

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 49 n° 1 – Mars 1999

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, lagoonar 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-Argegall), C. HEIP (Gent), R. HESSLER (La Jolla), 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)

Publié avec le concours financier/Published with the support
du Conseil Régional du Languedoc-Roussillon
de l'Association Naturalia et Biologia



ABONNEMENTS/SUBSCRIPTIONS 1999

Un an (4 numéros) / Annual subscription (4 issues).....

FRANCE

900 F

AUTRES PAYS

1 008 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

QUANTITATIVE ASSAY OF RNA AND DNA BY THE DOUBLE FLUOROCHROME METHOD: EXTRACTION OPTIMIZATION AND PIGMENT ALGAL INTERFERENCE

M.C. MACHADO*, J. NEVEUX**, L. ORIOL**

* Universidade Santa Úrsula, ICBA, R. Jorn. Orlando Dantas, 59, CEP 22231-010, Rio de Janeiro, RJ, Brasil

** Observatoire océanologique de Banyuls, INSU/CNRS-Université Paris 6, UMR 7621

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France

mcmachado@ax.apc.org, jneveux@arago.obs-banyuls.fr

RNA
DNA
PHYCOERYTHRIN
THIAZOLE ORANGE
HOECHST 33258
SYNECHOCOCCUS

ABSTRACT. – RNA and DNA concentrations in cultured and natural marine phytoplankton are determined by the double fluorochrome method, using Hoechst 33258 (HO) and thiazole orange (TO) as dyes. The application of various treatments to samples allowed us to select an optimized extraction procedure which was compared to that described in three other methods. These tests showed a better extraction yield by using ultrasonic maceration followed by Triton X-100, heparin and proteinase-K treatment. However by this method, quantification of nucleic acids in cyanobacteria and in some oceanic sample homogenates resulted in inconsistent negative values for RNA. These homogenates are characterized by a high blank, at the excitation and emission wavelengths (500, 540 nm) used for the assay with TO, due to cyanobacteria phycoerythrin fluorescence. Subtraction of this blank alone was not convenient since its fluorescence was quenched by absorption of TO. We show that quenching correction of the blank by TO allowed positive and more expected RNA values to be determined. Some results illustrate the value of this correction which should be generally applicable to extracts of natural samples. Under the assay conditions, the interference of lipophilic algal pigments can be considered as negligible.

ARN
ADN
PHYCOERYTHRINE
ORANGE DE THIAZOLE
HOECHST 33258
SYNECHOCOCCUS

RÉSUMÉ. – Les concentrations en ADN et ARN du phytoplancton, en culture ou en milieu naturel marin, sont mesurées par la méthode des deux fluorochromes, avec le Hoechst 33258 (HO) et le thiazole orange (TO). L'application de différents traitements aux échantillons a permis de sélectionner une procédure optimale d'extraction qui a été comparée à celle proposée dans trois autres méthodes. Ces tests ont montré que l'utilisation de la sonication, suivie d'un traitement avec le Triton X-100, l'héparine et la protéinase K, donne un meilleur rendement d'extraction. Cette méthode appliquée à des extraits de cyanobactéries et à quelques échantillons océaniques donnait des valeurs négatives d'ARN. Ces homogénats sont caractérisés par un blanc élevé, aux longueurs d'onde d'excitation et d'émission utilisées dans le dosage avec le TO (500, 540 nm), qui est dû à la fluorescence de la phycoérythrine des cyanobactéries. La simple soustraction de ce blanc n'est pas suffisante car sa fluorescence a été réduite (*quenching*) par l'absorption du TO. Nous montrons que la prise en compte du quenching du blanc par le TO donne des valeurs positives d'ARN, quel que soit le type d'échantillons. Dans nos conditions de mesure, l'interférence due aux pigments lipophiles des algues peut être considérée comme négligeable.

INTRODUCTION

Biochemical measurements associated with cell division, like DNA and RNA concentrations, have been proposed as oceanographical tools (Eppley 1981, Paul & Myers 1982, Falkowsky & Owens 1982, Dortch *et al.* 1983). DNA, the genetic basic

macromolecule is relatively independent of the environment while RNA, directly involved in protein synthesis, is affected by ecosystem changes. Thus, DNA concentration was suggested as a biomass indicator (Holm-Hansen 1968) and RNA/DNA ratio as an indicator of the physiological state of the system (Dortch *et al.* 1983, 1985). However, methodological problems such

as time-consuming analysis and the association of nucleic acids (NA) with non-living particles (Holm-Hansen *et al.* 1969) restrained the use of these biochemical indicators in oceanography. This last assertion has been challenged by the works of Falkowski & Owens (1982), Dortch *et al.* (1983), and Paul *et al.* (1985). The methods of quantification of DNA and RNA seem to go in the direction of a simplification and an increase of the sensitivity. The first methods were based on the chemical structure of the NA (Schmidt & Thanhauer 1945). Demanding a long time and high quantity of biological material, they are not very compatible with an ecological work (Iwamura *et al.* 1970). In these respects the fluorometric methods brought a considerable progress in the estimate of the NA. Dye-binding procedures, using DNA-specific fluorochromes (Paul & Myers 1982), or the double fluorochrome method (Berdal & Dortch 1991, Mordy & Carlson 1991) appeared promising to improved DNA and RNA estimation in planktonic microorganisms. We concentrated our attention on some methodological aspects : cell breakage, chemical treatment of the homogenates, calculation of the concentrations. The extraction protocol presented here was compared over 3 different ones, used for marine phytoplankton and microorganisms (Berdal & Dortch 1991, Mordy & Carlson 1991) or marine invertebrates (Frantzis *et al.* 1993).

We assayed DNA and RNA contents in oceanic samples and various culture extracts using a new extraction procedure and the double fluorochrome method with Hoechst 33258 (HO) and thiazole orange (TO) as dyes. However inconsistent negative values for RNA were occasionally obtained. In cyanobacteria it always occurred and could be related to the interference between TO and phycoerythrin (PE). We tried therefore to determine the origin of this interference using PE purified from *Synechococcus* spp. In this paper we suggest a way to obtain more realistic values for RNA using TO as dye. A possible quenching effect of the HO fluorescence by the liposoluble algal pigments was also investigated.

MATERIALS AND METHODS

Sampling collection : Algal cultures were grown in f/2-medium (Guillard & Ryther 1962) at 18 °C with continuous illumination ($55 \mu\text{E m}^{-2} \text{ sec}^{-1}$) provided by cool-white fluorescent lamps. They included *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyceae), *Amphidinium operculatum* (Dinophyceae), *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros affinis* (Bacillariophyceae), *Isochrysis galbana* (Prymnesiophyceae) and three *Synechococcus* spp strains : DC2 (WH7803), MAX42 and RO04. The two latter were isolated by D. Vaultot and F. Partensky (Roscoff Biologicaux Station, France). All *Synechococcus* strains contain PE as their main light-harvesting pigment.

Some methodological tests were performed using mixed population actively growing in f/2 enriched seawater.

Oceanic samples were collected during the Eumeli 4 cruise (Eumeli program, JGOFS-France) at oligotrophic ($21^{\circ}03' \text{ N}$, $31^{\circ}10' \text{ W}$), mesotrophic ($18^{\circ}30' \text{ N}$, $21^{\circ}06' \text{ W}$) and eutrophic ($20^{\circ}32' \text{ N}$, $18^{\circ}37' \text{ W}$) sites in the Northeastern Tropical Atlantic.

For the chlorophyll *a* measurements, 1-5 ml (cultures) or 0.5 l (natural samples) were filtered through GF/F and pigments extracted in 90 % acetone.

For NA assays, 50-100 ml of culture or 1-3 liters of seawater samples were filtered at low-vacuum through precombusted (24 h at 450 °C) GF/F glass-fiber filters and stored in liquid nitrogen.

Chemicals : DNA (Type I from calf thymus), RNA (Type III from baker's yeast), Hoechst 33258 (bisbenzimidazole), Proteinase K (from *Tritirachium album*), Heparin (from bovine lung), Triton X-100 (Polyoxyethylene ether) and chlorophyll *a* were provided by Sigma and thiazole orange by Molecular Probes (USA).

RNA and DNA extraction : Special care was taken to avoid nuclease contamination : the glassware was precombusted at 450 °C, and the plasticware was autoclaved for 15 minutes. All manipulations were made wearing disposable gloves. Buffer was prepared with distilled, deionised water (DDW) and autoclaved for 15 minutes. All steps of the extraction were carried out at 0-4 °C (in ice bath).

Tests were realized using different treatments of the samples, modifying grinding methods, concentrations of buffers, Triton X-100, heparin and proteinase K. They led us to propose the following protocol for NA extraction :

The filters were transferred to centrifuge tubes containing 7 or 10 ml of cold PBS buffer (PBS buffer : 0.9 mM CaCl₂.2H₂O; 2.68 mM KCl; 1.47 mM KH₂PO₄; 0.49 mM MgCl₂.6H₂O; 0.14 mM NaCl; 8.1 mM Na₂HPO₄; pH 7.5). GF/F filters were first briefly ground with a glass rod and the cells then disrupted according to Paul & Myers (1982) with pulsed sonication using a Branson sonicator, model 250/450, with a microtip assembly at 5 and an output of 60 % maximum. In order to avoid heating of the homogenate, the sonication was performed by three bursts of 30 s with a 30 s minimum stop on ice between each burst. Triton X-100, heparin and proteinase K were added at a final concentration of 0.5 %, 5 mg ml⁻¹ and 4 mg ml⁻¹ respectively. The extract was mixed gently for 15 min at 4 °C; and cleared by centrifugation for 15 min at 6,000 g, at 4 °C.

Comparison of the above method over 3 different methods (Berdal & Dortch 1991, Mordy & Carlson 1991, Frantzis *et al.* 1993) was performed using mixed algal population with 7 replicates. Main differences in the extraction procedures were briefly described below. Fluorescence measurements, quantification and calculation of NA concentrations were identical.

Berdal & Dortch 1991 : Samples were ground in a Potter tube in presence of 7 ml of Tris-Ca²⁺ buffer. After transfer in a conical tube they were centrifuged during 5 minutes to 2,000 g and measured.

Mordy & Carlson 1991 : Samples were sonicated according to Paul & Myers (1982) during 90 seconds, in continuous, in 7 ml of TNEA buffer with Triton X-100 (0.5 % v/v). After sonication heparin (5 mg/ml) was added to the sample that was centrifuged to 4,500 g during 15 minutes.

Frantzis *et al.* 1993 : Samples were ground in a Potter with 6 ml of PBS buffer. Homogenates were transferred in centrifugation tubes and proteinase K (4 mg/ml) and SDS (0.1 %) were added. After shaking during 15 minutes, they were centrifuged during 15 minutes to 4,500 g.

Preparation of the fluorochrome solutions : HO binds DNA specifically (Latt & Stetten 1976) and TO reacts with both RNA and DNA (Lee *et al.* 1986). Working solutions of the two dyes (5 μ M HO and 13.6 μ M TO in PBS buffer) were made from stock solutions (1 mM HO in DDW; 2.1 mM TO in ethanol).

Fluorescence measurements : Fluorescence measurements were performed on a Perkin Elmer MPF 66 spectrofluorometer operating in the ratio mode. The instrument was first calibrated using a standard DNA concentration range in the presence of HO and TO and a standard RNA concentration range in the presence of TO.

For the DNA assay in the presence of HO, the excitation and emission monochromators were positioned at 360 nm and 460 nm (HO WL) respectively. Slit width were 10 nm.

For the total NA assay in presence of TO, the excitation and emission wavelengths were 500 nm and 540 nm (TO WL) respectively. Slit width were 15 nm bandpass. An additional optical 430 short-cut filter was placed at the emission side.

Instrument calibration : The instrument was standardized daily by doing three calibration curves from a concentration range of RNA and DNA solutions in buffer (Fig. 1). The stock solutions are stable for months, at -4°C (DNA) or -20°C (RNA). The concentration of the stock solutions of DNA or RNA was determined spectrophotometrically at 260 nm using an absorption coefficient of 2.0×10^{-2} and 2.5×10^{-2} ($1 \text{ mg}^{-1} \text{ cm}$) for DNA and RNA respectively. The slope of the regression lines DNA-HO, DNA-TO and RNA-TO ($r^2 > 0.95$) was used to calculate the RNA and DNA concentration in natural extracts. Both standard solutions and extracts were measured within a 0.1 - 2 $\mu\text{g ml}^{-1}$ DNA and RNA concentration range.

Nucleic acid measurements : 2 ml of the NA extract were transferred to a 1 cm quartz cuvette to read the autofluorescence at TO WL and HO WL. These measurements were generally referred to as blank pigment while total blank is the sum of blank filter, dye fluorescence in buffer and blank pigment. Then 1 ml of the TO working solution was added (4.5 μ M final concentration) and the fluorescence immediately measured at TO WL.

To another aliquot part of the supernatant, 1 ml of the HO working solution was added (1.7 μ M final concentration). The tube was maintained 15 min at room temperature (Paul & Myers 1982) before fluorescence measurement at HO WL.

Nucleic acid calculation : DNA sample calculation in extracts :

$$\text{DNA } (\mu\text{g/ml}) = (F_{\text{THO}} - F_{\text{BHO}})/K_{\text{DHO}} = A$$

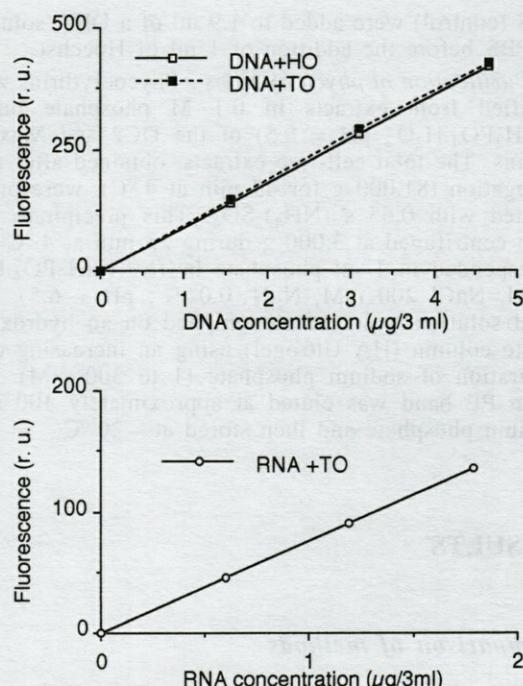


Fig 1. – DNA standard curves using Hoechst 33258 (HO) and thiazole orange (TO) as dyes. RNA standard curve using thiazole orange.

where : F_{THO} = total fluorescence with HO binding ; F_{BHO} = blank fluorescence (the blank is the sum of filter, free fluorochrome and sample-auto fluorescences) ; K_{DHO} = DNA-HO slope (fluorescence relative units $\text{ml } \mu\text{g}^{-1}$).

RNA sample calculation in extracts :

$$\text{RNA } (\mu\text{g/ml}) = (F_{\text{TO}} - B - F_{\text{BTO}})/K_{\text{RTO}}$$

Where : $B = A * K_{\text{DTO}}$; B = theoretical fluorescence assessed from the DNA-TO calibration curve ; K_{DTO} = DNA-TO slope (fluorescence relative units $\text{ml } \mu\text{g}^{-1}$) ; F_{TO} = total fluorescence with TO binding ; F_{BTO} = blank fluorescence (including the fluorescence of TO and the quenched values of the blank filter and sample-auto fluorescences by TO) ; K_{RTO} = RNA - TO slope (fluorescence relative units $\text{ml } \mu\text{g}^{-1}$).

Chlorophyll determination : Chlorophyll *a* (chl *a*) concentration was assessed according to the spectrofluorometric method of Neveux & Lantoine (1993).

When the NA extract appeared slightly green in color, its optical density was measured at 360 and 460 nm in order to detect a possible quenching effect of the Hoechst fluorescence by algal pigments (Mordy & Carlson 1991). Moreover, 0.5 ml of the NA extract was added to 4.5 ml of 100 % acetone in order to determine the relative yield of chl *a* solubilized in phosphate buffer, probably as micelles.

*Effect of chlorophyll *a* on the Hoechst fluorescence :* The experiment of Mordy & Carlson (1991) was repeated using five chl *a* solutions in 90 % acetone. The optical density of these solutions was measured on a Cary 1E spectrophotometer and ranged from 0.08 to 2.43 at 360 nm (equivalent to chl *a* concentrations from 1.9 to 57 mg l^{-1}). 100 μl of each solution or 100 μl of

PBS (control) were added to 1.9 ml of a DNA solution in PBS before the addition of 1 ml of Hoechst.

Purification of phycoerythrins : Phycoerythrins were purified from extracts in 0.1 M phosphate buffer ($\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$; pH = 6.5) of the DC2 and Max 42 strains. The total cell-free extracts, obtained after centrifugation (81,000 g for 45 min at 4 °C), were precipitated with 0.65 s $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$. This precipitate was then centrifuged at 3,000 g during 25 min at 4 °C and resuspended in 1 ml phosphate buffer ($\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ 1 mM, NaCl 200 mM, NaN_3 0.04 %; pH = 6.5). The final solution was chromatographed on an hydroxylapatite column (HA Ultrogel) using an increasing concentration of sodium phosphate (1 to 300 mM). The main PE band was eluted at approximately 100 mM sodium phosphate and then stored at -20 °C.

RESULTS

Comparison of methods

DNA concentrations were affected significantly by the used method of extraction (analysis of variance to a controlled factor, $p < 0.0001$ in all cases), except between this work and the Mordy & Carlson (1991) method ($p = 0.04$, $n = 7$). These two procedures have in common the use of ultrason, Triton X-100 and heparin, and gave similar results (Table I) in what concerns DNA concentrations : 13.0 and 12.7 $\mu\text{g DNA l}^{-1}$, respectively. Frantzis *et al.* (1993) and Berdalet & Dortch (1991) methods which have in common the use of a Potter homogenizer gave lower values. The first one, with SDS and proteinase K, showed an average of 4.6 $\mu\text{g l}^{-1}$ while the second one, with buffer only, gave 2.3 $\mu\text{g DNA l}^{-1}$. The ultrasonic maceration showed better reproducibility than the Potter maceration (< 6 % and 18 %, respectively).

Variation in the RNA concentration was high according to the used extraction procedure. Average values ($n = 7$; Table I) were 1.8 (Berdalet & Dortch 1991), 28.5 (Mordy & Carlson 1991), 43.0 (this work) and 59.8 $\mu\text{g RNA l}^{-1}$ (Frantzis *et al.* 1993). Consequently, the range of variation of the RNA/DNA ratio was important, from 0.8 (Berdalet & Dortch 1991) to 13.11 (Frantzis *et al.* 1993). The reproducibility of these 4 RNA extraction protocols ranged from 4.7 % (Frantzis *et al.* 1993) to 87.1 % (Berdalet & Dortch 1991).

Algal pigment interference

The NA determination method described above was applied to plankton in various marine areas (Mediterranean Sea, Eastern North Atlantic). Occasionally we observed negative values for RNA (Fig. 2) which were at first attributed to a bad

Table I. – Comparison of 4 different RNA and DNA extraction methods, from mixed population in F/2 enriched seawater, using HO and TO as dyes. Mean (\pm standard deviation; coefficient of variation) for seven replicates (* method using ultrason, ** method using different types of detergents and enzymes).

Methods	DNA concentration	RNA concentration
	($\mu\text{g l}^{-1}$)	($\mu\text{g l}^{-1}$)
Berdalet & Dortch 1991	2.25 (± 0.37 ; 18.80 %)	1.78 (± 1.55 ; 87.12 %)
Mordy & Carlson 1991 (*.)	12.68 (± 0.80 ; 6.29 %)	28.54 (± 3.17 ; 11.10 %)
Frantzis <i>et al.</i> 1993 (**)	4.56 (± 0.94 ; 18.48 %)	59.80 (± 2.83 ; 4.72 %)
this work (*.)	12.95 (± 0.73 ; 5.67 %)	42.98 (± 2.60 ; 6.06 %)

conservation of the sample before analysis, or to a breakdown of NA due to shear forces, heat or nuclease action during the extraction procedure. We noticed, however, that these values were always associated with a high blank pigment at the TO WL. We also noted that the problem was generally correlated with the presence of an abundant population of cyanobacteria. We therefore argued that the blank pigment at the TO WL could be effectively related to the presence of a relatively high concentration of phycoerythrin (PE) in the extract since this pigment strongly fluoresces at the excitation and emission wavelength used for the assay with TO (TO WL) and is easily extracted in phosphate buffer. This was confirmed on both oceanic samples and *Synechococcus* spp. culture homogenates by recording the excitation and emission spectra of the blank. In contrast (Table II) culture extracts of species belonging to other algal classes did not exhibit a high blank pigment at the TO WL.

The fluorescence of the free TO at the TO WL is low. Addition of TO to an increasing concentration of PE, decreases the fluorescence of the PE solutions with linear relationship between the initial fluorescence of PE and its fluorescence in the presence of TO (Fig. 3A). The addition of TO results in an increase of the absorption of the light excitation beam by the sample (O.D. = 0.17). In consequence, light availability for PE excitation is reduced and leads to a quenching of its fluorescence. Some part of the PE fluorescence emission could be also quenched by TO. Fig 3B shows fluorescence as a function of increasing amounts of PE in the presence of constant concentrations of TO, DNA and RNA. This fluorescence was

Table II. – Phytoplanktonic algae species cultured in white light, in f/2-medium. Eighth day of culture survey. Mean (\pm SD; n = 3) for blank pigment auto-fluorescence (relative units) measured at the thiazole orange (TO) and the Hoechst (HO) wavelengths and for the corresponding chlorophyll *a* weight extracted in PBS.

Species	Blank Pigment	Blank Pigment	Chlorophyll <i>a</i>
	HO WL	TO WL	amount extracted
	(360, 460 nm)	(500, 540 nm)	in 10 ml PBS (μg)
<i>Chaetoceros affinis</i> (Bacillariophyceae)	2.98 (\pm 0.10)	9.33 (\pm 0.53)	2.54 (\pm 0.08)
<i>Skeletonema costatum</i> (Bacillariophyceae)	6.01 (\pm 0.36)	3.98 (\pm 0.53)	6.48 (\pm 0.12)
<i>Amphidinium operculatum</i> (Dinophyceae)	12.75 (\pm 0.58)	7.34 (\pm 1.44)	5.1 (\pm 0.46)
<i>Dunaliella tertiolecta</i> (Chlorophyceae)	1.11 (\pm 0.06)	1.38 (\pm 0.33)	6.2 (\pm 0.13)
<i>Isochrysis galbana</i> (Prymnesiophyceae)	1.86 (\pm 0.28)	4.06 (\pm 0.35)	5.3 (\pm 0.06)
<i>Synechococcus</i> sp. RO04 (Cyanobacteria)	4.98 (\pm 0.27)	123.0 (\pm 15.7)	2.1 (\pm 0.13)

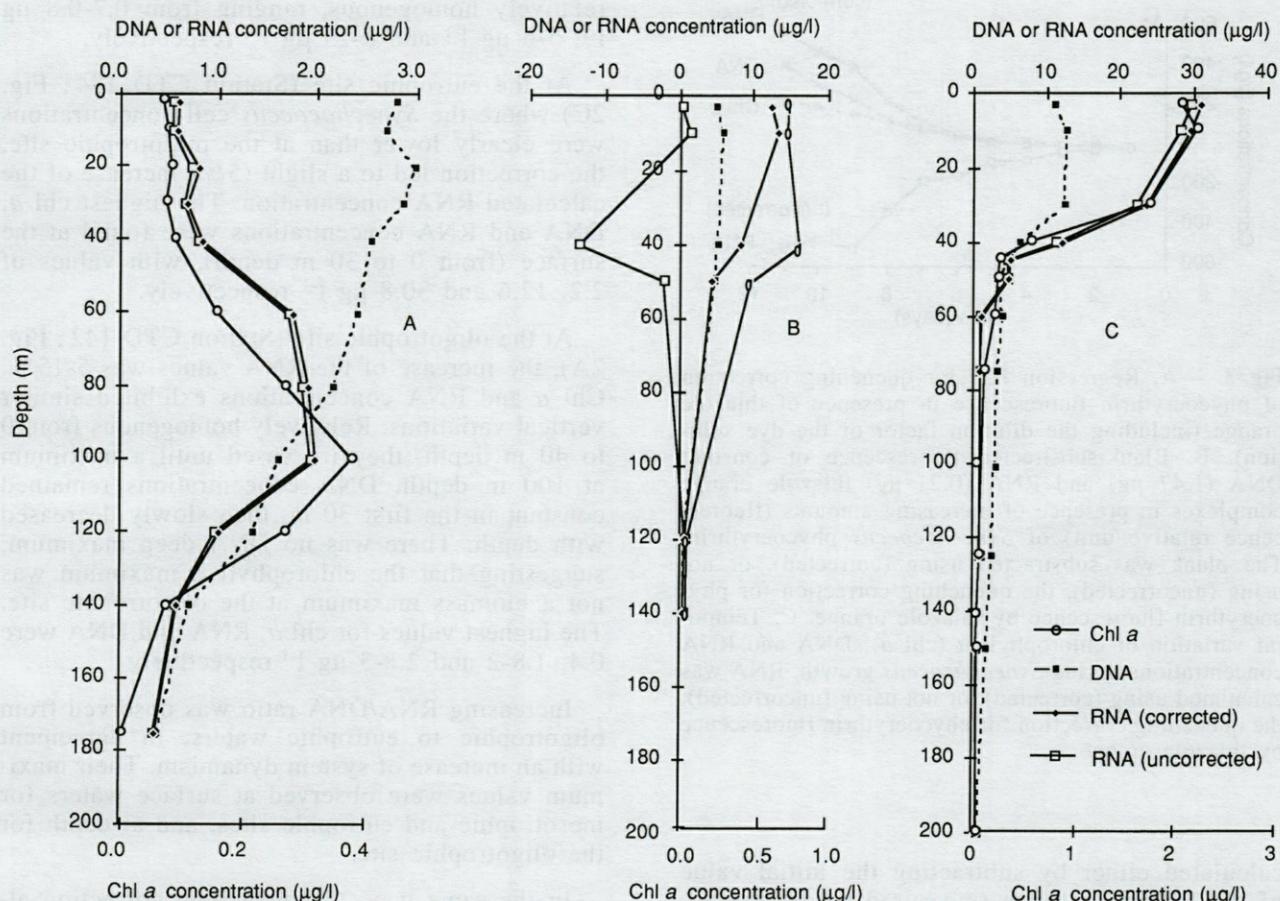


Fig 2. – Depth profiles of DNA, RNA and chlorophyll *a* (chl *a*) concentrations at oligotrophic (A), mesotrophic (B) and eutrophic (C) system, during the Eumeli 4 cruise. RNA concentrations calculated using, or not using, the quenching correction for phycoerythrin fluorescence by thiazole orange.

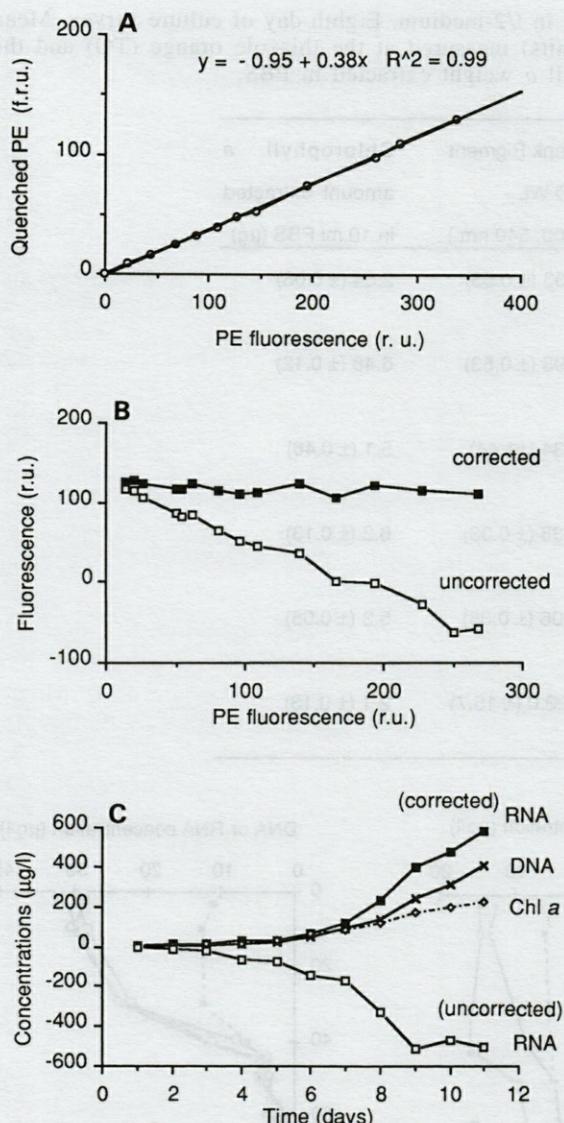


Fig 3. – A, Regression line for quenching correction of phycoerythrin fluorescence in presence of thiazole orange (including the dilution factor of the dye solution). B, Blank-subtracted fluorescence of constant DNA (1.47 μg) and RNA (0.21 μg) thiazole orange complexes in presence of increasing amounts (fluorescence relative unit) of *Synechococcus* phycoerythrin. The blank was subtracted using (corrected), or not using (uncorrected), the quenching correction for phycoerythrin fluorescence by thiazole orange. C, Temporal variation of chlorophyll *a* (chl *a*), DNA and RNA concentrations during *Synechococcus* growth. RNA was calculated using (corrected), or not using (uncorrected), the quenching correction for phycoerythrin fluorescence by thiazole orange.

calculated either by subtracting the initial value of the PE fluorescence (measured before the addition of TO), or by subtracting the quenched fluorescence value by using the slope of the regression line in Fig. 3A. In the first case, the

fluorescence decreased regularly, even reaching negative values. The quenching correction led to a nearly constant fluorescence whatever the PE concentration ($F = 118 \pm 6$; $n = 14$; $CV = 5.4\%$) and, consequently, to the expected values for the NA concentrations. The PE range was limited to concentrations which led to fluorescence intensities similar to those observed in the extracts for DNA and RNA assays. At higher PE fluorescence, the samples were diluted with PBS. The two following examples show the interest for quenching correction.

During the Eumeli 4 cruise, three oceanic sites were investigated, classified as oligotrophic, mesotrophic and eutrophic respectively. At the mesotrophic sampling site (Station CTD 166; Fig. 2B), we observed a very high blank pigment at the TO WL reaching a maximum at 40 m depth (339 fluorescence relative units). Using a simple subtraction of the blank at the TO WL, the calculated RNA concentrations exhibited some negative values (Fig. 2B). The quenching correction allowed us to obtain more realistic positive values within the first forty meters. This correction was thus systematically applied. From 0 to 40 m depth the chl *a*, DNA and RNA concentrations were relatively homogenous, ranging from 0.7–0.8 $\mu\text{g l}^{-1}$, 5–6 $\mu\text{g l}^{-1}$ and 8–13 $\mu\text{g l}^{-1}$ respectively.

At the eutrophic site (Station CTD 184; Fig. 2C) where the *Synechococcus* cell concentrations were clearly lower than at the mesotrophic site, the correction led to a slight (5%) increase of the calculated RNA concentration. The highest chl *a*, DNA and RNA concentrations were found at the surface (from 0 to 30 m depth), with values of 2.2, 12.6 and 30.8 $\mu\text{g l}^{-1}$ respectively.

At the oligotrophic site (Station CTD 142; Fig. 2A), the increase of the RNA values was 5–15%. Chl *a* and RNA concentrations exhibited similar vertical variations. Relatively homogenous from 0 to 40 m depth, they increased until a maximum at 100 m depth. DNA concentrations remained constant in the first 30 m, then slowly decreased with depth. There was no DNA deep maximum, suggesting that the chlorophyll *a* maximum was not a biomass maximum at the oligotrophic site. The highest values for chl *a*, RNA and DNA were 0.4, 1.8–2 and 2.8–3 $\mu\text{g l}^{-1}$ respectively.

Increasing RNA/DNA ratio was observed from oligotrophic to eutrophic waters, in agreement with an increase of system dynamism. Their maximum values were observed at surface waters for mesotrophic and eutrophic sites, and at depth for the oligotrophic site.

In the same way, the quenching correction allowed to follow the changes in the RNA concentration during the different stages of a *Synechococcus* culture (Fig. 3C).

Mordy & Carlson (1991) reported a possible interference of chl *a* by quenching of the HO fluorescence. When the NA extracts (essentially culture extracts) appeared slightly green coloured, their optical density was measured at the HO and TO WL in order to determine a possible quenching due to lipophilic pigments, either by competition for light excitation and/or by reabsorption of the NA-binding dye fluorescence. Extraction yield of these lipophilic pigments in PBS buffer was not expected to be important. Compared with an acetone extraction, the yield of chl *a* extracted during NA treatment was about 4 %. For instance, 2.5 µg out of 62 were solubilized from a *Dunaliella tertiolecta* culture during NA extraction. The optical density of the extract at 360 nm was 0.070 (1 cm light path) and sufficient to give a significant quenching of the Hoechst dye fluorescence. Thus the extract was diluted in order to obtain a solution of an optical density lower than 0.03 at 360 nm. At the other wavelengths used for the NA assay and at the absorption maximum of chl *a* (430-440 nm), the optical density was even lower, suggesting that compounds other than chl *a* contributed to the light absorption at 360 nm. Using the proposed extraction procedure and working at a NA concentration range lower than 2 µg.ml⁻¹, we did not observe a significant quenching of the Hoechst dye fluorescence by chlorophylls or other lipophilic pigments. In the assays, the optical density of the Hoechst dye solution at 360 nm was about 0.02 and its influence as a quencher of the blank fluorescence (generally low : Table II) at the HO WL could be considered as negligible.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Over recent years, a great effort has been made to measure NA as biochemical tracers for phytoplankton ecological studies. The double fluorochrome method seemed to be the fastest and surest one as proposed for fish larvae by Clemmesen (1988), and adapted to phytoplankton and micro-organisms by others (Berdalet & Dortch 1991, Mordy & Carlson 1991).

