 laboratory-rearing experiments were carried out to study the reproductive biology of the species, their oviposition

Table I. Egg number laid per female/control day. Date: day of control. / n: different females used in the experiment. The outputs marked with * are considered as a massive laying because they are consecutive and summarize n = 20 eggs.

DATE	♀ ₁	♀ ₂	♀ ₃	♀ ₄	♀ ₅	♀ ₆	♀ ₇	♀ ₈	♀ ₉	♀ ₁₀
2-XII-92	-	-	-	97	-	-	-	-	25	-
23-XII-92	-	1	-	-	-	-	-	2	-	46
30-XII-92	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-
4-I-93	-	-	11*	-	-	-	-	-	-	-
7-I-93	-	-	3*	1	-	-	-	-	36	-
10-I-93	-	1	6*	-	-	-	-	-	-	-
15-I-93	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
17-I-93	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-
22-I-93	1	-	-	-	4	-	-	-	-	-
27-I-93	-	-	-	-	1	-	-	2	-	-
31-I-93	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
3-II-93	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
5-II-93	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7-II-93	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13-II-93	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
17-II-93	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-

rate and larval development. The methodology proposed by van Dijk (1973) and Mols *et al.* (1981) was followed.

I. For monitoring the oviposition, cultures of *Steropus globosus* Fab. were made in which 10 pairs (1♀/1♂) of the species were arranged in cylindrical glass recipients (6.5 cm and 8 cm h) with a 5 cm thick substrate of peat, soaked in moisture, and an excessive amount of maggots was supplied as food. The culture was placed in a laboratory chamber with controlled photoperiod, temperature and humidity: 12 hours light/12 hours darkness, 20 °C day/15 °C night and 70-80% relative humidity (these conditions are considered appropriate for autumn-breeder species). The substrate from each recipient was renewed three times a week and the eggs found were removed on each occasion. The eggs were isolated in Petri-dishes with a substrate of carbon filter paper, soaked in moisture, and kept under similar conditions to those of the imagoes.

II. In order to determine the rate and time of hatching at each stage in different conditions, the eggs obtained in the culture described above (Table I) were separated in two similar groups of which n > 100. One of them was kept in environmental conditions (Fig. 1A), whilst the other was placed under similar conditions to those of the imagoes (see previous paragraph). As the females laid eggs in a clustery and another sparse way, in the experiment the eggs were distributed as follows: 109 from clusters and 15 sparses in environmental conditions; 115 from clusters and 10 sparses in controlled conditions.

The larvae from each group were isolated in Petri-dishes and reared following the same methodology as for the adults.

The survival rates were calculated as percentage of survivors at the end of each stage with respect to the initial number of individuals in each developmental period. The average duration of the developmental stages was also determined.

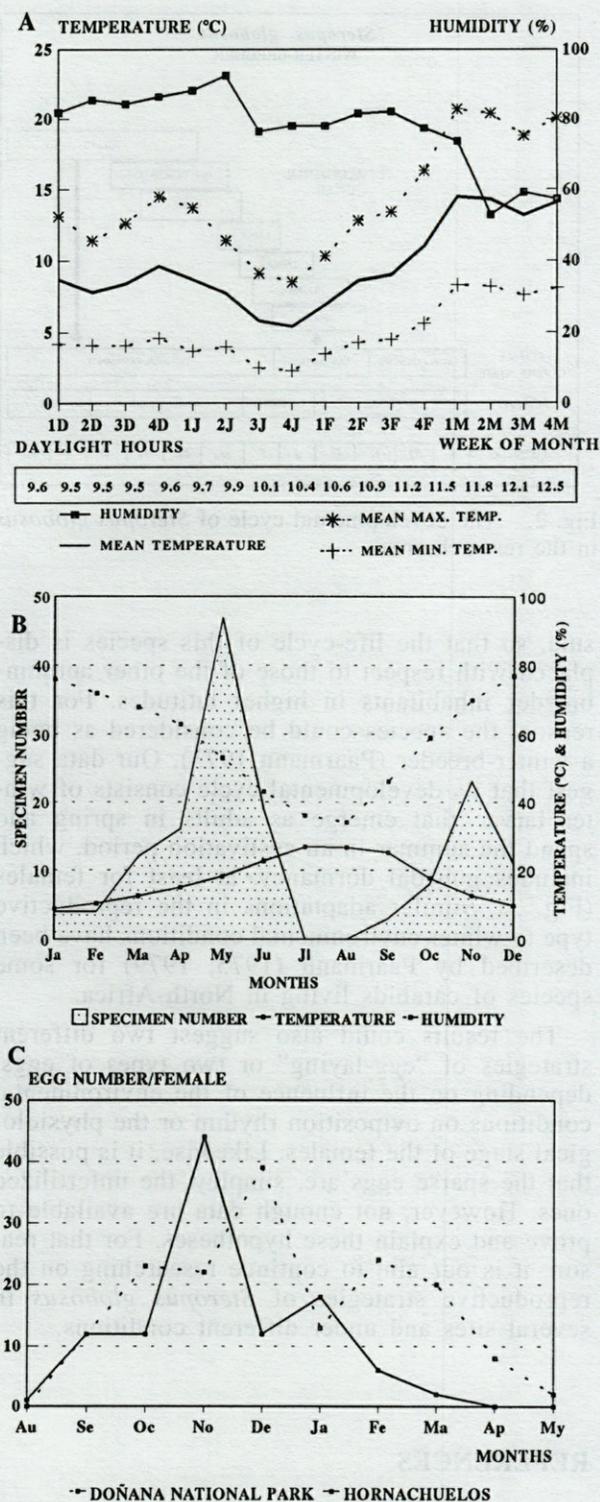


Fig. 1. A, The course of the weekly mean of maxima, minima and average temperatures, and of the relative humidity and daylight hours in environmental conditions (Córdoba, winter 1992/93) during the rearing period. B, Evolution of the adult activity pattern of *Steropus globosus* in field, including the course of the monthly average temperature and relative humidity. C, Average egg number per female during the ovarian maturation period.

RESULTS AND DISCUSSION

Taking into account the data of our research in field, laboratory experiments and anatomical studies, together with those of other authors (de los Santos *et al.* 1985) related to the life cycle of some Carabidae species in the South of the Iberian Peninsula (next to Doñana National Park) we were able to obtain the following information regarding the life-history of *Steropus globosus* :

The activity pattern of the adults in our research area peaks twice (see Fig. 1B) : the first maximum is located between May-June and the second approximately in the middle of the interval October-December.

A morphological examination of the specimens captured in the field showed that the spring maximum corresponds to the young (from the new generation) and to old imagoes (which were going through gonadal dormancy). The second peak results from the reproductive activity, firstly on the part of the males ("searching" activity) and afterwards on the part of the females (oviposition activity).

Anatomical studies referring to the ovarian developmental stage revealed, in accordance with de los Santos *et al.* (*op. cit.*), that vitelogenesis occurs between the end of September and November. Later, oviposition starts and goes on until the end of January (Fig. 1C) in our research area. Nevertheless, data from Doñana indicated that the oviposition period may be longer in that location, even continuing until the end of April.

In the laboratory-rearing experiments two types of "egg-laying" were observed (Table I) : a "concentrated and numerous" type (number of eggs was between 20 and 97, $\bar{X} = 45$) and an other "scant and more or less scattered" (number of eggs ranging between 4 and 1, $\bar{X} = 1.4$). In the first case, the eggs showed a high level of fertility (over 65%), and in the second the viability of the eggs did not reach 5% (one hatched egg). Thus, the following up of the development was made only with concentrated layings.

With respect to embryonic development under environmental conditions (Table II), the average incubation time was approximately two weeks, and the survival rate was 56%. When the eggs were kept under controlled conditions, the larvae hatched after only a week of incubation time, and the survival rate was close to 80%.

As is common for most Carabidae, after hatching, the larvae went through three larval instars. Under environmental conditions, the mean time for the first instar was around a month and the survival rate for this period was 75%. Contrary to what happened for the embryonic development, if the first stage larvae were reared under

Table II. Rearing data for *Steropus globosus* under environmental conditions in winter 1992/93.

Eggs (Initial number of eggs= 109)	
- Number of larvae I	61
- Average Incubation time (days)	15
- Standard Deviation	0.99
- Survival rate (%)	56
First instar (Initial number of L-I= 61)	
- Number of larvae II	46
- Mean time for first instar (days)	33
- Standard Deviation	5.97
- Survival rate (%)	75
Second instar (Initial number of L-II= 46)	
- Number of larvae III	28
- Mean time for second instar (days)	34
- Standard deviation	7.27
- Survival rate (%)	61
Third instar (Initial number of L-III= 28)	
- Number of Prepupae	6
- Mean time for third instar (days)	40
- Standard deviation	12.14
- Survival rate (%)	21

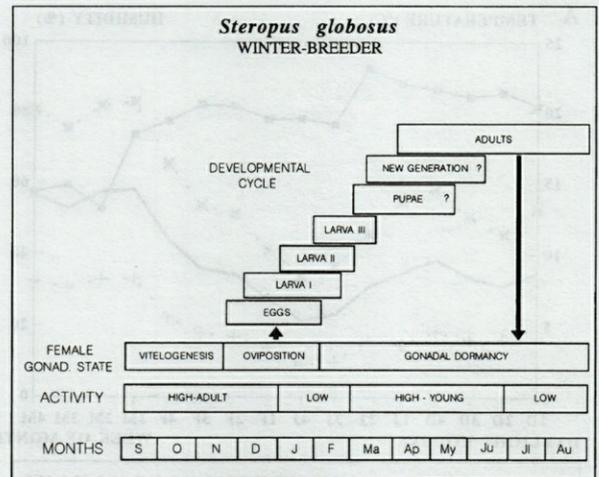
controlled conditions all of them died within a few days after hatching. The same fact is described by de los Santos (*op. cit.*). Due to the fact that in our experiments the remainder variables were kept under similar conditions (same nourishment, same kind of substrate, no decisive differences in photoperiod, and saturation humidity), in our opinion a high temperature in cultures is not suitable for larvae development because of the winter-reproductive condition of *Steropus globosus*.

Necessarily, the study of the remaining larval stages was continued only under environmental conditions.

The mean duration of the second instar was 34 days and mortality did not reach 40%. For the third larval stadium the data are not significant enough because of the low number of larvae which reached the prepupal stage. Anyway, our data for this period indicate that the mean time for the third instar is nearly 40 days and the survival rate approximately 21%.

On the whole, when the eggs came from concentrated layings, the duration of the immature stages from oviposition until pupation is around 100 days, and although the average survival rate when considering all the developmental phases was over 50%, the total survival rate was nearly 5%.

In conclusion, *Steropus globosus* belongs to the autumn-breeder reproductive type of Thiele (1977), but needs humid and cold conditions for larval development. These conditions happen in the winter in the south-west of the Iberian Penin-

Fig. 2. The developmental cycle of *Steropus globosus* in the research area.

sula, so that the life-cycle of this species is displaced with respect to those of the other autumn-breeder inhabitants in higher latitudes. For this reason, the species could be considered as being a winter-breeder (Paarmann 1973). Our data suggest that its developmental cycle consists of winter larvae that emerge as adults in spring and spend the summer in an aestivation period, which includes gonadal dormancy, at least for females (Fig. 2). Similar adaptations in the reproductive type to winter environmental conditions have been described by Paarmann (1975, 1979) for some species of carabids living in North-Africa.

The results could also suggest two different strategies of "egg-laying" or two types of eggs, depending on the influence of the environmental conditions on oviposition rhythm or the physiological stage of the females. Likewise, it is possible that the sparse eggs are, simply, the unfertilized ones. However, not enough data are available to prove and explain these hypotheses. For that reason, it is our aim to continue researching on the reproductive strategies of *Steropus globosus* in several sites and under different conditions.

REFERENCES

- Antoine M 1957. Coléoptères Carabiques du Maroc (Deuxième Partie). *Mém. Soc. Sci. nat. phys. Maroc* (N.S.) 3 : 179-314.
- Cárdenas AM & Bach C 1988a. Some ecological aspects related to carabid beetles in the Córdoba farm lands (SW, Spain). *Redia*, 2. Publ. 1st. Sper. Zool. Agr. Firenze : 329-343.
- Cárdenas AM & Bach C 1988b. Estudio de la comunidad de carábidos (Col. Carabidae) de la Sierra de

- Hornachuelos (NW de la provincia de Córdoba). *Studia Oecologica* 5 : 335-351.
- Cárdenas AM & Bach C 1989. The effect of some abiotic factors on the distribution and habitat selection by the carabid beetles in Sierra Morena mountains (SW Córdoba, Spain). *Vie et Milieu* 39(2) : 93-103.
- Cárdenas AM & Bach C 1992a. The effect of river damming on the structure of two ripicolous carabid communities in the SW of the Iberian Peninsula. *Environmental Conservation* 19(4) : 357-359.
- Cárdenas AM & Bach C 1992b. Primeros datos sobre la biología de reproducción y desarrollo larvario de *Macrothorax rugosus baeticus* Fabricius 1792, (Col. Carabidae). *Zool. baetica* 3 : 139-146.
- Cárdenas AM, de las Heras AM & Molina MD 1996. The influence of some abiotic factors on the developmental type of *Calathus granatensis* Vuillefroy, 1866 (Coleoptera, Carabidae). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino* 14(2) : 379-387.
- de los Santos A, Montes C & Ramirez-Diaz L 1985. Ciclos de vida de algunas poblaciones de Carábidos (Col. Carabidae) de dos ecosistemas del bajo Guadalquivir (S.O. España) con especial referencia a *Steropus globosus ebenus* Quens, 1806. *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol* 22(1) : 75-95.
- Marvizon-Prenay J & Fernandez Caro J 1981. Clasificación climática de Andalucía. In Enciclopedia de Andalucía. Tomo II. Ed. Anel. S.A. Sevilla.
- Mols PJM, van Dijk TS & Jongema Y 1981. Two laboratory techniques to separate eggs of carabids from a substrate. *Pedobiologia* 21 : 500-501.
- Paarmann W 1973. Bedeutung der Larvenstadien für die Fortpflanzungsrhythmik der Laufkäfer *Brosicus laevigatus* Dej. und *Orthomus atlanticus* Fairm. (Col., Carab.) aus Nordafrika. *Oecologia* (Berl.) 13 : 81-92.
- Paarmann W 1975. Freilanduntersuchungen in Morokko (Nordafrika) zur Jahresrhythmik von Carabiden (Col. Carabidae) und zum Mikroklima im Lebensraum der Käfer. *Zool. Jb. Syst.* 102 : 72-88.
- Paarmann W 1979. Ideas about the evolution of the various annual reproduction rhythms behaviour in Carabid beetles (eds. J.P. den Boer, H.U. Thiele and F. Weber). *Miscellaneous Papers* 18 : 119-132 Agric. Univ. Wageningen.
- Thiele HU 1977. Carabid beetles in their environments. Springer-Verlag Ed. Berlin.
- van Dijk TS 1973. The age composition of populations of *Calathus melanocephalus* L. analysed by studying marked individuals kept within fenced sites. *Oecologia* (Berl) 12 : 213-240.
- Zaballos JP & Jeanne C 1994. Nuevo catálogo de los carabidos (Coleoptera) de la Península Ibérica. Monografías S.E.A., 1. Soc. Entom. aragonesa Ed.

Reçu le 20 avril 1995 ; received April 20, 1995
 Accepté le 6 juin 1995 ; accepted June 6, 1995

DISTRIBUTION DES PEUPELEMENTS DE FORAMINIFÈRES ACTUELS DANS UNE LAGUNE MÉDITERRANÉENNE : L'ÉTANG DU PRÉVOST

Distribution of present Foraminifera in a Mediterranean ecosystem : Prevost Laguna

A. FAVRY¹, O. GUELORGET², J.P. DEBENAY³, J.P. PERTHUISOT⁴

¹ E.P.H.E. Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, UMR 5556, UM II, place E.-Bataillon, 34095 Montpellier, France

² Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, UMR 5556, UM II, place E.-Bataillon, 34095 Montpellier, France

³ Laboratoire de Géologie, Faculté des sciences, Université d'Angers, 2, boulevard Lavoisier, 49045 Angers, France

⁴ Laboratoire de Biogéologie, Université de Nantes, 2, rue de la Houssinière, 44072 Nantes, France

FORAMINIFÈRES ACTUELS
ECOSYSTÈME PARALIQUE
CONFINEMENT
MÉDITERRANÉE

RÉSUMÉ. – La présente étude vise à déterminer l'organisation des peuplements de Foraminifères dans un écosystème paralique méditerranéen de type lagunaire, l'étang du Prévost, et à mettre en évidence leur distribution en fonction des zones de confinement. La répartition des peuplements est étudiée grâce à différentes méthodes d'analyse des peuplements (richesse spécifique, densité, indice de diversité de Fisher, analyse factorielle des correspondances). La distribution des espèces caractéristiques est analysée à partir de la répartition des effectifs et des abondances relatives. On constate, comme dans tous les écosystèmes paraliques étudiés jusqu'à présent, une diminution de la richesse spécifique, des zones sous influence des eaux d'origine marine vers les confins lagunaires. Cependant, la répartition de la densité ne s'établit pas selon ce même gradient. Les fortes densités relevées dans les zones plus confinées peuvent être mises en relation avec la prolifération d'algues chlorophycées qui caractérise ce bassin. Les peuplements de Foraminifères sont peu diversifiés et caractérisent parfaitement ce milieu lagunaire qui se situe essentiellement en zone IV-V de confinement.

PRESENT FORAMINIFERA
PARALIC ECOSYSTEM
CONFINEMENT
MEDITERRANEAN

ABSTRACT. – The present study aims to determine the organization of Foraminifera in a Mediterranean paralic ecosystem, the Prévost lagoon, and to put in obviousness their distribution in function of the confinement zones. The distribution of Foraminifera is studied thanks to different methods of population study (specific richness, density, Fisher diversity index, correspondence analysis). The distribution of characteristic species is analyzed from the distribution of absolute and relative abundance. We observe, like in all paralic ecosystems studied up to now, a decrease of specific richness, from the areas under marine influence to the marginal lagoonal reaches. However, the density distribution is not established according to this same gradient. The strong densities noticed in more confined zones should be related to the chlorophyceae alga proliferation that characterizes this lagoon. Populations of Foraminifera are weakly diversified and characterize perfectly this ecosystem that is situated essentially in zone IV-V of confinement.

INTRODUCTION

L'étang du Prévost est une lagune *sensu stricto* qui constitue un modèle très représentatif des systèmes lagunaires méditerranéens (Fig. 1). De superficie restreinte (300 ha) et de faible profondeur (0,75 m en moyenne) il offre une structure géomorphologique simple qui facilite l'approche scientifique de son organisation et de son fonc-

tionnement. Cet étang a été largement étudié depuis 1972 et a fait l'objet de nombreuses recherches, notamment sur les sédiments et les peuplements benthiques.

Les études de la macrofaune invertébrée de substrat meuble montrent que les peuplements présentent une organisation zonale qui s'établit à partir de la communication avec la mer vers les confins du bassin. Ces caractéristiques biogéologiques, comparées ensuite à d'autres bassins lit-

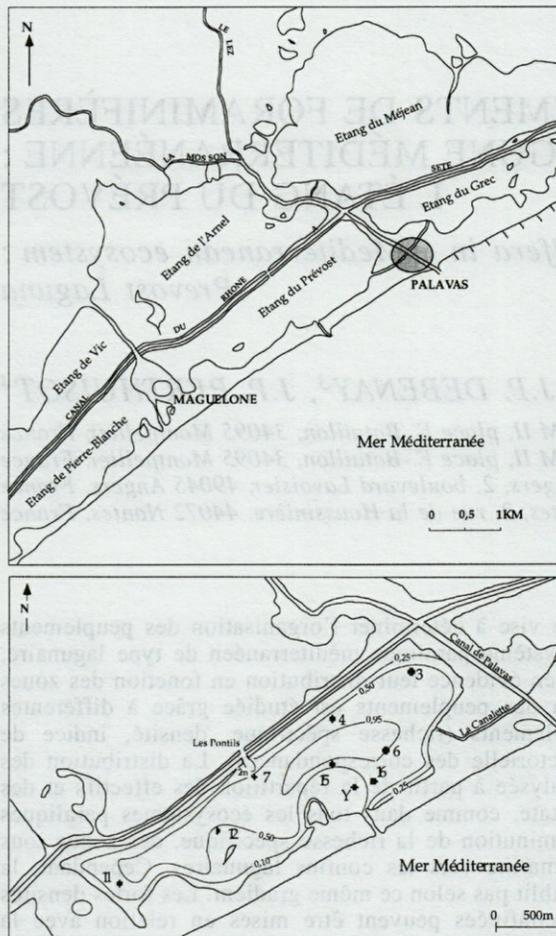


Fig. 1. – En haut, situation géographique de l'étang du Prévoist. En bas, Situation des stations d'étude et isobathes (en m) dans l'étang du Prévoist.

Above, geographical location of Prevast lagoon. Below, localisation of study stations and bathymetry (in meters) in the Prevast lagoon.

toraux de Méditerranée, sont à l'origine de la notion de confinement (Guelorget et Perthuisot 1983) comme facteur directeur de l'organisation des systèmes appartenant au « domaine » paralique (Perthuisot 1975). D'autres compartiments comme la méiofaune montre également la présence d'une zonation biologique qui se calque étroitement sur celle de la macrofaune (Guelorget *et al.* 1994). Il devient alors intéressant de voir comment s'organisent et se structurent les peuplements de Foraminifères dans ce type d'environnement. Ce type de recherche apparaît en effet utile dans la mesure où les Foraminifères sont faciles d'accès, relativement bien connus d'un point de vue systématique et abondants dans tous les biotopes. Il est donc intéressant de voir dans quelle mesure ils peuvent servir d'outils pour la diagnose écologique en domaine paralique.

Cette étude s'inscrit dans le cadre de recherches plus globales sur les peuplements de Forami-

nières actuels dans les divers types d'écosystèmes paraliques méditerranéens; elle fait suite à une première étude concernant le golfe de Kalloni (Favry *et al.* 1997), bassin paralique de type « bahira » au sens de Perthuisot et Guelorget (1992), fortement influencé par la mer.

Ces recherches visent *in fine* à définir l'organisation générale des Foraminifères en milieu paralique et si possible à affiner la zonation actuelle notamment dans les régions paraliques où la macrofaune benthique n'est plus représentée.

ÉCHANTILLONNAGE ET MÉTHODE D'ÉTUDE

Les échantillons de sédiment ont été récoltés au cours des campagnes effectuées en mai 1993 et février 1994. Les stations de prélèvements couvrent l'ensemble du bassin (Fig. 1). Les échantillons ont été récoltés à l'aide d'une benne Eckman. Seule, la partie superficielle du sédiment correspondant approximativement aux deux premiers centimètres est conservée et fixée à l'alcool sur le terrain. Au laboratoire 50 cm³ de ces échantillons de sédiment sont lavés sur un tamis de 50 µm puis séchés à l'étuve.

Les Foraminifères sont isolés par flottation sur du tétrachlorure de carbone. Après l'évaluation du nombre total des tests, un comptage par espèce est réalisé sur 100 à 300 individus, en fonction de la richesse spécifique de l'échantillon. Un comptage du nombre total d'espèces par échantillon vient compléter cette analyse. L'utilisation du même volume initial de sédiment (50 cm³) permet une comparaison quantitative des échantillons.

Les observations et dénombrements sont faits sur les peuplements totaux, au sens de Murray (1973), c'est-à-dire biocénoses et thanatocénoses confondues. L'échantillonnage concerne la partie la plus superficielle du sédiment, mais sur une épaisseur d'environ 2 cm. Une telle épaisseur correspond à un laps de temps inconnu, de quelques dizaines à quelques centaines d'années, et par ailleurs sans doute variable d'un point à l'autre du bassin. Il est donc hautement vraisemblable que chaque échantillon comprend, en plus des individus des communautés actuelles vivantes, des test allochtones provenant d'un transport *post mortem* mais aussi des individus (fossiles) ayant vécu dans des conditions antérieures, différentes des actuelles.

