

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 48 n° 2 – Juin 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.

Le périodique paraît tous les trimestres ; chaque volume annuel comprend 4 fascicules groupant 400 pages et présente des articles originaux, des communications de synthèse et des notes brèves, en Français ou en Anglais.

Les manuscrits sont reçus par le Professeur A. GUILLE, Directeur de la Publication, ou par M^{me} N. COINEAU, Rédaction (Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France). Ils ne seront acceptés qu'après avoir été soumis à l'approbation scientifique de deux lecteurs dont les commentaires restent anonymes.

Vie et Milieu - Life and Environment publishes contributions in the fields of Ecology, Biology and Systematics with emphasis on marine, lagoonal and terrestrial milieus :

- Organisms, communities and ecosystems biology and ecology
- Trophic webs, energetics
- Benthic ecology
- Pollution
- Statistical analysis in ecology
- 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, Managing 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 1998

Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i>	FRANCE	AUTRES PAYS
	820 F	970 FF

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 — BP 44 — F. 66651 BANYULS-SUR-MER CEDEX

CONSÉQUENCES À LONG TERME DE TRAVAUX D'AMÉNAGEMENTS LITTORAUX SUR LA MACROFAUNE DES SABLES FINS DE DEUX STATIONS DE LA BAIE DU PRADO (Méditerranée Nord-Occidentale – Golfe de Marseille)

*Long term effects of shore arrangements on fine-sand macrofauna at two stations
of Prado's bay (North-western Mediterranean Sea – Gulf of Marseilles)*

H.L. MASSÉ

Centre d'Océanologie de Marseille, UMR DIMAR, Station Marine d'Endoume, 13007 Marseille, France

MACROFAUNE SABLES FINS
CHANGEMENTS À LONG TERME
CÔTE NORD-OCCIDENTALE
MÉDITERRANÉE

RÉSUMÉ. – Les populations de la macrofaune des sables fins infralittoraux de la baie du Prado (Méditerranée Nord-Occidentale) sont soumises depuis 30 ans à un ensemble de travaux d'aménagement de grande ampleur. Ces perturbations anthropiques sont liées à la création d'une zone récréative qui a entraîné, d'une part, endiguements et remblaiements, d'autre part, assainissement et détournement d'un fleuve côtier. La comparaison d'études quantitatives menées à 30 ans d'écart, à deux stations, montre que la biodiversité spécifique se maintient ou s'améliore, tandis que la densité et la biomasse régressent fortement. Nous pouvons penser que l'assainissement est responsable du maintien de la biodiversité, alors que l'arrêt des apports eutrophisant du fleuve contrôle la densité et la biomasse. Ce dernier fait accroît l'instabilité des peuplements de la macrofaune, notamment celle des populations de Bivalves.

SAND MACROFAUNA
LONG-TERM CHANGES
MEDITERRANEAN NORTH-WESTERN
COAST

ABSTRACT. – Since 30 years, the macrofauna of subtidal fine sands has been affected by important shore arrangements, in the Prado bay (Marseille gulf, North-Western Mediterranean Sea). The perturbation is firstly related to pier constructions and land reclaiming, and secondly to diversion of both sewage and freshwater effluents out of the bay. A comparison of quantitative sampling performed over a 30 year period, at 2 stations, showed that biodiversity was maintained even improved during that period, but that density and biomass were severely depressed. It is suggested that the improvement in the water quality of the bay has a positive effect on biodiversity, but that the drastic reduction of freshwater inputs has a negative effect on density and biomass levels of the macrobenthos. This last point leads to an increase in macrofauna instability especially for bivalve populations.

INTRODUCTION

Depuis une trentaine d'années, la ville de Marseille a entrepris des travaux d'aménagements de grande ampleur dans la rade sud de son golfe. Ces travaux ont porté sur la construction d'un port de plaisance, la création de plages artificielles et d'une base nautique par endiguement et remblaiements, ainsi que sur l'assainissement des apports d'eau dans le but d'assurer une bonne qualité des eaux de baignade. Dans un précédent article (Massé 1996), nous avons essayé d'apprécier l'évolution de la macrofaune des sables fins bien calibrés de la baie du Prado (Golfe de Marseille)

au moment où les travaux d'aménagement marquent une pose. Pour réaliser des comparaisons chronologiques crédibles avec les travaux antérieurs, nous avons dû utiliser dans un premier temps des prélèvements semi-quantitatifs à la drague. Dans ce nouvel article, nous avons voulu approfondir l'analyse en réalisant des comparaisons basées sur des données quantitatives. Les observations de départ portant sur la période 1966 à 1968 sont consignées dans les travaux de Massé (1971a). Un nouveau cycle de prélèvements a été entrepris en 1996, date à laquelle nous pouvons penser que la zone a retrouvé un certain équilibre puisque l'arrêt des grands travaux d'aménagement de la baie du Prado se situe fin 1990.

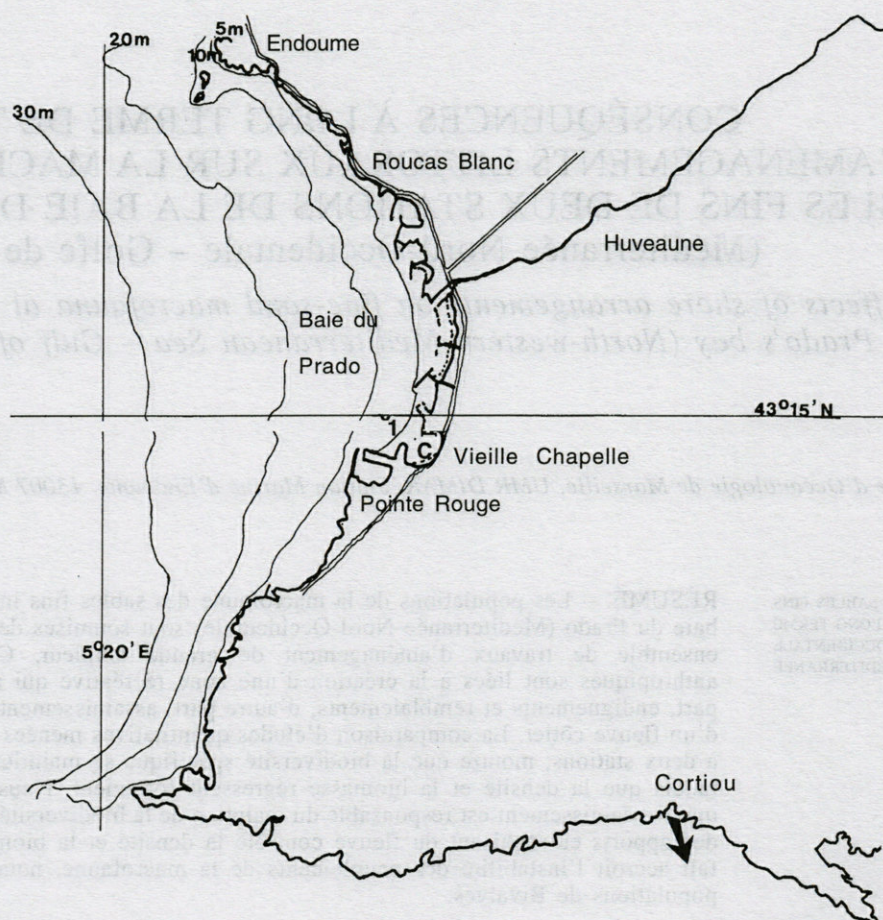


Fig. 1. – Position des Stations étudiées dans la rade sud du Golfe de Marseille en 1996. Station C, anse de la Vieille Chapelle à $-1,5$ m. Station 1 à -5 m de profondeur. La flèche (Cortiou) correspond au point de rejet des eaux de la Station d'épuration de la ville de Marseille, incluant les eaux du Bassin versant de l'Huveaune.

Location of sampling places in the southern part of the Marseilles gulf. Station C ($-1,5$ m), Station 1 (-5 m). Arrow (Cortiou) outfall of treated sewage including freshwater from the Huveaune river.

Cette démarche s'inscrit dans les préoccupations actuelles sur la biodiversité marine (Diversitas 1996). Il s'agit de poser des jalons sur l'évolution à long terme des zones littorales soumises à la fois aux effets anthropiques et aux effets climatiques. En l'absence de séries chronologiques à long terme, il nous a paru néanmoins intéressant de réaliser une étude comparative ponctuelle, à la manière de Pearson *et al.* (1985), dans une zone où les actions anthropiques ont été particulièrement importantes.

Cette étude locale ayant pour cadre le Golfe de Marseille s'inscrit dans une démarche de plus grande ampleur, à l'échelle régionale, reprenant les observations faites sur différents sites des côtes de Provence (Massé 1972a) ayant connu, depuis cette époque, des pressions anthropiques très différentes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

De l'ensemble des stations prospectées de 1966 à 1968 (Massé 1971a), il ne reste en 1996 que 2 stations, après les aménagements successifs de la baie du Prado. Il s'agit de la station C dans les sables fins de haut niveau, à une profondeur de $1,5$ m et la station 1, dans les sables fins bien calibrés à 5 m de profondeur (Fig. 1).

Ces 2 stations ont donc été échantillonnées en 1996, en utilisant rigoureusement la même technique que celle utilisée de 1966 à 1968. Il s'agit de prélèvements réalisés en plongée à l'aide d'une suceuse qui aspire le sédiment et la macrofaune contenus dans un cylindre de $0,1$ m² de section, enfoncé à une profondeur comprise entre 25 et 30 cm. Cinq prélèvements sont ainsi effectués à chaque sortie, à chaque station. Ces 5 prélèvements sont cumulés en un seul échantillon représentant une surface de $0,5$ m² et tamisé sur une

maille de 1 mm au cours du prélèvement (Massé 1970a). Cette stratégie d'échantillonnage implique des contraintes, dans l'analyse statistique des données, que nous développerons dans les paragraphes relatifs aux résultats et aux discussions. Comme le font remarquer Frontier et Pichod-Viale (1995), l'estimation de la diversité taxonomique est très liée à l'effort d'échantillonnage, en fait, le nombre d'espèces recensées ne cesse de croître avec le nombre ou la taille des échantillons.

Dans un souci de comparaison des données (nombre d'espèces, densités et biomasses) celles-ci sont présentées de manière brute, ainsi les données saisonnières sont exprimées pour un prélèvement de 0,5 m², alors que les données annuelles correspondent au cumul de quatre saisons, soit 2 m².

Pour l'estimation de la diversité, l'indice de Shannon-Wiener et la régularité (selon Frontier et Pichod-Viale 1995), les données prises en compte correspondent au cumul d'un cycle annuel. La méthode utilisée est celle préconisée par Magurran (1988) avec un logarithme naturel (Log N) de même que pour l'application du test t de Student selon la méthode de Hutcheson (1970).

L'application de la méthode de Warwick (1986) est faite également sur des observations saisonnières cumulées sur un an. Il s'agit de la méthode baptisée ABC (Abundance, Biomass, Comparison, selon Warwick *et al.* 1987) qui consiste à établir un diagramme rang-fréquence (Lambhead *et al.* 1963), dans lequel les espèces sont classées par ordre de dominances croissantes, aussi bien pour leur densité que leur biomasse, le rang sur l'axe des X selon une échelle logarithmique, les fréquences cumulées en pourcentage sur l'axe des Y.

Les analyses granulométriques ont été réalisées sur une série de carotages effectués en plongée. Les échantillons désalés et séchés sont analysés au granulomètre laser Mastersizer de Malvern Instrument (U.K.), afin de déterminer la composition des stocks de grains, ainsi que médiane et indice de classement.

Outre la densité des espèces, leur biomasse a été estimée. Elle est exprimée en poids sec de matière décalcifiée pour les animaux à test ou squelette calcaires. La détermination du poids sec a été conduite selon le protocole décrit par Massé (1970 b). Il est d'abord procédé à l'élimination des tests ou squelettes calcaire par un traitement à l'acide HCL dilué à 20 %, des Mollusques, Echinodermes et Crustacés. Une attention particulière a été portée à l'élimination des contenus stomacaux et à celle des grains de sable, par rinçages successifs. Les tissus obtenus sont séchés 48 heures à l'étuve à 95 °C et pesés au mg près.

RÉSULTATS

Le tableau I regroupe les observations brutes réalisées aux 2 Stations C et 1. A la Station C (Tabl. I A), la plus superficielle, on remarque une augmentation de la richesse spécifique évaluée par le nombre moyen d'espèces recensées. Au contraire, les valeurs concernant la densité et la biomasse sont en très nette régression. A la Station 1 (Tabl. I B), la richesse spécifique faible en 1966-1967 s'est accrue en 1968 et affiche une

Tableau I. – A, Comparaison des observations réalisées à la Station C, respectivement en 1967-68 et 1996. Nombre d'espèces récoltées (NbSp), densité des individus et biomasse en g de matière sèche décalcifiée, sur une unité de surface de 0,5 m². B, Comparaison des observations réalisées à la Station 1, respectivement en 1966-67, en 1968 et 1996.

A, Station C, comparaison of data obtained respectively in 1967-68 and 1996. Nb Sp number of species, density and biomass expressed as dry weight of organic matter for 0.5 m². B, Station 1 – Comparison of data obtained respectively in 1966-67, 1968 and 1996.

A					
Station C					
Saisons	Printemps	Été	Automne	Hiver	Moyenne
1967-1968					
Nb.Sp.	24	33	30	28	28
Densité	2372	14856	9994	9278	9125
Biomasse	2,7	9,4	3,1	4,7	4,9
1996					
Nb.Sp.	39	40	32	26	34
Densité	733	565	648	354	575
Biomasse	1	2,7	2,4	0,3	1,6
B					
Station 1					
1966-1967					
Nb.Sp.	31	32	36	44	36
Densité	1314	2511	5275	17347	6612
Biomasse	4,6	2,7	6,5	24,5	9,6
1968					
Nb.Sp.	44	60	52	42	49
Densité	14098	17446	12718	12741	14250
Biomasse	13,5	19,3	14	11,4	14,5
1996					
Nb.Sp.	43	42	36	40	40
Densité	3143	1413	1249	660	1616
Biomasse	1	1,4	1,2	0,6	1

valeur intermédiaire en 1996. Par contre, les données quantitatives sur la densité et la biomasse, après un accroissement en 1968, s'effondrent en 1996, d'une manière similaire aux observations faites à la Station superficielle C.

Le traitement statistique des données quantitatives sur les densités et les biomasses a tenu compte du fait qu'il n'existe qu'une seule observation par saison. Avant de conduire une analyse de variance à 2 facteurs croisés (époques et saisons), il a été procédé à un test de non additivité de Tukey (Dagnelie 1975). Compte tenu des fortes valeurs des F d'additivité calculés, une transformation logarithmique des données a été effectuée.

A la station C, les époques comparées sont 1967-1968 et 1996, aux 4 saisons. L'ANOVA montre qu'il n'y a pas de différences significatives entre les saisons (F observé < 1). Par contre, il existe une différence entre les époques, plus nette sur les densités (0,025 < p < 0,01) qu'entre les biomasses (0,1 < p < 0,05).

A la Station 1, 3 époques ont été comparées 1966-1967, 1968 et 1996, aux 4 saisons pour chaque époque. Des différences significatives n'ont pu être mises en évidence qu'entre les époques 1968 et 1996, pour les densités au seuil de probabilité 0,05 < p < 0,025, pour les biomasses

Tabl. II. – Comparaison de l'évolution des Stations C (-1,5 m) et 1 (-5 m) de 1966 à 1996. S : nombre cumulé d'espèces recensées dans 4 échantillons saisonniers (2 m²), N : nombre d'individus correspondant, H' : indice de Shannon-Wiener (log.n) et R : régularité correspondante (= Evenness de Pielou).

Comparison of data respectively at Station C and Station 1. S cumulated number of species for 4 seasons (2 m²), N number of individuals, H' Shannon-Wiener index, R = Evenness of Pielou.

Stations		1966-1967	1967-1968	1996
C	S	-	41	53
	N	-	18248	2296
	H'	-	1,815	2,46
	R	-	0,489	0,62
1	S	63	80	68
	N	13216	28398	4456
	H'	1,597	1,886	2,187
	R	0,385	0,43	0,518

Tabl. III. – Principales caractéristiques granulométriques des sédiments, en 1996, aux deux Stations.

Main sediment characteristics at Station C and 1, in 1996.

Sédiment	Station C	Station 1
Classement	1,24	1,2
Médiane	140 μm	124 μm
Composition en %		
Argiles	0,6	1
Silts	1,4	2
Sables très fins	34	48
Sables fins	60	48
Sables moyens	4	1

au seuil de $p \# 0,01$. Dans tous les cas, il n'est pas montré de différences sur l'ensemble des saisons, à la Station 1 (Fobs. < 1).

Le tableau II regroupe les données cumulées sur 4 saisons concernant le nombre d'espèces récoltées, le nombre d'individus, l'indice de Shannon-Wiener et la régularité des observations. D'une part, ce tableau confirme les observations précédentes sur le nombre d'espèces et d'individus, aussi bien à la Station C qu'à la Station 1. D'autre part, ce tableau montre un accroissement régulier de l'indice de Shannon et de la régularité, de 1966 à 1996, aux deux Stations. L'application d'un test t de Student, selon la méthode de Hutcheson (1970) illustrée par Magurran (1988), aux différentes valeurs de H' considérées deux par deux, à la Station C 1966-67/1996, à la Station 1 1966-67/1996 et 1968/1996, permet de rejeter dans tous les cas l'hypothèse nulle d'identité des valeurs H'. Nous pouvons donc dire que les indices de diversité sont plus élevés en 1996, aussi bien à la Station C qu'à la Station 1.

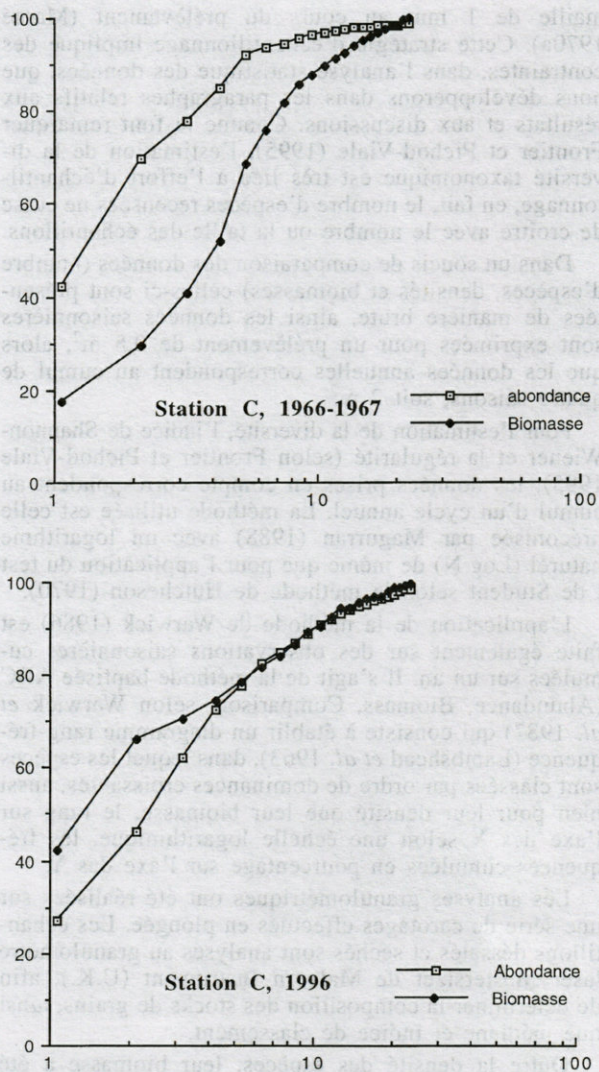


Fig. 2. – Diagrammes rang-fréquences obtenus à la Station C, respectivement en 1967-68 et 1996, pour les fréquences cumulées en pourcentage des densités et des biomasses (en ordonnée), les rangs étant portés sur une échelle logarithmique, en abscisse. Les données utilisées correspondent au cumul des 4 saisons pour chaque période.

Combined K-dominance curves for species abundances (square) and biomass (black diamond-shaped) for Station C above 1967-68, below 1996. Data used are combined over all seasons, for each period.

D'une manière générale, les valeurs de ces indices restent faibles ce qui ne doit pas surprendre dans un biotope très sélectif, en raison des conditions hydrodynamiques qui maintiennent un sable fin bien calibré granulométriquement. Le tableau III montre les caractéristiques granulométriques de ces deux Stations en 1996.

Compte tenu de l'importance des aménagements dans la baie du Prado, nous avons essayé d'appliquer la méthode de Warwick (1986) à notre série de données pour tenter une application sur

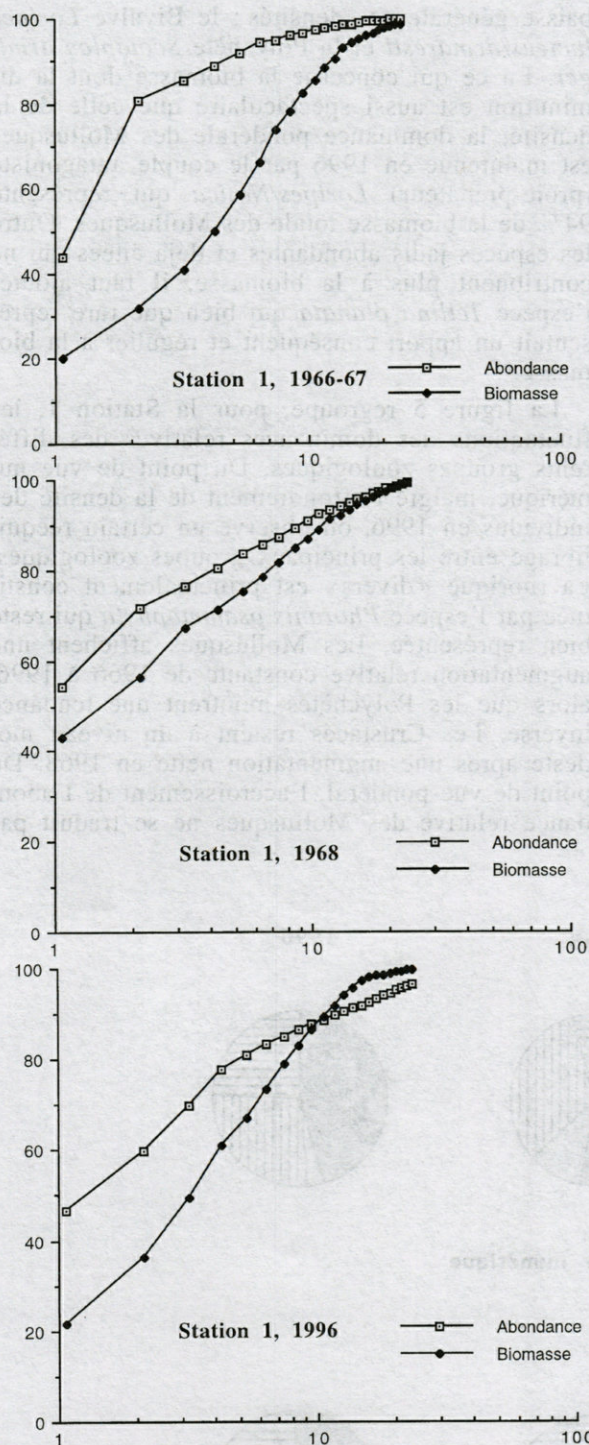


Fig. 3. - Diagrammes rang-fréquences obtenus à la Station 1, respectivement en 1966-67, en 1968 et 1996. La légende est identique à celle de la figure 2.

Combined K-dominance curves for species abundances (Square) and biomass (black diamond-shaped) for Station 1 1966-67, 1968, 1996. Same legend as in fig. 2.

des peuplements méditerranéens. La figure 2 concerne la Station C, elle montre une évolution

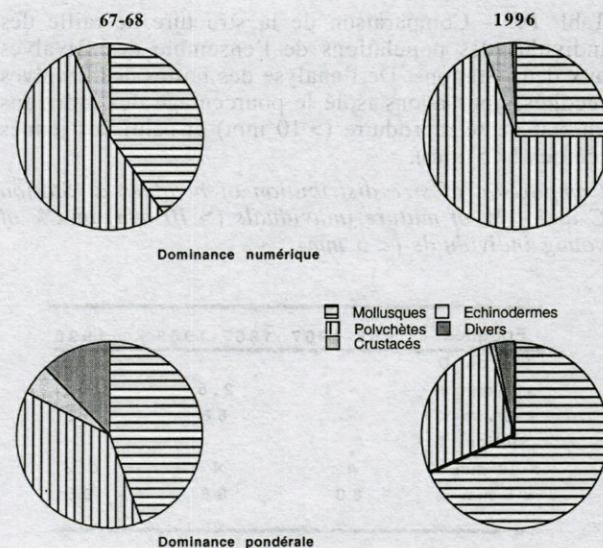


Fig. 4. - Répartition des groupes zoologiques représentés par les dominances relatives de la densité et de la biomasse à la station C, pour un cycle d'observation de 4 saisons, respectivement en 1967-68 et 1996.

Main group stocks as percentage of density and biomass values for Station C respectively in 1967-68 and 1996.

nette du peuplement qui selon l'interprétation de Warwick (1986) passerait d'un état très pollué en 1966-1967, à un état peu pollué en 1996 (Fig. 2). La courbe de rang-fréquence des biomasses nettement située au-dessous de celle des abondances en 1966-1967 passe au-dessus ou se confond à celle des abondances en 1996. La figure 3 regroupe les observations à la Station 1 où l'interprétation n'est pas aussi tranchée. La situation en 1966-1967 serait celle de la Station C à la même époque. Le rapprochement des courbes de biomasse et d'abondance en 1968, puis leur chevauchement, en 1996, serait signe d'une amélioration continue de la situation, sans toutefois atteindre le statut de zone non polluée en 1996 (Fig. 3).

Nous avons ensuite considéré les modifications de la structure du peuplement en considérant les principaux groupes zoologiques. La figure 4 regroupe les fluctuations des dominances relatives de ces groupes zoologiques, aussi bien numériques que pondérales, à la Station C. Les groupes zoologiques représentés sont principalement, par ordre décroissant d'importance numérique, les Polychètes, les Mollusques et les Crustacés. Du point de vue pondéral, l'ordre est sensiblement différent et s'établit ainsi : Mollusques, Polychètes, divers et Crustacés. Sous la rubrique « divers », c'est la présence de fragments de Némertes qui influe sur la valeur de la biomasse. L'apparente homogénéité de ces résultats globaux ne doit pas occulter des modifications qualitatives significatives de 1966 à 1996. D'une part, le Gastéropode *Cyclonassa neritea* a pratiquement disparu,

Tabl. IV. – Comparaison de la structure de taille des individus des populations de l'ensemble des Bivalves aux deux Stations. De l'analyse des tailles des Bivalves récoltés, nous avons isolé le pourcentage des individus en état de se reproduire (> 10 mm) et celui des jeunes recrues (< 5 mm).

Comparison of size distribution of bivalves at Station C and 1, % of mature individuals (> 10 mm) and % of young individuals (< 5 mm).

Epoques	1966-1967	1967-1968	1996
Station C			
>10 mm %	-	2,5	5
< 5 mm %	-	88	61
Station 1			
> 10 mm %	4	4	0,3
< 5 mm %	80	88	96

d'autre part, les Bivalves *Corbula (Lentidium) mediterraneum* et *Donax venustus/semistriatus* sont devenus rares. Or ces 2 dernières espèces faisaient l'objet de recrutements saisonniers très importants dans le passé, ce qui influait de manière significative sur la dominance des Mollusques. Au contraire, 2 espèces apparaissent en 1996 avec des densités notables dans le contexte d'une

baisse générale des densités : le Bivalve *Loripes lacteus/demaresti* et la Polychète *Scoloplos armiger*. En ce qui concerne la biomasse dont la diminution est aussi spectaculaire que celle de la densité, la dominance pondérale des Mollusques est maintenue en 1996 par le couple antagoniste (proie-prédateur) *Loripes/Natica* qui représente 94 % de la biomasse totale des Mollusques. Outre les espèces jadis abondantes et déjà citées qui ne contribuent plus à la biomasse, il faut ajouter l'espèce *Tellina planata* qui bien que rare représentait un apport conséquent et régulier à la biomasse.

La figure 5 regroupe, pour la Station 1, les fluctuations des dominances relatives des différents groupes zoologiques. Du point de vue numérique, malgré l'effondrement de la densité des individus en 1996, on observe un certain rééquilibrage entre les principaux groupes zoologiques. La rubrique « divers » est principalement constituée par l'espèce *Phoronis psammophyla* qui reste bien représentée. Les Mollusques affichent une augmentation relative constante de 1966 à 1996, alors que les Polychètes montrent une tendance inverse. Les Crustacés restent à un niveau modeste après une augmentation nette en 1968. Du point de vue pondéral, l'accroissement de l'abondance relative des Mollusques ne se traduit pas

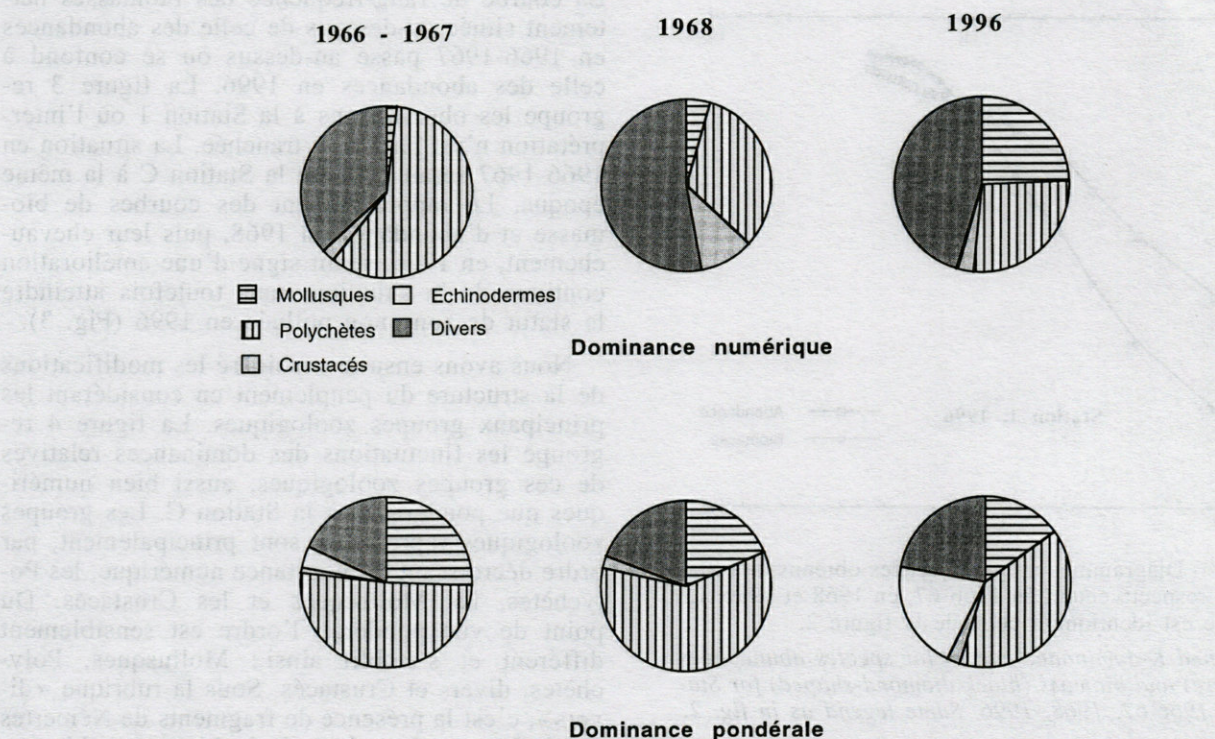


Fig. 5. – Répartition des groupes zoologiques représentés par les dominances relatives de la densité et de la biomasse à la Station 1, pour des cycles d'observations portant sur 4 saisons, respectivement en 1966-67, en 1968 et 1996.

Main group stocks as percentage of density and biomass values for Station 1, respectively in 1966-67, 1968 and 1996.

au niveau de la dominance pondérale qui suit une tendance inverse que nous analyserons plus loin. Les Polychètes sont toujours pondéralement dominants de 1966 à 1996. A noter que la rubrique «divers» est essentiellement alimentée par les *Phoronis* et des Némertes. Enfin, le groupe des Echinodermes est artificiellement sur-évalué en 1996, par la récolte d'une Astérie : *Astropecten bispinosus*.

Pour revenir sur la représentation des Mollusques, d'une manière générale aux 2 Stations, le tableau IV regroupe une analyse de la structure de tailles des populations. Il en ressort une opposition entre les 2 Stations. A la Station C, la raréfaction des espèces à stratégie démographique de type r (*Lentidium* et *Donax*) entraîne une baisse importante du pourcentage des recrues. Au contraire, l'espèce *Loripes lacteus/demaresti*, nouvellement installée, semble prospérer malgré la prédation du Gastéropode perceur *Natica (Neverita) josephina* et la représentation du stock de géniteurs augmente. A la Station 1, au contraire, on assiste en 1996 à l'écroulement du stock des géniteurs, au profit des recrues ce qui explique la chute de la dominance pondérale des Mollusques. On peut considérer qu'une telle situation est particulièrement instable, en terme de dynamique des populations, même si le milieu marin offre la possibilité d'apports aléatoires de larves venues d'ailleurs.

DISCUSSION

L'analyse granulométrique des sédiments montre qu'à la suite des travaux d'aménagement, nous n'observons pas de modifications notables de leur nature. A la Station C, le stock des sables fins domine largement celui des sables très fins, tandis qu'à la Station 1, ces deux stocks sont d'égale importance (Tabl. III). Par rapport aux années 1966-68, un léger déplacement de la médiane est observé de 130 mm à la Station C et 117 mm à la Station 1 en 1966-68, à respectivement 140 mm et 124 mm en 1996. Les techniques d'analyse granulométrique ayant changé, des comparaisons plus rigoureuses ne peuvent être menées, mais nous pouvons dire que les deux biotopes ont gardé leur statut de sables fins bien calibrés. A noter que la restauration des herbiers de Posidonies (Nieri *et al.* 1993), dans la rade sud du Golfe de Marseille, entraîne un accroissement des débris issus de la chute des feuilles en automne et une tendance à leur accumulation dans l'anse de la Vieille Chapelle où se situe la Station C.