In order to increase the methodological sensitivity, a new protocol derived from Berdalet & Dortch (1991) is proposed. Major modifications were performed to improve cell disruption, cell walls enzymatic digestion and cell membranes solubilization. A comparison of four DNA and RNA extraction protocols confirmed the validity of our choices.

The utilization of ultrasonic disruption is recommended to disintegrate cells in the current protocol. This grinding method was used for the marine plankton by Paul & Myers (1982) and Mordy and & Carlson (1991). However, to avoid the increase of temperature frequent pauses in an ice bath is suggested (this work).

For the DNA and RNA extraction and preservation, the presence of chemical products (detergent and enzymes) is recommended, specially proteinase K (this work). Heparin blocks the nucleases action, especially that of ribonucleases ; the proteinase K is a greatly active protease, and the detergent, currently used for the plant cells, facilitate the NA extraction. The use of proteinase K was suggested by Iturriaga *et al.* (1984) for the marine phytoplankton whereas the heparin was recommended by Karstein & Wollenberger (1977), and used by Thoresen *et al.* (1983) and Mordy & Carlson (1991).

Photophysical, chemical and instrumental variables affected the fluorimetric methods of analysis (Holland *et al.* 1977). As noted by Mordy & Carlson (1991), subtraction of the blank pigment fluorescence (Thoresen *et al.* 1983) from the fluorochrome binding-NA fluorescence is not always sufficient. A major problem is the quenching which can occur in several ways. Using HO as fluorochrome, Mordy & Carlson (1991) found a chl *a* interference at concentrations above 60 µg l⁻¹ and suggested a correction for the quenching of HO fluorescence at higher chlorophyll concentrations. However, their test on the chl *a* interference was clearly not adapted to the situation. The addition of standard chl *a* in methanol (or acetone) to the DNA assay did not reproduce the real state of chl *a* which is extracted with NA in PBS. Moreover, we observed quenching with chl *a* solution in acetone or methanol only at one order of magnitude higher than Mordy & Carlson, i.e. 650 µg l⁻¹ and only ten percent (instead of 30 %) quenching at 1900 µg l⁻¹. Our experiments on algal cultures showed that only 4-5 % of the initial algal chl *a* content were extracted in PBS buffer. From 15 ml of an algal culture containing 4.1 mg chl *a* l⁻¹, the homogenate chl *a* concentration was only 250 µg l⁻¹. The absorption and fluorescence properties of chl *a* extracted in buffer were probably different from those of standard chl *a* introduced from an organic solvent solution. We noted an optical density of 0.07 at 360 nm for the blank, mainly due to other compounds than chl *a*. In this solution, the DNA concentration was out of our working concentration range and was needing a dilution. After dilution (O.D. < 0.03) a simple subtraction of the blank at the HO WL was sufficient.

This was not the case when PE was present in the extract. Phycobiliproteins are stable, hydrophilic proteins. They are highly fluorescent, with

large extinction coefficients and quantum efficiencies (Kronick 1986). Baeuerle (1990, in Mordy & Carlson 1991) when working with macrophyta, pointed out a PE-red algae interference with ethidium homodimer. Dortch (1987) was unable to determine the RNA and DNA concentrations (using ethidium bromide) in pink natural extracts. The present study underlines the necessity to take into account the quenching of the PE fluorescence by TO for RNA assay both in natural samples and cultures of PE-rich phytoplankton species (Cyanobacteria, Rhodophyceae and Cryptophyceae).

Obviously, the importance of the interference between the NA-binding fluorochrome and the pigment is clearly dependent of 1) the nature of the fluorochrome, 2) the capability for the extraction procedure to dissolve pigments, 3) the nature of the extracted material. The best way to appreciate the interference of pigment (or other compounds absorbing in the UV region for the assay with Hoechst) is to record the absorption spectra of the extract. If the optical density at the wavelengths used for the fluorescence measurements is more than 0.03, a correction for the quenching of the NA-binding fluorochrome fluorescence should be applied or alternatively the extract has to be diluted before the assay. Conversely, we have to consider the optical density of the NA-binding fluorochrome in the measured solution in order to appreciate its effect on the fluorescence of highly fluorescing contaminants. For instance, we must consider the TO effect on PE fluorescence. The addition of TO quenched the PE fluorescence, essentially by competition for light excitation or, at a lower degree by reabsorption of emitted fluorescence.

ACKNOWLEDGEMENTS. – We thank Drs D. Vaulot and F. Partensky for providing cultures of *Synechococcus* and Drs H.J. Marthy and M.-N. Simon for improving the English text. This work was supported by the Université Pierre et Marie Curie and by the CNRS (UMR 7621, CNRS-INSU, JGOFS-France, GDR PSOO). M. C. Machado was supported by the CNPq fellowship from the Brazilian Government.

REFERENCES

- Berdalet E, Dortch Q 1991. New double-staining technique for RNA and DNA measurement in marine phytoplankton. *Mar Ecol Prog Ser* 73 : 293-305.
- Clemmesen CM 1988. A RNA and DNA fluorescence technique to evaluate the nutritional condition of individual fish larvae. *Meeresforsch.* 32 : 139-143.
- Dortch Q, Roberts TL, Clayton JR Jr, Ahmed SI 1983. RNA/DNA ratios and DNA concentrations as indicators of growth rate and biomass in planktonic marine organisms. *Mar Ecol Prog Ser* 13 : 61-71.
- Dortch Q, Clayton JR Jr, Thoresen SS, Clevlen JS, Bressler SL, Ahmed SI 1985. Nitrogen storage and use of biochemical indices to assess nitrogen deficiency and growth rate in natural plankton populations. *J mar Res* 43 : 437-464.
- Dortch Q 1987. The biochemical composition of plankton in a subsurface chlorophyll maximum. *Deep-Sea Res* 34 : 705-712.
- Eppley RW 1981. Relations between nutrient assimilation and growth in phytoplankton with a brief review of estimates of growth rate in the ocean. In Platt T (ed.) *Physiological bases of phytoplankton ecology*. *Can Bull Fish Aquat Sci* 210 : 251-263.
- Falkowsky PG, Owens TG 1982. A technique for estimating phytoplankton division rates by using a DNA-binding fluorescent dye. *Limnol Oceanogr* 27 : 776-782.
- Frantzis A, Grémare A, Vétion G 1993. Taux de croissance et rapports RNA/DNA chez le Bivalve dépositif Abra ovata nourri à partir de différents détritus. *Oceanologica Acta* 16 : 303-313.
- Guillard RLL, Ryther JH 1962. Studies on marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. *Can J Microbiol* 8 : 229-239.
- Holland JF, Teets RE, Kelly PM, Timnick A 1977. Correction of right-angle fluorescence measurements for the absorption of excitation radiation. *Anal Chem* 49 : 706-710.
- Holm-Hansen O 1969. Determination of microbial biomass in ocean profiles. *Limnol Oceanogr* 14 : 740-747.
- Holm-Hansen O, Sutcliffe WH Jr, Sharp J 1968. Measurement of deoxyribonucleic acid in the ocean and its ecological significance. *Limnol Oceanogr* 13 : 507-514.
- Iturriaga R, Mitchell BG, Kiefer DA 1984. Assay of RNA and DNA in microalgae with a front face fluorometer. *Arch Hydrobiol Beih Ergebn Limnol* 19 : 101-107.
- Iwamura T, Nagai H, Ichimura S 1970. Improved methods for determining contents of chlorophyll, protein, ribonucleic acid and deoxyribonucleic acid in planktonic populations. *Int Revue ges Hydrobiol* 55 : 131-147.
- Karstein U, Wollenberger A 1977. Improvements in ethidium bromide method for direct fluorometric estimation of DNA and RNA in cell and tissue homogenates. *Analyt. Biochem.* 77 : 464-470.
- Kronick MN 1986. The use of phycobiliproteins as fluorescent labels in immunoassay. *J Immunol Methods* 92 : 1-13.
- Mordy CW, Carlson DJ 1991. An evaluation of fluorescence techniques for measuring DNA and RNA in marine microorganisms. *Mar Ecol Prog Ser* 73 : 283-293.
- Neveux J, Lantoine F 1993. Spectrofluorometric assay of chlorophylls and phaeopigments using the least squares approximation technique. *Deep-Sea Res* 40 : 1747-1765.
- Paul JH, Myers B 1982. Fluorometric determinations of DNA in aquatic microorganisms by use of Hoechst 33258. *Appl environ Microbiol* 43 : 1393-1399.
- Paul JH, Jeffrey WH, DeFlaun M 1985. Particulate DNA in subtropical oceanic and estuarine planktonic environments. *Mar Biol* 90 : 95-101.

Schmidt G, Thannhauser SJ 1945. A method for the determination of desoxyribonucleic acid, and phosphoproteins in animal tissues. *J Biol Chem* 116 : 83-89.

Thoresen SS, Clayton JR Jr, Dortch Q, Ahmed SI 1983. A rapid technique for the determination of RNA and

DNA in marine phytoplankton. *J Plankton Res* 5 : 253-261.

*Reçu le 2 mai 1998; received May 2, 1998
Accepté le 13 août 1998; accepted August 13, 1998*

NEW CEPHALOPOD MOLLUSCS IN THE EASTERN MEDITERRANEAN : PREVIOUSLY UNNOTED SPECIES OR RECENT MIGRANTS ?

A. SALMAN*, T. KATAGAN* & S. v. BOLETZKY**

*Ege University, Science Faculty, Department of Biology, Section of Hydrobiology, 35100 Bornova-Izmir, Turkey
**Observatoire Océanologique de Banyuls, UMR 7628, Laboratoire Arago, BP 44, 66651 Banyuls-sur-Mer, France

CEPHALOPODA
OCTOPUS CF. *AEGINA/KAGOSHIMENSIS*
OCTOPOTEUTHIS MEGAPTERA
MEDITERRANEAN
IMMIGRATION

CÉPHALOPODES
OCTOPUS CF. *AEGINA/KAGOSHIMENSIS*
OCTOPOTEUTHIS MEGAPTERA
MÉDITERRANÉE
IMMIGRATION

ABSTRACT. – Thirteen adult individuals of a small octopus species of the *Octopus aegina* complex, 7 males and 6 females, were caught by trawl on bottoms ranging from 60 to 70 m of depth off the southern coast of Turkey, close to Mersin. This species (which is similar to *O. kagoshimensis*) was never before recorded in the Mediterranean. Further to the West on the southern Turkish coast (Gulf of Bodrum), a single individual of a pelagic squid of the genus *Octopoteuthis* was captured. The tentative identification as *O. megaptera* is based on the body shape and the presence and position of two caudal mantle photophores; this is the first record of this species in the Mediterranean. These observations are discussed with regard to questions of species identification and possible recent species range extensions due to immigration from the Atlantic, or from the Red Sea (Lessepsian migration).

RÉSUMÉ. – Dans la région de Mersin (Sud de la Turquie), 13 individus adultes d'une espèce de Poulpe appartenant au complexe appelé *Octopus aegina* (7 mâles et 6 femelles) ont été capturés sur des fonds de 60 à 70 m. Cette espèce (proche de *O. kagoshimensis*) n'a pas encore été signalée en Méditerranée. Plus à l'ouest, dans le golfe de Bodrum, un petit Calmar pélagique appartenant au genre *Octopoteuthis* (très probablement *O. megaptera*), a été capturé. Cette identification est basée essentiellement sur la forme du corps et la présence de deux photophores palléaux situés près du bord postérieur des nageoires ; il s'agit de la première signalisation de cette forme en Méditerranée. Ces observations sont discutées par rapport aux problèmes qui entourent l'identification des espèces et la reconnaissance d'éventuelles extensions des aires de répartition récentes dues à une immigration, soit à partir de l'Atlantique, soit à partir de la Mer Rouge (migration dite lessepsienne).

INTRODUCTION

The cephalopod fauna of the Mediterranean has been studied for centuries (for a review see Naef 1923, and recent revisions, e.g. Ruby & Knudsen 1972; Bello 1986; Mangold & Boletzky 1988; Barash & Danin 1988/89). This large body of systematic and zoogeographical information notwithstanding, additional species continue to turn up in different parts of the Mediterranean. Recent examples are the butterfly squid *Stoloteuthis leucoptera* recorded on the Italian coast (Orsi Relini & Massi 1991; Würtz *et al.* 1995), and the Atlantic bobtail *Sepiola atlantica* in the same area (Würtz *et al.* 1995). These finds raise the question whether the newly encountered cephalopods were

long present in the Mediterranean but were not (at least officially) recognized, or whether they have only recently entered the Mediterranean through the Straits of Gibraltar or through the Suez Canal. Especially in the Levantine basin, species recorded for the first time could be newcomers from the Red Sea (so-called Lessepsian migrants).

MATERIAL AND METHODS

Octopus specimens belonging to the *Octopus aegina* species-group were obtained between 60 and 70 m of depth (Fig. 1, Stations 1-3) with a commercial bottom trawl (30 m in total length, mesh size 20 mm knot to

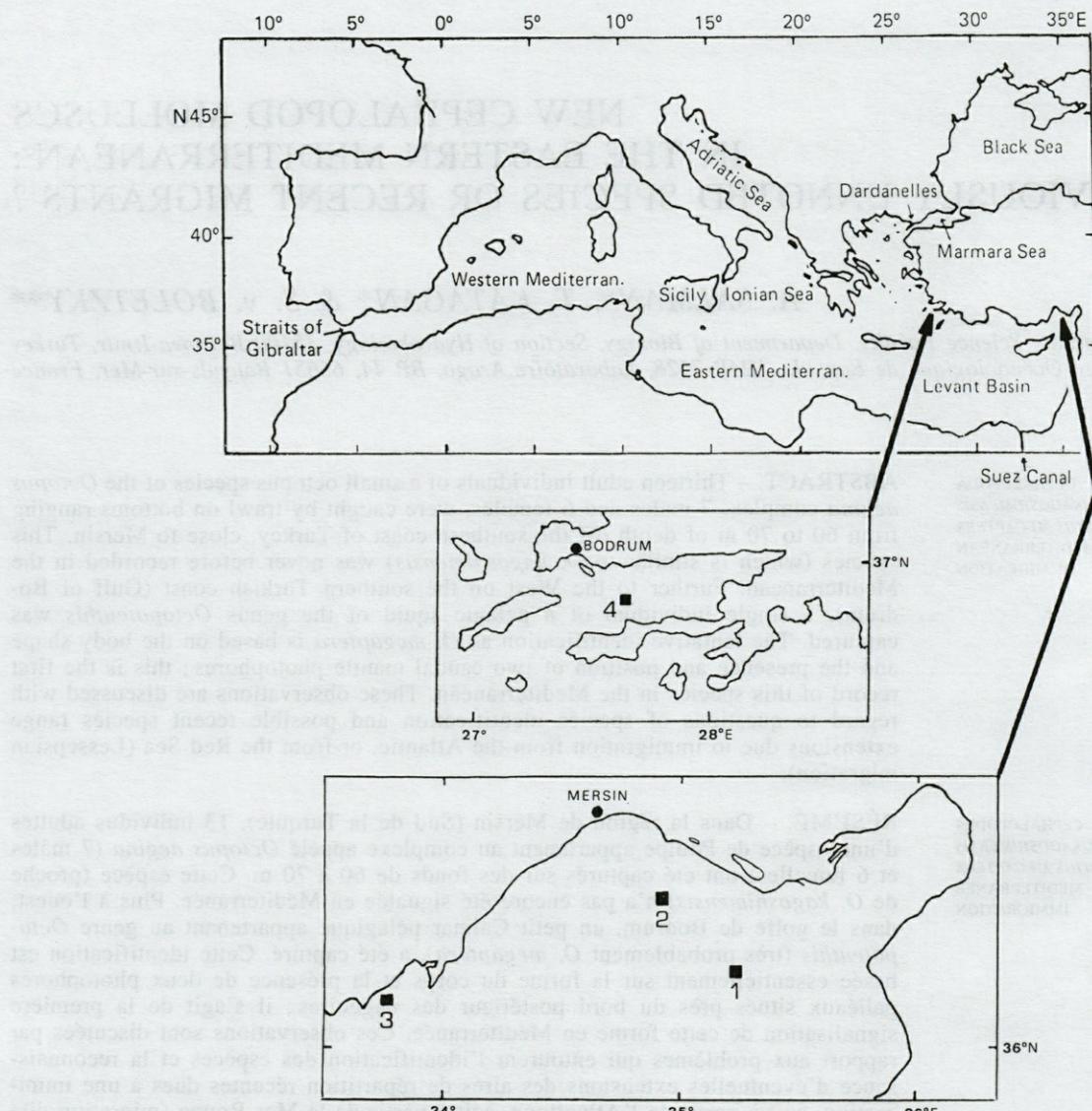


Fig. 1. – Sampling area on the South coast of Turkey. Note the relative proximity of the Suez Canal in comparison to the distance separating this coast from the Straits of Gibraltar. The larger inset map shows the three stations at which a total of 13 specimens of *Octopus cf. aegina/kagoshimensis* were caught (Station 1 : bottom depth (bd) 60 m, surface temperature (st) 17.9 °C, bottom temperature (bt) 15.8 °C, surface salinity (ss) 39.1 ppt, bottom salinity (bs) 39.2 ppt, haul from 36°16'0N/35°12'1E to 36°17'0N/35°12'8E. Station 2 : bd 70 m, st 17.3 °C, bt 15.7 °C, ss 39.0 ppt, bs 39.2 ppt, haul from 36°30'4N/34°55'1E to 36°31'0N/34°53'8E. Station 3 : bd 66 m, st 17.3 °C, bt 15.8 °C, ss 38.9 ppt, bs 39.2 ppt, haul from 36°08'3N/33°42'9E to 36°08'1N/33°44'4E). The smaller inset map shows the location of Station 4 where one *Octopoteuthis* sp. was caught (bd 730 m, 36°51'0N/27°40'4E).

knot). A total of 13 specimens ranging from 31 to 54 mm in dorsal mantle length (ML) were collected during three hauls on 23 and 24 April 1992 :

Station 1 : 1 male (ML 37 mm), 3 females (ML 38, 38, 43 mm).

Station 2 : 3 males (ML 34, 36, 54 mm), 2 females (ML 46, 54 mm).

Station 3 : 3 males (ML 31, 38, 44 mm), 1 female (ML 44 mm).

One specimen of *Octopoteuthis* sp. was caught at about 730 m of depth (Fig. 1, Station 4) using an experimental 2 m beam trawl (mesh 10 mm knot to knot) on 19 May 1991.

Close examination and photography of the specimens (preserved in 70 % ethanol) were made following standard procedures. The best preserved octopus specimens (1 female from Station 1, 1 male from Station 2) are documented by colour-photography to show the delicate skin sculpture and colours.

RESULTS

1. Species identification

1.1. *Octopus cf. aegina/kagoshimensis*

Robson (1929) pointed out the existence of several species that are closely related to *Octopus aegina*, which he considered members of a species-group. Our Mediterranean specimens clearly belong to this *Octopus aegina* complex; they were easily distinguishable from any of the Octopodinae so far known in the Mediterranean (Fig. 2A). The tentative identification as *O. cf. aegina/kagoshimensis* (see below, 2.) is based on the small adult size (less than 60 mm in dorsal mantle length), individual arm lengths (dorsal arms shortest), depth of interbrachial web (dorsal sector shallowest), skin sculpture (small tubercles, one conspicuous cirrus above each eye, four inconspicuous, longitudinal skin ridges arranged as corners of a lozenge on dorsal mantle surface), about 8-9 gill lamellae per outer demibranch. The (bilaterally symmetrical) rachidian teeth of the radula show a very indistinct gradation of lateral cusps turning periodically more rounded; there are no additional ectocones. The funnel organ is broadly W-shaped. The sexual duct of the male has a very peculiar terminal organ (cf. Robson 1929, Fig. 32) and contains large spermatophores, more than 30 mm in length. The female produces small eggs (ca 2 mm in chorionic capsule length).

1.2. *Octopoteuthis* sp (probably *O. megaptera*)

The single specimen of *Octopoteuthis* sp. caught near Bodrum was badly damaged during capture (Fig. 3); it is tentatively identified as *O. megaptera* based on the pointed, free mantle tip, the presence of two ventral mantle photophores located slightly anterior to the posterior end of the fins, and the absence of photophores at the bases of arms 3 and 4 (Nesis 1982). These characters exclude *O. sicula*, the only species of the genus so far known in the Mediterranean.

2. Skin patterns and inner anatomy of *Octopus cf. aegina/kagoshimensis*

One of the two subgroups of the *Octopus aegina* complex as defined by Robson (1929) is characterised by the absence of an ocellus on either side of the arm bases. This subgroup contains *Octopus aegina* Gray, 1849 and *O. hardwickei* Gray, 1849.

No ocellus is visible in our specimens; they do show, however, though rather faintly, the "four longitudinal ridges in crucifix arrangement on

dorsal mantle" (Norman 1992) which are characteristic for the whole *O. aegina* complex.

The terminal part ("penis") of the male duct closely resembles Fig. 32 in Robson (1929 : p. 114). This figure was drawn after *O. kagoshimensis*, considered a junior synonym of *O. aegina* by Robson. The loop-shaped structure figured (Robson loc. cit.) is easily recognizable through the intact surface of the visceral sac when the mantle is opened ventrally (Fig. 2B). It consists of a tube bent into a clasp or U-shape. The somewhat longer limb of the U has a pore at its distal end. In the specimen figured here, part of a broken spermatophore emerged from that orifice, so it became immediately clear that the pore is the penial opening. The opposite limb of the U ends in a sac-like expansion, the base of which bears a short lateral appendix. Dissection of this complex showed that this sac and its lateral appendix hide the curved canal ascending from the deeper parts of the spermatophoric complex. The terminal organ contained an intact spermatophore (Fig. 2B-D) which occupied the lumen of the canal, forming a complete loop with its distal end (Fig. 2D, E), while the curved proximal end was inserted in the hidden part of Needham's sac. The spermatophores are unarmed (crochets absent) and measure from 30 to 60 mm in length, nearly 40 mm in the specimen shown in Fig. 2.

In the female shown in Fig. 2, each distal oviduct measures about 25 mm in length, the proximal one fourth being the oviducal gland, which measures about 4 mm in diameter (Fig. 2F). The distal end of the oviduct opens into the mantle cavity without forming a papilla above the surface of the visceral complex.

The most advanced, yolk eggs in the ovary were not yet mature, but their total length of 3 mm indicates that the mature eggs must be small (chorion capsule about 2 mm in length without the chorion stalk).

DISCUSSION

Systematics of the Octopus aegina species-group

As mentioned above, Robson (1929) figured and described the male organs of *O. kagoshimensis* Ortmann, 1888, which he considered a junior synonym of *O. aegina* Gray, 1849 : "The structure of the penis and its accessory organ is very remarkable, and like that of no other Octopod which I have seen. From Fig. 32 it will be seen that it consists of (A) the penis proper with a short rounded appendix, (B) a second penial appendix,

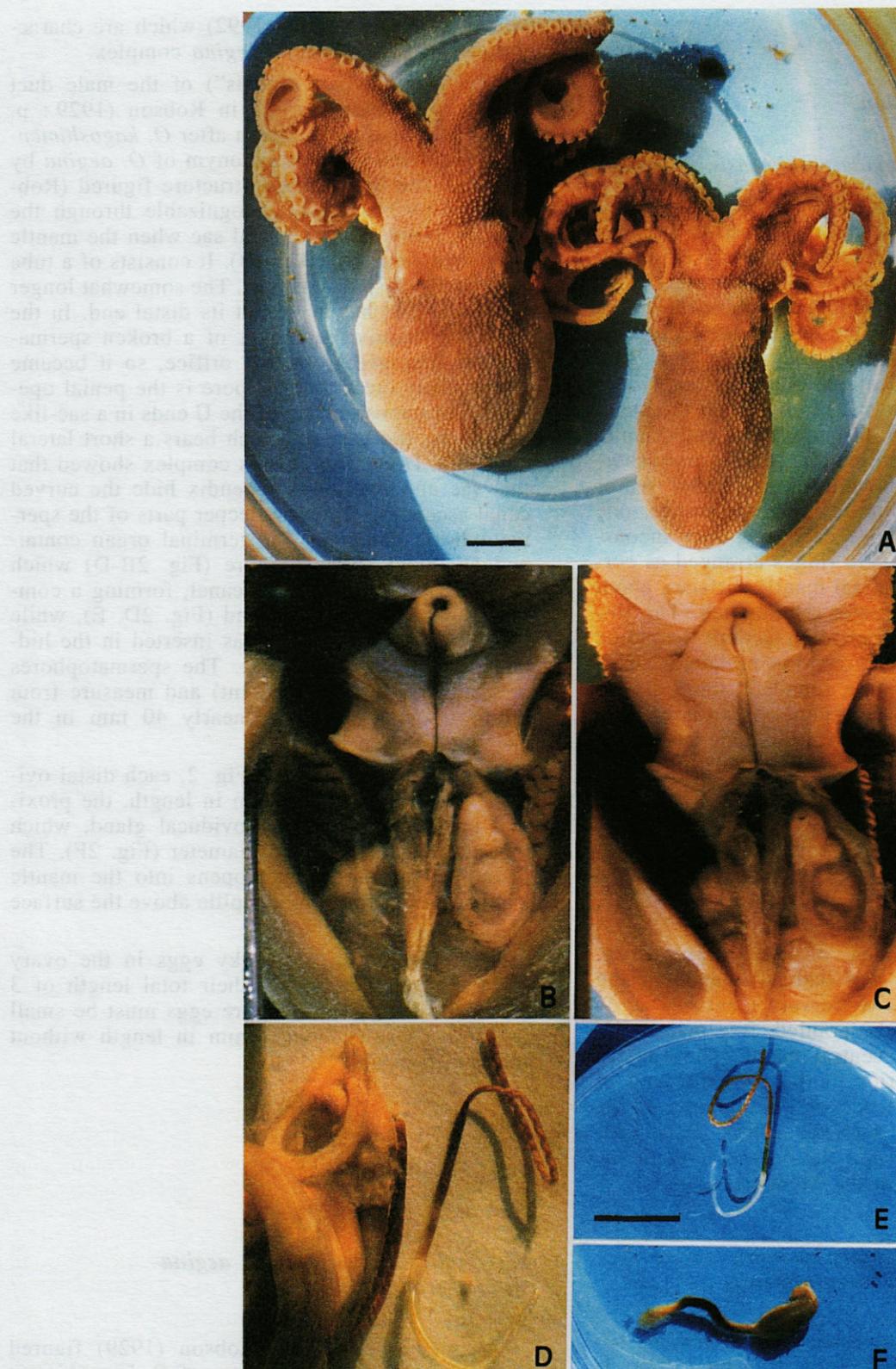


Fig. 2. — *Octopus cf. aegina/kagoshimensis*, preserved specimens. A, Female (left) and male (right) in dorsal view (scale bar : 10 mm). B, Funnel and visceral mass of male specimen in ventral view (muscular mantle cut open and spread laterally), note the clasp-shaped terminal organ of the sexual duct on the right side (left side in the animal). C, Similar view as in B, but distal part of terminal organ cut open to expose the end of the spermatophore enclosed in the organ. D, Same spermatophore as in C fully exposed, tilted (cf. E), placed next to the sexual duct complex dissected out. E, Same spermatophore, at lower magnification, in the orientation corresponding to that of the terminal organ in C and D (scale bar : 10 mm). F, Distal part of the left oviduct of the female, with the oviducal gland at right, at the same magnification as E.

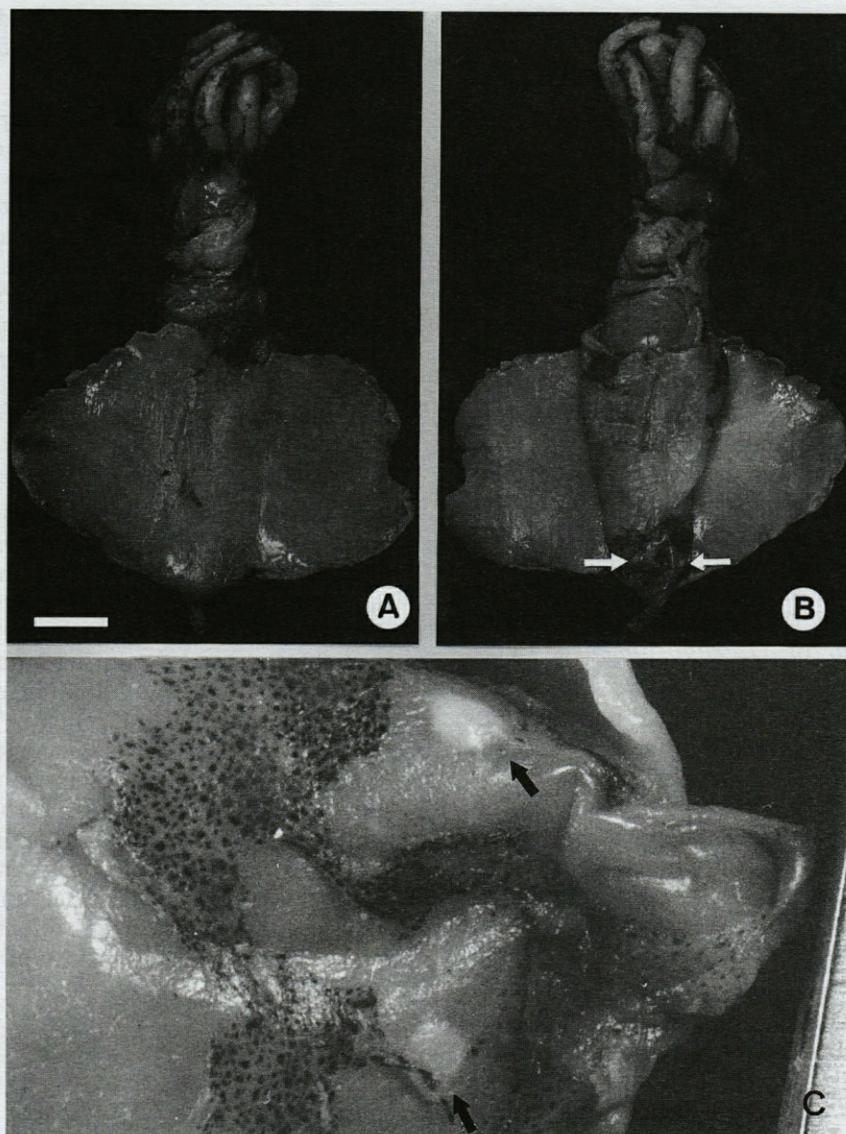


Fig. 3. – *Octopoteuthis* sp. (? *megaptera*), preserved specimen. A, Dorsal view (scale bar : 10 mm). B, Ventral view, arrows point at the ventral palleal photophores. C, Enlarged view (rotated 90° to the left) of the caudal part visible in B, with the photophores (arrows).

which is twice as long as the penis and is continued into (C) a third appendix, which is long and narrow and nearly five times as long as the penis. The duct joining the penis and Needham's organ is very long and slender. This remarkable ensemble is found in all four adult males in the type series of *kagoshimensis*. "Parts A, B, and C are not labelled in Robson's Fig. 32, but they may be recognized from the above description. As can be seen from our Fig. 2B-D, these three parts were misidentified by Robson; he apparently interpreted the loop-shaped terminal organ as "a third appendix".

Following the general classification of Robson (1929), Norman (1992) considers again two subgroups in the *O. aegina* species-group; his *Octopus aegina* subgroup is characterized by the

absence of ocelli. In a review of the shallow-water octopuses from Hong Kong, Norman and Hochberg (1994) consider the peculiar terminal organ (penis) of the male as a distinctive character of *O. kagoshimensis* in discussing a figure (Dong 1988, Fig. 107b) that was supposed to represent *O. aegina*. In contrast to Robson (1929), they indeed consider *O. kagoshimensis* a separate species. Consequently Norman and Sweeney (1997) give the following list of non-ocellate species of the *aegina* subgroup: "*O. aegina* Gray, 1849 (including junior synonyms *O. dollfusi* Robson, 1928 and *O. hardwickei* Gray, 1849), *O. burryi* Voss, 1950, *O. kagoshimensis* Ortmann, 1888, *O. marginatus* Taki, 1964 (including junior synonym *O. striolatus* Dong, 1976) and a number of species in the Pacific and Atlantic oceans historically trea-

ted under the names *O. granulatus* Lamarck, 1798 (e.g. Sasaki 1929) and *O. rugosus* Bosc, 1792 (e.g. Robson 1929)".

Of potential interest to our discussion is the Atlantic species *O. burryi* mentioned by Norman & Sweeney (1997), since the skin sculpture and colour patterns of this species (Hanlon & Hixon, 1980) appear similar to what can be seen in our Mediterranean specimens. It is noteworthy that spawning females of *O. burryi* carry their egg strings in the arm crown (Forsythe 1984) in a way similar to what was described by Eibl-Eibesfeldt & Scheer (1962) for an octopus that was identified as *O. aegina* by W. Adam of the Natural History Museum at Brussels. Incidentally, this specialist of cephalopod systematics described also *O. burryi* from the West African coast (Adam 1960, 1983). The question whether our Mediterranean specimens might be related to this species can be answered in the negative, however, since the genital system of male *O. burryi* lacks the characteristic penial loop of *O. kagoshimensis* (Voss 1951).