Ces considérations sont d'une importance fondamentale dans l'interprétation des résultats.

1. Les stations présentant une très faible population totale doivent être considérées comme peu significatives et, sauf cas particulier, pratiquement dépourvues de Foraminifères.

2. Les cartes de répartition et les traitements mathématiques ne peuvent fournir que des images globales, qui décrivent un corps spatio-temporel défini par l'échantillonnage, très imparfaitement connu. Elles seront donc plus ou moins éloignées de la réalité actuelle de l'organisation des peuplements de Foraminifères. On verra néanmoins que cette méthodologie fruste est riche d'enseignements.

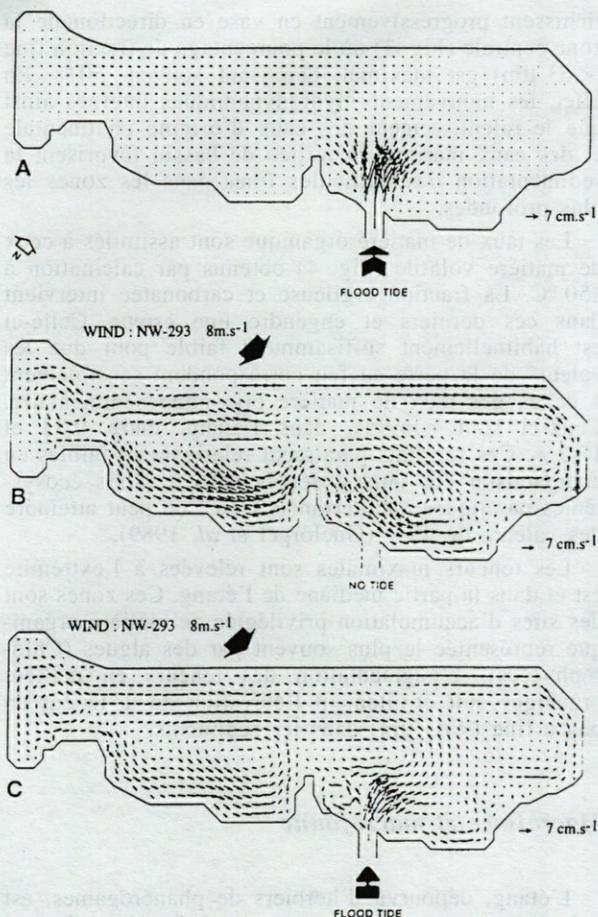


Fig. 2. – Hydrodynamique de l'étang du Prévost réalisée par modélisation numérique bidimensionnelle (Millet et Guelorget 1994), A : par marée montante; B : par vent dominant nord-ouest; C : par vent dominant nord-ouest et marée montante.

Water motions in Prevost laguna realized by numerical modelization (Millet and Guelorget 1994), A : by flood tide, B : by north-west dominant wind, C : by north-west dominant wind and flood tide.

LE SITE

L'étang du Prévost (Fig. 1), situé sur les côtes françaises de Méditerranée s'insère dans des terrains sédimentaires quaternaires. Cet étang, de forme allongée, orienté parallèlement à la côte et d'une superficie de 380 ha environ, est une lagune dite «de première ligne» car elle se situe au sud du canal du Rhône à Sète qui divise les étangs languedociens en deux séries (Fig. 1). Sa profondeur est faible et comprise entre 0,30 m au voisinage des berges et 1 m dans la partie centrale du bassin (Fig. 2) (Guelorget et Michel 1976; 1977).

Au sud, l'étang du Prévost est séparé de la mer par un cordon littoral, large de 100 à 200 m, entaillé dans sa partie médiane par une passe endiguée permettant le libre jeu de la marée. Au nord, le canal du Rhône à Sète le sépare de l'étang de l'Arnel avec lequel il communique par des ouvertures pratiquées dans les

digues du canal au niveau des Pontils. C'est par ce passage que s'effectue l'essentiel des apports continentaux.

A l'ouest, l'étang est bordé par l'ancienne île de Maguelonne, aujourd'hui reliée au cordon littoral.

Le climat est de type méditerranéen avec des étés chauds et secs et des hivers relativement tempérés. La moyenne des maxima s'inscrit à 28,3 °C, celle des minima à 2 °C. Les précipitations ont lieu principalement en automne et en hiver; elles sont souvent intenses et de courte durée. La pluviométrie moyenne est de l'ordre de 760 mm.an⁻¹. Les vents dominants sont de secteur nord-est et nord-ouest (Mistral et Tramontane). Ces vents peuvent atteindre 20,4 m.s⁻¹ et souffler en rafales à des vitesses dépassant 30 m.s⁻¹.

Caractéristiques hydrologiques et hydrodynamiques

Comme dans la plupart des milieux lagunaires peu profonds, les températures de l'eau de l'étang présentent une variation saisonnière en rapport étroit avec celle des températures atmosphériques. La température moyenne des eaux est de 6 °C en période froide (de novembre à mars), et de 20 °C en période chaude (d'avril à octobre). Les températures maximales s'observent durant les mois de juillet et août et peuvent atteindre 25 °C.

Comme dans tous les systèmes paraliques, l'amplitude des variations de salinité au cours du cycle annuel est variable selon les zones de l'étang. Dans la zone de la passe et le secteur est du bassin, la salinité moyenne varie de 27 ‰ en hiver à 38 ‰ en été. L'intensité des variations halines est plus accentuée dans le secteur ouest de l'étang où la salinité varie de 18 ‰ en hiver à 40 ‰ en période estivale. Ceci s'explique par une plus faible influence des apports marins, c'est-à-dire un confinement plus élevé, dans cette partie de l'étang.

Les échanges avec l'extérieur et la circulation des eaux au sein de la lagune dépendent du jeu de la marée, des vents et des précipitations. Toutefois, l'hydrodynamique résulte principalement de l'action conjuguée des vents et de la marée. Celle-ci, pourtant faible en Méditerranée, joue cependant un rôle majeur, conjointement avec la dérive péri-littorale, dans le renouvellement des milieux laminaires. La dynamique des eaux de l'étang du Prévost a été mise en évidence dès 1970 par des études de télédétection infrarouge (Armangau et Avias 1971; Hensel 1973) et par une modélisation numérique bidimensionnelle (Fig. 2) réalisée en 1990 (Millet et Guelorget 1994). Ces 2 approches ont permis de montrer que :

— lors du flux, les eaux progressent rapidement à partir de la passe dans la partie orientale du bassin avec un large mouvement tournant qui les dirige vers la communication avec les lagunes de «seconde ligne» (passage des Pontils). Le bassin ouest reste relativement isolé des principales circulations et offre une hydrodynamique générale beaucoup plus faible.

— lors du reflux, les eaux s'écoulent vers la mer en suivant globalement le même trajet, privilégiant encore la circulation dans le bassin oriental.

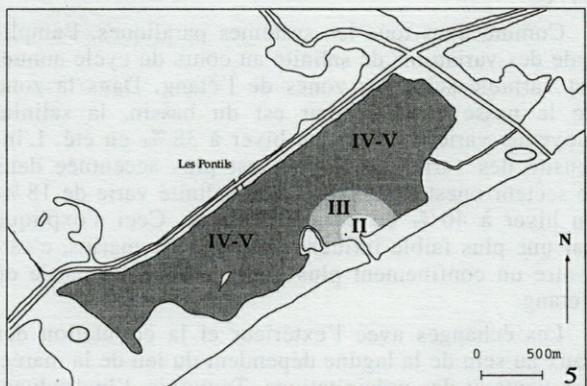
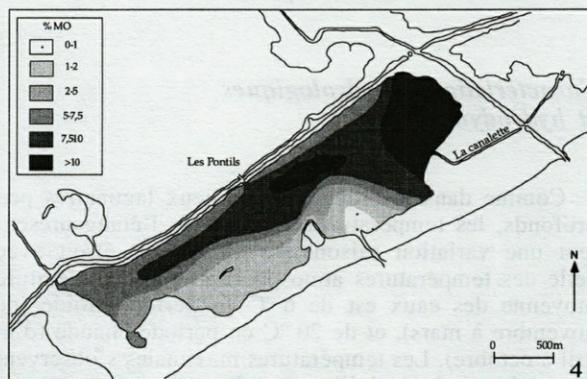
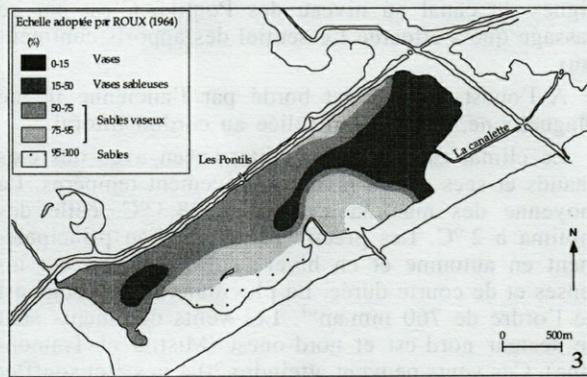


Fig. 3 à 5. – 3, Carte sédimentologique de l'étang du Prévost; 4, Répartition de la matière organique (%) dans les sédiments de l'étang du Prévost; 5, Représentation schématique des zones de confinement dans l'étang du Prévost définies par Guelorget et Perthuisot (1983) à partir de la macrofaune benthique.

3, Map of granulometric distribution of the sediment in Prévost lagoon; 4, Distribution of the organic matter (%) in the sediments; 5, Schematic map of the confinement zones (after Guelorget and Perthuisot 1983) from the benthic macrofauna.

Les sédiments

Au débouché de la passe dans l'étang et le long du cordon littoral, les sédiments sont constitués majoritairement d'un sable composé d'une phase minérale d'origine marine et d'une phase biodétritique d'origine lagunaire (Guelorget et Michel, 1977). Les sables s'en-

richissent progressivement en vase en direction de la zone centrale (Fig. 3) où le pourcentage de fraction fine ($< 63 \mu\text{m}$) est maximal, dépassant souvent 50%. En effet, les mouvements hydrodynamiques internes ainsi que le ralentissement des eaux d'origine continentale et des eaux marines en milieu de bassin favorisent la sédimentation des particules fines dans les zones les plus profondes.

Les taux de matière organique sont assimilés à ceux de matière volatile (Fig. 4) obtenus par calcination à 450°C . La fraction argileuse et carbonatée intervient dans ces derniers et engendre une erreur. Celle-ci est habituellement suffisamment faible pour que les valeurs de la perte au feu correspondent sensiblement à celles des taux de matière organique sédimentaire. Ceux-ci sont compris, dans l'étang, entre 0,83 et 13,3%. Ces résultats paraissent relativement faibles en comparaison des taux observés dans d'autres écosystèmes paraliés méditerranéens où l'on peut atteindre des valeurs de 45% (Guelorget *et al.* 1989).

Les teneurs maximales sont relevées à l'extrémité est et dans la partie médiane de l'étang. Ces zones sont des sites d'accumulation privilégiée de matière organique représentée le plus souvent par des algues (Chlorophycées). L'augmentation des teneurs en matière organique suit étroitement l'élévation de la teneur en phase fine ($< 63 \mu\text{m}$) dans les sédiments.

Macroflore et macrofaune

L'étang, dépourvu d'herbiers de phanérogames, est colonisé par des peuplements macrophytiques (Rioual 1976) qui se composent essentiellement de groupements algaires à Chlorophycées (Ulves et Entéromorphes) caractéristiques des environnements lagunaires confinés. Cette biomasse algale peut être importante. La production des macrophytes est saisonnière, limitée à la période estivale, et concerne toutes les zones de la lagune. Elle est comprise entre 2 500 et 7 200 t/an. Les algues sont assez uniformément réparties sur l'ensemble du bassin et constituent par ailleurs des masses flottantes qui circulent dans le bassin et éventuellement s'accumulent sur les bordures au vent.

Certaines espèces de Foraminifères sont intimement liées à cette flore algale et vivent fixées sur les thalles. Ces populations n'ont pas été étudiées mais elles sont susceptibles de constituer une part non négligeable des thanatocénoses. Nous estimons, sans en avoir la certitude, que cet apport est plus ou moins uniformément réparti et qu'il ne perturbe pas sensiblement la composition des peuplements de Foraminifères qui vivent naturellement dans ou sur le sédiment mais c'est un paramètre environnemental à ne pas oublier dans l'interprétation des résultats.

La macrofaune benthique de l'étang du Prévost a été largement étudiée tant en ce qui concerne sa répartition qualitative et quantitative (Amanieu *et al.* 1977a, 1977b, 1980; Guelorget et Michel 1977) que la dynamique des principales espèces (Guelorget *et al.* 1980). Ainsi, la richesse spécifique diminue régulièrement de la passe (52 espèces) vers les marges de l'étang (17 à 21 espèces). Au voisinage de l'embouchure les espèces sont caractéristiques des peuplements de sables fins rencontrés dans le milieu marin adjacent. Ces peuple-

ments sont dominés quantitativement par les Pélécy-podes notamment les Vénéridés (*Ruditapes decussatus* et *R. aureus*). Dans les zones lagunaires périphériques les Pélécy-podes ne sont plus représentés que par 2 espèces strictement paraliques (Guelorget et Perthuisot 1983), *Cerastoderma glaucum* et *Abra ovata*. De plus, les peuplements sont largement dominés par un petit nombre d'espèces toutes détritatives, indicatrices d'engraissement organique, tel que le Crustacé *Corophium insidiosum* ou les Polychètes *Capitella capitata* et *Scololepis fuliginosa*.

Ainsi, en terme de degré de confinement, l'étang du Prévoist est largement dominé par une zone IV-V (Guelorget et Perthuisot, 1983, 1992), les zones II et III se limitant au voisinage de la passe (Fig. 5).

RÉSULTATS

Quarante espèces de Foraminifères ont été recensées en mai 1993 et 47 en février 1994 sur l'ensemble de l'étang du Prévoist. Seulement 27 de ces espèces sont présentes à la fois dans le recensement de mai 1993 et de février 1994. Certaines espèces présentes en mai n'ont pas été recensées en février, c'est le cas pour *Acervulina inharens*, *Discorbis mirus*, *Elphidium advenum*, *E. alvarezianum*, *Polymorphina* sp., *Rosalina globularis*, *Spirillina* sp., *Massilina secans*, *Miliolinella subrotunda* et certaines *Quinqueloculina* telles que *Q. anectens*, *Q. berthelotiana*, *Q. aff. curta* et *Q. laevigata*. A contrario on observe en février la présence d'espèces absentes du recensement de mai et notamment les genres *Bulimina*, *Cribonion*, *Pseudotriloculina*, *Siphonaperta* ainsi que certaines *Quinqueloculina* telles que *Q. auberiana*, *Q. boschiana*, *Q. lata* et *Q. poeyana*.

Richesse spécifique et densité

En ce qui concerne l'échantillonnage de mai 1993, les richesses spécifiques les plus élevées (Fig. 6) se situent au voisinage de la passe (stations Y, 15 et 16) avec 23 espèces en moyenne. Le nombre d'espèces diminue rapidement en direction des zones centrales. Le minimum s'observe à la station 7, sous influence directe des apports continentaux, où 4 espèces seulement sont recensées.

La densité (Fig. 7) est de l'ordre de 1 000 individus pour 50 cm³ de sédiment dans les sables situés au débouché immédiat de la passe. Elle diminue dans la zone sablo-vaseuse adjacente (stations 15 et 16) avec 450 individus, pour augmenter dans le reste du bassin où les densités sont comprises entre 2 000 et 12 000 individus. Les plus fortes abondances sont relevées dans la partie ouest de l'étang (station 11) avec 20 000 individus environ. La station 7, la plus continentale, offre

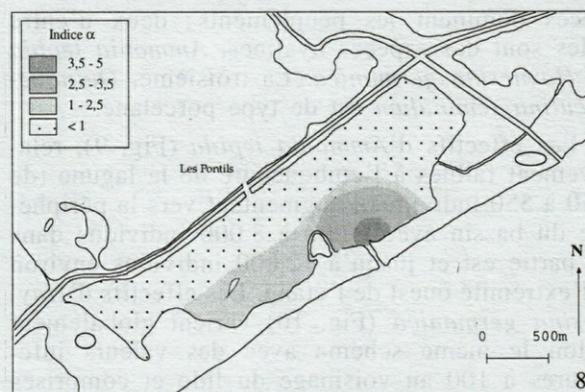
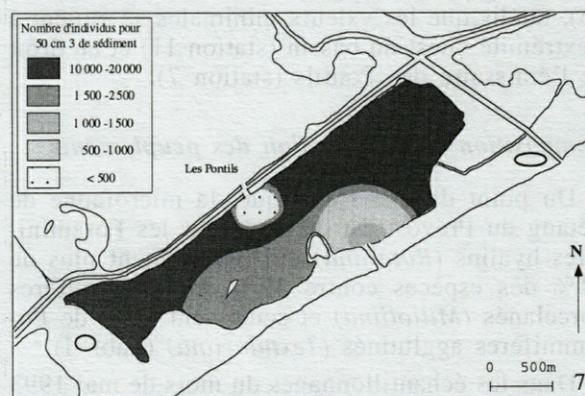
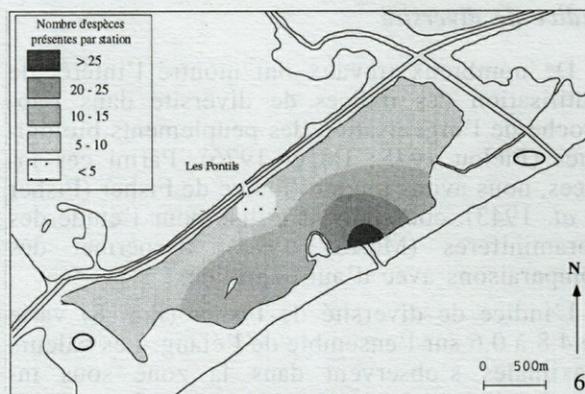


Fig. 6 à 8. – Répartition de la richesse spécifique (6) et de la densité (7) des Foraminifères en mai 1993, et de l'indice de diversité de Fisher (α) (8) dans l'étang du Prévoist.

6, Distribution of Foraminifera specific richness in Prevoist lagoon in May 1993; 7, Distribution of Foraminifera abundance in Prevoist lagoon in May 1993; 8, Distribution of Foraminifera Fisher diversity index (α) in Prevoist lagoon.

les densités les plus faibles, inférieures à 400 individus.

En février, le schéma d'organisation quantitative reste globalement le même, toutefois les richesses spécifiques et les densités présentent des valeurs sensiblement plus élevées sur l'ensemble de la lagune.

Indice de diversité

De nombreux travaux ont montré l'intérêt de l'utilisation des indices de diversité dans l'approche de l'organisation des peuplements biologiques (Pielou 1975; Daget 1976). Parmi ces indices, nous avons retenu l'indice de Fisher (Fisher *et al.* 1943), couramment utilisé pour l'étude des Foraminifères (Murray 1973), il permet des comparaisons avec d'autres milieux.

L'indice de diversité de Fisher (Fig. 8) varie de 4,8 à 0,6 sur l'ensemble de l'étang. Les valeurs maximales s'observent dans la zone sous influence directe des eaux marines (stations Y, 15, 16), tandis que les valeurs minimales se situent à l'extrémité ouest du bassin (station 11) et au droit de l'émissaire des Pontils (station 7).

Composition et organisation des peuplements

Du point de vue spécifique, la microfaune de l'étang du Prévost est dominée par les Foraminifères hyalins (*Rotaliina*) qui représentent plus de 52% des espèces contre 37% de Foraminifères porcelanés (*Milioliina*) et seulement 10% de Foraminifères agglutinés (*Textulariina*) (Tabl. I).

Dans les échantillonnages du mois de mai 1993 comme ceux du mois de février 1994, trois espèces dominent les peuplements; deux d'entre elles sont des espèces hyalines, *Ammonia tepida* et *Haynesina germanica*. La troisième, *Quinqueloculina seminulum* est de type porcelané.

Les effectifs d'*Ammonia tepida* (Fig. 9), relativement faibles à l'embouchure de la lagune (de 250 à 550 individus), augmentent vers la périphérie du bassin avec 6 000 à 8 000 individus dans la partie est et jusqu'à 12 000 individus environ à l'extrémité ouest de l'étang. Les effectifs d'*Haynesina germanica* (Fig. 10) varient globalement selon le même schéma avec des valeurs inférieures à 100 au voisinage du lido et comprises entre 2 500 et plus de 5 000 individus aux extrémités est et ouest du bassin. La répartition des effectifs de *Q. seminula* (Fig. 11) s'organise de la même façon. Ainsi, moins de 20 individus ont été recensés à proximité de la communication avec la mer mais les effectifs augmentent vers les marges de l'étang en particulier dans la partie est du bassin (de 2 500 à 3 000 individus environ). Pour ces espèces les effectifs diminuent de façon significative dans la zone sous influence directe des apports continentaux (station 7), sauf pour *Haynesina germanica* dont les effectifs se maintiennent.

Les taux de corrélation des effectifs de chacune de ces espèces ont été calculés avec le pourcentage de la fraction fine d'une part, et avec le taux de matière organique contenue dans les sédiments d'autre part. Les effectifs de ces 3 espèces présentent un taux de corrélation supérieur à 60%

avec la fraction fine. Par contre, seul *Q. seminula* offre une assez bonne corrélation (63%) avec la teneur en matière organique des sédiments, tandis qu'*Ammonia tepida* et *Haynesina germanica* présentent respectivement des taux de corrélation de 39% et de 37%.

Au sein des peuplements, *Ammonia tepida* domine largement sur l'ensemble de l'étang (Fig. 12). Elle représente en effet plus de 50% des peuplements hormis à la station 7 où l'espèce *H. germanica* domine ponctuellement représentant alors 67% du peuplement (Fig. 13). *Q. seminula* et *Haynesina germanica* constituent en moyenne 11 et 19% des peuplements. L'abondance relative de *Q. seminula* est maximale dans la partie orientale de l'étang où elle constitue 28% des peuplements (Fig. 14). Ces trois espèces constituent la presque totalité des peuplements des stations lagunaires les plus continentales (stations 3, 4, 6, 7 et 11).

Dans les zones situées en bordure du lido et notamment au voisinage de la passe, la microfaune est plus diversifiée avec la présence d'un certain nombre d'espèces relativement bien représentées. Parmi les plus significatives on citera *Elphidium cf. gunteri* (station 12), *E. aculeatum* et *Rosalina bradyi* (station 16) ainsi que *Triloculina trigonula* et *Quinqueloculina spp.* (station Y).

Dans les échantillonnages de février 1994, on observe le même type de distribution. La seule différence notable est la dominance d'*Ammonia tepida* sur la totalité du bassin, y compris à la station 7.

Une analyse factorielle des correspondances est effectuée à partir de l'ensemble des données de mai 1993 (Fig. 14). Si l'on prend comme données de base les abondances relatives de chaque espèce en chaque station, l'AFC discerne 3 assemblages.