Le résultat le plus marquant de cette étude concerne l'effondrement des données quantitatives sur la densité et la biomasse de la macrofaune,

aussi bien à la Station superficielle C qu'à la Station 1, en 1996. Ainsi se trouve illustrée par une expérience à grande échelle, l'importance des apports continentaux sur la production benthique de la macrofaune infralittorale. Comme il a été observé (Massé 1972 a), dans une mer réputée oligotrophe comme la Méditerranée, la macrofaune des fonds infralittoraux est très sensible aux apports eutrophiques continentaux. Dans cette étude de 1966 à 1968, la baie du Prado offrait des valeurs moyennes de densités et surtout de biomasses relativement élevées reflétant un équilibre entre les effets antagonistes des apports eutrophisant de l'Huveaune et leur toxicité (Bellan et Bourcier 1984). En 1996, ces deux types d'apports ont cessé en raison des travaux d'aménagement et du détournement des eaux de l'Huveaune vers Cortiou (Fig. 1), après passage dans une station d'épuration (Massé 1996). Le bilan de ces travaux d'aménagement se traduit, d'une part, par la restauration de la diversité spécifique, d'autre part, la réduction importante de la densité et de la biomasse des espèces de la macrofaune.

On peut regretter que le traitement statistique des données tempère la portée des résultats obtenus. Ceci est lié à la stratégie d'échantillonnage adoptée il y a 30 ans et conservée en 1996 dans une perspective de comparaison des résultats. En regroupant 5 prélèvements de 0,1 m² en un seul échantillon à chaque saison, on atténue les éventuels phénomènes de micro-distributions qui sont de règle dans ces types de fonds (Reys 1971), mais on perd l'information concernant la variabilité intra saison. Cette stratégie entraîne les contraintes d'une analyse de variance à un seul répliquat, l'application préalable du test d'additivité de Tukey et l'impossibilité de quantifier la puissance de l'ANOVA.

Sur le plan qualitatif, nous pouvons penser que la quasi disparition de *Corbula (Lentidium) mediterraneum*, *Donax venustus/semistriatus* et *Cyclonassa neritea* est directement liée à la raréfaction des apports d'eau douce (Massé 1972 c). Ces trois espèces avaient chacune une influence sur l'abondance de la macrofaune. Les deux premières sur la densité en raison de l'importance des recrutements saisonniers, la troisième sur la biomasse, en raison du poids atteint par certains individus. Par ailleurs, l'évolution de la Station C vers un mode plus calme, déjà amorcée après la construction du port de la Pointe Rouge (Massé 1971 a) peut expliquer l'implantation significative de *Loripes lacteus/demaresti* qui s'accommode des conditions oligotrophes (Massé 1971 b). La présence d'individus de taille supérieure à 10 mm (Tabl. IV) explique la présence du Gastéropode perceur *Natica (Neverita) josephina* qui vit habituellement plus profondément, mais profite également du mode relativement abrité de la Station C et de la présence de proies.

Il m'a semblé intéressant d'utiliser la méthode de Warwick (1986) dite méthode A.B.C. (Warwick *et al.* 1987) pour voir si elle peut s'appliquer aux caractéristiques des peuplements méditerranéens superficiels de substrats meubles et aider à porter un diagnostic sur l'évolution de la macrofaune. En effet, comme le signale Beukema (1988) cette méthode n'est pas applicable en toutes conditions, de plus, Warwick et Clarke (1991, 1994) sont revenus sur la méthode pour en préciser la portée, en suggérant son utilisation à différents jeux de données pour tester son éventuelle généralisation (Clarke 1990, Warwick 1993). Cette méthode repose en effet sur le principe selon lequel la distribution numérique des individus des différentes espèces et celle de leur biomasse montreraient des réponses différentes en présence ou non de perturbations anthropiques. Dans les zones supposées perturbées, la dominance d'espèces opportunistes de stratégie démographique de type r, à vie courte, faible biomasse et forte densité serait la règle, alors que des espèces plus stables (stratégie k) à vie longue, biomasse élevée et densité faible seraient dominantes dans les milieux peu ou non perturbés. Le problème posé par les peuplements méditerranéens de substrats meubles superficiels, correspondant en partie aux biotopes intertidaux des mers septentrionales à fortes marées, est qu'ils sont constitués principalement d'espèces à courte durée de vie (Massé 1972 b), ce qui explique leur forte instabilité car les stocks de géniteurs à forte biomasse sont mal représentés. Pour la Station C, il est séduisant de suivre les concepts de Warwick permettant de dire : avant le détournement des eaux usées la zone était polluée, depuis le détournement la Station C ne l'est plus. La réalité est certainement plus complexe, la raréfaction des Polychètes *Spio decoratus* (rang 1 d'abondance en 1966-67) et *Capitella sp.* (rang 4 d'abondance en 1966-67) vient certainement à l'appui du concept de Warwick. Par contre, la raréfaction des Bivalves *Corbula (Lentidium) mediterraneum* et *Donax venustus/semistriatus* (respectivement rang 2 et 3 d'abondance en 1966-67) relève plutôt de l'arrêt des apports réguliers d'eau douce que l'on ne peut pas assimiler à une pollution *sensus stricto*. Le cas de la Station 1 est nettement moins instructif et son interprétation plus ambiguë.

Pour ce qui touche à la dominance relative des groupes zoologiques, à la Station C (Fig. 4), il faut noter la grande similitude des données numériques sur l'abondance, entre 1967-68 et 1996, mis à part la réduction de représentation des Mollusques corrélativement à l'accroissement des Polychètes en 1996. Du point de vue pondéral, à noter la baisse de représentation des Crustacés en 1996, ainsi que la sur-évaluation de la dominance des Mollusques liée à la récolte de Naticidés de grande taille. A la Station 1, la dominance numérique se caractérise par l'importance de la représentation de *Phoronis psammophyla* qui contribue

à l'essentiel de la rubrique « divers », même en 1996 où sa densité moyenne est réduite d'un facteur variant de 2 par rapport à 1966-67 et à 7 par rapport à 1968. A noter également l'augmentation régulière de la part relative des Mollusques qui compte tenu des remarques faites sur leur taille moyenne ne se retrouve pas au niveau pondéral, ce qui constitue un facteur d'instabilité démographique à moyen terme. Cette instabilité pourrait s'aggraver si la présence d'Astéries du genre *Astropecten* se confirme. Ces prédateurs et notamment *A. bispinosus* sont très efficaces pour se nourrir des recrues de Bivalves (Massé 1966, 1970 b). Du point de vue pondéral, les Polychètes constituent toujours la part dominante.

Il est intéressant de noter que dans une note précédente (Massé 1996) réalisée à partir de prélèvements par dragage, la répartition numérique des abondances relatives offre un aspect totalement différent. En effet, dans cette dernière étude le groupe des Mollusques est toujours dominant suivi des Crustacés, tout au moins pour les années 1965 et 1996. Les Polychètes sont toujours sous-représentés. Cette remarque pose le problème de l'importance des méthodes de prélèvement et des stratégies d'échantillonnage dans toutes les études sur la biodiversité. Souvent cette dernière sera le reflet de la technique de prélèvement et les estimations dépendantes de la taille de l'échantillon. Dans les substrats meubles et en particulier dans les sables fins souvent compacts, la drague en effleurant la couche superficielle favorisera la récolte des espèces vivant à l'interface eau-sédiment, y compris les espèces vagiles tels les Crustacés benthoplanctoniques.

CONCLUSIONS

Après une période de perturbations importantes (Massé 1996) les sables fins de la baie du Prado, aux Stations C et 1, ont conservé leurs propriétés granulométriques. La macrofaune a subi une évolution qui peut se résumer ainsi :

— La biodiversité spécifique évaluée par le nombre d'espèces et l'indice de diversité de Shannon-Wiener se maintient ou s'améliore, bien que certaines espèces liées à une dessalure des eaux superficielles aient pratiquement disparu.

— La représentation quantitative des individus (densités et biomasses) est en forte régression en 1996.

On peut penser que les efforts réalisés pour améliorer la qualité des eaux de la baie pour une utilisation récréative, notamment l'élimination des apports de polluants, sont responsables du maintien ou de l'amélioration de la biodiversité. L'application de la méthode ABC de Warwick permet

de diagnostiquer une amélioration du niveau de pollution de la baie, surtout à la Station C. Au contraire, l'effet eutrophique des apports de l'Huveaune ayant disparu, les valeurs de la densité et de la biomasse sont en forte baisse. Les populations de Bivalves filtreurs sont particulièrement atteintes ce qui augmente l'instabilité de ces peuplements.

REMERCIEMENTS – Ce travail a bénéficié des Services Communs du Centre d'Océanologie de Marseille, notamment le Service Plongée, Cl. Jalong et J. Millet sont chaleureusement remerciés ainsi que les marins des navires Antedon et Armandia. La rédaction de cet article a été améliorée par les conseils de J. Le Campion pour les statistiques, de J.J. Beukema et d'un arbitre anonyme du U.K.

BIBLIOGRAPHIE

- Bellan G, Bourcier M 1984. Bilan écologique du détournement permanent d'un petit fleuve côtier dans l'émissaire d'eaux usées d'une grande ville. *Marine Environmental Research* 12(2) : 83-111.
- Beukema JJ 1988. An evaluation of the ABC-method (abundance/biomass comparison) as applied to macrozoobenthic communities living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Mar. Biol.* 99 : 425-433.
- Clarke KR 1990. Comparisons of dominance curves. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 138 : 143-157.
- Dagnelie P 1975. Théories et méthodes statistiques. Presses agronomiques, Gembloux vol. 2, 463 p.
- Diversitas 1996. Diversitas : An international programme of biodiversity Science. Operational plan. Diversitas, UNESCO Paris : 42 p.
- Frontier S, Pichod-Viale D 1995. Ecosystème, structure – fonctionnement, Evolution. Masson Ed. Paris, Collection d'écologie 21, 2^e éd. 447 p.
- Hutcheson K 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *J. Theor. Biol.* 29 : 151-154.
- Lambhead PJD, Platt HM, Shaw KM 1963. The detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity. *J. Nat. Hist.* 17 : 859-874.
- Magurran AE 1988. Ecological diversity and its measurement. Croom Helm, London, 179 p.
- Massé H 1966. Contribution à l'écologie du genre *Astropecten* Linck. *Rec. Trav. Stn mar. Endoume* 41(57) : 187-191.
- Massé H 1970 a. La suceuse hydraulique, bilan de quatre années d'emploi, sa manipulation, ses avantages et ses inconvénients. *Téthys* 2(2) : 547-556.
- Massé H 1970 b. Contribution à l'étude de la macrofaune des peuplements de sable fins infralittoraux des côtes de Provence. 1. La baie de Bandol. *Téthys* 2(4) : 783 : 820.
- Massé H 1971 a. Etude quantitative de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux : II – La baie du Prado (Golfe de Marseille). *Téthys* 3(1) : 113-158.
- Massé H 1971 b. Contribution à l'étude de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. 3 - Anse de Verdon, 4 - Anse de Saint-Gervais (Golfe de Fos). *Téthys* 3(2) : 283-319.
- Massé H 1972 a. Quantitative investigations of sand bottom macrofauna along the Mediterranean north-west coast. *Mar. Biol.* 15(2) : 209-220.
- Massé H 1972 b. Contribution à l'étude de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. VII – Discussion, comparaison et interprétation des données quantitatives. *Téthys* 4(2) : 397-422.
- Massé H 1972 c. Contribution à l'étude de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. 6 – Données sur la biologie des espèces. *Téthys* 4 (1) : 63-84.
- Massé H 1996. Trente ans d'aménagements dans la baie du Prado (Golfe de Marseille) – Comment réagit la macrofaune des sables fins ? *Mésogée* 55 : 33-42.
- Nieri M, Gravez V, Boudouresque CF, Sinnassamy JM 1993. Le système de surveillance de l'herbier à *Posidonia oceanica* de la Baie du Prado (Marseille, France). Les carrés permanents. 3^e Symp. internat. Protection du milieu marin contre la pollution urbaine, Marseille, 20-22 octobre 1993 : 12 p.
- Pearson TH, Josefson DB, Rosenberg R 1985. Petersen's benthic stations revisited. I – Is the Kattegat becoming eutrophic? *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 92 (2-3) : 157-206.
- Reys JP 1971. Analyse statistique de la microdistribution des espèces benthiques de la région de Marseille. *Téthys* 3 : 381-403.
- Warwick RM 1986. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Mar. Biol.* 92 : 557-562.
- Warwick RM 1993. Environmental impact studies on marine communities : pragmatical considerations. *Aust. J. Ecol.* 18 : 63-80.
- Warwick RM, Clarke KR 1991. A comparison of some methods for analysing changes in benthic community structure. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 71 : 225-244.
- Warwick RM, Clarke KR 1994. Relearning the ABC : taxonomic changes and abundance/biomass relationships in disturbed benthic communities. *Mar. Biol.* 118 : 739-744.
- Warwick RM, Pearson TH, Ruswahyuni 1987. Detection of pollution effects on marine macrobenthos : further evaluation of the species abundance/biomass method. *Mar. Biol.* 95 : 193-200.

Reçu le 28 mai 1997 ; received May 28, 1997

Accepté le 10 octobre 1997 ; accepted October 10, 1997

NOUVEL INVENTAIRE DU COMPORTEMENT
DU GRAND DAUPHIN (*TURSIOPS TRUNCATUS*)
Approche comparative des comportements des Dauphins grégaires,
solitaires et familiaux

*Ethogram of the bottlenose dolphin, with special reference to solitary
and sociable dolphins*

M. MÜLLER*, H. BOUTIÈRE*, A.C.F. WEAVER**, N. CANDELON***

* Observatoire Océanologique, BP 44, Laboratoire Arago, 66651 Banyuls-sur-Mer, France

** Living Links Center of the Yerkes Regional Primate Research Center, Department of Psychology,
Emory University, Atlanta GA 30322, USA

*** GREMMS (Groupe de Recherche et d'Etude des Mammifères Marins de la SEPANSO),
16, rue de la Belle-Etoile, 79410 Cherveux, France

CÉTACÉS
DAUPHINS
DAUPHINS SOLITAIRES
TURSIOPS TRUNCATUS
COMPORTEMENT
ÉTHOGRAMME

RÉSUMÉ. – L'étude réalisée permet une synthèse de l'inventaire comportemental ou éthogramme du Grand Dauphin. Cet éthogramme est ensuite appliqué à une comparaison entre des Dauphins grégaires et des Dauphins solitaires vivant en des lieux différents. Son principal objectif est l'établissement d'un éthogramme standard avec des descriptions précises, et généralement illustrées, de chacun des éléments comportementaux identifiés. Au total, 123 éléments comportementaux sont décrits, incluant des éléments nouveaux observés sur les Dauphins solitaires et familiaux dont les contacts avec les humains se multiplient dans de nombreux pays. Ce travail a validé la pertinence de cet inventaire comme base de comparaison du comportement intraspécifique. L'éthogramme standard proposé et sa représentation graphique constituent en outre un outil de recherche sur le terrain permettant de quantifier des observations faites en des lieux différents par des observateurs différents.

CETACEANS
DOLPHINS
SOLITARY DOLPHINS
TURSIOPS TRUNCATUS
BEHAVIOUR
ETHOGRAM

ABSTRACT. – A synthesis of existing information on the ethogram of the bottlenose dolphin has been made as a framework for the comparison of gregarious and solitary individuals studied in different regions. This method was used to verify the efficiency of the ethogram as a tool to compare interspecific behaviour. The main objective of the study was to elaborate a standardised ethogram with precise descriptions and graphical representations of all the patterns which have been identified. In total, 123 patterns have been described, including new patterns which have been observed in the solitary and sociable individuals that have appeared in increasing number in many countries around the world. The standardised ethogram, established during this study, is proposed as a tool for ethological field work on dolphins. We believe it can ensure greater compatibility of observations made in different study areas.

INTRODUCTION

Par tradition, l'analyse du comportement rassemble dans un éthogramme la description exacte de tous les éléments comportementaux d'une espèce animale. Ces éléments (« basic pattern » des auteurs anglo-saxons) constituent des unités de base telles que des mouvements ou des expressions gestuelles ou faciales, isolés par observation et accompagnés d'une définition verbale. L'ensemble décrit théoriquement la totalité du répertoire

comportemental de l'espèce considérée (Immelmann 1980). Cet inventaire du répertoire comportemental, le plus complet possible, d'une espèce est exigé par de nombreux éthologistes comme outil de base de toute analyse du comportement (Lorenz 1973; Heymer 1977; Immelmann 1980). L'éthogramme établit un cadre indispensable pour les études comportementales plus approfondies et leur publication en tant qu'outil standardisé est fortement encouragée (Schleidt *et al.* 1984). Souvent utilisé dans la recherche sur les fonctions et les causes d'un comportement observé

(Purton 1978), l'éthogramme peut également servir d'outil pour la comparaison du comportement entre des individus appartenant à des populations différentes (Barlow 1977).

Plusieurs éthogrammes portant sur les Grands Dauphins (*Tursiops truncatus*) ont été publiés dans les pays anglophones (Weaver 1987). Cette espèce cosmopolite, qui vit dans toutes les eaux tempérées et tropicales, est représentée par un écotype côtier et une forme pélagique (Leatherwood & Reeves 1983). Les répertoires comportementaux publiés concernent presque uniquement les Grands Dauphins côtiers. Bien que la plupart des auteurs de ces éthogrammes aient utilisé les mêmes quatre catégories comportementales : la chasse, les déplacements, les interactions sociales et le repos (Würsig & Würsig 1979; Shane 1990a, b), leurs interprétations diffèrent dès lors qu'il s'agit de préciser le contenu de chacune de ces catégories. Pour établir une comparaison significative entre des populations de *Tursiops* étudiées par des chercheurs différents, il devient indispensable que tous les scientifiques s'accordent sur un vocabulaire commun. Le présent travail propose un éthogramme du Grand Dauphin qui essaie de répondre à cette exigence pour les études comportementales réalisées dans les pays francophones où aucun inventaire de comportement des Delphinidés n'a été publié jusqu'à ce jour.

En France, Pilleri & Knuckey (1967) qui furent parmi les premiers à publier des observations comportementales de Cétacés en Méditerranée, ont répandu l'utilisation des observations opportunistes. Depuis, l'étude des Mammifères marins s'est développée dans les régions francophones et les nombreuses observations d'amateurs ont fourni des bases de données précieuses (Beaubrun 1995) pour des études plus approfondies (Duguay 1981-1988). Deux espèces de Dauphins pélagiques sont fréquemment observées à quelques kilomètres des côtes françaises, le Dauphin bleu et blanc (*Stenella coeruleoalba*) et le Dauphin commun (*Delphinus delphis*). Cependant, l'actuel engouement du public pour les Cétacés se focalise surtout sur le Grand Dauphin, l'espèce côtière étant en général la plus populaire (Dhermain 1996). La popularité du Grand Dauphin a augmenté en France avec l'apparition de plusieurs individus solitaires et familiers avec les humains, qui ont attiré de nombreux observateurs (Müller *et al.* 1996). Ces Dauphins, appelés en France Dauphins « ambassadeurs », sont souvent isolés, du moins temporairement, de leurs congénères grégaires et participent volontairement à des interactions avec l'homme (Lockyer 1990).

Bien qu'il s'agisse d'un phénomène répandu dans le monde entier, la France, la Grande-Bretagne (Lockyer 1990) et la Nouvelle-Zélande (Doak 1995) sont les seuls pays connus pour des apparitions régulières de ces Dauphins qui deviennent

familiers avec l'homme et le restent pendant de longues périodes. Ces apparitions semblent devenir de plus en plus fréquentes en France et dans le reste du monde (Doak 1995). Depuis 1976, le littoral français a fourni 5 exemples de Dauphins « ambassadeurs » (Ferrey *et al.* 1993; Müller *et al.* 1996). Ces animaux, par leur familiarité avec l'homme, sont souvent plus faciles à observer que des groupes de Dauphins grégaires. Ils offrent aux scientifiques (et aux nombreux spectateurs) une opportunité unique d'observer de très près leur comportement. L'intérêt d'inclure le comportement des Dauphins solitaires et familiers dans les études éthologiques est justifié aussi par le fait que, dans de nombreux pays, les rencontres entre Dauphins grégaires et baigneurs se multiplient (Doak 1994). Le phénomène attire de plus en plus l'attention des scientifiques (Connor & Smolker 1985; Henningsen & Würsig 1992; Brieze *et al.* 1995).

La plupart des éthogrammes publiés jusqu'à présent ne donnent que des descriptions partielles du comportement de l'espèce *Tursiops truncatus* (Shane 1990b; Pilleri and Knuckey 1967; Norris & Prescott 1961; Saayman *et al.* 1973; Würsig & Würsig 1979). Quelques éthogrammes plus complets existent également (Östman 1985; Monkey Mia, éthogramme non publié), mais sans représentations graphiques et avec des descriptions souvent difficiles à comprendre. Actuellement, l'éthogramme de Weaver (1987), établi à partir d'observations réalisées sur des groupes de Grands Dauphins grégaires des côtes californiennes, est considéré, par son texte et ses dessins, comme l'inventaire le plus exhaustif. Il constitue également la synthèse d'un grand nombre d'éthogrammes antérieurs.

L'objectif principal de notre étude est de compléter la connaissance du répertoire du Grand Dauphin par les éléments comportementaux observés chez les individus familiers et de proposer un éthogramme du comportement de *T. truncatus* aussi complet que possible. Cet éthogramme pourra servir d'outil de travail sur le terrain dans les pays francophones et encouragera les scientifiques et les amateurs à utiliser les descriptions présentées comme un vocabulaire commun pour toutes les études éthologiques ultérieures. Dans ce but, nous avons utilisé l'éthogramme de Weaver (1987) et nous avons noté les similitudes avec l'éthogramme que nous avons élaboré pour décrire les éléments comportementaux des Dauphins solitaires et familiers. Cette comparaison est uniquement qualitative et illustre une des applications possibles de l'éthogramme.

Une comparaison plus détaillée concernant les différents individus observés et les fréquences de comportements enregistrés sera publiée ultérieurement (Müller, en préparation).

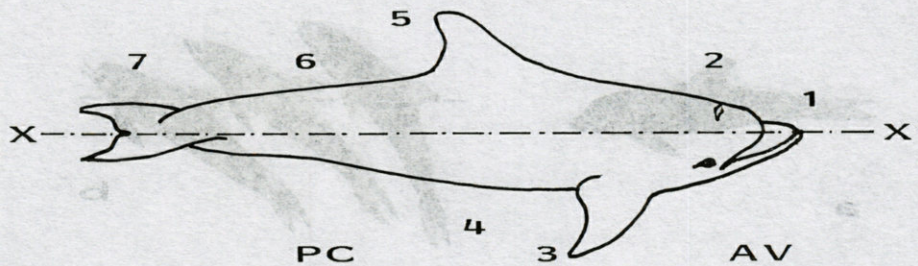


Fig. 1. – Principaux éléments anatomiques : 1 Rostre; 2 Event; 3 Nageoire pectorale; 4 Flanc; 5 Nageoire dorsale; 6 Pédoncule caudal; 7 Nageoire caudale; AV Partie avant du corps; PC Partie caudale; XX' Axe longitudinal du corps.

Body part composition : 1 Rostrum; 2 Blowhole; 3 Pectoral Fin; 4 Flanc; 5 Dorsal Fin; 6 Tail stock; 7 Flukes; AV Foresection; PC Caudal Section; XX' Long Axis.

MÉTHODES

1. Description des éléments comportementaux par Weaver (1987)

Weaver (1987) a fondé son éthogramme sur 2 années d'observations d'un nombre total de Grands Dauphins grégaires estimé à 779 sur la côte de Californie du Sud, afin d'établir un inventaire du comportement de cette espèce et de développer une méthode standardisée pour la classification et la description des éléments comportementaux. La zone d'étude était caractérisée par un habitat avec des fonds sableux et rocheux ainsi que par diverses activités humaines telles que la circulation fréquente de bateaux de pêche, de nageurs et de plongeurs. Chaque groupe de Dauphins était observé à partir d'un bateau pendant une moyenne de 95 minutes. La description verbale *in situ* des comportements observés était enregistrée en direct sur magnétophone. La position du Dauphin dans l'eau était d'abord notée, puis étaient désignées et décrites la première partie du corps qui apparaissait puis, successivement, les autres parties. Ces enregistrements sonores étaient ensuite analysés et utilisés pour dessiner chaque élément. Ces différents éléments comportementaux ont été regroupés par analogie en 12 catégories générales : « Comportement aérien », « Flexions », « Comportements de contact », « Mouvements de la tête », « Mouvements des nageoires pectorales », « Respirations », « Comportements stationnaires », « Claquements », « Emersions et Submersions », « Styles de nages », « Mouvements caudaux » et « Nage en formation ». Au total, 99 éléments de comportements ont été décrits par Weaver (1987) et tous sont représentés dans l'étude présentée ici.

2. Description des éléments comportementaux des Dauphins solitaires et familiers

L'analyse du comportement des Dauphins solitaires et familiers est basée sur l'exploitation d'enregistrements vidéos concernant 17 individus (Tabl. I). Les enregistrements vidéos ont été réalisés par des observateurs différents en des lieux et à des moments différents. La méthode d'enregistrement généralement utilisée a été du type « Continuous recording » ou « All

occurrences recorded » (Martin & Batson 1996). La plupart du temps, les Dauphins ont été filmés en surface, à partir d'une embarcation. Quelques séquences ont été tournées en plongée. Au total, 90 h d'enregistrements vidéos ont été rassemblées : 54 h ayant été filmées par les auteurs et 36 h mises à la disposition de cette étude par d'autres observateurs. Les activités des Dauphins filmés incluent des comportements solitaires tels que la chasse, les déplacements, le repos et les manipulations d'objets, mais concernent surtout leurs interactions avec des humains ainsi qu'avec des chiens et des congénères.

La méthode de description des mouvements observés sur les vidéos correspond à la méthode de Weaver (1987) pour les Dauphins grégaires. Le travail a été facilité par les dispositifs d'arrêt sur image et de vitesse ralentie du magnétoscope utilisé. Tous les enregistrements ont été analysés visuellement 2 fois. Le premier passage a permis d'établir l'éthogramme à partir du comportement filmé des Dauphins observés. Chaque élément comportemental a été décrit et dessiné, puis classé dans une des catégories mises en place par Weaver (1987). Le 2^e passage a servi à identifier et comparer les éléments comportementaux trouvés chez les Dauphins solitaires et familiers avec ceux décrits par Weaver (1987) chez des Dauphins grégaires.

3. Terminologie et conventions

Description générale du corps et des positions du Dauphin

Définitions des termes pour le comportement en groupe

- Groupe :** Nombre indéterminé d'individus qui se comportent de façon similaire et/ou se déplacent à proximité les uns des autres.
- Sous-groupe :** Une subdivision de 2 ou plusieurs individus se rassemblant à l'intérieur d'une plus large aggrégation.
- Proximité :** Animaux distants les uns des autres au maximum d'une longueur de corps.

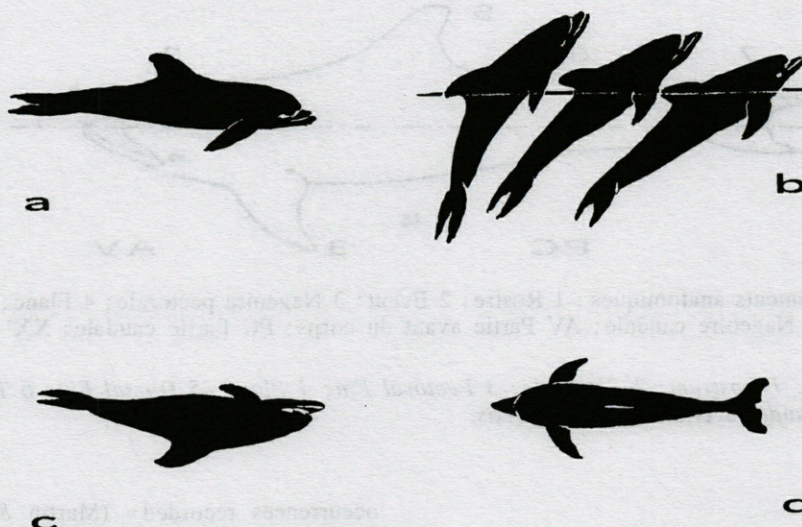


Fig. 2. – Positions dans l'eau : a, Position normale ; b, Position oblique ; c, Position sur le dos ; d, Position sur le côté.

Postures : a, Normal position ; b, Oblique position ; c, Inverted position ; d, Lateral position.

Proximité relâchée : Animaux distants de 2 à 5 longueurs de corps les uns des autres.

Dispersé : Animaux distants de plus de 5 longueurs de corps les uns des autres.

Convergence : Réunion de plusieurs sous-groupes.

Tous les éléments comportementaux sont décrits par un texte explicatif, souvent complété par une représentation graphique. A l'exception des Nages en formation et de 3 autres éléments comportementaux (Saut à travers la vague, Surfing, Nage dans la vague) liés aux grandes vagues se rencontrant dans le site d'étude de Weaver (1987) tous les éléments de l'inventaire proposé ont été observés aussi bien chez les Dauphins solitaires que chez les Dauphins grégaires (détail de la comparaison : Müller, en préparation).

A l'inventaire des 99 éléments décrits par Weaver (1987) vient s'ajouter la description de 24 éléments comportementaux nouveaux observés uniquement chez des Dauphins familiaux et solitaires. Ils sont signalés par une astérisque «*». Pour faciliter une comparaison de l'éthogramme présenté ici avec des inventaires utilisés dans les pays anglophones, les noms en français et en anglais entre parenthèses sont mentionnés pour chaque élément.

L'INVENTAIRE DU COMPORTEMENT

A. Comportement aérien (Aerial Behavior) : Pl. I

1. Bond hors de l'eau (Bow)

Saut hors de l'eau sur une distance ne dépassant pas la longueur du corps. Le pédoncule caudal est en l'air pendant que la partie antérieure du corps plonge. Soit

le pédoncule caudal, soit la partie antérieure, est fixe tandis que l'autre est mobile par rapport à elle.

2. Tête hors de l'eau (Head up)

La partie avant du corps est hors de l'eau dans une position oblique. Le Dauphin peut rester temporairement immobile, mais le corps est franchement arqué.

3. Bond sur le côté (Lateral Bow)

Le Dauphin bondit hors de l'eau sur le côté, ou bondit le corps droit et pivote pendant qu'il est hors de l'eau.

4. Eclaboussement de côté (Breaching)

Le Dauphin s'élève en partie hors de l'eau et se laisse retomber bruyamment à plat sur le côté.

5. Eclaboussement arrière (Back Breaching)

Le Dauphin élève la partie avant hors de l'eau et se laisse retomber bruyamment en arrière, en éclaboussant.

6. Saut en long (Leap)

Le Dauphin saute hors de l'eau en position normale sur une distance nettement plus grande que la longueur de son corps.

7. Saut sur le dos (Inverted Leap)

Le Dauphin saute hors de l'eau en position inverse, nageoire dorsale vers le bas.

8. Saut sur le côté (Lateral Leap)

Le Dauphin saute et retombe sur le côté.

9. Saut à travers la vague (Wave-Leaping)

Réalisation d'un saut depuis l'arrière d'une vague par un Dauphin qui se déplace dans le sens opposé à celui de la vague.

B. Flexions (Arches) : Pl. I**1. Corps tendu (Body Thrust)**

Succession alternée et rapide de courbures convexes et concaves du corps à partir d'une position normale à la surface. Le rostre est orienté vers le bas et le corps est étendu plusieurs fois sans déplacement vers l'avant.

2. Etirement caudal (Caudal Arch)

Le Dauphin, immergé sur le côté, ne laisse apparaître que la caudale à la surface par une flexion du pédoncule caudal.

3. Courbure convexe (Dorsal Arch)

Bref mouvement vers le haut de la nageoire dorsale qui émerge, alors que le pédoncule caudal et la partie antérieure du corps sont dirigés vers le bas.

4. Embardée latérale (Lateral Lurch)

Un Dauphin apparaît soudainement à la surface, sur le côté dans un mouvement puissant et expose une partie de son ventre hors de l'eau en provoquant des éclaboussures. Comportement actif et souvent répété avec d'autres individus se trouvant à proximité.

5. Etirement (Stretch)

Bref allongement du corps d'un Dauphin stationnaire en position normale. Manœuvre lente pendant laquelle le corps se cambre légèrement vers le haut.

6. Chandelle verticale en surface (Vertical Arch)

Posture d'un Dauphin ayant la tête en l'air, en équilibre à la surface, exposant hors de l'eau la partie avant de son corps, le rostre étant ramené vers le corps par un plissement du cou. Mouvement souvent exécuté de façon répétitive.

C. Comportement de contact (Contact Behaviour) : Pl. I**1. Traîne d'un objet (Kelp Dragging)**

Un dauphin traîne en surface un objet accroché à l'avant de la nageoire dorsale ou à une autre partie du corps.

2. Coup de rostre (Rostral Nudge)

Le bout du rostre touche un objet ou n'importe quelle partie du corps d'un autre individu (Dauphin ou personne) brièvement ou de façon répétitive.

3. Coup de rostre vers le bas (Beak Over)*

Un Dauphin pose son rostre sur un objet ou une partie du corps d'une personne.

4. Frottement (Rubbing)

Une partie du corps est déplacée tangentiellement à un objet ou au corps d'un autre individu, de telle façon que le contact entre les deux surfaces soit doux et régulier.

5. Lancement d'objet (Object Toss)*

Le Dauphin repousse un objet à la surface avec son rostre ou une autre partie de son corps dans un mouvement en avant.

6. Prise en bouche (Bite Object)*

Le Dauphin tient un objet ou une partie du corps d'un autre animal ou d'une personne entre ses mâchoires et exerce une pression avec les dents.

7. Remorquage d'une personne (Pull)*

Traction d'une personne qui se maintient parallèlement au Dauphin et s'accroche à lui en tenant la nageoire dorsale par une main ou en l'entourant de ses bras.

D. Mouvements de la tête (Head Movements) : Pl. I**1. Menton en l'air (Chinup)**

Brèves expositions du rostre hors de l'eau selon des angles variables par une élévation de la tête. Le rostre est relevé après l'apparition à la surface.

2. Lancer de Poisson (Fish Toss)

Un Dauphin, tenant un Poisson entre ses mâchoires, émerge la tête hors de l'eau. Le Poisson est envoyé sur le côté ou en arrière par un redressement brusque de la tête.

3. Coup de rostre vers le haut (Beak Up)*

Le Dauphin, stationnaire, en position normale ou oblique, effectue des mouvements du rostre vers le haut, souvent pour toucher un objet.

4. Œillade (Glance)

Brève sortie d'un œil hors de l'eau par un Dauphin stationnaire ou se déplaçant en position normale par une rotation sur le côté ou en abaissant le rostre vers le bas.

5. Salut de la tête (Head Nod)

Un mouvement de tête de haut en bas hors de l'eau ou sous l'eau par un Dauphin en position normale.