Toll and Voss (1998) conclude that *Octopus aegina* should be considered a nomen dubium, whereas *O. kagoshimensis* Ortmann, 1849 and *O. hardwickei* Gray, 1849 may be valid species, the former having unarmed spermatophores (crochets absent), whereas the spermatophores of *O. hardwickei* are armed (with crochets).

Lessepsian migration

Our octopus specimens clearly differ anatomically from the Atlantic *O. burryi*, whereas striking anatomical similarities with the Indo-Pacific *O. aegina/kagoshimensis* exist. The question thus is whether the Mediterranean form observed on the southern coast of Turkey could be a Lessepsian migrant.

Spanier & Galil (1991) pointed out that Lessepsian migration is a continuous process, and that many migrant species reach the southern Turkish coast. In our *Octopus cf. aegina/kagoshimensis*, conditions for Lessepsian migration would be particularly favourable if the females really tend to use empty bivalve shells when brooding their eggs, as described by Eibl-Eibesfeldt & Scheer (1962) for an individual from the Nicobar islands (later identified as *O. aegina* by W. Adam, as mentioned above). Empty bivalve shells remaining attached to a hull below the water line could be adopted by a female octopus when a ship heaves to in shallow water or calls at a port. Thus a passive transfer of brooding females from the Indian Ocean via the Red Sea to the Mediterranean is at least conceivable. What is particularly significant in the report of Eibl-Eibesfeldt & Scheer (1962) is that the observed female did not attach her eggs to the inside of the bivalve shell

in which she lived. She carried her eggs in the arms and thus could leave her den without abandoning her eggs.

The habitation depth of *Octopus cf. aegina/kagoshimensis* on the southern Turkish coast (60 to 70 m of depth) raises some ecological questions if the species has really arrived from shallow waters of the Red Sea (cf. Adam 1973 : records from the region of Eilat!). Such questions can only be answered by new samples from areas closer to the Egyptian coast. In any event, it seems more likely that females with eggs enter the Mediterranean as Lessepsian migrants, rather than that planktonic early juveniles or advanced benthic young migrate through the Suez Canal.

In contrast to what pleads in favour of Lessepsian migration in the *Octopus* species considered here, an introduction of *Octopoteuthis megaptera* via the Suez Canal seems rather unlikely. This dominantly mesopelagic species (which ascends to epipelagic levels only during the night) would probably not survive during a passage through the Suez Canal, although floating egg masses might stand accidental displacement. The most conceivable candidates for displacement would be egg masses surviving in ballast tank water of ships entering the Mediterranean through the Suez Canal. However, it seems more likely that *O. megaptera* has so far gone unnoticed in the Mediterranean, or else that animals and/or egg masses have been carried into the Mediterranean by the surface water inflow of the straits of Gibraltar.

CONCLUSION

Clearly, more samples of the two species observed for the first time in the Mediterranean are needed to solve the open questions. This may be difficult for *Octopoteuthis megaptera* given the general scarcity of small pelagic squids. In contrast, the occurrence of *Octopus cf. aegina/kagoshimensis* at different stations on the southern coast of Turkey suggests that more material of this species could be collected for a detailed study of both biological and taxonomic features. With the biochemical and molecular methods now available for the study of populations, species, and phylogenetically defined groups, it should be possible to clarify the systematic relationships of this octopus species and its closest allies outside the Mediterranean.

ACKNOWLEDGEMENTS. — We are grateful to Prof. L. Laubier (Marseille) for his critical reading of an early draft of this paper. Dr. F.G. Hochberg (Santa Barbara, California) is gratefully acknowledged for his advice during the examination of the specimens and for invaluable assistance in the literature search.

REFERENCES

- Adam W 1960. Les Céphalopodes de l'Institut Français d'Afrique Noire. II. *Bull Inst Franç Afr Noire* 22 : 465-511.
- Adam W 1973. Cephalopoda from the Red Sea. *Contr Knowl Red Sea* 47 : 9-47.
- Adam W 1983. Cephalopoda from West and South Africa. *Atlantide Rep* 13 : 151-180.
- Barash A, Danin Z 1989. Marine Mollusca at Rhodes. *Isr J Zool* 35 : 1-74.
- Bello G 1986. Catalogo dei Molluschi Cefalopodi Vienti nel Mediterranea. *Boll Malacologico* 22 : 197-214.
- Dong Zh 1988. Fauna Sinica, Phylum Mollusca, Class Cephalopoda. Science Press, Beijing, 201 p.
- Eibl-Eibesfeldt I, Scheer G 1962. Das Brutpflegeverhalten eines weiblichen *Octopus aegina* Gray. *Z Tierpsychol* 19 : 257-261.
- Forsythe JW 1984. Observations on the reproductive biology of *Octopus burryi*, Voss 1950. *Amer Malac Bull* 2 : 92.
- Hanlon RT, Hixon RF 1980. Body patterning and field observations of *Octopus burryi* Voss, 1950. *Bull Mar Sci* 30 : 749-755.
- Mangold K, Boletzky Sv 1988. Mediterranean Cephalopod Fauna. In *The Mollusca* Wilbur KM, ed., vol. 12. Clarke MR, Trueman ER, eds. Paleontology and neontology of cephalopods. London, Academic Press : 315-330.
- Naef A 1923. Die Cephalopoden (Systematik). *Fauna Flora Golf Neapel* 35 (I-1) : 1-863.
- Nesis KN 1982. Cephalopods of the World. Neptune City NJ : TFH Publications, 351 p.
- Norman MD 1992. Systematics and Biogeography of the Shallow-Water Octopuses (Cephalopoda : Octopodidae) of the Great Barrier Reef, Australia. Ph D Dissertation, Univ Melbourne, 281 p.
- Norman MD, Hochberg FG 1994. Shallow-water octopuses (Cephalopoda : Octopodidae) from Hong Kong's territorial waters. In *The Malacofauna of Hong Kong and Southern China III* (B Morton, ed.). Proc 3rd Intern Workshop on the Malacofauna of Hong Kong and Southern China, Hong Kong (13 April-1 May 1992) : 141-160.
- Norman MD, Sweeney MJ 1997. The Shallow-water Octopuses (Cephalopoda : Octopodidae) of the Philippines. *Invertebr Taxonomy* 11 : 89-140.
- Orsi Relini L, Massi D 1991. The Butterfly Squid *Stoloteuthis leucoptera* in the Mediterranean. *J mar biol Ass UK* 71 : 47-51.
- Robson GC 1929. A Monograph of the Recent Cephalopoda. Part I, Octopodinae. London : The British Museum Publications, 236 p.
- Ruby G, Knudsen J 1972. Cephalopoda from the Eastern Mediterranean. *Isr J Zool* 21 : 83-97.
- Spanier E, Galil BS 1991. Lessepsian migration : a continuous biogeographical process. *Endeavour* NS 15 : 592-596.
- Toll RB, Voss GL 1998. The Systematic and Nomenclatural Status of the Octopodinae Described from the West Pacific Region. In *Systematics and Biogeography of Cephalopods* (Voss NA, Vecchione M, Toll RB & Sweeney MJ, eds). *Smiths Contr Zool* 586 : 489-520.
- Voss GL 1951. Further description of *Octopus burryi* Voss with a note on its distribution. *Bull Mar Sci Gulf Caribbean* 1 : 231-240.
- Würtz M, Matricardi G, Repetto N 1995. Sepiolidae (Mollusca, Cephalopoda) from the lower Tyrrhenian Sea, Central Mediterranean. *Bull Inst océanogr Monaco* n° sp. 16 : 35-39.

Reçu le 4 février 1998; Received February 4, 1998
Accepté le 6 juillet 1998; Accepted July 6, 1998

EFFECTS OF THERMAL POLLUTION AND NUTRIENT DISCHARGES ON A SPRING PHYTOPLANKTON BLOOM IN THE INDUSTRIAL AREA OF THE LAGOON OF VENICE*

G. SOCAL, F. BIANCHI, L. ALBERIGHI

Consiglio Nazionale delle Ricerche, Istituto di Biologia del Mare, Castello 1364/A, 30122 Venezia, Italy

LAGUNE DE VENISE
SELS NUTRITIFS
FLORAISON DE PHYTOPLANCTON
POLLUTION THERMIQUE
SKELETONEMA COSTATUM

LAGOON OF VENICE
NUTRIENTS
PHYTOPLANKTON BLOOM
THERMAL PERTURBATION
SKELETONEMA COSTATUM

RÉSUMÉ. – Dans le but de suivre une floraison printanière de phytoplancton dans une zone touchée par les eaux de refroidissement d'une centrale thermique, les variations temporelles des paramètres hydrochimiques et du phytoplancton ont été étudiées dans la partie centrale de la lagune de Venise. Des échantillons ont été prélevés une fois par semaine, dans dix stations, du début à la fin de la floraison, de février à mai 1986. L'algue responsable de la floraison était la Diatomée *Skeletonema costatum* (Grév.) Cl. qui présentait des densités très élevées (jusqu'à 6×10^7 cellules dm^{-3}) ; la communauté était ensuite principalement représentée par des phytoflagellés et des Diatomées pennées. A la fin du mois de mai, on a enregistré, dans cette même zone, une croissance progressive des différentes classes. Des analyses statistiques ont été appliquées pour mettre en évidence les effets thermiques : les résultats ont montré que les variations quantitatives du phytoplancton étaient seulement transitoires. Aucun effet permanent sur la composition des espèces n'a été observé, probablement en raison des caractéristiques hydrodynamiques du canal Malamocco-Marghera. Les données suggèrent aussi la superposition de deux formes de pollution différentes : la pollution thermique (engendrée par la centrale thermique) et la pollution chimique (due aux nombreuses industries dans la zone étudiée).

ABSTRACT. – In order to follow a spring phytoplankton bloom in an area affected by cooling waters discharged from a thermoelectric power plant as well as by high dissolved nutrient concentrations, hydrochemistry and phytoplankton time trends were studied in the industrial area of the Venice lagoon. Samples were collected weekly from the beginning of the bloom until it ended, from February to May 1986, in 10 stations. The centric diatom *Skeletonema costatum* (Grév.) Cl. (abundances up to 6×10^7 cells dm^{-3}) was responsible for the bloom ; afterwards, the community was mainly represented by phytoflagellates and pennate diatoms. At the end of May, slow growth of various taxa was recorded in the area. Statistical analyses were performed to highlight thermal and chemical effects : results showed that modifications in phytoplankton abundances due to thermal perturbation were only transient. Permanent effects on species composition were not observed, probably because of the strong hydrodynamics of the Malamocco-Marghera channel. The data also showed that thermal pollution was partly masked by pollutant inputs from industrial plant in the study area.

INTRODUCTION

Several studies regarding biological effects on primary production and phytoplankton communities, caused by discharge of cooling waters from nuclear and thermoelectric power plants, have been carried out in the Baltic (Ilus & Keskitalo 1987, Keskitalo 1987, Edler *et al.* 1980) and Wes-

tern North Atlantic (Carpenter 1973). In the Mediterranean coastal area, data from French waters near Marseilles (Gulf of Fos, Minas 1977), Northern and Central Tyrrhenian (Innamorati *et al.* 1980, Ioannilli *et al.* 1980, Crema *et al.* 1980) and Northern Sardinian waters (Arru *et al.* 1989) are available. Observations from the Po Delta also concern nearby areas of the Adriatic (Solazzi *et al.* 1990).

* The data presented here were collected with funds from the Ente Nazionale per l'Energia Elettrica (ENEL), Venice.

Some authors have demonstrated that cooling water outputs may become a source of thermal pollution, depressing phytoplankton primary production (Morgan & Stross 1969) or changing the succession of species composition (Bourgade 1977, Innamorati *et al.* 1980, Ilus & Keskitalo 1987, Solazzi *et al.* 1990). Other authors state that the effects of thermal discharges are largely overestimated, considering that legal limits imposed on power plants (at least for Italy) are stricter than necessary, in order to protect the biological resources of coastal sites (Cironi *et al.* 1993). The debate is therefore still open.

In the lagoon of Venice, a thermoelectric power plant belonging to the "Ente Nazionale per l'Energia Elettrica" (ENEL) is located in the central basin, close to the industrial area of Fusina. When working at full power (960 MWatts), its cooling wastes increase the water temperature by 10 °C so that, in summer, the lagoonal waters may reach very high temperatures. For this reason, the plant was restricted to working at two-thirds of its maximum power, according to laws fixing the upper temperature limit of the lagoonal waters, close to the outflow, at 30 °C. In 1979, the Italian Ministry for Industry allowed the plant to work at full power for a limited period of time, during which a series of experimental studies on evaluating the effects of cooling waters on the surrounding biological communities was to be performed.

For this purpose, a technical-scientific commission was set up and one of the subjects to be studied was phytoplankton. Since spring phytoplankton blooms usually occur in the central basin of the lagoon of Venice (Voltolina 1970, 1973), this study aimed at : i) describing the space/time evolution of a phytoplankton bloom from beginning to end, in relation to the hydrological and chemical features of the waters close to the power plant; ii) highlighting phytoplankton species composition and abundance trends, according to distance from the thermal output, in order to ascertain whether modifications in the communities are caused by the thermal plume.

These topics are discussed in the present paper.

MATERIALS AND METHODS

Sampling area : The central basin of the lagoon of Venice is connected with the sea through the Malamocco-Marghera channel, which introduces salt water from the Northern Adriatic with tides. The morphology of this basin has been greatly modified. Over the last 40 years, the main operations have been :

- enclosure of marshes for aquaculture, limiting tidal spread (Avanzi *et al.* 1980);
- excavation of the Malamocco-Marghera channel to a depth of 14 m, changing the hydrodynamics of the

area, with northward displacement of the sill (Cavazzoni 1977);

— setting up of heavy industry at Marghera, which caused evident pollution (Tiso 1966; Giordani Soika & Perin 1974; Perin 1975; Moretti *et al.* 1976; Campesan *et al.* 1981).

Lastly, the city of Venice adds its own anthropic pollution to the system. Cooling waters from the ENEL power plant at Fusina, about 1 km before immission into the Malamocco-Marghera channel, are discharged into this very complex ecosystem.

Samplings : Samplings were performed in spring 1986 : ten stations were selected, representing a series of gradual and/or different situations (Fig. 1). One station was located close to agricultural inputs (Tessera, st. 1) and another near the urban waste dump of Mestre (S. Giuliano, st. 2), both characterized by frequent phytoplankton blooms (Voltolina 1973). Near the ENEL power plant, stations were located at the water intake point (st. 3), close to the thermal waste outflow point (st. 5, at the confluence between the mouth of the Naviglio del Brenta and the Malamocco-Marghera channel) and in an intermediate position (st. 4). Other stations were set along the main channels through which thermal advection with the central basin takes place : the Malamocco-Marghera channel (st. 6 and 7) and the Fusina New Channel (st. 8, 9 and 10).

Samples were taken at the surface from February 27 to May 29 1986, in order to follow the phytoplankton bloom from beginning to end : they were collected during the last period of ebb tide, to observe the maximum effects of effluent on the system. Measurements were made weekly at stations 1, 2, 3 and 5, as these were considered the most representative points, and fortnightly at the other stations.

Transparency was estimated by a Secchi disc, temperature and salinity by a RS-5 inductive salinometer. Dissolved oxygen concentrations were determined by the Winkler method, as reported by Strickland & Parsons (1972); percent saturation values were calculated according to Weiss (1970). pH was measured on a Beckman pH-meter; readings were corrected for *in-situ* temperature, following Gieskes (1969).

Samples for determination of dissolved nutrients, filtered on to Whatman GF/C glass fiber filters (1 µm pore size), were cooled with dry ice and stored at -25 °C until analysis, which was performed using a Technicon Autoanalyzer for nitrites, nitrates and orthosilicates (Strickland & Parsons 1972). Ammonia and orthophosphates were analysed manually, according respectively to Solorzano (1969) and Strickland & Parsons (1972). All samples that exceeded the upper limit of the analytical range were diluted with synthetic sea water.

Chlorophyll *a* determinations were made on Whatman GF/C filters, disaggregated with a homogenizer and extracted following Strickland & Parsons (1972); chlorophyll *a* and pheopigment concentrations were calculated according to Lorenzen (1967).

Samples for phytoplankton counting and species composition analysis were fixed in hexamethylene-tetramine-buffered formalin. Samples were counted after settling in chambers varying from 2 to 25 ml on an ICM405 Zeiss inverted microscope, according to Utermöhl (1958). About 200 cells were counted for each

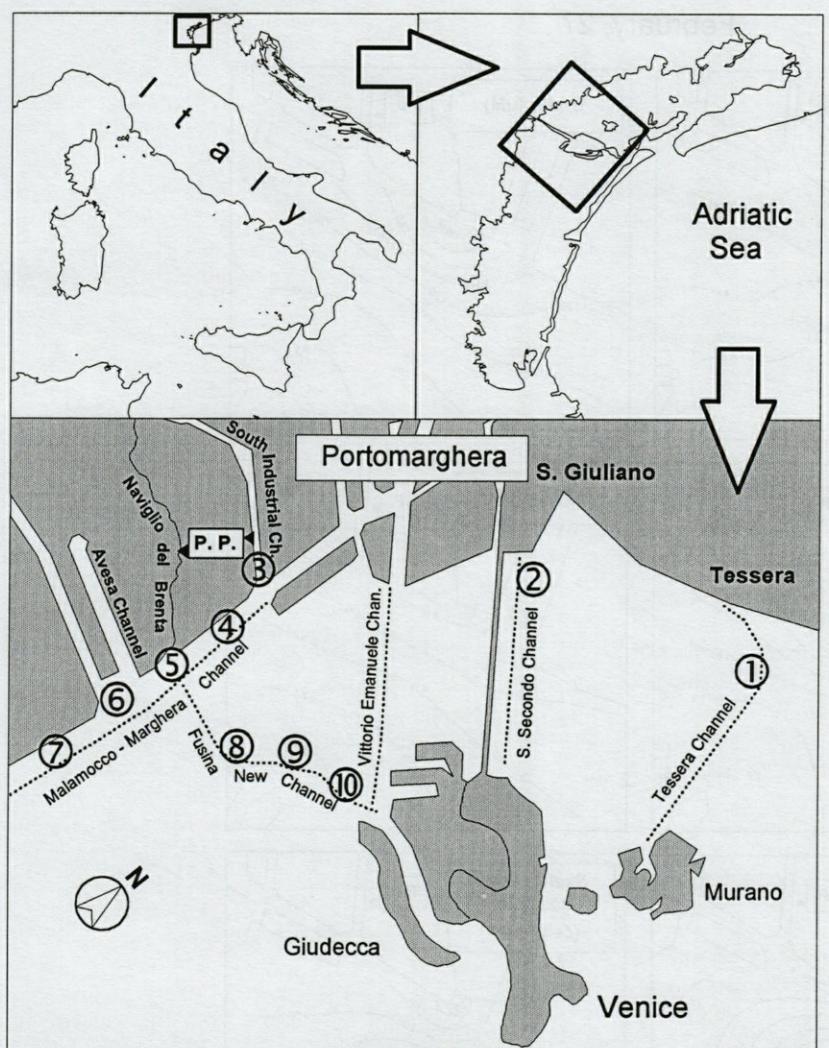


Fig. 1. – Sampling area
(P.P. = power plant).

sample. Taxonomic identification was performed using the references proposed by Sournia (1978). Small flagellates mainly belonging to Cryptophyceans, Prasinophyceans and Prymnesiophyceans were counted as phytoflagellates and are reported as cells dm^{-3} .

Species diversity was calculated according to Shannon & Weaver (1963).

Statistical analyses were performed after logarithmic transformation of chlorophyll *a*, pheopigments and phytoplankton data, following Sokal & Rohlf (1981).

Results are discussed together with observations from data collected the following year (1987), in the same period and area (Socal *et al.* 1989, Alberighi *et al.* 1992).

RESULTS

Figures 2, 3 and 4 show, as synoptic pictures, the gradual changes in the main variables occurring before (February 27), during (March 27) and after (May 16) the phytoplankton bloom in the industrial area.

Hydrological features and nutrients

Water transparency was very low, because of sediment inputs from the hinterland, tidal drainage from neighbouring channels and resuspension from sediments. Secchi disc readings ranged between 0.2 and 1.2 m, with an irregular temporal trend. Water temperatures showed a minimum of 1.2 °C (st. 1, February 27) and a maximum of 27.8 °C (st. 5, May 22). The pattern of the Fusina thermal plume was evident during all samplings and was revealed by the gradient encountered proceeding along the Malamocco-Marghera and Fusina New Channels (Figs. 2, 3 and 4). Stations 9 and 10, the farthest from the plant, showed similar values to those located in the northern basin (st. 1 and 2; Table I). Salinity showed average values of about 30 PSU in most stations; freshwater outputs of little importance were evident at stations 1, 2 and 5. pH ranged from 7.89 to 9.07. Dissolved oxygen ranged between a maximum of 13.0 and a minimum of 2.4 $\text{cm}^3 \text{dm}^{-3}$, respectively at the beginning and end of spring

February, 27

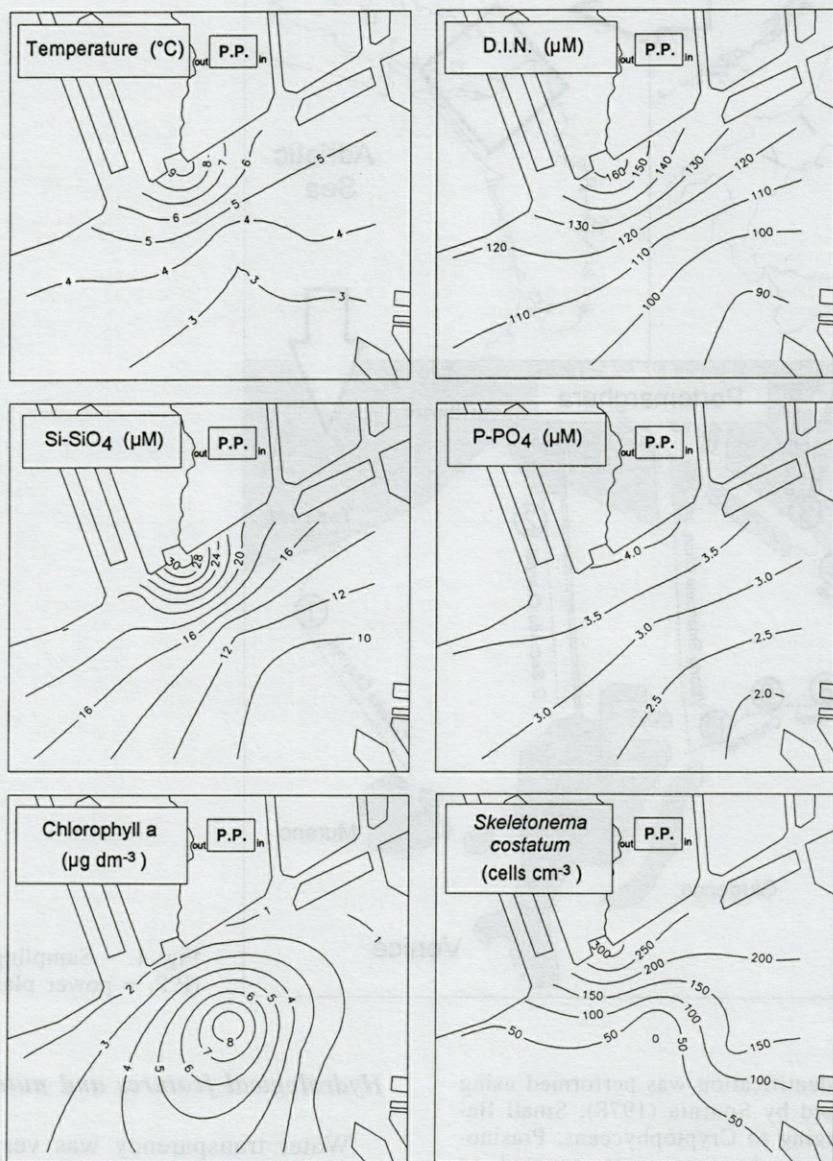


Fig. 2. – Isolines of temperature, dissolved inorganic nitrogen (DIN), orthosilicates (Si-SiO₄), orthophosphates (P-PO₄), chlorophyll *a* and *Skeletonema costatum* abundances, as detected in the industrial area, during the pre-bloom situation (February 27).

(st. 9, March 27; st. 2, May 29). Oxygen saturation values showed a broad range (46-211 %), because of production and respiration processes. Values exceeded 100 % during the first sampling period and became progressively undersaturated as spring proceeded. Only at stations 1 and 2 was no regular trend observed throughout the period.

Among nutrients, dissolved inorganic nitrogen (DIN) ranged between 2.9 (st. 9, April 2) and 194.3 μM (st. 2, March 12), showing mean values of up to 130 μM in stations 3 and 4, close to the industrial area (Table I). High concentrations were found along the Malamocco-Marghera channel,

moving with the tidal wave (Figs. 2, 3 and 4). Nitrates represented the prevalent oxidation form of nitrogen, with wide variations from 0.9 to 142.5 μM . The main nitrate fraction was very high at stations 3, 4, 5 and 6, near the industrial zone and the Naviglio del Brenta (Fig. 5A). In stations 3, 4 and 5, nitrate concentrations showed no significant depletion in time, probably because of frequent pollution, while a decreasing trend during the first sampling period was evident in the other stations. Ammonia concentrations were lower than those of nitrates, showing higher percentages only in stations 1 and 2, less influenced by industrial

Table I. – Averages and standard deviations for each parameter in the sampled stations during 1986
(n = number of observations).

parameters	units	stations		1 (n = 15)		2 (n = 15)		3 (n = 15)		4 (n = 8)		5 (n = 15)	
		avg	sd	avg	sd	avg	sd	avg	sd	avg	sd	avg	sd
Transparency	m	0.8	0.2	0.7	0.3	0.8	0.2	0.8	0.2	0.8	0.2	0.8	0.2
Temperature	°C	14.6	6.8	14.7	6.3	16.0	6.1	15.8	6.2	19.9	5.0		
Salinity	PSU	26.4	2.0	26.5	2.2	30.1	1.2	29.7	1.5	27.7	1.6		
pH		8.57	0.29	8.27	0.24	8.11	0.11	8.13	0.12	8.06	0.10		
Dissolved Oxygen	cm ³ dm ⁻³	7.5	2.0	6.0	2.3	5.7	1.2	5.8	1.4	5.5	1.3		
Oxygen Saturation	%	122.5	29.6	96.0	30.7	97.8	12.6	98.0	15.7	99.3	17.1		
Diss. Inorg. Nitrogen	µM	31.2	28.2	62.9	36.3	133.2	24.7	136.6	37.9	94.5	29.4		
Orthophosphate	µM	4.3	4.1	9.4	5.2	7.0	2.5	10.5	6.8	5.1	1.4		
Orthosilicate	µM	23.3	13.0	23.2	10.2	16.3	4.3	17.9	3.7	19.9	6.7		
N/P	molar	26.8	45.7	9.0	9.0	21.8	10.0	16.8	9.9	20.7	11.2		
Chlorophyll a	µg dm ⁻³	5.3	3.9	20.7	26.6	8.9	10.2	7.7	7.2	4.8	4.1		
Pheopigments	µg dm ⁻³	0.8	1.1	5.6	6.4	2.3	2.3	1.8	1.6	2.4	2.1		
Total Phytoplankton	cells cm ⁻³	3459	5799	10017	16328	3236	4464	5094	7746	3491	5265		
parameters	units	stations		6 (n = 8)		7 (n = 8)		8 (n = 8)		9 (n = 8)		10 (n = 8)	
		avg	sd	avg	sd	avg	sd	avg	sd	avg	sd	avg	sd
Transparency	m	0.8	0.2	0.8	0.2	0.6	0.1	0.7	0.1	0.8	0.2		
Temperature	°C	17.1	6.2	15.7	6.2	15.6	7.4	14.6	6.3	14.0	6.5		
Salinity	PSU	29.6	1.8	30.3	1.5	30.0	1.1	30.1	1.0	30.8	1.0		
pH		8.14	0.11	8.20	0.14	8.26	0.19	8.38	0.20	8.34	0.18		
Dissolved Oxygen	cm ³ dm ⁻³	5.8	1.4	6.1	1.6	7.1	2.6	8.1	2.8	7.4	3.1		
Oxygen Saturation	%	100.4	17.3	104.1	23.2	118.2	30.6	133.7	39.4	119.1	41.9		
Diss. Inorg. Nitrogen	µM	95.5	33.3	67.7	31.3	61.6	32.8	42.2	25.7	37.4	22.3		
Orthophosphate	µM	6.1	2.2	4.6	1.5	5.4	1.8	4.6	2.1	3.7	2.0		
Orthosilicate	µM	15.3	5.4	12.7	5.3	12.3	5.6	12.2	5.5	10.9	4.6		
N/P	molar	17.6	10.5	16.3	10.8	13.7	12.4	11.8	12.5	13.9	15.2		
Chlorophyll a	µg dm ⁻³	6.3	4.5	9.0	8.2	9.8	11.5	10.5	11.3	9.3	87.8		
Pheopigments	µg dm ⁻³	1.9	2.6	2.8	4.2	3.7	5.5	2.2	2.5	2.0	2.5		
Total Phytoplankton	cells cm ⁻³	4787	7609	5366	9200	5775	9362	7926	13157	5558	8856		

nitrate wastes : averages were 12.2 and 26.9 µM (Fig. 5A, respectively 39 and 42 % of DIN), with a maximum in station 4 (average = 39.4 µM). Nitrites varied between 1 and 2 µM. Orthophosphate concentrations were high on average, ranging from 3.7 to 10.5 µM, with a trend increasing over the sampling period (Figs. 2, 3 and 4) and decreasing both from the inner industrial area and from the Naviglio del Brenta towards the discharge channels, as detected for DIN. The high P-PO₄ levels measured at station 2 (average = 9.4 µM) are to be ascribed to the urban waste dump of Mestre : in fact, the lowest mean N/P ratios were obtained here (average = 9), while at Tesserà, the low P-PO₄ levels measured at the beginning of the sampling period led to N/P ratios of up to 160. In the other stations, this ratio showed means of 15-20 (Table I). Orthosilicates showed a regular pattern in almost all stations, indicating the weak relation of this nutrient to industrial waste (Figs. 2, 3 and 4); the highest values were found at stations 1, 2 and 5 (averages = 20-23 µM).

Phytoplankton biomass, numerical abundance and species composition

Chlorophyll a averages ranged between 5 (st. 5) and 21 µg dm⁻³ (st. 2), showing a bimodal time

distribution, common to almost all stations, and indicating that phytoplankton growth occurred in two distinct periods : the first (end of March – beginning of April) took place over the entire area, with a peak of up to 50 µg dm⁻³; the second (during May) showed a very pronounced but local peak at S. Giuliano (about 100 µg dm⁻³). Between these periods, the biomass decreased considerably. Chlorophyll horizontal distribution in the industrial area revealed higher concentrations in the Fusina New Channel, with a tendency to spread to the other areas as the season proceeded (Figs. 2, 3 and 4). Pheopigments were low during the first sampling period (values very close to 0 µg dm⁻³), but increased with increasing biomass. Peaks were found at the end of the growth period, during which cell senescence took place.

Phytoplankton counting data showed a similar trend, with peaks respectively on April 2 (6.5×10^7 cells dm⁻³) and May 22 (1.1×10^7 cells dm⁻³), both off Mestre (st. 2; Fig. 6A).

Phytoplankton communities were mainly dominated by diatoms (86-94 % of the total; Fig. 5B), with the exception of station 1, where phytoflagellates (cryptophyceans) were abundant; however, phytoflagellates were found throughout the sampling period.

March, 27

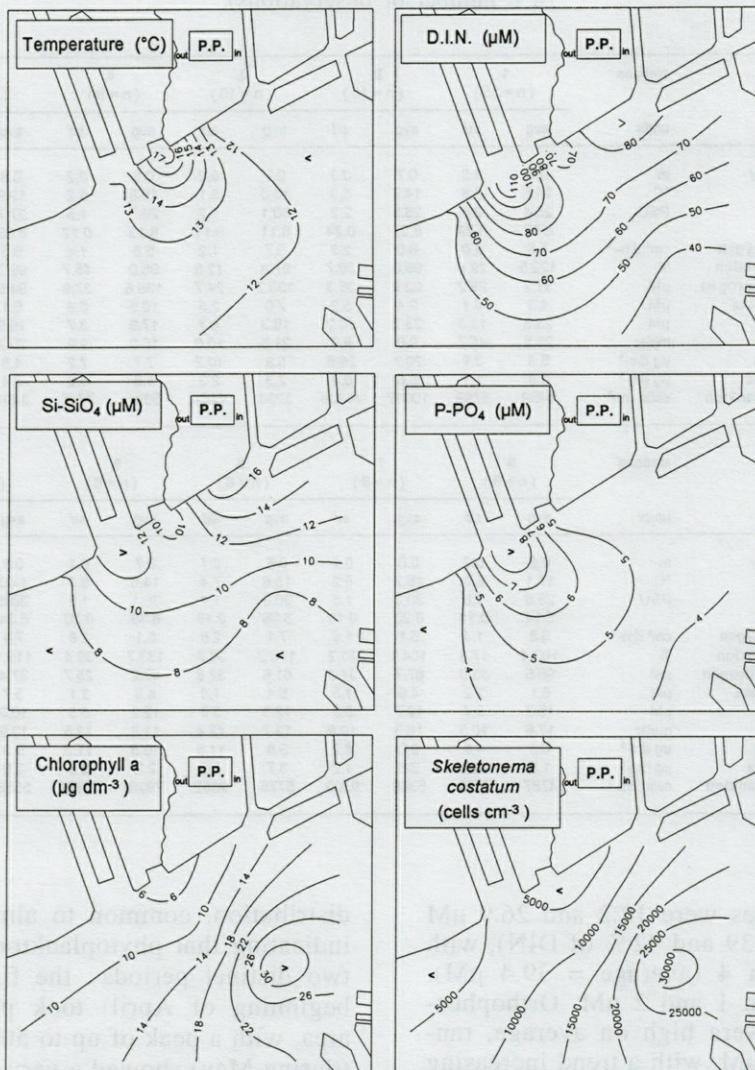


Fig. 3. – Isolines of temperature, dissolved inorganic nitrogen (DIN), orthosilicates (Si-SiO₄), orthophosphates (P-PO₄), chlorophyll a and *Skeletonema costatum* abundances, as detected in the industrial area, during the bloom situation (March 27).