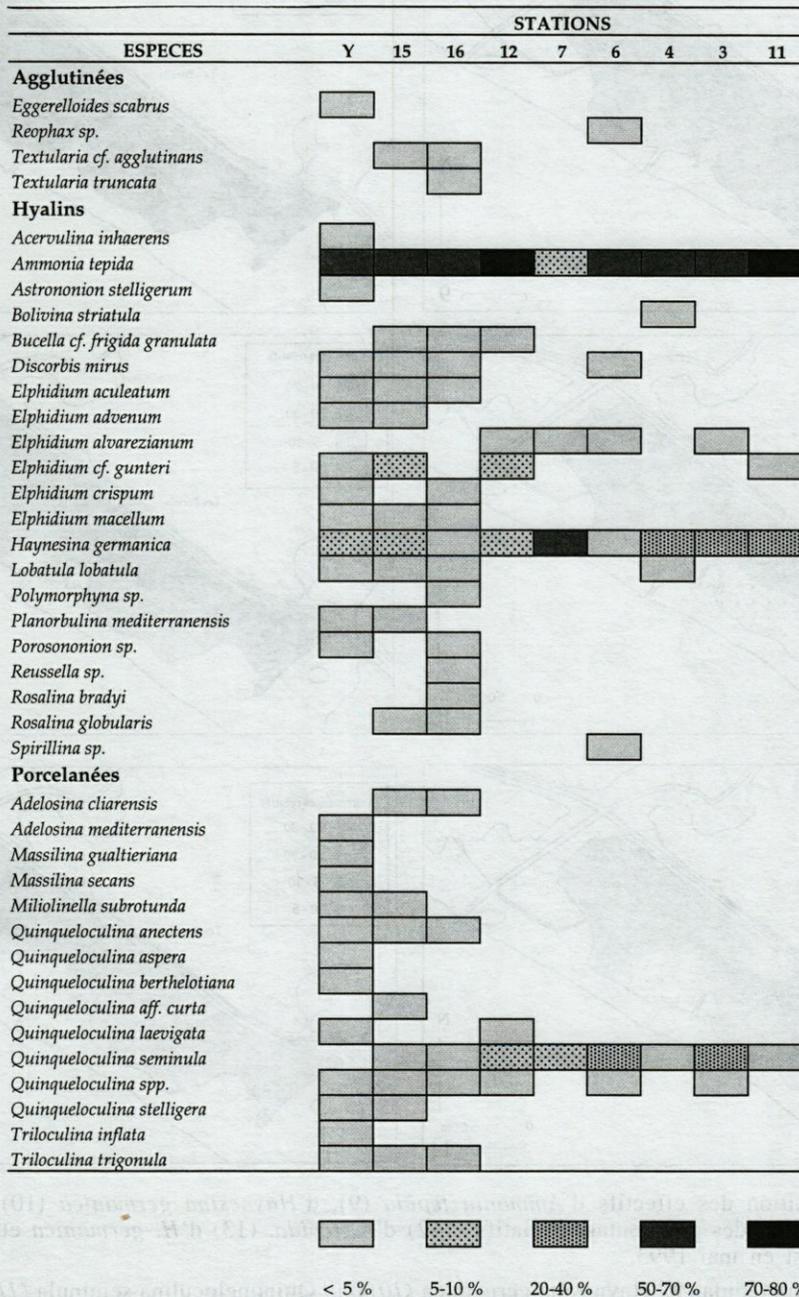
Le premier assemblage (1) regroupe les échantillons prélevés au débouché même de la passe (stations Y, 15 et 16) qui correspondent aux zones II et III de confinement. Cet assemblage comprend de nombreuses espèces caractérisées par des poids très faibles dans l'analyse factorielle des correspondances. Les principales espèces de cet assemblage sont *Ammonia tepida*, *Elphidium cf. gunteri*, *Quinqueloculina spp.*, *Triloculina trigonula* et *Lobatula lobatula*.

Le 2^e assemblage (2) représente l'ensemble des stations centrales de la lagune, et correspond à la zone IV-V de confinement. Il est largement dominé par *A. tepida* à laquelle s'associent *Q. seminulum* et *Elphidium alvarezianum*.

Le 3^e assemblage (3) correspond à la station 7 où domine *H. germanica*.

De plus, il est intéressant de remarquer la position particulière d'*A. tepida* qui se trouve au centre de gravité des axes de l'AFC, position tout à fait révélatrice du caractère ubiquiste de cette espèce.

Tabl. I. – Distribution des espèces de Foraminifères récoltées dans l'étang du Prévost au mois de mai 1993.
Distribution of Foraminifera collected in Prevost laguna in may 1993.



DISCUSSION

Comparativement à d'autres systèmes paraliques méditerranéens, le nombre d'espèces relevé dans l'étang du Prévost (40 à 47 espèces) est relativement faible. En effet, 69 espèces de Foraminifères ont été recensées dans l'étang de Thau (Kurc 1961), 92 espèces dans le golfe de Kalloni, en mer Egée (Favry *et al.* 1997), et 123 dans la lagune de Nador, au Maroc (Favry 1997). Par contre seulement 27 espèces ont été dénombrées

dans les marais salants de Salin-de-Giraud (Zaninetti 1982).

Thau, Kalloni et Nador sont des systèmes très ouverts sur la mer où le degré de confinement, selon la terminologie de Guelorget et Perthuisot (1983), est faible, essentiellement de zone II et III et ne dépasse pas la zone IV (sauf de manière marginale et anecdotique). En revanche, les Salins-de-Giraud se situent, d'après leurs peuplements biologiques (Perthuisot 1983), en zone IV et largement au-delà.

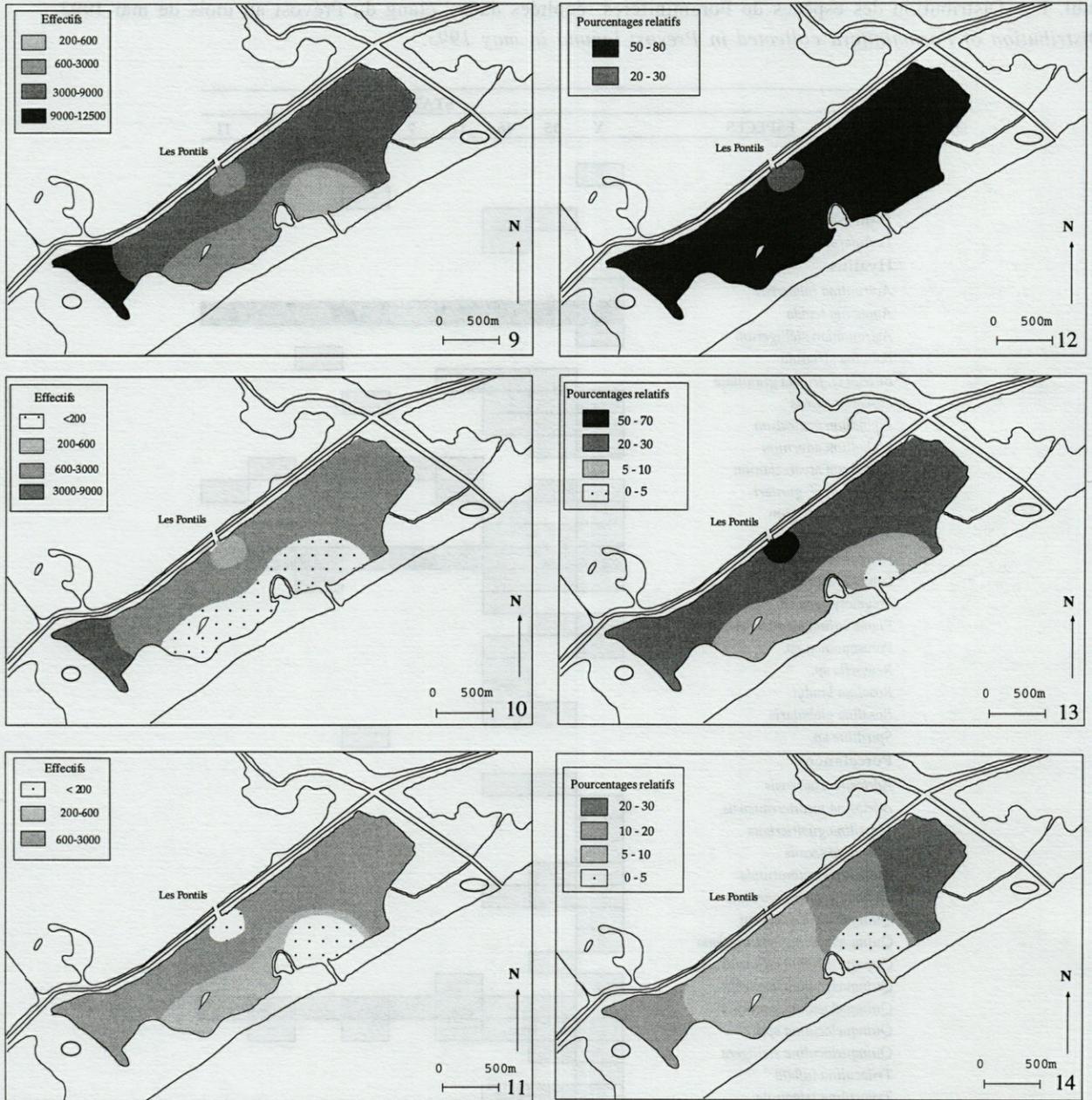


Fig. 9 à 14. – Répartition des effectifs d'*Ammonia tepida* (9), d'*Haynesina germanica* (10), de *Quinqueloculina seminula* (11), Répartition des pourcentages relatifs : (12) d'*A. tepida*, (13) d'*H. germanica* et de (14) *Q. Seminula* dans l'étang du Prévost en mai 1993.

Distribution of Ammonia tepida (9), *Haynesina germanica* (10) and *Quinqueloculina seminula* (11) absolute abundance (number of individuals) in Prévost lagoon in May 1993. Distribution of *A. tepida* (12), *H. germanica* (13) and *Q. seminula* (14) relative abundance (%) in Prévost lagoon in May 1993.

L'étang du Prévost s'intercale entre les Salins-de-Giraud et le golfe de Kalloni à la fois pour la diversité spécifique des Foraminifères et pour le degré de confinement puisqu'il se situe principalement en zone III et IV. Ainsi, si l'on tient compte du seul paramètre de la diversité, il apparaît que la richesse spécifique offre de grandes variations

suitant les écosystèmes paraliques et tendrait à diminuer significativement en fonction du degré de confinement global du milieu considéré dans son ensemble. Mais il n'est pas possible de généraliser cette hypothèse à l'ensemble des systèmes paraliques péri-méditerranéens sur un nombre aussi restreint de bassins.

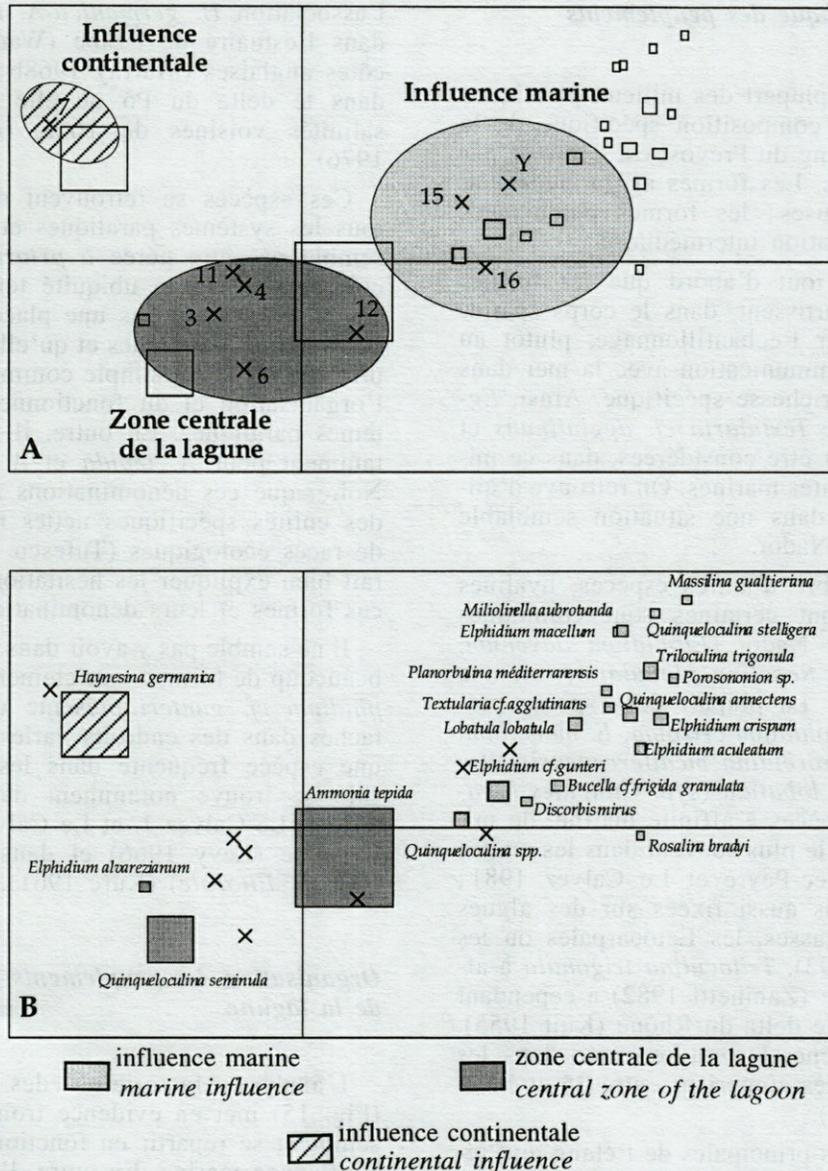


Fig. 15. – Analyse factorielle des correspondances (mai 1993) A : stations ; B : espèces.
Correspondence analysis (May 1993) A : stations ; B : species.

Structure quantitative des peuplements

La richesse spécifique s'organise de façon zonale de la passe vers les marges de l'étang et on constate une diminution de la richesse spécifique en parallèle avec la croissance du confinement. La richesse spécifique est minimale au débouché des apports continentaux au droit des Pontils.

A partir de la passe, la densité décroît d'abord puis croît dans les zones centrales et périphériques de la lagune. Enfin, la densité décroît à nouveau brutalement au droit de l'émissaire des Pontils où le confinement atteint le niveau le plus élevé de la lagune, en relation avec la pression continen-

tales. Cette distribution est anormale car, dans les exemples que nous avons étudiés, habituellement la densité décroît de façon univoque avec le confinement. Il est possible que cette caractéristique de l'étang du Prévost soit liée au recrutement de populations épibiontes des macrophytes, qui sédimentent dans les parties les plus profondes du bassin et à sa périphérie.

L'indice de diversité (compris entre 0,6 et 4,8) est relativement faible. Il correspond à ceux qui caractérisent les lagunes hyper- ou hypo-halines où l'indice de diversité de Fisher varie de valeurs inférieures à 1 jusqu'à 6,5. L'indice est plus élevé, de 4,5 à 11, dans les lagunes à caractère marin (Murray 1968a).

Composition spécifique des peuplements

Comme dans la plupart des milieux paraliques méditerranéens, la composition spécifique de la microfaune de l'étang du Prévost est dominée par les formes hyalines. Les formes agglutinées sont les moins nombreuses; les formes porcelanées présentent une situation intermédiaire.

On remarquera tout d'abord que les formes agglutinées se répartissent, dans le corps spatio-temporel défini par l'échantillonnage, plutôt au voisinage de la communication avec la mer dans une zone de forte richesse spécifique. Ainsi, *Eggereloides scabrus*, *Textularia cf. agglutinans* et *T. truncata* peuvent être considérées, dans ce milieu, comme à affinités marines. On retrouve d'ailleurs ces espèces dans une situation semblable dans la lagune de Nador.

Un certain nombre d'autres espèces, hyalines et porcelanées, dont certaines sont communes avec la lagune de Nador (*Elphidium advenum*, *Lobatula lobatula*, *Rosalina globularis*) ont une répartition voisine. La plupart des espèces présentes, telles qu'*Elphidium crispum*, *E. macellum*, *E. aculeatum*, *Planorbulina mediterraneensis*, *Rosalina bradyi* et *L. lobatula* (syn. *Cibicides lobatulus*), sont des espèces à affinité marine, de milieu littoral, vivant le plus souvent dans les matras de Posidonie (Venec-Peyre et Le Calvez 1981; Langer 1988), mais aussi fixées sur des algues telles que les Sargasses, les Ectocarpales ou les Padina (Langer 1993). *Triloculina trigonula* à affinité plutôt marine (Zaninetti 1982) a cependant été recensée dans le delta du Rhône (Kuit 1955). *E. advenum* est généralement recensée dans les zones plus profondes comprises entre 35 et 50 m (Venec-Peyre 1984).

Les trois espèces principales de l'étang du Prévost (*Ammonia tepida*, *Haynesina germanica* et *Q. seminula*) sont bien connues dans les milieux paraliques méditerranéens, elles ont été notamment recensées dans l'étang de l'Or (Levy 1970) où elles sont abondantes, sur les côtes ouest de Grèce (Scott *et al.* 1979), dans la lagune de Venise (Albani 1991) ou encore dans la Bahiret el Biban (Medhioub *et al.* 1981). Les espèces *A. tepida* et *Haynesina germanica* sont aussi bien représentées dans le golfe de Kalloni (Grèce) (Favry *et al.* 1997), dans l'étang de Thau (Kurc 1961) et abondent dans les marais salants de Salin-de-Giraud (Zaninetti 1982).

La répartition en dominance spécifique montre d'une part la monotonie de cet étang dominé par *A. tepida* jusque dans la zone de la passe, et d'autre part, la pression continentale qui s'exerce au niveau de l'émissaire des Pontils, mis en évidence ici par la prédominance d'*H. germanica*. En effet, cette espèce est souvent présente dans les milieux dessalés (Murray 1991). On retrouve

l'association *H. germanica*-*A. tepida* notamment dans l'estuaire de l'Elbe (Wang 1983), sur les côtes anglaises (Murray 1968b; Brasier 1981) et dans le delta du Pô où elle prédomine à des salinités voisines de 16‰ (D'Onofrio *et al.* 1976).

Ces espèces se retrouvent dans pratiquement tous les systèmes paraliques et leur présence ne semble pas être gérée *a priori* par le degré de confinement. Cette ubiquité tend à montrer que ces espèces n'ont pas une place définie dans les écosystèmes paraliques et qu'elles ne peuvent être utilisées de façon simple comme bioindicateur de l'organisation et du fonctionnement des écosystèmes paraliques. En outre, il a été montré, notamment pour *A. tepida* et *A. beccarii* en Mer Noire, que ces dénominations ne recouvrent pas des entités spécifiques nettes mais un ensemble de races écologiques (Tufescu 1985). Ceci pourrait bien expliquer les hésitations des auteurs sur ces formes et leurs dénominations.

Il ne semble pas y avoir dans l'étang du Prévost beaucoup de formes «strictement paraliques». *Elphidium cf. gunteri* présente une répartition en taches dans des endroits variés de l'étang. C'est une espèce fréquente dans les étangs littoraux. Elle se trouve notamment dans les étangs de Salses (Le Calvez J. et Le Calvez Y. 1951) et de Lapalme (Levy 1966) et dans l'étang de Thau (syn. *E. littorale*) (Kurc 1961).

Organisation des peuplements au sein de la lagune

L'analyse factorielle des correspondances (Fig. 15) met en évidence trois assemblages qui semblent se répartir en fonction de l'intensité de l'influence marine. En outre, l'étude des Foraminifères sur l'ensemble de l'étang du Prévost montre que les peuplements s'organisent globalement selon les zones de confinement définies par Guelorget et Perthuisot (1983) à partir de la macrofaune benthique (Fig. 5).

Ainsi, à proximité immédiate de la passe, la station Y qui se situe en zone II de confinement, présente la richesse spécifique la plus importante (25 espèces) et une densité de 1 000 individus pour 50 cm³ de sédiment. Cette station est déjà dominée par *Ammonia tepida* qui constitue 52% du peuplement et s'associe principalement à des espèces à affinités marines.

Les stations 15 et 16 placées dans une bande sablo-vaseuse assurant la transition entre les sables fins de la station Y et les vases sableuses lagunaires, se situent en zone III de confinement. Les richesses spécifiques des Foraminifères de cette zone restent élevées (21 à 24 espèces) mais les densités diminuent fortement (450 individus

pour 50 cm³ de sédiment), conséquence directe de la moins bonne représentation numérique de chaque espèce. Ce peuplement que l'on peut qualifier de mixte rassemble à la fois des espèces caractéristiques des zones II et IV adjacentes. A cet égard, cette région de la lagune apparaît bien comme une aire de transition entre le domaine marin et le domaine paralique proprement dit. Ainsi, les espèces *Triloculina trigonula*, *Lobatula lobatula*, *Elphidium advenum*, *E. aculeatum*, *E. macellum*, *Planorbulina mediterraneensis* et *Rosalina bradyi* à affinité marine, sont encore présentes en association avec *Q. seminulum* qui est régulièrement bien représentée dans les zones IV-V, fortement confinées. Le peuplement est toujours dominé par *A. tepida* qui constitue en moyenne 65 % du peuplement, associée principalement à *Haynesina germanica* et *Elphidium cf. gunteri*.

La zone IV-V de confinement correspond aux stations 3, 4, 6, 11 et 12 et couvre la plus grande part du bassin. La macrofaune benthique identifie une zone IV-V d'une relative homogénéité spécifique sur l'ensemble de la lagune mais tend à individualiser, sur le plan quantitatif, le bassin est du bassin ouest plus à l'abri des mouvements d'eau d'origine marine et qui présente donc un gradient de confinement beaucoup plus prononcé.

La répartition des Foraminifères tend à subdiviser cette zone IV-V en deux parties, l'une au sud IV-Va, l'autre au nord IV-Vb. La zone IV-Va compte en moyenne 11 espèces pour 2 000 individus environ. La zone IV-Vb présente seulement 6 espèces pour une moyenne de 15 000 individus. Ainsi, cette subdivision s'appuie donc sur les chiffres globaux de la richesse spécifique et de la densité plus que sur la composition des peuplements.

Cette subdivision de la zone IV-V peut être attribuée aux caractéristiques sédimentaires (Fig. 3). La station 12 dont les sédiments sont constitués encore majoritairement par les sables et dont l'association microfaunistique présente toujours une certaine diversité ($\alpha = 2$) caractérise bien la zone IV-Va. Par contre, les stations de la zone IV-Vb présentent des sédiments enrichis en vases et une diversité beaucoup plus faible ($\alpha < 1$) (Fig. 8) avec des associations se limitant presque exclusivement aux trois espèces principales, *A. tepida*, *H. germanica* et *Q. seminula*. Cette dernière espèce, fréquente dans les bassins méditerranéens, affectionne les sédiments fins riches en matière organique (D'Onofrio *et al.* 1976).

La station 7 située au débouché immédiat de l'émissaire nord des Pontils, se singularise par l'influence prépondérante des eaux d'origine continentale et des apports organiques. La richesse spécifique et la densité présentent à ce niveau les valeurs les plus faibles recueillies sur l'ensemble de la lagune avec respectivement 4 espèces et 400

individus pour 50 cm³ de sédiment. Ceci montre que les apports continentaux ne sont pas favorables au développement des peuplements de Foraminifères, ce qui a aussi été constaté dans d'autres bassins paraliques, comme la lagune de Nador.

CONCLUSION

L'organisation quantitative des Foraminifères (richesse spécifique et densité) s'établit suivant une zonation que l'on peut rapprocher de celle décrite par la macrofaune benthique de substrat meuble (Guelorget et Perthuisot 1992). Elle est donc gérée, au moins partiellement par le même facteur directeur, à savoir le confinement. Cependant, dans les autres modèles que nous avons étudiés ou qui sont en cours d'étude, la densité diminue à partir de la passe. Le cas de l'étang du Prévost est différent puisque, à partir de la passe la densité diminue faiblement puis augmente. Nous n'avons pas d'explication à ce phénomène. Peut-être est-il lié à la production intense d'algues chlorophycées.

Certaines espèces de Foraminifères apparaissent plus sensibles aux caractéristiques sédimentaires et permettent ainsi de préciser la structure spatiale des zones paraliques en fonction notamment, de l'enrichissement en fraction fine et en matière organique. A cet égard, ils sont donc plus discriminants que la macrofaune qui montre une relative homogénéité spécifique de la zone IV-V dans son ensemble.