6. Salut aérien (Airbone Headnod)*

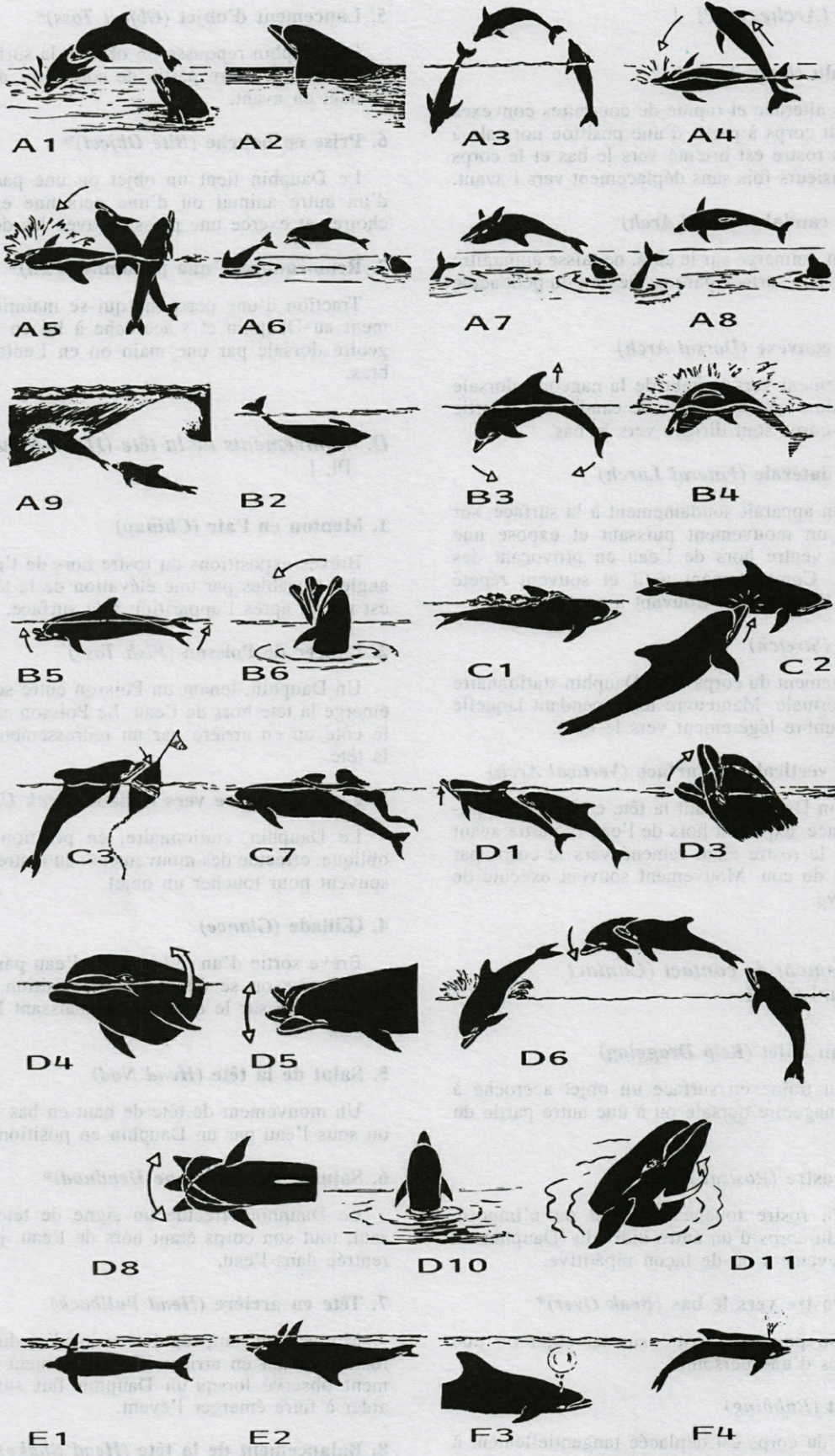
Le Dauphin effectue un signe de tête pendant un saut, tout son corps étant hors de l'eau, juste avant la rentrée dans l'eau.

7. Tête en arrière (Head Pullback)

Mouvement lent, régulier et localisé du melon et du rostre d'avant en arrière. Ce mouvement est généralement observé lorsqu'un Dauphin fait surface et peut aider à faire émerger l'évent.

8. Balancement de la tête (Head Shake)

Mouvements alternés de la tête de droite à gauche qui peuvent se produire à la surface ou sous l'eau.



Pl. I. - Eléments comportementaux de A1 à F4.

Behaviour patterns A1 - F4.

9. Poussée de la tête (*Head Thrust*)

Projection brusque de la tête vers le bas ou vers le haut qui a pour effet de redresser le corps.

10. Apparition (*Spyhop*)

Brève élévation verticale de la partie avant du corps hors de l'eau. Parfois, le Dauphin peut se lancer dans un mouvement en avant en abaissant le rostre.

11. Toupie (*Head Turn*)*

Dans une position verticale, le Dauphin émerge la tête ou le rostre hors de l'eau et pivote sur lui-même une ou plusieurs fois. Ce comportement peut être également observé sous l'eau.

12. Bouche ouverte (*Mouth Open*)*

Le Dauphin ouvre la bouche légèrement et lentement, souvent avec un mouvement coordonné de la tête. Ce comportement est souvent effectué sous l'eau mais parfois la tête hors de l'eau.

E. Mouvements des nageoires pectorales (*Pectoral Fin Movements*) : Pl. I**1. Une pectorale hors de l'eau (*Pectoral Extension*)**

Exposition à la surface d'une nageoire pectorale par un Dauphin qui est sur le côté. L'angle entre la pectorale et l'axe longitudinal est aigu.

2. Les pectorales parallèles hors de l'eau (*Pectoral Parallel Extension*)

Exposition à la surface des 2 nageoires pectorales par un Dauphin qui est sur le dos, stationnaire ou en mouvement.

3. Flexion d'une pectorale (*Pectoral Flex*)

Mouvements rapides, du haut vers le bas ou d'un côté à l'autre, d'une nageoire pectorale exposée à la surface.

F. Respiration (*Respiration*) : Pl. I**1. Ebrouement (*Chuffing*)**

Emission d'air brusque et très bruyante. Un petit cône de vapeur condensée s'élève à 1 m environ au-dessus de la tête de l'animal.

2. Expulsion chuintante (*Squeeze Breath*) :

Expulsion d'air par l'évent, brève et sonore, rappelant le bruit de l'air s'échappant d'un ballon d'enfant qui se dégonfle, avec très peu de vapeur condensée visible.

3. Emission d'une grosse bulle (*One large Bubble*)

Emission sous-marine d'air par l'évent formant une ou plusieurs grandes bulles à la surface.

4. Souffle de vapeur (*Vaporous Breath*)

Expiration audible ayant lieu à la surface, produisant un cône de vapeur condensée qui peut atteindre 1 m de hauteur et qui disparaît rapidement.

5. Souffle de vapeur silencieux (*Silent Vaporous Breath*)

Expiration silencieuse accompagnée d'une fine vapeur condensée.

G. Claquements (*Slaps*) : Pl. II**1. Claquements du menton (*Chin Slap*)**

Élévation et abaissement du rostre qui frappe bruyamment la surface de l'eau. A faible intensité, c'est uniquement le rostre qui est utilisé. A forte intensité, c'est toute la partie avant du corps qui est élevée hors de l'eau et rabattue violemment.

2. Claquements de la nageoire dorsale (*Dorsal Fin Slap*)

Le Dauphin effectue des balancements des 2 côtés de l'axe longitudinal depuis une position normale. La nageoire dorsale vient heurter la surface de l'eau à plat.

3. Claquements de la tête sur le côté (*Head Slap*)

Le côté de la tête du Dauphin frappe bruyamment la surface de l'eau. L'animal peut marquer un temps d'arrêt et étendre ses nageoires pectorales avant de se laisser retomber.

4. Claquement de la tête en avant (*Forward Head Slap*)*

Ce comportement est observé lors d'un déplacement en avant, le Dauphin sortant seulement la tête hors de l'eau en la claquant fortement contre la surface.

5. Claquement de la tête en arrière (*Back Head Slap*)

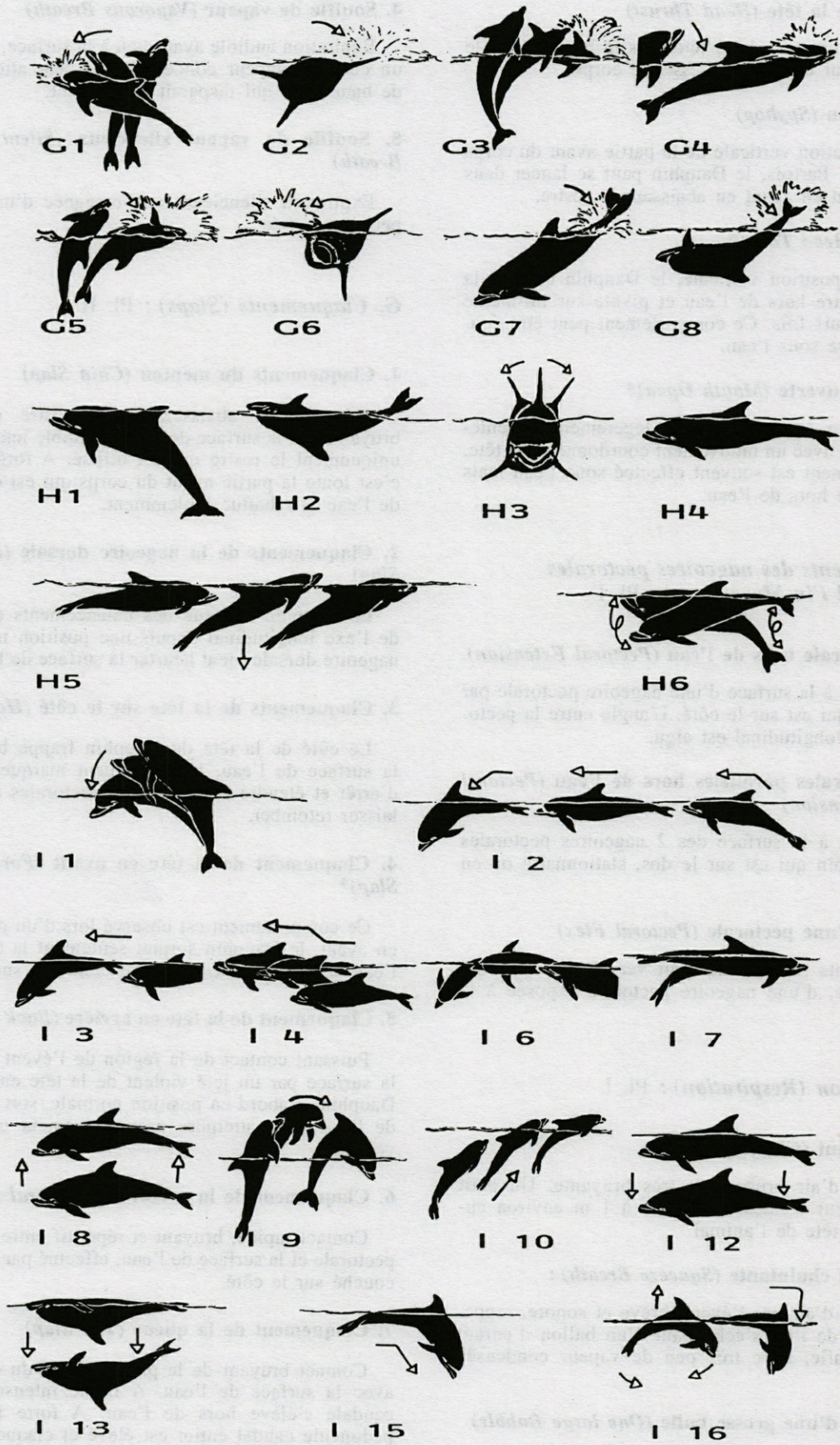
Puissant contact de la région de l'évent à plat avec la surface par un jeté violent de la tête en arrière. Le Dauphin, d'abord en position normale, sort la tête hors de l'eau pour atteindre progressivement une position verticale.

6. Claquement de la pectorale (*Pectoral Fin Slap*)

Contact rapide, bruyant et répétitif entre la nageoire pectorale et la surface de l'eau, effectué par un Dauphin couché sur le côté.

7. Claquement de la queue (*Tail Slap*)

Contact bruyant de la partie arrière du corps à plat avec la surface de l'eau. A faible intensité, seule la caudale s'élève hors de l'eau. A forte intensité, le pédoncule caudal entier est élevé et claque la surface. La partie avant du corps est souvent sous l'eau et les claquements peuvent être répétitifs.



Pl. II. - Éléments comportementaux G1 à I16.
Behaviour patterns G1 - I16.

8. Claquement de la queue à l'envers (*Inverted Tail Slap*)

La partie dorsale de la caudale d'un Dauphin sur le dos frappe à plat la surface de l'eau. Ce comportement peut être répété. Il est observé chez un Dauphin immobile ou en mouvement.

9. Claquements en série (*Motorboating*)

Série de claquements rapides et répétitifs de la queue pendant le déplacement d'un Dauphin en position normale ou sur le dos.

H. Comportement stationnaire (*Stationary Behavior*) : Pl. II**1. Flottaison (*Floating*)**

Situation d'un Dauphin immobile à la surface en position normale. La région de l'évent est très bombée car la tête est abaissée. Seul le sommet de la nageoire dorsale est visible.

2. Flottaison à l'envers (*Ventral Float*)

Situation d'un Dauphin immobile à la surface, sur le dos. L'animal apparaît voûté, avec seulement la tête et les pointes de la caudale hors de l'eau.

3. Roulis atténué (*Lean*)

Rotations légères sur le côté sans laisser émerger l'œil.

4. Radeau (*Rafting*)

Situation d'un Dauphin étendu immobile en surface.

5. Mouvement de détente (*Resting Movement*)*

A la sortie d'une position de radeau, le Dauphin fait émerger lentement la partie avant du corps jusqu'à avoir le menton en l'air tandis que le pédoncule caudal est redressé. L'animal expire de l'air dès son arrivée à la surface ou bien juste avant l'émergence.

6. Bascule (*Rocking*)

Sorties alternées de la partie avant et de la caudale d'un Dauphin en position normale, à l'arrêt.

7. Roulis accentué (*Roll*)

Rotations accentuées autour de l'axe longitudinal par un Dauphin en position normale. La rotation a souvent lieu d'un seul côté. La nageoire dorsale s'approche plusieurs fois de la surface de l'eau sans toutefois la toucher.

8. Retournement (*Turn Around*)*

Retournement du corps d'une position normale vers une position sur le dos en étant, ou non, en translation horizontale.

9. Position verticale (*Vertical position*)*

Maintien dans une position verticale sous l'eau, le rostre pointant vers la surface. Cette position est souvent tenue pendant une ou plusieurs minutes.

I. Emergences et submersions (*Surfaces and Submergences*) : Pl. II**1. Plongée arquée (*Arched Dive*)**

Mouvement unique et brusque par un Dauphin en position normale, arqué au-dessus de la surface. La queue reste en contact avec l'eau et semble être le point de pivotement. La courbure de tout le corps provoque l'immersion la tête la première.

2. Immersion par l'avant (*Drop Foresection Submergence*)

La nageoire dorsale s'élève légèrement tandis que le pédoncule caudal monte et devient parallèle à la surface au moment où le Dauphin entame le mouvement.

3. Emergence pédoncule caudal et dorsale (*Fin/Tail Submergence*)

Un Dauphin apparaît à la surface mais il plie la partie avant du corps sans laisser émerger son évent. Seuls la dorsale et le pédoncule caudal émergent.

4. Emergence à plat (*Flat Foresection Surfacing*)

Emergence de la dorsale et de la partie avant du corps parallèle à la surface suivie d'une immersion qui s'accompagne d'une accentuation de la courbure de la partie antérieure du corps.

5. Immersion progressive (*Forward Progress Submergence*)

Mouvement progressif partant d'une émergence partielle amenant un Dauphin sous la surface, toujours en position normale.

6. Plongée de côté (*Lateral Dive*)

Le Dauphin part d'une position normale pour virer soudainement sur le côté et plonger latéralement.

7. Maintien à la surface (*Levelling Off Surface*)

Extension du pédoncule en surface en alignement avec le reste du corps. Cette position allongée apparaît généralement pendant une pause dans un déplacement.

8. Sortie de l'eau à l'horizontale (*Parallel Surfacing*)

Translation vers le haut du corps en position normale, faisant apparaître toute la surface du dos en même temps.

9. Emergence - Immersion sur place (*Pivot Dive*)

Soudaine sortie hors de l'eau, presque verticale, de la partie avant du corps, suivie par une plongée rapide à pic. Le Dauphin exécute ce mouvement avec une flexion plus importante du corps que dans les autres figures.

10. Sortie de l'eau en bouchon (*Steep Foresection Surfacing*)*

Le Dauphin émerge subitement la tête la première, en arrivant à la surface selon une trajectoire proche de la verticale.

11. Pause à la surface (*Paused Surface*)

Il s'agit d'une brève halte en surface pendant l'exposition de l'événement, avant la plongée. Les pauses de respiration sont généralement observées lors d'une vitesse de nage lente.

12. Enfoncement sur place (*Sinking Submergence*)

Le Dauphin en position normale coule sur place et se maintient sous l'eau sans bouger.

13. Enfoncement sur place sur le dos (*Inverted Sinking Submergence*)*

Le Dauphin est sur le dos et se laisse couler sur place.

14. Emersion lente et plongée à pic (*Slow Surface/Abrupt Dive*)

Ascension silencieuse vers la surface suivie par une rentrée dans l'eau rapide. Le Dauphin apparaît lentement à la surface en position normale puis plonge rapidement vers le fond, la tête la première. Le pédoncule caudal est fortement incurvé lors de l'immersion.

15. Plongée à pic (*Steep Dive*)

La descente se fait la tête la première sous une incidence marquée laissant apparaître le dos et le pédoncule caudal avant l'immersion totale.

16. Plongée avec dorsale exposée (*Back up*)*

Le Dauphin plie son corps vers le haut dans un mouvement brusque, exposant sa nageoire dorsale et son dos hors de l'eau. Le pédoncule caudal et la queue peuvent émerger légèrement avant la phase de rentrée dans l'eau.

J. Styles de nages (*Swims*) : Pl. III

1. Nage à l'étrave (*Bowriding*)

Nage à l'avant d'un bateau, effectuée entre la surface et 1 m de profondeur. Le Dauphin est en position normale, mais peut se tourner sur le côté ou se mettre sur le dos. Il ne saute généralement hors de l'eau que lorsque la vitesse du bateau est élevée.

2. Nage en tire-bouchon (*Corkscrew Swim*)

Exécution d'une série de rotations autour de l'axe longitudinal parallèlement à la surface, à une vitesse de plus en plus élevée.

3. Glissade (*Glide*)

Bref mouvement en avant en position normale, sans agitation de la queue. Le corps semble être étendu le long de l'axe longitudinal.

4. Demi-tour (*Half-Circle Turn*)

Un demi-tour rapide pendant un déplacement en position normale.

5. Changement de direction (*Veering Turn*)

Changement soudain de trajectoire d'un animal sous l'eau sans perte de vitesse.

6. Evitement (*Turn at Oblique Angle*)*

Nage vers un obstacle ou une personne, suivie d'un brusque changement de trajectoire à 2 m au moins de l'objet.

7. Nage en zigzag (*Zigzag*)*

Déplacement en zigzag d'un individu en position normale.

8. Nage avec émerSION alternative de la tête (*Head-Up Swim*)

Exposition brève et répétitive de la tête hors de l'eau, d'un Dauphin qui nage en position normale.

9. Nage tête émergée (*Headup Forward Progress*)*

L'animal nage avec la tête ou la partie avant du corps hors de l'eau en permanence, puis frappe brièvement la surface avant de plonger.

10. Nage sur le dos (*Inverted Swim*)

Nage sur le dos avec la partie avant du corps qui apparaît relativement fixe tandis que la partie caudale est remuée de haut en bas.

11. Nage sur le côté (*Lateral Swim*)

L'animal se déplace en nageant sur le côté. Une des nageoires pectorales peut être visible à la surface.

12. Marsouinage (*Porpoising*)

L'animal se déplace suivant une trajectoire ondulée constituée par une succession régulière de sauts hors de l'eau.

13. Emersion bouillonnante (*Skimming*)

Un déplacement rapide à la surface qui produit de l'écume. L'effet de la soudaine apparition de l'animal est accentué par la pellicule d'écume qui recouvre la partie antérieure du corps tandis que le Dauphin crève la surface. La caudale sert à contrôler la puissance de cet élan en avant.

14. Nage sous la surface (*Subsurface Swim*)

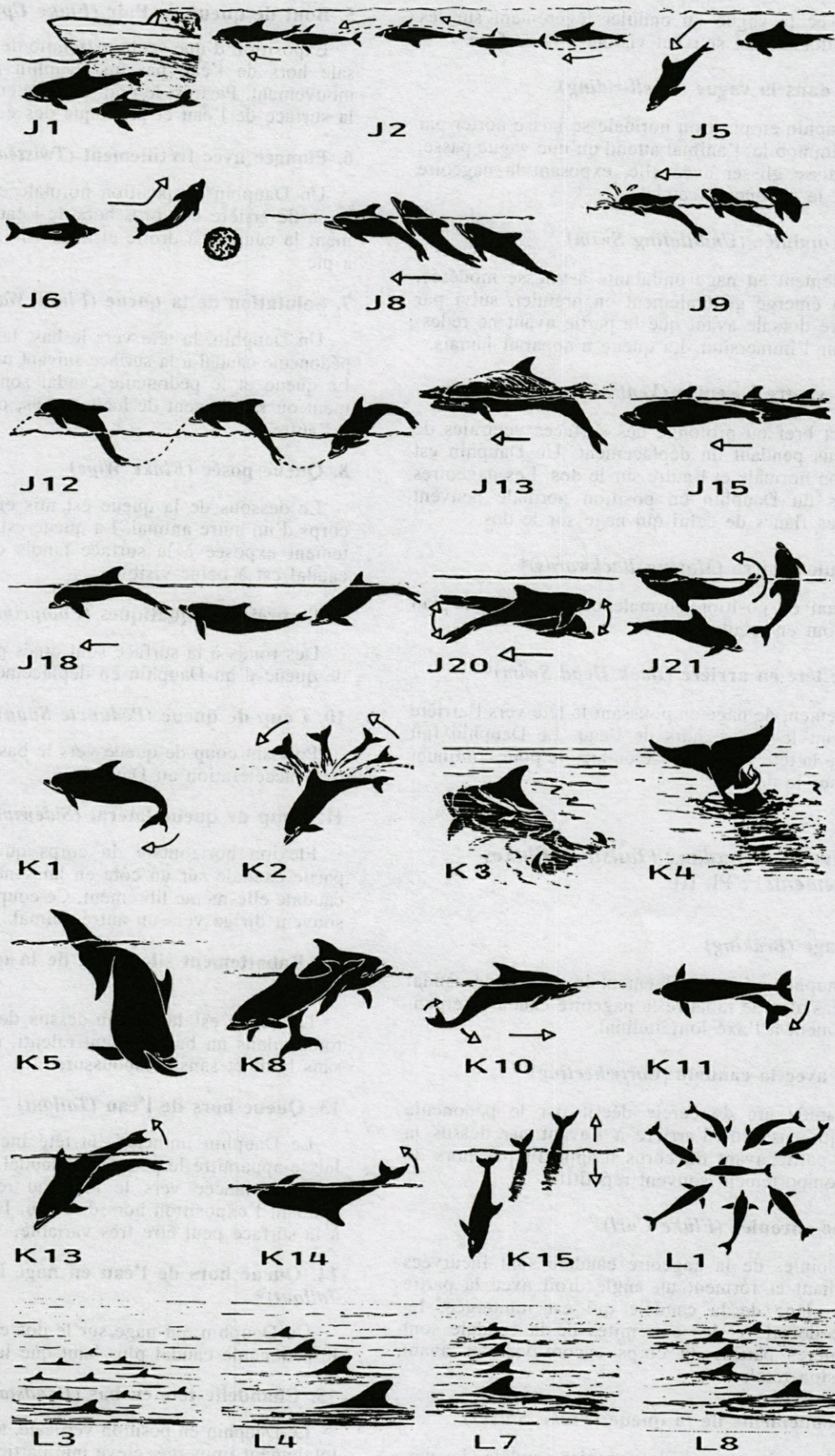
Le Dauphin nage juste sous la surface sans émerger.

15. Nage au ras de la surface (*Surface Finning/Shark*)

Cette nage ressemble à celle des Requins, laissant apparaître uniquement la dorsale hors de l'eau.

16. Surfing (*Surfing*)

Un Dauphin glisse sur le dos de la vague et se laisse porter, ou bien dépasse la vague sur le côté. Il peut



Pl. III. - Éléments comportementaux J1 à L8.
Behaviour patterns J1 - L8.

évoluer avec la vague ou onduler légèrement sur les côtés. La dorsale est souvent visible à la surface.

17. Nage dans la vague (*Swell-riding*)

Un Dauphin en position normale se laisse porter par la houle. Immobilisé, l'animal attend qu'une vague passe, puis se laisse glisser avec elle, exposant la nageoire dorsale et le pédoncule caudal.

18. Nage ondulée (*Undulating Swim*)

Déplacement en nage ondulante à vitesse modérée. Le melon émerge généralement en premier, suivi par la nageoire dorsale avant que la partie avant ne redescende pour l'immersion. La queue n'apparaît jamais.

19. Nage ventre à ventre (*Ventral/Ventral Swim*)

Contact bref ou prolongé des surfaces ventrales de 2 individus pendant un déplacement. Un Dauphin est en position normale et l'autre sur le dos. Les nageoires pectorales du Dauphin en position normale peuvent toucher les flancs de celui qui nage sur le dos.

20. Bascule arrière (*Moving Backwards*)*

L'animal en position normale oscille dans un plan vertical tout en reculant.

21. Nage tête en arrière (*Back Head Swim*)*

Mouvement de nage en poussant la tête vers l'arrière et exposant le ventre hors de l'eau. Le Dauphin fait apparaître la tête puis la lance en arrière pour continuer la nage sur le dos.

K. Mouvement caudal (*Tailstock/Flukes Movements*) : Pl. III

1. Freinage (*Braking*)

Le Dauphin plie soudainement le pédoncule caudal vers le bas afin de rabattre la nageoire caudale perpendiculairement à l'axe longitudinal.

2. Roue avec la caudale (*Cartwheeling*)

Un rapide arc de cercle décrit par le pédoncule caudal qui passe de l'arrière à l'avant par dessus la tête. La partie avant du corps n'apparaît pas hors de l'eau. Comportement souvent répétitif.

3. Queue enroulée (*Fluke Curl*)

Les pointes de la nageoire caudale sont incurvées vers le haut et forment un angle droit avec la partie centrale plane de la caudale qui est immergée. La nageoire dorsale et les extrémités de la caudale sont les dernières parties du corps encore visibles avant l'immersion totale.

4. Frissonnements de la queue (*Fluke Shiver*)

Rotations alternées de la nageoire caudale. La version rapide de ce mouvement donne l'impression de frissons.

5. Bout de queue en l'air (*Fluke Up*)

Exposition d'une seule extrémité de la nageoire dorsale hors de l'eau par un Dauphin immobile ou en mouvement. Parfois, le bout de la queue émerge frappe la surface de l'eau et provoque des éclaboussures.

6. Plongée avec frémissement (*Twisted Tail Dive*)

Un Dauphin en position normale en surface dresse la partie arrière du corps hors de l'eau et agite rapidement la caudale à droite et à gauche avant de plonger à pic.

7. Salutation de la queue (*Fluke Wave*)

Un Dauphin, la tête vers le bas, laisse apparaître le pédoncule caudal à la surface suivant un angle prononcé. La queue et le pédoncule caudal sont balancés lentement ou rapidement de haut en bas, ou bien d'un côté à l'autre.

8. Queue posée (*Fluke Wipe*)

Le dessous de la queue est mis en contact avec le corps d'un autre animal. La queue est souvent complètement exposée à la surface tandis que le pédoncule caudal est à peine visible.

9. Empreintes aquatiques (*Footprints*)

Des ronds à la surface sont créés par les battements de queue d'un Dauphin en déplacement.

10. Coup de queue (*Peduncle Snap*)

Puissant coup de queue vers le bas qui imprime une forte accélération au Dauphin.

11. Coup de queue latéral (*Sidewipe*)

Flexion horizontale du corps qui envoie toute la partie caudale sur un côté en laissant aller la nageoire caudale elle-même librement. Ce coup de queue est très souvent dirigé vers un autre animal.

12. Rabattement silencieux de la queue (*Silent Tail Slap*)

La queue est lancée au-dessus de la surface et retombe dans un balancement ralenti, entrant dans l'eau sans bruit et sans éclaboussure.

13. Queue hors de l'eau (*Tailout*)

Le Dauphin immergé, la tête inclinée vers le bas, laisse apparaître le pédoncule caudal. La nageoire caudale est lancée vers le haut ou remuée brièvement pendant l'exposition hors de l'eau. L'angle par rapport à la surface peut être très variable.

14. Queue hors de l'eau en nage inversée (*Inverted Tailout*)*

Un Dauphin qui nage sur le dos expose la queue ou le pédoncule caudal plus haut que la tête.

15. Chandelle tête en bas (*Headstand*)*

Le Dauphin en position verticale, tête en bas, d'abord totalement immergé, élève une partie ou tout le pédoncule caudal au-dessus de la surface, tout en gardant la position verticale.

Tabl. I. – Liste des Dauphins solitaires et familiaux dont des enregistrements vidéos ont été exploités pour l'analyse comportementale. Le signe « ♦ » signifie que ce Dauphin est toujours résident à proximité d'activités humaines. La classe d'âge se rapporte à l'âge du Dauphin au moment des enregistrements vidéos.

List of the solitary and sociable dolphins who have been included in this research. The sign « ♦ » marks the individuals who are actually residents and interacting with humans. The indicated age refers to the period during which the dolphins have been filmed.

Nom du Dauphin	Période de sociabilité	Lieu	Sexe	Classe d'âge	Interactions filmées	Enregistrements audiovisuels : origine	Enregistrements audiovisuels : durée
Dolphy	1989 - 95	France/ Espagne	femelle	adulte	avec bateaux, nageurs, chiens, seule, comportement de repos.	M. Müller	39h 40min
Fanny	1986 - 94	France	femelle	adulte	avec bateaux, nageurs, chiens.	B. Cassou	16h 18min
Jock	1988 - 93	Australie	mâle	adulte	avec bateaux, nageurs, congénères; seul, comportement de repos.	M. Bossley	9h 12min
Fungie	1984 ♦	Irlande	mâle	adulte	avec bateaux, nageurs; seul.	M. Müller	7h 54min
Françoise	1989 ♦	France	femelle	adulte	avec bateaux, nageurs, congénères.	M. Müller	6h 41min
Oleen	1994 ♦	Egypte, Mer Rouge	femelle	adulte	avec bateaux, nageurs, son fils Jimmy; seule.	JADE Production, Bruxelles	2h 27min
Maui	1992 ♦	Nouv. Zélande	femelle	adulte	avec bateaux, nageurs, d'autres espèces de dauphins dont <i>Lagenorhynchus obscurus</i> .	D. Buurman, M. Müller	2h 15min
Freddy	1987 - 92	Grande Bretagne	mâle	adulte	seul, avec bateaux, nageurs, chasse.	P. Bloom	1h 27min
Jotsa	1986 - ?	Ex-Yougoslavie	femelle	adulte	avec bateaux, nageurs, congénères.	C. Hepp; B. Sifaoui	1h 03min
Jean-Louis	1978 - 88	France/Bretagne	femelle	adulte	avec bateaux, nageurs, seule.	Océanopolis/ Brest	56 min
Jimmy	1997	Egypte	mâle	juvénile	avec sa mère Oleen, nageurs.	JADE Production, Bruxelles	51 min
Simo	1984 - 85	Grande Bretagne	mâle	juvénile	avec bateaux, nageurs.	Film BBC; I.D.W	43 min
Percy	1982 - 84	Grande Bretagne	mâle	adulte	avec bateaux, nageurs.	Film BBC	29 min
Opo	1954 - 55	Nouv. Zélande	femelle	juvenile	avec bateaux, nageurs, seule.	Télévis. N. Zélande	20 min
Pita	1987 ♦	Bélize	femelle	adulte	avec bateaux, nageurs.	K. Dudzinski	11 min
Jojo	1980 ♦	Bahamas	mâle	adulte	avec bateaux, nageurs.	Film D. Bernal	9 min
Aihe	1987 - 93	Nouv. Zélande	femelle	adulte	avec nageurs, chiens.	W. Doak	8 min

16. Erection (*Erection*)*

Le dauphin montre son pénis en érection.

17. Défécation (*Defecation*)*

L'animal défèque en nageant.

L. Nage en formation (*Formations*) : Pl. III

1. Formation en étoile (*Spoke Formation*)

Plusieurs Dauphins sont disposés en cercle, la tête tournée vers le centre. Le centre peut être occupé par un congénère malade, blessé ou un juvénile.

2. Formation en grappes (*Cluster Formation*)

Orientations différentes de sous-groupes et d'individus qui sont dispersés ou en semi-proximité.

3. Formation en diamant (*Diamond Formation*)

Orientation de Dauphins répartis en un ou plusieurs sous-groupes en forme de diamant avec plus d'individus au milieu qu'aux extrémités de cette formation.

4. Formation échelonnée (*Echelon Formation*)

Plusieurs Dauphins disposés parallèlement les uns aux autres, chaque individu étant légèrement en arrière de la nageoire dorsale de son voisin.

5. Formation en ligne (*Long Formation*)

Plusieurs individus disposés sur une même ligne et dans le même sens.

6. Baguenaudage (*Milling*)

Changements continuels d'orientation de nage et plongée à pic d'individus à proximité les uns des autres dans la même zone.

7. Formation en rang (*Rank Formation*)

Disposition de plusieurs individus en rang les uns à côté des autres et tournés dans la même direction.

8. Rangs échelonnés (*Staggered rank*)

Alignement incomplet de plusieurs individus dans la même direction avec des distances variables entre eux.

9. Formation étalée (*Wide Formation*)

Trois individus ou plus alignés comme dans la Formation en rang, mais séparés par plus de deux longueurs de corps les uns des autres.

CONCLUSION

Plusieurs auteurs ont préconisé des observations en parallèle sur des animaux de la même espèce dans de nombreux contextes comportementaux différents afin d'obtenir un éthogramme le plus complet possible (Saayman *et al.* 1973, Lambrecht 1977, Schleidt *et al.* 1984). L'objectif de la présente étude a été d'enrichir, par des observations comportementales de Dauphins solitaires et familiers, l'éthogramme de synthèse de Weaver (1987) qui avait été réalisé à partir de Dauphins grégaires. Notre travail répond à la nécessité d'intégrer dans les analyses comportementales la variabilité inter-individuelle récemment mise en évidence (Slater 1981, Martin & Bateson 1986, Lott 1991). Il était ainsi possible de proposer pour les études à la mer du Grand Dauphin un éthogramme, considéré comme à peu près complet. Un tel éthogramme élargi a été conçu comme outil de travail devant faciliter les études comparatives ultérieures. Il permettra également d'approfondir la connaissance de la flexibilité comportementale de l'espèce qui s'exprime par la capacité des Grands Dauphins à exploiter les ressources de très nombreux habitats (Shane 1990b).