As already described for the lagoon of Venice (Voltolina 1975; Socal *et al.* 1987; Tolomio 1993), most of the taxa refer to pennate diatoms. As regards cell abundances, the centric diatom *Skeletonema costatum* dominated the community for most of the sampling period (Fig. 5B). A first bloom peak ($> 10^7$ cells dm^{-3}) was recorded at the power plant outflow on March 18 (water temperature = 17.4°C), about two weeks before the other stations (arrow in Fig. 6A); this growth lasted only a few days. In the surrounding area, the bloom started at the end of March and peaked on March 27 and April 2 (Fig. 6A). *S. costatum* reached peaks of 6×10^7 cells dm^{-3} (94 % of the total) at S. Giuliano, an area affected by human wastes (Fig. 6A). It spread over the whole central basin and the canals in the city of Venice, cha-

racteristically colouring the water dark brown. During sampling, *S. costatum* also reached high numerical abundances in the Fusina New Channel (up to 3.5×10^7 cells dm^{-3}), mainly in an intermediate area, considered as a sill between the northern and central basins, where hydrodynamics are very weak (Figs. 2, 3 and 4). Conversely, *S. costatum* was less abundant at station 1 (northern basin, Fig. 5B).

The apparent discrepancy between chlorophyll concentration and *S. costatum* abundances, as shown in Figs. 2 and 4, is due to the presence of other taxa in the community on February 27 and May 16.

The remaining phytoocoenosis was regularly represented by benthic diatoms such as *Navicula cryptocephala*, *N. ramosissima*, *Amphora exigua* and *Nitzschia longissima*, most of them resuspen-

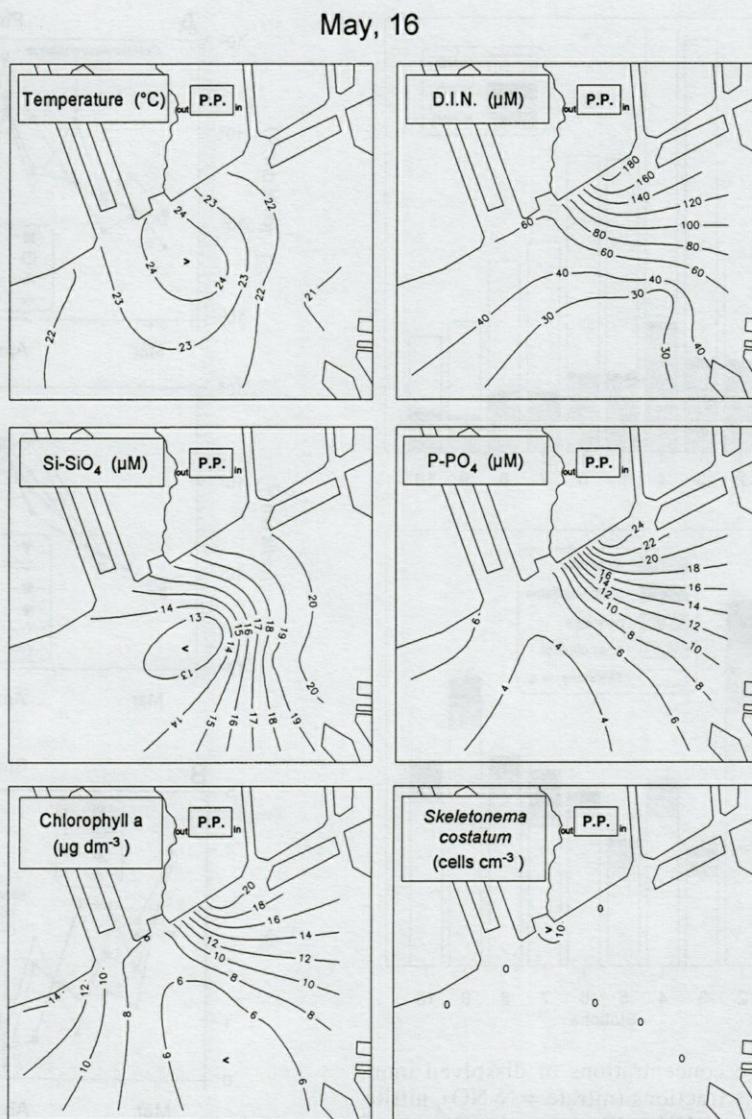


Fig. 4. – Isolines of temperature, dissolved inorganic nitrogen (DIN), orthosilicates (Si-SiO_4), orthophosphates (P-PO_4), chlorophyll *a* and *Skeletonema costatum* abundances, as detected in the industrial area, during the post-bloom situation (May 16).

ded in the water column from sediments and transported by hydrodynamic processes. Freshwater taxa such as *Eutreptiella pascheri*, *Cocconeis placenta*, *Gomphonema parvulum*, *Nitzschia palea* and Chlorophyceans were irregularly found, while neritic species (mainly *Pseudonitzschia delicatissima*) only occurred in stations influenced by coastal inputs (st. 6 and 7).

The diversity index showed an inverse trend when compared to phytoplankton biomass, due to the dominance of *S. costatum* on the phytoplankton community. Shannon values, close to 4 at the beginning of the sampling period (February 27), fell to less than 1 when *S. costatum* was at its peak (Fig. 6B). Some other very low values were observed coinciding with occasional phytoplankton peaks. Important differences (averages

from 1.8 at st. 4 to 2.6 at st. 5 and 8) were not found among the sampling areas, probably due to the prevailing effects of transport and lateral advection, which prevent the establishment of local and autochthonous assemblages.

Statistical analyses

To follow the relationships between environmental and biological parameters, the data set concerned 15 variables (transparency, temperature, salinity, pH, dissolved oxygen, ammonia, nitrites, nitrates, orthosilicates, orthophosphates, chlorophyll *a*, pheopigments, diatom, phytoflagellate and total phytoplankton abundances), for a total of 108 samples, and a correlation matrix was

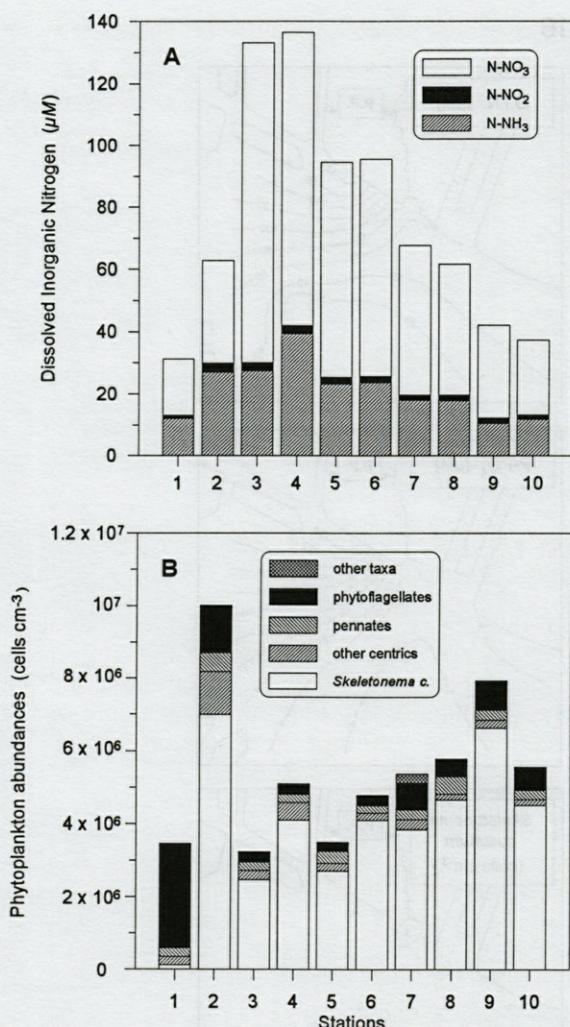


Fig. 5. – A, Average concentrations of dissolved inorganic nitrogen and its fractions (nitrate = N-NO₃, nitrite = N-NO₂, ammonia = N-NH₃); B, mean abundances of total phytoplankton, as represented by *Skeletonema costatum*, other centric diatoms, pennate diatoms, phytoflagellates and other taxa in sampling area.

calculated (Table II). The relationship between temperature and phytoplankton abundance was not significant, while oxygen and mainly pH correlated significantly with phytoplankton. The orthosilicate uptake by diatoms was revealed by the negative correlation coefficient.

A multiple regression among phytoplankton abundance, as dependent variable, and temperature, salinity, ammonia, nitrites, nitrates, orthosilicates, orthophosphates, as independent ones, was calculated in order to highlight the main environmental features which influenced phytoplankton. R-squared adjusted was 0.22 (F-test = 5.35; p < 0.05); dissolved nutrients were the most influent variables. To avoid problems caused by highly collinear independent variables, a ridge-regression procedure was applied (Draper and Smith

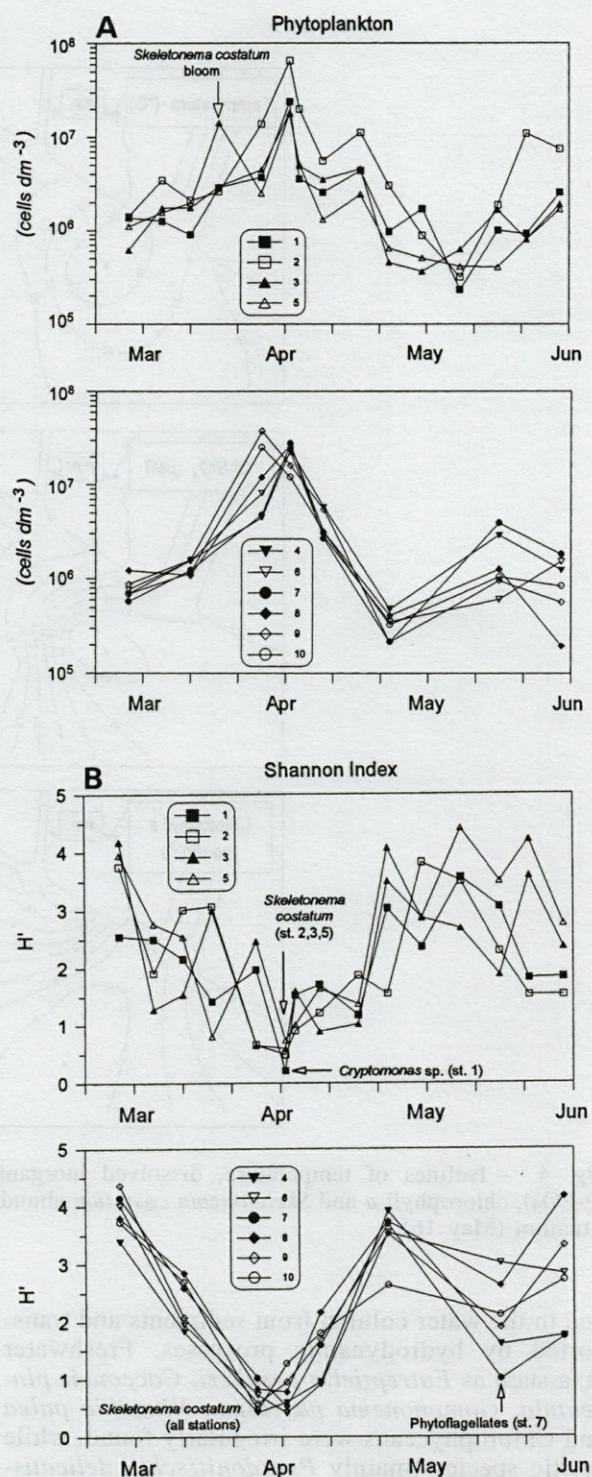


Fig. 6. – Time trends of total phytoplankton (A) and of diversity index (B) in sampling area. Dominant taxa are indicated at minima.

1981). As theta increases slightly from zero, all the coefficients change rapidly, except that for orthosilicates. This suggests that the original least-squares estimates did not represent the true relationships between phytoplankton abundance

Table II. – Correlation matrix (degrees of freedom = 106). Bold numbers with °: significance at $p < 0.01$.

parameters	Tran.	Temp.	Sal.	pH	Oxyg.	-NH3	-NO2	-NO3	-SiO4	-PO4	Chl. a	Pheo.	Diat.	Phyto.	Total P.
Transparency	1														
Temperature	0.125	1													
Salinity	0.024	-0.120	1												
pH	0.018	-0.013	-0.184	1											
Dissolved Oxygen	-0.081	-0.688 °	0.061	0.448 °	1										
Ammonia	0.004	-0.033	-0.195	-0.570 °	-0.373 °	1									
Nitrites	-0.157	0.112	-0.183	-0.659 °	-0.347 °	0.679 °	1								
Nitrates	-0.005	-0.236	0.137	-0.604 °	-0.009	0.534 °	0.506 °	1							
Orthosilicate	0.029	0.151	-0.497 °	-0.035	-0.337 °	0.459 °	0.240 °	-0.024	1						
Orthophosphate	-0.039	0.517 °	-0.221	-0.131	-0.529 °	0.532 °	0.519 °	0.053	0.349 °	1					
Chlorophyll a	-0.344 °	0.270 °	-0.054	0.384 °	0.003	-0.238	0.022	-0.310 °	-0.242	0.328 °	1				
Pheopigments	-0.366	0.431 °	0.024	0.217	-0.214	-0.208	0.063	-0.247 °	-0.226	0.358 °	0.832 °	1			
Diatoms	-0.323 °	-0.118	0.195	0.134	0.253 °	-0.079	0.085	0.110	-0.398 °	0.103	0.623 °	0.582 °	1		
Phytoplankton	0.027	-0.145	-0.224	0.558 °	0.263 °	-0.278 °	-0.342 °	-0.403	-0.005	-0.048	0.437 °	0.266 °	0.190	1	
Total phytoplankton	-0.269 °	-0.134	0.054	0.395 °	0.324 °	-0.254 °	-0.138	-0.113	-0.307 °	0.032	0.723 °	0.595 °	0.852 °	0.604 °	1

Table III. – Two-way Anova without replications. Comparisons : A, between station 3 (intake) and station 5 (discharge); B, among samples in the time (Sokal & Rohlf 1981).

parameters	A		B	
	F-test (df = 1)	p	F-test (df = 14)	p
Transparency	0.58	ns	17.2	< 0.001
Temperature	81.2	< 0.001	44.3	< 0.001
Salinity	24.8	< 0.001	1.2	ns
pH	12.4	< 0.01	14.7	< 0.001
Apparent Oxygen Utilization	0.8	ns	9.8	< 0.001
Ammonia	5.7	< 0.05	4.9	< 0.01
Nitrites	5.9	< 0.05	2.4	ns
Nitrates	28.5	< 0.001	2.5	< 0.05
Orthosilicate	6.7	< 0.05	3.4	< 0.05
Orthophosphate	17.8	< 0.001	4.3	< 0.01
Chlorophyll a	5.9	< 0.05	7.5	< 0.001
Pheopigments	0.4	ns	11.6	< 0.001
Total Phytoplankton	0.2	ns	9.3	< 0.001

and the individual variables. This leads us to confirm mainly an inverse relationship between phytoplankton and orthosilicates.

In order to highlight the possible influences of the cooling waters on both hydrochemical and biological variables, data related to intake (st. 3) and outflow (st. 5) were compared and submitted to a two-way ANOVA. Table III indicates that some hydrochemical variables, such as temperature, pH and nutrients, and chlorophyll were different both in time and between the two stations. Salinity showed significant differences between stations. At the end, phytoplankton abundance, transparency and dissolved oxygen (as Apparent Oxygen Utilization) varied only over the time.

As regards the two-way ANOVA applied to taxa abundances, a few pennate diatoms (undetermined pennates and *Navicula cryptocephala*) turned out to be more abundant at the outflow waters respect to the intake ones, while *S. costatum* showed differences in the time.

DISCUSSION

In the central lagoon of Venice, hydrodynamic processes are quite active and occur mainly along the deep channels (Malamocco-Marghera and Vittorio Emanuele), so that turbulence and lateral advection are forcing factors transporting and mixing dissolved and suspended matter. In addition, winds and storms can increase current speed and water-sediment exchange. Conversely, shallow areas, sometimes very close to the channels, are characterized by low hydrodynamics and high sedimentation rates : this particular heterogeneity greatly influences the geographic distribution of phytoplankton and macroalgae.

From the biological point of view, over the last ten years an increasing proliferation of macroalgae, mainly Ulvales, has been observed in shallow areas characterized by poor hydrodynamics (Sfriso *et al.* 1992). These benthic producers, which in some conditions reach biomass values of over 10 kg wet-weight m^{-2} , grow in competition with phytoplankton. Sfriso & Pavoni (1994) demonstrated that this competition is due to settling and resuspension, together with grazing pressure and not only to light and nutrients. At the end of spring, hypertrophic conditions are often observed, which lead to anoxic and reductive processes in sediments and water (Marcomini *et al.* 1995).

The narrow salinity range measured in spring 1986 confirms that the central lagoon has lost its original estuarine features (Avanzi *et al.* 1980). This means that the conservative behaviour of nutrients in this area is not detectable, partly due to unpredictable discharges of urban, agricultural and mainly industrial pollutants.

Several attempts have been made to calculate the general budgets of nutrient loads from industrial sources (Bellucco 1975, Perin 1975, Pavoni *et al.* 1992). The metabolism of macroalgae plays a fundamental role in these budgets : according to Marcomini *et al.* (1993), in 1987 the net biomass

produced by macroalgae recycled respectively 136% and 87% of the nitrogen and phosphorus entering the central lagoon. For this reason, nutrient concentrations in the area are not very easy to predict, partly because they are subject to biological events. Studies have also been carried out on sediment-water exchange (e.g., Degobbis *et al.* 1986) : in pore water, nutrient variations are closely linked to macroalgal decay (mainly ammonia and orthophosphates; Sfriso *et al.* in press, Sfriso & Marcomini 1994). Moreover, sediments represent a nutrient supply for the water column, mainly in cases of nutrient depletion by autotrophs.

During the first sampling period, favourable conditions for macroalgal growth were not present in the considered area, so that their influence on phytoplankton development was very low.

Mean nutrient concentrations during sampling were very high in stations close to the industrial zone, both as regards nitrogen and orthophosphates, which were diluted proceeding towards the two main diffusion channels (Malamocco-Marghera and Fusina New Channel). The inverse relationship between nutrients and distance from industrial plant has already been demonstrated (Bianchi *et al.* 1990, Sfriso *et al.* in press). In the northern basin, the source of nutrients is more influenced by agricultural activity : during 1986, the N/P ratios measured here were the highest and similar to previous values (Zingales *et al.* 1980, Bianchi *et al.* 1987a, 1987b). Moreover, this sampling area was the only one to show peculiar species composition, with a predominance of phytoflagellates (*Cryptomonas* sp, Fig. 7A).

As regards phytoplankton, a more extensive bloom was observed the following year (1987), showing a similar trend. In both years, *Skeletonema costatum* dominated the community at S. Giuliano (st. 2), with growth which peaked on 2 April (6.7×10^7 cells dm^{-3} , Alberighi *et al.* 1992). This extraordinary coincidence of abundances, dates and area in both samplings may provide clues to environmental conditions favourable to the growth of *S. costatum*.

In winter, the whole area is characterized by high nutrient concentrations and low algal growth. In spring, with the first sunny days, the temperature exceeds 10°C giving rise to exponential growth of *S. costatum*, when small young cells (cell size = about $6 \times 10 \mu\text{m}$), attached in long colonies, duplicate very fast. Nutrients, mainly nitrates and silicates, are depleted with dramatic speed : at S. Giuliano, in the our case, nitrates and orthosilicates decreased respectively by about 100 and 5 times, in 33 days (Fig. 7B). When the temperature exceeds 15°C , *S. costatum* abundances fall and senescent cells and chlorophyll degradation products appear. A scatterplot of *S. costatum* versus temperature was obtained using 1986 and 1987 data : a trend with maximum abun-

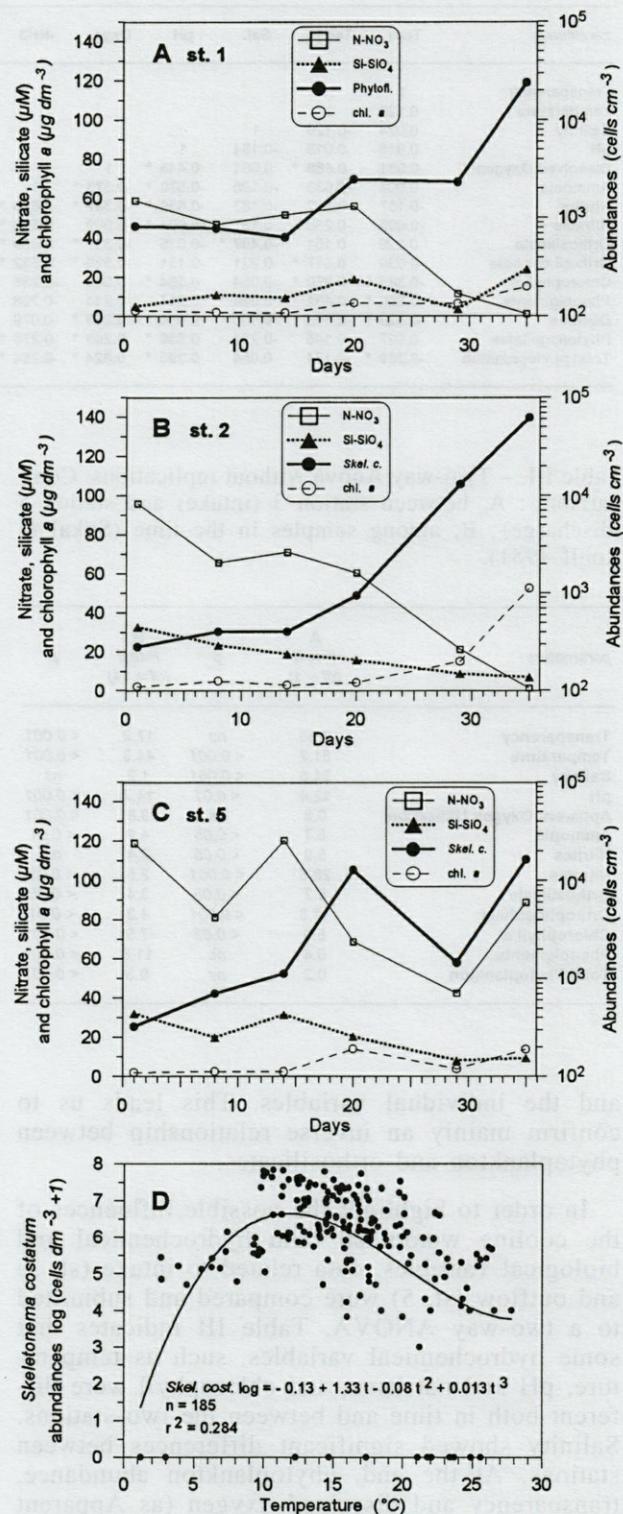


Fig. 7. – Time trends of nitrates, silicates, chlorophyll *a* and phytoplankton during exponential growth at station 1 (A); nitrates, silicates, chlorophyll *a* and *Skeletonema costatum* at station 2 (B) and 5 (C). Scatterplot between *Skeletonema costatum* abundances and temperature (D) during 1986 and 1987 : best-fit curve is shown.

dances corresponding to optimal temperatures between 10 and 15 °C, together with the best interpolating curve, is shown in figure 7D. This temperature range clearly fits those described in the central and southern basins (Marchesoni 1954; Voltolina 1970, 1973; Socal *et al.* 1985, 1986).

Similar high abundances of *Skeletonema costatum* were observed in other estuarine systems (Blanc & Leveau 1970), where a significant inverse correlation between *S. costatum* and salinity was found. Conversely, our data didn't reveal a significant correlation, due to the narrow salinity range detected in the area.

In the post-bloom period, at the end of April 1986, mostly benthic pennate diatoms represented the community. In May, when the second growth peaked again in station 2, other centric diatoms dominated: of these, *Detonula* sp. reached abundances about one order of magnitude lower than the *S. costatum* peaks found in April. This contradiction (i.e., the last chlorophyll peak does not match the abundance peak) was only apparent, being due to the greater plasma volume (and consequent biomass) of *Detonula*.

In 1986 and 1987 the spatial variability of phytoplankton blooms showed that growth is favoured in areas of low hydrodynamics; water speed in the Malamocco-Marghera Channel is too high and micro- and macrolgae growth is disturbed by water currents.

The complex ecosystem of the central Venice lagoon is affected by the thermal output from the Fusina thermoelectric plant, which discharges 28 m³ sec⁻¹ of water at a temperature 10 °C higher than that of the intake, water which then takes about 15 minutes to flow into the Malamocco-Marghera Channel. Significant and reproducible measurements of thermal perturbation were carried out by Nyffeler (1976) and Battaglia *et al.* (1983). Our temperature data indicate a mean increase of 3.8 Δt °C in 1986 and 5.1 Δt °C in 1987 between stations 3 and 5. Primary production experiments (Battaglia *et al.* 1983) showed a wide field of variability over the year (from 0.6 to 580 mg C m⁻³ h⁻¹). The above authors emphasize that no correlation between production and temperature was found, and conclude that thermal perturbation is too weak to cause significant changes in the ecosystem. Our results confirm this conclusion. Although statistical analyses demonstrated that thermal variations between st. 3 and 5 were significant, time trend of phytoplankton abundance seemed to be more important than spatial distribution. Correlation coefficient obtained between phytoplankton abundance and temperature was not significant, because the regression was not-linear (Fig. 7D).

Furthermore as Battaglia *et al.* (1983) found production minima in the industrial area and maxima in typically lagoonal waters, they concluded that

the low primary production values measured in the "industrial stations" may be related to the presence of some compounds inhibiting phytoplankton metabolism, such as ammonia, high concentrations of which were detected in the area. In spring 1986, we measured ammonia concentrations of about 40 μM at the confluence of the Malamocco-Marghera and South Industrial Channels, and the lowest average chlorophyll and phytoplankton abundances were observed in both 1986 and 1987. These results may support our hypothesis (Bianchi *et al.* 1996), i.e. phytoplankton inhibition is due to the toxic effects of chemical compounds.

Attention must also be focused on local events, sometimes occurring suddenly. For example, during our samplings, although nitrates and phosphates were present at higher concentrations at the power plant intake and no significant differences were detected in phytoplankton biomass and abundance, a *Skeletonema costatum* log-phase occurred at the outflow station two weeks earlier than at the other stations (Fig. 6A, Fig. 7C); in this case, temperature played a more important role than nutrients, because in early spring Δt favoured the growth of *S. costatum* at the outflow water respect to the remaining part of the sampling area. However, this occurrence was transient, since the bloom was soon removed and scattered by tides.

A final consideration regards variations in hydrochemical parameters, depending partly on algal activity. It is a widespread opinion that dissolved oxygen as well as pH variations must be studied by following the day-night cycle with short-term samplings (Lara Lara *et al.* 1980, Bianchi *et al.* in press); this was done in our area during previous samplings (Battaglia *et al.* 1983) and after the present study (Alberighi *et al.* 1988, Bianchi *et al.* 1996). The close relationship between these environmental variables and phytoplankton communities was confirmed by our 1986 and 1987 data, demonstrating the validity of mid-term samplings too in order to follow the trend of hydrochemical variables.

CONCLUSIONS

Our results show that no permanent modifications in phytoplankton communities are caused by the thermal plume from the power plant of Fusina. Here, some local and transient blooms were observed, but tidal advection prevented the establishment of any "altered" autochthonous community.

Temperature effects on phytoplankton seasonal cycle were evidenced in the studied basin. Therefore, the thermal perturbation was somehow masked by hydrodynamic and chemical events, such

as tidal advection and input of pollutants from industry. Thus, these factors, together with seasonality, dominate the environmental conditions which control the phytoplankton life-cycle in the central basin of the lagoon of Venice.

ACKNOWLEDGEMENTS. – We would like to thank the "Technical-Scientific Commission for Experimentation and Monitoring of the ENEL power plant at Fusina, Porto-Marghera", for implementation of this project. We are indebted to R. Cironi, E. Ioannilli and M. Miserocchi, of ENEL DCO Piacenza, for suggestions in experimental design, to B. Cavalloni for critical revision of the text, to G. Masarotto for the helpful statistical suggestions and to G. Walton for revision of the English version of the text. We are also grateful to B. Bonora, M. Giorni, M. Marin, A. Locatelli and G. Penzo for assistance during samplings and to F. Cioce for chemical analyses. Finally, we are indebted to two anonymous referees whose criticism improved our manuscript.