Par ailleurs, on doit noter l'ubiquité de la plupart des espèces rencontrées dans l'étang du Prévost, tant dans celui-ci que dans d'autres bassins paraliques de caractère très différent (Nador, Kalloni, Bahiret el Biban). Ces espèces de Foraminifères ne permettent pas de caractériser les zones de confinement par une simple approche spécifique.

La monotonie des peuplements de Foraminifères est probablement représentative de ce milieu lagunaire qui se situe essentiellement en zone IV-V, les zones II et III étant extrêmement limitées quant à leur aire d'extension. Cette situation de l'étang du Prévost, restreinte pratiquement à une seule zone, ne peut pas autoriser une analyse de la répartition des Foraminifères à l'échelle du domaine paralique dans son ensemble.

Seule l'étude de plusieurs bassins d'origine et de structure différentes permettra d'élargir ces conclusions et d'établir un modèle pertinent de l'organisation des peuplements de Foraminifères en domaine paralique méditerranéen, ainsi que d'adapter éventuellement l'indice de confinement déterminé dans les écosystèmes tropicaux africains (Debenay *et al.* 1993) à partir des peuplements de Foraminifères.

BIBLIOGRAPHIE

- Albani AD, Favero V, Barbero RS 1991. The distribution and ecological significance of recent foraminifera in the lagoon south of Venice (Italy). *Revista espanola micropal.* 23 (2) : 29-45.
- Amanieu M, Guelorget O, Michel P 1977a. Richesse et diversité de la macrofaune benthique d'une lagune littorale méditerranéenne. *Vie Milieu* 27 (1B) : 85-109.
- Amanieu M, Guelorget O, Michel P 1977b. Evolution structurale des peuplements de la macrofaune benthique des étangs palavasiens. *Vie Milieu* 28-29 (4AB) : 531-547.
- Amanieu M, Ferraris J, Guelorget O 1980. Structures des communautés et stratégies adaptatives en milieu lagunaire. *Oceanis* 5 (5) : 833-861.
- Armgang C, Avias J 1971. Note préliminaire sur l'étude de l'hydrodynamique, de la salinité, de la température et de la pollution des eaux des étangs côtiers du Languedoc-Roussillon, par télédétection au moyen de senseurs infrarouges. *C.R Acad. Sci. Paris* : 273.
- Brasier MB 1981. Microfossil transport in the tidal Humber Basin. In Neale JW, Brasier MD (eds), *Microfossils from Recent and Fossil Shelf Seas*, Ellis Horwood, Chichester : 314-22.
- Daget J 1976. Les modèles mathématiques en écologie. Masson ed., Paris, 172 p.
- Debenay JP, Perthuisot JP, Colleuil B 1993. Expression numérique du confinement par les peuplements de foraminifères. Application aux domaines paraliques actuels d'Afrique de l'ouest. *C.R. Acad. Sci. Paris* 316 Sér. II : 1823-1830.
- D'onofrio S, Marabini F, Vivaldi P 1976. Foraminiferi di alcune lagune del delta del Po. *Giornale di Geologia* (2) 40 (1) 19 : 267-276.
- Favry A 1997. Distribution des peuplements de foraminifères actuels dans les écosystèmes littoraux méditerranéens. Diplôme E.P.H.E. Paris-Sorbonne, 196 p.
- Favry A, Guelorget O, Debenay JP, Perthuisot JP 1997. Répartition et organisation des foraminifères actuels dans le golfe de Kalloni (Grèce). *Oceanologica Acta* 20 (2) : 387-397.
- Fisher RA, Corbet AS, Williams CB 1943. The relationship between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Jour. Anim. Ecol.* 12 : 42-58.
- Guelorget O, Michel P 1976. Recherches écologiques sur une lagune saumâtre méditerranéenne, l'étang du Prévost (Hérault). Thèse 3^e cycle, USTL Montpellier I - Le milieu, 95 p. II Les peuplements benthiques, 122 p.
- Guelorget O, Michel P 1977. Etude sédimentologique d'une lagune saumâtre méditerranéenne, l'étang du Prévost (Hérault). *Vie Milieu* 27 (1B) : 111-130.
- Guelorget O, Mayere C, Amanieu M 1980. Croissance, biomasses et production de *Venerupis decussata* et *Venerupis aurea* dans une lagune méditerranéenne, l'étang du Prévost à Palavas. *Vie Marine* 2 : 25-38.
- Guelorget O, Perthuisot JP, 1983. Le domaine parali- que : expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. *Trav. Lab. Géol., Presse de l'Ecole Normale Supérieure*, 136 p.
- Guelorget O, Frisoni GF, Ximenes MC, Perthuisot JP 1989. Expressions biogéologiques du confinement dans une lagune méditerranéenne : le lac Melah (Algérie). *Rev. Hydrobiol. trop.* 22 (2) : 87-99.
- Guelorget O, Perthuisot JP 1992. Paralic ecosystems : biological organisation and functioning. *Vie Milieu* 42 (2) : 215-251.
- Guelorget O, Perthuisot JP, Lamy N, Lefebvre A 1994. Structure et organisation de l'étang de Thau d'après la faune benthique (macrofaune, méiofaune). Relation avec le confinement. *Oceanologica acta* 17 (1) : 105-114.
- Hensel E 1973. Dynamique des eaux de l'étang de Prévost (Languedoc) par la méthode de télédétection infrarouge. DEA USTL Montpellier, 22 p.
- Kruit C 1955. Sediments of the Rhône Delta. 1 Grain size and microfauna. *Verh. Koninklijk Nederl. Geol. Mijnbouwki. Genootschap Geol. Ser.* 15 : 357-514.
- Kurc G 1961. Foraminifères et Ostracodes de l'étang de Thau. Thèse Fac. Sci. Montpellier, 119 p.
- Langer MR 1988. Recent epyphitic foraminifera from Vulcano (Mediterranean sea). *Rev. Paleobiol.* Vol. sp. 2 : 827-832.
- Langer MR 1993. Epyphitic foraminifera. *Marine Micropaleontology* 20 : 235-265.
- Le Calvez J, Le Calvez Y 1951. Contribution à l'étude des foraminifères des eaux saumâtres. 1. Etangs de Canet et de Salses. *Vie Milieu* 2 (2) : 237-254.
- Levy A 1966. Contribution à l'étude écologique et micropaléontologique de quelques *Elphidium* (Foraminifères) du Roussillon. Description d'une nouvelle espèce *E. cuvillieri* n. sp. *Vie Milieu* 17 (1A) : 1-18.
- Levy A 1970. Contribution à l'étude des milieux margino-littoraux : influence des facteurs hydrologiques et sédimentologiques sur les peuplements microfau- nistiques (Foraminifères). Thèse Doct. Etat Fac. Sci. Paris, 395 p.
- Medhioub K, Levy A, Perthuisot JP 1981. Sédimentologie et micropaléontologie de la lagune d'El Biban (Sud-Est tunisien). *Cahiers Micropal.* Paris, 3 : 101-106.
- Millet B, Guelorget O 1994. Spatial and seasonal variability in the relationships between benthic communities and physical environment in a lagoon ecosystem. *Mar. Ecol. P.S.* 108 : 161-174.
- Murray JW 1968a. Living foraminifers of lagoons and estuaries. *Micropal.* 14 (4) : 435-455.
- Murray JW 1968b. The living Foraminiferida of Christchurch Harbour, England. *Micropal.* 14 : 83-96.
- Murray JW 1973. Distribution and ecology of living benthic foraminiferid. Heinemann Educational Books Ltd., Londres, 274 p.
- Murray JW 1991. Ecology and paleoecology of benthic foraminifera. Longman scientific and technical, Harlow, 397 p.
- Perthuisot JP 1975. De la signification du mot sebkha en géologie. Exemples tunisiens. *Assoc. Sénégal. Et. Quatern. Afr. Bull. Liaison, Dakar*, 44-45 : 67-75.
- Perthuisot JP 1983. Introduction générale à l'étude des marais salants de Salin-de-Giraud (Sud de la France) : Le cadre géographique et le milieu. *Géol. Médit.*, Marseille : 309-327.
- Pielou EC 1975. Ecological diversity. Wiley and Sons (ed.) New-York : 1-165.
- Riouall R 1976. Etude quantitative des algues macrophytes de substrats meubles de l'étang du Prévost (Hérault). *Nat. monspeliensia*, ser. bot. 26 : 73-94.

- Scott D-DB, Piper DJW, Panagos AG 1979. Recent salt marsh and intertidal mudflat foraminifera from the western coast of Greece. *Rev. Ital. Paleont. Strat.* 85 : 243-66.
- Tufescu M 1985. Ecologie et évolution des foraminifères de la Mer Noire. Thèse Doct. es Sci., Univ. Paris VI, Ecole Normale Supérieure, Paris, 121 p.
- Venec-Peyre MT, Le Calvez Y 1981. Etude des Foraminifères de l'herbier à Posidonies de Banyuls-sur-Mer. Congrès National des Sociétés Savantes, Perpignan, 106 Sci. : 191-203.
- Venec-Peyre MT 1984. Etude de la distribution des Foraminifères vivants dans la Baie de Banyuls-sur-Mer. ECOMED, AFTP ed. Paris : 60-80.
- Wang P. 1983. Verbreitung der Benthos-Foraminiferen im Elbe-ästuar. *Meyniana* 35 : 67-83.
- Zaninetti L. 1982. Les Foraminifères des marais salants de Salin de Giraud (sud de la France) : milieu de vie et transport dans le salin, comparaison avec les microfaunes marines. *Géologie Méditerranéenne* 9 : 447-70.

*Reçu le 23 juillet 1996 ; received July 23, 1996.
Accepté le 29 octobre 1997 ; accepted October 29, 1997.*

MORPHOLOGICAL ANALYSIS OF *POSIDONIA OCEANICA* FLOWERS FROM A REEF FORMATION AND A SHALLOW WATER MEADOW OF THE LIGURIAN SEA (NORTH-WESTERN MEDITERRANEAN)

S. BUSSOTTI, P. GUIDETTI, G. MATRICARDI

Istituto di Anatomia Comparata, Università di Genova, Viale Benedetto XV, 5, 16132 Genoa, Italy

POSIDONIA OCEANICA
INFLORESCENCE
MORPHOLOGY
MORPHOMETRY
LIGURIAN SEA

ABSTRACT. – The flowering of *Posidonia oceanica* in the Ligurian Sea has been reported few times from 1880 to 1990. Recently the presence of inflorescences or fruits has been observed about yearly in this region. On the basis of a sample collected in 1994 during a large flowering in Noli meadow (Savona), we describe the morphology and we analyze the morphometry of the inflorescences from shallow water and a reef formation. Comparisons with the morphometrical data of the inflorescences from the Aegean Sea allow to emphasize some significant differences which supply new information for the taxonomical revision of the genus *Posidonia* in the Mediterranean Sea.

POSIDONIA OCEANICA
INFLORESCENCE
MORPHOLOGIE
MORPHOMETRIE
MER LIGURE

RÉSUMÉ. – Le phénomène de la floraison de *Posidonia oceanica* n'a pas été souvent mentionné en Mer Ligure entre 1880 et 1990, alors que, récemment des floraisons et des fructifications ont été observées chaque année. Des faisceaux portant des fleurs prélevés en 1994 dans l'herbier de Noli (Savona) pendant une importante floraison, ont permis de décrire la morphologie et d'analyser la morphométrie des inflorescences prélevées dans un site peu profond et dans un «récif-frangeant». La comparaison avec des données morphométriques des inflorescences prélevées en Mer Egée a mis en évidence certaines différences morphologiques importantes du point de vue de la révision taxonomique du genre *Posidonia* en Mer Méditerranée.

INTRODUCTION

Except some little meadows in the Gulf of Trieste and the not well known north-eastern coast of the Adriatic sea, the Ligurian Sea is the northern-most distribution area of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile.

In the last 12 years, increasing attention has been devoted to seagrass meadows in this area of the Mediterranean Sea (Balduzzi *et al.* 1984; Bavastrello 1983; Morri *et al.* 1988; Pessani *et al.* 1987; 1989; Relini and Moretti 1986; Vetere *et al.* 1989 a; 1989 b; Wurtz *et al.* 1988).

However, from 1880, *Posidonia oceanica* flowering has been reported only four times in the Ligurian Sea (Giraud 1977; Bavastrello 1983; Thelin and Boudouresque 1985; Morri *et al.* 1988; Vetere *et al.* 1989b), even if, in the whole Mediterranean, it has been observed more often than in the past by several authors (Morri *et al.* 1988; Panayotidis *et al.* 1985; Pergent *et al.* 1989; Sanchez Lizaso and Ruiz Fernandez 1993; see Buia and Mazzella 1991 for a review). Most

of these works mainly concern with phenological aspects of the phenomenon; only Den Hartog (1970), Caye and Meinesz (1984), Panayotidis and Liapi (1990) described the morphology and the morphometry of the inflorescences.

Recently some authors discussed the existence of different populations of *Posidonia oceanica* in the Mediterranean Sea; Semroud *et al.* (1992 a) and Semroud *et al.* (1992 b) emphasized anatomical and caryological differences between shoots sampled along the coast of Algiers and the french coast. Meinesz *et al.* (1993) observed the persistence of some morphological differences between transplanted plants coming from different parts of the Mediterranean.

In October 1994 we observed a large flowering in a meadow along the western coast of the Ligurian Sea (Noli-Savona); flowers have been encountered also in the residual part of a "récif-frangeant" (Boudouresque and Meinesz 1982) which, previously, has been subject to a large waste of terrigenous and building materials; this caused the regression of the upper limit of

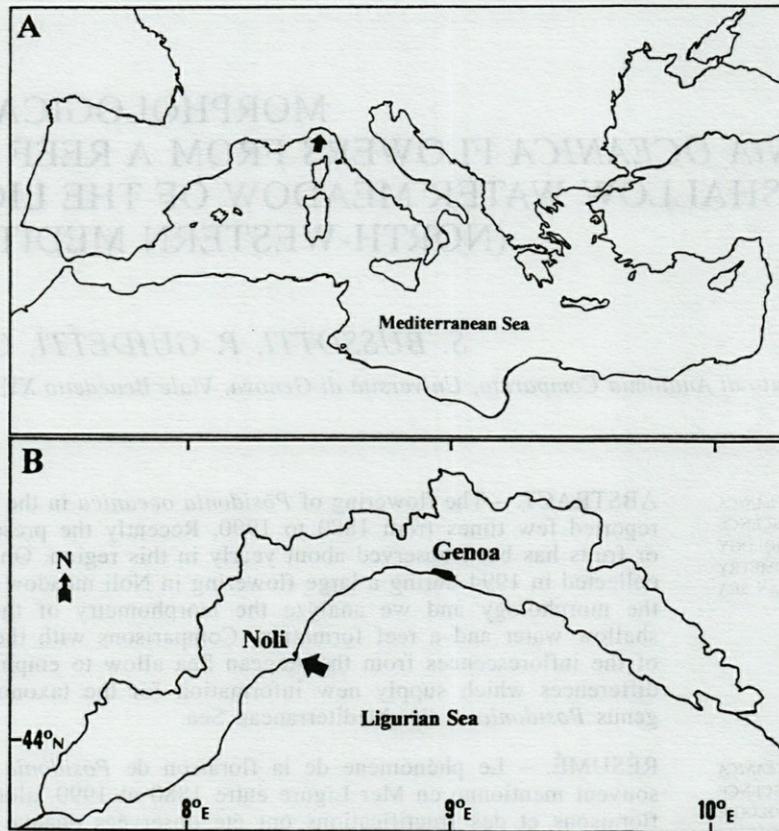


Fig. 1. A, Whole Mediterranean. B, The sampling site in the Ligurian Sea.

the reef formation and the appearance of a dead "matte" (the remainders of dead and not putrescible rhizomes and roots, and the interstitial sediment), more than 1 m wide. This part of the meadow is characterized by reduced depth and high exposure to light and wave; the absence of a sheltered lagoon, characterizing the "récif frangeant" formation, exposes the shoots of the seagrass to the effects of an high hydrodynamism.

In this work we describe, for the first time, the morphology of flowers sampled in the reef formation and, on the basis of the differences in the leaf measures observed between reef and shallow water shoots, we analyse the morphometry of flowers of the two different places of the meadow. Our results, coming from a restricted site of the northern distribution area of *P. oceanica*, could supply information to the taxonomy of the genus *Posidonia* in the Mediterranean.

MATERIALS AND METHODS

The study site is a large meadow in the Gulf of Noli (44°13'N 8°25'E) (Fig. 1). The samples have been collected on 19/10/1994 by SCUBA diving both at 1.5 m depth on the reef formation (16 orthotropic shoots with inflorescences) and at 6.5 m depth (11 orthotropic shoots with inflorescences).

The leaves of each shoot bearing an inflorescence have been classified following Giraud (1979) and leaf lengths and widths have been measured.

For the morphological and morphometrical analysis of the different parts of the inflorescences, we followed the description of Den Hartog (1970) and Caye and Meinesz (1984).

In Table I the measures collected are reported. Morphometrical differences have been emphasized by multivariate statistic (Principal Component Analysis; Legendre and Legendre 1983) and tested (t-test).

Table I. Parts of the inflorescence of *Posidonia oceanica* measured. The unit of measurement and the coding of each part are reported.

Portion	Part code	Unit of measurement
Axis bearing inflorescence	1	cm
Supporting bract	2	cm
Biauriculate sheath	3	cm
Green bract	4	cm
Green bract	5	cm
Green bract	6	cm
Androecium	-	mm
Gynoecium	-	mm

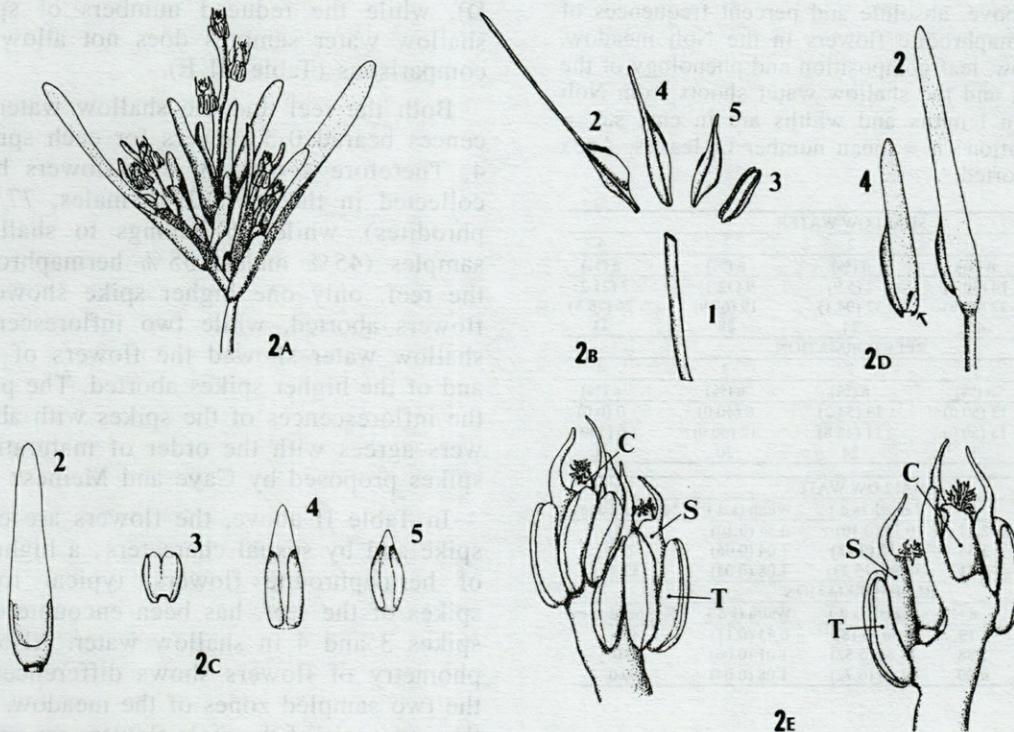


Fig. 2. A, *Posidonia oceanica* inflorescence; B, C, D: bracts and sheath of the inflorescence. The parts are coded as in Table I. B, frontal view. C, lateral view, ordered according to the position on the spike. D, position of the small leaf between the supporting (part 2) and the internal green bracts (part 4). E, *Posidonia oceanica* flowers, after bracts removing (hermaphrodite flowers; hermaphrodite flowers after stamens and thecae removing to show the carpels. C) carpels; S) stamens; T) thecae.

RESULTS

Morphology of the inflorescence

Both in the reef formation and in shallow water shoots of the Noli meadow, the axis bearing inflorescences rose from the center of the tuft, sometimes at the side of 2-3 very small young leaves. As described by Caye and Meinesz (1984), generally the inflorescence consisted of 3-4 "spikes", closely inserted at the axis apex (Fig. 2 A), each spike being composed by one green lower bract as support, one short, bicrenate and biauriculate sheath, and two green bracts enveloping the flowers (Fig. 2 B, C, D).

The higher spike lacks the biauriculate sheath, but, unlikely is commonly reported (Den Hartog 1970; Caye and Meinesz 1984), in most of the sampled inflorescences (15 from the reef formation and 8 from the shallow water site) we observed three green bracts; one times on the reef frangeant, we encountered four green bracts enveloping flowers. Further a small leaf (length 3.7-6.2 mm; width 1.7-4.0 mm) appeared between the supporting and the internal green bracts in 2 of the highest spikes from the reef and in 4 from shallow water (Fig. 2 D).

Each spike axis bears 1-4 sessile flowers (Fig. 2 E), the hermaphrodite ones being in the basal zone of the axis and the males in the apical zone. We observed 0-2 hermaphrodite and 0-3 male flowers for each spike. Male flowers, developed by gynoeceum abortion (Den Hartog 1970), are less frequent than hermaphrodite ones (Table II above).

As reported by Tomlinson (1982), androecium consisted of three stamens extending into a long appendage and of two bisporangiate thecae at the base of each stamen. Gynoeceum consisted of a single carpel ovary, a short style and a branched and unbranched stigma.

Morphometry of the inflorescence

The shoots sampled in the reef formation differ from those of shallow water: mean leaf number is lower, young leaves are significantly wider ($p < 0.001$), intermediate and adult leaves are significantly shorter ($p < 0.01$) (Table II below). Apex erosion modify similarly the length of only adult leaves at both stands.

The observed differences in the leaf morphology are reflected in the inflorescence morphometry. In the reef formation, 100% of the inflorescences

Table II. Above, absolute and percent frequencies of male and hermaphrodite flowers in the Noli meadow, by spike. Below, leaf composition and phenology of the reef formation and the shallow water shoots from Noli meadow. Mean lengths and widths are in cm; s.d. = standard deviation; n = mean number of leaves. Apex erosion is reported.

A SHALLOW WATER				
Spike	1	2	3	4
flower	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)
male	14 (30.4)	2 (5.9)	9 (32.1)	7 (21.2)
hermaphrodite	32 (69.6)	32 (94.1)	19 (67.9)	26 (78.8)
total	46	34	28	33

B REEF FORMATION				
Spike	1	2	3	4
flower	n (%)	n (%)	n (%)	n (%)
male	13 (50.0)	13 (54.2)	8 (40.0)	0 (0.0)
hermaphrodite	13 (50.0)	11 (45.8)	12 (60.0)	6 (100)
total	26	24	20	6

A SHALLOW WATER				
Part	n	Length (s.d.)	Width (s.d.)	% eroded apex
young leaves	2.27	0.23 (0.10)	0.34 (0.10)	0.0
intermediate leaves	3.54	18.18 (9.48)	1.04 (0.06)	2.6
adult leaves	3.81	35.86 (15.23)	1.08 (0.03)	52.4

B REEF FORMATION				
Part	n	Length (s.d.)	Width (s.d.)	% eroded apex
young leaves	2.19	0.30 (0.18)	0.43 (0.11)	0.0
intermediate leaves	2.88	18.88 (5.52)	1.01 (0.06)	0.0
adult leaves	4.00	22.60 (6.72)	1.08 (0.04)	50.0

showed at least three spikes and 81 % four spikes; in shallow water 100 % showed at least two, 91 % at least three and 45 % at least four spikes.