Les Dauphins grégaires et l'ensemble des Dauphins solitaires et familiers étudiés ont révélé peu de différences dans leurs répertoires comportementaux, malgré l'observation de contacts proche avec l'homme (Lockyer 1990). La plus grande partie des éléments observés chez les Dauphins solitaires avait été également observée et décrite chez des Dauphins grégaires, sauvages ou en captivité (Pepper & Beach 1972, Caldwell & Caldwell 1977, Overstrom 1983, Shane 1990 b) (Analyse détaillée en préparation). Le comportement «solitaire et familial» de certains individus peut donc être considéré comme un cas particulier, spécialement accessible, du comportement général des Dauphins de l'espèce *Tursiops truncatus*.

L'éthogramme proposé ici constitue le répertoire le plus complet publié à ce jour concernant le Grand Dauphin. Il fournit l'ensemble des éléments comportementaux les plus fréquents pouvant être observés chez les *Tursiops*, mais aussi chez beaucoup d'autres espèces de Delphinidés (Pilleri 1967, Pilleri & Knuckey 1967, Norris & Dohl 1980, Defran & Pryor 1980, Heimlich-Boran 1988, Slooten 1994). Un éthogramme unique admis par tous les observateurs du Grand Dauphin permettrait d'intégrer les résultats de toutes les études réalisées dans le monde sans ambiguïté d'interprétation (Schleidt *et al.* 1984, Shane 1990 b). Ce schéma pourrait s'étendre ensuite à l'observation des autres Delphinidés afin de réaliser d'intéressantes comparaisons interspécifiques.

Par ailleurs, un aspect très important des relations à distance entre individus a dû être passé

sous silence pour des raisons techniques. Il s'agit des signaux acoustiques dont le rôle a été mis en évidence par de nombreux chercheurs (Caldwell & Caldwell 1977, dos Santos *et al.* 1990, Herman 1991, etc.). L'éthogramme présenté ici est à base essentiellement visuelle. Il est néanmoins l'étape indispensable pour décrire correctement les corrélations qui pourront être établies ultérieurement entre les éléments de comportement directement observables et les signaux acoustiques (Herzing 1996) que seul un appareillage électronique complexe peut rendre accessible.

Note concernant les illustrations

Les figures des Planches I à III, représentant des éléments comportementaux observés seulement chez les Grands Dauphins solitaires et familiers, ont été dessinées par H. Boutière sur indications de M. Müller. Toutes les autres figures sont extraites de la publication de A.C. Weaver (1987) «An ethogram of naturally occurring behaviour of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in Southern California Waters.» Thesis, San Diego State Univ., redessinées par H. Boutière afin d'uniformiser la présentation graphique.

REMERCIEMENTS – Cette recherche a été financée par une bourse de la Communauté Européenne et a bénéficié de l'aimable soutien de JADE-PRODUCTION de Bruxelles. Que ces deux organismes en soient remerciés. Les auteurs expriment leur reconnaissance aux nombreuses personnes dans le monde qui ont aidé à réaliser et à rassembler les divers enregistrements vidéo de Dauphins solitaires et familiers. Leurs remerciements vont également au Professeur A. Guille, directeur de l'Observatoire Océanologique de Banyuls qui a accueilli l'un des auteurs pendant plusieurs années et aux collègues de ce Laboratoire devant lequel évoluait «Dolphy», notamment E. Derelle, G. Cauwet, H. Moreau ainsi qu'à E. Douaze de l'Université de Singapour qui ont contribué à la rédaction du manuscrit. Des remerciements sont adressés aussi aux membres de l'Observatoire «Fanny» à Port-Saint-Louis-du-Rhône et du CERIMER à Marseille, à M. Ferrey, J.J. Boubert et à toute l'équipe du GREMMS du Bassin d'Arcachon où se trouvait un groupe de Grands Dauphins, dont «Françoise». Mention particulière doit être faite du chien «Rocky», fidèle compagnon et sujet de nombreuses interactions aquatiques avec «Dolphy» à Banyuls-sur-Mer.

Cette liste – bien incomplète – montre que le développement futur des recherches sur l'Ethologie des Dauphins devra être une entreprise collective.

BIBLIOGRAPHIE

- Barlow GW 1977. Fragen und Begriffe der Ethologie. In Grizimek JCB (ed) Grizimek's encyclopedia of ethology, Van Nostrand Reinhold, New York : 205-224.

- Beaubrun PC 1995. Atlas préliminaire de distribution des Cétacés de Méditerranée. Musée Océanographique, Monaco.
- Brieze I, Blackshaw JK, Hall LS 1995. A comparison of the behavioural ecology of provisioned and non-provisioned bottlenose dolphins *Tursiops truncatus*. Poster presentation, 11th Conf. Biology Marine Mammals, Dec. 1995, Orlando, Florida.
- Caldwell DK, Caldwell MC 1977. Cetaceans. In Sebeok TA (ed) How Animals communicate, Indiana Univ. Press, Bloomington : 794-808.
- Connor RC, Smolker R.A. 1985. Habituated dolphin (*Tursiops sp.*) in Western Australia. *J. Mamm.* 66 : 398-400.
- Defran RH, Pryor K 1980. The behaviour and training of cetaceans in captivity. In Herman L.M. (ed.), Cetacean Behaviour : Mechanisms and functions, Wiley-Interscience, New York : 319-363.
- Dhermain F 1996. Etude des Grands Dauphins *Tursiops truncatus* de l'ouest de la mer Ligure. GECEM, Rapport non publié pour le ministère de l'Environnement, p. 43.
- Doak W 1994. Swimming with dolphins in New Zealand. Hodder & Stoughton, Singapore, p. 160.
- Doak W 1995. Friends in the Sea. Solo dolphins in New Zealand and Australia. Hodder Moa Beckett, Auckland : 144.
- Dos Santos ME, Caporin G, Onofre Moreira H, Ferreira J, Bento Coelho JL 1990. Acoustic Behavior in a local population of bottlenose dolphins. In Thomas JT, Kastelein R (eds) Sensory Abilities of Cetaceans, Plenum Press, New York : 585-598.
- Duguy R 1981-1988. Rapport annuel sur les Cétacés et Pinnipèdes trouvés sur les côtes de France. *Ann. Soc. Sci. Nat. Cte mar.* 1981 6 : 803-818, 1982 6 : 969-984, 1983 7 : 121-135, 1984 7 : 189-205, 1985 7 : 349-364, 1986 7 : 507-522, 1987 7 : 617-639, 1988 7 : 753-769.
- Ferrey M, Collet A, Guinet C 1993. Statut et comportement social du Grand Dauphin *Tursiops truncatus*, Montagu 1821, dans le Bassin d'Arcachon. *Rev. Ecol. Terre Vie* 48 : 257-278.
- Heimlich-Boran JR 1988. Behavior ecology of killer whales *Orcinus orca* in the Pacific NW. *Can. J. Zool.* 66 : 565-578.
- Henningsen T, Würsig B 1992. Interactions between humans and dolphins in Galveston Bay, Texas. Royal Acad. Overseas Sci., Brussels : 135-140.
- Herman LM 1991. What the dolphin knows or might know in its natural world. In Pryor K and Norris KS (eds) Dolphin societies discoveries and puzzles. Univ. California Press, Berkeley : 349-361.
- Herzing DL 1996. Vocalizations and associated underwater behavior of free-ranging Atlantic spotted dolphins *Stenella frontalis* and bottlenose dolphins *Tursiops truncatus*. *Aquatic Mammals* 22 : 61-79.
- Heymer A 1977. Ethological Dictionary, German English French, Parey, Berlin : 237.
- Immelmann K 1980. Introduction to ethology. Plenum Press, New York : 287.
- Lambrecht J 1977. Goals organization and methods of ethology. In Grizimek JCB (ed.) Grizimek's encyclopedia of ethology, Van Nostrand Reinhold, New York : 23-39.
- Leatherwood S, Reeves RR 1983. The Sierra Club Handbook of Whales and Dolphins. Sierra Club Books, San Francisco : 302.
- Lockyer C 1990. Review of incidents wild sociable dolphins worldwide. In Leatherwood S, and Reeves RR (eds), The Bottlenose Dolphin. Academic Press, London : 337-353.
- Lorenz K. 1973. The fashionable fallacy of dispensing with description. *Naturwiss.* 60 : 1-9.
- Lott DF 1991. Intraspecific variation in the social system of wild vertebrates, Cambridge University Press, Cambridge : 237.
- Martin P, Bateson P 1986. Measuring behaviour : An Introductory Guide, Cambridge University Press, London : 222.
- Müller M, Petit H, Dhermain F 1996. Que faut-il faire lorsque nous rencontrons un dauphin solitaire près des ports? *Stenella.* 10 : 4-6.
- Norris KSS, Prescott JH 1961. Observations on Pacific cetaceans of Californian and Mexican waters. Univ. Calif. Publ. Zool. 63 : 291-401.
- Norris KS, Dohl TP 1980. Behavior of the Hawaiian spinner dolphin *Stenella longirostris*. *Fish Bull. US* 77 : 821-849.
- Östman JSO 1985. An ethogram for dolphin social behavior and observations on changes in aggressive and homo sexual behavior among two male bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in a captive colony. Thesis San Francisco State Univ. : 215.
- Overstrom NA 1983. Association between burst-pulse sounds and aggressive behavior in captive Atlantic Bottlenosed dolphins *Tursiops truncatus*. *Zool Biol* 2 : 93-103.
- Pepper RL and Beach FA 1972. Preliminary investigation of tactile reinforcement in the dolphin. *Cetology* 7 : 1-8.
- Pilleri G 1967. Du comportement de quelques Cétacés en Méditerranée occidentale. *Vie Milieu* 18 : 335-364.
- Pilleri G, Knuckey J 1967. Behaviour Patterns of some *Delphinidae* observed in the Western Mediterranean. *Z. Tierpsychol.* 26 : 48-72.
- Purton AC 1978. Ethological categories of behaviour and some consequences of their conflation. *Animal Behav.* 26 : 653-670.
- Saayman GS, Tayler CK, Bowler D 1973. Diurnal activity cycles in captive and free-ranging Indian Ocean bottlenose dolphins *Tursiops aduncus* Ehrenberg. *Behaviour* 44 : 221-233.
- Schleidt WM, Yakalis G, Donnelly M, McGarry J 1984. A proposal for a standard ethogram exemplified by an ethogram of the Bluebreasted quail *Coturnix chinensis*. *Z. Tierpsychol* 64 : 193-220.
- Shane SH 1990a. Comparison of bottlenose dolphin behavior in Texas and Florida with a critique of methods for studying dolphin behavior. In The Bottlenose Dolphin, Leatherwood S, Reeves RR (eds), Acad. Press, London : 541-558.
- Shane SH 1990b. Behavior and ecology of the bottlenose Dolphin at Sanibel Island Florida. In The Bottlenose Dolphin, Leatherwood S. & Reeves RR eds, Acad. Press, London : 245-265.
- Slater PJB 1981. Individual differences in animal behavior. In Bateson PPG, Klopfer PH (eds) Perspectives in ethology 4, Plenum Press, New York : 35-47.
- Slooten E 1994. Behavior of Hector's dolphin classifying behavior by sequence analysis. *J Mammal.* 75 : 956-964.

Weaver AC 1987. An ethogram of naturally occurring behavior of Bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in Southern California Waters. Thesis, San Diego State Univ : 228.

Würsig B, Würsig M 1979. Behavior and ecology of the bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* in the South Atlantic. *Fish Bull US* 77 : 399-412.

Reçu le 7 novembre 1997; received November 7, 1997
 Accepté le 22 décembre 1997; accepted December 22, 1997

Lawton J.H.S. 1967. The ecological fallacy of population statistics. *Journal of Animal Ecology* 36 : 1-10.

Levy D. 1981. Interspecific variation in the social system of wild cetaceans. Cambridge University Press, Cambridge : 317.

Martin P, Galeson P 1986. Mating behaviour. An Introduction. Oxford, Cambridge University Press, London : 222.

Mullis M, Pean H, Gosselin F 1989. The social structure of bottlenose dolphins in a coastal lagoon. *Marine Biology* 101 : 4-12.

North KA, Pyszak HI 1991. Observations on Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in the Hawaiian Islands. *Marine Biology* 109 : 511-521.

North KA, Dell TP 1988. Behavior of the Hawaiian spinner dolphin *Stenella longirostris*. *Fish Bull US* 86 : 821-849.

Ogden SO 1987. An ethogram for dolphin social behavior and observations on changes in social structure and group size among two male bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* in a captive colony. *Marine Biology* 94 : 315-325.

Ogden SA 1987. Association between social play, social and aggressive behavior in captive Atlantic bottlenose dolphins *Tursiops truncatus*. *Marine Biology* 94 : 491-494.

Pepin RI, Beach KA 1987. Preliminary investigation of social reinforcement in the bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. *Marine Biology* 94 : 33-44.

Pillet G 1987. Le comportement de quelques échantillons de dauphin bottlenose (*Tursiops truncatus*). *Marine Biology* 94 : 33-44.

Pillet G, Knopoff T 1987. Behavioural factors of social reinforcement observed in the Western Mediterranean. *Marine Biology* 94 : 45-52.

Piron A 1978. Ethological categories of behaviour and their consequences of their combination. *Marine Biology* 52 : 657-670.

Raymond GA, Jager EK, Bowler D 1977. Inter- and intra-specific social interaction and feeding habits of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus*. *Marine Biology* 44 : 213-231.

Sheld W, Tardif G, Downey M, McNairy J 1987. A proposal for a standard ethogram compiled by an ethogram of the International Great Caring Convention. *Marine Biology* 94 : 193-210.

Shore SH 1986. Comparison of bottlenose dolphin behaviour in Texas and Florida with a comparison of methods for studying dolphin behaviour in the bottlenose dolphin. *Marine Biology* 94 : 255-268.

Shore SH 1986. Behavior and ecology of the bottlenose dolphin in Sanibel Island Florida. In: The Bottlenose Dolphin. *Marine Biology* 94 : 269-284.

Shore SH 1987. Individual differences in annual behaviour in bottlenose dolphins. *Marine Biology* 94 : 285-292.

Shore SH, Pyszak HI (eds) 1987. *Bottlenose dolphins in biology & behavior*. New York : 33-47.

Stoner F 1987. Behavior of the bottlenose dolphin *Tursiops truncatus*. *Marine Biology* 94 : 323-334.

Würsig B 1977. Social organization and methods of ethology in *Tursiops truncatus*. *Marine Biology* 44 : 213-231.

Würsig B 1979. Behavior and ecology of the bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* in the South Atlantic. *Fish Bull US* 77 : 399-412.

Würsig B 1980. Introduction to ethology. *Marine Biology* 61 : 1-10.

Würsig B 1981. Social organization and methods of ethology in *Tursiops truncatus*. *Marine Biology* 61 : 1-10.

Würsig B 1982. The social system of bottlenose dolphins in the South Atlantic. *Fish Bull US* 80 : 1-10.

Würsig B 1983. The social system of bottlenose dolphins in the South Atlantic. *Fish Bull US* 81 : 1-10.

Würsig B 1984. The social system of bottlenose dolphins in the South Atlantic. *Fish Bull US* 82 : 1-10.

Würsig B 1985. The social system of bottlenose dolphins in the South Atlantic. *Fish Bull US* 83 : 1-10.

Würsig B 1986. The social system of bottlenose dolphins in the South Atlantic. *Fish Bull US* 84 : 1-10.

Würsig B 1987. The social system of bottlenose dolphins in the South Atlantic. *Fish Bull US* 85 : 1-10.

Würsig B 1988. The social system of bottlenose dolphins in the South Atlantic. *Fish Bull US* 86 : 1-10.

Würsig B 1989. The social system of bottlenose dolphins in the South Atlantic. *Fish Bull US* 87 : 1-10.

Würsig B 1990. The social system of bottlenose dolphins in the South Atlantic. *Fish Bull US* 88 : 1-10.

Würsig B 1991. The social system of bottlenose dolphins in the South Atlantic. *Fish Bull US* 89 : 1-10.

Würsig B 1992. The social system of bottlenose dolphins in the South Atlantic. *Fish Bull US* 90 : 1-10.

Würsig B 1993. The social system of bottlenose dolphins in the South Atlantic. *Fish Bull US* 91 : 1-10.

Würsig B 1994. The social system of bottlenose dolphins in the South Atlantic. *Fish Bull US* 92 : 1-10.

Würsig B 1995. The social system of bottlenose dolphins in the South Atlantic. *Fish Bull US* 93 : 1-10.

Würsig B 1996. The social system of bottlenose dolphins in the South Atlantic. *Fish Bull US* 94 : 1-10.

Würsig B 1997. The social system of bottlenose dolphins in the South Atlantic. *Fish Bull US* 95 : 1-10.

HEART AND RESPIRATORY RATES IN THE SMALLEST MAMMAL, THE ETRUSCAN SHREW *SUNCUS ETRUSCUS* (INSECTIVORA : SORICIDAE)

K.D. JÜRGENS*, R. FONS**, T. PETERS*, S. SENDER*

* Zentrum Physiologie, Medizinische Hochschule, D-30623 Hannover, Germany

** Laboratoire Arago, Université P. et M.-Curie (Paris 6), NRSR URA 2156, 66651 Banyuls-sur-Mer cedex, France

HEART RATE
RESPIRATORY RATE
OXYGEN TRANSPORT
ELECTROCARDIOGRAM
SHREW
TORPOR

ABSTRACT. – Heart and respiratory rates in resting and in stressed Etruscan shrews (*Suncus etruscus*) as well as in animals rewarming from torpor have been measured in order to investigate the adaptation of the ventilatory and circulatory oxygen transport system of the smallest mammal (average body weight below 2 g) to its outstanding weight-specific oxygen consumption rate (270 mlO₂/(kg min) at T_a = 22 °C). We found a mean respiratory rate of 661 and a maximal one of 894 min⁻¹. Mean resting heart rate was 835 and the maximal one 1,511 min⁻¹, which is the highest heart rate ever reported for an endotherm. It turned out that compared with larger mammals the respiratory rate of *S. etruscus* is increased in proportion to its outstandingly high metabolic rate, whereas the heart rate is increased much less, so that additionally adaptations of stroke volume and blood properties are required to assure a sufficient circulatory oxygen transport. During rewarming both rates increased with body temperature according to a Q₁₀ of 2.2.

FRÉQUENCE CARDIAQUE
FRÉQUENCE RESPIRATOIRE
TRANSPORT D'OXYGÈNE
ÉLECTROCARDIOGRAMME
MUSARAIGNE
TORPEUR

RÉSUMÉ. – Les fréquences cardiaque et respiratoire de la Musaraigne étrusque (*Suncus etruscus*) ont été mesurées sur des individus au repos, en état de stress ainsi que sur des animaux se réchauffant après un état de torpeur, dans le but d'étudier l'adaptation du système d'apport d'oxygène sur les plans respiratoire et circulatoire chez le plus petit Mammifère (poids moyen inférieur à 2 g) à son taux hors du commun de consommation d'oxygène par rapport à son poids (270 mlO₂/(kg min) à T_a = 22 °C). Nous avons trouvé un rythme respiratoire moyen de 661 et un rythme maximal de 894 min⁻¹. Au repos, la fréquence moyenne des battements cardiaques est de 835 et la fréquence maximale est de 1 511 min⁻¹, ce qui représente la plus haute fréquence cardiaque jamais enregistrée chez un endotherme. Il s'est avéré que, comparativement à des Mammifères de taille plus importante, la fréquence respiratoire de *S. etruscus* augmente proportionnellement au taux du métabolisme alors que l'augmentation du rythme cardiaque est beaucoup moins importante, de sorte que des adaptations supplémentaires du volume de flux sanguin déplacé par battement et des propriétés du sang s'avèrent nécessaires pour assurer un transport circulatoire d'oxygène suffisant. Pendant le réchauffement, les deux rythmes (cardiaque et respiratoire) augmentent avec la température du corps selon une proportion de Q₁₀ égale à 2.2.

INTRODUCTION

The Etruscan shrew, *Suncus etruscus* (Savi, 1822), is the smallest mammal. The mean adult body weight (BW) of wild animals is 1.8 g. This species is especially interesting from a physiological point of view, since it has the highest body weight-specific energy consumption rate of all mammals. At an ambient temperature (T_a) of 22 °C a resting shrew consumes about 270 ml O₂ per kg and minute (Fons *et al.* 1976), which is nearly 70 times as much as resting humans do

consume. Consequently there must be an adaptation to this outstandingly high oxygen demand at all levels of the oxygen transport system of this species. In our present study we investigated the convective oxygen transport systems, i.e. transport from the air into the lung by the ventilatory system and from the lung into the tissues by the circulatory system. Since these transport rates primarily depend on the frequencies of the respiratory system and of the heart, respectively, we have measured these parameters. The adaptive properties of the convective parts of the oxygen transport cascade are discussed.

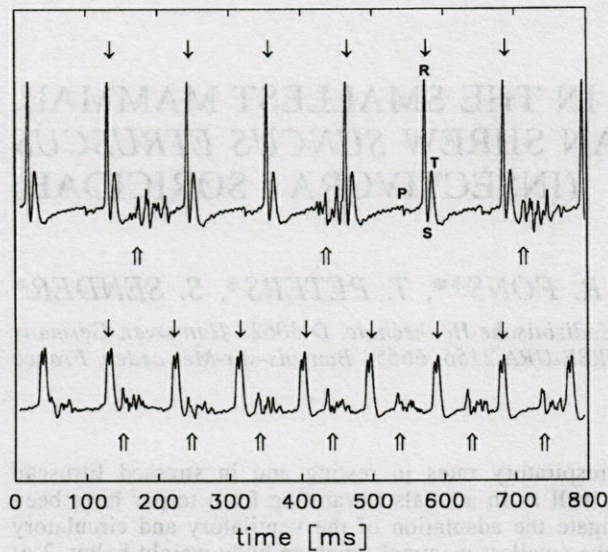


Fig. 1. – Recordings of electrocardiograms of *S. etruscus*. In the upper trace characteristic peaks of the cardiac cycle are marked. Heart rates were determined from R-peak intervals (single arrows), respiratory rates from the electric phenomena associated with breathing muscle activity (double arrows).

MATERIALS AND METHODS

The animals investigated were caught around Banyuls-sur-Mer in summer and kept in a terrarium until measurements were carried out. They were fed with mealworms and crickets and had access to water ad libitum. The investigations were done with seven individuals, 3 males and 4 females, with an average body mass of 2.4 g. Torpor was induced by starving the animal for one night and exposing it to a cold environment of 4 °C the next morning. As soon as an animal had entered a complete torpid state it was transferred to a room with $T_a = 22$ °C, where it spontaneously rewarmed.

We obtained the heart rate and the respiratory rate of the Etruscan shrew in the following way: an animal was confined in a small plastic box, in which it stood on stainless steel electrodes with its forelegs and hindlegs, respectively. We then recorded the electrical potential difference between these electrodes, i.e. we measured the electrocardiogram (ECG). Different ECGs

differed in shape because the animals contacted the electrodes with their extremities in different ways.

Figure 1 shows two typical ECG recordings. In the upper trace the characteristic ECG peaks, the P-wave, the RS-complex and the T-wave are indicated. Typical for shrews in the absence of the Q-wave and the ST-segment. From the number of T-peaks (single arrows) per time the heart rate (HR) was calculated.

In the electrical recordings also a second rhythmic phenomenon is to be seen, as is indicated in the upper and the lower trace of Fig. 1 by the double arrows. This rhythm is different in phase and frequency from the heart signal and was identified as the electrical activity of the respiratory muscles during inhaling. Therefore, this signal was used to determine the breathing rate (BR). In animals rearming from torpor shivering and movements produced considerable electrical activity in the body temperature range 20 to 30 °C, so that readings of the breathing frequency were not possible in this range.

In order to prove that this second signal really is caused by the respiratory system, we independently recorded the movements of the thoracic wall of several shrews. This was done using a LASER autofocus system (Rodenstock RM600), designed to measure distance changes in the micrometer range. Figure 2 shows an example of such a recording that exhibits the breathing excursions.

RESULTS AND DISCUSSION

Ventilation

At $T_a = 22$ °C in the resting state we found a mean respiratory rate (BR_{rest}) of 660-670 breaths per minute. As can be seen from table 1A, the results from the electrical recording and the LASER measurements are nearly identical. This rate is somewhat lower than the value of 800/min reported by Morrison *et al.* (Morrison *et al.* 1959) for the 3 g weighing shrew species *Sorex cinereus*. The breathing frequency of the four times larger species *Crocidura russula* (Nagel 1991) is only one fourth (160/min) of the rate found in *Suncus etruscus*. When the animals were physically irritated by touching their snout with a stick, which simulated the attack of an enemy, the rates increa-

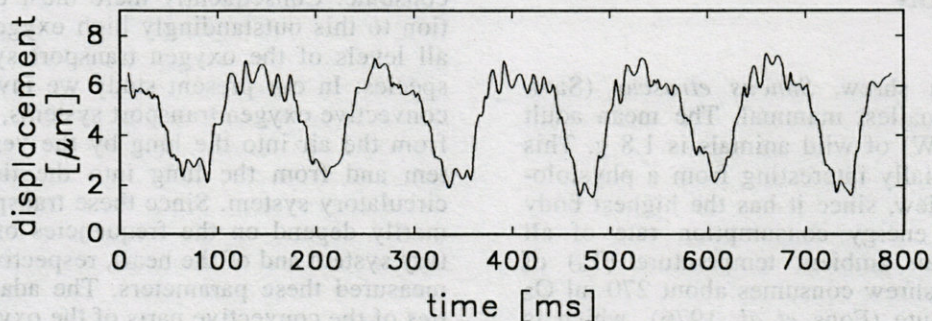


Fig. 2. – Recording of the thoracic wall movements of *S. etruscus* with a LASER autofocus system.

sed. The highest respiratory rate (BR_{max}) recorded amounted to about 900 breaths per minute, which is a little lower than the rate of 1,080/min reported by Morrison *et al.* for *Sorex cinereus*. For *C. russula* a maximal respiratory rate of about 500/min is obtained from the literature (Nagel 1991).

What do these frequency data mean for the ventilatory gas transport rate in the smallest mammal? Table I shows a comparison of the weight specific ventilatory oxygen transport rates between *Suncus etruscus* and man. The resting shrew at $T_a = 22^\circ\text{C}$ consumes 67 times as much oxygen per unit body weight ($\dot{V}O_2/BW$) as humans do. The respiratory frequency of *S. etruscus* is also 67 times as high as that of man. As is shown in table 1B, the other factors contributing to the respiratory oxygen transport rate, the relative tidal volume (TV/BW) (Stahl) and the fraction of oxygen extracted from the air per breath, are almost the same in the shrew and in man. The higher weight-specific ventilatory oxygen transport rate at rest can obviously entirely be achieved by a higher breathing frequency.

Circulation

Table IC shows the heart rates measured in *S. etruscus*. The resting heart rate at $T_a = 22^\circ\text{C}$ (HR_{rest}) is 835 beats per minute, which is higher than found in other small shrews like *Sorex minutus* (748/min) (Vornanen 1992) or *Sorex cinereus* (600/min). Upon physical irritation mean maximal values (HR_{max}) of nearly 1,100 beats per minute were obtained, which is also higher than the mean maximal rates found in other shrews upon injection of isoproterenol or exposure to cold (5,7). The highest single value we recorded was 1,511 per minute. This is the highest heart frequency ever reported for a mammal or for a bird. Under this condition the P-wave of a cardiac cycle immediately follows the T-wave of the preceding one, which indicates that the utmost heart rate has been reached.

What do these rates mean for the circulatory oxygen transport in *S. etruscus*? A comparison of the resting heart rates of Etruscan shrew and man (Table ID) shows that they differ by a factor of 12. Since the relative oxygen transport rate is 67 times higher in the shrew, there must be other differences between the small and the large mammal. As we have shown in an earlier study, *Suncus etruscus* has a very large relative heart weight, which is three times as high as that of man (Bartels *et al.* 1979). It can be concluded from allometric relations that consequently the relative stroke volume (SV/BW) is about three times higher in the shrew as well (Holt *et al.* 1968). Additionally, we have shown that the amount of oxygen extracted from the blood perfusing the

Table I. – A, Resting and maximal breathing rates of *Suncus etruscus*, * obtained from electrical recordings, + obtained from thoracic wall movements. B, Weight specific ventilatory oxygen transport rate in Etruscan shrew and man: $\dot{V}O_2 = BR \times TV/BW \times \text{air oxygen extraction}$. The last column shows the factor by which the parameters of shrew and man differ. C, Resting and maximal heart rates of *Suncus etruscus*. D, Weight specific blood oxygen transport rate: $\dot{V}O_2/BW = HR \times SV/BW \times avDO_2$. The last column shows the factor by which the parameters of shrew and man differ.

A			
<i>S. etruscus</i> (n=7) $T_a = 22^\circ\text{C}$	BR_{rest} [min^{-1}]	BR_{max} [min^{-1}]	
Mean \pm SD	661 \pm 93*	758 \pm 109	
	668 \pm 140 ⁺		
highest single value	-----	894	

B			
$T_a = 22^\circ\text{C}$	<i>S. etruscus</i>	man	factor
$\dot{V}O_{2rest}/BW$ [$\text{mlO}_2/(\text{kg min})$]	268	4	67
BR_{rest} [min^{-1}]	661	10	66
TV_{rest}/BW [ml air/kg]	7.7	7.5	1
oxygen extraction [$\text{ml O}_2/\text{ml air}$]	0.053	0.053	1

C		
<i>S. etruscus</i> (n=7) $T_a = 22^\circ\text{C}$	HR_{rest} [min^{-1}]	HR_{max} [min^{-1}]
Mean \pm SD	835 \pm 107	1093 \pm 235
highest single value	-----	1511

D			
$T_a = 22^\circ\text{C}$	<i>S. etruscus</i>	man	factor
$\dot{V}O_{2rest}/BW$ [$\text{mlO}_2/(\text{kg min})$]	268	4	67
HR_{rest} [min^{-1}]	835	70	12
SV_{rest}/BW [ml blood/kg]	3.4	1.1	3
$avDO_{2rest}$ [$\text{mlO}_2/\text{ml blood}$]	0.093	0.050	1.8

tissue ($avDO_2$) is also larger in the shrew than in man (1). Because of a higher oxygen capacity and a lower oxygen affinity, 1.8 times as much oxygen is released from the shrew's blood compared to man at the same oxygen partial pressure difference of 60 Torr. So, if we multiply these three factors (Table 1D) we nearly get the factor of 67 that is required to achieve the appropriate blood oxygen transport rate.

From our results it is concluded that at 22°C ambient temperature the ventilatory oxygen transport rate of resting Etruscan shrews is adapted to its oxygen consumption rate by its high respiratory rate alone. In contrast, the adaptation of the

convective oxygen transport in the circulation requires more changes. The higher heart rate contributes a factor of 12, the remaining factor of 5.6 is achieved by the adaptation of heart size and blood properties.

The greater potential of the ventilation in the smallest mammal must be regarded not only under the aspect of oxygen transport but also the aspect of acid base regulation at heavy exercise, when hyperventilation is required to compensate a lactic acidosis.

Heart and respiratory rate in animals rewarming from torpor

Etruscan shrews can enter a torpid state, if they need to reduce their energy expenditure because of a lack of food or large heat loss at low ambient temperatures. We found that body temperature on average dropped down to 12 °C in the torpid state. Active rewarming takes place at a rate of about 1° C/min, which requires a large convective oxygen transport capacity also at low body temperatures in order to supply the heat producing tissues, brown adipose tissue and skeletal muscle, with a sufficient amount of oxygen. We, therefore, have measured how respiratory and heart frequency change with body temperature during the rewarming phase of the shrew. At 12 °C body temperature the mean respiratory rate amounts to 145 breaths per minute and the mean heart rate to 170 beats per minute. With increasing body temperature respiratory rate (Fig. 3 top) and heart rate (Fig. 3 bottom) increase nearly exponentially. For both of these relationships a Q_{10} of 2.2 is calculated, a value in the range known for the change of metabolic rate with body temperature in mammals. This leads to the assumption that although the rewarming mechanism is an active process induced by the thermoregulatory system, the circulatory and the ventilatory oxygen transport system can follow the rewarming stimulus only in such a way as the metabolic rates of the participating muscles do increase with muscle temperature.

CONCLUSION

In the smallest mammal, the Etruscan shrew *Suncus etruscus*, resting as well as the maximal respiratory rates are among the highest found in small mammals. The high breathing rate at rest assures an adequate ventilatory oxygen transport without the need for a larger relative tidal volume than found in other mammals including man (Stahl 1967). Resting and maximal heart rates are even higher than in any other mammal. Nevertheless, for a sufficient circulatory oxygen transport rate at rest *S. etruscus* requires a 3 times larger

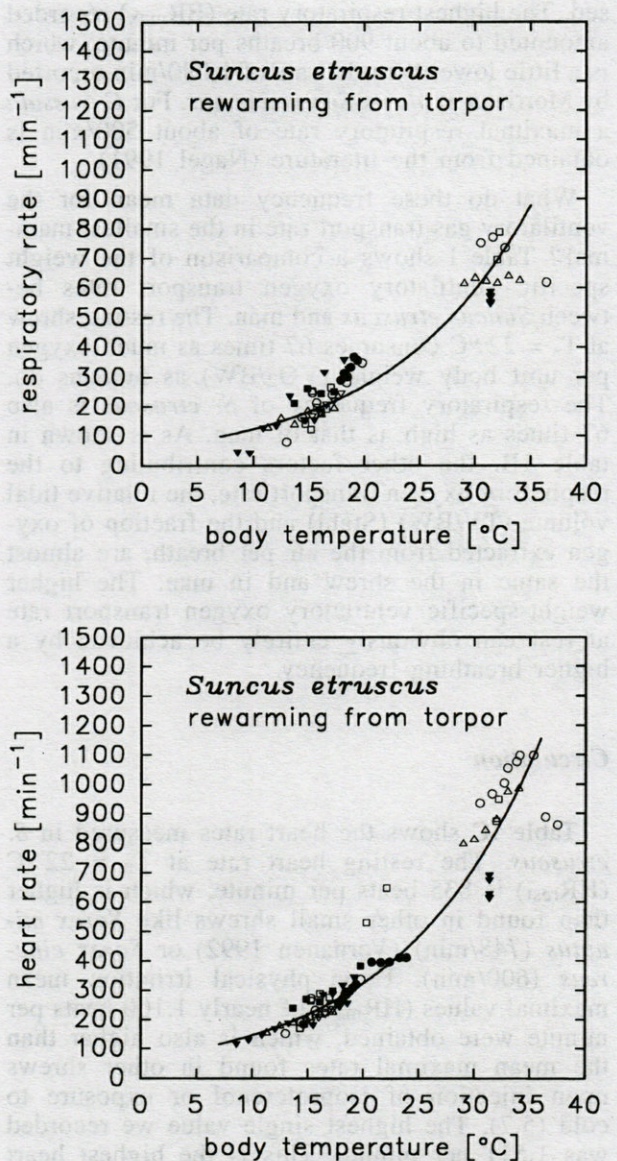


Fig. 3. - Top, Respiratory rates of *Suncus etruscus* rewarming from torpor, obtained from ECG recordings. Different symbols indicate different individuals. The solid line is the best fit of an exponential function ($Q_{10} = 2.19$). Bottom, heart rates of *Suncus etruscus* rewarming from torpor. Different symbols indicate different individuals. The solid line is the best fit of an exponential function ($Q_{10} = 2.21$).

relative stroke volume and a nearly 2 times larger $avDO_2$ than found in humans. In the torpid state body temperature of *S. etruscus* can drop to 12 °C. During rewarming heart and respiratory rates increase with an apparent Q_{10} of 2.2, a value holding also for the temperature dependence of metabolic rates in mammals.