REFERENCES

- Alberighi L, Bianchi F, Cioce F, Socal G 1988. Studio sulle anomalie dei cicli nictemerali dell'ossigeno disciolto esistenti nell'area del canale Malamocco-Marghera antistante la seconda zona industriale. Rel. fin. Conv. IBM (CNR)/ENEL del 31.8.1988 : 32 p.
- Alberighi L, Bianchi F, Cioce F, Socal G 1992. Osservazioni durante un bloom di *Skeletonema costatum* in prossimità della centrale termoelettrica ENEL di Fusina Porto-Marghera (Venezia). *Oebalia* 17 suppl : 321-322.
- Arru A, Franco MA, Tupponi V, Ioannilli E, Bertonati M, Cironi R, Miserocchi M 1989. Valutazione degli effetti di uno scarico termico sull'ecosistema costiero del golfo dell'Asinara. Aspetti biologici. *Inquinamento* 12 : 62-69.
- Avanzi C, Fossato V, Gatto P, Rabagliati R, Rosa Salva P, Zitelli A 1980. Ripristino, conservazione ed uso dell'ecosistema lagunare. Comune di Venezia : 197 p.
- Battaglia B, Datei C, Dejak C, Gambaretto G, Guarise GB, Perin G, Vianello E, Zingales F 1983. Indagini idrotermodinamiche e biologiche per la valutazione dei riflessi ambientali del funzionamento a piena potenza della Centrale (periodo dal 1979 al 1982). Comm. tecn. scient. speriment. controlli period. centrale termoelettrica dell'ENEL sita in località Fusina di Porto-Marghera. Regione Veneto, Venezia.
- Bellucco U 1975. Aspetti generali dell'eutrofizzazione. In Problemi dell'inquinamento lagunare. Tav rot Cons depurazione delle Acque della Z. I. Porto Marghera, Venezia : 9-33.
- Bianchi F, Alberighi L, Bastianini M, Boldrin A, Cavalloni B, Cioce F, Comaschi A, Rabitti S, Socal G, Turchetto MM. The lagoon of Venice : a biological variability study. In : Venice Lagoon Ecosystem. UNESCO (b, in press).
- Bianchi F, Boldrin A, Cioce F, Rabitti S, Socal G 1987a. Variazioni stagionali dei nutrienti e del materiale particellato nella laguna di Venezia. Bacino settentrionale. Ist veneto Sci Rapporti e Studi 11 : 49-67.
- Bianchi F, Boldrin A, Cioce F, Socal G 1987b. Concentrazione di nutrienti nella laguna di Venezia. Bacino Settentrionale. Atti 7 Congr. AIOL : 155-164.
- Bianchi F, Cioce F, Comaschi-Scaramuzza A, Socal G 1990. Dissolved nutrient distribution in the central basin of the Venice lagoon. Autumn 1979. *Boll Mus civ St nat Venezia* 39 : 7-19.
- Bianchi F, Socal G, Alberighi L, Cioce F 1996. Cicli nictemerali dell'ossigeno disciolto nel bacino centrale della laguna di Venezia. *Biol Mar Medit* 3 (1) : 628-630.
- Blanc F, Leveau M 1970. Effets de l'eutrophie et de la dessalure sur les populations phytoplanctoniques. *Mar Biol* 5 : 283-293.
- Bourgade B 1977. Impact des rejets thermiques sur les populations phytoplanctoniques aux abords de la centrale thermique EDF Martigues-Pontet. *Tethys* 8 : 47-62.
- Campesan G, Fossato VU, Stocco G 1981. Metalli pesanti nei mitili, *Mytilus* sp della laguna di Venezia. Ist veneto Sci Rapp Studi 8 : 141-152.
- Carpenter EJ 1973. Brackish-water phytoplankton response to temperature elevation. *Estuar Coast Mar Sci* 1 : 37-44.
- Cavazzoni S 1977. Variazioni batimetriche e idrografiche della Laguna di Venezia intercorse tra il 1933 e il 1971. Ist veneto Sci Rapp Studi 7 : 1-18.
- Cironi R, Ioannilli E, Vitali R 1993. Assessment of effects of coastal power plants on marine biological resources in Italy. In Coastal Ocean Space Utilization (COSU III). Santa Margherita Ligure, Portofino, Italy, March 30-April 2, 1993 : 17 p.
- Crema R, Ioannilli E, Bonvicini Pagliai AM, Bertonati M, Cironi R, Vitali R. 1980. Chimico fisica delle acque e produttività primaria nel tratto di mare antistante la centrale termoelettrica di Piombino. *Atti Soc Tosc Sci Nat. Mem. ser. B* 86, suppl. : 182-189.
- Degobbi D, Gilmarin M, Orio AA 1986. The relation of nutrient regeneration in the sediments of the Northern Adriatic eutrophication, with special reference to the lagoon of Venice. *Sci Total Environm.* 56 : 201-210.
- Draper N, Smith H 1981. Applied regression analysis, second edition. New York, John Wiley & Sons, Inc.
- Edler L, Graneli E, Sjostedt B 1980. Influence of the cooling water system on plankton at Barseback nuclear power plant, SW coast of Sweden. *Vatten* 36 : 26-34.
- Gieskes JM 1969. Effect of temperature on the pH of seawater. *Limnol Oceanogr* 14 : 679-685.
- Giordani Soika A, Perin G 1974. L'inquinamento della laguna di Venezia : studio delle modificazioni chimiche e del popolamento sottobasale dei sedimenti lagunari negli ultimi trent'anni. *Boll mus civ st Nat Venezia* 26 : 25-68.
- Ilus E, Keskitalo J 1987. Phytoplankton in the sea around the Lovisa nuclear power station, south coast of Finland. *Ann Bot Fennici* 24 : 35-61.
- Innamorati M, Bochicchio A, Gabbielli R, Lenzi Grillini CR 1980. Effetti dell'incremento termico artificiale nel mare di Torre del Sale (Golfo di Follonica). Primi risultati. *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat. Mem. ser. B*, 86, suppl : 190-198.
- Ioannilli E, Crema R, Bonvicini Pagliai AM, Bertonati M, Cironi R, Vitali R 1980. Qualità dell'acqua e comunità fitoplanctoniche in rapporto allo scarico termico della centrale termoelettrica di Torre Valda-

- liga (Civitavecchia). *Atti Soc Tosc Sci Nat Mem. ser. B*, 86, suppl : 168-181.
- Keskitalo J 1987. Phytoplankton in the sea area off the Olkiluoto nuclear power station, west coast of Finland. *Ann Bot Fennici* 24 : 281-299.
- Lara Lara Jr, Alvarez-Borrego S, Small LF 1980. Variability and tidal exchange of ecological properties in a coastal lagoon. *Estuar Coast Shelf Sci* 11 : 613-637.
- Lorenzen CJ 1967. Determination of chlorophyll and phaeopigments : spectrophotometer equations. *Limnol Oceanogr* 12, 343-346.
- Marchesoni V 1954. Il trofismo della laguna veneta e la vivificazione marina. III. Ricerche sulle variazioni quantitative del fitoplancton. *Archo Oceanogr Limnol* 9 : 153-285.
- Marcomini A, Sfriso A, Pavoni B, Orio AA 1995. Eutrophication of the lagoon of Venice : nutrient loads and exchanges. In AJ McComb (Ed.), Eutrophication in Shallow Estuaries and Lagoons, CRC Press, Boca Raton, Fl., USA : 59-80.
- Marcomini A, Sfriso A, Zanette M 1993. Macroalgal blooms, nutrients and trace metal cycles in a coastal lagoon. In JW Rijstebil and SH Haritonidis (Eds.), Macroalgae, eutrophication and trace metal cycling in estuaries and lagoons, EC Report BRIDGE-DG XII : 66-90.
- Minas M 1977 Rapport sur les travaux effectués durant l'année 1975 sur le site de Martigues-Pontean. Hydrochimie et production primaire. *Tethys* 8 : 11-18.
- Moretti G, Zuzzi L, Lionello A, Guidi M 1976. Inquinamento da metalli pesanti nei mitili della Laguna di Venezia : cadmio, cromo, nichel, piombo, rame e zinco. *Acqua Aria* 2 : 131-133.
- Morgan RP, Stross RG 1969. Destruction of phytoplankton in the cooling water supply of a stream electric station. *Chesapeake Science* 10 (3-4) : 165-171.
- Nyffeler F 1976. Le régime hydrodynamique de la Lagune de Venise. Incidence sur les phénomènes de transport. Assoc Suisse Pro Venezia : 87 p.
- Pavoni B, Marcomini A, Sfriso A, Donazzolo R, Orio AA 1992. Changes in an estuary ecosystem. The lagoon of Venice as a Case Study. In The Science of Global Change, Dunnette DA and O'Brien RJ (eds), Am Chem Soc Washington, D.C., USA : 285-305.
- Perin G 1975. L'inquinamento chimico della Laguna di Venezia. In Problemi dell'inquinamento lagunare, Cons depur Acque della Z I Porto Marghera, Venezia : 47-89.
- Sfriso A, Marcomini A 1994. Gross primary production and nutrient behaviour in a shallow coastal environment. *Biores Technol* 47 : 59-66.
- Sfriso A, Pavoni B 1994. Macroalgae and phytoplankton competition in the central Venice lagoon. *Environ Technol* 15 : 1-14.
- Sfriso A, Pavoni B, Marcomini A, Orio A 1992. Macroalgae nutrient cycles and pollutants in the lagoon of Venice. *Estuaries* 15 : 517-528.
- Sfriso A, Pavoni B, Orio AA. Flora and macroalgal biomass production in different nutrient-enriched areas of the Venice lagoon. In Venice Lagoon Ecosystem. UNESCO (in press).
- Shannon CE, Weaver W 1963. The mathematical theory of communication. Univ. Illinois Press., Urbana, USA.
- Socal G, Bianchi F, Cioce F, Alberighi L 1989. Evoluzione di blooms fitoplanctonici nel bacino centrale della laguna veneta (1987). In Commissione tecnico-scientifica per la sperimentazione ed i controlli periodici sulla centrale termoelettrica dell'ENEL sita in località Fusina di Porto Marghera. Indagine degli effetti del funzionamento a piena potenza della Centrale sull'ecosistema lagunare. Periodo dal 1985 al 1988 : 19 p.
- Socal G, Bianchi F, Comaschi Scaramuzza A, Cioce F 1987. Spatial variability of plankton community along a salinity gradient in the Venice lagoon. *Archo Oceanogr Limnol* 21 : 19-43.
- Socal G, Ghetti L, Boldrin A, Bianchi F 1985. Ciclo annuale e diversità del fitoplanocton nel porto-canale di Malamocco. Laguna di Venezia. *Atti Ist veneto Sci.* 143 : 15-30.
- Socal G, Pellizzato M, Da Ros L 1986. Analisi qualitativa del fitoplanocton in acque utilizzate per la molluschiecola. (Laguna di Venezia - bacino Meridionale). *Lav Soc veneta Sci nat* 11 : 143-150.
- Sokal R, Rohlf J 1981. Biometry. 2nd ed, Freeman & Co., San Francisco, 859 p.
- Solazzi A, Marzocchi M, Cavolo F 1990. Phytoplankton researches in the Po River Delta, 1976-1988. In ENEL-SIBM Symp "Ecology on the Po River Delta" Albarella, 16-18 September 1990 : 20 p.
- Solorzano L 1969. Determination of ammonia in natural waters by phenolhypochlorite method. *Limnol Oceanogr* 14 : 799-801.
- Sournia A 1978. Phytoplankton manual. UNESCO Monographs on Oceanographic Methodology : 337 p.
- Strickland JDH, TR Parsons 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Bull Fish Res Bd Can* 167 : 310 p.
- Tiso A 1966. Inquinamento prodotto dagli scarichi delle industrie di Porto-Marghera nelle acque della laguna di Venezia. *Ist. veneto Sci. Rapp studi* 3 : 185-229.
- Tolomio C 1993. Courants de marée et communautés phytoplanoctoniques du canal delle Trezze (Lagune de Venise). *Vie Milieu* 43 : 13-26.
- Utermöhl H 1958. Zur Vervollkommenung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt int Verein Limnol* 9 : 1-38.
- Voltolina D 1970. Fioritura di fitoplanocton nella laguna veneta. *Arc Oceanogr Limnol* 16 : 275-279.
- Voltolina D 1973. A phytoplankton bloom in the lagoon of Venice. *Arc Oceanogr Limnol* 18 : 19-37.
- Voltolina D 1975. The phytoplankton of the lagoon of Venice. Nov. 1971-Nov. 1972. *Pubbl Staz Zool Napoli* 39 : 206-340.
- Weiss RF 1970. The solubility of nitrogen, oxygen and argon in water and seawater. *Deep Sea Res* 17 : 721-735.
- Zingales F, Alessandrini S, Bendoricchio G, Marani A, Pianetti F, Rinaldo A, Sartori-Burotto C, Zanin S 1980. Inquinamento dovuto alle acque di un bacino agricolo sversate nella laguna di Venezia. *Inquinamento* 12 : 25-31.

Reçu le 4 janvier 1998; received January 4, 1998
Accepté le 14 octobre 1998; accepted October 14, 1998

PHYTOPLANCTON DE LA LAGUNE DE VENISE I. BASSINS NORD ET SUD (AVRIL 1988-MARS 1989)

*The phytoplankton of Venice Lagoon.
I. Northern and southern basins (April 1988 – March 1989)*

C. TOLOMIO, E. MOSCHIN, I. MORO, C. ANDREOLI

Dipartimento di Biologia, Università degli Studi di Padova, Via U. Bassi 58/b, 35131 Padova, Italia

LAGUNE DE VENISE
HYDROLOGIE
PHYTOPLANCTON

RÉSUMÉ. – Dans le cadre de recherches sur le phytoplancton de la Lagune de Venise nous avons effectué des prélèvements mensuels sur quatre stations dont deux sont situées dans le bassin du nord (Lido) et deux dans le bassin du sud (Chioggia). L'échantillonnage a été pratiqué d'avril 1988 à mars 1989 en périodes de marée de vives eaux (fLOT et jusant). Les variables écologiques (transparence, température, salinité, oxygène dissous, pH) ont été mesurées pour mieux souligner les différences hydrologiques entre les stations. 261 taxons phytoplanctoniques ont été identifiés, avec une dominance des Diatomophycées. Parmi elles, seule *Skeletonema costatum* manifeste des développements massifs à la fin de l'hiver. Les Microflagellés, groupe qui inclut des organismes très différents, se sont révélés souvent abondants. Les Dinophycées, les Cyanophycées, les Euglénophycées et les Chlorophycées sont toujours peu abondantes ; dans le bassin méridional *Dictyocha speculum* (Dictyochophycées) atteint des concentrations très élevées en janvier. Par ailleurs, les concentrations phytoplanctoniques sont plus élevées dans les stations du sud de la lagune que dans les stations du bassin septentrional.

VENICE LAGOON
HYDROLOGICAL DATA
PHYTOPLANKTON

ABSTRACT. – During research on the phytoplankton in the Lagoon of Venice, monthly samplings were carried out from April 1988 to March 1989. Samples were collected from four stations in the northern and southern basins of the lagoon during the spring tides (flood and ebb tide). Moreover some environmental parameters (transparency, temperature, salinity, dissolved oxygen and pH) were measured to point out ecological differences between the stations. Taxonomical identification and quantitative analyses of the planktonic microalgae were carried out. The planktonic microflora was composed by 261 taxa. Diatoms were prevalent and only *Skeletonema costatum* showed sometimes the higher values. Microflagellates, which are a heterogeneous group, were also abundant and widespread. Dinophyceae, Cyanophyceae, Euglenophyceae and Chlorophyceae showed low density values ; in the southern basin, in January, *Dictyocha speculum* (Dictyochophyceae) registered very high cell density values. On the other hand, in the southern sampling stations, phytoplanktonic concentrations were higher than in the northern ones.

INTRODUCTION

La lagune de Venise (Fig. 1) est un écosystème côtier localisé dans la mer Adriatique septentrique et caractérisé par une superficie importante (55 000 ha) et une faible profondeur (1-3 m ; seuls les canaux de navigation peuvent atteindre 10-15 m).

Du point de vue hydrodynamique, la lagune peut être subdivisée en trois bassins (septentrional, central et méridional) alimentés par trois canaux de communication avec la mer : Lido, Malamocco et Chioggia. Les courants de marée se développent

à travers ces canaux. Les apports continentaux sont pour la plupart de provenance urbaine et industrielle, avec un épandage d'une grande quantité de polluants (Avanzi *et al.* 1984, AA. VV. 1989). Les courants de marée permettent toutefois une réduction significative de ces polluants et améliorent la qualité des eaux (Cossu *et al.* 1987).

Les premières études sur les microalgues planctoniques de la lagune de Venise concernaient principalement la floristique (Imhof 1886, Carazzi & Grandori 1912, Migliardi O' Riordan 1915, 1925, Teodoro 1925, Zanon 1937, Issel 1941). Dans ces études l'importance des conditions de l'environ-

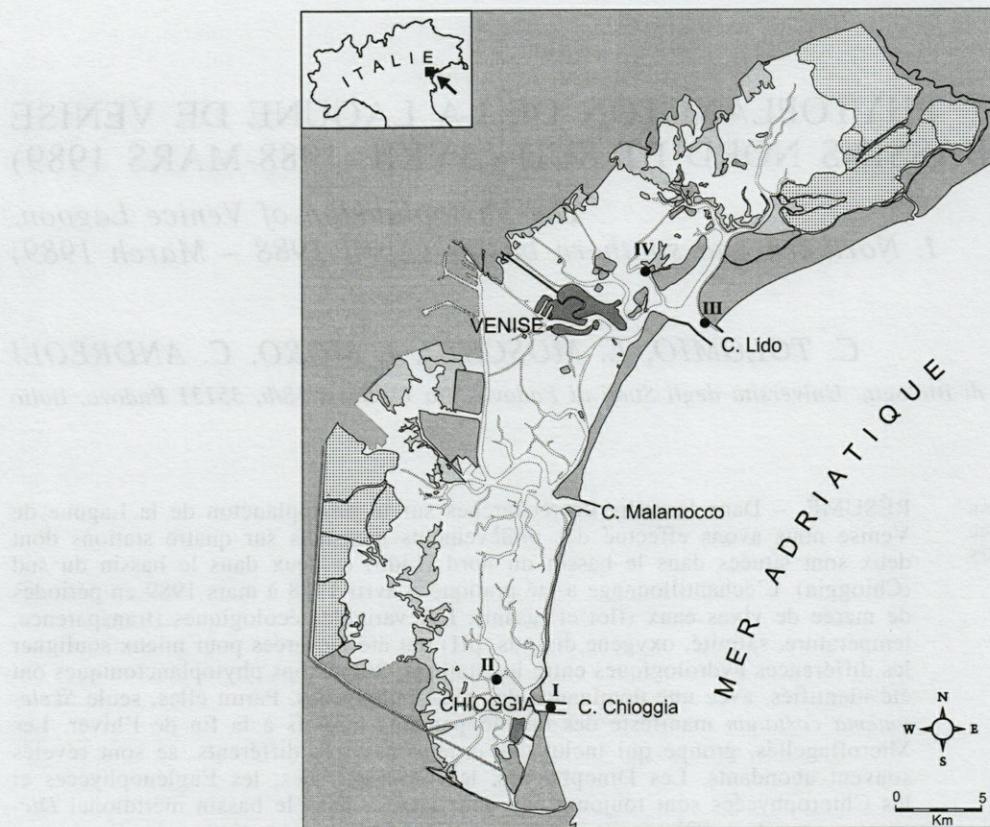


Fig. 1. – La Lagune de Venise : stations (•) (gris foncé : agglomération ; gris clair : terre ferme ; ponctué : viviers).
Lagoon of Venice : sampling stations (•) (dark grey : urban conglomeration ; light grey : hinterland ; dotted areas : valleys).

nement sur la composition des peuplements phytoplanctoniques et sur leur abondance n'a pas été considérée. Par la suite, Marchesoni (1954) a mis en évidence l'étroite relation entre les microrganismes végétaux et les paramètres écologiques, parmi lesquels les courants de marée. Ainsi, les données obtenues au cours de recherches effectuées aussi bien dans des zones en communication étroite avec la mer (Voltolina 1973, Soccal *et al.* 1985) que dans des zones plus intérieures (Soccal 1981, Tolomio 1993 a) ont confirmé la diversification, soit qualitative soit quantitative, du phytoplancton en fonction des marées.

Une liste floristique des taxons phytoplanctoniques présents dans les eaux de la lagune de Venise a été fournie par Zanon (1938) pour les Diatomophycées, puis par Voltolina (1975). Cependant, l'évolution importante du point de vue hydrologique et géomorphologique de ce bassin rend nécessaire une réactualisation de toutes ces informations.

Dans le cadre d'un programme de recherche multidisciplinaire, des études préliminaires ont été engagées sur la distribution dynamique du phytoplancton dans des zones lagunaires ayant des caractéristiques hydrologiques différentes.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

D'avril 1988 à mars 1989, les eaux du Canale di Chioggia (st. I), du Canale di Lido (st. III) et de 2 zones en amont de ces communications avec la mer (st. II : le long du Canale Perognola; st. IV : le long du Canale S. Erasmo) ont été analysées (Fig. 1). Pour favoriser la comparaison des résultats, 2 équipes ont effectué des prélèvements mensuels simultanément aux 4 stations.

A chaque station, les prélèvements, en surface et au fond, ont été effectués au moyen d'une bouteille Ruttner au flot et au jusant dans le but de mieux mettre en évidence les variations du contenu biologique en fonction de la marée. Nous avons pratiqué les prélèvements à l'occasion de marées de vives eaux, lorsque les marages et, par conséquent, les courants sont particulièrement importants.

Température, salinité, pH, transparence, oxygène dissous ont été mesurés selon les méthodes mises en œuvre précédemment (Tolomio 1993a).

Le phytoplancton, fixé au formol (concentration finale : 4 %), a été étudié à l'aide d'un microscope inversé selon la méthode d'Utermöhl (1958) et les conseils de Lund *et al.* (1958) et de Willen (1976). Les volumes mis à sédimentier ont varié de 25 à 50 ml selon la quantité de particules en suspension. Pour un comp-

Tabl. I. – Valeurs moyennes (surface et fond) de la température, de la salinité, du taux de saturation en oxygène dissous, du pH et de la transparence (m) relevées dans les 4 stations d'étude en flot (f) et en jusant (j). Le maximum et le minimum sont mis en évidence. La moyenne annuelle (ma) et l'écart-type (e-t) sont portés à droite.

Mean values (between surface and bottom) of temperature, salinity, percentage of oxygen saturation, pH and transparency (metres) measured in the four sampling stations during the flood tide (f) and the ebb tide (j). The maximum and the minimum are emphasized. Annual mean value (ma) and standard deviation (e-t) are reported on the right.

température °C	AVRIL		MAI		JUIN		JUILLET		AOUT		SEPTEM.		OCTOBRE		NOVEM.		DECEM.		JANVIER		FEVRIER		MARS		m.a.	e.-t.
	marée	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	
st. I	13,5	14,0	17,4	17,9	21,8	22,8	26,1	26,7	26,4	27,4	23,6	24,5	19,7	19,5	13,4	10,6	10,0	8,7	6,9	5,3	7,0	6,4	9,3	10,1	16,2	±7,45
st. II	14,0	16,1	17,2	19,9	21,8	24,2	26,1	27,7	25,9	28,9	23,8	25,0	19,6	19,3	14,2	7,2	8,6	8,1	7,3	4,8	6,8	6,4	9,2	11,6	16,4	±7,88
st. III	12,9	13,7	18,4	18,4	21,0	23,3	26,1	26,4	28,0	27,6	23,7	23,8	19,4	19,4	11,4	11,5	10,1	9,8	8,0	6,6	6,7	6,2	9,4	8,2	16,2	±7,49
st. IV	12,9	15,0	18,7	19,7	22,8	24,5	27,2	27,5	28,0	30,6	23,7	24,2	19,5	19,2	8,4	9,8	9,9	9,1	6,5	5,4	6,9	6,2	9,3	10,9	16,5	±8,17

salinité ‰	AVRIL		MAI		JUIN		JUILLET		AOUT		SEPTEM.		OCTOBRE		NOVEM.		DECEM.		JANVIER		FEVRIER		MARS		m.a.	e.-t.
	marée	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	
st. I	32,5	32,0	32,0	32,0	30,0	30,0	28,5	27,0	32,0	32,0	33,5	34,0	35,0	34,5	33,0	32,0	34,0	30,0	33,0	32,0	34,5	33,0	30,0	31,5	32,0	±1,96
st. II	32,5	31,0	32,0	30,0	30,5	29,5	27,0	26,0	32,0	31,0	34,0	32,5	35,0	32,0	33,5	30,0	33,0	27,5	34,0	31,5	34,5	32,0	31,5	29,5	31,0	±2,31
st. III	37,0	33,0	31,5	32,5	29,0	26,0	29,0	29,5	32,0	32,0	34,5	35,5	34,0	36,0	34,0	36,0	35,0	33,5	33,0	31,5	33,0	31,5	33,0	33,0	32,54	
st. IV	33,0	30,0	32,0	31,0	29,0	27,5	27,5	28,0	32,5	32,0	31,0	30,0	33,5	31,5	33,5	33,5	30,5	35,0	34,5	34,0	30,0	31,5	31,0	31,5	32,27	

oxygène %	AVRIL		MAI		JUIN		JUILLET		AOUT		SEPTEM.		OCTOBRE		NOVEM.		DECEM.		JANVIER		FEVRIER		MARS		m.a.	e.-t.
	marée	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	
st. I	126	139	124	125	143	149	132	131	130	150	149	146	101	105	95	95	92	91	97	90	101	96	119	116	118	±21,16
st. II	133	161	118	144	141	156	118	160	160	178	137	144	105	118	92	104	117	97	106	95	87	101	109	126	125	±25,74
st. III	123	125	100	116	128	155	122	130	139	139	123	124	111	104	101	98	98	79	96	101	100	100	112	112	114	±18,97
st. IV	117	157	118	79	128	127	112	118	154	176	120	148	120	96	107	116	97	78	98	111	97	117	112	143	118	±23,74

pH	AVRIL		MAI		JUIN		JUILLET		AOUT		SEPTEM.		OCTOBRE		NOVEM.		DECEM.		JANVIER		FEVRIER		MARS		m.a.	e.-t.
	marée	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	
st. I	8,40	8,46	8,29	8,27	8,37	8,46	8,43	8,41	8,25	8,31	8,22	8,27	7,96	7,95	7,94	7,90	7,82	7,73	7,80	7,75	7,45	7,56	7,61	7,56	8,05	±0,33
st. II	8,51	8,59	8,26	8,41	8,41	8,52	8,41	8,45	8,27	8,36	8,16	8,25	7,96	8,04	7,94	7,84	7,81	7,74	7,80	7,80	7,48	7,57	7,56	7,60	8,07	±0,35
st. III	8,12	8,17	8,18	8,24	8,22	8,30	8,29	8,35	8,32	8,07	8,19	8,18	8,03	8,09	8,13	8,12	8,03	8,08	8,11	8,14	7,80	7,84	7,96	8,01	8,12	±0,14
st. IV	8,67	8,83	8,49	8,30	8,41	8,47	8,34	8,33	8,10	8,36	8,05	8,23	7,85	8,01	7,93	8,00	7,76	7,78	7,76	7,80	7,41	7,55	7,48	7,67	8,06	±0,38

Secchi	AVRIL		MAI		JUIN		JUILLET		AOUT		SEPTEM.		OCTOBRE		NOVEM.		DECEM.		JANVIER		FEVRIER		MARS		m.a.	e.-t.
	marée	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	f.	j.	
st. I	3,3	3,8	2,2	2,4	3,6	4,6	4,6	3,6	4	3,8	4,8	3,2	4,4	2,4	4,4	2,2	4	2,4	5	2,2	6,5	5	3,2	3	3,7	±1,11
st. II	1,8	2,2	1,8	2	4	4,1	3,4	3,4	4,4	3,2	4,8	2,2	4,4	1,6	3,6	2	4	2,6	5,2	3,2	6,4	3,6	3,2	2,2	3,3	±1,23
st. III	1,1	1,5	2	2,2	3,4	2,4	4	4	3,4	3,6	2,4	2,4	2,8	1,3	2,6	1,4	1,3	0,7	4	3	3	2,6	2,6	1,8	2,5	±0,96
st. IV	1,5	1,6	1,1	1,5	1,1	1,9	1,2	1,2	2,2	1,4	2,6	2	1,8	1,6	1,6	1	2,8	1,4	4,2	2,2	3	2,2	2,6	2,2	1,9	±0,75

tage plus rapide, 60 «champs d'observation» choisis au hasard ont été analysés. Le terme «champs» se réfère à la superficie visible sur le fond des chambres de sédimentation lorsqu'on utilise, par exemple, un objectif 32 × et un oculaire 12,5 × (grandissement = 400); ceci n'altère pas les résultats du point de vue statistique (Cordella & Cavolo 1988 et comm. pers.). Des calculs très simples permettent l'évaluation du nombre de cellules par volume unitaire.

Les modifications taxinomiques proposées récemment, pour intéressantes qu'elles soient, sont trop nombreuses, et quelquefois contradictoires, pour être acceptées en totalité. Nous avons donc utilisé la nomenclature de Sournia (1986), Ricard (1987) et Chrétiennot-Dinet (1990) pour la mise en place des classes et des genres. Pour l'identification taxinomique nous nous sommes référés aux travaux mentionnés par Tolomio (1988), alors que pour la nomenclature la plus actuelle relative aux Diatomophycées et aux Dinophycées nous avons suivi respectivement Van Landingham (1967-79) et Dodge (1985).

Tous les paramètres environnementaux et biologiques (abondance phytoplanctonique) ont fait l'objet

d'analyse de variance (ANOVA). Le test n'a pas révélé de différences significatives entre les deux niveaux considérés (surface et fond). Par conséquent, nous avons considéré la moyenne des valeurs obtenues pour chaque échantillonnage.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Facteurs hydrologiques (Tabl. I)

Dans les bassins septentrional et méridional, les fluctuations thermiques sont semblables respectivement à celles observées précédemment par Cioce *et al.* (1979) et par Brunetti *et al.* (1983). La température en hiver varie de 5 à 10 °C et dépasse 26 °C en été, atteignant 30 °C pour les stations intérieures. Les valeurs de salinité sont toujours élevées, dépassant 26 ‰ en jusant, pour atteindre 37 ‰ pendant le flot.

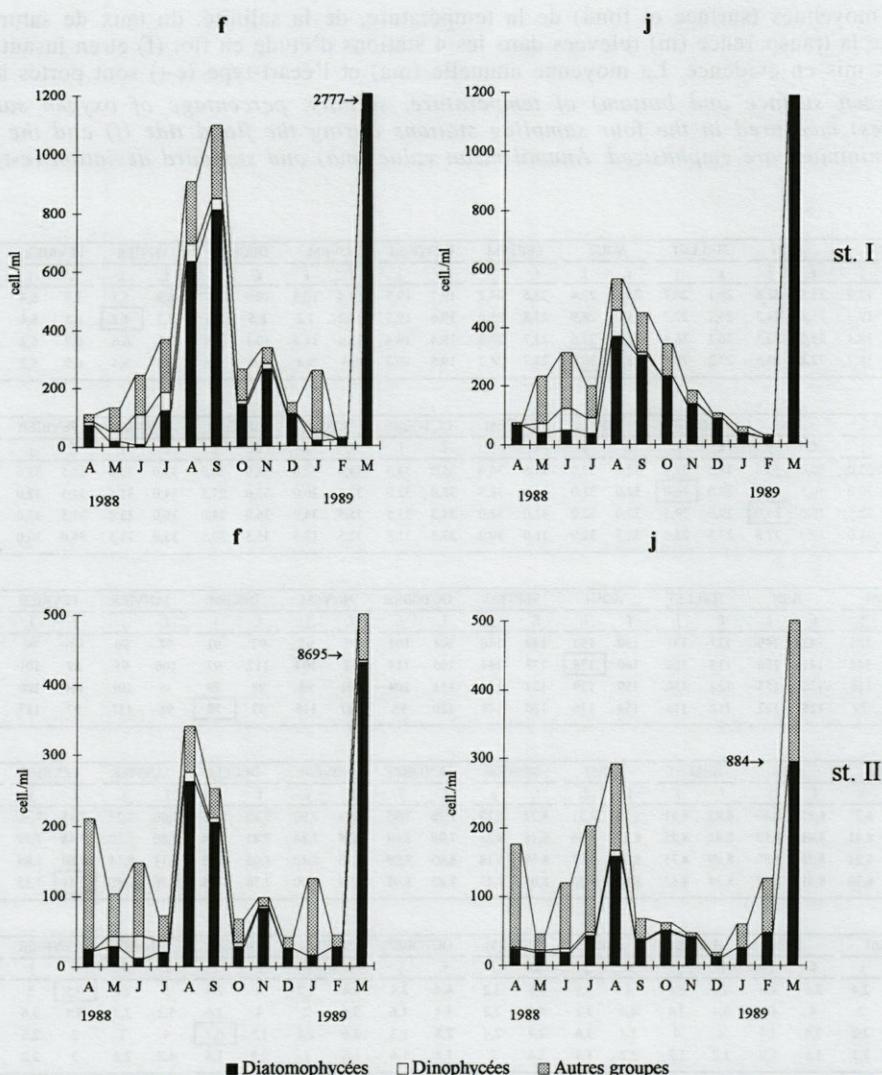


Fig. 2. – Histogrammes des valeurs moyennes (surface + fond) de l'abondance phytoplanctonique (totale et partielle) en flot (f) et en jusant (j) dans les stations I et II.

Mean values (between surface and bottom) of phytoplanktonic densities (total and partial) during the flood tide (f) and the ebb tide (j) registered at the I and II stations.

L'oxygénation est satisfaisante au printemps et en été (100 à 150 %). Grâce à la végétation colonisant les fonds lagunaires, les eaux du jusant sont plus oxygénées et présentent quelquefois des pourcentages de saturation bien marquées (> 150 %). Au contraire, en automne et en hiver les eaux sont souvent sous-saturées.

Les valeurs de pH oscillent entre 7,41 en février et 8,83 en avril. Le maximum et le minimum ont été mesurés à la station IV, où l'influence des eaux résiduaires de la ville de Venise est la plus accentuée.

Les eaux se sont révélées en général plus transparentes dans le bassin méridional avec des valeurs quelquefois supérieures à 5 m (janvier et février). Ces valeurs sont influencées par la phase de marée et, par conséquent, plus élevées pendant

le flot, conformément à ce qui avait déjà été signalé au niveau de stations intérieures (Tolomio 1993a, Tolomio *et al.* 1997).

Phytoplankton (Tabl. II)

La microflore planctonique est constituée de 261 taxons ainsi subdivisés : Euglénophycées 6, Dinophycées 58, Dictyochophycées 3, Prymnésiophycées 6, Diatomophycées 187, Chlorophycées 1. Les taxons récoltés dans le bassin méridional (202) sont plus nombreux que ceux du bassin septentrional (164). Plusieurs taxons sont communs aux deux bassins (106), mais 39 taxons seulement ont été retrouvés dans toutes les stations.

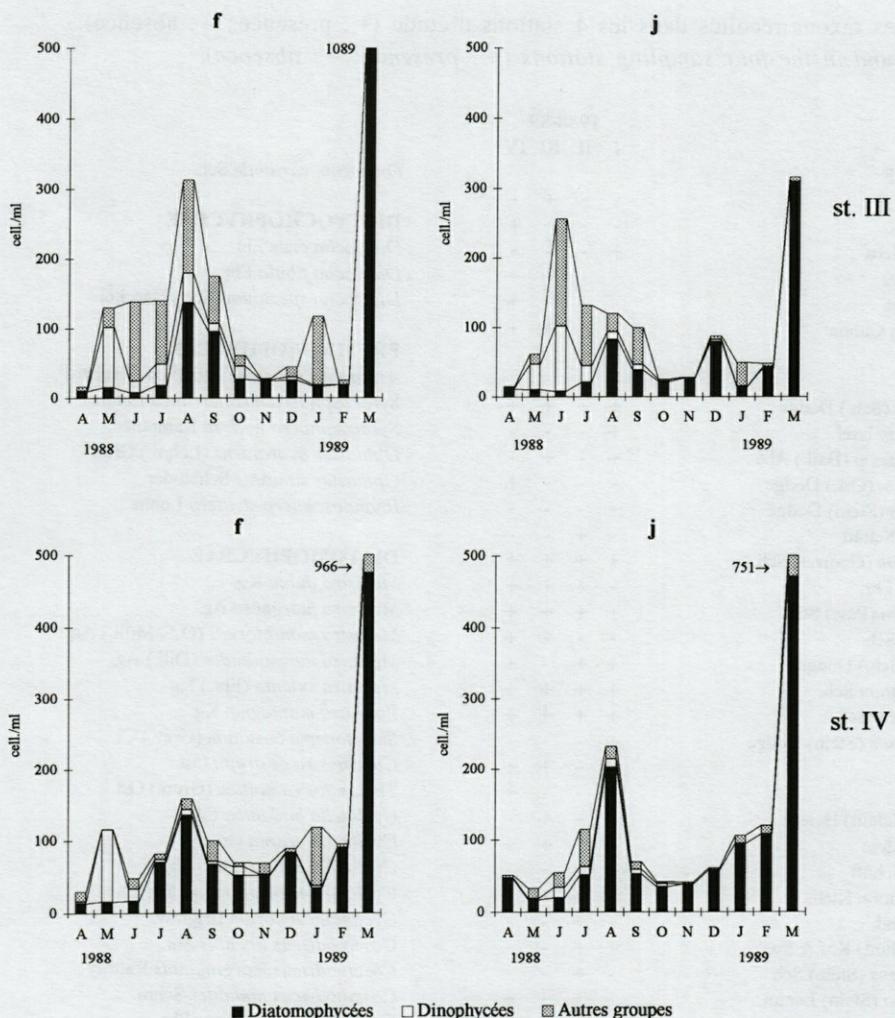


Fig. 3. – Histogrammes des valeurs moyennes (surface + fond) de l'abondance phytoplanctonique (totale et partielle) en flot (f) et en jusant (j) dans les stations III et IV.