Spikes morphometry differed in the two zones of the meadow (Table III A). The axis bearing the inflorescence (part 1), is significantly shorter ($p < 0.001$) in the reef formation than in shallow water. The biauriculate sheath (part 3) and the bracts enveloping flowers (parts 4-5) are significantly wider ($p < 0.05$) in the reef formation.

Length and width differences are not significant for the third bract (part 6) owing to the reduced number of samples available. The lower supporting bract (part 2) shows a similar form at the two stands. All these parts of the inflorescences show to be shorter (but not significantly shorter) in the reef formation.

The multivariate factor analysis on lower bract and biauriculate sheath lengths, widths, sampling zones and spike belonging data (Fig. 3) shows a clear ordination in the space of the first two factors. Morphometrical differences between the spikes are stressed along factor 2 while morphometrical characteristics of the parts are correlated with factor 1 (length: $r = 0.965$; width: $r = 0.742$). Along factor 2, the spikes are clearly scattered, emphasizing differences between one and the other.

The morphometrical analysis of the various parts of the inflorescence by spike shows significant differences between the reef and the shallow water samples only for spike 1 (Table III B); spikes 2 and 3 seem quite similar (Table III C,

D), while the reduced numbers of spike 4 in shallow water samples does not allow pregnant comparisons (Table III E).

Both the reef and the shallow water inflorescences bore 0-3 flowers for each spike, rarely 4. Therefore a total of 141 flowers have been collected in the reef (23 % males, 77 % hermaphrodites), while 76 belongs to shallow water samples (45 % males, 55 % hermaphrodites). In the reef, only one higher spike showed all the flowers aborted, while two inflorescences from shallow water showed the flowers of the lower and of the higher spikes aborted. The position on the inflorescences of the spikes with aborted flowers agrees with the order of maturation of the spikes proposed by Caye and Meinesz (1984).

In Table II above, the flowers are ordered by spike and by sexual characters; a higher number of hermaphrodite flowers, typical for all the spikes of the reef, has been encountered only in spikes 3 and 4 in shallow water. Also the morphometry of flowers shows differences between the two sampled zones of the meadow. Generally the androecia of the male flowers are smaller than those of the hermaphrodite ones (Table IV A); this is statistically significant only for the reef inflorescences (Table IV B; $p < 0.001$), while the wider standard deviations of shallow water measures signify a higher variability (Table IV C).

The androecia of both male and hermaphrodite flowers are, besides, significantly smaller ($p < 0.01$) in the reef than in shallow water (Table IV D, E).

Also gynoecia measures are significantly smaller ($p < 0.05$) in the reef than in shallow water (Table IV F).

CONCLUSIONS

The morphology of the inflorescences sampled in the Noli meadow does not differ substantially from those described by Den Hartog (1970), Caye and Meinesz (1984) and Panayotidis and Liapi (1990).

The presence, in the higher spike, of a third (82.5 % of the inflorescences) or a fourth green bract (3.7 % of the inflorescences) and of a small leaf rising between the supporting lower bract and the internal green bract (22.2 % of the inflorescences) characterizes the inflorescences studied.

The samples from the reef formation and from shallow water at Noli differ in morphometrical characteristics: on the reef, the axis bearing the inflorescences is, on the average, significantly shorter, the green bracts enveloping flowers and the biauriculate sheaths are significantly wider

Table III. A : mean measures of the different parts of the inflorescences from reef formation and shallow water. B, C, D, E : mean measures of the different parts by spike from reef and shallow water inflorescences. Part coding is the same as in Table I. Statistical significance of the differences are reported : * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$; *** = $p < 0.001$.

A							
REEF FORMATION				SHALLOW WATER			
Part	n	m	s.d.	n	m	s.d.	t-test
1	16	10.79	1.48	11	13.77	2.44	***
2 l	60	4.15	0.98	36	4.46	1.05	-
w	60	0.77	0.09	37	0.74	0.07	-
3 l	45	0.70	0.10	26	0.71	0.07	-
w	45	0.69	0.08	26	0.65	0.06	*
4 l	58	2.52	0.33	37	2.50	0.45	-
w	58	0.66	0.04	37	0.64	0.05	*
5 l	59	2.27	0.51	37	2.39	0.50	-
w	59	0.62	0.05	37	0.59	0.06	**
6 l	16	1.87	0.58	8	2.41	0.32	*
w	16	0.55	0.07	8	0.50	0.05	-
B SPIKE 1							
REEF FORMATION				SHALLOW WATER			
Part	n	m	s.d.	n	m	s.d.	t-test
2 l	16	5.08	0.54	10	5.55	0.41	*
w	16	0.89	0.05	11	0.82	0.04	***
3 l	16	0.75	0.07	11	0.74	0.07	-
w	16	0.73	0.07	11	0.67	0.05	*
4 l	16	2.70	0.21	11	2.63	0.19	-
w	16	0.71	0.04	11	0.66	0.04	**
5 l	16	2.67	0.24	11	2.71	0.34	-
w	16	0.66	0.05	11	0.59	0.06	**
6 l	-	-	-	-	-	-	-
w	-	-	-	-	-	-	-
C SPIKE 2							
REEF FORMATION				SHALLOW WATER			
Part	n	m	s.d.	n	m	s.d.	t-test
2 l	16	4.81	0.40	11	4.81	0.44	-
w	16	0.78	0.06	11	0.76	0.02	-
3 l	16	0.70	0.07	11	0.70	0.06	-
w	16	0.69	0.06	11	0.65	0.03	*
4 l	14	2.44	0.15	11	2.34	0.22	-
w	14	0.66	0.03	11	0.65	0.03	-
5 l	16	2.20	0.15	11	2.20	0.23	-
w	16	0.62	0.03	11	0.59	0.06	-
6 l	-	-	-	-	-	-	-
w	-	-	-	-	-	-	-
D SPIKE 3							
REEF FORMATION				SHALLOW WATER			
Part	n	m	s.d.	n	m	s.d.	t-test
2 l	15	3.57	0.35	10	3.78	0.65	-
w	15	0.72	0.05	10	0.69	0.03	-
3 l	13	0.73	0.13	4	0.64	0.06	-
w	13	0.62	0.07	4	0.59	0.11	-
4 l	15	2.37	0.53	10	2.34	0.73	-
w	15	0.64	0.03	10	0.64	0.05	-
5 l	14	1.73	0.69	10	2.12	0.74	-
w	14	0.61	0.04	10	0.59	0.07	-
6 l	4	2.23	0.58	5	2.44	0.33	-
w	4	0.57	0.10	5	0.51	0.06	-
E SPIKE 4							
REEF FORMATION				SHALLOW WATER			
Part	n	m	s.d.	n	m	s.d.	t-test
2 l	13	2.85	0.27	5	2.84	0.26	-
w	13	0.68	0.03	5	0.62	0.04	**
3 l	-	-	-	-	-	-	-
w	-	-	-	-	-	-	-
4 l	13	2.56	0.19	5	2.89	0.13	**
w	13	0.63	0.02	5	0.57	0.04	***
5 l	13	2.43	0.17	5	2.64	0.09	*
w	13	0.59	0.05	5	0.56	0.05	-
6 l	12	1.74	0.56	3	2.35	0.38	-
w	12	0.54	0.06	3	0.48	0.03	-

than in shallow water. Androecia and gynoecia of the reef flowers are, besides, significantly shorter than shallow water ones. Differences have been observed also in the morphometry of the shoots bearing the inflorescences in the two stations : on the reef the intermediate and the adult leaves are significantly shorter and the juveniles are significantly wider than in shallow water.

The environmental conditions characterizing the reef formation (light, wave exposure, etc.) could affect the development of *P. oceanica* shoots and inflorescences. On the other hand, according to the development model proposed by Caye and Meinesz (1984), the aborted flowers found on the higher and the lower spikes of some inflorescences at 6.5 m depth could signify a delay

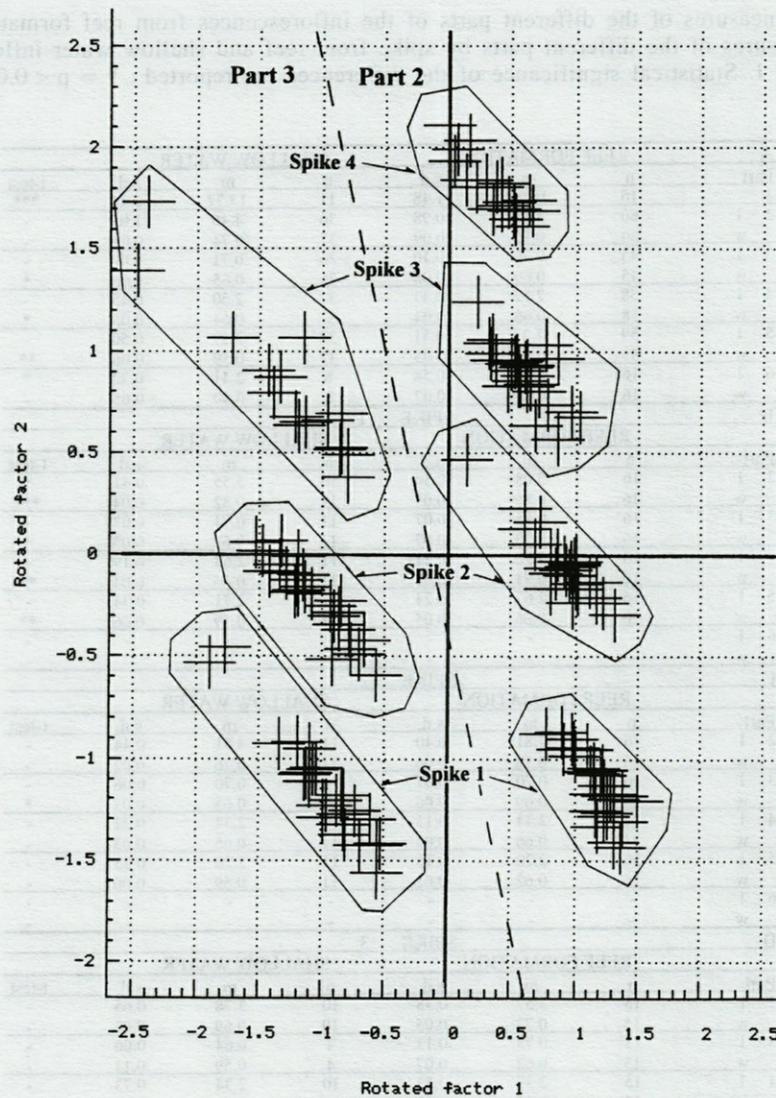


Fig. 3. Principal Component Analysis (Varimax Rotation): score plot of morphological and distribution data of parts 2 and 3 of the inflorescences. Part coding is the same as in Table I.

between reef and shallow water flowerings. Such a delay is well known between shallow and deep stands of *P. oceanica* and seems to be related to temperature (Buia and Mazzella 1991). Pergent *et al.* (1989) stress, besides, that temperature characteristics (both winter minima and summer maxima) can hardly be regarded as the factor controlling *P. oceanica* flowering and observe the relative simultaneity of the phenomenon in different regions of the Mediterranean. Climate changes measured in the Ligurian Sea in the last years (Astraldi *et al.* 1995) occurred in the same period in which uncommon extensive flowerings of *P. oceanica* have been observed in this area of the Mediterranean. It is our opinion that temperature cycle or, rather, the temperature changes at the end of the warm season could be one of the factors affecting the *P. oceanica* flowering.

Finally a comparison between our data and the morphometrical measures of *Posidonia oceanica* inflorescences proposed by Panayotidis and Liapi (1990) (Table V) shows highly significant differences between the various parts of the ligurian and aegean inflorescences from shallow water stands. Aegean inflorescences, sampled at the beginning of November 1985, show a longer supporting lower bract (part 2) and shorter green bracts (part 4-5) than Ligurian ones.

These morphometrical data and the previously reported morphological features of the Ligurian samples suggest the importance of a detailed survey on the differences between the *Posidonia oceanica* meadows in the various regions of the Mediterranean Sea; biogeographical and climatic evidences (Sarà 1985) could support the hypothesis of the existence of different populations of the

Table IV. Androecia mean length of male and hermaphrodite flowers; B, androecia mean length of male and hermaphrodite flowers from the reef formation; C, androecia mean length of male and hermaphrodite flowers from shallow water; D, androecia mean length of male flowers from reef and shallow water; E, androecia mean length of hermaphrodite flowers from reef and shallow water; F, gynoecia mean length of flowers from reef and shallow water. n = number of samples; m = mean length; s.d. = standard deviation. Symbols as in Table III.

ANDROECIUM							
A	n	m	s.d.	n	m	s.d.	t-test
	66	6.35	0.70	151	6.57	0.59	*
B	Reef Formation			Reef Formation			
	32	6.12	0.39	109	6.47	0.50	***
C	Shallow Water			Shallow Water			
	34	6.57	0.85	42	6.80	0.72	-
D	Reef Formation			Shallow Water			
	32	6.12	0.39	34	6.57	0.85	**
E	Reef Formation			Shallow Water			
	109	6.47	0.50	42	6.80	0.72	**
GYNOECIUM							
F	Reef Formation			Shallow Water			
	109	5.43	0.50	42	5.66	0.69	*

seagrass, which could be confirmed by karyological evidence. Semroud *et al.* (1992 a) discovered the existence of a *P. oceanica* population in the Algiers region distinctly aberrant from the classical description of the species. The morphological, karyological, anatomical and histological differences observed by the authors confirm the heterogeneity of the genus *Posidonia* in the Mediterranean Sea, although the lack of detailed information from other regions makes premature any conclusion on the taxonomy of *P. oceanica*. Deeper molecular, karyological and histological studies on Ligurian samples of *P. oceanica* could also supply better information on this problem.

ACKNOWLEDGMENTS The authors would like to thank Prof. CF Boudouresque for the critical revision of this work and Dr. P Panayotidis for helpful suggestions.

REFERENCES

- Astraldi M, Bianchi CN, Gasparini GP and Morri C 1995. Climatic fluctuations, current variability and marine species distribution: a case study in the Ligurian Sea (north-west Mediterranean). *Oceanologica Acta* 18 (2): 139-149.
- Balduzzi A, Bavestrello G, Belloni S, Boero F, Cattaneo R, Pansini M and Pronzato R 1984. Valutazione dello stato di alcune praterie di *Posidonia* del Mar Ligure sottoposte a diverse condizioni di inquinamento. *In* International Workshop on *Posidonia oceanica* beds. CF Boudouresque, A Jeudy de Grissac and J Olivier, GIS Posidonie, Marseille, 1: 73-78.

Table V. Comparison between morphometrical data of the different parts of the inflorescence from the Ligurian and Aegean Seas (Panayotidis and Liapi 1990).

Part	AEGEAN SEA				LIGURIAN SEA			
	Spike	n	m	s.d.	n	m	s.d.	t-test
2	1	33	58.50	1.2	10	55.50	0.41	***
2	2	33	49.30	0.7	11	48.10	0.44	***
2	3	33	37.30	0.7	10	37.80	0.65	-
2	4	3	28.20	0.8	5	28.40	0.26	-
4	1	33	24.10	0.5	11	26.30	0.19	***
4	2	33	20.00	0.5	11	23.40	0.22	***
4	3	33	25.00	0.9	10	23.40	0.73	***
	4	3	12.60	5.1	5	28.90	0.13	***
5	1	33	24.20	0.7	11	27.10	0.35	***
5	2	33	17.20	0.8	11	22.00	0.23	***
5	3	33	21.00	0.7	10	21.20	0.74	-
5	4	3	11.50	5.8	5	26.40	0.09	***

- Bavestrello G 1983. Nuove osservazioni sulle praterie di *Posidonia oceanica* (L.) Delile del versante occidentale del Golfo Marconi (Riviera di Levante). *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova* 50-51 (1982-1983): 99-104.
- Boudouresque CF and Meinesz A 1982. Découverte de l'herbier de Posidonie. *Cahier Parc nation. Port-Cros Fr.* 4: 1-81.
- Buia MC and Mazzella L 1991. Reproductive phenology of the Mediterranean seagrasses *Posidonia oceanica* (L.) Delile, *Cymodocea nodosa* (Ucria) Aschers., and *Zostera noltii* Hornem. *Aquatic Botany* 40: 343-362.
- Caye G and Meinesz A 1984. Observations sur la floraison et la fructification de *Posidonia oceanica* dans la baie de Villefranche et en Corse du Sud. *In* International Workshop on *Posidonia oceanica* beds. Boudouresque CF, Jeudy de Grissac A and Olivier J (eds), GIS Posidonie, Marseille 1: 193-201.
- Den Hartog C 1970. The Seagrasses of the World. North-Holland. Amsterdam: 277 p.
- Giraud G 1977. Recensement des floraisons de *Posidonia oceanica* (Linné) Delile en Méditerranée. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* 24 (4): 127-130.
- Giraud G 1979. Sur une méthode de mesure et de comptage des structures foliaires de *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile. *Bull. Mus. Hist. Nat., Marseille*, 39: 33-39.
- Legendre L and Legendre P 1983. Numerical ecology. Development in Environmental Modelling. 3. Elsevier-Amsterdam.
- Meinesz A, Caye G, Loques F and Molenaar H 1993. Polymorphism and development of *Posidonia oceanica* transplanted from different parts of the Mediterranean into the National Park of Port-Cros. *Botanica Marina* 36 (3): 209-216.
- Morri C, Bianchi CN, Peirano A, Romeo G and Tunesi L 1988. L'ambiente marino tra Punta della Chiappa e Sestri Levante: ecotipologia e proposta di carta bionomica. *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*, 52 suppl. (1986): 213-231.
- Panayotidis P, Papanthassiou E and Katsiki VA 1985. An important flowering of *Posidonia oceanica* (L.) Delile in the Saronikos Gulf (Aegean sea, Greece) during 1985. *Posidonia Newsletter* 2 (2): 23-27.
- Panayotidis P and Liapi A 1990. Note sur l'inflorescence de *Posidonia oceanica* (L.) Delile (Potamogetonaceae). *Thalassographica* 13, suppl. 1: 39-42.

- Pergent G, Ben Maiz N, Boudouresque CF and Meinesz A 1989. The flowering of *Posidonia oceanica* over the past fifty years : a lepidochronological study. In International Workshop on *Posidonia oceanica* beds. Boudouresque CF, Meinesz A, Fresi E and Gravez V (Eds), GIS Posidonie Marseille, 2 : 69-76.
- Pessani D, Caltagirone A, Poncini F and Vetere M 1987. Confronto tra due praterie di *Posidonia oceanica* della Riviera Ligure di Levante e di Ponente. 1. Descrizione e parametri fenologici. *Posidonia Newsletter* 1 (2) : 5-20.
- Pessani D, Caltagirone A, Poncini F and Vetere M 1989. Confronto tra due praterie di *Posidonia oceanica* della Riviera Ligure di Levante e di Ponente. 2. La fauna epifita. In International Workshop on *Posidonia oceanica* beds by CF Boudouresque, A Meinesz, E Fresi and V Gravez (Eds), GIS Posidonie Marseille, 2 : 161-174.
- Relini G and Moretti S 1986. Artificial reef and *Posidonia* bed protection off Loano (Western Ligurian Riviera). *Fao Fisheries Report*, 374 : 104-108.
- Sara' M 1985. Ecological factors and their biogeographic consequence in the Mediterranean ecosystems. In Mediterranean Marine ecosystems. Moraitou-Apostolopoulou M and Kiortsis V (eds) Plenum Publishing Corporation : 1-17.
- Sanchez Lisazo JL and Ruiz Fernandez JM 1993. Floraciones recientes de *Posidonia oceanica* (L.) Delile en el sudeste de la peninsula Iberica. *Publ. Espec. Inst. Esp. Oceanogr.* 11 : 105-109.
- Semroud R, Verlaque R, Crouzet A and Boudouresque CF 1992 a. On a broad-leaved form of the seagrass *Posidonia oceanica* (Posidoniaceae) from Algiers (Algeria). *Aquatic Botany* 43 : 181-198.
- Semroud R, Verlaque R, Crouzet A and Boudouresque CF 1992 b. A propos d'une population de *Posidonia oceanica* (Posidoniaceae) de la region d'Alger (Algérie). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* 33 : 51-52.
- Thelin I and Boudouresque CF 1985. *Posidonia oceanica* flowering and fruiting recent data from an international inquiry. *Posidonia Newsletter* 1 (1) : 5-14.
- Tomlinson PB 1982. Anatomy of the monocotyledons. Metcalfe CR (ed.), Clarendon Press, Oxford 7 : 370-383.
- Vetere M, Pessani D and Gruppo Biologia Marina S.S.P., 1989 a. La prateria di *Posidonia oceanica* di Dianio Marina (Liguria) : la struttura a "cordoni". *Oebalia* 15 (1) ns : 345-350.
- Vetere M, Pessani D and Gruppo Biologia Marina S.S.P., 1989 b. Morfologia e fruttificazione della prateria di *Posidonia oceanica* di Bergeggi (Liguria). *Oebalia* 15 (1) n.s. : 351-354.
- Wurtz M, Repetto N and Matricardi G 1988. A simple and fast method to obtain rough ensity maps of the *Posidonia oceanica* beds. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* 31 (2) : 316.

Reçu le 27 juin 1995 ; received June 27, 1995

Accepté le 27 novembre 1995 ; accepted November 27, 1995

REFERENCES

- Azouzi M, Bissari CN, Gagnani GP and Monti C 1993. Climatic fluctuations, current variability and marine species distribution - a case study in the Ligurian Sea (north-west Mediterranean). *Oceanologica Acta* 18 (2) : 139-149.
- Baldoni A, Baldoni G, Belloni S, Boero F, Calabro R, Pansini M and Proietto R 1983. Valutazione dello stato di alcune praterie di *Posidonia* del Mar Ligure sottoposte a diverse condizioni di inquinamento. In International Workshop on *Posidonia oceanica* beds. Boudouresque CF, Fresi E and Gravez V (Eds), GIS Posidonie Marseille, 1 : 73-78.

SEXUALITÉ, CYCLE SEXUEL ET REPRODUCTION DE L'URANOSCOPE (*URANOSCOPIUS SCABER*) DE TUNISIE

*Sexuality, sexual cycle and reproduction of uranoscope (Uranoscopius scaber)
of Tunisia*

B. BOUNDKA¹, M. H. KTARI¹, J.-P. QUIGNARD²

¹ Laboratoire de Biologie animale, Faculté des Sciences de Tunis, Campus Universitaire, Tunisie

² Laboratoire d'Ichthyologie et de Parasitologie Générale, USTL, place E.-Bataillon, 34060, Montpellier cedex, France

URANOSCOPIUS SCABER
MÉDITERRANÉE TUNISIE
SEXUALITÉ
CYCLE SEXUEL
REPRODUCTION

URANOSCOPIUS SCABER
MEDITERRANEAN TUNISIA
SEXUALITY
SEXUAL CYCLE
REPRODUCTION

RÉSUMÉ. – Chez l'Uranoscope (*Uranoscopius scaber* L., 1758) les sexes sont séparés. La sex ratio varie en fonction de la taille. La première maturité sexuelle survient à une taille de 110 mm (1 an d'âge) chez les mâles et de 140 mm (2 ans d'âge) chez les femelles. L'observation macroscopique des gonades a permis d'estimer la période de ponte de cette espèce. L'émission des produits génitaux a lieu généralement de mai à août.