ACKNOWLEDGMENTS - We thank Dr. L. Overmeyer from the Laserzentrum Hannover for making the laser system available and J.P. Clara for his excellent technical assistance.

BIBLIOGRAPHIE

- Bartels H, Bartels R, Baumann R, Fons R, Jürgens KD, Wright PG 1979. Blood oxygen transport and organ weights of two shrew species (*S. etruscus* and *C. russula*). *Am. J. Physiol.* 236 : R211-R224.
- Fons R, Sicart R 1976. Contribution à la connaissance du métabolisme énergétique chez deux Crocidurinae : *Suncus etruscus* (Savi, 1822) et *Crocidura russula* (Hermann, 1780) (Insectivora, Soricidae). *Mammalia* 40 : 299-311.
- Holt JP, Rhode EA, Kines H 1968. Ventricular volumes and body weight in mammals. *Am. J. Physiol.* 215 : 704-715.
- Morrison P, Ryser FA, Dawe A 1959. Studies on the physiology of the masked shrew *Sorex cinereus*. *Physiol. Zool.* 32 : 256-271.
- Nagel A 1991. Metabolic, respiratory and cardiac activity in the shrew *Crocidura russula*. *Resp. Physiol.* 85 : 139-149.
- Stahl WR 1967. Scaling of respiratory variables in mammals. *Am. J. Physiol.* 22 : 453-460.
- Vornanen M 1992. Maximum heart rate of soricine shrews : correlation with contractile properties and myosin composition. *Am. J. Physiol.* 262 : R842-R851.

Reçu le 21 janvier 1997; received January 21, 1997
Accepté le 7 avril 1997; accepted April 7, 1997

LES SPIONIDAE (ANNÉLIDES, POLYCHÈTES) DE LA ZONE DES Puits PÉTROLIERS DE LA RÉGION MÉRIDIONALE DU GOLFE DU MEXIQUE

*Spionidae (Annelida, Polychaeta) from the oil platforms area
in the southern gulf of Mexico*

A. GRANADOS-BARBA, V. SOLÍS-WEISS

Laboratorio de Ecología Costera (Poliquetos), Instituto de Ciencias del Mar y Limnología,
Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 70-305, México D.F. 04510, México
Email : granados@mar.icmyl.unam.mx – Email : solisw@mar.icmyl.unam.mx

ANNÉLIDES POLYCHÈTES
CAMPECHE
GOLFE DU MEXIQUE

RÉSUMÉ. – La composition et la distribution des Polychètes de la famille des Spionidae de la région des puits pétroliers de la zone de Campeche, au sud du golfe du Mexique, sont analysées. Les Spionidés constituent la famille dominante en termes d'abondance, de fréquence et de richesse spécifique. Cinq genres et 14 espèces sont identifiés, représentés par 880 Polychètes recueillies pour cette étude. Les problèmes taxonomiques rencontrés au cours de l'identification des espèces sont discutés

POLYCHAETOUS ANNELIDS
CAMPECHE
GULF OF MEXICO

ABSTRACT. – In this study we analyze the composition and distribution of the polychaetes of the family Spionidae collected in the oil platforms' region in the southern Gulf of Mexico. The spionids are the dominant family in terms of abundance, frequency and specific richness. Five genera and 14 species were identified, represented by 880 polychaetes collected for this study. The taxonomic problems related to the species identification are discussed.

INTRODUCTION

Au cours d'une étude multidisciplinaire sur la faune benthique de la région des puits pétroliers de la zone du plateau continental de Campeche, 5 028 Polychètes appartenant à 36 familles, 78 genres et 135 espèces ont été récoltées (Granados-Barba 1994). La famille la plus nombreuse et la mieux représentée en termes d'abondance et de diversité est celle des Spionidae, avec 880 individus répartis en 5 genres et 14 espèces, dont certaines à très vaste distribution.

La zone d'étude se trouve au large de l'état de Campeche entre 18°46'-20°03' N et 91°33'-92°34' O. Elle couvre la région des puits pétroliers, située sur une partie du plateau continental jusqu'à l'isobathe des 200 m (Fig. 1). Le climat correspond à Am et Aw dans la classification de García (1987), c'est-à-dire chaud, humide et sous-humide avec des précipitations estivales. Trois saisons sont reconnues 1) la saison sèche, de mars à mai, 2) la saison des pluies, de juin à octobre et 3) la saison des «nortes» (ou vents du nord), de novembre à février.

Les courants marins sont variables dans le temps : il existe une circulation cyclonique, associée surtout aux variations des courants en provenance du canal de Yucatán dans la baie de Campeche (Molinari et Morrison 1988). Monreal-Gómez et Salas de León (1990) remarquent la présence d'un tourbillon cyclonique en février et mars qui tend à disparaître en avril, entraînant un changement dans la direction des courants. Au mois de mai, le tourbillon disparaît complètement, de telle sorte que les courants circulent d'est en ouest. En juillet, sur la côte ouest du Yucatán, commence à se former un petit tourbillon qui s'intensifie au cours des mois suivants et persiste jusqu'en décembre.

Les sédiments dans la région des puits pétroliers sont constitués par des vases, malgré quelques poches de sable vaseux. Cette zone est caractérisée par une activité humaine intense, essentiellement due à deux facteurs : 1) les activités industrielles dérivées de l'extraction du pétrole en haute mer que la Compagnie Nationale des Pétroles («Petroleos Mexicanos», PEMEX) développe dans la région depuis environ 20 ans, et 2) les activités traditionnelles de pêche dont celle des Crevettes (*Penaeus duorarum*, *P. azte-*

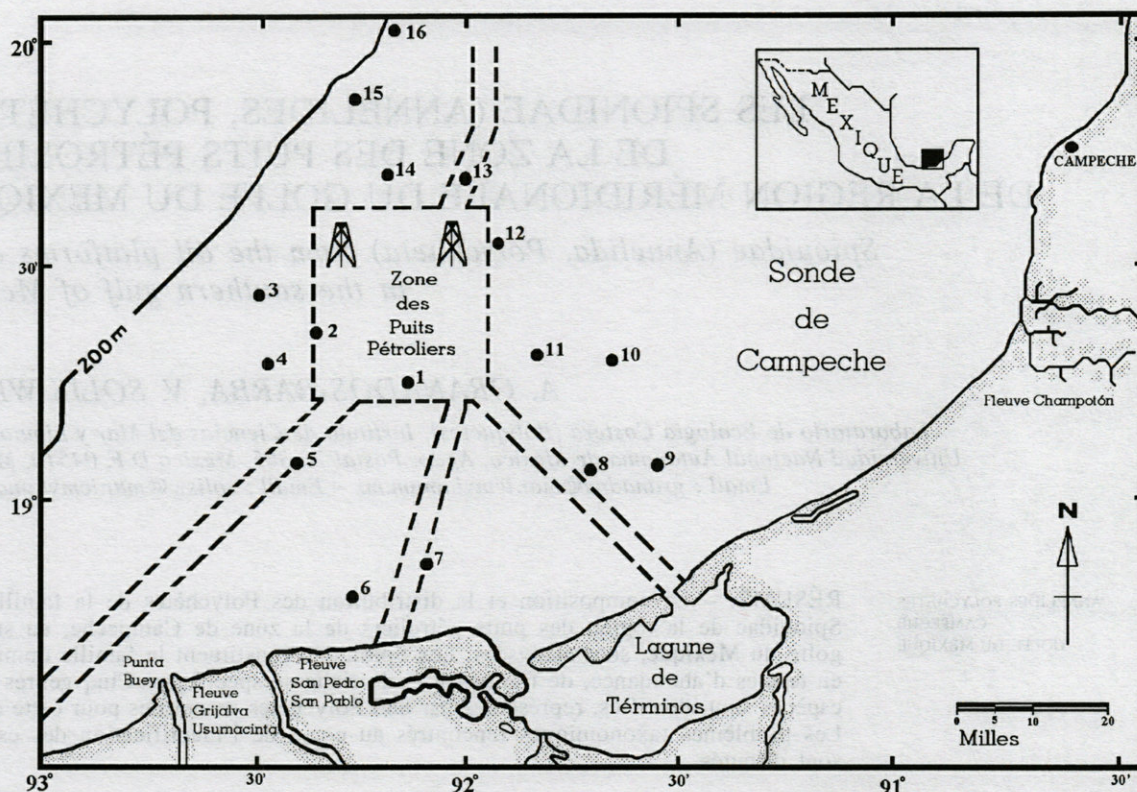


Fig. 1. – Carte de la zone d'étude : emplacement et numéro des stations d'échantillonnage.

Map of the study area : location and number of sampling stations.

cus, *P. setiferus*) est la plus importante du pays. La zone est constamment exposée à des perturbations de diverses natures, comme les déversements accidentels d'hydrocarbures et l'apport direct à la mer de déchets produits par l'activité humaine. La pression sur le milieu provoquée par les activités commerciales et industrielles intensives, et par conséquent sa dégradation potentielle, couplées à sa richesse en ressources naturelles et la diversité faunistique, en font un site des plus intéressants pour les études de la faune benthique.

MÉTHODOLOGIE

Les échantillons ont été prélevés au cours d'une campagne à bord du navire océanographique «Justo Sierra», dans le cadre des projets institutionnels IMCA et DINAMO : expéditions IMCA 1, 2 et 3 (mars et sept. 1988 et mars 1989) et DINAMO 1 et 2 (mars et nov. 1990).

Les prélèvements ont été réalisés à l'aide d'une benne Smith-Mc Intyre de 0,1 m². A chaque station, 40 l de sédiment sont prélevés, et tamisés sur maille de 0,5 mm avant fixation au formaldéhyde (10%).

Au laboratoire, les échantillons sont rincés à nouveau puis, au cours du tri, les organismes sont conservés à l'alcool à 70°. Profondeur, salinité et température du fond ont été mesurées à l'aide d'un CTD Niels Brown. Le contenu en matière organique du sédiment a été déterminé en pourcentage de carbone organique par la méthode de Gaudette et Flight (1974).

La clé d'identification dichotomique présentée est modifiée à partir de celle de Johnson (1984). Pour chacune des espèces, nous avons inclus dans la synonymie, les références sélectionnées pour leur description et illustration pouvant permettre l'identification. Dans la section concernant le matériel examiné, figurent la date de prélèvement, le numéro de la station et le nombre d'organismes par station, ce dernier entre parenthèses. L'habitat et la distribution des espèces compilés à l'échelle mondiale sont également inclus. Les paramètres mesurés au cours de cette étude sont cités avec les abréviations suivantes : P = profondeur (m); T = température (°C); S = salinité (‰); MO = contenu de matière organique dans le sédiment (en % de carbone organique) et OD = oxygène dissous (ml/l).

Les individus identifiés ont été déposés dans la collection de Polychètes de l'Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICMyL), au Laboratorio de «Ecología Costera» (Poliquetos), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

RÉSULTATS

Famille Spionidae Grube, 1850

Les Spionidés sont des Polychètes très communes et diversifiées. Ils constituent une des familles les plus étudiées et les mieux connues des 92 familles reconnues actuellement. Leur distribution est cosmopolite; leur habitat est lié généralement aux fonds meubles. La famille est représentée par environ 32 genres (Pettibone 1982), et près de 350 espèces. Dans la région des puits pétroliers, c'est la famille la plus diversifiée avec 14 espèces et la famille dominante en termes d'abondance et de fréquence, puisque les 880 individus récoltés représentent 17,5% du total (Granados-Barba 1994). Les valeurs de forte dominance sont liées à la présence de l'espèce *Paraprionospio pinnata* qui est l'espèce la plus abondante du littoral mexicain. Malgré tout, *P. pinnata* nest ici que la 2^e espèce en abondance avec 613 individus, alors que *Cossura delta* avec 829 individus est l'espèce la plus abondante, la 3^e étant *Nephtys incisa* avec 607 (Granados-Barba 1994).

Clé d'identification des Spionidés de la zone des puits pétroliers du sud-est du golfe du Mexique⁽¹⁾

1a. Des branchies; premier sétigère sans épines neuropodiales courbes 5
 1b. Sans branchies; premier sétigère avec 1 à 2 épines courbes dans le neuropode en plus des soies capillaires *Spiophanes*...2
 2a(1b). Prostomium en forme de cloche, sans projections latérales ou cornes frontales..... 3
 2b(1b). Prostomium triangulaire avec des projections latérales ou cornes frontales en forme de «T».....
 *S. bombyx*
 3a(2a). Un cirre occipital; yeux absents
 *S. ca. kroeyeri*
 3b(2a). Cirre occipital absent; yeux présents 4
 4a(3b). Organes nucaux en forme de «W»; crochets neuropodiaux couverts; une tache oculaire médiodorsale *S. wigleyi*
 4b(3b). Organes nucaux imperceptibles; crochets neuropodiaux découverts *S. missionensis*
 5a(1a). Sétigère 5 non modifié et sans soies spécialisées 6
 5b(1a). Sétigère 5 modifié et avec des soies spécialisées
 **Polydora*
 6a(5a). Prostomium ni pointu ni conique, avec ou sans projections ou cornes frontales ou latérales..... 10
 6b(5a). Prostomium pointu ou conique, sans projections latérales ou frontales..... 7
 7a(6b). Branchies dès le premier sétigère; des branchies accessoires **Dispio*
 7b(6b). Branchies à partir du 2^e sétigère; sans branchies accessoires 8
 8a(7b). Branchies fusionnées, au moins à la base, à la lamelle dorsale, tout le long du corps *Scolecopsis*...9
 8b(7b). Branchies séparées de la lamelle dorsale dans les sétigères antérieurs; crochets couverts bidentés; 15 paires de branchies..... **Aonides mayaguezensis*

9a(8a). Une antenne occipitale; sans soies notopodiales au premier sétigère; crochets couverts multidentés
 *S. (Parascolepis) texana*
 9b(8a). Sans antenne; soies notopodiales au 1^{er} sétigère; crochets couverts bi- et tridentés
 **S. (Scolecopsis) squamata*
 10a(6a). Prostomium sans projections latérales ou frontales11
 10b(6a). Prostomium avec des projections latérales ou frontales **Malacoceros*
 11a(10a). Des branchies sur presque tout le corps... 12
 11b(10a). Des branchies seulement dans les premiers 25-30 sétigères..... 14
 12a(11a). Branchies à partir du 2^e sétigère 13
 12b(11a). Branchies à partir du 1^{er} sétigère **Spio*
 13a(12a). Prostomium étroit, sans incision antérieure; pas d'organe nucal; avec pigmentation; branchies fusionnées à la lamelle notopodiale; crochets couverts quadridentés; peristomium strié
 **Microspio pigmentata*
 13b(12a). Prostomium large et arrondi; branchies (31-35 paires) séparées de la lamelle notopodiale; un tentacule occipital; poches interramales aux sétigères 3 à 31-33 *Laonice cirrata*
 14a(11b). 3 paires de branchies pennées dès le 1^{er} sétigère; un pli membraneux dorsal qui unit les bases branchiales du 1^{er} sétigère; 3 cirres anaux, celui du milieu plus long *Paraprionospio pinnata*
 14b(11b). Branchies à partir du 2^e sétigère
 *Prionospio*...15
 15a(14b). 1^{re} et/ou 4^e paire de branchies pennées
 *P. (Prionospio)*...16
 15b(14b). 1^{re} p. de branchies cirriformes 19
 16a(15a). 2^e et 3^e paires branchiales non pennées... 17
 16b(15a). 1^{re} p. de branchies longue; paires 2 et 3 courtes et cirriformes, paire 4 longue et cirriforme; des poches interramales; crochets couverts multidentés.....
 **P. (P.) ehlersi*
 17a(16a). Plis dorsaux ou crêtes très visibles unissant les lamelles notopodiales des sétigères 7 et 9; un organe nucal *P. (P.) cristata*
 17b(16a). Plis dorsaux très courts ou absents 18
 18a(17b). Plis membraneux dorsaux comme des rebords dans la région dorsale; organe nucal imperceptible ou absent; 4 yeux; crochets neuropodiaux couverts à partir des sétigères 13-17 **P. (P.) steenstrupi*
 18b(17b). Région dorsale complètement lisse, sans crêtes; pas d'yeux; crochets couverts neuropodiaux à partir du 19^e sétigère; lamelle notopodiale poststétale postérieure arrondie *P. (P.) dubia*
 19a(15b). 4 paires de branchies ou plus, toutes cirriformes *P. (Minuspio)*...20
 19b(15b). 4 p. de branchies, 3 premières p. cirriformes, 4^e p. pennée
 **P. (Apoprionospio)*
 20a(19a). Prostomium arrondi avec 5-7 petites protubérances dans le rebord antérieur; 2-4 yeux 22
 20b(19a). Prostomium triangulaire à sous-triangulaire avec une petite protubérance dans le centre du rebord antérieur; 0-4 yeux 21
 21a(20b). 4 à 6 paires de branchies longues et minces; péristomium fusionné au premier sétigère; soies en sabre à partir du sétigère 12..... *P. (M.) delta*
 21b(20b). 5 à 11 p. de branchies relativement courtes et épaisses; péristomium séparé du 1^{er} sétigère (non fusionné); soies en sabre à partir des sétigères 13-15; plis dorsaux à partir du sétigère 18.... *P. (M.) cirrifera*

22a(20a). Prostomium avec 6 à 7 protubérances; 4 grands yeux, paire antérieure arrondie, paire postérieure réniforme; 8-12 paires de branchies
*P. (M.) multibranchiata*
 22b(20a). Prostomium avec 5 protubérances; 2-4 yeux petits; 6-12 paires de branchies; crochets couverts neuropodiaux à partir des sétigères 13-18..... 23
 23a(22b). Soies en sabre absentes*P. (M.) perkinsi*
 23b(22b) Soies en sabre présentes..... *P. (M.) lighti*

(¹) Les genres et espèces dont le nom est précédé d'un astérisque (*) n'ont pas été rencontrés au cours de cette étude mais sont présents dans les zones adjacentes.

Laonice cirrata (Sars, 1851)

Nerine cirrata Sars, 1851 : 207.

Laonice cirrata Verrill, 1881 : 298; Fauvel 1927 : 38, Figs. 12a-e; Rioja 1931 : 56; Day 1967 : 480, Fig. 18.6h-k; Foster 1971 : 69, Fig. 155-160; Johnson 1984 : 6.69, Fig. 6.58; Hernández-Alcántara 1992/93; Granados-Barba 1994 : 42, Fig. 5a.

Matériel examiné : 4 spécimens. – sept. 1988 : Station 2(1); mars 1989 : Stations 3(1), 15(1), 16(1).

Remarques : Foster (1971) remarque que *L. cirrata* présente généralement deux paires d'yeux. Or, sur les spécimens analysés au cours de cette étude, une seule paire est observée. Dans le même article, elle note la rareté de cette espèce dans le golfe du Mexique et la mer des Caraïbes, bien qu'elle ait été signalée (comme peu abondante) dans la partie Nord et Sud du golfe du Mexique.

Habitat : Depuis les eaux froides superficielles jusqu'aux abysses, P = 17-145; T = 13-31; S = 34.7-37.47; MO = 0.11-8.9; OD = 0.54-5.4; dans la vase, vases sableuses, sables vaseux et sables avec graviers. Dans la zone d'étude *L. cirrata* est récoltée dans la vase, P = 101-150.

Distribution : Cosmopolite, Nord du golfe du Mexique. Au Mexique, elle est récoltée dans le golfe de Californie, Tamaulipas, Veracruz, Tabasco, Campeche et Yucatán.

Paraprionospio pinnata (Ehlers, 1901)

Prionospio pinnata Ehlers, 1901 : 163; Day 1967 : 488, Figs. 18.8.

Prionospio (Paraprionospio) pinnata Light, 1978 : 76, Figs. 77-79.

Paraprionospio pinnata Foster, 1969 : 389; 1971 : 102, Figs. 237-246; Light 1977 : 83; Blake et Kudenov 1978 : 209; Johnson 1984 : 6.44, Fig. 6.36; Maciolek 1985 : 372; Hernández-Alcántara 1992 : 95; Granados-Barba 1994 : 42, Fig. 5e, l.

Matériel examiné : 613 spécimens. – mars 1988 : Stations 8(3), 9(1), 10(1), 14(1), 15(1); sept. 1988 : Stations 2(83), 3(3), 4(26), 5(47), 6(1), 7(1), 8(12), 9(14), 11(25), 12(37), 13(15); mars 1989 : Stations 1(2), 2(3), 3(2), 6(3), 7(7), 8(5), 9(29), 10(16), 11(12), 13(3), 14(2), 15(2); mars 1990 : Stations 2(3), 3(19), 4(1), 5(4), 6(4), 7(17), 8(33), 9(18), 10(7), 11(6), 13(2),

14(1), 15(1), 16(12); oct.-nov. 1990 : Stations 1(1), 4(3), 7(68), 8(14), 9(6), 10(8), 11(2), 12(1), 13(1), 14(3), 15(1), 16(20).

Remarques : Chez cette espèce, les branchies manquent quelquefois ou se trouvent à différentes étapes de régénération. Cette étape peut être la conséquence de la prédation ou (et) du tamisage. Le nombre d'yeux varie de 2 à 4; parfois ils sont très petits ou sont recouverts par les plis péristomiaux. D'après Johnson (1984), ils peuvent également être absents. Tamai (1981) et Yokahama et Tamai (1981) proposent de séparer l'espèce *Prionospio pinnata* en 4 formes différentes (A, B, C1 et C2), sur la base de caractéristiques morphologiques et écologiques qu'ils remarquent sur leurs spécimens au cours d'études réalisées au Japon sur la pollution marine par matière organique. Cependant, dans notre propre zone d'étude, tous les spécimens révisés de cette espèce, présentent plusieurs traits morphologiques appartenant théoriquement à des « formes » différentes. Par exemple : les cirres annaux latéraux, les crêtes aux sétigères 21-31, le bord médioventral bilobé au sétigère 8 et le manque de papilles dans la marge postérieure du péristomium peuvent être observés sur le même individu, alors qu'ils correspondent au plan général de la forme A, avec certaines caractéristiques de la forme B. De telles caractéristiques peuvent donc être considérées comme des variations intraspécifiques au lieu de constituer la base d'une séparation plus poussée. L'observation de spécimens originaires de régions géographiques différentes pourra seule éclaircir ce problème; par conséquent nous gardons ces formes sous l'appellation de *P. pinnata*.

Habitat : Eurybathyal, intertidal, dans la vase, vase argileuse, vase sableuse et sables vaseux, P = 12-1300; T = 13-31; S = 29.42-37.3; MO = 0.11-7.2; OD = 0.54-5.4. Dans la zone d'étude *P. pinnata* est récoltée dans la vase et sables vaseux, P = 16-150; T = 20-28; S = 35.91-36.95; MO = 0.68-1.66.

Distribution : Cosmopolite en eaux tempérées et tropicales; Virginie, Caroline du Nord, Floride, ouest et Sud de l'Afrique, Californie, Chili, Japon, Nouvelle Zélande et Nord du golfe du Mexique. Au Mexique, elle a été récoltée dans le golfe de Californie, Jalisco, golfe de Tehuantepec, lagune côtière de Tamiahua, Tamaulipas, Veracruz, Tabasco, Campeche et Yucatán.

Prionospio (Minuspio) cirrifera Wirén, 1883

Prionospio cirrifera Wirén, 1883 : 409.

Prionospio (Minuspio) cirrifera Maciolek, 1985 : 352, Fig. 10; Granados-Barba 1994 : 44.

Matériel examiné : 3 spécimens. – mars 1989 : Station 9(1), 12(1), 16(1).

Remarques : Les spécimens analysés au cours de cette étude correspondent bien à la description

de Maciolek (1985); ils n'en diffèrent que par l'apparition des crochets encapuchonnés à partir des sétigères 12-19, au lieu de 13-16, et des soies en sabre, à partir du 15^e sétigère, et non postérieurement. Dans la révision de Maciolek (1985) du genre *Prionospio* d'après des spécimens de différentes profondeurs et de différentes régions géographiques, il est manifeste qu'une grande confusion règne entre cette espèce et *P. cirrifera* après la révision de Foster (1971). Maciolek (1985) relève la présence d'un complexe d'espèces enregistrées sous le nom de *P. cirrifera* et assure que l'espèce *P. cirrifera* correspond uniquement aux mers froides et considère sa distribution comme arctico-boréale, très commune dans les eaux superficielles de la mer de Beaufort et moins commune dans l'Atlantique Nord où elle ne se trouve que dans les eaux profondes.

Habitat : Vase, vase sableuse, P = 11-2900; T = 27-28; S = 36.6-37.2; MO = 0,8-1,8; OD = 3.92. Dans la zone d'étude *P. (M.) cirrifera* est récoltée dans la vase et les sables vaseux, P = 17-125.

Distribution : Mers de Kara et Beaufort, Suède, baies de Baffin et de Biscaye, golfe du Maine et Georges Bank. Au Mexique, elle a été récoltée dans les lagunes côtières de Tamiahua et Campeche.

Prionospio (Minuspio) delta Day, 1961

Prionospio delta Hartman, 1965 : 15.

Prionospio longibranchiata Reish, 1968 : 82.

Prionospio (Minuspio) delta Maciolek, 1985 : 358, Figs. 12a-f; Hernández-Alcántara 1992 : 100; Granados-Barba 1994 : 44, Fig. 5b.

Matériel examiné : 123 spécimens. – mars 1988 : Station 9(1); sept. 1988 : Station 5(1), 8(12), 11(4), 12(2); mars 1989 : Stations 6(3), 7(1), 10(1), 12(1), 16(2); mars 1990 : Station 1(2), 7(2), 9(80), 16(1); oct.-nov. 1990 : Stations 8(5), 9(2), 11(2), 14(1).

Remarques : dans la zone d'étude, parmi les plus petits spécimens, quelques-uns ne présentent que 4 p. de branchies; mais il est possible qu'elles soient tombées. Maciolek, (1985) discute la ressemblance entre plusieurs espèces de *P. (Minuspio)*, et arrive à la conclusion qu'il s'agit de la même espèce dans le cas de *P. longibranchiata* et *P. delta*, et qu'en revanche, *P. cirrifera* est différente. *P. delta* diffère de *P. cirrifera* par la fusion complète du péristomium et du premier sétigère et par une réduction de la lamelle neuropodiale, par l'absence de la lamelle notopodiale au 1^{er} sétigère et enfin par la nature des branchies qui sont plus longues et plus minces chez *P. delta*.

Habitat : dans la vase et sables vaseux, P = 520-2200; T = 14-28; S = 35,15-37,6; MO = 0,9-7,2; OD = 1.8-3.56. Dans la zone d'étude, *P. delta* est récoltée dans la vase et les sables vaseux, P = 33-73; T = 23-26; S = 36,1-37.

Distribution : Nord-est de l'Amérique du Sud, ouest de l'Afrique, baie de Delaware, Canada, Orégon, baie de Los Angeles. Au Mexique : golfe de Californie, Jalisco, Tabasco et Campeche.

Prionospio (Minuspio) lighti Maciolek, 1985

Prionospio (Minuspio) lighti Maciolek, 1985 : 363, Figs. 14a-e; Granados-Barba 1994 : 45.

Matériel examiné : 44 spécimens. – mars 1988 : Station 9(1); septembre 1988 : Station 11(1); mars 1989 : Stations 6(3), 8(12), 9(16), 10(3), 11(1), 12(2); mars 1990 : Stations 8(4), 9(1), 11(1).

Remarques : *Prionospio lighti* est proche de *P. perkinsi* (voir remarques sur *P. perkinsi*) dont elle ne diffère que par la présence des soies en sabre. Les spécimens observés présentant des soies en sabre, nous les considérons comme *P. lighti*. Nous avons observé 5 protubérances sur le rebord antérieur du prostomium et non 3 comme signalé pour cette espèce. La distribution de ces protubérances est la même que chez *P. perkinsi*.

Habitat : Intertidal, vase, vase sableuse, sables fins et sables vaseux, P = 23-102; T = 13-31; S = 34,4-37,25; MO = 0.8-7.2; OD = 1,02-5,4. Dans la zone d'étude, *P. (M.) lighti* est récoltée dans la vase et les sables vaseux, P = 16-50; MO = 0,36-0,93.

Distribution : Californie, Washington. Au Mexique : golfe de Californie, Tabasco, Campeche et Yucatán.

Prionospio (Minuspio) multibranchiata Berkeley, 1927

Prionospio (Minuspio) multibranchiata Maciolek, 1985 : 365, Figs. 15a-e; Hernández-Alcántara 1992 : 102; Granados-Barba 1994 : 46, Fig. 5f.

Matériel examiné : 11 spécimens. – mars 1989 : Stations 7(1), 8(1), 9(4); oct.-nov. 1990 : Stations 8(1), 9(4).

Remarques : Les spécimens analysés au cours de cette étude correspondent bien à la description de Maciolek (1985) pour cette espèce.

Habitat : Intertidal, vases sableuses, sables vaseux et sables, P = 23-104; T = 14-28; S = 34,4-35,26; MO = 0,4-7,2; OD = 2,4-3,91. Dans la zone d'étude *P. multibranchiata* est récoltée dans la vase et les sables vaseux, P = 16-17; T = 28; S = 36,94.

Distribution : Canada, Washington, Floride, Nord du golfe du Mexique. Au Mexique : golfe de Californie, Campeche et Yucatán.

Prionospio (Minuspio) perkinsi Maciolek, 1985

Prionospio (Minuspio) perkinsi Maciolek, 1985 : 360, Figs. 13a-f; Granados-Barba 1994 : 46, Fig. 5k.

Matériel examiné : 24 spécimens. – mars 1989 : Stations 7(7), 8(5), 9(4), 11(1), 12(1); mars 1990 : Station 10(1); oct.-nov. 1990 : Stations 7(3), 9(2).

Remarques : *Prionospio (M.) perkinsi* est très proche de *P. (M.) lighti*. Pratiquement, la seule différence est la présence des soies en sabre. Pour le reste, les caractéristiques de chacune tombent dans les limites de l'autre. Dans les spécimens observés, il n'y a que 5 protubérances sur le rebord antérieur du prostomium (et non 7 comme il est signalé pour cette espèce (Maciolek 1985)), distribuées de la même façon : une paire de chaque côté du prostomium et une seule au centre. Nous considérons néanmoins, qu'il existe quelque confusion entre certaines espèces du genre, puisque des caractères diagnostiques importants se chevauchent.

Habitat : Intertidal, sables vaseux, P = 23-35; T = 27,7; S = 36,8; MO = 1. Dans la zone d'étude *P. (M.) perkinsi* est récoltée dans la vase et les sables vaseux, P = 30-55; T = 26-28; S = 36,2-36,3.

Distribution : Massachusetts, Virginie, Géorgie, Caroline du Nord, Nord du golfe du Mexique. Au Mexique, elle a été récoltée à Campeche.

Prionospio (Prionospio) cristata Foster, 1971

Prionospio cristata Foster, 1971 : 87, Figs. 186-199.

Prionospio (Prionospio) cristata Johnson, 1984 : 6,51, Figs. 6.42a-e; Maciolek 1985 : 340, Fig. 4a-b; Granados-Barba 1994 : 47, Fig. 5i.

Matériel examiné : 15 spécimens. – septembre 1988 : Stations 4(2), 16(1); mars 1989 : Stations 12(3); mars 1990 : Stations 8(3), 9(4), 16(2).

Remarques : Maciolek (1985), remarque que *P. (P.) cristata* est proche de *P. (P.) steenstrupi* par de nombreux caractères, mais considère malgré tout qu'il s'agit d'espèces distinctes; la distinction repose sur la présence chez *P. (P.) cristata* d'un organe nucal très visible. Dans la zone d'étude, seuls quelques spécimens présentent un organe nucal bien visible, mais tous présentent des plis dorsaux ou crêtes très marquées sur les 7^e et 9^e sétigères. Nous considérons cette caractéristique suffisamment importante pour distinguer cette espèce des autres.

Habitat : Vase sableuse, sables fins à grossiers, sables et sables avec graviers et fragments de coquillages, P = 16-121; T = 23-28; S = 34,4-36,94; MO = 0,1-1,65; OD = 3,19-4,38. Dans la zone d'étude *P. (P.) cristata* est récoltée dans la vase et les sables vaseux, P = 16-121; T = 19-24; S = 36,48-36,94; MO = 0,36-1,27.

Distribution : Baie de Delaware, Caroline du Nord, Floride, Puerto Rico, Nord du golfe du Mexique. Au Mexique : lagune côtière de Tamiahua, Campeche et Yucatán.

Prionospio (Prionospio) dubia Day, 1961

Prionospio malmgreni var. *dubia* Day, 1961 : 489.

Prionospio (Prionospio) steenstrupi Day, 1967 : 489, Figs. 18.90-r.

Prionospio (Minuspio) dubia Maciolek, 1985 : 336, Figs. 2a-b, 3a-g; Imajima 1990 : 118, Figs. 8a-e, 9a-h; Granados-Barba 1994 : 48.

Matériel examiné : 1 spécimen. – oct.-nov. 1990 : Station 14(1).

Remarques : Lors de l'identification de quelques espèces de *Prionospio*, certains caractères peuvent induire à confusion : l'un d'eux est la longueur des paires de branchies 1 et 4 chez *P. steenstrupi* et *P. dubia*. Chez *P. dubia*, la 1^{re} paire est nettement plus longue que la 4^e p. et chez *P. steenstrupi*, ces 2 paires sont de longueur égale ou subégale. Les spécimens analysés dans cette étude correspondent bien à la description de Maciolek (1985), excepté la présence des organes nucaux qui entourent la caroncule chez cette espèce. Cet organe et la présence d'yeux sont mentionnés dans la description donnée par Imajima (1990).