Mean values (between surface and bottom) of phytoplanktonic densities (total and partial) during the flood tide (f) and the ebb tide (j) registered at the III and IV stations.

Voltolina (1975) avait signalé un nombre de taxons plus élevé (310 dont 232 Diatomophycées et 31 Dinophycées), bien qu'ayant effectué des prélèvements seulement en surface et pendant le jusant. Cette différence numérique s'explique par l'hétérogénéité des 19 stations, sur lesquelles il a prélevé les échantillons.

L'analyse des échantillons révèle une dominance qualitative et quantitative des Diatomophycées (Fig. 2 et 3), avec une large distribution temporelle et spatiale grâce à une tolérance écologique bien marquée. De fait, au sein de cette classe certaines espèces semblent trouver dans la lagune des conditions favorables à leur développement.

Les Dinophycées, typiquement marines, sont moins abondantes, exception faite au mois de mai, juin et juillet dans les stations proches de la mer.

Toutefois, elles apparaissent dans les zones intérieures grâce aux courants qui en marée de vives eaux sont accentués le long des chenaux de navigation.

Le rapport entre le nombre de taxons qui appartiennent à ces 2 classes (Diatomées/Péridiniens = D/P), quelquefois utilisé pour définir le degré d'affinité avec le milieu marin (Tolomio 1977), où il a des valeurs proches de l'unité, a montré une augmentation vers l'intérieur (st. I = 3,2; st. II = 4,0; st. III = 2,6; st. IV = 4,8), où il y a des apports d'espèces diatomiques pour la plupart oligohalobes.

D'ailleurs, les taxons pour la plupart dulcicoles, c'est-à-dire Cyanophycées et Chlorophycées, sont en général peu abondants, même en marée descendante. De fait, même s'il y a plusieurs cours d'eau tributaires de la lagune, quelques-uns seu-

Tabl. II. – Liste des taxons récoltés dans les 4 stations d'étude (+ : présence ; - : absence).
List of the taxa found in the four sampling stations (+ : presence ; - : absence).

1988-89					1988-89				
	I	II	III	IV		I	II	III	IV
EUGLENOPHYCEAE									
<i>Euglena acus</i> Ehr.	-	-	+	-	<i>Oxytoxum variable</i> Sch.	-	+	-	-
<i>Euglena gracilis</i> Klebs	-	-	+	+	DICTYOCOCHOPHYCEAE	-	-	+	+
<i>Euglena pisciformis</i> Klebs	+	-	-	-	<i>Dictyocha crux</i> Ehr.	-	+	+	-
<i>Eutreptia lanowii</i> Steuer	-	-	+	+	<i>Dictyocha fibula</i> Ehr.	+	+	+	-
<i>Eutreptia tiophila</i> Skuja	-	-	-	+	<i>Dictyocha speculum</i> (Ehr.) Haeckel	+	+	+	+
<i>Eutreptiella marina</i> Da Cuhna	-	-	+	+	PRYMNESIOPHYCEAE	-	-	-	-
DINOPHYCEAE									
<i>Prorocentrum aporum</i> (Sch.) Dodge	+	+	+	+	<i>Acanthosolenia mediterranea</i> Bernhard	-	+	+	-
<i>Prorocentrum arcuatum</i> Isseel	+	-	-	-	<i>Syracospaera mediterranea</i> Lohm.	+	+	-	-
<i>Prorocentrum compressum</i> (Bail.) Abé	+	-	+	-	<i>Syracospaera nodosa</i> Kamptner	+	+	-	-
<i>Prorocentrum cordatum</i> (Ost.) Dodge	-	-	-	+	<i>Ophiaster hydroideus</i> (Lohm.) Gran	-	-	+	-
<i>Prorocentrum dactylus</i> (Stein) Dodge	+	-	-	-	<i>Ophiaster sinuosus</i> Schlauder	+	+	+	+
<i>Prorocentrum gracile</i> Schütt	-	+	-	-	<i>Rhabdosphaera stylifera</i> Lohm.	+	+	+	-
<i>Prorocentrum maximum</i> (Gourret) Sch.	+	+	+	+	DIATOMOPHYCEAE	-	-	-	-
<i>Prorocentrum micans</i> Ehr.	-	+	+	+	<i>Melosira dubia</i> Kg.	-	+	-	+
<i>Prorocentrum minimum</i> (Pav.) Sch.	+	+	+	+	<i>Melosira juergensii</i> Ag.	-	+	-	-
<i>Prorocentrum nanum</i> Sch.	-	-	-	+	<i>Melosira moniliformis</i> (O.F. Müll.) Ag.	-	-	+	-
<i>Prorocentrum ovum</i> (Sch.) Dodge	+	+	-	+	<i>Melosira nummuloides</i> (Dill.) Ag.	-	-	-	+
<i>Prorocentrum rotundatum</i> Sch.	+	+	+	+	<i>Melosira sulcata</i> (Ehr.) Kg.	-	+	-	-
<i>Prorocentrum triestinum</i> Sch.	+	+	+	+	<i>Podosira montagnei</i> Kg.	-	+	-	-
<i>Prorocentrum vaginulum</i> (Stein) Dodge	+	-	-	-	<i>Skeletonema costatum</i> (Grev.) Cl.	+	+	+	+
<i>Dinophysis acuta</i> Ehr.	-	-	+	+	<i>Coscinosira oestrupii</i> Ost.	+	-	-	+
<i>Dinophysis fortii</i> Pav.	-	-	-	+	<i>Thalassiosira baltica</i> (Grun.) Ost.	+	-	-	-
<i>Dinophysis parvula</i> (Schütt) Balech	-	-	+	-	<i>Cyclotella bodanica</i> Eul.	-	-	+	+
<i>Dinophysis sacculus</i> Stein	-	+	+	+	<i>Cyclotella caspia</i> Grun.	-	+	-	-
<i>Gymnodinium fusus</i> Schütt	+	-	-	-	<i>Cyclotella comta</i> (Ehr.) Kg.	+	-	-	-
<i>Gymnodinium rotundatum</i> Klebs	-	+	-	-	<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kg.	+	-	-	-
<i>Gymnodinium vere</i> Lind.	-	+	-	-	<i>Cyclotella stylorum</i> Brightw.	+	-	-	-
<i>Gyrodinium ovum</i> (Schütt) Kof. & Sw.	+	+	-	-	<i>Coscinodiscus lineatus</i> Ehr.	+	-	-	-
<i>Glenodinium quadridentatum</i> (Stein) Sch.	-	+	-	-	<i>Coscinodiscus marginulatus</i> Rattray	+	-	-	-
<i>Scirpsiella trochoidea</i> (Stein) Lemm.	-	+	+	+	<i>Coscinodiscus nodulifer</i> Schm.	+	-	-	-
<i>Protoperidinium brevipes</i> (Paul.) Bal.	-	-	+	-	<i>Coscinodiscus radiatus</i> Ehr.	+	-	+	+
<i>Protoperidinium brochii</i> (Kof. & Sw.) Bal.	-	+	-	-	<i>Coscinodiscus subtilis</i> Ehr.	-	-	+	-
<i>Protoperidinium depressum</i> (Bail.) Bal.	-	-	+	-	<i>Leptocylindrus danicus</i> Cl.	+	+	+	+
<i>Protoperidinium diabolus</i> (Cl.) Bal.	+	+	+	+	<i>Guinardia flaccida</i> (Castr.) H. Per.	+	+	+	+
<i>Protoperidinium globulum</i> (Stein) Bal.	-	+	+	-	<i>Rhizosolenia alata</i> Brightw.	+	+	-	+
<i>Protoperidinium maranense</i> Tolomio	+	+	-	-	<i>Rhizosolenia calcaravis</i> Schultze	+	+	-	+
<i>Protoperidinium mediterraneum</i> (Kof.) Bal.	-	+	+	-	<i>Rhizosolenia delicatula</i> Cl.	+	+	+	-
<i>Protoperidinium ovum</i> (Sch.) Bal.	-	-	+	-	<i>Rhizosolenia fragilissima</i> Bergon	+	+	-	-
<i>Protoperidinium quarnerense</i> (Schr.) Bal.	-	+	-	-	<i>Rhizosolenia imbricata</i> Brightw.	+	+	-	+
<i>Protoperidinium steinii</i> (Jörg.) Bal.	+	-	+	-	<i>Rhizosolenia minima</i> Lev.	+	-	-	-
<i>Peridinium breve</i> Paul.	-	+	+	+	<i>Rhizosolenia setigera</i> Brightw.	+	+	-	-
<i>Peridinium pusillum</i> (Penard) Lemm.	+	-	-	-	<i>Rhizosolenia stolterfothii</i> H. Per.	+	+	+	+
<i>Peridinium volzii</i> Lemm.	-	-	-	+	<i>Rhizosolenia styliformis</i> Brightw.	+	+	+	+
<i>Goniaulax birostris</i> Stein	-	+	-	-	<i>Chaetoceros affinis</i> Lauder	-	+	+	-
<i>Goniaulax gracilis</i> Sch.	+	-	-	-	<i>Chaetoceros brevis</i> Schütt	+	+	+	-
<i>Goniaulax minima</i> Matz.	+	-	-	-	<i>Chaetoceros constrictus</i> Gran	+	-	-	-
<i>Goniaulax monospina</i> Rampi	+	-	-	-	<i>Chaetoceros curvisetus</i> Cl.	-	+	-	-
<i>Goniaulax ovalis</i> Sch.	+	-	-	-	<i>Chaetoceros danicus</i> Cl.	+	+	+	-
<i>Goniaulax polyedra</i> Stein	-	-	-	+	<i>Chaetoceros delicatulus</i> Ost.	-	+	-	-
<i>Goniaulax spinifera</i> (Clap. & Lach.) Dies.	+	+	-	-	<i>Chaetoceros diprenops</i> Meun.	+	-	-	-
<i>Goniaulax turbynei</i> (Murr.) Whitt	+	-	-	-	<i>Chaetoceros fragilis</i> Meun.	-	+	-	-
<i>Ceratium declinatum</i> Kar.	-	-	+	-	<i>Chaetoceros neogracilis</i> Van Land.	+	+	-	+
<i>Ceratium extensum</i> (Gourret) Cl.	+	-	+	-	<i>Chaetoceros peruvianus</i> Brightw.	-	-	+	+
<i>Ceratium furca</i> (Ehr.) Clap. & Lach.	+	+	+	+	<i>Chaetoceros pseudocurvisetus</i> Mangin	-	-	-	+
<i>Ceratium fusus</i> (Ehr.) Duj.	+	+	+	+	<i>Chaetoceros simplex</i> Ost.	+	-	-	-
<i>Ceratium macroceros</i> (Ehr.) Vanhof.	+	-	-	-	<i>Chaetoceros socialis</i> Lauder	+	+	+	+
<i>Ceratium massiliense</i> (Gourret) Jörg.	-	-	+	-	<i>Chaetoceros vixvisibilis</i> Sch.	-	+	-	-
<i>Ceratium trichoceros</i> (Ehr.) Kof.	+	-	+	-	<i>Chaetoceros wighamii</i> Brightw.	+	+	-	-
<i>Ceratium tripos</i> (O.F. Müll.) Nitz.	+	+	+	-	<i>Cerataulina pelagica</i> (Cl.) Hendey	+	+	+	+
<i>Oxytoxum caudatum</i> Sch.	+	+	+	-	<i>Hemiaulus hauckii</i> Grun.	+	+	+	+
<i>Oxytoxum laticeps</i> Sch.	-	+	-	-	<i>Hemiaulus sinensis</i> Grev.	+	+	+	+
<i>Oxytoxum longiceps</i> Sch.	-	-	+	-	<i>Rhabdonema adriaticum</i> Kg.	-	-	+	-
<i>Oxytoxum sceptrum</i> (Stein) Schr.	+	-	-	-	<i>Rhabdonema minutum</i> Kg.	+	-	-	-

	1988-89					1988-89			
	I	II	III	IV		I	II	III	IV
<i>Striatella unipunctata</i> (Lyngb.) Ag.	-	+	+	+	<i>Pleurosigma elongatum</i> W. Sm.	-	+	-	-
<i>Grammatophora angulosa</i> Ehr.	-	+	-	-	<i>Pleurosigma formosum</i> W. Sm.	-	-	+	+
<i>Grammatophora marina</i> (Lyngb.) Kg.	-	-	-	+	<i>Pleurosigma latiusculum</i> H. Per.	+	-	-	-
<i>Grammatophora oceanica</i> Ehr.	+	-	-	+	<i>Pleurosigma longum</i> Cl.	-	+	-	+
<i>Licmophora abbreviata</i> Ag.	-	+	-	+	<i>Pleurosigma majus</i> (Grun.) Cl.	-	-	-	+
<i>Licmophora communis</i> (Heib.) Grun.	-	-	-	+	<i>Pleurosigma naviculaceum</i> Bréb.	+	-	-	-
<i>Licmophora dalmatica</i> (Kg.) Grun.	+	+	+	+	<i>Pleurosigma normanii</i> Ralfs	+	+	+	+
<i>Licmophora debilis</i> (Kg.) Grun.	-	+	-	+	<i>Pleurosigma rigidum</i> W. Sm.	+	-	+	+
<i>Licmophora ehrenbergii</i> (Kg.) Grun.	-	-	-	+	<i>Pleurosigma speciosum</i> W. Sm.	-	-	+	-
<i>Licmophora flabellata</i> (Carm.) Ag.	+	+	+	+	<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kg.) Rabenh.	-	+	-	-
<i>Licmophora gracilis</i> (Ehr.) Grun.	+	+	+	+	<i>Gyrosigma attenuatum</i> (Kg.) Cl.	-	+	-	+
<i>Licmophora grandis</i> (Kg.) Grun.	-	+	+	+	<i>Gyrosigma distortum</i> (W. Sm.) Griff. & Henf.	-	+	-	+
<i>Licmophora juergensii</i> Ag.	+	+	-	-	<i>Gyrosigma fasciola</i> (Ehr.) Griff. & Henf.	-	+	-	+
<i>Licmophora oedipus</i> (Kg.) Grun.	-	-	-	+	<i>Gyrosigma macrum</i> (W. Sm.) Griff. & Henf.	-	+	-	-
<i>Licmophora paradoxa</i> (Lyngb.) Ag.	-	-	-	+	<i>Gyrosigma spenceri</i> (W. Sm.) Griff. & Henf.	-	+	-	+
<i>Fragilaria hyalina</i> (Kg.) Grun.	+	-	-	-	<i>Amphiprora paludosa</i> W. Sm.	+	+	+	+
<i>Synedra crystallina</i> (Ag.) Kg.	-	-	+	-	<i>Tropidoneis lepidoptera</i> (Greg.) Cl.	+	+	-	+
<i>Synedra gallonii</i> (Bory) Ehr.	+	+	-	-	<i>Tropidoneis recta</i> (Greg.) Cl.	-	+	-	-
<i>Synedra pulchella</i> (Ralfs) Kg.	+	-	-	-	<i>Amphora angusta</i> Greg.	+	-	-	-
<i>Synedra tabulata</i> (Ag.) Kg.	+	+	+	+	<i>Amphora arcus</i> Greg.	+	-	-	-
<i>Synedra ulna</i> (Nitz.) Ehr.	-	+	-	-	<i>Amphora bacillaris</i> Greg.	-	+	-	-
<i>Thalassionema nitzschiooides</i> (Grun.) V.H.	+	+	+	+	<i>Amphora bigibba</i> Grun.	-	+	-	-
<i>Thalassiothrix frauenfeldii</i> (Grun.) Grun.	-	+	-	-	<i>Amphora coffeiformis</i> (Ag.) Kg.	+	+	+	+
<i>Thalassiothrix longissima</i> Cl. & Grun.	-	+	-	-	<i>Amphora cymbelloides</i> Grun.	-	-	+	+
<i>Thalassiothrix mediterranea</i> Pav.	+	-	-	+	<i>Amphora exigua</i> Greg.	+	+	+	+
<i>Asterionella bleakeleyi</i> W. Sm.	-	+	-	-	<i>Amphora fluminensis</i> Grun.	+	+	-	-
<i>Cocconeis disrupta</i> Greg.	-	-	-	+	<i>Amphora hyalina</i> Kg.	+	+	+	+
<i>Cocconeis molesta</i> Kg.	-	+	-	+	<i>Amphora laevis</i> Greg.	-	+	+	-
<i>Cocconeis pediculus</i> Ehr.	-	-	-	+	<i>Amphora lineolata</i> Ehr.	+	+	+	+
<i>Cocconeis quarnerensis</i> (Grun.) Schm.	-	+	-	-	<i>Amphora macilenta</i> Greg.	+	+	+	+
<i>Cocconeis scutellum</i> Ehr.	-	+	+	+	<i>Amphora marina</i> (W. Sm.) V.H.	+	-	-	-
<i>Achnanthes brevipes</i> Ag.	+	+	+	+	<i>Amphora normannii</i> Rabenh.	+	+	-	-
<i>Achnanthes lanceolata</i> (Bréb.) Grun.	+	-	-	-	<i>Amphora ostrearia</i> Bréb.	-	-	+	+
<i>Achnanthes longipes</i> Ag.	-	+	-	+	<i>Amphora ovalis</i> (Kg.) Kg.	+	+	-	-
<i>Rhoicosphaenia curvata</i> (Kg.) Grun.	-	-	-	+	<i>Amphora proteus</i> Greg.	+	-	-	+
<i>Mastogloia braunii</i> Grun.	-	+	-	-	<i>Amphora pusio</i> Cl.	+	+	-	-
<i>Mastogloia smithii</i> Thw.	+	-	-	-	<i>Amphora sulcata</i> (Bréb.) Cl.	-	+	+	-
<i>Diploneis bombus</i> Ehr.	-	-	+	-	<i>Amphora terroris</i> Ehr.	+	-	-	-
<i>Diploneis litoralis</i> (Donk.) Cl.	-	+	-	-	<i>Amphora veneta</i> Kg.	-	+	+	+
<i>Diploneis richardtii</i> (Grun.) Heiden	-	-	-	+	<i>Cymbella minuta</i> Hilse	+	+	-	-
<i>Diploneis vacillans</i> (Schm.) Cl.	-	-	-	+	<i>Gomphonema angustatum</i> (Kg.) Rabenh.	+	-	-	-
<i>Anomoeoneis sphaerophora</i> (Kg.) Pfitzer	+	-	+	-	<i>Gomphonema constrictum</i> Ehr.	+	-	-	+
<i>Navicula anglica</i> Ralfs	-	+	-	+	<i>Gomphonema exiguum</i> Kg.	-	+	-	-
<i>Navicula arenaria</i> Donk.	-	+	-	+	<i>Gomphonema olivaceum</i> (Lyngb.) Desm.	+	+	+	+
<i>Navicula arenicola</i> Grun.	-	-	+	+	<i>Gomphonema parvulum</i> (Kg.) Kg.	-	+	-	-
<i>Navicula cancellata</i> Donk.	+	+	+	-	<i>Bacillaria pacifillera</i> (O.F. Mull.) Hendey	-	+	+	-
<i>Navicula capitata</i> Ehr.	-	-	-	-	<i>Nitzschia amphibia</i> Grun.	-	+	-	-
<i>Navicula complanatoides</i> Hust.	-	-	+	-	<i>Nitzschia angularis</i> W. Sm.	+	-	+	-
<i>Navicula crucifera</i> Grun.	-	+	+	-	<i>Nitzschia commutata</i> Grun.	+	+	-	-
<i>Navicula cryptocephala</i> Kg.	+	+	+	+	<i>Nitzschia constricta</i> (Kg.) Ralfs	+	+	+	-
<i>Navicula digitoradiata</i> (Greg.) Ralfs	-	+	-	-	<i>Nitzschia dissipata</i> (Kg.) Grun.	+	-	-	+
<i>Navicula forcipata</i> Grev.	+	+	+	-	<i>Nitzschia dubia</i> W. Sm.	-	+	-	-
<i>Navicula gibbula</i> Cl.	+	-	-	-	<i>Nitzschia frustulum</i> (Kg.) Grun.	-	+	-	-
<i>Navicula hyalosira</i> Cl.	+	-	+	+	<i>Nitzschia fruticosa</i> Hustedt	-	-	-	+
<i>Navicula lanceolata</i> (Ag.) Ehr.	+	+	+	+	<i>Nitzschia hybrida</i> Grun.	-	-	-	-
<i>Navicula libellus</i> Greg.	+	-	-	-	<i>Nitzschia littoralis</i> Grun.	-	+	-	-
<i>Navicula lyra</i> Ehr.	+	-	+	+	<i>Nitzschia longissima</i> (Bréb.) Grun.	+	+	+	+
<i>Navicula minuscula</i> Grun.	+	+	-	-	<i>Nitzschia lorenziana</i> Grun.	+	+	+	+
<i>Navicula mutica</i> Kg.	-	-	+	+	<i>Nitzschia panduriformis</i> Greg.	+	+	-	-
<i>Navicula ostrearia</i> (Gaill.) Bory	-	+	-	-	<i>Nitzschia recta</i> Hantz.	-	-	+	-
<i>Navicula pygmea</i> Kg.	-	-	-	+	<i>Nitzschia cf. seriata</i> Cl.	+	+	+	+
<i>Navicula radiosa</i> Kg.	-	-	+	-	<i>Nitzschia sigma</i> (Kg.) W. Sm.	+	+	+	+
<i>Navicula salinarum</i> Grun.	+	+	-	-	<i>Nitzschia socialis</i> Greg.	-	+	-	+
<i>Navicula scoliopleura</i> Schm.	+	+	-	-	<i>Nitzschia spathulata</i> Bréb.	-	+	+	-
<i>Navicula viridula</i> (Kg.) Ehr.	-	-	-	+	<i>Nitzschia subtilis</i> (Kg.) Grun.	+	+	-	+
<i>Caloneis bacillum</i> (Grun.) Cl.	-	-	+	-	<i>Nitzschia tryblionella</i> Hantz.	-	+	-	-
<i>Caloneis fusioidea</i> (Grun.) Heiden & Kolbe	-	-	-	+	<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehr.) Reim. & Lew.	+	+	+	+
<i>Pleurosigma acuminatum</i> (Kg.) Grun.	-	-	-	+					
<i>Pleurosigma acutum</i> Norm.	-	-	+	+					
<i>Pleurosigma aestuarii</i> (Bréb.) W. Sm.	-	-	+	-					

CHLOROPHYCEAE*Golenkinia radiata* Chodat

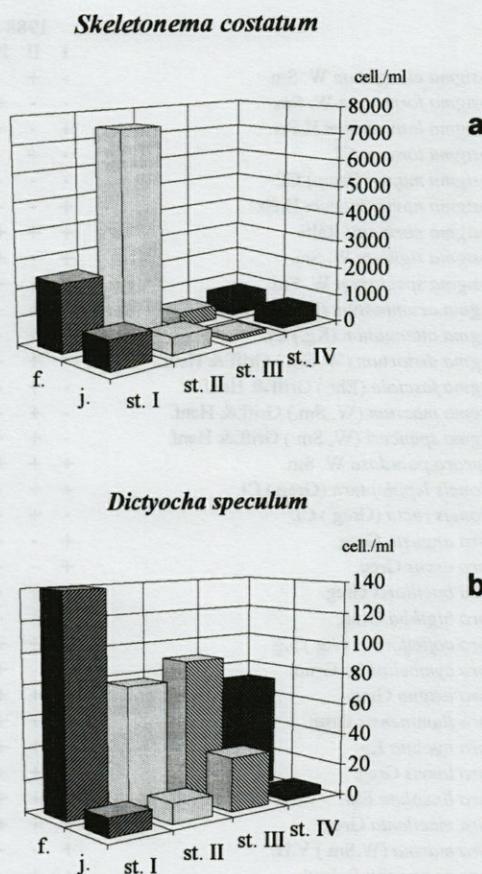


Fig. 4. – a, Valeurs d'abondance de *Skeletonema costatum* en mars 1989; b, Valeurs d'abondance de *Dictyocha speculum* au mois de janvier 1989 (f : flot; j : jusant).

a, Cell density values of *Skeletonema costatum* in March 1989; b, Cell density values of *Dictyocha speculum* in January 1989 (f: flood tide; j: ebb tide).

lement présentent un débit qui influence la salinité (en moyenne > 30 % : Tabl. I).

Les fluctuations quantitatives des communautés phytoplanctoniques (Fig. 2 et 3), présentent l'habuel caractère cyclique saisonnier. Des exceptions ont été observées au mois de mars, lorsque des développements remarquables de *Skeletonema costatum* apparaissent dans la lagune (Fig. 4a). Ce phénomène, que l'on observe également tous les ans dans la mer Adriatique (Kveder *et al.* 1971, Relevante & Gilmartin 1976, Montresor *et al.* 1982, Andreoli *et al.* 1985), s'explique par la préférence de *Skeletonema* pour des eaux froides et légèrement dessalées (Moschin & Moro 1996). On doit mentionner aussi l'abondance, en janvier, de *Dictyocha speculum* (Fig. 4b). Ces deux espèces, abondantes pendant le flot, diminuent considérablement pendant le jusant. Au contraire, *Cylindrotheca closterium* a montré une présence constante, aussi bien en marée montante qu'en marée descendante (Fig. 5), avec des phases de

prolifération plus marquées en été et à la fin de l'hiver. Il faut tenir compte du fait que cette espèce préfère les eaux usées, caractérisées par des substances organiques non toxiques (Stirm 1973, Kerzan *et al.* 1974).

Contre toute attente, nous avons constaté que le nombre des cellules végétales est bas, surtout au nord. Si l'on exclut les valeurs inhabituelles enregistrées en mars, nous avons dénombré en moyenne 85 cell.ml^{-1} à la station IV et 95 cell.ml^{-1} à la station III; les valeurs moyennes sont bien plus élevées à la station II (125 cell.ml^{-1}) et surtout à la station I (255 cell.ml^{-1}). Souvent les différences sont imputables à la contribution de formes flagellées, quelques-unes marines, d'autres dulcicoles, qui alternent suivant la dynamique des fluctuations de l'environnement. Les microflagellés, formes très petites ($2-12 \mu\text{m}$) appartenant à des classes diverses (surtout Cryptophycées : Travers 1973), représentent une fraction non négligeable, même si leurs dimensions très réduites les rendent difficiles à classer et à dénombrer au microscope inversé. Par ailleurs il existe une fraction de cellules plus petites ($< 2 \mu\text{m}$ = picoplancton) impossible à évaluer par la méthode utilisée, mais qui peut jouer un rôle dominant au sein de la biomasse végétale même dans les systèmes saumâtres (Courties *et al.* 1994, Vaquer *et al.* 1996, Tolomio *et al.* 1997).

CONCLUSIONS

Les eaux lagunaires sont toujours caractérisées par une grande quantité de particules qui entravent l'étude des organismes au microscope. Ceci peut mener à une sous-estimation du nombre de cellules.

Les courants de marée influencent la composition des communautés phytoplanctoniques et les caractéristiques du milieu, parmi lesquelles la salinité (Tolomio 1993a). Or, dans les eaux saumâtres le développement du phytoplancton est étroitement lié à la salinité ainsi qu'à la température. La croissance des cellules autotrophes est, en effet, influencée par les échanges osmotiques avec le milieu environnant. Ces échanges, par rapport à la concentration haline, sont différents d'une espèce à l'autre. Donc les poussées ou les régressions des cellules phytoplanctoniques se vérifient à la suite de variations de la pression osmotique, auxquelles tous les organismes autotrophes de la lagune doivent s'adapter.

Nous avons observé une prolifération de microflagellés en avril (st. II) et juillet (st. III), de *Dictyocha speculum* en janvier (st. III) et de *Skeletonema costatum* en mars (dans toutes les stations). Si l'on exclut ces efflorescences, les

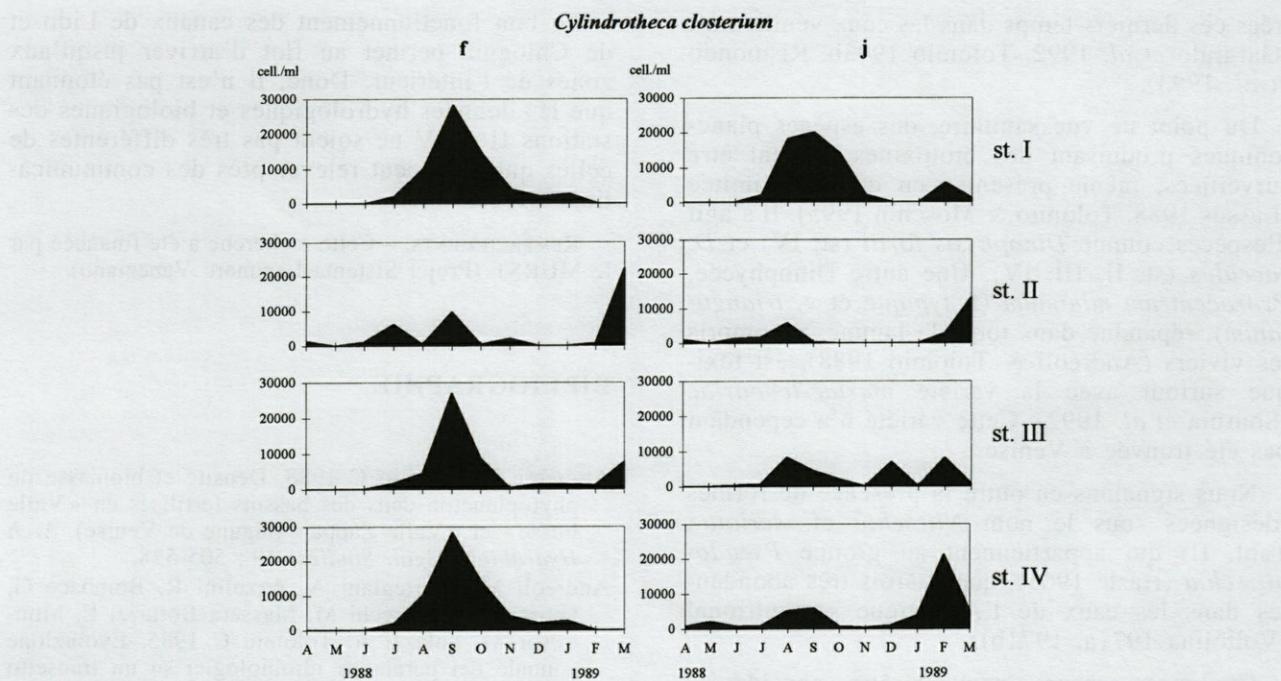


Fig. 5. – Fluctuations temporelles de l'abondance de *Cylindrotheca closterium* dans les 4 stations d'étude, en flot (f) et en jusant (j).

Temporal variations of the density values of Cylindrotheca closterium in the four sampling stations during the flood tide (f) and the ebb tide (j).

valeurs quantitatives sont toujours peu significatives, en général inférieures à 500 cell.ml⁻¹. Ceci prouve que le plus souvent les mécanismes d'adaptation jouent un rôle plus important que la charge trophique, qui est de toute façon élevée dans les eaux lagunaires vénitiennes (Faganelli 1954, Ciocca *et al.* 1979, Brunetti *et al.* 1983, Facco *et al.* 1986, Tolomio *et al.* 1997) et limite rarement le développement des cellules végétales.

La diminution du nombre de cellules en marée descendante n'est pas une règle; nous avons pu constater plusieurs fois que les cellules sortant de la lagune sont plus nombreuses, contrairement à ce que Marchesoni (1954) et Socal *et al.* (1985) ont signalé le long du Canale di Chioggia et du Canale di Malamocco. Il existerait une contribution des taxons les plus tolérants au point de vue écologique, favorisés même par une compétition interspécifique réduite et par une disponibilité trophique exubérante due aux activités humaines et aux processus de dégradation bactérienne au niveau du fond.

Pendant la syzygie, des mouvements de turbulence accentués provoquent un mélange des masses d'eau et des communautés phytoplanctoniques. Dans tous les cas la stratification est instable : la présence de bas-fonds ou d'autres obstacles peut rompre cet état d'équilibre dynamique, en déterminant une homogénéisation du corps hydrique.

Les mouvements hydriques peuvent influencer la composition des communautés planctoniques en remettant en suspension les formes benthiques, pour la plupart Diatomophycées. Les Diatomophycées tychopélagiques sont fréquentes dans tous les échantillons, en particulier *Amphora exigua*, *A. veneta*, *Cocconeis molesta*, *C. scutellum*, récemment signalés comme très abondantes à la surface des sédiments (Tolomio *et al.* données non publiées).