ABSTRACT. – In the uranoscope, sexes are separated. The sex ratio varies as a function of the size. Sexual maturity first appears when males are 110 mm in length (1 year old) and females are 140 mm in length (2 years old). Macroscopic observations of the gonads allowed to estimate the spawning period of the species. The emission of genital products generally occurs from May to August.

INTRODUCTION

L'Uranoscope n'a fait l'objet d'aucune étude détaillée concernant la reproduction et le cycle sexuel. Pour les côtes de la Méditerranée, le seul travail enregistré pour cette espèce, est celui de Sanz (1985) consacré à la population des côtes espagnoles. Tous les autres travaux sont d'ordre général et sont dus notamment à Raffaele (1888), Fage (1918), Salfi (1933), Dieuzeide *et al.* (1955), Banarescu (1964), Bougis (1969), Mikhailenko (1972) et Hureau (1986). Pourtant cette espèce présente non seulement un intérêt scientifique mais aussi commercial.

Dans ce travail, nous avons cherché à analyser les modalités de l'évolution sexuelle et de la reproduction en précisant la taille de première maturité sexuelle, la période de ponte, et la sex-ratio.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'étude de la sexualité et de la reproduction a été réalisée à partir de 683 individus de longueur totale comprise entre 110 et 280 mm, pêchés dans le golfe de Tunis durant une année. Le chalut fournit la presque totalité des Uranoscopes débarqués dans les ports.

1. Mesures et pesées

Chaque spécimen est mesuré au mm le plus proche et pesé au gramme près, avec ses viscères ainsi que éviscéré. Son foie et ses gonades sont prélevés et pesés au 1/100 gramme.

Après incision de la cavité abdominale du Poisson, l'observation macroscopique des gonades a porté comme le préconise Albaret (1977) sur : la coloration, la consistance, l'importance de la vascularisation superficielle, l'épaisseur et la transparence de la paroi ovarienne (possibilité d'observer les œufs au travers de cette paroi), la forme et le volume occupé par les gonades dans la cavité abdominale. Nous avons en plus, noté la présence ou l'absence du sperme pour les individus mâles.

2. Indices utilisés

Pour connaître la première maturité sexuelle, le cycle sexuel et préciser la période de reproduction, nous avons suivi régulièrement l'évolution du rapport gonadosomatique,

$$RGS = \frac{W_g}{W_v} \times 100,$$

avec W_g : masse des gonades en gramme, W_v : masse du Poisson éviscéré en g.

La production des gamètes exige une importante quantité d'énergie (Hoar 1957) que le foie se charge de faire transiter vers les gonades avec ou sans stockage

Tabl. I. Variation du pourcentage des mâles et des femelles en fonction des mois.

Variation of the percentage of males and females as a month function.

Mois	Mâles		Femelles		X ²
	Nombre	%	Nombre	%	
J	43	70,49	18	29,51	10,24
F	39	56,52	30	43,48	1,17
M	25	49,02	26	50,98	0,02
A	20	54,05	17	45,95	0,24
M	39	47,56	43	52,44	0,19
J	33	63,46	19	36,54	3,77
J	36	52,17	33	47,83	0,13
A	28	46,67	32	53,33	0,27
S	33	66	17	34	5,12
O	32	68,08	15	31,92	6,15
N	23	46	27	54	0,32
D	28	50,91	27	49,09	0,02

préalable. C'est la raison pour laquelle nous avons étudié les variations mensuelles du rapport hépatosomatique (RHS).

$$RHS = \frac{W_f}{W_v} \times 100,$$

où W_f : masse du foie en g, W_v : masse du Poisson éviscéré en g.

En ce qui concerne le stockage des graisses dans les muscles, l'indice retenu est le coefficient de condition (K) ou coefficient de Fulton (Le Cren 1951).

$$K = \frac{W_v}{Lst^3} \times 100,$$

W_v : masse du Poisson éviscéré en g; Lst : longueur standard du Poisson.

RÉSULTATS

Proportions des sexes

L'Uranoscope ne présente aucun caractère sexuel secondaire permettant de distinguer les sexes. Il est alors indispensable de procéder à une observation de la gonade.

1. Variations des proportions des sexes en fonction du temps (Tabl. I)

Sur 683 Uranoscopes, 304 sont femelles et 379 mâles, soit respectivement en pourcentage 44,51 et 55,49. Les mâles sont plus nombreux que les femelles ($x^2 = 8,23$).

Suivant les valeurs mensuelles du x^2 , nous avons considéré 2 grandes périodes de l'année :

la première période, inclut la ponte, débute au mois de février et s'achève au mois d'août. Il

n'y a pas de dominance de l'un ou de l'autre sexe. Sur 420 Uranoscopes, nous avons dénombré 220 mâles et 200 femelles soit 52,38 et 47,62 % et $x^2 = 0,95$ ($x^2 < 3,84$, la différence n'est pas significative).

la seconde période, va de septembre à janvier. On note dans ce cas une assez nette dominance numérique des mâles : sur 263 individus, 159 sont des mâles et 104 des femelles, soit respectivement 60,4 et 39,54 % avec $x^2 = 11,50$ ($x^2 > 3,84$, la différence est significative).

2. Variations de la proportion des sexes en fonction de la taille (Fig. 1)

Nous pouvons distinguer 3 grands groupes en fonction de la longueur totale (LT) des individus.

- Dans la tranche de taille (LT) comprise entre 110 et 180 mm, le nombre des mâles est significativement plus grand que celui des femelles = 292 mâles contre 127 femelles sur un total de 419 individus ($x^2 = 64,98$).

- Pour les tailles (LT) allant de 190 à 200 mm, nous avons dénombré 140 individus, 69 mâles et 71 femelles. Ici, il n'y a pas de dominance de l'un ou de l'autre sexe ($x^2 = 0,03$).

- Pour des tailles (LT) supérieures à 200 mm, le nombre de femelles est supérieur à celui des mâles. Sur 124 Poissons, nous avons dénombré seulement 18 mâles et 106 femelles, soit 14,52 et 85,5 % ($x^2 = 62,45$). Au-delà de 230 mm, les mâles sont absents.

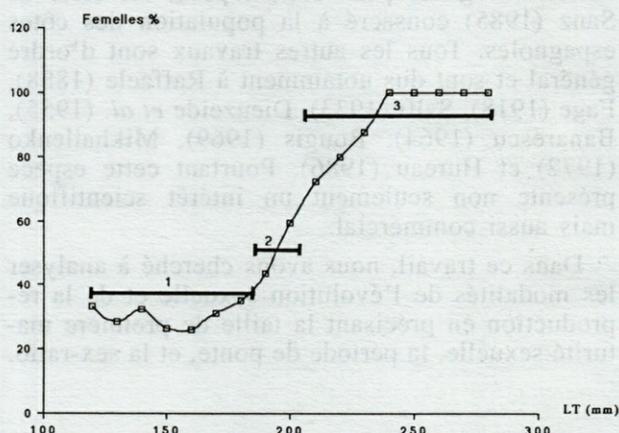


Fig. 1. Evolution du pourcentage des femelles en fonction de la taille. 1 : 110 à 180 mm (dominance des mâles); 2 : 180 à 200 mm (égalité numérique des sexes); 3 : > 200 mm (dominance des femelles).

Evolution of the percentage of females as a function of the size. 1 : 110 to 180 mm (dominance of males); 2 : 180 to 200 mm (numerical equality of sexes); 3 : > 200 mm (dominance of females).

TAILLE DE PREMIÈRE MATURITÉ SEXUELLE

Pour cette étude, nous nous sommes basés sur les individus capturés en mai et juin car durant ces mois, les individus adultes sont en période de pleine maturité sexuelle.

Toutes les femelles, dont la taille est 130 mm, ont un RGS très faible ($RGS < 2$) et sont immatures. Celles qui ont une longueur totale

160 mm sont toutes mûres, leur RGS minimum est égal à 2. La représentation graphique de la répartition du pourcentage de femelles mûres donc adultes en fonction de la taille, montre une tranche de taille comprise entre 135 et 155 mm dans laquelle et pour une même taille, se trouvent des individus mûrs et immatures. Dans cet intervalle s'effectue le passage progressif de l'état juvénile à l'état adulte (Fig. 2). Le point critique 50 % correspond à une longueur de 140 mm. La plus petite femelle mûre mesure 140 mm et la taille observée pour la plus grande femelle immature est de 150 mm.

En ce qui concerne les mâles, les individus dont la longueur totale est inférieure à 110 mm sont absents de nos échantillons.

Dans l'intervalle de tailles comprises entre 110 et 125 mm, nous avons identifié des individus mûrs et immatures : c'est une zone de transition de l'état juvénile à l'état adulte (Fig. 2). Le plus petit mâle mûr mesure 110 mm, son $RGS = 0,78$ et le plus grand mâle immature a une taille de 120 mm et un RGS de 0,21. Tous les mâles ayant une taille égale ou supérieure à 125 mm, sont mûrs. Nous remarquons une différence de taille de 30 mm entre la taille de première maturité sexuelle des femelles et celle des mâles.

CYCLE SEXUEL ET PÉRIODE DE PONTE

1. Rapport gonadosomatique RGS

Les femelles (Tabl. II A ; Fig. 3 A). La première phase ou pré-ponte débute en février, le RGS augmente légèrement d'un mois à l'autre (février : 2,75 ; mars : 2,96 ; avril : 3,20). Les ovaires commencent leur développement et occupent plus du tiers de la cavité abdominale. Ils sont jaunâtres et faiblement vascularisés. Les ovocytes deviennent de plus en plus visibles.

La phase de maturation s'effectue en mai. Les ovocytes deviennent gros et bien visibles à l'œil nu à travers la paroi ovarienne. Les gonades occupent les deux tiers et parfois même la totalité de la cavité abdominale. Leur masse augmente considérablement et rapidement. Le RGS atteint

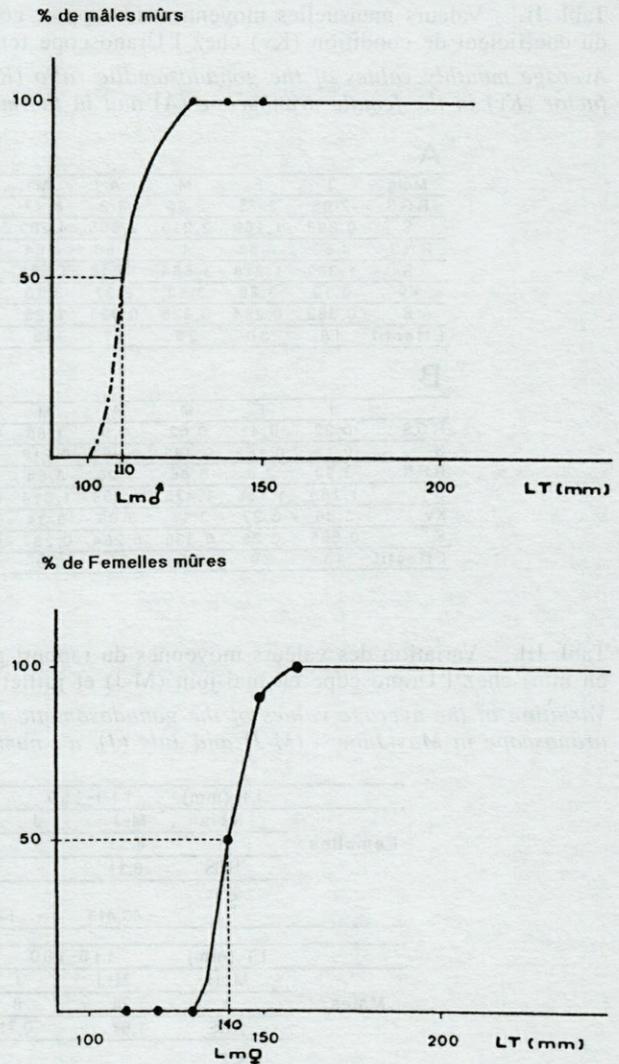


Fig. 2. Pourcentage des mâles et des femelles adultes en fonction de la taille des individus (LT en mm).

Percentage of the adult males and females as a function of the size of individuals (LT in mm).

sa valeur maximale en mai : 8,47. A ce stade débute la ponte.

Les valeurs mensuelles du RGS chutent assez brusquement en juin : 6,28 ; juillet : 4,35 ; août : 3,29. Cette diminution du RGS s'explique par l'évacuation des produits génitaux de certaines femelles dont les gonades, deviennent flasques, vides, plus petites.

La post-ponte commence pour les individus les plus précoces en juin et en septembre pour les plus tardifs. La diminution du RGS se poursuit pour atteindre en décembre sa valeur la plus basse.

Tous les individus dont la taille est inférieure à 140 mm sont immatures ($RGS < 2$).

Les mâles (Tabl. II B ; Fig. 3 B). Les phases évolutives du cycle sexuel des femelles se retrouvent à la même période chez les mâles.

Tabl. II. Valeurs mensuelles moyennes du rapport gonadosomatique (RGS), du rapport hépatosomatique (RHS) et du coefficient de condition (Kv) chez l'Uranoscope femelle (A) et mâle (B), s : écart-type.

Average monthly values of the gonadosomatic ratio (RGS), of the hepatosomatic ratio (RHS) and of the condition factor (Kv) in the female uranoscope (A) and in the male uranoscope (B). s : standard deviation.

A												
Mois	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
R.G.S	2,05	2,75	2,96	3,2	8,47	6,28	4,35	3,29	2,19	1,3	1,1	0,91
S	0,993	1,169	2,213	2,605	4,203	4,156	2,474	3,128	1,475	0,847	0,384	0,429
R.H.S.	4,58	4,58	4	3,68	4,64	3,88	3,29	3,05	3,26	3,6	2,75	3,49
S	1,303	1,218	1,684	1,618	1,598	1,395	1,238	1,232	1,197	1,143	1,06	1,168
Kv	3,12	3,28	3,13	2,97	3,13	3,01	2,98	3,02	2,95	3,34	3,03	3,26
S	0,382	0,294	0,328	0,323	0,25	0,289	0,237	0,293	0,206	0,282	0,278	0,277
Effectif	18	30	26	17	43	19	33	32	17	15	27	27

B												
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
R.G.S	0,32	0,41	0,62	0,9	1,85	1,88	1,29	1,04	0,83	0,38	0,37	0,32
S	0,13	0,162	0,393	0,464	0,717	0,854	0,791	0,514	0,581	0,151	0,135	0,241
R.H.S.	3,93	3,8	3,86	3,25	3,64	3,08	2,84	2,24	3,11	3,35	2,46	3,2
S	1,184	1,156	1,475	1,298	1,314	0,955	0,944	0,923	1,249	1,082	0,703	0,862
Kv	3,36	3,27	3,15	3,09	3,34	3,16	3,2	3,17	3	3,27	2,97	3,32
S	0,565	0,28	0,335	0,264	0,287	0,245	0,244	0,207	0,343	0,254	0,327	0,233
Effectif	43	39	25	20	39	33	36	28	33	32	23	28

Tabl. III. Variation des valeurs moyennes du rapport gonadosomatique (RGS) en fonction de la classe de taille (LT en mm) chez l'Uranoscope en mai-juin (M-J) et juillet (J). n : effectif, S² : variance.

Variation of the average values of the gonadosomatic ratio (RGS) as a function of the size class (LT in mm) in the uranoscope in May-June - (M-J) and July (J). n : numbers of specimens; S² : variation.

		LT (mm) 110-150		160-200		210-250		> 260	
		Mois		Mois		Mois		Mois	
		M-J	J	M-J	J	M-J	J	M-J	J
Femelles	n	4	-	38	11	65	13	1	4
	RGS	8,11	-	8,27	5,01	8,40	4,39	-	6,36
	S ²	40,413	-	17,284	10,098	11,084	1,193	-	2,223

		LT (mm) 110-150		160-200		210-250	
		Mois		Mois		Mois	
		M-J	J	M-J	J	M-J	J
Mâles	n	24	8	45	26	3	2
	RGS	1,87	0,71	1,83	1,46	2,25	1,31
	S ²	0,530	0,037	0,573	0,699	2,521	0,744

La phase de maturation lente débute en février et se poursuit jusqu'en avril. Les testicules sont très petits, plus ou moins filiformes. Le RGS est très faible en janvier. Il augmente un peu en février, mars et avril.

La phase de maturation rapide se déclenche en mai et se poursuit en juin. Les testicules occupent alors les deux tiers de la cavité générale. Ils sont blancs et présentent une laitance abondante et fluante. Le RGS est à son maximum en mai : 1,85 et en juin : 1,88. A ce stade, les mâles sont mûrs.

Tous les mâles de longueur totale égale ou supérieure à 110 mm sont mûrs, leurs testicules contenant des spermatozoïdes. Notons qu'il ne faut pas exclure une maturité à une taille inférieure puisque nous n'avons jamais disposé de petits mâles. L'émission des spermatozoïdes commence en mai et s'achève en août et parfois en septembre. Durant cette période, une très légère incision dans la paroi des testicules provoque l'écoulement d'un liquide blanchâtre.

La phase post-ponte débute en octobre. Les testicules sont flasques. Le RGS est très bas.

En janvier, les testicules ne contiennent plus de spermatozoïdes. En ce qui concerne les juvéniles, les testicules sont très petits, filamenteux et translucides.

Aussi bien chez les femelles que chez les mâles, la distribution des valeurs individuelles des RGS en fonction de la taille durant la période de reproduction (mai-juin, juillet), montre que ces deux grandeurs ne présentent aucune corrélation, ceci est dû en grande partie au fait qu'il existe en même temps des femelles en phase de grand accroissement de leurs gonades et des femelles en cours de ponte ou ayant achevé de pondre et également deux catégories de mâles, les uns en phase de maturation et les autres en cours d'émission (Tabl. III).

Période de ponte. La ponte commence en mai, les plus gros Poissons sont prêts à pondre. Leurs ovaires présentent des ovocytes chargés de vitel-

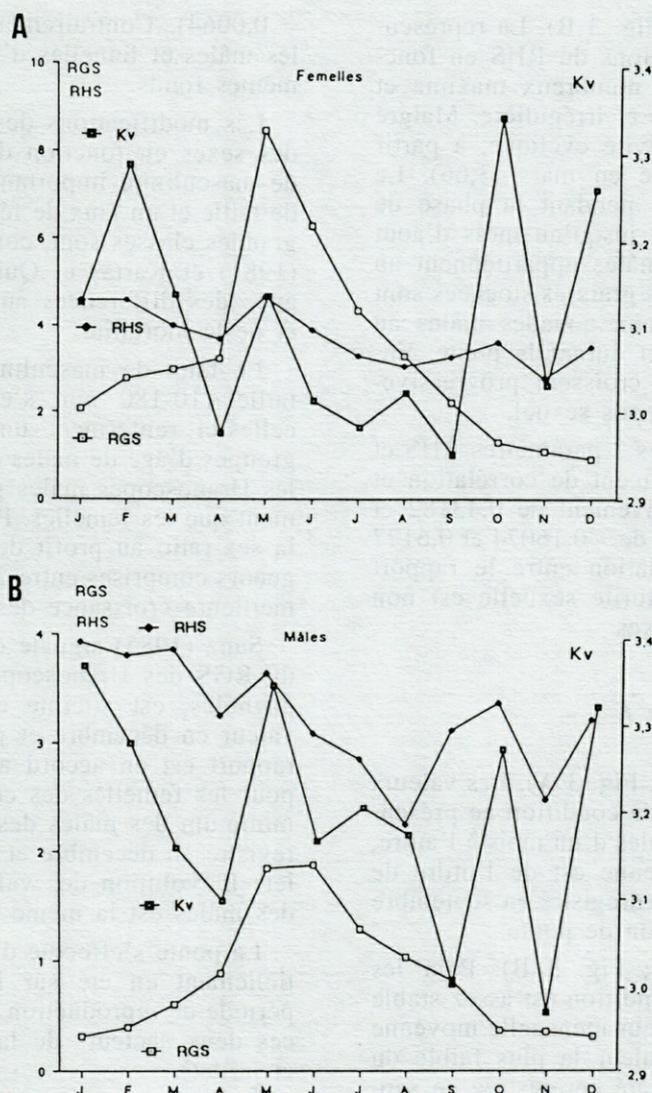


Fig. 3. Variation en fonction des mois des rapports gonadosomatique (RGS) et hépatosomatique (RHS) et du coefficient de condition (Kv) chez l'Uranoscope femelle (A) et chez l'Uranoscope mâle (B).

Variation as a function of months of the gonadosomatic ratio (RGS), of the hepatosomatic (RHS) and of the condition factor (Kv) in the female uranoscope (A) and in the male uranoscope (B).

lus dépassant 1,7 mm de diamètre et pouvant atteindre 2 mm. La simple pression exercée sur les flancs provoque l'expulsion des ovocytes. Ces derniers sont hyalins, riches en réserves; la ponte s'achève généralement en août. En effet, il y a encore en août quelques femelles avec un fort RGS (LT = 224 mm, RGS = 8,12; LT = 200 mm, RGS = 13,56; LT = 180 mm, RGS = 8,46) et même en septembre pour les plus tardives. L'activité sexuelle des mâles se prolonge jusqu'en septembre.

REPRODUCTION ET UTILISATION DES RÉSERVES

1. Rapport hépatosomatique RHS

Les femelles (Tabl. II A; Fig. 3 A). Bien que la valeur maximale du RHS soit de 4,64 au mois de mai, on note une forte augmentation de ce rapport bien antérieure à celle du rapport RGS. La diminution de ces 2 indices est sensiblement concomitante; ce schéma évolutif, même s'il n'est pas exactement du type «Gadus», se rapproche suffisamment pour qu'on puisse l'assimiler à ce dernier.

Les mâles (Tabl. II B; Fig. 3 B). La représentation graphique des variations du RHS en fonction des mois, montre de nombreux maxima et minima d'ampleur variable et irrégulière. Malgré cela il se dessine une activité cyclique, à partir d'un RHS élevé enregistré en mars (3,66). Le RHS subit une régression pendant la phase de maturation qui se poursuit jusqu'au mois d'août (2,24). Les Uranoscopes mâles appartiennent au type «Gadus». En effet, les graisses stockées sont mobilisées et transférées aux gonades mâles au cours de leur maturation et durant la ponte. Ensuite les valeurs du RHS croissent progressivement durant la phase du repos sexuel.

L'étude de la relation des 2 paramètres RHS et RGS, montre que le coefficient de corrélation et la probabilité sont respectivement de 0,43182 et 0,1610 pour les femelles et de - 0,16074 et 0,6177 pour les mâles. La corrélation entre le rapport hépatosomatique et la maturité sexuelle est non significative pour les 2 sexes.

2. Coefficient de condition K

Les femelles (Tabl. II A; Fig. 3 A). Les valeurs mensuelles du coefficient de condition ne présentent pas de variations notables d'un mois à l'autre. La valeur mensuelle moyenne est de l'ordre de 3,10. Le Kv minimum est enregistré en septembre (2,95) donc en fin de saison de ponte.

Les mâles (Tabl. II B; Fig. 3 B). Pour les mâles, ce coefficient de condition est assez stable d'un mois à l'autre. La valeur mensuelle moyenne est voisine de 3,18. La valeur la plus faible du coefficient de condition a été enregistrée en septembre (3,00) et en novembre (2,97).

L'analyse de la relation entre les 2 indices K et RGS, montre que le coefficient de corrélation et la probabilité sont respectivement de - 0,27918 et 0,3795 pour les femelles et de 0,00186 et 0,29954 pour les mâles. La corrélation entre le coefficient de condition et la maturité sexuelle n'est pas significative pour les deux sexes.

DISCUSSION

Parmi les hypothèses que l'on peut avancer pour expliquer les variations des proportions des sexes en fonction du temps, on peut émettre celle d'une ségrégation des sexes. Durant la période de repos sexuel, les mâles et les femelles occuperaient des fonds distincts exploités ou non par les chalutiers.