Habitat : Depuis le plateau et talus continental jusqu'aux abysses, P = 17-2 379 m. Dans la zone d'étude, *P. dubia* est récoltée dans la vase, P = 103; T = 23; S = 36,46.

Distribution : Nouvelle Angleterre, Caroline du Nord, Virginie, îles Canaries, mer Méditerranéenne, Suède, Surinam et Afrique du Sud, Japon. Au Mexique : Tabasco et Yucatán.

Scoelelepis (Parascoelelepis) texana Foster, 1971

Scoelelepis (Scoelelepis) texana Foster, 1971 : 63 Figs. 132-142; Johnson 1984 : 6,35, Fig. 6,26;

Scoelelepis (Parascoelelepis) texana Maciolek, 1987 : 34, Fig. 10; Granados-Barba 1994 : 49, Fig. 5n.

Matériel examiné : 3 spécimens. – mars 1990 : Stations 4(2), 12(1).

Remarques : *Scoelelepis (P.) texana* se distingue des espèces proches par l'absence de soies notopodiales au 1^{er} sétigère, la présence d'une antenne occipitale et d'une lamelle interramale en plus d'une papille ventrale. Une des espèces les plus proches est *S. quinquedentata* mais elle s'en différencie par la présence des lamelles interramales.

Habitat : Intertidal, vase, vase sableuse, sables vaseux, et sables, P = 17-175; T = 19-31; S = 34,4-37,2; MO = 0,1-1,28. Dans la zone d'étude *S. texana* est récoltée dans la vase, P = 55-75; MO = 1,51-1,52.

Distribution : Golfe du Mexique, Caroline du Nord, Massachusetts, New Hampshire; Au Mexique : golfe de Tehuantepec, Veracruz, Tabasco, Campeche et Yucatán.

***Spiophanes bombyx* (Claparède, 1870)**

Spio bombyx Claparède, 1870 : 485, Pl. 12, Fig. 2.

Spiophanes verrilli Pettibone, 1962 : 85.

Spiophanes bombyx Fauvel, 1927 : 41, Figs. 14a-l; Hartman 1969 : 181, Figs. 1-5; Day, 1967 : 474, Figs. 18.15a-e; Rioja 1962 : 184; Foster, 1971 : 40, Figs. 66-75; Light 1977 : 80, Figs. 5e-g; 1978 : 60, Figs. 60-61; Johnson 1984 : 6.9, Figs. 6.2; Hernández-Alcántara 1992 : 109; Granados-Barba 1994 : 49.

Matériel examiné : 5 spécimens. – mars 1989 : Station 9(3); mars 1990 : Station 9(1); oct.-nov. 1990 : Station 9(1).

Remarques : Chez quelques spécimens, le prostomium apparaît semi-arrondi, et non pas en forme de «T», caractéristique de cette espèce. Ceci se produit lorsque, pour une raison indéterminée, les projections latérales se dirigent vers l'arrière, tout en restant très visibles.

Habitat : De l'intertidal aux abysses, commune dans les fonds vaseux et vases sableuses, dans les sables fins, graviers et substrats durs, P = 12-100; T = 14-28; S = 35,04-36,78; MO = 0,1-6,9; OD = 1,02-5,4. Dans la zone d'étude, *S. bombyx* est récoltée dans la vase et sables vaseux, P = 17; MO = 0,59.

Distribution : Cosmopolite; baie de Los Angeles; de Massachusetts à la Caroline du Nord; îles Falkland et Kerguelen, Argentine; Nord du golfe du Mexique. Au Mexique : péninsule de Basse Californie, golfe de Californie, lagune côtière de Tamiahua, Campeche et Yucatán.

***Spiophanes ca. kroeyeri* Grube, 1860**

Spiophanes kroeyeri Grube, 1860 : 88; Light, 1977 : 79, Fig. 5d.

Spiophanes cf. kroeyeri Blake et Kudenov, 1978 : 225, Figs. 27a-h.

Spiophanes ca. kroeyeri Hernández-Alcántara, 1992 : 110; Granados-Barba 1994 : 50, Fig. 5j.

Matériel examiné : 2 spécimens. – mars 1990 : Station 2(1); oct.-nov. 1990 : Station 2(1).

Remarques : Les organismes observés diffèrent de *S. kroeyeri* par un prostomium en forme de cloche et non pas subtriangulaire, et par l'absence des soies bacilliformes et des yeux. Ces spécimens sont semblables à *S. cf. kroeyeri* enregistrés par Blake et Kudenov (1978) et Hernández-Alcántara (1992).

Habitat : Intertidal, dans les sables fins, moyens et vaseux, P = 29-1025; T = 13-17; S = 34,8-35,45; MO = 3,6-6,4; OD = 0,54-5,4. Dans la zone d'étude *S. ca. kroeyeri* est récoltée dans la vase, P = 70-76; MO = 1,66.

Distribution : Cosmopolite? Australie? Au Mexique : golfe de Californie.

***Spiophanes missionensis* Hartman, 1941**

Spiophanes missionensis Hartman, 1941 : 296, Pl. 46, Figs. 17-21 Light 1978 : 55, 57, 59; Johnson 1984 : 6.14, Fig. 6.8; Hernández-Alcántara 1992 : 111; Granados-Barba 1994 : 51, Fig. 5d.

Matériel examiné : 28 spécimens. – mars 1988 Station 14(3), mars 1989 : Stations 6(2), 8(1), 9(10), 13(1); mars 1990 : Stations 3(1), 9(8); oct.-nov. 1990 : Stations 13(1), 14(1).

Remarques : *S. missionensis* diffère des espèces proches par l'absence de cornes frontales qui peuvent s'observer chez *S. bombyx*, ou de cirre occipital, présent chez *S. kroeyeri* et *S. berkeleyorum*, et de poches interramales, qui sont apparentes chez *S. kroeyeri*. Ces spécimens sont très semblables à ceux que Blake (1983 : 230) identifie comme *S. soederstroemi* de l'Antarctique. Cependant, Pettibone (1962) considère la description originale de *S. soederstroemi* comme «insuffisante» et Foster (1971) considère qu'il s'agit d'une espèce «indéterminable». Etant donné que nos spécimens correspondent bien à la description de *S. missionensis*, nous les laissons sous ce nom.

Habitat : Intertidal, dans les sables et sables vaseux, où ils habitent des tubes de sable construits verticalement, dans des sédiments argileux et vases argileuses, argiles, sables fins à grossiers, sables vaseux et sables, P = 23-189; T = 13-28; S = 34,8-36,8; MO = 0,1-6,9; OD = 0,63-5,4. Dans la zone d'étude *S. missionensis* est récoltée dans la vase et sables vaseux, P = 17-103; T = 23-25; S = 36,46-36,48; MO = 1.23-1,47.

Distribution : Baie Mission, Californie; Nord du golfe du Mexique. Au Mexique : golfe de Californie, Jalisco, Tabasco, Campeche et Yucatán.

***Spiophanes wigleyi* Pettibone, 1962**

Spiophanes wigleyi Pettibone, 1962 : 83, Figs. 5-6; Foster 1971 : 43, Figs. 76-85; Blake et Kudenov 1978 : 224, Figs. 26a-c; Johnson 1984 : 6.4, Fig. 6.4; Hernández-Alcántara 1992 : 111; Granados-Barba 1994 : 51, Fig. 5g.

Matériel examiné : 2 spécimens. – mars 1988 : Station 1(1); mars 1990 : Station 15(1).

Remarques : Ce n'est qu'après une observation très minutieuse que les crochets apparaissent tridentés, car normalement on les voit bidentés.

Habitat : Intertidal à abyssal, dans la vase, vase sableuse, sables vaseux, sables grossiers et graviers, P = 22-145; T = 14-26; S = 35,04-37,4; MO = 0,4-6,9; OD = 1,02-5,4. Dans la zone d'étude *S. wigleyi* est récoltée dans la vase, P = 147; MO = 1,18.

Distribution : Australie, Nouvelle Angleterre, Nord du golfe du Mexique. Au Mexique, elle a été récoltée à Jalisco, golfe de Tehuantepec, Veracruz, Campeche et Yucatán.

REMERCIEMENTS – Nous remercions tous les participants des projets institutionnels IMCA et DINAMO dont la collaboration sur le terrain comme au laboratoire nous a été très utile ainsi que l'équipage du vaisseau océanographique «Justo Sierra». Le manuscrit a beaucoup bénéficié de la révision de M. Bhaud (les erreurs restantes étant de notre responsabilité), à qui nous exprimons notre vive reconnaissance. Les données de matière organique et du type de sédiment furent fournis par les responsables des laboratoires de Sédimentologie et de Chimie Marine; nous les remercions chaleureusement. Cette étude a été financée en partie grâce à la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) de l'Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), à laquelle nous exprimons notre reconnaissance.

REFERENCES

- Blake JA 1983. Polychaetes of the family Spionidae from South America, Antarctica, and adjacent seas and islands. *Antarctic Res. Ser.* 39 (3): 205-288.
- Blake JA and Kudenov JD 1978. The Spionidae (Polychaeta) from Southeastern Australia and adjacent areas with a revision of the genera. *Mem. Nat. Mus. Victoria* 39: 171-280.
- Claparède E 1870. Les Annélides chétopodes du golfe de Naples. *Mém. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève* 20 (1): 1-225.
- Day JH 1961. The polychaet (sic.) fauna of South Africa. Part 6. Sedentary species dredged off Cape shores with a few new records from the shore. *J. Linn. Soc. Zool. London* 44 (299): 463-560.
- Day JH 1967. A monograph on the polychaeta of the Southern Africa. *Brit. Mus. (Nat. Hist.) Publ.* 656: 38 + 878.
- Ehlers E 1901. Die Polychaeten des magellanischen und chilenischen Strandes. Ein faunistischer Versuch. *Festschr. K. Ges. Wiss. Gottingen, Math. Phys.* 232 p.
- Fauvel P 1927. Polychètes Sédentaires et addenda aux Polychètes Errantes, Archiannélides, Myzostomaires. *Faune de France*. Ed. Le Chevalier, Paris 16: 1-494.
- Foster NM 1969. New species of spionids (Polychaeta) from the Gulf of Mexico and Caribbean Sea, with a partial revision of the genus *Prionospio*. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 82 (38): 381-400.
- Foster NM 1971. Spionidae (Polychaeta) of the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea. *Stud. Fauna Curacao Caribb. Islands* 37(129): 1-183.
- García E 1987. Apuntes de climatología. 3a ed. Larios e hijos impresores. México, D.F., 153 p.
- Gaudette HE and WR Flight 1974. An inexpensive titration method for the determination of organic carbon in recent sediments. *J. Sed. Petrol.* 44: 249-253.
- Granados-Barba A 1994. Estudio sistemático de los anélidos poliquetos de la región de plataformas petroleras del Sur del golfo de México. Tesis Maestría, Fac. Cie. Univ. Nal Aut. México, 287 p.
- Grube AE 1850. Die familien der Anneliden. *Arch. Naturgesch. Berlin* 16: 249-364.
- Grube AE 1860. Beschreibungen neuer oder wenig bekannter Anneliden. Zahlreiche Gattungen. *Arch. Naturgesch. Berlin* 26 (1): 71-118.
- Hartman O 1941. Polychaetous annelids. Part 3. Spionidae. Some contributions to the biology and life history of Spionidae from California. *Allan Hancock Found. Pacific Exped.* 7 (4): 289-323.
- Hartman O 1961. Polychaetous annelids from California. *Allan Hancock Found. Pacific Exped.* 25: 1-226.
- Hartman O 1965. Deep-water benthic polychaetous annelids off New England to Bermuda and other North Atlantic areas. *Allan Hancock Found. Occ. Pap.* 28: 1-378.
- Hartman O 1969. Atlas of sedentary polychaetous annelids from California. *Allan Hancock Found., Univ. South Cal.* 812 p.
- Hernandez-Alcantara P 1992. Los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la plataforma continental del golfo de California, México. Taxonomía, abundancia numérica y distribución geográfica. Tesis Maestría en Ciencias del Mar UACPyP-UNAM 427 p.
- Imajima M 1990a. Spionidae (Annelida, P.) from Japan IV. The Genus *Prionospio* (*Prionospio*). *Bull. Natl. Sci. Mus. Tokyo Ser. A.* 16 (3): 105-140.
- Johnson PG 1984. Spionidae. In Uebelacker JM and PG Johnson (Eds.). Taxonomic guide to the polychaetes of the Northern Gulf of Mexico. Final report to the Minerals Management Service, contract 14-12-001-29091. Barry A Vittor & Assoc., Inc., Mobile, Alabama.
- Light WJ 1977. Spionidae (Annelida: Polychaeta) from San Francisco Bay, California: a revised list with nomenclatural changes, new records, and comments on related species from the Northeastern Pacific Ocean. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 90: 66-88.
- Light WJ 1978. Spionidae (Polychaeta; Annelida). In Lee W L (Ed.). Invertebrates of the San Francisco Bay Estuary System. Pacific Grove California. The Boxwood Press: 1-211.
- Maciolek NJ 1985. A revision of the genus *Prionospio* Malmgren, with special emphasis on species from the Atlantic Ocean, and new records of species belonging to the genera *Apoprionospio* Foster and *Paraprionospio* Caullery (Polychaeta, Annelida, Spionidae). *J. Linn. Soc. Zool.* 84: 325-383.
- Maciolek NJ 1987. New species and records of *Scolecelpis* (*P: Spio*) from the east coast of North America. *Bull. Biol. Soc. Wash.* 7: 16-40.
- Molinari RL and Morrison J 1988. The Separation of the Yucatan Current from the Campeche Bank and intrusion of the Loop current into the Gulf of Mexico. *J. Geophys. Res.* 93 (C9)-10645-10654.
- Monreal-Gomez MA and Salas de Leon DA 1990. Simulación de la circulación de la bahía de Campeche. *Geof. Internacional* 29 (2): 101-111.
- Pettibone MH 1962. New species of polychaete worms (Spionidae: Spiophanes) from the east and west coast of North America. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 75: 77-78.
- Pettibone MH 1982. Annelida. PP 1-43 In McGraw Hill Synopsis and Classification of Living Organisms. McGraw Hill.
- Reish DJ 1968. A Biological survey of Bahía de Los Angeles, Gulf of California, Mexico. II. Benthic polychaetous annelids. *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.* 15: 67-106.

- Rioja E 1931. Estudio de los poliquetos de la Península Ibérica. *Mem. Acad. Cienc. Exact. Fís. Nat. (Madrid)*, ser. *Cienc. Nat.* 2 : 1-471.
- Rioja E 1962. Estudios anelidológicos XXVI. Algunos anélidos poliquetos de las costas del Pacífico de México. *An. Inst. Biol. UNAM* 33 : 131-229.
- Sars M 1851. Beretning om en i Sommeren 1849 foretagen zoologisk Reise Lofoten og Finmarken. *Nyt. Mag. Naturv. Oslo* 6 : 121-211.
- Tamai K 1981. Some morphological aspects and distribution of four types of *Paraprionospio* (Polychaeta : Spionidae) found from adjacent waters to western parts of Japan. *Bull. Nansei Regional Fish. Res. Lab.* 13 : 41-58.
- Verrill AE 1881. New England Annelida. pt. 1. Historical sketch, with annotated lists of the species hitherto recorded. *Trans. Connecticut Acad. Arts Sci.* 4 (2) : 285-324.
- Wirén A 1883. Chaetopoder fran Sibiriska VEGA-Expeditionen Ishafvet och Bering Haf insamlade under VEGA-Expeditionen 1878-79. VEGA-Expod. *Vetenskapliga Iakttagelser* 2 : 383-428.
- Yokohama H and Tamai K 1981. Four forms of the genus *Paraprionospio* (Polychaeta : Spionidae) from Japan. *Seto Mar. Biol. Lab.* 26 (4-6) : 303-317.

Reçu le 26 octobre 1995; received October 26, 1995
Accepté le 20 novembre 1997; accepted November 20, 1997

GROWTH AND PRODUCTION OF THE BIVALVE *SCROBICULARIA PLANA* IN TWO SOUTHERN EUROPEAN ESTUARIES

J. GUERREIRO

Departamento de Zoologia e Antropologia Faculdade de Ciências
Universidade de Lisboa, Laboratório Marítimo da Guia, IMAR, Estrada do Guincho, 2750 Cascais, Portugal

GROWTH
BIOMASS
PRODUCTION
SCROBICULARIA PLANA
BIVALVE

ABSTRACT. – Dynamics, growth and production of the bivalve *Scrobicularia plana* (Da Costa, 1778) were studied at Mira and Tagus estuaries on the SW and W coasts of Portugal for a period of 18 months. The pattern of recruitment was similar to the results obtained for southern countries of Europe, with two cohorts produced per year. However, mass mortality succeeded recruitment at the lower Mira estuary. At Tagus estuary, as well as at the upper Mira estuary, recruitment was poorly successful or didn't occur at all. These latter two populations were dominated by older age classes, suggesting a "dominant age-class" phenomenon, probably being the main cause for the unsuccessful recruitment. Growth parameters were similar to those of southern countries at lower Mira estuary. At the upper Mira estuary and Tagus estuary, those growth parameters were closer to northern Europe, which was partly attributed to the different age structures of populations. Reductions in biomass and abundance occurred after recruitment and winter. Production decreased during sampling period, showing negative values for lower Mira estuary where population was very unstable. Mean values of production were 23.116 Kcal/m²/year for Mira estuary and 136.089 Kcal/m²/year for the Tagus estuary, reflecting the different age structures, habitats and relative importance of different cohorts.

CROISSANCE
BIOMASSE
PRODUCTION
SCROBICULARIA PLANA
BIVALVE

RÉSUMÉ. – La dynamique, la croissance, la biomasse et la production du Bivalve *Scrobicularia plana* (Da Costa, 1778) ont été évaluées dans les estuaires du Tage et du Mira, sur les côtes ouest et sud-ouest du Portugal, sur une période de 18 mois. Le recrutement est semblable à celui des régions de l'Europe du sud avec deux cohortes par an. Cependant, une mortalité massive a presque éliminé le recrutement dans la partie terminale de l'estuaire du Mira. Dans l'estuaire du Tage, le recrutement est très faible ou nul, ainsi que dans la partie supérieure de l'estuaire du Mira. Ces dernières populations sont dominées par les classes les plus âgées, ce qui peut être la cause du faible recrutement. Les paramètres de croissance dans la partie terminale de l'estuaire du Mira sont semblables aux valeurs obtenues lors d'autres études au sud de l'Europe. Dans la partie supérieure du Mira et du Tage, ces valeurs sont plus proches des résultats obtenus dans les pays du nord de l'Europe, ce qui est attribué aux différentes structures d'âges des populations. La biomasse chute après le recrutement et, en hiver, dans les mêmes proportions que la production diminue durant la période d'échantillonnage, avec des valeurs négatives dans la partie terminale de l'estuaire du Mira. Les valeurs totales de la production (P = 23,116 Kcal.m²/an – estuaire du Mira; 136,089 Kcal/m²/an – estuaire du Tage) résultent des différences d'habitats, des classes d'âges et de l'importance relative de chaque cohorte.

INTRODUCTION

Scrobicularia plana (Da Costa, 1778) is a common infaunal tellinid bivalve, which inhabits intertidal estuarine muds and sands, with high densities and consequent importance to the energy

flux of benthic communities. These characteristics, together with a large distribution from Norway to Senegal, identify *S. plana* as a key species for long-term studies of changes in coastal benthic communities. Actually, this was the aim of the framework of the COST 647 programme on Coastal Benthic Ecology, where data sets on nume-

rical densities of the bivalve *S. plana* from seven western European locations were studied (Essink *et al.* 1991).

The present study was designed to be a first contribution to the knowledge of the dynamics and production of *S. plana*, in a southern zone of Europe where no previous data were available. The Tagus and Mira estuaries, located on the west and southwest coast of Portugal respectively, both present populations of *S. plana* with high densities. In the Tagus estuary, *S. plana* is considered a very common species, occurring in mud and very fine sand, with a frequency of 33.7% to 49.2%. Living in a range of salinity from 8 to 25‰. *S. plana* is considered to be one of the dominant species of the estuary. Higher densities reaching 200 ind./m², were recorded at the left margin of the Tagus estuary, where intertidal areas are wider and the low water tides are weaker (Calvario 1982).

In the Mira estuary the density of *S. plana* increases towards upper estuary, reaching up to 100 ind./m², where silt and clay are the dominant elements of the sediment structure. Its upper limit matches the limit of intertidal muds, where salinity falls down to 3‰ (Guerreiro 1991).

Following the main recommendations of the proceedings of a UNESCO/IOC/CNA (1982) Workshop on Estuarine Processes (Tagus Estuary), a population of *S. plana* was studied in the Tagus estuary, and the results compared with those obtained in the Mira estuary. The main objectives of the present paper are to study and compare population dynamics, growth and production of *S. plana* in the Mira and Tagus estuaries. The study was based on a monthly survey over 18 months (from May 1986 to October 1987) in order to define more clearly the life cycle, which may include more than one reproductive period, as several authors have pointed out (Paes da Franca 1956; Lucas 1965; Bachelet 1982; Guerreiro 1987). Growth was studied by means of growth cessation ring analysis, while production was calculated by means of the Allen's (1950) method.

STUDY AREAS AND METHODS

The Mira estuary is a small tidal estuary located on the southern coast of Portugal (37°40'N, 8°45'W), with an approximate length of 40 km and a maximum width of 400 m. The depth varies from 5 to 10 m in the lower and middle reaches to less than 3 m at the upper limit of tidal influence. The mouth is permanently open to the sea, and the estuary may be described as channel-like along its entire length (Ré 1990).

Andrade (1986) described bathymetry, tidal period and tidal flow, water circulation, sediments and structure of the benthic communities of the Mira estuary. According to his study, clay is the dominant type of

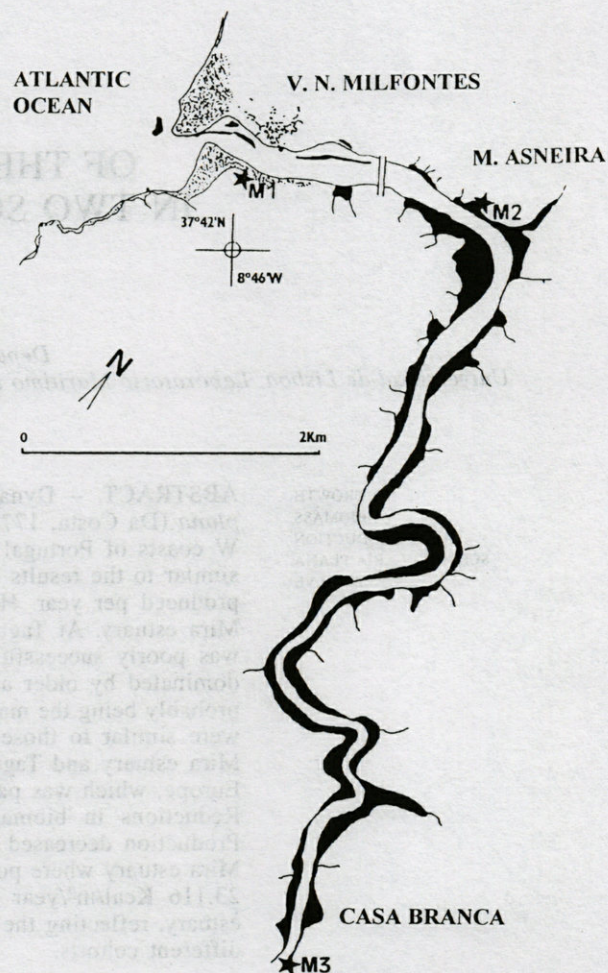


Fig. 1. - Location of sampling stations # M1 (Cais Sul), # M2 (Moinho da Asneira) and M3 (Casa Branca) in the Mira estuary.

sediment in an upper extension of 12.5 km while the lower estuary, near the mouth, is dominated by medium sand.

The Tagus estuary is a wide delta like estuary nearby Lisbon (38°40'N; 9°15'W) with an area of 325 km² and 50 km long, with an intertidal area of 130 km² (Bettencourt 1979). The depth varies from less than 10 m at the upper estuary, to 30/40 m at the mouth of the estuary, which is permanently opened to the sea.

Three sampling stations were chosen in the Mira estuary (Fig. 1). Station # M1 (Cais Sul), at the mouth of the estuary, was the only area in the estuary where the population was on a sand bank. According to Andrade (1986) the sediment is classified as medium well sorted sands, with grain size between 250 and 500 µm and salinity varies from 30 to 38‰ from winter to summer during high tide.

Station # M2 (Moinho da Asneira) was located at the upper limit of tidal excursion, 7.5 km from the mouth of the estuary and is characterised by the presence of a large seagrass meadow. The sediment, although considered as mud, presents a sandy fraction with grain size between 125 and 250 µm, salinity ranges from 25 to 35‰.

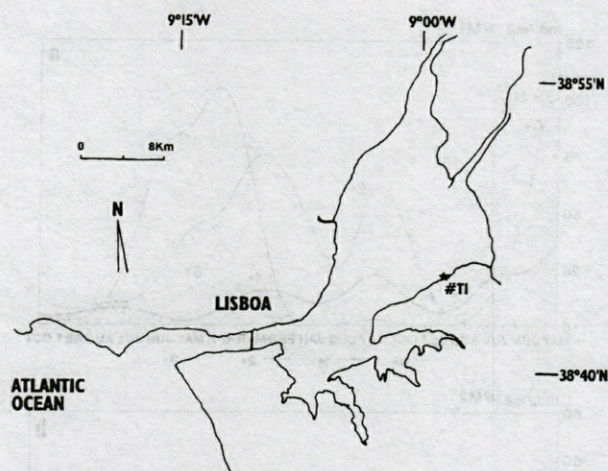


Fig. 2. - Location of sampling station # T1 in the Tagus estuary.

Station # M3 (Casa Branca), was located at the middle of a large muddy area of 13.5 km, where the sediment is essentially silt and clay and where higher densities of *S. plana* occurred. Salinity ranged from 30 to 20‰ (Andrade, *op. cit.*).

In the Tagus estuary the population studied was located on the left margin of the estuary (# T1 - Alcochete, Fig. 2) in a wide intertidal muddy area, nearby the Natural Reserve of Tagus estuary. Sediment is composed by 65% of clay, 27% silt and 8% fine to coarse sand, while salinity varies from 14 to 24‰ (Calvario 1982).

In both estuaries the samples were taken monthly during 18 months, using a core of 12.5 cm diameter, down to a depth of 25 cm. Sampling area was 0.5 m² in each station, corresponding to 40 separated cores. The material was sieved through a 1mm mesh sieve. Bivalves were removed, numbered and measured (maximum length - C1) and brought alive to the laboratory

in aerated sea water. They were grouped by age classes by counting and measuring the winter (year) rings. The biomass was estimated for each class by drying to constant weight in an oven at 105 °C. The Calorific value of each age class was estimated by calorimetry using a Microbom Calorimeter, following the method of Phillipson (1966).

Growth was estimated by using the model of von Bertalanffy (1938) :

$$L_t = L_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]$$

where L_t is the length at the age t , L_∞ is the asymptotic length, K is the coefficient of catabolism or growth constant, and t_0 the theoretic age of an animal at a length equal to zero. The parameters were calculated by the minimum square method (Tomlinson & Abramson 1961). Annual growth increments were estimated and the results compared with those from backward measurements, using mean maximum length for each year ring (Hancock 1965).

Annual mortality rate Z was estimated for each age class using the expression :

$$Z = d \log N / dt.$$

Production was studied using the Allen's mathematical method (1950) :

$$P = \frac{G B_0 (e^{(G-Z)} - 1)}{G - Z}$$

where B_0 is the biomass at t_0 , G the instantaneous growth rate and Z the instantaneous mortality rate. Production was calculated during two successive periods of twelve months : from June 1986 to June 1987 and from October 1986 to October 1987.

RESULTS

Mortality and recruitment

Data of density and mortality (Tables I and II, Fig. 3) showed large fluctuations in density at

Table I. - Variation of total density and biomass from May 1986 to October 1987 - Mira (# M1, # M2, # M3) and Tagus (# T1) estuaries.

	#M1		#M2		#M3		#T1	
	Ind./m ²	g/m ²	Ind./m ²	g/m ²	Ind./m ²	g/m ²	Ind./m ²	g/m ²
May	296	51.28	76	8.24	36	7.31	84	17.53
June	128	6.37	56	4.24	32	3.50	180	18.43
July	88	4.16	68	4.65	24	2.19	108	9.29
August	16	1.16	52	6.18	32	4.71	108	16.28
September	16	0.85	32	2.14	20	2.85	76	13.16
October	80	5.40	92	8.46	84	12.78	144	24.79
November	136	10.87	80	6.14	80	13.38	120	25.74
December	32	1.86	16	1.20	72	11.63	168	37.78
January	60	4.05	36	2.59	72	13.68	112	30.78
February	88	4.86	28	2.44	36	6.36	152	35.41
March	168	10.64	96	2.86	28	5.46	140	43.06
April	188	5.90	56	2.33	36	6.89	132	35.74
May	198	6.20	36	2.79	56	10.54	104	21.42
June	116	1.72	40	3.15	32	5.59	136	30.89
July	44	0.60	20	1.79	16	2.36	172	36.84
August	40	2.37	20	2.06	28	4.75	188	50.82
September	8	0.64	16	1.14	32	3.84	164	32.24
October	24	1.64	28	2.33	92	12.82	132	29.52
Mean	95.889	6.698	47.111	3.598	44.889	7.257	134.444	28.318
Stand. Error	18.473	2.725	6.157	0.531	5.699	0.964	7.626	2.581
Stand. Deviation	78.373	11.560	26.124	2.690	24.178	4.092	32.355	10.950
Variance	6142.340	133.628	682.458	5.082	584.575	16.743	1046.850	119.899

Table II. - Annual mortality rates ($Z \text{ yr}^{-1}$) in the Mira (# M1, # M2, # M3) and Tagus (# T1) estuaries.

St.	Age Class	Slope	Z	DF	R ²
M1	0		0.73		
	1	-0.04	0.1	14	0.637
	2	-0.07	0.17	11	0.449
	3	-0.04	-0.1	9	0.417
M2	1	-0.04	0.1	4	0.92
	2	-0.05	0.1	9	0.633
	3	-0.05	0.12	15	0.613
M3	2	-0.07	0.16	6	0.831
	3	-0.08	0.19	10	0.568
	4	-0.05	0.12	11	0.412
	5	-0.01	0.02	4	0.67
T1	0	-0.06	0.13	1	0.916
	1	-0.04	0.1	7	0.689
	2	-0.03	0.07	10	0.259
	3	-0.03	0.06	11	0.228
	4	-0.01	0.02	8	0.32
	5	-0.01	0.01	8	0.2
	6	-0.01	0.02	13	0.78
7	-0.02	0.05	5	0.423	

M1 during the sampling period. The higher densities occurred in May 1986 when the new spat (0+ age class) reached a density of 225 ind./m², but the mass mortality during the next summer almost eliminated it; a similar pattern was recorded in spring/summer of 1987. A secondary spat settlement was recorded in September/October, but it was also eliminated during winter. The oldest age classes (2+, 3+) also presented high mortality.

The other two sampling stations presented a similar pattern. Nevertheless # M2 showed a less successful settlement, with a maximum density of 80 ind./m². In both cases the oldest age classes (3+, 4+) were largely dominant, with the highest mortality rates occurring during summer and winter. At # M3 no recruitment was recorded, and the youngest age classes were very poorly represented all over the sampling period.

Population density in the Tagus estuary during this period was always > 100 ind./m², with higher values in the summer. Although not very successful, recruitment seems to present two distinct periods: the main one in the beginning of spring, and a secondary in late summer/autumn. The highest values of mortality occurred essentially after

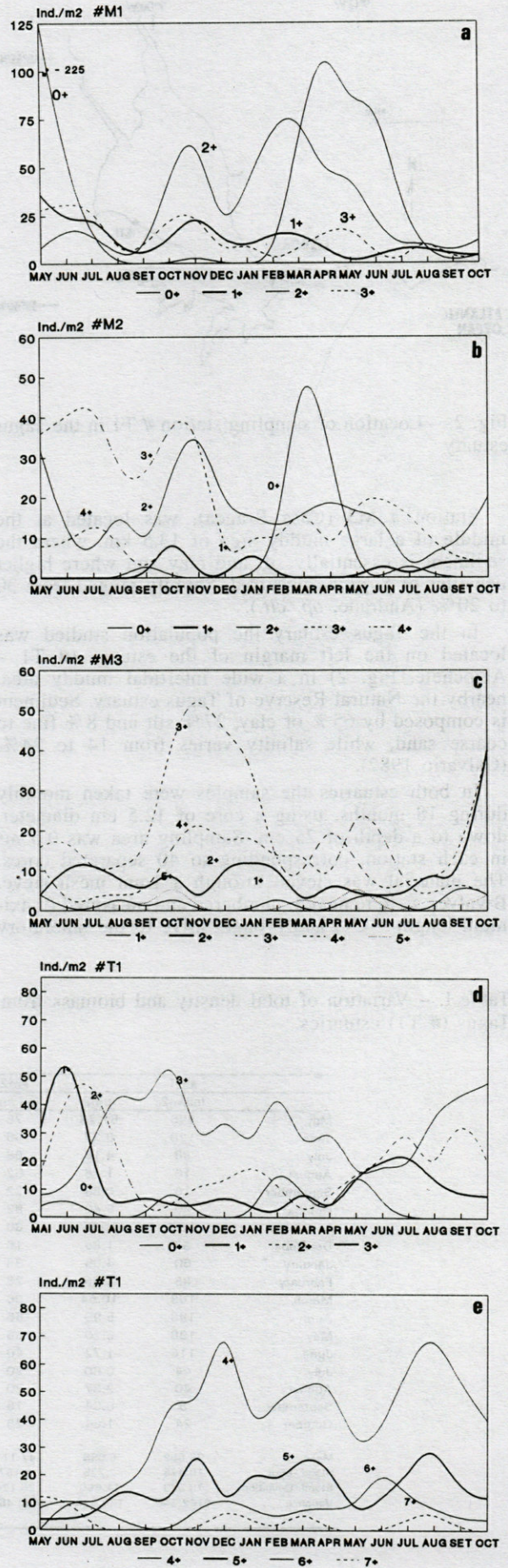


Fig. 3. - Variation of density (ind./m²) of the age classes during the sampling period. a, # M1 - * value out of range = 225 ind./m²; b, # M2; c, # M3; d, # T1 - age classes 0+ to 3+; e, # T1 - age classes 4+ to 7+.

Table III. – Values of K and L_{∞} for *Scrobicularia plana* obtained in the present work and in other studies – BM : values from back calculations.