Les eaux du bassin méridional sont plus riches en phytoplancton que celles du bassin septentrional. Au nord, l'apport d'eaux résiduaires d'origine urbaine ou industrielle pourrait en être la cause indirecte (Socal 1981). Au cours de recherches effectuées précédemment pendant le jusant le long du Canale di Lido et près de l'île de Murano, Voltolina (1975) avait trouvé des concentrations phytoplanctoniques bien plus élevées (> 3 000 cell.ml⁻¹). De même pour le bassin méridional Marchesoni (1954) avait mentionné des abondances plusieurs fois supérieures à 500 cell.ml⁻¹ (marée montante).

Les taxons les plus abondants ont été signalés dans d'autres bassins saumâtres de l'Adriatique du Nord (Tolomio 1978). En aucun cas nous n'avons trouvé d'espèces que l'on puisse considérer comme allochtones, contrairement à ce qui a été signalé pour certaines macroalgues rencon-

trées ces derniers temps dans les eaux vénitiennes (Gargiulo *et al.* 1992, Tolomio 1993b, Rismundo *et al.* 1993).

Du point de vue sanitaire, des espèces planctoniques produisant des biotoxines doivent être surveillées, même présentes en quantité limitée (Lassus 1988, Tolomio & Moschin 1995). Il s'agit d'espèces comme *Dinophysis fortii* (st. IV) et *D. sacculus* (st. II, III, IV). Une autre Dinophycée, *Prorocentrum minimum* (f. *typique* et v. *triangulum*), répandue dans toute la lagune, y compris les viviers (Andreoli & Tolomio 1988), est toxique surtout avec la variété *mariae-lebouriae* (Sournia *et al.* 1992). Cette variété n'a cependant pas été trouvée à Venise.

Nous signalons en outre la présence de formes (désignées sous le nom *Nitzschia* cf. *seriata* : Tabl. II) qui appartiennent au groupe *Pseudonitzschia* (Hasle 1965), quelquefois très abondantes dans les eaux de l'Adriatique septentrional (Voltolina 1971a, 1971b).

Quelques espèces peuvent être considérées comme indicatrices : par ex. *Eutreptia lanowii* (Euglenophycées) révèle des conditions ambiantes peu satisfaisantes, le plus souvent liées aux eaux de rejet urbain. Sa présence est limitée au bassin septentrional (st. III et st. IV); depuis peu seulement les Euglenophycées ont été récoltés en quantités remarquables dans la zone la plus méridionale de la lagune (Valle di Brenta : Tolomio *et al.* 1997).

Des espèces oligohalobes (*Gomphonema constrictum*, *G. olivaceum*, *Rhoicosphenia curvata*) ont été observées seulement en jusant à la station IV, où des masses d'eau douce arrivent des zones marginales (Socal *et al.* 1987).

Le flot charrie à l'intérieur beaucoup d'espèces eupélagiques (*Chaetoceros* sp. pl., *Rhizosolenia* sp. pl., *Cerataulina pelagica*, *Leptocylindrus danicus*, *Thalassiothrix mediterranea*, *Ceratium* sp. pl.), qui gardent quelquefois une présence significative. En janvier, seulement pendant le flot et surtout au fond, *Dictyocha speculum*, Dictyochophycée qui supporte bien les variations du milieu (Marchesoni 1954), montre des concentrations très élevées à toutes les stations, dépassant 50-85 % du nombre total de cellules.

La réduction du nombre des cellules en marée descendante est marquée, en confirmation de la sélection provoquée par les eaux mixohalines à l'égard des taxons les moins tolérants.

Les espèces qui sont présentes pendant toute l'année sont peu nombreuses. En effet, l'adaptation n'est pas restreinte seulement au facteur thermique (5 à 29 °C), mais elle implique l'interaction de plusieurs variables (lumière, transparence, oxygénéation, quantité des éléments biogènes, etc.), dont chacune peut être limitante.

Le bon fonctionnement des canaux de Lido et de Chioggia permet au flot d'arriver jusqu'aux zones de l'intérieur. Donc, il n'est pas étonnant que les données hydrologiques et biologiques des stations II et IV ne soient pas très différentes de celles que l'on peut relever près des communications avec la mer.

REMERCIEMENTS. — Cette recherche a été financée par le MURST (Projet Sistema Lagunare Veneziano).

BIBLIOGRAPHIE

- Andreoli C, Tolomio C 1988. Densité et biomasse du phytoplancton dans des bassins fertilisés en « Valle Fosse » et « Valle Zappa » (lagune de Venise). *Arch Hydrobiol (Algol. Studies)* 49 : 505-528.
- Andreoli MG, Artegiani A, Azzolini R, Bombace G, Giorgi U, Marzocchi M, Massera Bottazzi E, Montresor M, Solazzi A, Tolomio C 1985. Evoluzione annuale dei parametri idrobiologici su un transetto a sud-est di Ancona in corrispondenza delle barriere artificiali dell'IRPEM (Campagna di rilevamento ZO.RI. 1980-1981. *Quad Ist Ric Pesca Marittima* 4 : 103-147.
- Avanzi C, Fossato V, Gatto P, Rabagliati R, Rosa Salva P, Zitelli A 1984. Ripristino, conservazione ed uso dell'ecosistema lagunare veneziano. Comune di Venezia, Venezia, 199 p.
- AA VV 1989. L'inquinamento di origine agricola nella Laguna di Venezia. Consorzio Venezia Nuova, Padova, 144 p.
- Brunetti R, Marin M, Beghi L, Bressan M 1983. Study of the pollution in the Venetian Lagoon's lower basin during the period 1974-1981. *Riv Idrobiol* 22 : 27-58.
- Carazza D, Grandori R 1912. Ricerche sul plancton della Laguna Veneta. Soc Coop Tipogr, Padova, 64 p.
- Chrétiennot-Dinet MJ 1990. Atlas du phytoplancton marin. Vol. 3 : Chlorarachniophycées, Chlorophycées, Chrysophycées, Cryptophycées, Euglenophycées, Eustigmatophycées, Prasinophycées, Prymnésiophycées, Rhodophycées, Tribophycées. Ed. CNRS, Paris, 261 p.
- Cioce F, Comaschi Scaramuzza A, Lombardo A, Socal G 1979. Hydrological and biological data from the northern basin of the Venice Lagoon. June 1977-June 1978. *Atti Ist Ven Sci Lett ed Arti* 137 : 309-342.
- Cordella P, Cavolo F 1988. Una proposta metodologica sul conteggio del fitoplancton. *Giorn Bot Ital* 122 : 141.
- Cossu R, De Fraja Frangipane E, Degobbis D, Orio AA, Andreottola G 1987. Pollution and eutrophication in the Venice Lagoon. *Wat Sci Tch* 19 : 813-822.
- Courties C, Vaquer A, Troussellier M, Lautier J, Chrétiennot-Dinet MJ, Neveux J, Machado C, Claustre H 1994. Smallest eukaryotic organism. *Nature* 370 : 255.
- Dodge JD 1982. Marine Dinoflagellates of the British Isles. HMSO, London, 303 p.
- Facco S, Degobbis D, Sfriso A, Orio AA 1986. Space and time variability of nutrients in the Venice La-

- goon. In *Estuarine Variability*, Edited by D.A. Wolfe, Academic Press, Oxford : 307-318.
- Faganelli A 1954. Il trofismo della Laguna Veneta e la vivificazione marina. I. Ricerche idrografiche. *Archo Oceanogr Limnol* 9 : 19-112.
- Gargiulo GM, De Masi F, Tripodi G 1992. *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt (Phaeop hyta, Fucales) is spreading in the Lagoon of Venice (Northern Adriatic Sea). *Giorn Bot Ital* 126 : 259.
- Hasle GR 1965. *Nitzschia* and *Fragilaropsis* species studied in the lightand electron microscopes. II. The group *Pseudonitzschia*. *Skr Norske Vidensk Akad Oslo I Mat Nat Kl NS* 18 : 1-48.
- Imhof E 1886. Ueber mikroskopische pelagische Tiere aus den Lagunen Venedig. *Zool Anz* 9 : 101 p.
- Issel R 1941. Note sul plancton della Laguna Veneta. *Archo Oceanogr Limnol* 1 : 31-57.
- Kerzan I, Lenarcic M, Stirn J 1974. Recycling of organic pollutants in maricultures. III. Mass cultures of selected phytoplankters fertilized by sewage and utilization of crops in secondary productivity. *Rev Intern Océanogr Méd* 34 : 73-94.
- Kveder S, Revelante N, Smidlaka N, Skrivanic A 1971. Some characteristics of the phytoplankton productivity in the Northern Adriatic. *Thalassia Yugos* 7 : 151-158.
- Lassus P 1988. Plancton toxique et plancton d'eaux rouges sur les côtes européennes. IFREMER Nantes, 111 p.
- Lund JW, Le Creen ED, Kipling C 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimation by counting. *Hydrobiologia* 11 : 143-170.
- Marchesoni V 1954. Il trofismo della Laguna Veneta e la vivificazione marina. III - Ricerche sulle variazioni quantitative del fitoplancton. *Archo Oceanogr Limnol* 9 : 153-285.
- Migliardi O'Riordan V 1915. Ulteriore contributo alla conoscenza del plancton della laguna Veneta. *Zool Anz* 45 : 165-170.
- Migliardi O'Riordan V 1925. Sul fitoplancton della Laguna Veneta. *Atti Accad veneto-trent istriana* 15 : 21-43.
- Montresor M, Salafia C, Solazzi A, Tolomio C, Marzocchi M 1982. I popolamenti fitoplanctonici nell'alto Adriatico occidentale (primavera-estate 1978). Atti Conv Naz Progetto Finalizzato Oceanogr e Fondi Mar, Roma 10-11 Nov. 1981 : 45-79.
- Moschin E, Moro I 1996. Osservazioni morfologiche su *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve in un fenomeno di fioritura nella Laguna di Venezia. *Boll Mus St Nat Venezia* 45 : 211-220.
- Revelante N, Gilmartin M 1976. The effect of Po River discharge on phytoplankton dinamics in the Northern Adriatic Sea. *Mar Biol* 34 : 259-271.
- Ricard M 1987. Atlas du phytoplankton marin. Vol. 2 : Diatomophycées. Ed. CNRS, Paris, 297 p.
- Rismondo A, Volpe S, Curiel D, Solazzi A 1993. Segnalazione di *Undaria Pinnatifida* (Harvey) Suringar a Chioggia (Laguna Veneta). *Lavori Soc Ven Sc Nat* 18 : 329-330.
- Socal G 1981. Nota sulla distribuzione quantitativa del fitoplancton nel bacino settentrionale della laguna di Venezia. Giugno 1977-Giugno 1978. *Ist Ven Sci Lett Arti Rap Studi* 8 : 105-119.
- Socal G, Ghetti L, Boldrin A, Bianchi F, 1985. Ciclo annuale e diversità del fitoplancton nel porto-canale di Malamocco (Laguna di Venezia). *Atti Ist Ven Sci Lett ed Arti* 143 : 15-30.
- Socal G, Bianchi F, Comaschi Scaramuzza A, Cioce F 1987. Spatial distribution of plankton communities along a salinity gradient in the Venice lagon. *Archo Oceanogr Limnol* 21 : 19-43.
- Sournia A, 1986. Atlas du phytoplankton marin. Vol. 1 : Cyanophycées, Dictyochophycées, Dinophycées, Raphidophycées. CNRS, Paris, 219.
- Sournia A, Belin C, Berland B, Erard-Le Denne E, Gentien P, Grzebyk D, Marcaillou-Le Baut C, Lassus P, Partensky F 1991. Le phytoplankton nuisible des côtes de France. De la biologie à la prévention. IFREMER et CNRS, Plouzané, 154 p.
- Stirn J 1973. Organic pollution as the main factor causing biological disequilibria in coastal waters. *Archo Oceanogr Limnol* 18 : 111-119.
- Teodoro G 1925. Primo contributo alla conoscenza dei Dinoflagellati della Laguna Veneta. *Atti R Ist Ven Sci* 84 : 591-597.
- Tolomio C 1977. Diatomee e Dinoflagellate in tre lagune adriatiche a diverso regime idrico. *Riv Idrobiol* 16 : 199-210.
- Tolomio C 1978. Catalogo delle Diatomee e delle Peridinee più significative segnalate nelle acque salmastre italiane. *Mem Biol Mar Oceanogr* 8 : 129-150.
- Tolomio C 1988. Il fitoplancton della Valle di Brenta (Laguna Veneta). Indagini stagionali : giugno 1980-marzo 1982. *Arch Oceanogr Limnol* 21 : 117-150.
- Tolomio C 1993 a. Courants de marée et communautés phytoplantoniques du Canale delle Trezze (Lagune de Venise). *Vie Milieu* 43 : 13-26.
- Tolomio C 1993 b. Prima segnalazione di *Grateloupia doryphora* (Mont.) Howe (Rhodophyceae) nella Laguna di Venezia. *Lav Soc Ven Sc Nat* 18 : 215-220.
- Tolomio C, Andreoli C, Moro I, Scarabel LR, Moschin E, Masiero L 1997. Communautés phytoplantoniques dans le bassin méridional de la Lagune de Venise (février 1991-janvier 1993). *Marine Life* 6 : 3-14.
- Tolomio C, Moschin E 1995. Y a-t-il des microalgues nuisibles dans la Lagune de Venise ? (Période des observations : 1988-1993). *Marine Life* 5 : 3-9.
- Travers M 1973. Le microplancton du Golfe de Marseille : variations de la composition systématique et de la densité des populations. *Tethys* 5 : 31-53.
- Utermöhl H 1958. Zur Vervollkommenung der quantitative Phytoplankton-Methodik. *Mitt Int Verein Limnol* 9 : 1-38.
- Van Landingham SL 1967-1979. Catalogue of the fossil and recent diatom genera and species and their synonyms. Verlag J Cramer, Lehre-Vaduz 1-8 : 4654.
- Vaquer A, Troussellier M, Courties C, Bibent CB 1996. Standing stock and dynamics of picophytoplankton in the Thau lagoon (northwest Mediterranean coast). *Limnol Oceanogr* 41 (8) : 1821-1828.
- Voltolina D 1971 a. Distribuzione quantitativa e qualitativa del fitoplancton nell'Adriatico settentrionale. III. Inverno 1966. *Arch Oceanogr Limnol* 17 : 71-93.
- Voltolina D 1971 b. Distribuzione quantitativa del fitoplancton nell'Adriatico settentrionale. IV. Primavera 1966. *Arch Oceanogr Limnol* 17 : 169-177.

- Voltolina D 1973. Phytoplankton concentration in the Malamocco Channel of the Lagoon of Venice. *Archiv Oceanogr Limnol* 18 : 1-18.
- Voltolina D 1975. The phytoplankton of the Lagoon of Venice : November 1971-November 1972. *Pubbl Staz Zool Napoli* 39 : 206-340.
- Willen E 1976. A simplified method of phytoplankton counting. *Br Phycol J* 11 : 265-278.

- Zanon V 1937. Le Diatomee della Laguna e del Mare di Venezia. Atti XXVI Riun. SIPS : 1-9.
- Zanon V 1938. Le alghe della Laguna di Venezia. Sez. II : Bacillarieae. In *La Laguna di Venezia (Monografia)*. Tip C Ferrari, Venezia 3, 551 p.

*Reçu le 7 juillet 1997; received July 7, 1997
Accepté le 8 décembre 1997; accepted December 8, 1997*

A PROPOSED METHODOLOGY FOR THE USE OF HELMINTH PARASITES AS BIOLOGICAL TAGS IN THE STUDY OF POSTFIRE ECOSYSTEM REGENERATION PROCESSES

M.T. GALAN-PUCHADES*, M.V. FUENTES*, A.M. CEREZUELA*,
R. FONS**, S. MAS-COMA*

* Department of Parasitology, Faculty of Pharmacy, Valencia University,
Avda. Vicent Andrés Estellés s/n, 46100 Burjassot, Valencia, Spain

** Laboratory Arago, P. et M. Curie University, UMR 7628 CNRS, 66650 Banyuls-sur-Mer, France

HELMINTHS
BIOLOGICAL TAG
INSECTIVORES
RODENTS
FIRE
BURNT MEDITERRANEAN ECOSYSTEMS
POSTFIRE REGENERATION

HELMINTHES
INDICATEURS BIOLÓGIQUES
INSECTIVORES
RONGEURS
INCENDIE
ECOSYSTÈMES MÉDITERRANÉENS
RÉGÉNÉRATION POST-INCENDIE

ABSTRACT. – Helminth parasites (trematodes, cestodes, nematodes and acanthocephalans) are able to provide a variety of information on their hosts. The study of the dynamics of helminth parasite populations in small mammals (Insectivores and Rodents) captured in Mediterranean ecosystems affected by fire represent a new source of information about the scarring processes of the affected areas. The study of the burnt area includes knowledge of their ecological characteristics before the fire, the type of fire that affected the study area, climate in the region, the evaluation of unburnt control areas, the prospective methodology used in application to the small mammals in the area, and the selection of model hosts and helminths.

RÉSUMÉ. – L'incendie représente une expérience grande nature unique qui permet de tester, *in situ*, certaines hypothèses concernant les processus de recolonisation et la dynamique des populations animales soumises à des variations brutales des facteurs du milieu. Tout colonisateur est susceptible d'emmener avec lui tout ou partie de ses parasites dans son nouveau milieu. Les modalités spatio-temporelles de la dissémination ont donc leurs conséquences sur la parasitofaune qui peut-être utilisée comme un véritable traceur biologique de la colonisation. Menée parallèlement aux suivis post-incendie des populations de Micromammifères (Insectivores et Rongeurs), l'étude de leur helminthofaune (Trématodes, Cestodes, Nématodes et Acanthocéphales) apporte de nombreuses informations sur leurs hôtes. L'analyse simultanée de la dynamique des populations des Helminthes et des Micromammifères suivis lors de l'étude d'écosystèmes perturbés par l'incendie représente une nouvelle source d'informations concernant l'impact et les processus de cicatrisation des zones affectées. L'étude des zones brûlées inclut la connaissance et les caractéristiques écologiques après le passage du feu, le type d'incendie qui affecte la zone étudiée, le climat de la région, l'évaluation des zones témoins non brûlées, la méthodologie prospective mise en application sur les petits Mammifères et la sélection du modèle hôtes-Helminthes.

INTRODUCTION

In addition to the major importance of parasites in medical pathology and in veterinary practice, parasitological studies have been found to provide important and varied information on the characteristics of their hosts. In this sense, helminths (trematodes, cestodes, nematodes and acanthocephalans) may provide highly useful data on the biology, ecology, zoogeography, systematization, evolution and phylogeny of their hosts. Even diet, the trophic chain, ethology and activity rhythm of the hosts bear a direct relation to their parasites.

Parasitology is also important in relation to the ecology of isolated ecosystems, and general aspects such as parasitological characteristics in isolated ecosystems, the influence of insularity upon parasitological fauna, the applied interest of parasites in insular zoogeography, and the sanitary-hygienic relevance of helminths in insular populations of small mammals have been investigated by a number of authors (Mas-Coma & Feliu 1984, Mas-Coma *et al.* 1987a,b). The possible regulatory effects of parasites – both microparasites (viruses, fungi and protozoos) and macroparasites (helminths and arthropods) – upon the growth of their corresponding host populations

have been the subject of many studies, including the pioneering work by Anderson (1978, 1979), Anderson & May (1978, 1979), May (1983), May & Anderson (1978, 1979). Such studies have discovered that the analysis of the inter-relations between host and parasite species provides important data on the ecology, dynamics, evolution, biodiversity and biogeography of the populations and communities living in the wild (see review by Thomas *et al.* 1996).

In this sense, emphasis should be placed on the importance of parasites – and in particular of helminths – as specific biological tags. This usefulness of parasites is related to their peculiar biology, and to the fact that many of them have complex life cycles involving different hosts. Thus, some hosts hold the larval stage of the parasite (intermediate hosts), while others are parasitized by the adult stage (definitive host). Likewise, the life cycles of helminths may involve both parasitic and free stages, and the latter may in turn be either active or inactive (resistance forms). Likewise, the ecology of parasites is of fundamental relevance, particularly as regards established host-parasite specificity in the different life cycle stages.

On the other hand, in the Mediterranean regions the spread and proliferation of forest fires has become a matter of considerable concern. Fire destroys hundreds of thousands of hectares of vegetation yearly in these regions, and in certain cases it represents a habitual phenomenon with a great capacity to disturb natural ecosystems. In this sense, all research aimed at evaluating the consequences of fire upon the flora and fauna of the affected zones, and in particular those studies addressing the scarring and recovery of burnt ecosystems, are of maximum priority for they allow the *in situ* evaluation of the hypothesis of ecological succession. Thus, work is required to gain insight to the processes of recolonization and the dynamics of populations subjected to either drastic or progressive environmental variations.

A number of studies have analyzed the impact of fire upon the soil, vegetation, avian species, arthropods and small mammals in the Mediterranean (Prodon *et al.* 1985, 1987, Athias-Binche *et al.* 1987, Prodon 1987, Fons *et al.* 1988, 1993, 1996, Arrizabalaga *et al.* 1993). Similar research has also been conducted in small mammals in Australia (Fox 1982, 1983, 1990, Fox *et al.* 1985, Spratt 1987, Kemper 1990, Wilson 1991, Higgs & Fox 1993), North America (Kaufman *et al.* 1983, 1989, Fox *et al.* 1985, Clark & Kaufman 1990), South Africa (Fox *et al.* 1985) and in the Middle East (Haim 1993). According to these studies, even several years after a fire the fauna and vegetation continue to exhibit a situation of reciprocal imbalance, and the dynamics of the normalization process are still uncertain. Never-

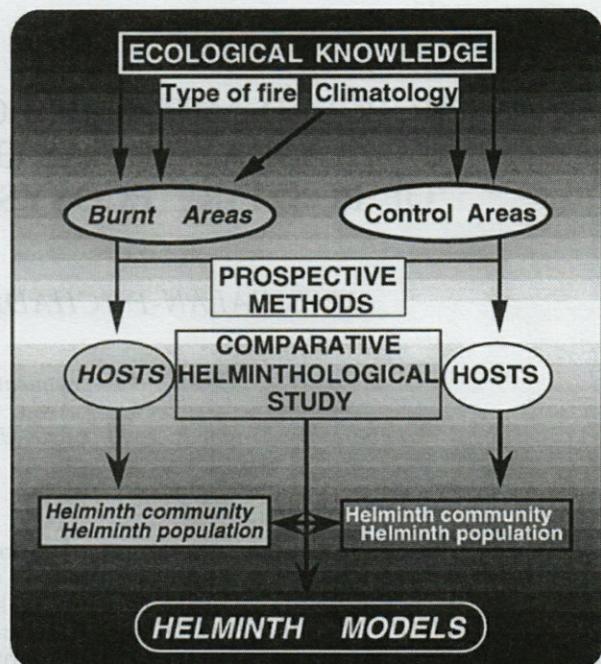


Fig. 1. – Schematic representation of the proposed methodology (see text).

theless, it seems clear that recovery tends to involve a return to pre-burn conditions.

The results reported to date in the Mediterranean regions suggest that the study of the dynamics of helminth parasite populations in small mammals (Insectivores and Rodents) captured in areas affected by fire represent a new source of information about the scarring processes of the affected areas. It is evident that host dissemination strategy after fire has repercussions upon its parasitic fauna, which can thus be used as an indicator of recolonization (Galán-Puchades *et al.* 1990, 1992, 1993, Feliu *et al.* 1993, Fuentes *et al.* 1993, Galán-Puchades & Fuentes 1996).

The aim of the paper is to provide a step-by-step description of the method of study of the burnt area to follow-up on the post-fire regeneration process, when using as biological tags a series of helminths that parasitize small mammals (Insectivores and Rodents) captured in the affected areas (Fig. 1).

THE STUDY OF THE BURNT AREA

Step 1 : Ecological knowledge

Burnt areas : The regeneration process of the environment in terms of soil and vegetation determines the dynamics of recolonization by small

mammals. In turn, this global regeneration process is influenced by the characteristics of the ecosystem before the fire. Consequently, when investigating an area affected by fire, as much information as possible must be gathered on the ecological variables (fundamentally edaphic and concerning vegetation cover) present before the fire. Comprehensive data should also be obtained on the pre-burnt vertebrate and invertebrate fauna. This information is moreover essential for the search of a valid control area in order to establish helminthic controls of the study host or hosts.

Fire : Knowledge regarding the type and intensity of the fire that affected the study area is very important for the evaluation of outcome. If the fire is merely superficial or affects shrubs, bushes and trees, then the mastozoological and helminthological results obtained may be masked by the fact that the study zone receives a constant influx of individuals originating from possible intact "islands" within the burnt zone. It must also be taken into account that, within the study zone and provided the fire has not been too intense, part of the autochthonous small mammal population remains intact in cracks and fissures within walls or stones. These phenomena would preserve a remnant of parasites – particularly of those with direct cycles without intermediate hosts – that would have gone unnoticed under other conditions and which in part mask the post-burn perturbations. In contrast, following subsoil fires, which are much more destructive, the captures made in the affected zones probably correspond to populations recolonizing allochthonous populations in the first few years after the fire or, in subsequent years, to recolonizing populations already consolidated within the recovering territory.

Climatology : Emphasis should be placed on the importance of climatological conditions in the study zone after the fire – particularly as regards rainfall and temperatures. The influence of fire upon mammals and helminths is closely related to the recovery rate of the vegetation cover, which in turn is undoubtedly linked to the rainfall and temperatures recorded mainly in the months following the fire.

Step 2 : Control areas

Before evaluating the capacity of a helminth from hosts captured in the burnt areas to serve as a biological marker, knowledge must be gained of the helminth fauna of the same hosts in control areas unaffected by fire. These zones must meet the same ecological conditions as the burnt zones before the fire; they must be located in proximity to the altered study zone, yet at the same time they must be sufficiently removed to present a balanced host population.

Step 3 : Prospective method

As a result of the fire, the small mammal populations suffer important alterations as a result of the death of numerous individuals and due to their escape towards safer areas. This explains why the capture of small mammals is noticeably reduced in the affected area for a number of years after the fire, in comparison to unaltered areas. On the other hand, and considering that the adoption of preventive measures to combat forest fires is frequently ineffective, ecosystems which have suffered fires usually receive protective measures to secure their regeneration. This in turn prevents the possibility of indiscriminate killing of small mammals in these protected areas, which would disturb the natural recovery process. The prospection method should combine seasonal analysis with the performing of numerous and punctual prospections in different areas of the burnt zone to avoid continuous pressuring of one same area. In addition, no more than 10% of the captures should be sacrificed. The number of biotopes studied depends on the vegetational, edaphic and bioclimatic plurality of the Mediterranean area affected by fire. The trap method used to capture the hosts is based on the line-up and square plot (quadrate) technique, using the live-trapping and capture-mark-release methods. These habitual trapping techniques should be complemented by parasite detection procedures that do not imply sacrificing the host. To this effect different coprological studies may be conducted based on stools passed *in vivo* by the trapped mammal. The study should span several years after the fire. Regeneration of the vegetation cover in terms of Mediterranean bushes and trees seems to be quite effective only a few years after the fire. Similar observations apply to animal recolonization. From this moment onwards, the helminth parasites are the sole valid informers of total recovery of the study biocenosis, due to the complexity often involved in completing their vital cycles.

Step 4 : Host models

In order to select the host with the helminth parasites capable of providing the greatest information, it is necessary to establish the behavior of each of the small mammal species populating the study zone after the fire. To this effect, studies should be made of the small mammal recolonization dynamics and structure in the burnt zone, along with simultaneous parasitological evaluations. In turn, comparisons should be made with the findings corresponding to the unaffected control areas. Those small mammals that only return to the burnt area once it has fully recovered provide later information than those species that recolonize the zone even within the first year after the fire.

THE STUDY OF HELMINTHS

Step 1 : Control helminthfauna

In order to evaluate the informative capacity of helminths obtained from hosts captured in a zone undergoing postfire regeneration, the first step is to characterize the helminthfauna present within the hosts before the fire. To this effect, control zones are established where helminthfauna follow-up is carried out parallel to the study in the burnt zones. Follow-up must include samplings in unburnt areas throughout the course of the postfire years investigated. In this way possible differences between the control and burnt zones may be attributed to the effects of the fire and not to natural parasitic fluctuations conditioned by the different environmental conditions in the study setting.

Step 2 : Postfire helminthfauna

Seasonal helminthfauna information is to be obtained on the animals from the burnt zones, in order to analyze the parasite recolonization dynamics. Follow-up is extended over several years as a function of the recovery rate of the study zone. Once the host model/s has been selected according to the postfire recolonization dynamics observed, the information yielded by the helminths is derived from the comparative study of each postfire year with respect to the host helminthfauna in the undisturbed control areas.

Step 3 : Helminth models

Helmint community : The analysis of the helminth community addresses two aspects : (a) qualitative and quantitative composition, and (b) the bioecological nature of the component helminths. As regards the former aspect, follow-up of the annual patterns of presence/absence, richness/poorness or loss/recovery of species in the burnt zones with respect to the control areas constitutes a source of information on the degree of perturbation/regeneration of the burnt environment. In turn, the study of the bioecological dynamics of the helminth communities in the successive post-fire years – fundamentally referred to the nature of the component biological cycles – provides information on three fundamental aspects : (a) host population densities, (b) free-living fauna diversity, and (c) the edaphologic-vegetation characteristics. Fluctuations in host population density in postfire regeneration zones, and the loss/recovery patterns of the free-living fauna, soil and vegetation cover all exert a marked influence upon

the viability of completing the different types of biological cycles of the parasites. Thus, direct cycles, whose transmission is favored by direct contact between hosts – without prior passage through the external environment – exhibit population patterns in the affected zones different to those presented by those monoxenic cycles that imply a maturation period in the external environment, or those indirect cycles that require the presence of different intermediate hosts. Likewise, the detection of heteroxenous parasites (i.e., with intermediate hosts) indicates the presence within the biocenosis of those arthropods, gastropods, carnivores or birds of prey required to complete the corresponding life cycles. In this manner, these helminths may be used as biological tags indicative of the gradual recovery of the trophic chains in the regeneration zone.

Helmint population : In order to establish the capacity of one or more parasitic helminths as biological tags, we must first determine their situation within the helminth community of the host under unaltered conditions (control zone). In this way it is possible to ascertain whether the parasite is only sporadically detected, or whether it is characteristic of the host helminth fauna. In turn, we may establish parasite specificity, abundance, intensity and prevalence, as well as the corresponding seasonal dynamics, competitive capacity with other parasites, the existence of possible interspecific associative relations, frequency distribution, etc. Having established these characteristics in the control zone, they may be extrapolated to those observed in the burnt area during each post-fire year. In this way, a profile may be developed of the species that serve as biological tags of the perturbation and posterior regeneration of the burnt zone.

ACKNOWLEDGMENTS. – The present studies are supported by Acción Integrada Hispano-Francesa nº 91, Acuerdo Marco Interuniversitario Valencia-P. et M. Curie of Paris VI, Postdoctoral fellowship of MEC/MRES (France), Programmes Picasso 93-0780 and 95-114 B, Spanish DGICYT Projects PB 92-0517-CO2-01 and PB96-0401-C02-02, Valencian IVEI Project CPE/073 and University of Valencia Project UV97-2216.

REFERENCES

- Anderson RM 1978. The regulation of host population growth by parasitic species. *Parasitology* 73 : 119-157.
- Anderson RM 1979. The influence of parasitic infection on the dynamics of host population growth. In *Population dynamics*. Edited by RM Anderson, BD Turner, and LR Taylor, Blackwell Scientific, Oxford, UK : 245-281.