Sanz (1985) souligne que sur les côtes espagnoles, la sex-ratio est équilibrée. En effet sur 250 spécimens étudiés, 126 étaient des mâles (x^2

= 0,0064). Contrairement aux côtes tunisiennes, les mâles et femelles d'Espagne occuperaient les mêmes fonds.

Les modifications des proportions numériques des sexes en fonction de la taille, avec un taux de masculinité important dans les petites classes de taille et un taux de féminité important dans les grandes classes sont, comme le soulignent Kartas (1981) et Kartas et Quignard (1984) en rapport avec des différences au niveau de la croissance et de la mortalité.

Le taux de masculinité dans les tranches de taille 110-180 mm s'explique par le fait que celles-ci renferment un plus grand nombre de groupes d'âge de mâles que de femelles. En effet, les Uranoscopes mâles grandissent moins rapidement que les femelles. Par ailleurs, l'inversion de la sex-ratio au profit des femelles, pour les longueurs comprises entre 210-280 mm est due à une meilleure croissance des femelles.

Sanz (1985) signale que la plus grande valeur du RGS des Uranoscopes femelles des côtes espagnoles, est atteinte en juin et la plus petite valeur en décembre et janvier. L'évolution de ce rapport est en accord avec les résultats obtenus pour les femelles des côtes tunisiennes. Le RGS minimum des mâles des côtes espagnoles est enregistré en décembre et le maximum en juin-juillet; L'évolution des valeurs mensuelles du RGS des mâles est la même pour les deux régions.

La ponte s'effectue d'après Sanz (1985) essentiellement en été sur les côtes espagnoles. La période de reproduction est presque la même dans ces deux secteurs de la Méditerranée (mai, juin et juillet).

Aussi bien chez les mâles que chez les femelles, les valeurs du RHS et Kv mensuelles ne montrent pas de variations significatives (Sanz 1985).

CONCLUSION

Uranoscopus scaber est une espèce gonochorique sans aucun dimorphisme sexuel secondaire apparent.

En ce qui concerne la sex-ratio, on note une tendance vers l'égalité numérique des sexes de la fin de l'hiver (février) à l'été (août). En fonction de la taille, il y a dominance des mâles dans les petites classes de tailles (110 à 180 mm), égalité numérique des sexes pour les classes de tailles intermédiaires (190 à 200 mm) et une nette dominance des femelles pour les classes de tailles supérieures à 200 mm. Des différences dans la croissance et la longévité entre mâles et femelles sont à l'origine de ces variations. Le développe-

ment tardif des ovaires permet aux femelles d'investir dans la croissance somatique plus longtemps que les mâles et l'effort reproducteur étant retardé d'augmenter les chances de survie.

Quant à la taille et l'âge de la première maturité sexuelle, les femelles sont sexuellement plus tardives que les mâles. Elles sont adultes à l'âge de 24 mois contre 12 pour les mâles, leur taille est supérieure puisque la plus petite femelle mûre mesure 140 mm et le plus petit mâle mûr mesure 110 mm.

La période de reproduction est estivale. L'émission des cellules sexuelles mâles et femelles a lieu généralement de mai à août.

Le foie se comporte comme accumulateur de lipides utilisés ensuite au moment de la gamétogénèse. L'embonpoint dans les deux sexes est légèrement influencé par l'activité sexuelle, l'Uranoscope ne subit qu'un léger amaigrissement consécutif à la reproduction.

La comparaison entre les Uranoscopes méditerranéens des côtes d'Espagne et de Tunisie montre que les proportions des sexes sont différentes.

REFERENCES

- Albaret JJ 1977. La reproduction de l'albacore (*Thunnus albacares*) dans le golfe de Guinée. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.* 15 (4) : 389-419.
- Banarescu P 1964. Pisces. Osteichthyes. *Fauna Repub. pop. rom., Bucuresti* 13 : 962 p.
- Bougis P 1969. Atlas des Poissons. Poissons marins. Tome II. Editions N. Boubée et Cie : 234 p.
- Dieuzeide R, Novella M, Roland J 1955. Catalogue des Poissons des côtes algériennes. *Bull. Stn Aquic. Pêche, Castiglione* 3 (n.s) (6) : 384 p.
- Fage L 1918. Shore-Fishes. *Rep. Dan. oceanogr. Exped. Medit.* 2 (A3) : 154 p.
- Hoar WS 1957. The gonads and reproduction. In *The physiology of fishes. Vol. I, Metabolism*, Brown M. E. Acad. Press inc. 447 p.
- Hureau C 1986. Uranoscopidae. In *Poissons de l'Atlantique du Nord-Est et de la Méditerranée*. Rédacteurs : PJP Whitehead, M-L Bauchot, J-C Hureau, J Nielsen, E Tortonese. UNESCO, Paris 2 : 955-956.
- Kartas F 1981. Les Clupéidés de Tunisie. Caractéristiques biométriques et biologiques. Etude comparée des populations de l'Atlantique est et de la Méditerranée. Thèse Doct. Etat. Fac. Sci. Tunis : 608 p.
- Kartas F, Quignard JP 1984. La fécondité des Poissons Téléostéens. Collection de Biologie des Milieux Marins 5. Edit. Masson, Paris : 121 p.
- Le Cren ED 1951. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch. *J. Anim. Ecol.* 20 : 201-219.
- Mikhailenko NA 1972. On the biological significance and the dynamics of electrical discharges in weakly electric fish of the black sea. *Zool. Zh.* 50 (9) : 1347-1352.
- Raffaele F. 1888. Le uova galleggianti e le larve dei Teleostei nel gofo di Napoli. *Mitt. zool. Stn Neapel* 8 : 84 p.
- Salfi M. 1933. Sulla metamorfosi dell'*Uranoscopus scaber* L. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli* 13 (2) : 303-310.
- Sanz A 1985. Contribucion al estudio de la biologia de *Uranoscopus scaber* Linnaeus, 1758 (Osteichthyes, Uranoscopidae) del Mediterraneo occidental. *Invest. Pesquera* 49 (1) : 35-46.

Reçu le 20 avril 1995 ; received April 20, 1995

Accepté le 6 juin 1995 ; accepted June 6, 1995

TÉRATOGENÈSE CHEZ *CAPITELLA CAPITATA* SP. I (ANNELIDA : POLYCHAETA)

Teratogenesis in Capitella capitata sp. I (Annelida : Polychaeta)

Antoine GRÉMARE

Chesapeake Biological Laboratory, PO Box 38, Solomons, MD20688, USA

* Present address : Observatoire Océanologique de Banyuls, Université Pierre-et-Marie-Curie, URA CNRS n° 2071,
BP 44, 66651 Banyuls-sur-Mer cedex, France

Email : gremare@arago.obs-banyuls.fr

POLYCHÈTES
CAPITELLA CAPITATA SP. I
TÉRATOGENÈSE

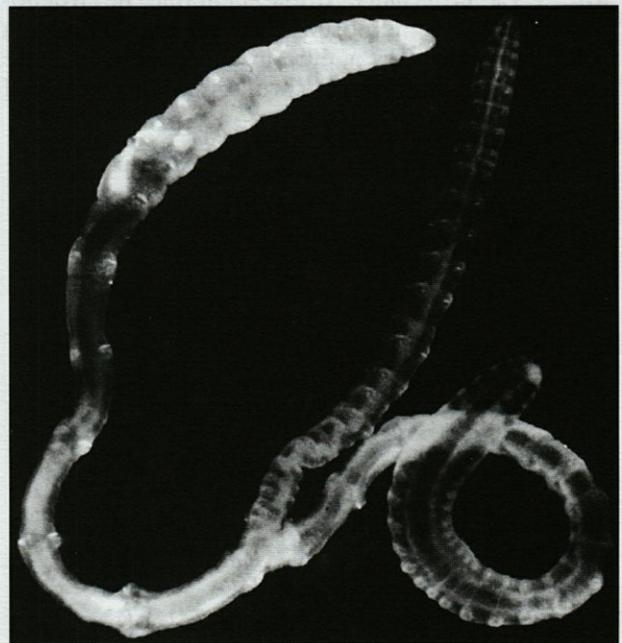
RÉSUMÉ. Cette note a pour objet de signaler l'existence de spécimens adultes de l'Annélide Polychète *Capitella capitata* sp. I possédant deux extrémités postérieures fonctionnelles. Sept individus présentant cette malformation ont été isolés en 1987 d'une culture monospécifique en laboratoire établie au Chesapeake Biological Laboratory (University of Maryland, USA) à partir d'individus initialement récoltés à proximité de Woods Hole (Massachusetts, USA).

POLYCHAETES
CAPITELLA CAPITATA SP. I
TERATOGENESIS

ABSTRACT. This research note aims at reporting the existence of adult *Capitella capitata* sp. I (Annelida : polychaeta) featuring two functional tails. Seven individuals of this kind have been isolated during 1987 from a monospecific laboratory culture held at the Chesapeake Biological Laboratory (University of Maryland, USA) and originating from worms collected in the vicinity of Woods Hole (Massachusetts, USA).

Capitella capitata fut originellement décrite comme une espèce caractéristique des zones où la matière organique est abondante (voir Pearson & Rosenberg 1978 pour revue). Cependant, l'analyse détaillée des cycles de vie, conjuguée à l'emploi de techniques électrophorétiques, a démontré que ce taxon recouvrait en fait plusieurs espèces différentes (Grassle and Grassle 1976). *Capitella capitata* sp. I (Grassle & Grassle 1976) est la première espèce de ce complexe. Le but de cette note est de signaler la présence de certains de ses représentants adultes qui possèdent deux extrémités postérieures.

La population de laboratoire que j'ai étudiée a été établie au Chesapeake Biological Laboratory (Université du Maryland, USA) à partir d'individus récoltés par J.P. Grassle à proximité de Woods Hole (Massachusetts, USA). Son caractère monospécifique a été confirmé en plusieurs occasions par l'analyse électrophorétique de sous-échantillons (Chesney and Tenore 1985). Durant le printemps et l'été 1997, cette population a été échantillonnée extensivement en vue de la réalisation d'expériences destinées à déterminer les effets de la quantité et de la qualité de la nourriture disponible sur la reproduction (Grémare *et al.* 1988, Grémare 1994) et la croissance (Marsh *et al.* 1989) de *Capitella capitata* sp. I.



Pl. I. Adulte de *Capitella capitata* sp. I présentant deux extrémités postérieures fonctionnelles. La longueur totale avoisine 2 cm. Le spécimen a été déposé chez J.P. Grassle à la Rutgers University (New Jersey, USA).

Durant cette période, j'ai examiné un minimum de 15 000 individus. Parmi ceux-ci, sept présentaient deux extrémités postérieures (Pl. I). Les deux branches de la ramification n'étaient pas égales dans tous les cas, par contre les deux intestins étaient toujours fonctionnels, ce qui conduisait à la production de pelotes fécales par les deux anus. Les mouvements des coelomocytes indiquaient la continuité des coelomes des trois tronçons corporels. Ces individus ont été maintenus en culture pendant plusieurs semaines pendant lesquelles ils ont montré une croissance normale. Toutes les tentatives de croisement entre ces individus ont cependant échoué. Grassle (1980) avait déjà signalé la présence de métatrochophores « siamoises » chez *Capitella capitata* sp. I. Cet auteur n'était toutefois jamais parvenu à observer les adultes correspondants. Il est raisonnable de penser que les spécimens décrits dans la présente note correspondent aux formes adultes de ces trochophores. Il s'agit donc de leur première signalisation.

Les origines de cette anomalie demeurent obscures. Grassle (1980) suggère que l'obtention de métatrochophores « siamoises » est causée par l'augmentation de la consanguinité au sein de la population. Une autre hypothèse est liée à l'emploi d'un anesthésique ($MgCl_2$ 1% dans de l'eau de mer à 29‰). Cette solution est isotonique (750 mOsm) de l'eau de mer servant aux cultures de *Capitella capitata* sp. I. Si l'anesthésique a un effet, il ne résulte donc pas d'un choc osmotique mais plus probablement de la présence des ions Mg^{++} . La croissance d'une centaine de trochophores ayant été exposées pendant une heure à la solution de $MgCl_2$ a été suivie; aucune d'entre elles n'a présenté de malformations ultérieures. Il

est cependant impossible de tirer une conclusion définitive sur l'origine de cette malformation au vu de cette seule expérience en raison du nombre d'observations qui demeure faible par rapport à la fréquence de la malformation dans la population.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Chesney Jr EJ, Tenore KR 1985. Oscillations of laboratory populations of the polychaete *Capitella capitata* (type I) : their cause and implications for natural populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 20 : 289-296.
- Grassle JF, Grassle JP 1976. Sibling species in the marine pollution indicator *Capitella*. *Science* N.Y. 192 : 276-284.
- Grassle JP 1980. Polychaete sibling species. In *Aquatic oligochaete biology*. Edited by R.O. Brinkhurst and D.G. Cook, Plenum Press, New York : 25-32.
- Grémare A 1994. What describes fecundity of *Capitella* sp. I better : macro or micronutrient availability? *Mar. Biol.* 119 : 367-374.
- Grémare A, Marsh AG, Tenore KR 1988. Short-term reproductive responses of *Capitella capitata* type I (Annelida : polychaeta) fed on different diets. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 123 : 147-162.
- Marsh AG, Grémare A, Tenore KR 1989. Effect of food type and food ration effects on growth of juvenile *Capitella* sp. I (Annelida : Polychaeta) : macro- and micro-nutrients. *Mar. Biol.* 102 : 519-527.
- Pearson TH, Rosenberg R 1978. Macro-benthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 19 : 945-950.

Reçu le 4 avril 1997; received April 4, 1997
 Accepté le 9 juillet 1997; accepted July 9, 1997



Pl. I. Adulte de *Capitella capitata* sp. I présentant deux extrémités postérieures fonctionnelles. La longueur totale mesurée est de 2,5 cm. Le spécimen a été déposé chez J.F. Grassle à la Biologie Université New Jersey, USA.

LE MOLLUSQUE *LYMNAEA TRUNCATULA* (LYMNAEIDAE) DANS LES RIZIÈRES DE L'EST DE L'ESPAGNE

M.A. VALERO¹, R. MARTI¹, M.D. MARCOS¹, F. ROBLES², S. MAS-COMA¹

¹ Departamento de Parasitología, Facultad de Farmacia, Universidad de Valencia, Av. Vicent Andrés Estellés s/n, 46100 Burjassot-Valencia, Espagne

² Departamento de Geología, Facultad de Biología, Universidad de Valencia, Av. Dr. Moliner s/n, 46100 Burjassot-Valencia, Espagne

RIZIÈRES
LYMNAEIDAE
LYMNAEA TRUNCATULA

RÉSUMÉ. – Des prospections malacologiques dans les rizières autour du lac du Parc Naturel de l'Albufera de Valencia (Espagne) ont permis de détecter la présence de *Lymnaea truncatula*, *L. peregra*, *L. palustris*, *L. auricularia*, *Gyraulus sinensis*, *Physella acuta* et *Succinea putris*. C'est le premier relevé pour *L. auricularia* dans cette zone. Une description qualitative des habitats de *L. truncatula* dans les champs de riz, une étude quantitative pendant les quatre saisons de l'année de l'abondance relative de chaque espèce de Mollusque par m² et la densité de *L. truncatula* pour les différentes stations prospectées sont exposées. Les résultats du présent travail mettent en évidence la présence de *L. truncatula* dans les champs de riz pendant toute l'année à l'exception des mois d'avril et de septembre en raison de l'activité humaine sur le terrain (labours agricoles et brûlage) et du mois d'août à cause du dessèchement du terrain.

RICE FIELDS
LYMNAEIDAE
LYMNAEA TRUNCATULA

ABSTRACT. – Snail sampling in the rice fields surrounding the lake of the Albufera Natural Park (Valencia, Spain) has revealed the presence of six aquatic snail species: *Lymnaea truncatula*, *L. palustris*, *L. peregra*, *L. auricularia*, *Gyraulus sinensis* and *Physella acuta*. This is the first report of *L. auricularia* in this geographical zone. A qualitative description of the habitats of *L. truncatula* in the rice fields during the year is given, and a quantitative study is made of the relative abundance of each snail species per square meter, and of *L. truncatula* density at the different prospecting points is made, during all seasons of the year. The results confirm the presence of *L. truncatula* in the rice fields throughout the year, with the exception of April and September – during human activity in the fields (agricultural tilling and burning practices) – and August, when the fields naturally dry out.

INTRODUCTION

Le présent travail a pour but une étude de la bioécologie de *Lymnaea truncatula* (Müller, 1774) (Basommatophora : Lymnaeidae) dans la zone méditerranéenne de la Péninsule Ibérique, et plus particulièrement dans les rizières de l'Albufera de Valencia. L'intérêt appliqué de cette étude réside dans le fait que *L. truncatula* est l'hôte intermédiaire du Trématode *Fasciola hepatica* (Linnaeus, 1758) (Trematoda : Fasciolidae). Il n'existe aucune étude sur cette espèce dans des zones européennes méridionales, et aucun travail ne relate la présence d'espèces de *Lymnaea* dans des rizières européennes.

La fasciolose est une maladie parasitaire produite par les Vers adultes des espèces du genre *Fasciola* (Linnaeus, 1758). Elle cause de grandes

pertes économiques en raison de la mortalité du bétail, de l'élimination des foies parasités et de la diminution de la production de lait et de viande. La fasciolose par *F. hepatica* est une maladie endémique en Europe. De plus, l'homme peut être parasité, de grandes endémies humaines dans diverses parties du monde ayant été détectées dernièrement (Chen et Mott 1990). En Espagne, on la considère comme l'unique zoonose par Trématodes.

F. hepatica présente une adaptation sténoxène aux espèces dulçaquicoles du genre *Lymnaea* Lamarck, 1799 selon les différentes parties du monde (Kendall 1965; Odening 1971; Boray 1982; Malek 1962, 1980, 1985; Mas-Coma et Bargues 1997). En Europe, *L. truncatula* est le Mollusque Gastéropode hôte intermédiaire principal de *F. hepatica*, bien que d'autres espèces aient été décrites comme hôtes alternatifs, telles que *L.*

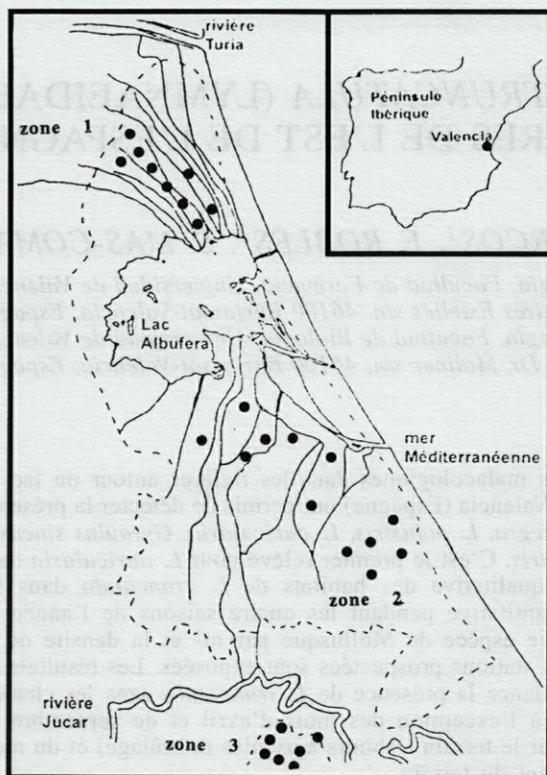


Fig. 1. Localisation géographique des rizières de l'Albufera de Valencia et des zones et stations prospectées.

Geographical location of the rice fields surrounding the lake of the Albufera Natural Park.

palustris (Müller, 1774) et *L. peregra* (Müller, 1774) (Kendall 1950; Pantelouris 1965; Boray 1981, 1982; Dreyfuss *et al.* 1994).

Dans la Péninsule Ibérique, en général, les études effectuées sur la biologie de ces Gastéropodes sont peu abondantes. On peut mentionner des travaux effectués dans des zones irriguées de Salamanque (Simón 1968; Simón et Garmendia 1974) et León (Manga Gonzalez *et al.* 1991), et il convient de souligner que la présence de *L. truncatula* dans les rizières européennes n'a pas, non plus, été décrite.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le milieu

Les stations d'étude sont des terrains en bord de mer, dans la zone délimitée par les rivières Turia et Júcar, dans les municipalités de Sueca, Cullera, Llaurí, Catarroja et Valencia. Ces terrains correspondent à une zone palustre autour du Lac situé dans le Parc Naturel

Tabl. I. Température maximale (T. max.), minimale (T. min.) et moyenne (T. m.) et pluviométrie (P) enregistrées au Lac de l'Albufera (station météorologique de Sueca, 1992).

Maximum, minimum and mean temperature (Tmax, Tmin, Tm, respectively) and rainfall (P) recorded in the lake of the Albufera Natural Park (data obtained from the Meteorological Station in Sueca).

	T. max.	T. min.	T. m.	P
Mois	(° C)	(° C)	(° C)	(mm)
I	13,4	6,0	9,7	14,6
II	15,7	7,4	11,5	95,5
III	17,8	10,1	13,9	19,2
IV	20,9	12,0	16,5	1,5
V	24,1	16,4	20,2	70,9
VI	24,6	16,7	20,6	110,4
VII	28,9	21,1	25,0	0,1
VIII	30,8	23,0	26,9	0,0
IX	27,4	20,4	23,9	24,5
X	23,1	15,1	19,2	37,5
XI	21,6	12,7	17,2	0,4
XII	16,6	10,1	13,3	222,3

de l'Albufera de Valencia qui inclut les rizières, avec une surface de 16 000 ha. Les stations sont divisées en 3 zones entourant le lac de l'Albufera et la rivière Júcar (Fig. 1) : nord du Lac : zone 1 (9 emplacements), sud du lac : zone 2 (12) et sud de la rivière : zone 3 (7). Les stations sont toutes des champs de culture de riz d'une extension qui varie entre 2 000-10 000 m². Les Mollusques ont été récoltés en bordure des champs de riz, à l'interface terre-eau ou air-eau. Dans les 3 zones il y a, au moins, une surface contigüe à un canal d'irrigation cimenté ayant un débit d'eau élevé et qui coule rapidement. On a étudié parallèlement la présence de *L. truncatula* dans les canaux, principalement sur la boue ou fixés aux murs cimentés.

Le climat de la zone appartient au subtype semiaride selon Thornwaite (Pérez-Cueva 1994), sans excès d'eau, mésothermique et avec des précipitations minimales en été. Le mois le plus froid est habituellement janvier (9,7 °C de moyenne) et le plus chaud correspond à août (26,9 °C). La moyenne annuelle est autour de 17 °C, avec une oscillation thermique très réduite à cause de l'effet adoucissant de la mer. Les précipitations annuelles sont de 450 mm, avec un minimum de zéro en été et un maximum de 222,3 mm en décembre, et surtout en octobre (Tabl. I). Cette variabilité élevée conditionne la densité annuelle des Gastéropodes.

Tabl. II. Nombre d'individus récoltés appartenant aux différentes espèces (du 1 Janvier au 31 Décembre 1992).

Specimen number of the different snail species collected between January 1 and December 31, 1992.