Country/Place and author	K	L_{∞} (mm)	K	L_{∞} (mm)
			BM	BM
Wales, Gwendraeth estuary (Green, 1957)	0.1387	55.4803		
Conway Bay, Wales (Hughes, 1970a)	0.1936	54.7557		
Le Guillec, France (Chassé, 1972)	0.3469	56.6476		
Traict du Croisie, France (Chassé, 1972)	0.3198	47.0011		
Collet Bourgneff, France (Chassé, 1972)	0.3802	30.5549		
Isefjord, Denmark (Rasmussen, 1973 in Bachelet, 1981)	0.4235	41		
Lynher estuary, England (Warwick & Price, 1975)	0.0701	88.7592		
Arcachon, France (Bachelet, 1981)	0.3216	48.8204		
La Gironde, France (Bachelet, 1981)	0.6249	41.065		
Mira estuary (#M1), Portugal (this study)	0.47	37.39	0.49	34.18
Mira estuary (#M2), Portugal (this study)	0.54	35.5	0.51	33.9
Mira estuary (#M3), Portugal (this study)	0.07	89.2	0.23	53.27
Tagus estuary (#T1) Portugal (this study)	0.15	72.62	0.2	60.63

summer and during winter, mainly affecting age classes 3+ to 6+. The youngest age classes (0+ to 2+) presented higher mortality rates during winter, also leading to a dominance of older age classes in this population.

Growth

Table III presents the values for the parameters K and L_{∞} of the von Bertalanffy equation obtained in this study and compared with literature data on the growth of *Scrobicularia plana*. Both # M3 and # T1 populations approached the values estimated for northern Europe, with higher maximum theoretical lengths and lower metabolic rates. These stations, where older age classes dominate, are clearly distinct from those of the lower Mira estuary, where younger age classes are dominant, which match the values estimated for southern countries. If on one side latitude influences metabolic rates and longevity, it is well known that younger populations will have higher metabolic rates, thus justifying the different K values between lower and upper Mira estuary.

Comparing the estimated values of K and L_{∞} with those obtained from backwards measurements, it can be seen that there is a reasonable concordance. The exception are the values of # M3 that can be overestimated, as a consequence of no data for the 0+ individuals and the poor representativity of the age class 1+, which can biased the estimate of the parameters of von Bertalanffy's equation. Considering the mean size of winter rings at successive ages (Fig. 4), results show that the maximum length increases towards upper estuary, with its maximum at station # M3. Actually, growth curves for # M1 and # M2 are almost identical, while the growth curve for the population of the Tagus estuary, is very similar to that of the population of Casa Branca in the Mira estuary (# M3).

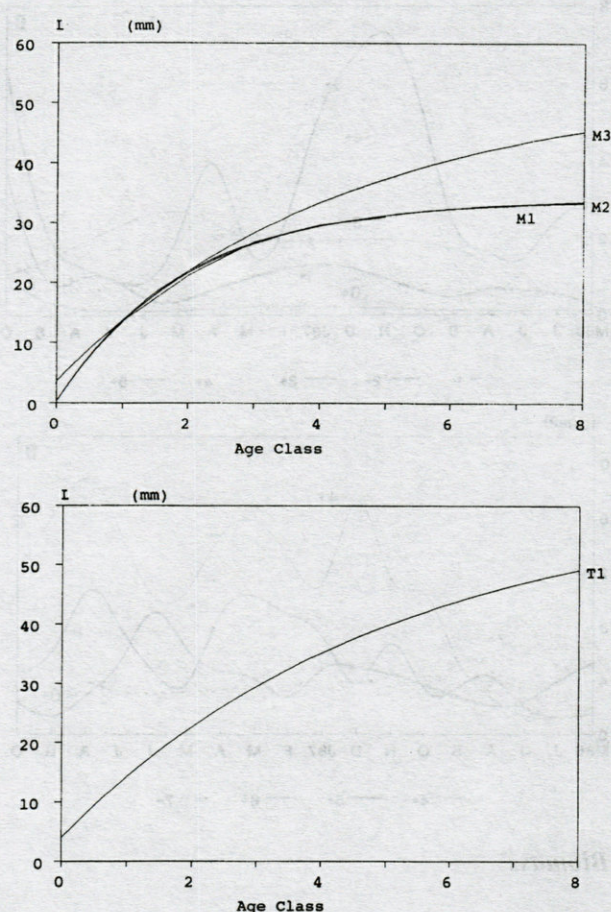


Fig. 4. – Above, growth curves for the populations of *S. plana* in the Mira estuary. Curves adjusted from the values of back calculations. Below, growth curve for the population of *S. plana* in the Tagus estuary. Curve adjusted from the values of back calculations.

In face of these results it can reasonably be assumed that there is a different pattern of growth between the lower and upper populations of the Mira estuary, which can partly be attributed to the different age structures of the populations.

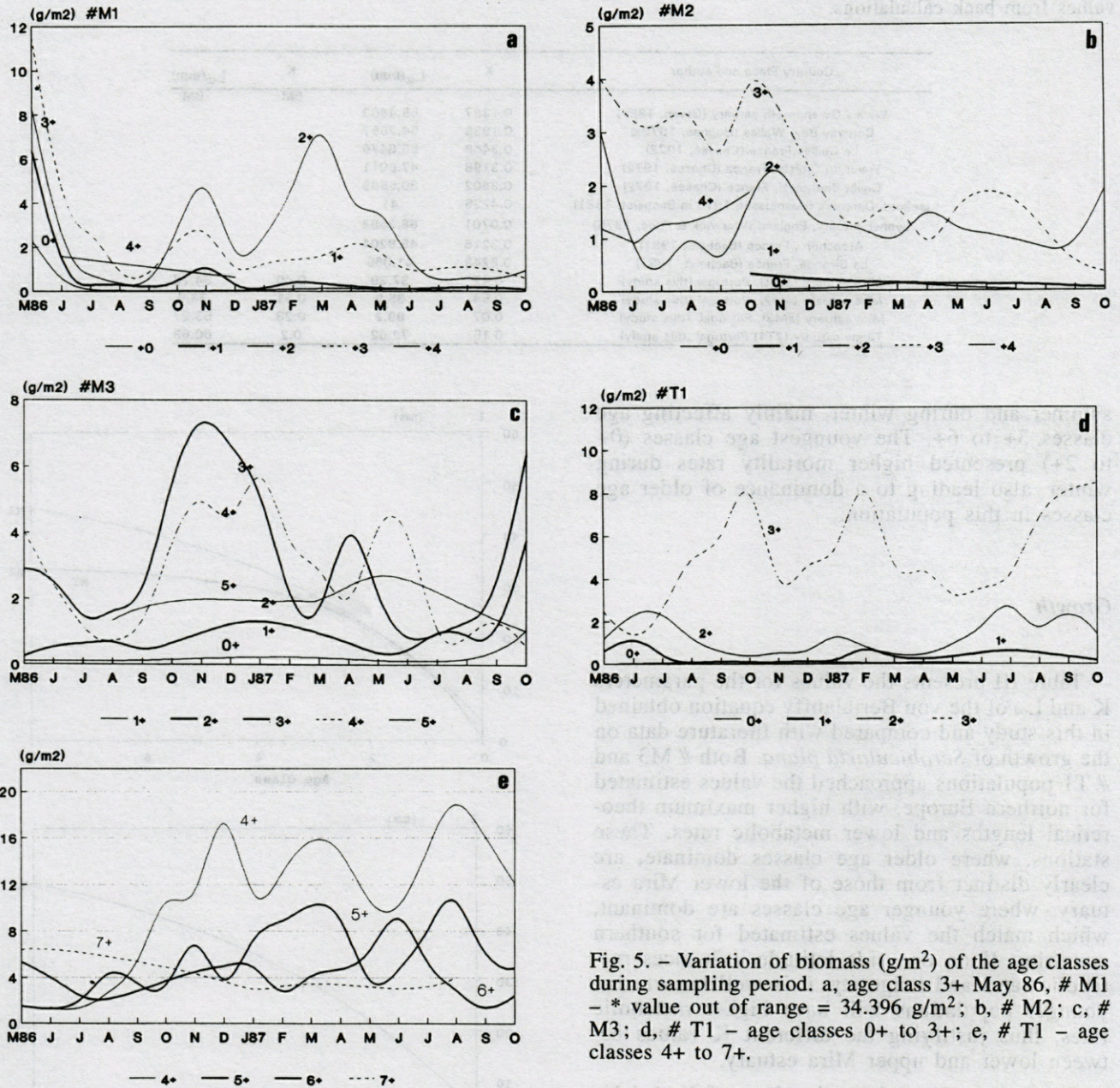


Fig. 5. - Variation of biomass (g/m²) of the age classes during sampling period. a, age class 3+ May 86, # M1 - * value out of range = 34.396 g/m²; b, # M2; c, # M3; d, # T1 - age classes 0+ to 3+; e, # T1 - age classes 4+ to 7+.

Biomass

Biomass (Table I) at # M1 decreased from 51.28 g/m² to 0.85 g/m² during May to September 1986 as a consequence of mass mortality, then recovered in early autumn to 10.87 g/m², partly as a consequence of a secondary spat fall. During winter the biomass decreased, and again recovered in spring 1987 with the new spat settlement, although at a much lower level than in spring 1986. The variation of biomass within age classes (Fig. 5) indicates that age classes 2+ had maximum values in spring and early autumn, while the minimum values occurred during summer and winter, as a result of lower condition factor linked

with gametic emission (Guerreiro 1991) and a normal decrease in food availability during winter.

The results of # M2 and # M3 were similar, with higher values during spring, and a large decrease in winter and summer. Also, age classes 2+ and 3+ presented large variations. All three sampling sites showed a strong decrease in average biomass from the beginning to the end of the present work. Mean values are 6.62 g/m² in # M1 (or 3.7 g/m² excluding May 86), 3.91 g/m² in # M2, and 7.26 g/m² in # M3.

In the Tagus estuary maximum biomass values were recorded in April/May, when gonad development was maximum (Paes da Franca 1956; Guerreiro 1991) followed by a sharp decrease in older

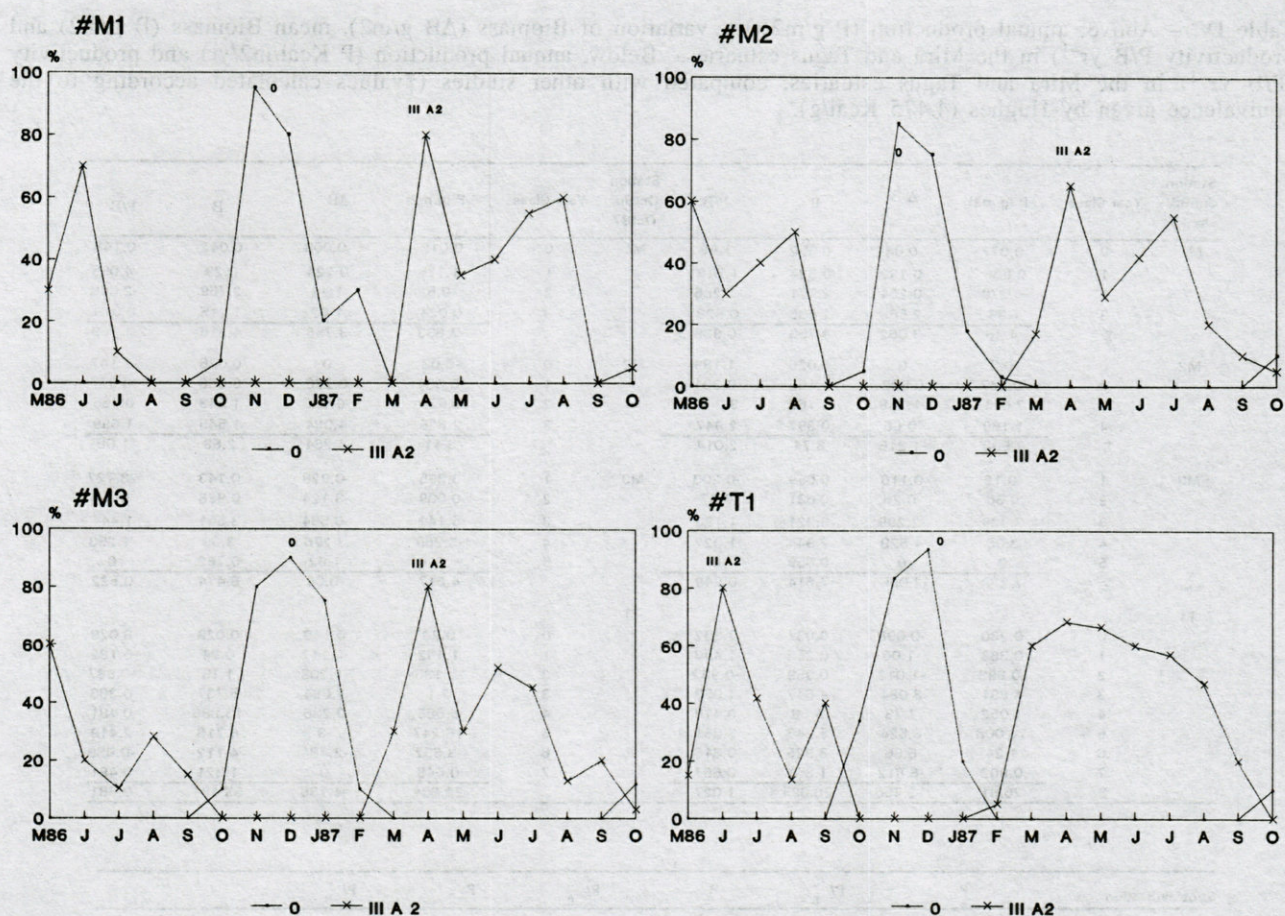


Fig. 6. - Frequencies of individuals at the stages of gamete release (III A2) and sexual inactivity (0) during the sampling period in the Mira and Tagus estuaries (Guerreiro 1991).

age classes, attributed to gametes release (Fig. 6). A similar pattern of variation, also affecting older age classes from 3+ to 6+, occurred at the end of summer/early autumn, which was attributed to a secondary gametic emission, followed by recruitment, although unsuccessful, as earlier stated. The lowest mean values of biomass were recorded from November to January/February as in the Mira estuary. Biomass at # T1 was higher than in the Mira estuary, even to # M3 where densities approach those of the Tagus estuary, showing a mean value for this eighteen months period of 28.42 g/m².

Production

The results obtained (Table IV) show a decrease of production, biomass, standing crop and productivity (P/\bar{B}) in all stations considered, during the study period. This decrease is particularly outstanding in station # M1, where production and productivity values are negative, as a consequence of mass mortality mainly of age classes 0+ and 2+. The highest values of annual production and productivity were recorded at # M2, mainly as a

consequence of the production of age class 3+, which is clearly dominant in this station. This increase can be attributed to sexual maturity and gonad development, once this species according to several authors, will be sexually mature between age class 2+ and 3+ (Paes da Franca 1956; Lucas 1965; Guerreiro 1991). Actually, age class 3+ shows the highest values of production and productivity in all the stations of the Mira estuary, and is also the main contributor to the final result in station # M3.

Mean production in the Mira estuary was evaluated considering two zones in the estuary: the first one (7.5 km long) corresponds to the upper limit of marine influence (in fact # M1 and # M2; Andrade 1986); the second one (12.5 km long) is characterised by the dominance of mud (represented by # M3). The average value of production (according to an estimated average caloric value of 4.859 Kcal/g or 5.508 Kcal/g ash-free (Guerreiro 1991)) will be: $P = 31.979 \text{ Kcal/m}^2/\text{year} - \text{June}/86 - \text{June}/87$; $P + 16.207 \text{ Kcal/m}^2/\text{year} - \text{Oct.}/86 - \text{Oct.}/87$. The weighted average value for annual production of *S. plana* in Mira estuary was $P = 23.116 \text{ Kcal/m}^2/\text{year}$.

Table IV. - Above, annual production (P g/m²/yr.), variation of Biomass (ΔB g/m²), mean Biomass (\bar{B} g/m²) and productivity (P/ \bar{B} yr⁻¹) in the Mira and Tagus estuaries. Below, annual production (P Kcal/m²/yr) and productivity (P/ \bar{B} yr⁻¹) in the Mira and Tagus estuaries, compared with other studies (*values calculated according to the equivalence given by Hughes (4.475 Kcal/g).

Station Jun86/ Jun87	Year Class	P (g/m ²)	ΔB	\bar{B}	P/ \bar{B}	Station Oct86/ Oct87	Year Class	P (g/m ²)	ΔB	\bar{B}	P/ \bar{B}
M1	0	-0.077	-0.04	0.052	-1.48	M1	0	0.018	-0.008	0.042	0.148
	1	0.566	-0.192	0.324	1.746		1	-1.175	0.224	0.29	-4.055
	2	-6.279	-0.264	2.771	-2.266		2	-6.5	1.72	2.769	-2.348
	3	1.33	-2.566	1.606	0.828		3	0.024	1.82	1.215	0.019
	Σ	-4.46	-3.062	4.753	-0.938			-7.633	3.756	4.316	-1.769
M2	0	-0.3	0	0.026	-1.189	M2	0	-0.03	0	0.026	-1.147
	2	-0.347	0.592	1.155	-0.301		1	-0.064	0.276	0.066	-0.977
	3	7.011	-1.148	2.162	3.244		2	0.579	-0.096	1.243	0.465
	4	1.169	-0.66	0.397	2.947		3	2.625	4.084	1.545	1.699
	Σ	7.533	-1.216	3.74	2.014			3.11	4.264	2.88	1.08
M3	1	-0.12	0.116	0.059	-0.203	M3	1	3.395	-0.928	0.143	23.727
	2	0.36	-0.26	0.631	0.57		2	0.009	-3.124	0.928	0.01
	3	3.929	-2.289	3.321	1.183		3	5.142	-0.584	3.561	1.444
	4	3.06	4.528	2.944	1.022		4	-3.869	3.276	3.08	-1.253
	5	0	0	0.659	0		5	0	1.32	0.762	0
	Σ	7.229	2.095	7.614	0.949			4.617	-0.04	8.474	0.522
T1	0	0.230	-0.008	0.031	7.392	T1	0	0.23	0.148	0.029	8.028
	1	0.383	-1.06	0.256	1.496		1	1.482	-0.112	0.24	6.182
	2	-0.893	-1.012	0.959	-0.932		2	-1.136	-1.208	1.15	-0.987
	3	4.891	3.084	4.647	1.053		3	2.1	1.684	5.737	0.366
	4	4.052	7.78	9.68	0.419		4	6.685	0.236	13.886	0.481
	5	16.006	3.524	5.246	3.051		5	16.247	-3	6.716	2.419
	6	1.24	6.96	3.925	0.316		6	-3.652	-2.484	4.112	-0.888
	7	0.902	-6.812	1.351	0.667		7	0.648	0	1.321	0.491
Σ	26.81	12.456	26.095	1.027		22.604	-4.736	33.191	0.681		

Species/Station	P	P/ \bar{B}	P	P/ \bar{B}	P	P/ \bar{B}	Author
	Jun86/87		Oct.86/87		Avg.	Avg.	
<i>Scrobicularia plana</i>							
M1	-24.566	-0.938	-42.043	-1.769	-33.296	-1.354	This study
M2	41.492	2.014	17.130	1.080	29.917	1.547	"
M3	39.817	0.949	25.761	0.522	31.385	0.736	"
Mira estuary Avg.	31.979	0.846	16.207	0.305	23.116	0.576	"
T1	147.675	1.027	124.503	0.681	136.089	0.854	"
Conway Bay (1)					17.497	0.900	Hughes (1970)
Conway Bay (2)					124.002	0.610	"
Lynher Estuary*					2.644		Warwick & Price (1975)
Étang du Prévost #X*					446.423		Mayère (1979)
Étang du Prévost #16*					36.022		"
Étang du Prévost #7*					25.557		"
Gironde Estuary (1)					138.857	0.760	Bachelet (1982)
Gironde Estuary (2)					3.415	5.690	"
Gironde Estuary (3)					8.592	0.970	"

In the Tagus estuary production also decreased from June 1986 to October 1987, from 147.675 Kcal/m²/year to 124.503 Kcal/m²/year, mainly as a consequence of negative production of classes 2+ and 6+, and a 50% decrease of production of age class 3+. Productivity decreased almost 35% from the first to the second period studied.

DISCUSSION

Mortality and Recruitment

The high mortality rates following spat settlement are not unusual. In another population of *S.*

plana Hughes (1970) found a mortality rate of 50% in the age class 0+ that he attributed to unfavourable environmental conditions, bird predation and human activity. Bachelet (1982) found an identical situation in the lower Gironde estuary, where spat is totally lost after the summer, resulting in a population decline. In fact, this late biotope is quite similar to # M1, a muddy area with a fraction of medium and highly unstable, making it a difficult habitat for survival, mainly for larger individuals. Essink *et al.* (1991) stated that the pattern of recruitment is different in south Europe, with two or three cohorts recruiting each year. However, successful recruitment does not seem to be a regular annual phenomenon, leading

to a geographical dichotomy along the bays and estuaries of the Atlantic Ocean, as the present results seem to confirm.

The poor recruitment in the Mira and Tagus estuaries, or its total lack as in # M2 and # M3, can be linked with the "dominant-age-class" phenomenon, as stated by Odum (1971). Actually, if one or more very successful spawning events take place, recruitment in subsequent years may be suppressed, due to intraspecific competition for food and space. Thus, a population may be numerically dominated by one or a few large older classes as for example, reported by Barnes (1973) in a *Cerastoderma edule* population, of Johannesen (1973) in *Venerupis pullastra*. As *S. plana* has a considerable potential for longevity (up to 18 years, Green 1957), it may be sufficient to have a successful recruitment once in several years, which may well be the present situation. The only prerequisite is that either older individuals produce large amounts of larvae, or that larvae have a very high survival rate (Essink *et al.* 1991).

The "dominant age-class" phenomenon, where a population following a year of a very successful recruitment will be dominated by that year class in the following years, with unsuccessful recruitment, is a relative well-known process among tellinids. Barnett & Watson (1986), studying a population of *Tellina tenuis*, referred a situation where an exceptionally successful settlement in 1975 and 1976, probably correlated with unusual higher temperatures and phytoplankton availability, led to a situation where in 1979 the population was still dominated by the 1976 year group.

Intense human exploitation, bird predation, together with microbiological contamination (Andrade 1986, Andrade *et al.* 1991) can be some of the factors causing mortality. The extremely high temperatures recorded in interstitial water in August (32 °C) could be one of the causes of mass mortality, as lower temperatures in winter are known to cause large mortality affecting this species (Beukeman & Essink 1986; Desprez *et al.* 1986; Dorjes *et al.* 1986; Craeymeersch *et al.* 1988 in Essink *et al.* 1991). Desprez *et al.* (1991) recorded that another tellinid, *Macoma balthica*, showed a catastrophic population mortality during summer in the Gironde estuary, in a quite similar situation to Mira estuary.

Growth

The values of constant K estimated by several authors for *Scrobicularia plana* (Table III) are quite different. In fact while British authors never recorded values higher than $K = 0.2$ (Green 1957; Hughes 1970; Warwick & Price 1975), French authors estimated K between 0.3 and 0.6 (Chassé

1972; Bachelet 1981; Guelorget & Mayère 1983). In the present work locations # M1 and # M2 present values similar to those estimated in France, but # M3 has a value identical to the Lynher estuary in England ($K = 0.07$). Similarly, maximum theoretical length (L_{∞}) in # M1 and # M2 approaches those estimated by Chassé (1972) at Collet Bourgneuf ($L_{\infty} = 30.5$ mm) and Traict du Croisic ($L_{\infty} = 47.0$ mm), Rasmussen in Denmark ($L_{\infty} = 41$ mm) or Bachelet in La Gironde estuary ($L_{\infty} = 41.06$). Again # M3 has similar values to those estimated by Green (1957: $L_{\infty} = 55.48$ mm) and Warwick & Price (1975: $L_{\infty} = 88.8$ mm).

According to Newell (1964) it is generally accepted that growth rate of a given mollusc species, will be higher at lower latitudes, while maximum theoretical length will be found at higher latitudes. However, in the present work, values of # M1 and # M2 are similar to those in south Europe, and clearly reflect the area of the estuary under the influence of tidal excursion. Otherwise, growth parameters found at # M3 and # T1 equal the estimated parameters for northern Europe. So, besides latitude, micro-environmental issues as sediment type and stability, salinity, tidal flux, food content of sediment particles, and density of predators, could also be determinant, as well as other factors such as age structure (which can assume a determinant influence as presented in this work) and density.

Biomass

In the Mira estuary it must be pointed out that human exploitation (although no precise data are available), seems to be a major factor affecting biomass during summer and possibly, one of main causes for the decrease in the standing crop. Biomass increases towards the upper estuary, and follows a direct relationship with density and clay distribution. Besides human exploitation, gonad release is the main event affecting biomass. Actually the analysis of Fig. 6 showed that gamete release occurs mainly after April in all stations considered, and a secondary reproductive period occurs in late summer/beginning of autumn. Nevertheless, these events only affect mature individuals, those from age classes 2+ or 3+ (Lucas 1965; Guerreiro 1991). The decrease in average biomass after gametic emission is an outstanding factor: Hughes (1970), estimated that gametic production could represent values between 24 and 52% of total production.

In what concerns the station # M1, the abrupt decrease of the biomass, must be considered as a consequence of the massive mortality of age class 0+, following recruitment. This phenomenon overcomes the importance of gonad release.

Mean biomass is similar to some of the values indicated by Hughes (1970), Warwick & Price (1975) or Bachelet (1982). Nevertheless, as pointed out by several authors, differences between populations of the same species, besides geographic factors, reflect mainly different age structures, which seems to be the case in the Mira estuary.

Production

The computation for production in bivalve populations is sometimes complicated by "atypical" data, as in the present work, where mass mortality and poor recruitment coexist with sharp declines in biomass and different growth rates. Taking these biological data into account, and considering that Allen's model is based on instantaneous mortality and growth rates (which allows a "resistance" to a situation where mortality and recruitment coexist, as in late spring), it is probable that the Allen's model allows a good estimate of production in the Mira and Tagus estuaries, although the poor or inadequate sampling of some age classes can have lead to an overestimation.

Negative production in # M1 was of great ecological meaning. Both Bachelet (1982) and Evans (1977), studying *S. plana* and *Cerastoderma edule* populations, respectively presented situations where a large decrease in stocks occurred, that could lead to total elimination. This was precisely the situation at # M1, where the population collapsed in winter of 1988. Nevertheless, # M2 at the end of tidal excursion in clearly the area with higher values of production and productivity, probably as a consequence of particular microenvironmental factors infavouring food abundance, such as the seagrass beds which allows food deposition at that location. In what concerns # M3 and # T1, although the values of production are much higher at the Tagus estuary, productivity is similar reflecting probably a similar population structure.

Comparing these data with similar studies (Table IV), it can be seen that results seem to greatly depend on the age structure and density. Nevertheless, the results of the tagus estuary are quite similar to those obtained by Hughes (1970) for comparable densities, age structure and substrate. Otherwise, similarity between results obtained both for Mira estuary (# M3) and Étang du Pré-vost (# 7; # 16) besides substrate, don't match age structure nor densities. The present results may not constitute an average pattern because of the relative short time of sampling, non distinction of cohorts within year classes, and poor or unsuccessful recruitment, they can however be a contribution to indicate a situation of dichotomy between northern and southern conditions for this

species in Europe, as Bachelet (1982) and Essink *et al.* (1991) suggested. They also show that, at least in south Europe, the "regular" pattern of population dynamics of *Scrobicularia plana* can possibly be dominated by periods of highly successful recruitment, high production and productivity, followed by large periods of unsuccessful recruitment, decreasing standing crop and low or negative production, at least in some age classes.

ACKNOWLEDGMENTS - To Professor Costlow for the helpful discussions and critically reading of the manuscript and Dr. P. Pereira for the precious help in statistic analysis. To the JNICT for providing financial support and at last, but not the least, to Prof. L. Saldanha.

LITERATURE CITED

- Allen KR 1950. The computation of production in fish populations. *N.Z. Sci. Rev.* 8 : 89.
- Andrade F 1986. O estuário do Mira : caracterização geral e análise quantitativa da estrutura dos macro-povoamentos bentônicos. Dissert. candid. gr. Dr Fac. Ciê. Univ. Lisboa, 363 p.
- Andrade F, Reis M, Duarte P 1992. The dynamics of the tide excursion in the Mira Estuary (Vila Nova de Milfontes, Portugal. A Langragian approach. In Elliott M & Ducrotoy JP, (Ed.) Estuaries and Coasts : Spatial and Temporal intercomparisons, Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark : 49-55.
- Bachelet G 1981. Application de l'équation de von Bertalanffy à la croissance du Bivalve *Scrobicularia plana*. *Cah. Biol. Mar.* 22 : 291-311.
- Bachelet G 1982. Quelques problèmes liés à l'estimation de la production secondaire. Cas des bivalves *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*. *Oceanologica Acta*, 5 : 421-431.
- Barnes RSK 1973. The intertidal Lamellibranchs of Southampton water, with particular reference to *Cerastoderma edule* and *C. glaucum*. *Proc. Malacol. Soc. London* 40 : 413-433.
- Barnett PRO, Watson 1986. Long-term changes in some benthic species in the Firth of Clyde. *Proc. R. Soc. Edinb.* 90B : 287-302.
- Bettencourt A 1979. Regio de saneamento básico de Lisboa. II - 4 meios receptores. II - Estudos base de engenharia. Estuário do Tejo. Drena & Hidroprojecto, doc. preliminar, policop. 135 p.
- Bertalanffy L Von 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws, II). *Hum. Biol.* 10 : 181-213.
- Beukema JJ, Essink K 1986. Common patterns in the fluctuations of macrozoobenthic species living at different places on tidal flats in the Wadden Sea. *Hydrobiologia* 142 : 199-207.
- Calvario J 1982. Estudo Ambiental do Estuário do Tejo. Provoamentos bentônicos intertidais (substratos móveis). Comissão Nacional do Ambiente/Tejo 19(18).
- Chassé C 1972. Economie sédimentaire et biologique (production) des estrans meubles des côtes de Bretagne. Thèse Doct. Etat, Univ. Paris VI, 293 p.
- Desprez M, Ducrotoy JP, Sylvand B 1986. Fluctuations naturelles et évolution artificielle des biocénoses ma-

- crozoobenthiques intertidales de trois estuaires des côtes françaises de la Manche. *Hydrobiologia* 142 : 249-270.
- Desprez M, Bachelet G, Beukema JJ, Ducrottoy J, Essink K, Marchand J, Michaelis H, Robineau B, Wilson J 1991. Dynamique des populations de *Macoma balthica* (L.) dans les estuaires du Nord-Ouest de l'Europe : Première synthèse. In Elliott & Ducrottoy (Ed.) : Estuaries and Coasts. Spatial and temporal intercomparisons : Olsen & Olsen, Frensborg, Denmark : 159-166.
- Dörjes J, Michaelis H, Rhode B 1986. Long-term studies of macrozoobenthos in intertidal and shallow subtidal habitats near the island of Norderney (East Frisian Coast Germany). *Hydrobiologia* 142 : 217-232.
- Essink K, Beukema J, Coosen J, Craymeersech J, Ducrottoy J, Michaelis H, Robineau B 1991. Population dynamics of the bivalve mollusc *Scrobicularia plana*; comparisons in time and space. In Elliott & Ducrottoy (Ed.) : Estuaries and Coasts. Spatial and temporal intercomparisons, Olsen & Olsen, Frensborg, Denmark : 167-172.
- Evans PR 1977. Growth, production and biomass release of a non stable population of *Cardium edule* L. (Bivalvia). *Zoon* 5 : 133-141.
- Green J 1957. The growth of *Scrobicularia plana* (Da Costa) in the Gwendraeth estuary. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 36 : 41-47.
- Guelorget O, Mayère C 1983. Croissance, biomasse et production de *Scrobicularia plana* dans une lagune méditerranéenne : l'Étang du Prévost Palavas (Hérault, France). *Vie Mar.* 5 : 13-22.
- Guerreiro J 1987. Bioecologia de duas populações de *Scrobicularia plana* no estuário do Tejo. Actas do I Congresso do Tejo. 2 : 241-253.
- Guerreiro J 1991. Ecologia, dinâmica e produção de *Scrobicularia plana* (Da Costa 1778) (Mollusca Bivalvia) nos estuários dos rios Mira e Tejo. Dissert. gr. Fac. Cie. Univ. Lisboa 294 p.
- Hancock DA 1965. Graphical estimation of growth parameters. *J. Cons. perm. int. Expl. Mer.* 29 : 340-351.
- Hughes RN 1970. Population dynamics of the bivalve *Scrobicularia plana* (Da Costa) on an intertidal mud-flat in North Wales. *J. Anim. Ecol.* 39 : 333-356.
- Johannensen OH 1973. Population structure and individual growth of *Venerupis pullastra* (Montagu) (Lamellibranchia). *Sarsia* 52 : 97-116.
- Lucas A 1965. Recherches sur la sexualité des mollusques bivalves. Thèse Doc. ès Sci. Univ. Rennes, 296 p.
- Mayère C 1979. Dynamique des populations de Mollusques dans un écosystème lagunaire : l'étang du Prévost (Hérault). Mém. Ing. Sci. et Tech. de l'Eau, Univ. Montpellier 83 p.
- Newell GE 1964. Physiological aspects of the ecology of intertidal molluscs. In Wilbur & Yong, (eds), *Physiology of Mollusca*, Academic Press, New York : 59-81.
- Odum EP 1971. *Fundamentals of ecology*. 3rd Ed. W.B. Saunders Company, Philadelphia 574 p.
- Paes da Franca ML 1956. Variação sazonal das gonadas de *Scrobicularia plana* da Costa. *Arq. Mus. Bocage* 27 : 107-124.
- Phillipson J 1966. *Ecological energetics*, Edward Arnold, London 57 p.
- Rasmussen E 1973. Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). *Ophelia* 11 : 1-507.
- Ré P 1990. Tidal transport and retention of anchovy eggs and larvae within Mira estuary (Portugal). *Portug. Zool.* 1 (2) : 7-13.
- Tomlinson P, Abramson NJ 1961. Fitting a von Bertalanffy growth curve by least squares. *Calif. Dept. Fish Game, Fish Bull.* 116 : 69 p.
- Warwick RM, Price R 1975. Macrofauna production in an estuarine mud-flat. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 55 : 1-18.