	Total
<i>L. truncatula</i>	581
<i>L. peregra</i>	193
<i>L. palustris</i>	37
<i>L. auricularia</i>	19
<i>P. acuta</i>	284
<i>S. putris</i>	122
<i>G. chinensis</i>	836
Total	2072

Echantillonnage des Mollusques

Une même personne a effectué un échantillonnage mensuel de la malacofaune dulçaquicole présente dans les 3 zones, de janvier à décembre 1992. La récolte a été faite par prélèvement individuel de chaque Mollusque sur le substrat (eau, terre, végétation), en suivant une analyse quantitative par m². Pour délimiter la surface du terrain, un ustensile fabriqué avec des piquets de métal et une corde imperméable a été utilisé, lequel, sans altérer l'habitat, permet de recueillir tous les Mollusques vivants trouvés à l'intérieur. Des Mollusques ont été trouvés et récoltés tous les mois, à l'exception d'avril, période des labours, d'août où la terre était complètement sèche, et de septembre où on la brûlait. Dans ces biotopes, on a effectué une analyse qualitative pour identifier les différentes espèces de Gastéropodes présentes et leur localisation habituelle dans l'habitat décrit. Après la récolte, tous les Mollusques de taille suffisante sont identifiés, comptés, puis remis dans leur milieu. Les exemplaires de petite taille sont réintroduits dans le gîte après identification au laboratoire.

Faune malacologique dulçaquicole

La faune malacologique dulçaquicole recueillie et identifiée au cours des 3 années d'étude dans les différentes stations prospectées comprend 4 espèces de Mollusques Lymnaeidae du genre *Lymnaea* : *L. truncatula*, *L. peregra*, *L. palustris* et *L. auricularia*. La malacofaune associée trouvée est constituée par *Succinea putris* (Linnaeus, 1758) (Succineidae), *Gyraulus chinensis* (Ducker, 1848) (Planorbidae) et *Physella acuta* (Draparnaud, 1805) (Physidae) (Tabl. II).

RÉSULTATS

Habitats de *L. truncatula*

Les habitats les plus abondants de *L. truncatula* sont au nombre de 2 :

A) Les rizières : durant leurs périodes d'inondation ou d'humidité, ces rizières présentent des eaux propres et oxygénées et relativement calmes, favorisant le développement de *L. truncatula*. Les localisations d'individus de *L. truncatula* dans les rizières sont : a) autour des champs inondés à l'interface terre-eau, semi-enterrés dans la boue ; b) sur les plantes autour du champ et sur le riz même, toujours sur la face inférieure de la feuille, ou à la base de la tige, au niveau de l'eau ; c) sur les plantes hydrophiles flottantes *Lemna minor* (Linnaeus, 1753) (Lemnaceae) et *L. gibba* (Linnaeus, 1753) (Lemnaceae), aux époques pendant lesquelles elles sont abondantes, et arrivent à couvrir pratiquement la totalité de la surface de l'eau ; d) dans les sillons formés par l'agriculteur pour aérer le champ ; e) dans les petites empreintes laissées par le bétail dans les champs dépourvus d'eau, alors qu'il reste un minimum d'humidité résiduelle.

B) Les canaux d'irrigation : ces canaux peuvent avoir des caractéristiques différentes : être cimentés ou non, être plus ou moins profonds et inondés, avoir ou non une couverture végétale, etc. Les exemplaires de *L. truncatula* se localisent toujours dans la zone d'interface eau-air, dans les cavités de la surface de la paroi, et sur les mousses qui la tapissent, protégés de la lumière directe.

Evolution saisonnière dans les champs de riz

Le Tableau III présente la fréquence moyenne d'apparition de chaque Mollusque par m² dans les 3 zones analysées. Le Tableau IV indique la densité moyenne de *L. truncatula* dans les 4 saisons de l'année. Ces données quantitatives font référence exclusivement aux champs de riz, et non aux canaux d'irrigation.

L'évolution écologique saisonnière des biotopes étudiés permet de distinguer les époques suivantes :

à la fin du printemps-été, les champs de riz commencent à être cultivés après l'aération du substrat et sont artificiellement immergés de la fin du printemps à la fin de l'été ; durant cette période les Mollusques s'installent dans la zone d'interface eau-terre, supportant les hautes températures (> 25 °C) et une évapotranspiration élevée, seulement compensée par l'inondation artificielle ; au début de l'été, on peut trouver de nombreux individus de *L. truncatula* dans les champs, aussi bien sur les bords que sur le riz ; cependant, en août-septembre, les effectifs diminuent notablement, parallèlement au niveau de l'eau des champs ; après la récolte du riz, le terrain devient sec, il ne reste que de petites zones humides en permanence en fonction des pluies ; pendant cette période, il est difficile en général de trouver des Mollusques vivants dans les champs ; ce phéno-

Tabl. III. Evolution saisonnière des abondances relatives (%)/m² du nombre d'individus récoltés appartenant aux différentes espèces (du 1^{er} janvier au 31 décembre 1992) (*L.t.* : *Lymnaea truncatula*; *L.pe.* : *Lymnaea peregra*; *L.pa.* : *Lymnaea palustris*; *L.a.* : *Lymnaea auricularia*; *P.a.* : *Physella acuta*; *S.p.* : *Succinea putris*; *G.c.* : *Gyraulus sinensis*); a : automne; h : hiver; p : printemps; é : été.

Evolution during the four yearly seasons of the relative abundance (%)/m² of the specimens corresponding to the different species in the rice fields (January 1 to December 31, 1992). (*L.t.* : *Lymnaea truncatula*; *L.pe.* : *Lymnaea peregra*; *L.pa.* : *Lymnaea palustris*; *L.a.* : *Lymnaea auricularia*; *P.a.* : *Physella acuta*; *S.p.* : *Succinea putris*; *G.c.* : *Gyraulus sinensis*); a : autumn; h : winter; p : spring; é : summer.

zone	% abondances relatives/m ²						
	<i>L.t.</i>	<i>L.pe.</i>	<i>L.pa.</i>	<i>L.a.</i>	<i>P.a.</i>	<i>S.p.</i>	<i>G.c.</i>
1	a	11,8	-	-	29,4	-	58,8
	h	17,1	4,7	-	7,1	7,1	58,1
	p	33,8	26,2	-	-	20,0	20,0
	é	7,1	19,0	-	-	35,7	19,1
2	a	6,1	-	-	35,9	2,7	55,3
	h	36,1	-	15,2	-	5,2	7,7
	p	13,4	30,5	-	-	8,5	18,3
	é	34,8	27,5	1,4	-	16,8	10,0
3	a	2,4	-	-	9,8	-	87,8
	h	44,4	-	2,6	-	5,3	47,7
	p	51,8	-	19,4	-	8,3	20,5
	é	29,2	10,5	-	-	10,8	3,3

mène confirme le fait qu'aucun biotope périodique ne permet leur survie pendant longtemps (Bednarz 1960);

en automne-hiver, il existe des zones humides en permanence en raison de deux facteurs : d'une part les précipitations sont abondantes en octobre, décembre et février; d'autre part une nouvelle inondation artificielle a lieu : pendant cette période les Mollusques se rencontrent dans les sillons qui apparaissent sur le terrain, dans les trous ou les recoins où persiste un gradient d'humidité adéquat; les températures sont basses mais avec des moyennes supérieures à 10 °C, condition nécessaire au maintien de l'activité du Mollusque et du parasite.

Distribution des différentes espèces de Limnées dans la rizière inondée

L. palustris se localise au fond des rizières et des canaux, surtout dans les zones où le courant

Tabl. IV. Evolution saisonnière de la moyenne du nombre d'individus de *Lymnaea truncatula*/m² récoltés dans les champs de riz (du 1^{er} janvier au 31 décembre 1992); (a : automne; h : hiver; p : printemps; é : été).

Evolution during the four yearly seasons of the relative number of individuals per square meter of *L. truncatula*, collected in the rice fields (January 1 to December 31, 1992); (a : autumn; h : winter; p : spring; é : summer).

zone	moyenne de densité de mollusques (n/m ²)			
	a	h	p	é
	1	8	28,8	13
2	18	28	22	97,6
3	5	34	51	108

est rapide et l'eau très oxygénée. *L. peregra*, espèce de biotopes aquatiques, est généralement associée à *L. truncatula* au fond du champ; en été on la rencontre plutôt sur les tiges des plantes et sur les espèces de *Lemna*. *L. auricularia* a toujours été trouvée en petit nombre. Elle ne partage pas l'habitat de *L. truncatula*, espèce moins aquatique. Elle se localise au fond des canaux où l'eau est abondante et à courant rapide. *S. putris* se localise sur les espèces de *Lemna* et sur la végétation adjacente; dans les parois des canaux-réservoirs on en trouve en grand nombre au niveau supérieur de l'eau. *P. acuta*, également aquatique ne cohabite pas avec *L. truncatula*, bien qu'elle manifeste un préférendum pour l'interface terre-eau également. *G. chinensis* cohabite avec *L. truncatula*, sur le fond des rizières et à la base des tiges de la végétation aquatique; elle est toujours en grand nombre, principalement en automne et en hiver.

DISCUSSION

Les rizières

La grande homogénéité morphologique que présente la rizière sur tout le Parc, est responsable de la petite variété d'habitats où il est possible de rencontrer *L. truncatula*, contrairement à la multiplicité de localisations décrites par Euzéby (1971) et Rondelaud (1978). Dans le présent travail, *L. truncatula* est localisée principalement à l'interface terre-eau des rizières inondées, dans les petits sillons et dans les empreintes du bétail, ce qui correspond aux biotopes décrits par Rondelaud (1978) dans la région française du Limousin. Ces biotopes sont considérés comme des ha-

bitats temporaires selon Taylor (1965) et Euzeby (1971). Quant aux densités populationnelles, elles sont semblables dans les rizières à celles des biotopes les plus communs, temporaires et limnétiques (Taylor 1965; Euzeby 1971; Mendonça 1992) contrairement aux résultats provenant des réservoirs et des milieux aquatiques. Les biotopes où l'on a trouvé l'espèce en Espagne, présentent un climat continental (Manga-González *et al.* 1991; Simón 1968). Dans le parc, le climat est peu sévère, avec des hivers doux, des températures moyennes supérieures à 10 °C et des étés chauds avec des moyennes inférieures à 30 °C, en raison de la proximité de la Méditerranée, qui minimise les oscillations thermiques. Ces conditions climatiques sont idéales pour le développement du Gastéropode *L. truncatula*. Les précipitations à caractère torrentiel avec différents pics se répartissent régulièrement le long de l'année, ce qui augmente le taux d'humidité adéquate pour la biologie du Mollusque (Kendall 1953; Taylor 1965). Cependant, dans un but d'extrapolation à une plus grande échelle, la variabilité de la distribution des précipitations d'une année à l'autre doit être prise en compte. L'écosystème considéré ne présente aucune similitude avec les biotopes décrits en Europe (Wibaut-Isebree Moens 1956; Taylor 1965; Simón 1968; Euzeby 1971; Badie et Rondelaud 1979; Rondelaud 1983; Manga-González *et al.* 1991; Mendonça 1992). Un exemple comparable aux rizières d'Espagne correspond aux rizières japonaises, avec une autre espèce de *Lymnaea*, *L. ollula*, qui joue le rôle d'hôte intermédiaire pour les espèces du genre *Fasciola* (Ueno et Yoshihara 1974; Ueno *et al.* 1976). Il faut souligner la présence au Japon de la fasciolose associée à ce biotope (Sato *et al.* 1979; Sato, 1980; Kimura *et al.* 1980).

Distribution des différentes espèces de Limnées dans la rizière

La distribution des différentes espèces de Limnées dans la rizière présente les caractéristiques décrites par Adam (1960) et Hudendick (1951). Ainsi, *L. truncatula* apparaît comme l'unique espèce ou l'espèce dominante dans les habitats des réservoirs, aspect mentionné par Rondelaud (1978). *L. palustris* et *L. peregra* vivent en association (Bouix-Busson et Rondelaud 1984) et occupent le fond de la rizière, car elles sont aquatiques (Kendall 1950; Hubendick 1951; Adam 1960). Roberts (1950) associe *L. truncatula* et *L. peregra* aux cours d'eau, *L. peregra* vivant sur le fond. Une association négative déjà décrite par Bouix-Busson et Rondelaud (1984) est celle formée par *P. acuta* et *L. truncatula* qui ne partagent jamais les mêmes habitats, car *P. acuta* peut exercer une prédation sur la Limnée. Ce travail repré-

sente le premier relevé pour *L. auricularia* dans cette zone (Gassull 1971; Robles *et al.* 1985); elle se trouve associée à d'autres espèces dans 100 % des cas; néanmoins, elle ne se mélange pas avec les autres espèces de Mollusques, car elle est la plus aquatique de toutes (Adam 1960).

REMERCIEMENTS – Les auteurs expriment leur gratitude au Dr JA Oviedo (Valencia) pour l'identification des Mollusques et au Dr A Comes (Valencia) pour son aide dans l'échantillonnage sur le terrain. Ce travail a été financé par les projets PB92-0517-C02-01 de la DGI-CYT du Ministerio de Educación y Ciencia de Madrid (Espagne) et PDP B2/181/125 de l'OMS à Genève (Switzerland).

BIBLIOGRAPHIE

- Adam W 1960. Faune de Belgique. Mollusques. Tome I. Mollusques terrestres et dulcicoles. Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique : 402 p.
- Badie A, Rondelaud D 1979. Composition systématique et structure écologique du peuplement malacologique des prairies de la Haute-Vienne. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 115 (3-4) : 323-334.
- Bednarz S 1960. On the biology and ecology of *Galba truncatula* Müll. and cercariae of *Fasciola hepatica* L. in basin of the river Barycz. *Acta Parasitol. Pol.* 8 (16) : 279-288.
- Boray JC 1981. Fascioliasis and other trematode infections. I. Recent advances in research on *Fasciola* and other trematodes of animals. *Rev. Adv. Parasit.* W. Slusarski Edit., Warszawa : 317-339.
- Boray JC 1982. Fascioliasis. In C.R.C. Handbook series in zoonoses, Vol. III, Boca Ratón, Florida : 77-88.
- Bouix-Busson D, Rondelaud D 1984. Etude des relations entre deux espèces de Limnées dans leurs habitats naturels. *Rev. Méd. Vet.* 135 : 449-457.
- Chen MG, Mott KE 1990. Progress in assessment of morbidity due to *Fasciola hepatica* infection : a review of recent literature. *Trop. Dis. Bull.* 87 (4) : 1-38.
- Dreyfuss G, Moukrim A, Rondelaud D, Varelle-Morel C 1994. Field observations concerning infection of *Lymnaea palustris* by *Fasciola hepatica*. *J. Helminthol.* 68 : 115-118.
- Euzeby J 1971. Ecologie et biologie de *Lymnaea truncatula* en Europe. *Cah. Méd. Vet.* 40 : 283-289.
- Gassull L 1971. Fauna malacológica de las aguas continentales dulces y salobres del Sudeste Ibérico. *Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares* 16 : 24-94.
- Hubendick B 1951. Recent Lymnaeidae. Their variation, morphology, taxonomy, nomenclature and distribution. *Kungl. Svenska Vetenskap. Fjarde Serien*, 3 (1).
- Kendall SB 1950. Snail hosts of *Fasciola hepatica* in Britain. *J. Helminthol.* 24 (1/2) : 63-74.
- Kendall SB 1953. The life-history of *Limnaea truncatula* under laboratory conditions. *J. Helminthol.* 27 (1/2) : 17-28.

- Kendall SB 1965. Relationships between the species of *Fasciola* and their Molluscan hosts. *Adv. Parasit.* 3 : 59-95.
- Kimura S, Shimizu A, Kawano J 1980. Extermination of *Fasciola gigantica* metacercariae. *J. Parasitol.* 66 (4) : 699-700.
- Manga González Y, González Lanza C, Otero Merino CB 1991. Natural infection of *Lymnaea truncatula* by the liver fluke *Fasciola hepatica* in the Porma Basin, León, NW Spain. *J. Helminthol.* 65 : 15-27.
- Malek EA 1962. Laboratory Guide and notes for Medical Malacology. Burgess Publishing Co., Minneapolis, 154 p.
- Malek EA 1980. Snail-transmitted Parasitic Diseases. Vol. I et II. CRC Press, Inc., Boca Ratón, Florida, 334 p.
- Malek EA 1985. Snail host of schistosomiasis and other snail-transmitted diseases in tropical America : a manual. Pan American Health Organization. Scientific Publication 474, Washington, 325 p.
- Mas-Coma S, Bargues MD 1997. Human liver flukes : a review. In Atlas of Infectious Diseases, U.S. Armed Forces Institute of Pathology, Washington D.C., sous presse.
- Mendonça MM 1992. Les foyers d'infestation par *Fasciola hepatica* L., 1758 dans l'île de S. Miguel (Açores). *Bull. Soc. Fr. Parasitol.* 10 (1) : 31-41.
- Odening K 1971. Der grosse Leberegel und seine Verwandten. A. Ziemsen Verlag Wittenberg, Luther Stadt.
- Ollerenshaw CB, Smith LP 1969. Meteorological factors and forecasts of helminthic disease. *Adv. Parasit.* 7 : 283-323.
- Pantelouris EM 1965. The common liver fluke *Fasciola hepatica* L. Pergamon Press, Oxford, London, Edinburgh, New York, Paris, Frankfurt : 259 p.
- Pérez-Cueva AJ 1994. Atlas climático de la Comunidad Valenciana. Series Publicaciones de divulgación técnica, Col. territori 4, Perez Cueva A.J. Coordinador, Valencia, 205 p.
- Roberts EW 1950. Studies on the life-cycle of *Fasciola hepatica* (Linnaeus) and of its snail host, *Limnaea (Galba) truncatula* (Müller), in the field and under controlled conditions in the laboratory. *Ann. Trop. Med. Parasit.* 44 : 187-206.
- Robles F, Collado MA, Borreda V 1985. Variaciones de la fauna de moluscos en la Albufera de Valencia : implicaciones paleográficas. Cuaternario y Morfología Litoral : 123-131.
- Rondelaud D 1978. Contribution à l'étude écologique et éthologique de *Lymnaea (Galba) truncatula* Müller, vecteur de *Fasciola hepatica* L. Recherche de moyens de lutte biologique en Limousin. Thèse, Univ. Limoges, 302 p.
- Rondelaud D 1983. Les réseaux de drainage superficiel et leur colonisation par *Lymnaea truncatula* Müller. A propos de quatre années d'observations en Haute-Vienne, France. *Ann. Rech. Vét.* 14 : 57-63.
- Sato Y, Hayakawa K, Taira S, Ueno H 1979. Survival of *Fasciola* metacercariae encysting on rice straws in the northern part of Japan. *J. Japan Vet. Med. Ass.* 32 (6) : 145-148.
- Sato Y 1980. Longevity of metacercariae of *Fasciola* inhabiting rice-straw and its sterilization. *Ani. Husbandry* 34 (1) : 73-75.
- Smith G 1981. Copulation and oviposition in *Lymnaea truncatula* (Müller). Research note. *J. Moll. Stud.* 47 : 108-111.
- Simón F 1968. Datos sobre la ecología de *Lymnaea truncatula* y la evolución larvaria de *Fasciola hepatica* en una zona de regadío. *Rev. Ibér. Parasitol.* 28 : 333-348.
- Simón F, Garmendia J 1984. Posibilidades del empleo del índice de la reserva de humedad para predecir la incidencia de la fascioliasis en una región seca. *Anal. Edafol. Agrobiol.* 32 : 1-12.
- Taylor EL 1965. La Fascioliasis y el Distoma hepático. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, FAO : Estudios Agropecuarios, nº 64, Roma, 264 p.
- Ueno H, Yoshihara S 1974. Vertical distribution of *Fasciola gigantica* metacercariae on stems of rice plant grown in a water pot. *Nat. Inst. Health Quart.* 14 (2) : 54-60.
- Ueno H, Yoshihara S, Sonobe O, Morioka A 1976. Appearance of *Fasciola* cercariae in rice fields determined by metacercaria-detecting buoy. *Nat. Inst. Health Quart.* 15 : 131-138.
- Wibauti-Isebree Moens NL 1956. Une methode pratique pour detruire *L. truncatula* hôte intermediaire de *Fasciola hepatica*. *Riv. Parassitol.* 27 (2) : 77-90.

Reçu le 23 juillet 1996; received July 23, 1996

Accepté le 1er septembre 1997; accepted September 1, 1997

Directeur gérant de la publication : A. GUILLE

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

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

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

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

TEXTE

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

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

Chaque manuscrit comportera :

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

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

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

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

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

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

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

ILLUSTRATIONS

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

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

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

ÉPREUVES ET TIRÉS À PART

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

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

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

TEXT

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

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

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

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

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

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

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

Footnotes and acknowledgments should be as brief as possible.

ILLUSTRATIONS

Line drawings should be prepared with India ink on heavy tracing paper, bristol board, white drawing-cardboard or graph paper (blue grid). Letters and numbers on figures should be large enough to be easily readable after reduction; use letter transfer equipment. As far as possible, figures should be grouped in plates of 17 x 24.35 cm final size (generally the explanations are included in this frame); the width of a single column is 8.1 cm. Prepare figures using the "homologous rectangles" rule; indicate the number of the figure and the author's name with blue pencil on the back of the figure. Do not write explanations on the figure.

Photographs and half-tone drawings must always be grouped as plates. Scale bars are reduced with the figures. Number plates and tables in roman numbers on the back. Limit total number of tables to an absolute minimum of items indispensable for clear presentation.

The journal publishes free of charge two plates with line drawings and one plate of half-tone figures per article. Additional illustrations and colour plates are charged to the author(s).

GALLEY-PROOFS AND REPRINTS

One set of galley-proofs is sent with the manuscript to the author(s); both proofs and manuscript must be returned to the editor with indications on indispensable corrections and insertion of figures within two weeks.

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

SOMMAIRE – SUMMARY

Pierre DRACH, 1906-1998	A. GUILLE	
Microphytobenthos et phytoplancton en baie de Banyuls (Golfe du Lion) : biomasses pigmentaires et facteurs hydroclimatiques. <i>Microphytobenthos and phytoplankton in Banyuls bay (Gulf of Lions) : standing stocks and hydroclimatic factors.</i>	C. RIAUX-GOBIN, G. VETION, J. NEVEUX, J.C. DUCHÊNE	1
The Gymnosomata (Gastropoda : Opisthobranchia) in plankton of the French Mediterranean coast.	R. BARNICH, D. UTHE	15
Variation saisonnière de l'affinité bathymétrique des Cétacés dans le bassin Liguro-Provençal (Méditerranée Occidentale). <i>Seasonal variation of the bathymetric distribution of cetaceans in the Liguro-Provençal basin (Western Mediterranean).</i>	A. GANNIER	25
Data on the biological cycle of <i>Steropus globosus</i> (Coleoptera Carabidae) in the south west of Iberian Peninsula.	A.M. CARDENAS, J.M. HIDALGO	35
Distribution des peuplements de Foraminifères actuels dans une lagune méditerranéenne : l'étang du Prévost. <i>Distribution of present Foraminifera in a Mediterranean ecosystem : Prevost laguna.</i>	A. FAVRY, O. GUELORGET, J.P. DEBENAY, J.P. PERTHUISOT	41
Morphological analysis of <i>Posidonia oceanica</i> flowers from a reef formation and a shallow water meadow of the Ligurian sea (North-Western Mediterranean).	G. BUSSOTI, P. GUIDETTI, G. MATRICARDI	55
Sexualité, cycle sexuel et reproduction de l'Uranoscope (<i>Uranoscopus scaber</i>) de Tunisie. <i>Sexuality, sexual cycle and reproduction of uranoscope (Uranoscopus scaber) of Tunisia.</i>	B. BOUNDKA, M.H. KTARI, J.P. QUIGNARD	63
Teratogenèse chez <i>Capitella capitata</i> sp.I. (Annelida : Polychaeta). <i>Teratogenesis in Capitella capitata sp.I. (Annelida : Polychaeta).</i>	A. GRÉMARE	71
Le Mollusque <i>Lymnaea truncatula</i> (Lymnaeidae) dans les rizières de l'est de l'Espagne. <i>Lymnaea truncatula (Mollusca Lymnaeidae) in the rice fields of eastern Spain.</i>	M.A. VALERO, R. MARTI, M.D. MARCOS, F. ROBLES, S. MAS-COMA	73