Reçu le 28 octobre 1994; received October 28, 1994
Accepté le 16 janvier 1996; accepted January 16, 1996

RÉPARTITION DE *THEODOXUS JORDANI* (MOLLUSCA GASTROPODA) AU LIBAN. ESSAI DE BIOGÉOGRAPHIE*

Distribution of Theodoxus jordani (Mollusca Gastropoda) in Lebanon. Biogeographic aspects

N.J. ALOUF

Faculté des Sciences, section IV, Zahlé, Université Libanaise, Liban
Adresse de correspondance : Quartier Barbara, Zahlé, Liban

LIBAN
LITANI
PROTO ORONTE
'ASSI
THEODOXUS
BIOGÉOGRAPHIE

RÉSUMÉ. – L'opercule de différentes populations de *Theodoxus jordani* (Mollusque Gastéropode), colonisant des cours d'eau du Liban, est étudié. Vingt à trente individus par station sont examinés. La forme des apophyses et de la columelle montre la présence de variantes dont le statut taxonomique n'a pas été discuté. A la lumière de la distribution de ces variantes, nous estimons que le centre de dispersion de cette espèce est la vallée de la Biqa'. L'histoire du Proto Oronte et des mouvements tectoniques de la Plaque Afro-arabe expliquent la biogéographie actuelle de l'espèce.

LEBANON
LITANI
PROTO ORONTE
'ASSI RIVER
THEODOXUS
BIOGEOGRAPHY

ABSTRACT. – The operculum of different populations of the mollusc *Theodoxus jordani* (Gastropoda) which colonizes Lebanon rivers is studied. Twenty to thirty exemplars from each station are examined. The apophysis and columella shape exhibits variations, the taxonomic status of which was not discussed. Based on these variant distribution, the dispersion center of this species seems to be the Biqa' valley. The Proto Oronte history and the tectonic rift of the Afro-Arabian plate explain the present biogeography of this species.

INTRODUCTION

Le Mollusque Gastéropode *Theodoxus jordani* Sowerby est une espèce levantine dulçaquicole strictement inféodée au milieu aquatique. Elle colonise le Jourdain, l'Oronte (Dagan 1971 ; Schütt 1983a, 1983b ; Roth 1984) et certains cours d'eau libanais (Moubayed 1986). Nous l'avons récolté, au Liban, dans des affluents du haut Litani, du haut 'Assi et dans le réseau côtier Rash'ine du nord. L'examen de l'opercule révèle des variations que nous nous proposons d'analyser en fonction des données paléogéographiques.

STATIONS

1 – Ras al 'ayn ou Elaïn, Baalbek

Exsurgence perchée sur le seuil de Baalbek, à la limite des bassins du Litani et de l' 'Assi, à 1 160 m.

2 – Bassin du Litani – Hushba ou Hoshbaï : Exsurgence du versant est du Liban. Altitude 1 000 m.

— Yahfufah, Jahfufah ou Yahfoufah : Cours d'eau d'altitude, 1 250-1 050 m, versant ouest de l'Anti Liban. Ces 3 stations sont désignées comme « sources du Litani ».

— 'Anjar : Exsurgence semi-rhéocrène du versant ouest de l'Anti Liban. Son émissaire donne naissance, avec celui de l'exsurgence Shamsine, au cours d'eau Ghozayil, altitude 900 m.

— Shtaura : Exsurgence moyenne du versant est du Liban, débit oscillant autour 0,5 m³/s. Altitude 980 m.

— Ta'nayel : Petite source limnocrène au centre de la plaine de la Biqa'. Altitude 882 m.

— 'Ammiq ou Ammik : Grande exsurgence limnocrène à 865 m d'altitude où Hage, sub *T. anatolicus*, (1979) et Moubayed, sub *T. jordani*, (1986) ont récolté ces Mollusques. Suite aux travaux de drainage, l'espèce semble avoir disparu de la localité. Les stations 'Anjar, Shtaura, Ta'nayel et 'Ammiq sont désignées comme « Litani ».

3 – Bassin du 'Assi (L'Oronte)

— La grande exsurgence de 'Ayn al Zarqa et le cours d'eau qui en prend naissance sont prospectés, le débit est de 13 m³/s. Altitude entre 600 et 550 m.

* Travail partiellement subventionné par le CNRS Liban.

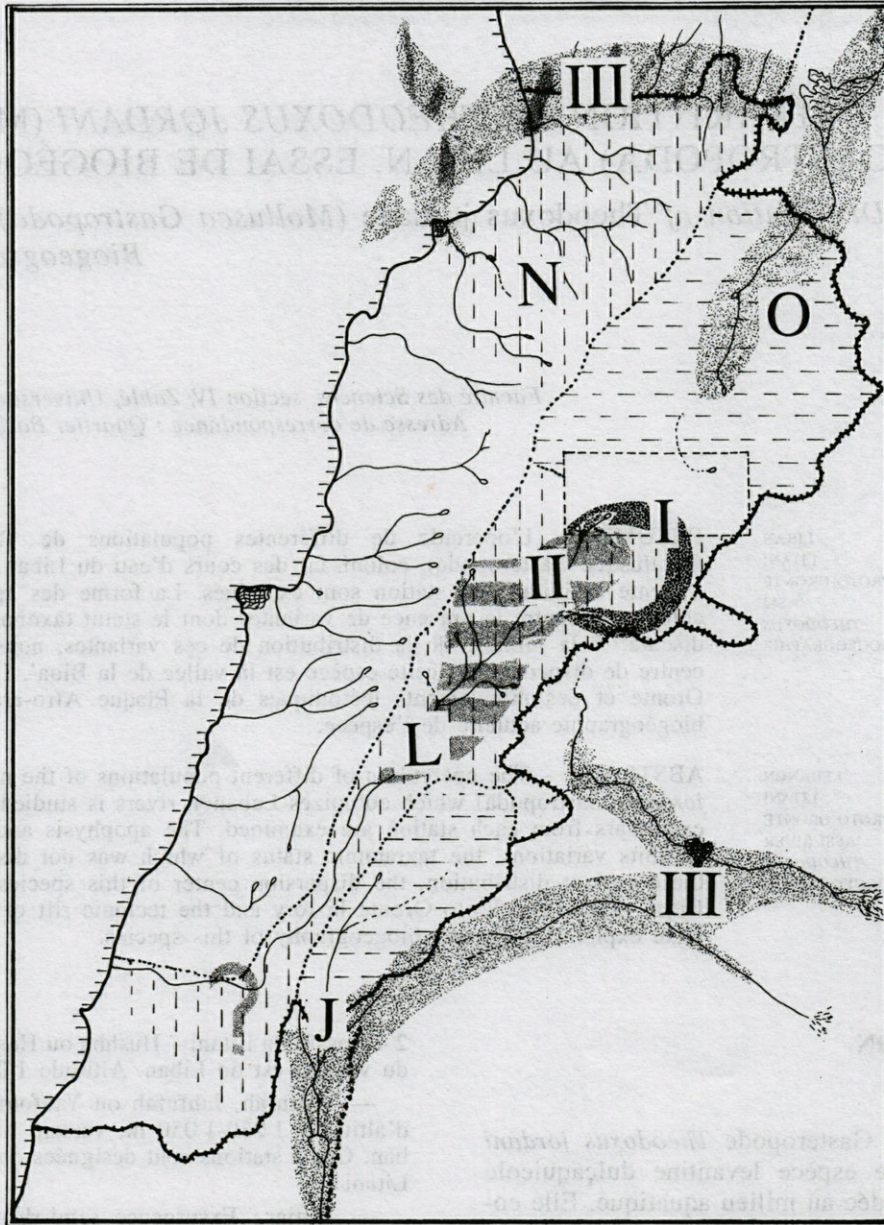


Fig. 1. — Le Liban et les régions limitrophes. N, réseaux du Nord du Liban; O, bassin du 'Assi (Oronte); L, bassin du Litani; J, bassin du Jourdain. I, localités «Sources du Litani» forme I; II, Litani, forme II; III, localités des formes III. Le rectangle est agrandi dans la figure 3.

Lebanon and limitrophe regions. N, River system in northern Lebanon; O, 'Assi (Oronte) drainage basin; L, Litani drainage basin; J, Jordan drainage basin; I, Litani river springs, «forme I»; II, Litani river, «forme II»; III, «formes III» localities; the rectangular place is enlarged in fig. 3.

— Un canal d'irrigation tributaire de l'exsurgence Labouah (ou Laboueh) au niveau du village Nabi 'Othman.

4 — Bassin Abou Ali

L'exsurgence Rash'ine est située à 8 km à l'est de Tripoli à 170 m d'altitude. C'est une source semi-rhéocrène fraîche, 14 °C, alimentée par la fonte des neiges. Les Mollusques sont récoltés dans les canaux d'irrigation (Fig. 1).

5 — Chypre

La source Loutra tis Afrothitis (Aphrodites's Bath). M. Sket a eu l'amabilité de mettre à notre disposition des spécimens, libellés *T. anaticus*, récoltés dans la région.

6 — Autres

Le Senckenberg Museum Francfort possède des collections à coquille noire libellées *T. macrii* provenant de «Beirut», «Nahr el Kalb» ou simplement «Liba-

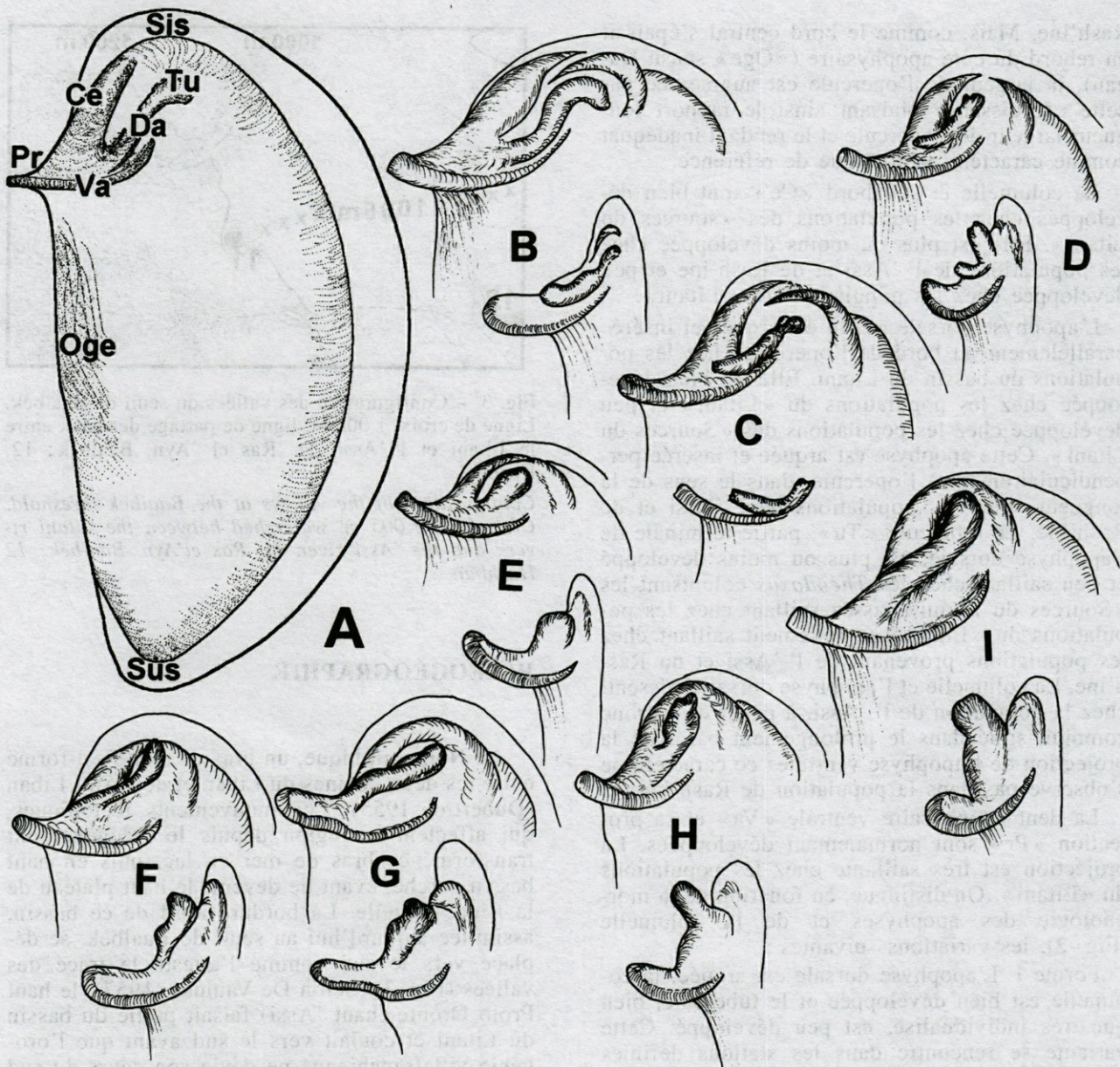


Fig. 2. — Nomenclature des différentes parties de l'opercule (A). Détails des apophyses de face (en haut) et de profil. B, Hushbaï; C et D, Yahfufah; E, Shtaura; F et G, 'Anjar; H, 'Assi; I, Rash'ine.

Nomenclature of the different parts of the operculum (A); front and profile views of the apophysis details (above); B, Hushbaï; C and D, Yahfufah; E, Shtaura; F and G, Anjar; H, 'Assi; I, Rash'ine.

non». Le British Museum of Natural History (Londres) possède une collection de « Tripoli, Lebanon, Trechman Acc. N° 2176, ex Tristam » dont la coquille est « totally black, very rarely with few little yellowish spots. » (Roth in litt.).

DESCRIPTION DU MATÉRIEL

Toutes les populations montrent une coquille noire exceptées celles de 'Anjar et de 'Ammiq

(Hage) où on rencontre des individus à coquille striée en noir et blanc. L'opercule présente des variations significatives. Pour désigner les différentes parties de cet organe, nous avons adopté la nomenclature de Dagan (Fig. 2). Vingt à 30 individus par station sont examinés.

L'opercule s'allonge avec l'âge : le rapport de la longueur à la largeur augmente avec la taille de l'animal, il oscille autour de 1,75 pour les petits individus à 1,84, chez les grands individus récoltés à Shtaura et Hushba, il varie de 1,84 à 1,91 chez les individus récoltés à l' 'Assi et à

Rash'ine. Mais, comme le bord central s'épaissit en rebord du côté apophysaire («Oge» sensu Dagan), la largeur de l'opercule est augmentée par cette excroissance biaisant ainsi le rapport longueur/largeur de l'opercule et le rendant inadéquat comme caractère anatomique de référence.

La columelle et son bord «Ce» sont bien développés chez les populations des «sources du Litani». Elle est plus ou moins développée chez les populations de l'Assi et de Rash'ine et peu développée chez les populations du «Litani».

L'apophyse dorsale «Da» est arquée et insérée parallèlement au bord de l'opercule chez les populations du bassin du Litani. Elle est bien développée chez les populations du «Litani» et peu développée chez les populations des «Sources du Litani». Cette apophyse est arquée et insérée perpendiculairement à l'opercule, dans le sens de la longueur, chez les populations de l'Assi et de Rash'ine. Le tubercule «Tu», partie terminale de l'apophyse dorsale, est plus ou moins développé et peu saillant chez les *Theodoxus* colonisant les «Sources du Litani», assez saillant chez les populations du «Litani» et nettement saillant chez les populations provenant de l'Assi et du Rash'ine. La columelle et l'apophyse dorsale naissent, chez la population de l'Assi, à partir d'un tronc commun situé dans le prolongement basal de la projection de l'apophyse ventrale; ce caractère ne s'observe pas dans la population de Rash'ine.

La dent apophysaire ventrale «Va» et sa projection «Pr» sont normalement développées. La projection est très saillante chez les populations du «Litani». On distingue, en fonction de la morphologie des apophyses et de la columelle (Fig. 2), les variations suivantes :

Forme I. L'apophyse dorsale est arquée, la columelle est bien développée et le tubercule, bien que très individualisé, est peu développé. Cette variante se rencontre dans les stations définies comme «Sources du Litani» au-delà de 1 000 m d'altitude.

Forme II. La projection de l'apophyse ventrale est très prononcée. L'apophyse dorsale est orientée dans le sens de la largeur de l'opercule, le tubercule est normalement développé. Cette variante colonise les stations incluses dans ce qui est défini comme «Litani».

Forme III. L'apophyse dorsale est orientée dans le sens de la longueur de l'opercule, le tubercule est saillant, très proéminent et orienté vers le bord siphonal.

IIIa – La columelle et l'apophyse dorsale ne se développent pas à partir du même point. C'est la population de Rash'ine.

IIIb – La columelle et l'apophyse dorsale se développent à partir d'un tronc commun. Cette variante colonise l'Assi. Les populations étudiées par Dagan et Roth s'apparentent d'après l'illustration à cette forme.

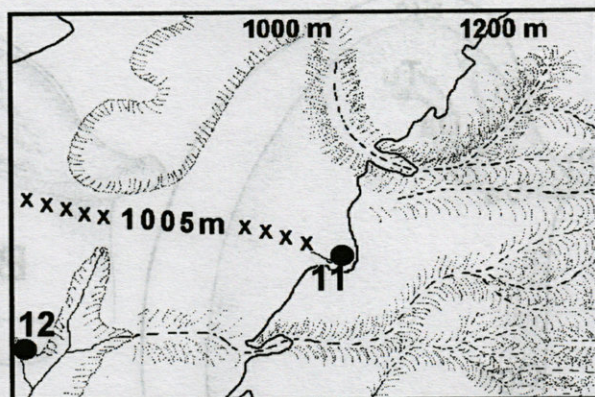


Fig. 3. – Configuration des vallées du seuil de Baalbek. Ligne de croix, 1 005 m, ligne de partage des eaux entre le Litani et l'Assi. 11, Ras el 'Ayn, Baalbek; 12, Hushbaï.

Configuration of the valleys at the Baalbek threshold. Cross-line, 1,005 m, watershed between the Litani river; and the 'Assi river. 11, Ras el 'Ayn, Baalbek; 12 Hushbaï.

PALÉOGÉOGRAPHIE

Au Nummulithique, un bras de mer s'est formé entre les deux chaînes du Liban et de l'Anti Liban (Dubertret 1955). Les mouvements tectoniques, qui affectent la région depuis le Néogène, ont transformé ce bras de mer en lac, puis en haut bassin perché, avant de devenir le haut plateau de la Biqa' actuelle. La bordure nord de ce bassin, assimilée aujourd'hui au seuil de Baalbek, se déplace vers le sud comme l'atteste le tracé des vallées (Fig. 3). Selon De Vaumas (1957), le haut Proto Oronte (haut 'Assi) faisait partie du bassin du Litani et coulait vers le sud avant que l'orogénie villafranchienne ne dévie son cours du sud vers le nord, pour être capté par le Nahr al Kabir al Janubi qui allait directement à la Méditerranée (Fig. 4 A). Les mouvements tectoniques et, surtout, le volcanisme donnent lieu à un surélévement dans le prolongement de la chaîne du Liban, déviant le cours du haut Proto Oronte sur le moyen Proto Oronte qui se déversait dans l'Euphrate. Ce dernier fleuve drainait, outre le moyen Proto Oronte, la Damascène, le Jourdain et tous les réseaux du nord de la Plaque arabe et constituait la voie de colonisation par la faune aquatique primaire (Kinzelbach 1987). Les mouvements tectoniques, continuant leur action, surélèvent le nord de la plaque arabe et devient à nouveau, le cours du Proto Oronte qui sera capté par le bas Proto Oronte pour former l'Assi actuel. La connection entre ces différentes eaux, de la Biqa' jusqu'au Jourdain en passant par l'Assi et la Damascène, attesté par la présence de *T. jordani* ici et là, n'a pu se produire qu'à travers cette voie

de communication euphratienne, surtout que, comme l'affirme Dubertret (1952), « aucun indice n'indique qu'au Miocène ou au Quaternaire le Litani ait suivi un cours différent du cours actuel ». L'hypothèse de Horowitz (1979), reprise par Krupp (1987) et Por (1989) sur la vidange de ce lac par la vallée du Jourdain, avant de bifurquer vers la Méditerranée n'est étayée par aucune preuve tangible. Par contre, les coulées basaltiques, présentes dans le haut bassin du Jourdain, indiquent un épanchement dans le sens sud-nord, i.e. Jourdain-Litani, et non point dans le sens nord-sud (Dubertret 1960).

PALÉOBIOGÉOGRAPHIE

Au Liban, *T. jordani* colonise actuellement, en association avec *Melanopsis*, les exurgences semi rhéocrènes et les cours d'eau à régime stable. Les formes fossiles levantines sont connues de la Péninsule lacustre de Zahlé Biqa', sub *Theodoxus* sp. (Haj Chahine 1973), du Pliocène lacustre, sub *Theodoxus* sp. et du Quaternaire de la vallée du Jourdain, sub *T. jordani* (Horowitz 1979). *Theodoxus* a dû envahir le domaine continental et rayonner au Proche Orient à partir du bras de mer et du lac qui l'a remplacé au Néogène entre les chaînes du Liban. Les formes I et II, restées en place, colonisent ce bassin. La forme III, orontienne, rayonne et colonise, de prime abord, les réseaux côtiers libanais, les réseaux chypriotes et probablement le bas Proto Oronte qui ne faisait pas encore partie d'Assi et, peut-être, la vallée du Nil durant une des régressions de la crise messinienne qui a affecté la Méditerranée à la fin du Néogène. Puis, suite aux nouvelles déviations des cours d'eau, le Proto Oronte, l'Euphrate, la Damascène et le Jourdain (Fig. 4). Ces populations sont actuellement totalement isolées les unes des autres.

L'absence de l'apophyse dorsale chez *T. fluvialis* (Dagan et Roth 1987) et le faible développement du tubercule de cette apophyse chez la forme I, confinée aux « Sources du Litani », seraient un caractère plésiomorphe. Le développement des apophyses ventrale et dorsale (projection et tubercule) serait un caractère apomorphe qu'on retrouve chez les formes II et III.

CONCLUSIONS

Suite au travail de Pinkster (1973) sur la colonisation du domaine continental par les Gammarus à partir du milieu marin, nous avons corrélé l'aire de colonisation des *Echinogammarus*, les plus ré-

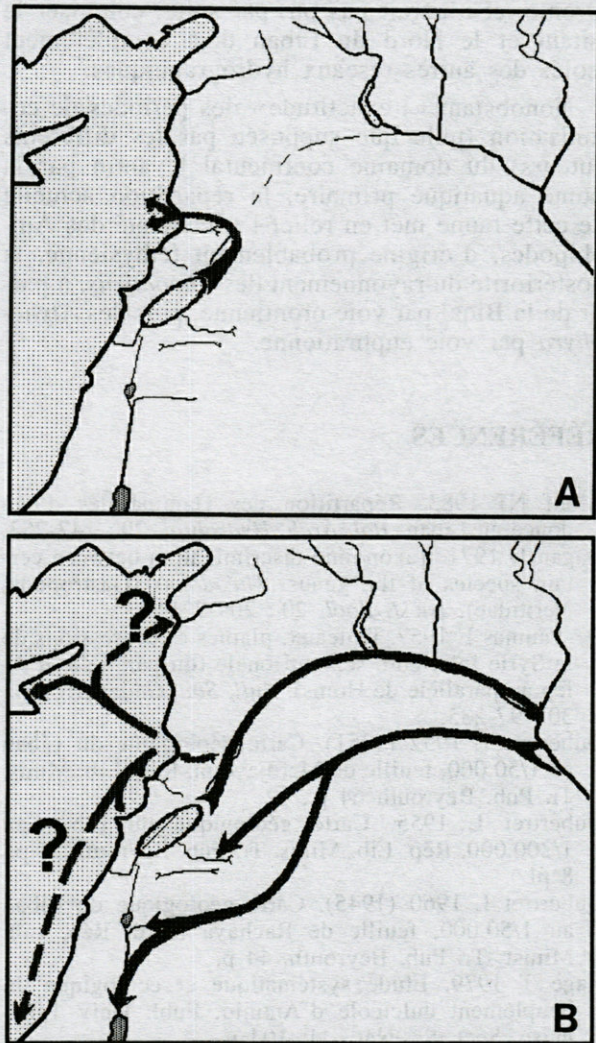


Fig. 4. – Voies de dispersion hypothétique de *Theodoxus jordani* dans les réseaux aquatiques levantins. A, colonisation de Nahr el Kabir. B, dispersion des *Theodoxus* dans les bassins levantins.

Hypothetized dispersion roads of Theodoxus jordani in the Levantine aquatic river systems. A, Colonization of the Nahr el Kabir river; B, dispersion of Theodoxus in the Levantine basins.

cents envahisseurs gammarides, avec les dernières transgressions marines néogènes au Liban (Alouf 1983). Le rayonnement de *T. jordani* étant postérieur à ces transgressions, on observera l'association *T. jordani*-*Gammarus* seulement là où les *Echinogammarus* n'ont pu pénétrer, c'est-à-dire, dans les bassins du Litani et de l'Assi.

La Crevette d'eau douce *Atyaephyra desmaresti* colonise pratiquement tous les bassins hydrographiques levantins d'importance et est absente des cours d'eau libanais. Cette absence est significative. L'espèce aurait envahi, selon Kinzelbach, ces bassins au Pliocène, nécessairement après le captage du haut Proto Oronte par le moyen Proto

Oronte, et n'aurait pas pu, par suite, coloniser le Litani et le Nord du Liban déjà complètement isolés des autres réseaux hydrographiques.

Nonobstant «l'exactitude» des périodes de colonisation (telle que supposée par les différents auteurs) du domaine continental levantin par la faune aquatique primaire, la répartition actuelle de cette faune met en relief l'ancienneté des Amphipodes, d'origine probablement téthysienne, la postériorité du rayonnement des *Theodoxus*, à partir de la Biqa' par voie orontienne, puis des *Atyaephyra* par voie euphratienne.

RÉFÉRENCES

- Alouf NJ 1983. Répartition des Gammaridés d'eau douce au Liban. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 29 : 247-253.
- Dagan D 1971. Taxonomic discrimination between certain species of the genus *Theodoxus* (Gastropoda, Neritidae). *Isr. J. Zool.* 20 : 209-221.
- De Vaumas E 1957. Plateaux, plaines et dépressions de la Syrie intérieure septentrionale (du parallèle d'Alep au parallèle de Homs). *Bull. Soc. Géogr. Egypte.* 30 : 97-235.
- Dubertret L 1952 (1951). Carte géologique du Liban au 1/50.000, feuille de Merdjayoun. Rép. Lib. Minis. Tr. Pub. Beyrouth 64 p., 12.
- Dubertret L 1955. Carte géologique du Liban au 1/200.000. Rép. Lib. Minis. Tr. Pub. Beyrouth 74 p., 8 pl.
- Dubertret L 1960 (1945). Carte géologique du Liban au 1/50 000, feuille de Rachaya Nord. Rép. Lib. Minist. Tr. Pub. Beyrouth, 44 p.
- Hage T 1979. Etude systématique et écologique du peuplement dulcicole d'Ammiq. Publ. Univ. Libanaise, Sect. Sc. Nat., 11. 104 p.
- Haj Chahine T 1973. Etude sédimentologique des formations lacustres néogènes de la région de Zahlé, Liban. Thèse Paris VI, 125 p. 20 pl., une carte.
- Horowitz A 1979. The Quaternary of Israel. New York 364 p.
- Kinzelbach R 1987. Faunal history of freshwater invertebrates of the Northern Levant. Proceedings of the symposium on the fauna and zoogeography of the Middle East, Mainz 1985. F Krupp, Schneider W & Kinzelbach R eds. Beihefte zum TAVO A 28 : 41-61, Wiesbaden.
- Krupp F 1987. Freshwater Ichthyogeography of the Levant. Proceedings of the symposium on the fauna and zoogeography of the Middle East, Mainz 1985. Krupp F, Schneider W & Kinzelbach R eds, Wiesbaden Beihefte zum TAVO A 28 : 229-237.
- Moubayed Z 1986. Recherches sur la faunistique, l'écologie et la zoogéographie de trois réseaux hydrographiques du Liban : l'Assi, le Litani et le Beyrouth. Thèse Doct. Univ. Toulouse, 496 p.
- Pinkster S 1973. The *Echinogammarus berilloni*-group, a member of predominantly Iberian Amphipod species (Crustacea). *Bijd. Dierk.* 43 : 1-97.
- Por FD 1989. The legacy of the Tethys : an aquatic biogeography of the Levant (with the collaboration of Ch. Dimentman). *Monographiae Biologicae.* 63. Kluwer. Dordrecht, Boston, London, 214 p.
- Roth G 1984. Intraspezifische Variabilität von Gehäuse, Operculum und Radula bei *Theodoxus (Neritaea) jordani* in den Levanteländern (Gastropoda : Neritidae). *Mitteil. Deutsch. Malakozool. Gesellsch.* 37 : 217-222.
- Roth G 1987. Data on the distribution and faunal history of the genus *Theodoxus* in the Middle East (Gastropoda : Neritidae). Proceedings of the symposium on the fauna and zoogeography of the Middle East, Mainz 1985. Krupp F, Schneider W & Kinzelbach R eds, Wiesbaden Beihefte zum TAVO A 28 : 73-79.
- Schütt H 1983a. Die Molluskenfauna der Süßwässer im Einzugsgebiet des Orontes unter Berücksichtigung benachbarter Flusssysteme. *Archiv. Moll.* 113 : 17-92, 225-228.
- Schütt H 1983b. Die bisher aus Jordanien bekannten Süßwässer und Landbewohnenden Mollusken anhand der Aufsammlungen von Dr. Bandel 1978. *Nat. Ges. Nürnberg* 5 : 49-64.
- Sket B 1990. Isopoda (Crustacea : Isopoda : *Microchaeron, Jaera, Proasellus*) and other fauna in hypogean waters of southern Cyprus. *Int. J. Speleol.* 19 : 39-50.

Reçu le 30 juillet 1994 ; received July 30, 1994

Accepté le 19 octobre 1995 ; accepted October 30, 1995

ANALYSE D'OUVRAGE

Book review

BAKUN A., 1996. «Patterns in the Ocean – Ocean processes and marine population dynamics». California Sea Grant College System. 323 p. Prix : US\$ 29. – pour les commandes hors Etats-Unis, envoi par avion compris. Adresser la commande, accompagnée d'un chèque ou de la copie d'un ordre de virement à l'ordre de «US Regents», à : California Sea Grant College System, University of California, 9500 Gilman Drive, La Jolla, CA 92093-0232, USA.

Cet ouvrage est le résultat publié d'une série de conférences organisées par Washington Sea Grant, et consacrées aux aspects océanographiques du recrutement dans les pêcheries. Ce domaine appelé «Recruitment fishery oceanography» est défini comme l'étude des «effets de la variabilité des facteurs du milieu sur le recrutement au sein de populations d'organismes marins, en particulier de ceux qui sont importants d'un point de vue économique». Il s'intéresse donc aux facteurs responsables de la productivité des ressources vivantes exposées aux contraintes du milieu et à la pression exercée par la pêche, le problème central étant le contrôle de la taille des populations exploitées.

Avant d'entrer dans le vif du sujet, Bakun se livre à une réflexion sur la capacité de l'homme à reconnaître des «patterns» («motifs» ou «patrons»), ce qui l'amène à définir le but de l'ouvrage («Its purpose is to present one individual's experience in studying the beautifully intricate ocean system and in attempting to recognize some of the patterns that reveal its controlling mechanisms») ainsi que sa position personnelle («The point of view is that of a physically trained scientist with some three decades of experience in marine biological and fisheries research»).

En considérant les possibilités et les limites de la Science des pêches, l'auteur communique au lecteur sa propre expérience de chercheur qui est marquée par les questions traitées au niveau d'institutions nationales telles que le National Marine

Fisheries Service (NMFS) des Etats-Unis, ou internationales, telles que la FAO (que Bakun a rejointe en 1992). Dix exemples de «cas difficiles» («teasers») forment la base pour les considérations développées tout au long de l'ouvrage, qui commence par une mise au point sur les différences entre les écosystèmes terrestres (dont l'homme fait partie) et les écosystèmes marins avec leurs conditions physiques particulières (plus difficiles à saisir pour l'homme). Ces conditions physiques et leurs effets respectifs enregistrés au niveau des populations de divers organismes marins et de leurs cycles de vie (notamment en ce qui concerne la phase de recrutement) sont présentés de manière vivante, et visualisés par d'excellentes illustrations. Le biologiste marin est ainsi amené à enregistrer quelques notions de l'océanographie physique, alors que l'océanographe non-biologiste fait la connaissance de «modèles vivants» dont certains peuvent servir de «sondes» dans la reconnaissance des processus physiques marins.

Cet ouvrage montre bien le rôle que la biologie de la pêche peut jouer dans une approche interdisciplinaire, reliant l'océanographie physique à deux domaines de la biologie marine, recherche biologique fondamentale, d'un côté, recherche appliquée, de l'autre. Cette dernière est très étroitement liée à la première, car la biologie de la pêche fournit des observations «en grandeur nature» sur l'impact du grand prédateur opportuniste qu'est l'homme, et ouvre ainsi un vaste débat dans une perspective d'écologie évolutive.

L'ouvrage se termine par une liste bibliographique comprenant environ 450 références, une annexe de 4 pages regroupant des formules mathématiques, et 32 pages d'index. Ce livre est vivement recommandé à tout lecteur s'intéressant aux perspectives d'une exploitation raisonnable des ressources halieutiques dont le rôle biologique est, avant toute utilisation par l'homme, de contribuer à la diversité et à la complexité du milieu marin.

S. v. BOLETZKY

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

Conséquences à long terme de travaux d'aménagements littoraux sur la macrofaune des sables fins de deux stations de la baie du Prado (Méditerranée Nord-Occidentale – Golfe de Marseille). <i>Long term effects of shore arrangements on fine-sand macrofauna at two stations of Prado's bay (North-western Mediterranean Sea – Gulf of Marseille).</i>	H.L. MASSÉ	79
Nouvel inventaire du comportement du Grand Dauphin (<i>Tursiops truncatus</i>). <i>Ehogram of the bottlenose dolphin, with special reference to solitary and sociable dolphins.</i>	M. MÜLLER, H. BOUTIÈRE, A.C.F. WEAWER, N. CANDELON	89
Heart and respiratory rates in the smallest mammal, the Etruscan shrew <i>Suncus etruscus</i> .	D. JÜRGENS, R. FONS, T. PETERS, S. SENDER	105
Les Spionidae (Annélides, Polychètes) de la zone des puits pétroliers de la région méridionale du golfe du Mexique. <i>Spionidae (Annelida, Polychaeta) from the oil platforms area in the southern Gulf of Mexico.</i>	A. GRANADOS-BARBA, V. SOLIS-WEISS	111
Growth and production of the Bivalve <i>Scrobicularia plana</i> in two southern european estuaries.	J. GUERREIRO	121
Répartition de <i>Theodoxus jordani</i> (Mollusca Gastropoda) au Liban. Essai de biogéographie. <i>Distribution of Theodoxus jordani (Mollusca Gastropoda) in Libanon. Geographic aspects.</i>	N.J. ALOUF	133