- Anderson RM, May RM 1978. Regulation and stability of host-parasite interactions. I. Regulatory processes. *J Animal Ecol* 47 : 219-247.
- Anderson RM, May RM 1979. Population biology of infectious diseases. Part I. *Nature* 280 : 361-367.
- Arrizabalaga A, Montagud E, Fons R 1993. Post-fire succession in small mammal communities in the Montserrat Massif (Catalonia, Spain). In *Fire in Mediterranean Ecosystems*. Edited by L. Trabaud and R. Prodon, Commission of the European Communities, Brussels, 281-291.
- Athias-Binche F, Briard F, Fons R, Sommer F 1987. Study of ecological influence of fire on fauna in Mediterranean ecosystems (soil and above ground layer). Patterns of post-fire recovery. In *Influence of fire on the stability of the Mediterranean Ecosystems*. European Science Foundations, Project "Forest Ecosystems Research". Network (FERN).
- Clark BK, Kaufman DW 1990. Short-term responses of small mammals to experimental fire in tallgrass prairie. *Can J Zool* 68 : 2450-2454.
- Feliu C, Fons R, Mas-Coma S, Galán-Puchades MT, Fuentes MV, Blasco S, Grabulosa I 1993. The helminth parasites as markers on the dynamics of micromammals recolonisation after fire. In *Fire in Mediterranean Ecosystems*. Edited by L. Trabaud and R. Prodon, Commission of the European Communities, Brussels : 271-279.
- Fons R, Grabulosa I, Marchand B, Miquel J, Feliu C 1996. Mammifères et incendie en milieu méditerranéen : réponses de l'Insectivore *Crocidura russula* (Soricidae) et du Rongeur *Eliomys quercinus* (Gliridae) en subéraie brûlée. *Vie Milieu* 46 (3/4) : 313-318.
- Fons R, Grabulosa I, Saint Girons MC, Galán-Puchades MT, Feliu C 1988. Fire and regeneration of Mediterranean ecosystems. Dynamics of micromammals repopulation. *Vie Milieu* 38 : 259-280.
- Fons R, Grabulosa I, Feliu C, Mas-Coma S, Galán-Puchades MT, Comes AM 1993. Postfire dynamics of small mammals community in a Mediterranean forest (*Quercus suber*). In *Fire in Mediterranean Ecosystems*. Edited by L. Trabaud and R. Prodon, Commission of the European Communities, Brussels : 259-270.
- Fox BJ 1982. Fire and mammalian secondary succession in an australian coastal heath. *Ecology* 63 : 1332-1341.
- Fox BJ. Mammal species Diversity in Australian Heathlands : the Importance of Pyric Succession and Habitat Diversity. In *Ecological Studies*, Vol. 43 : Mediterranean-Type Ecosystems. Edited by FJ Kruger, DT Mitchell & JUM Jarvis, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York : 473-489.
- Fox BJ 1990. Changes in the structure of mammal communities over successional time scales. *Oikos* 59 : 321-329.
- Fox BJ, Quinn RD, Breytenbach GJ 1985. A comparison of small-mammal sucesion following fire in shrublands of Australia, California and South Africa. *Proc Ecol Soc Australia* 14 : 179-197.
- Fuentes MV, Galán-Puchades MT, Cerezuela AM, Mas-Coma S, Feliu C, Fons R 1993. Análisis helmintológico del ratón de campo, *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) (Rodentia : Muridae) en un área quemada de bosque mediterráneo. *Acta Parasitol Portuguesa* 1 : 190.
- Galán-Puchades MT, Fuentes MV 1996. Parasites and Fire. *Parasitol Today* 12 : 327.
- Galán-Puchades MT, Fuentes MV, Cerezuela AM, Mas-Coma S 1996. Dynamique de la recolonisation et étude helminthologique post incendie de Mammifères (Insectivores et Rongeurs) de la Chaîne Calderona (Comunidad Valenciana - Espagne). *Vie Milieu* 46 (3/4) : 377.
- Galán-Puchades MT, Fuentes MV, Mas-Coma S, Feliu C, Fons R 1993. Estudio de la recuperación de dos áreas mediterráneas quemadas mediante el análisis de las helmintofaunas del ratón de campo, *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) (Rodentia : Muridae). *Acta Parasitol Portuguesa* 1 : 191.
- Galán-Puchades MT, Mas-Coma S, Fuentes MV, Jiménez AM, Fons R 1992. Dinámica de la comunidad helmintiana parásita de poblaciones del ratón de campo, *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) (Rodentia : Muridae) en ecosistemas perturbados por el fuego. In "In Memoriam" al Profesor Doctor D. F. de P. Martínez Gómez. Edited by S. Hernández, Servicio de Publicaciones Universidad de Córdoba, Córdoba : 467-480.
- Galán-Puchades MT, Fons R, Feliu C, Torregorsa, M, Jiménez AM, Fuentes MV 1990. Etude bioécologique de l'helminthofaune d'*Apodemus sylvaticus* (Rodentia : Muridae) dans les écosystèmes perturbés par l'incendie. *Vie Milieu* 40 : 263-264.
- Haim A 1993. Resilience to fire of rodents in an East-Mediterranean pine forest on Mount Carmel, Israel : the effects of different managements. In *Fire in Mediterranean Ecosystems*. Edited by L. Trabaud and R. Prodon. Commission of the European Communities, Brussels : 293-301.
- Higgs P, Fox BJ 1993. Interspecific competition : A mechanism for rodent succession after fire in wet heathland. *Australian J Ecol* 18 : 93-201.
- Kaufman DW, Kaufman GA, Finck EJ 1983. Effects of Fire on Rodents in Tallgrass Prairie of the Flint Hills Region of Eastern Kansas. *Prairie Nat* 15 : 49-56.
- Kaufman DW, Kaufman GA, Finck EJ 1989. Rodents and shrews in ungrazed tallgrass prairie manipulated by fire. In *Proceedings of the Eleventh North American Prairie Conference*. Edited by T. Bragg and J. Stubbendieck, University of Nebraska Printing, Lincoln, NE : 173-177.
- Kemper CM 1990. Small Mammals and Habitat Disturbance in Open Forest of Coastal New South Wales (Australia). I. Population Parameters. *Australian Wildl Res* 17 : 195-206.
- Mas-Coma S, Feliu C 1984. Helminthfauna from small mammals (insectivores and rodents) on the Pitiusic Islands. In *Biogeography and Ecology of the Pitiusic Islands*. Edited by H. Kuhbier, J.A. Alcover, and C. Guerau d'Arellano Tur, Dr. W. Junk, The Hague, Holland : 469-525.
- Mas-Coma S, Esteban JG, Bargues MD, Valero MA 1987a. La evolución de una fauna parasitaria en islas "continentales" : el caso de los helmintos de micromamíferos en las Gimnésicas y Pitiusas (Archipiélago Balear). In *Mamíferos y Helmintos. Volumen homenaje al Prof. Dr. Dr. Herman Kahmann en su 81 aniversario*. Edited by V. Sans-Coma, S. Mas-

- Coma, and J. Gosálbez, Ketres, Barcelona, Spain : 203-216.
- Mas-Coma S, Galán-Puchades MT, Fuentes MV, Valero MM, Jiménez AM 1987b. Sobre la composición cuantitativa de las parasitofaunas insulares : posible efecto regulador de las especies parásitas sobre las poblaciones de sus hospedadores. In Mamíferos y Helmintos. Volumen homenaje al Prof. Dr. Dr. Herman Kahmann en su 81 aniversario. Edited by V. Sans-Coma, S. Mas-Coma, and J. Gosálbez, Ketres, Barcelona, Spain : 217-251.
- May RM 1983. Parasitic infections as regulators of animal populations. *Amer Scient* 71 : 36-45.
- May RM, Anderson RM 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions. II. Destabilizing processes. *J Animal Ecol* 47 : 249-267.
- May RM, Anderson RM 1979. Population biology of infectious diseases. Part II. *Nature* 28 : 455-461.
- Prodon R 1987. Fire, bird conservation and land management in the North-Mediterranean area. *Ecol Medit* 13 (4) : 127-133.
- Prodon R, Fons R, Petter AM 1985. L'impact du feu sur la végétation, les Oiseaux et les Micromammifères dans diverses formations méditerranéennes des Pyrénées-Orientales. Premiers résultats. *Terre Vie* 39 : 129-158.
- Prodon R, Fons R, Athias-Binche F 1987. The impact of fire on animal communities in Mediterranean area. In The role of fire in ecological systems. Edited by L. Trabaud, SPB Academic Publishing, The Hague, Holland : 121-157.
- Spratt DM 1987. Helminth communities in small mammals in Southeastern New South Wales. *Int J Parasitol.* 17 : 197-202.
- Thomas F, Verneau O, De Meeus T, Renaud F 1996. Parasites as to Host Evolutionary Prints : Insights into Host Evolution from Parasitological Data. *Int J Parasitol* 26 : 677-686.
- Wilson BA 1991. The ecology of *Pseudomys novaehollandiae* (Waterhouse, 1843) in the Eastern Otway Ranges, Victoria. *Wildl Res* 18 : 233-247.

Reçu le 30 octobre 1997; received October 30 1997

Accepté le 14 mai 1998; accepted May 14, 1998

doit nous permettre d'identifier des éléments de l'écologie des écosystèmes paraliques et de leur fonctionnement. Ces éléments peuvent être utilisés pour décrire les écosystèmes paraliques et pour élaborer des stratégies de gestion et de protection.

LES ÉCOSYSTÈMES PARALIQUES : DISTRIBUTION DES PEUPLEMENTS DE FORAMINIFÈRES ACTUELS DANS LES ÉTANGS DE DIANA ET D'URBINO (CORSE)

Paralic ecosystems : distribution of present foraminifera in ponds of Diana and Urbino (Corsica)

GUELORGET O.*, FAVRY A.**, DEBENAY J.-P.***, PERTHUISOT J.-P.****

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

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

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

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

ÉCOSYSTÈMES PARALIQUES
FORAMINIFÈRES ACTUELS
CONFINEMENT
MÉDITERRANÉE

PARALIC ECOSYSTEMS
PRESENT FORAMINIFERA
CONFINEMENT
MEDITERRANEAN

RÉSUMÉ. – Cette étude concerne deux écosystèmes paraliques, les Etangs de Diana et d'Urbino (Corse). Elle vise à déterminer la distribution des peuplements de Foraminifères en fonction des caractéristiques et du fonctionnement de ces écosystèmes. La répartition des peuplements est étudiée grâce à différentes méthodes d'analyse des peuplements (richesse spécifique, densité, indice de diversité de Fisher, analyse factorielle des correspondances). La distribution de l'abondance relative des espèces caractéristiques est mise en évidence dans chaque écosystème. Les résultats obtenus dans l'Etang de Diana mettent en évidence une organisation globale des peuplements de Foraminifères. On constate, comme dans tous les écosystèmes paraliques étudiés jusqu'à présent, une diminution de la densité et de la richesse spécifique, des zones sous influence des eaux d'origine marine vers les zones plus confinées. L'Etang d'Urbino ne présente pas une telle organisation et se distingue par la composition et la distribution de ses peuplements qui semblent révéler un confinement plus marqué dans ce bassin.

ABSTRACT. – This study concerns two paralic ecosystems, Diana and Urbino lagoons (Corsica). The main aim is to determine the distribution of foraminiferal populations in function of the features and functioning of these ecosystems. The distribution of foraminiferal populations is studied thanks to different methods of populations study (specific richness, density, Fisher diversity index, factorial analysis of correspondences). The distribution of relative abundance of the characteristic species is shown in each ecosystem. The results obtained in Diana lagoon show a global organization of foraminiferal populations. We observe, like in paralic ecosystems studied up to now, a decrease of densities and specific richness, from the areas under marine influence to the more confined zones. Urbino lagoon does not present a such organization and is distinguished by the composition and the distribution of its populations that seems to reveal a more marked confinement in this basin.

INTRODUCTION

Les Etangs de Diana et d'Urbino qui se situent sur les côtes orientales de la Haute-Corse à proximité d'Aleria sont des bassins paraliques de type « bahira » (Perthuisot et Guelorget 1992). D'origine tectonique, ce sont d'anciennes vallées d'affondrement élaborées au cours du Quaternaire et envahies par la mer lors de la dernière transgression holocène (Flandrien). Ces étangs ont fait l'objet de nombreuses études en ce qui concerne

les peuplements phytoplanctoniques, macrobenthiques et ichtyologiques (Frisoni *et al.* 1983 ; De Casabianca 1972). Cependant, le comportement de la microfaune et notamment les Foraminifères n'ont pas été, jusqu'ici, pris en considération. Aussi, nous est-il apparu tout à fait intéressant d'étudier ces microorganismes et leur organisation au sein de ces écosystèmes. En effet, chacun de ces deux étangs, de même typologie et caractérisé par une influence marine prépondérante, présente toutefois ses propres particularités en fonction notamment de la taille et de l'emplacement de la

communication avec la mer, des apports continentaux et de l'hydrodynamique propre de chaque bassin.

Nous nous proposons de répertorier et d'étudier la distribution des peuplements de Foraminifères au sein de ces deux étangs, et de comparer leur répartition en fonction des caractéristiques propres à chaque bassin. Cette étude s'inscrit dans le cadre de recherches plus générales sur les peuplements de Foraminifères actuels dans les divers types d'écosystèmes paraliasques méditerranéens (Favry 1997). Elle fait suite à deux études concernant, l'une, un bassin paraliasque de type «bahira», le golfe de Kalloni (Grèce) (Favry *et al.* 1997), l'autre une lagune *sensu stricto*, l'étang du Prévost (France) (Favry *et al.* 1998).

ÉCHANTILLONNAGE ET MÉTHODES D'ÉTUDE

Les stations de prélèvements couvrent l'ensemble des bassins. Les échantillons de sédiment ont été récoltés en août 1995 à l'aide d'une benne Eckman. Seule, la partie superficielle du sédiment, correspondant approximativement aux 2 premiers centimètres, est conservée et fixée à l'alcool sur le terrain. Au laboratoire, 50 cm³ de ces échantillons sont lavés sur un tamis de 50 µm puis séchés à l'étuve.

Les Foraminifères sont isolés par flottation sur du tétrachlorure de carbone. Après l'évaluation du nombre total des tests, un comptage par espèce est réalisé sur 100 à 300 individus en fonction de la richesse spécifique de l'échantillon. Un comptage du nombre total d'espèces par échantillon complète cette analyse. L'utilisation du même volume initial de sédiment (50 cm³) permet une comparaison quantitative des échantillons (Debenay *et al.* 1987). Les observations sont faites sur les peuplements totaux, biocénoses et thanatocénoses confondues, c'est-à-dire «l'association totale» au sens de Murray (1973). La fixation à l'alcool permet toutefois de vérifier que les échantillons contenaient bien une microfaune vivante au moment du prélèvement. L'échantillonnage concernant seulement la partie superficielle du sédiment, nous pouvons penser que les individus morts et vivants présents *in situ* sont représentatifs, sur le long terme, d'une même communauté. Toutefois, les peuplements recensés peuvent comporter des individus allochtones résultant du transport *post mortem* des tests. Ces transports peuvent être importants notamment au niveau des passes.

La distribution des Foraminifères est mise en évidence à partir de la répartition de la richesse spécifique et de l'abondance des peuplements ainsi que de la répartition des abondances relatives des principales espèces au sein de ces écosystèmes.

Les analyses statistiques multivariées utilisées sont les analyses factorielles des correspondances (AFC), couramment utilisées en écologie des populations. Ces analyses sont essentiellement descriptives et ont pour but de représenter sous forme graphique le maximum de l'information contenue dans un tableau de données.

Cette méthode permet de décrire la représentation d'observations (les espèces) en fonction de variables (ici, les stations). Ce type d'analyse peut mettre en évidence l'existence de gradient écologique.

PRÉSENTATION DES MILIEUX ÉTUDIÉS

Les Etangs de Diana et d'Urbino se situent en Corse, en bordure de la Mer Tyrrhénienne, dans la plaine orientale d'Aléria. Cette région jouit d'un climat typiquement méditerranéen avec des étés chauds et des hivers relativement tempérés. La moyenne des maxima se situe au mois d'août, elle est de 23,3 °C. La moyenne des minima, 7,7 °C, s'observe en janvier et février. Les précipitations, souvent intenses et de courte durée ont principalement lieu durant les mois de novembre et de février. La pluviométrie moyenne est de l'ordre de 600 mm/an. Les vents dominants sont de secteur Sud/Sud-Est (Sirocco) au printemps et en été, et essentiellement de secteur Ouest (Libecciu) en hiver. Ces vents soufflent en moyenne 256 j par an (Anonyme 1978).

— *L'étang de Diana*: d'une superficie de 550 ha environ, l'Etang de Diana (Fig. 1) a une profondeur moyenne de 6 m et une profondeur maximale de 11 m. Dans la partie nord du bassin, il communique avec la mer par un chenal permanent, de faible profondeur et relativement long qui se dédouble de part et d'autre de la presqu'île de Santa Maria. Néanmoins, depuis 1993, la passe qui s'ouvre à l'extrémité nord du bassin subit un colmatage important. Les apports d'eau douce s'effectuent principalement par un tributaire, appelé le «Fil d'Arena», qui débouche dans la partie nord de l'étang, en face de la communication avec la mer. Ces apports sont relativement faibles, particulièrement en période estivale, mais peuvent être momentanément importants lors des fortes pluies malgré la faible étendue du bassin versant (62 km²) (Anonyme 1978).

Caractéristiques hydrologiques et hydrodynamique

Par rapport à la mer, l'ensemble de l'étang est plus froid pendant l'hiver et plus chaud du printemps à la fin de l'automne. La température moyenne des eaux est de 10 °C en hiver et de 27 °C en été. Les variations de température entre la surface et le fond n'excèdent pas 2 à 3 °C.

L'Etang de Diana présente des salinités moyennes voisines de celle de l'eau de mer, excepté dans la partie nord-ouest, sous influence des eaux douces issues du «Fil d'Arena». Ainsi, les salinités moyennes varient de 33 à 38,5‰ sur l'ensemble du bassin. Il existe un léger gradient positif (1 à 2‰) de la surface vers le fond. Cependant, durant l'été, les eaux de surface présentent une sursalure importante (40-42‰) due au fort déficit hydrique.

La circulation des eaux au sein de l'étang dépend principalement de la marée, des vents dominants et localement des apports d'eau douce. La partie nord du bassin, sous la double influence des eaux d'origine marine et des arrivées d'eau douce, offre une hydrodynamique suffisante pour homogénéiser la masse d'eau.

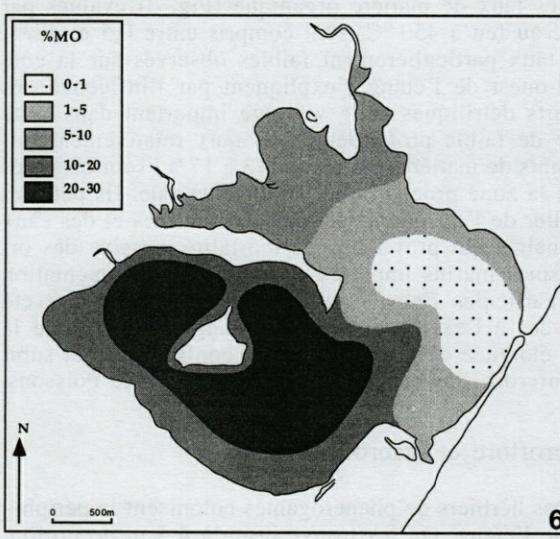
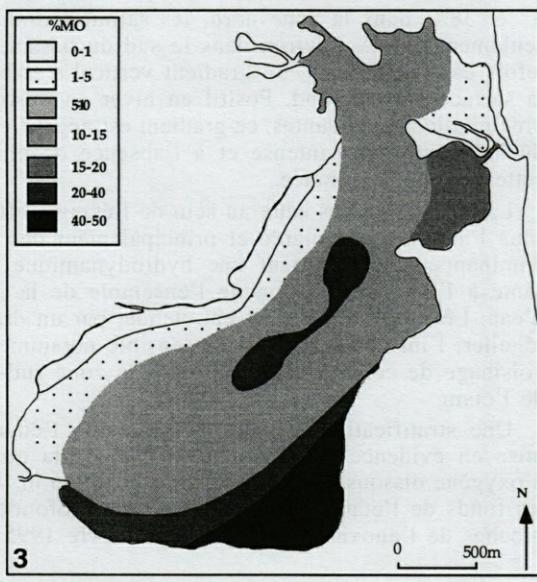
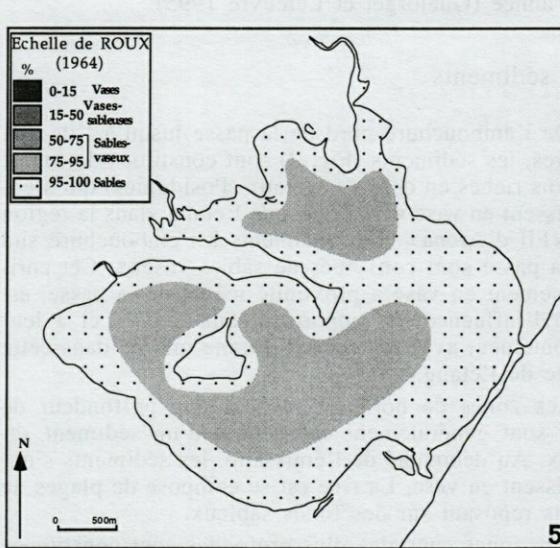
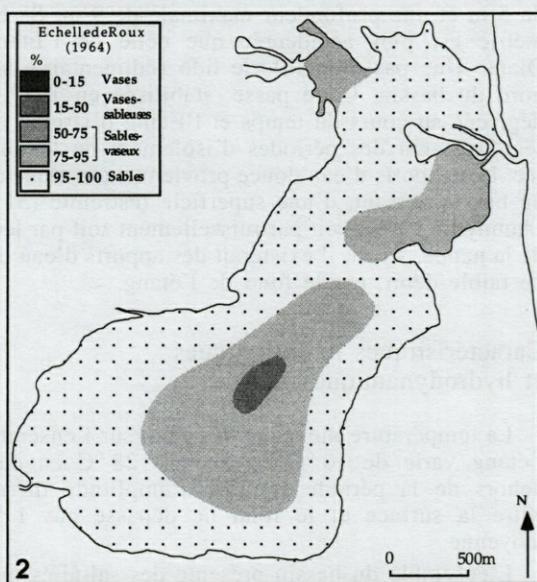
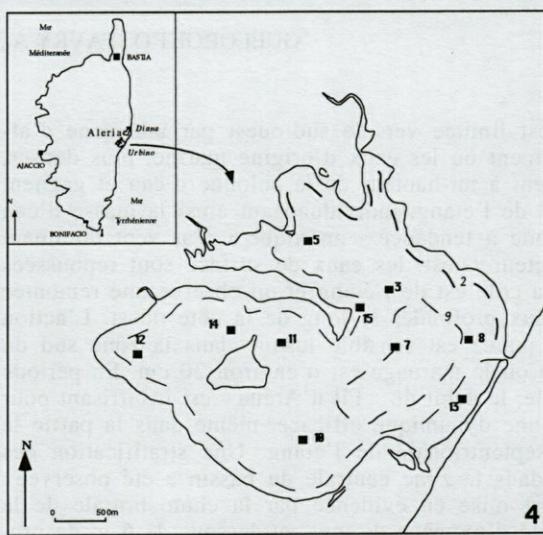
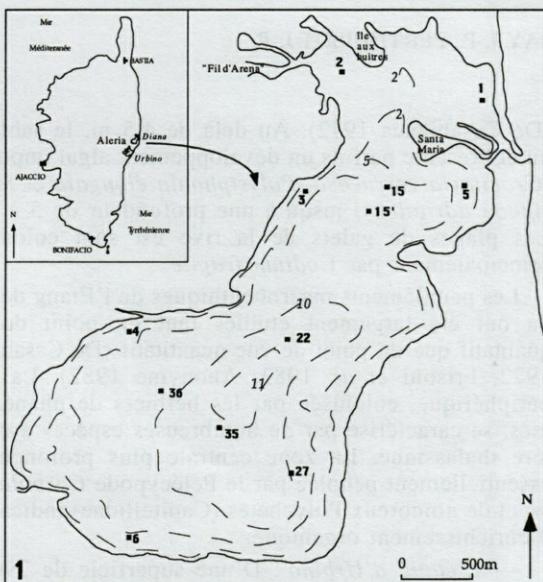


Fig. 1-6. – 1, Situation des stations d'étude et isobathes (m) dans l'étang de Diana. 2, Carte sédimentologique de l'étang de Diana. 3, Répartition de la matière organique (en pourcentages) dans les sédiments de l'étang de Diana. 4, Situation des stations d'étude et isobathes (m) dans l'étang d'Urbino. 5, Carte sédimentologique de l'étang d'Urbino. 6, Répartition de la matière organique (en pourcentages) dans les sédiments de l'étang d'Urbino.

1, Location of study stations and bathymetry (m) in the Diana pond. 2, Map of granulometric distribution of the sediment in Diana pond. 3, Distribution of the organic matter (in percentages) in the sediments of Diana pond. 4, Location of study stations and bathymetry (m) in the Urbino pond. 5, Map of granulometric distribution of the sediment in Urbino pond. 6, Distribution of the organic matter (in percentages) in the sediments of Urbino pond.

Elle est limitée vers le sud-ouest par une zone d'affrontement où les eaux d'origine marine, plus denses, plongent à mi-hauteur de la colonne d'eau et gagnent le sud de l'étang, individualisant ainsi la masse d'eau profonde à tendance « anoxique ». Par vent dominant de secteur ouest, les eaux de surface sont repoussées vers la côte est de l'étang et on observe une remontée des eaux profondes le long de la côte ouest. L'action de la marée est sensible jusque dans la zone sud du bassin où le marnage est d'environ 20 cm. En période estivale, le débit du « Fil d'Arena » est insuffisant pour créer une dynamique efficace, même dans la partie la plus septentrionale de l'étang. Une stratification des eaux dans la zone centrale du bassin a été observée : elle est mise en évidence par la chute brutale de la quantité d'oxygène dissous au-dessous de 6 m de profondeur. Ainsi, le fond de la cuvette centrale de l'étang peut présenter des conditions d'anoxie à cette période de l'année (Guelorget et Lefebvre 1995).

Les sédiments

De l'embouchure nord de la passe jusqu'à l'île aux huîtres, les sédiments (Fig. 2) sont constitués de sables parfois riches en débris végétaux (Posidonies) qui s'enrichissent en vase vers l'ouest de l'étang, dans la région du « Fil d'Arena ». Les sédiments à l'embouchure sud de la passe sont constitués de sables-vaseux. Cet enrichissement en vase à proximité même de la passe, est dû à l'influence des apports d'eaux douces et à leur affrontement avec les eaux d'origine marine dans cette partie de l'étang.

Les zones de bordures jusqu'à une profondeur de 2 m sont généralement constituées d'un sédiment sableux. Au débouché de l'émissaire, les sédiments s'enrichissent en vase. La rive est se compose de plages de galets reposant sur des fonds sableux.

Les zones centrales plus profondes sont constituées de sable vaseux, tandis que les sédiments prélevés à l'aplomb des radeaux conchyliocoles sont formés d'une vase organique noire et putride.

Les taux de matière organique (Fig. 3) évalués par perte au feu à 450 °C, sont compris entre 0,5 et 47 %. Les taux particulièrement faibles observés sur la côte nord-ouest de l'étang s'expliquent par l'influence des apports détritiques et le vannage important dans cette zone de faible profondeur. Des taux relativement importants de matière organique (13 à 17 %) sont observés dans la zone proche de la passe principale. Ils peuvent résulter de l'affrontement des eaux marines et des eaux lagunaires qui provoque une mortalité massive des organismes marins importés et favorise la sédimentation des particules fines. Les quantités maximales ont été relevées à l'extrémité sud de l'étang, dans la zone la plus éloignée de la passe, la plus confinée, et qui subit de surcroît l'impact d'une ferme intensive de Poissons.

Macroflore et macrofaune

Des herbiers de phanérogames colonisent la périphérie de l'étang. On les trouve jusqu'à 4,5 m de profondeur, sur les rives ouest et sud, et entre la bordigue et l'île aux huîtres. Ces herbiers sont composés de *Cymodocea nodosa* et de *Zostera noltii*, tandis qu'à proximité des apports d'eau douce on rencontre *Ruppia spiralis*

(De Casabianca 1972). Au delà de 4,5 m, le sable est nu et présente parfois un développement algal important (*Gracilaria verrucosa*, *Polysiphonia elongata* et *Sticty-siphon adriaticus*) jusqu'à une profondeur de 5 à 6 m. Les plages de galets de la rive est sont colonisées principalement par *Codium fragile*.

Les peuplements macrobenthiques de l'Etang de Diana ont été largement étudiés tant du point de vue qualitatif que du point de vue quantitatif (De Casabianca 1972, Frisoni *et al.* 1983, Anonyme 1982). La zone périphérique, colonisée par les herbiers de phanérogames, se caractérise par de nombreuses espèces à caractère thalassique. La zone centrale plus profonde, est essentiellement peuplée par le Pélécypode *Corbula gibba* et de nombreux Polychètes (Capitellidae) indicateurs d'enrichissement organique.

— *L'étang d'Urbino* : D'une superficie de 790 ha, l'Etang d'Urbino (Fig. 4) a une profondeur moyenne de 5 m et une profondeur maximale de 9 m. Sa bathymétrie est plus accidentée que celle de l'Etang de Diana. Une passe entaille le lido sédimentaire dans le nord du bassin. Cette passe, stabilisée en 1979, s'est déplacée au cours du temps et l'Etang d'Urbino a subi régulièrement des périodes d'isolement de longue durée. Les apports d'eau douce proviennent exclusivement du bassin versant, d'une superficie restreinte (31 km²) (Anonyme 1979), soit par ruissellement soit par léchage de la nappe. Ainsi, il existerait des apports d'eau douce, de faible débit, par le fond de l'étang.

Caractéristiques hydrologiques et hydrodynamiques

La température moyenne des eaux sur l'ensemble de l'étang varie de 10 °C en hiver à 28 °C en été. En dehors de la période estivale, l'amplitude thermique entre la surface et le fond ne dépasse pas 1 °C en moyenne.

L'ensemble du bassin présente des salinités moyennes voisines de celle de l'eau de mer. Comprises entre 37 et 38‰ dans la zone nord, les salinités diminuent seulement de 1‰ environ dans le sud du bassin. Toutefois dans cette zone, un gradient vertical s'établit de la surface vers le fond. Positif en hiver en raison des précipitations abondantes, ce gradient est négatif en été, dû à l'évaporation intense et à l'absence de pluies à cette période de l'année.

La circulation des eaux au sein de l'étang s'effectue sous l'action de la marée et principalement des vents dominants qui permettent une hydrodynamique suffisante à l'homogénéisation de l'ensemble de la masse d'eau. Lorsque la passe est entretenue, par un dragage régulier, l'influence marine est sensible notamment au voisinage de celle-ci et jusque dans la zone sud-ouest de l'étang.

Une stratification estivale des eaux de l'étang est mise en évidence par la chute brutale de la quantité d'oxygène dissous au-dessous de l'isobathe 6 m. Ainsi, les fonds de l'étang situés dans la zone profonde sont proches de l'anoxie (Guelorget et Lefebvre 1995).

Les sédiments

Les sédiments de la passe (Fig. 5) sont composés de sables fins auxquels fait suite, dès la pénétration dans

l'étang, une zone sablo-vaseuse dont la teneur en vase augmente vers le nord-ouest. Dans la zone centrale, les sédiments sont constitués d'une vase coquillière, tandis que l'ensemble des sédiments de bordure est composé majoritairement de sable. Seule la rive nord est formée de plages de galets.

Les taux de matière organique (Fig. 6) sont compris entre 0 et 30 % dans l'ensemble de l'étang d'Urbino. Les quantités les plus faibles s'observent dans la zone proche de la passe (0-1%). Les quantités de matière organique augmentent vers le nord-ouest de l'étang (1-10%) et tout particulièrement dans le sud-ouest du bassin où se situent les taux les plus élevés (20 et 30%).

Macroflore et macrofaune

Les herbiers de phanérogames et la flore algale qui colonisent l'Etang d'Urbino sont de même type que ceux de l'Etang de Diana mais présentent une plus large distribution. Ils se répartissent le long des rivages ainsi que sur le pourtour de l'île. Toutefois, les zones de galets et autres substrats durs ne sont pas colonisés ici par les *Codium* mais par *Cystoseira barbata* (De Casabianca 1972).

La macrofaune benthique de l'étang d'Urbino est, comme celle de l'étang de Diana, composée en grande majorité d'espèces à affinité marine. On retrouve dans cet étang les deux zones précédemment évoquées, à savoir une zone de bordure et une zone profonde, caractérisées globalement par les mêmes peuplements que ceux de l'Etang de Diana. Toutefois, certaines espèces telles que *Branchiostoma lanceolatum*, *Asterina gibbosa*, *Holothuria polii* et *Sphaeroma ginsgi*, absentes dans l'Etang de Diana, sont bien représentées dans l'Etang d'Urbino (De Casabianca 1972). Les gradients quantitatifs observés sont conformes au schéma classique du domaine paralique (Guelorget et Perthuisot 1983), avec une diminution de la richesse spécifique et de la biomasse, de la passe vers les zones marginales, et une augmentation de la densité. Enfin, les densités et les biomasses moyennes sont plus importantes dans l'Etang d'Urbino que dans l'Etang de Diana (Frisoni *et al.* 1983).

RESULTATS

L'étang de Diana

Quatre vingt trois espèces de Foraminifères ont été recensées sur l'ensemble de l'étang. Les 3 sous-ordres sont bien représentés avec cependant une nette prédominance des espèces hyalines (*Rotaliina*) qui constituent 55,4 % du peuplement. Les espèces porcelanées (*Miliolina*) et agglutinées (*Textularia*) représentent respectivement 33,8 % et 10,8 % du peuplement global (Tabl. I).

Richesse spécifique et densité

Les richesses spécifiques (Fig. 7) les plus élevées se situent directement après la passe (station 1 et 5) où 30 à 40 espèces ont été dénombrées. Le nombre d'espèces diminue rapidement dans l'ensemble du bassin, avec seulement une dizaine d'espèces en moyenne. La richesse spécifique minimale s'observe dans la zone la plus profonde au centre de l'étang (station 22), où une seule espèce persiste.

Les densités les plus importantes se situent dans la zone sous influence marine (Fig. 8) où environ 800 individus pour 50 cm³ de sédiment ont été dénombrés (station 5) allant jusqu'à 45 000 individus dans la zone de la bordigue (station 1). Dans le reste de l'étang, les densités diminuent rapidement et on ne compte plus que 30 à 70 individus pour 50 cm³ de sédiment à l'extrémité du premier bassin (station 2). Dans le second bassin, exceptée la zone centrale (station 22) où moins de 10 individus ont été dénombrés, les densités sont globalement comprises entre 100 et 300 individus et augmentent dans les stations de bordure de la zone nord (stations 3 et 4) où l'on compte environ 500 individus.

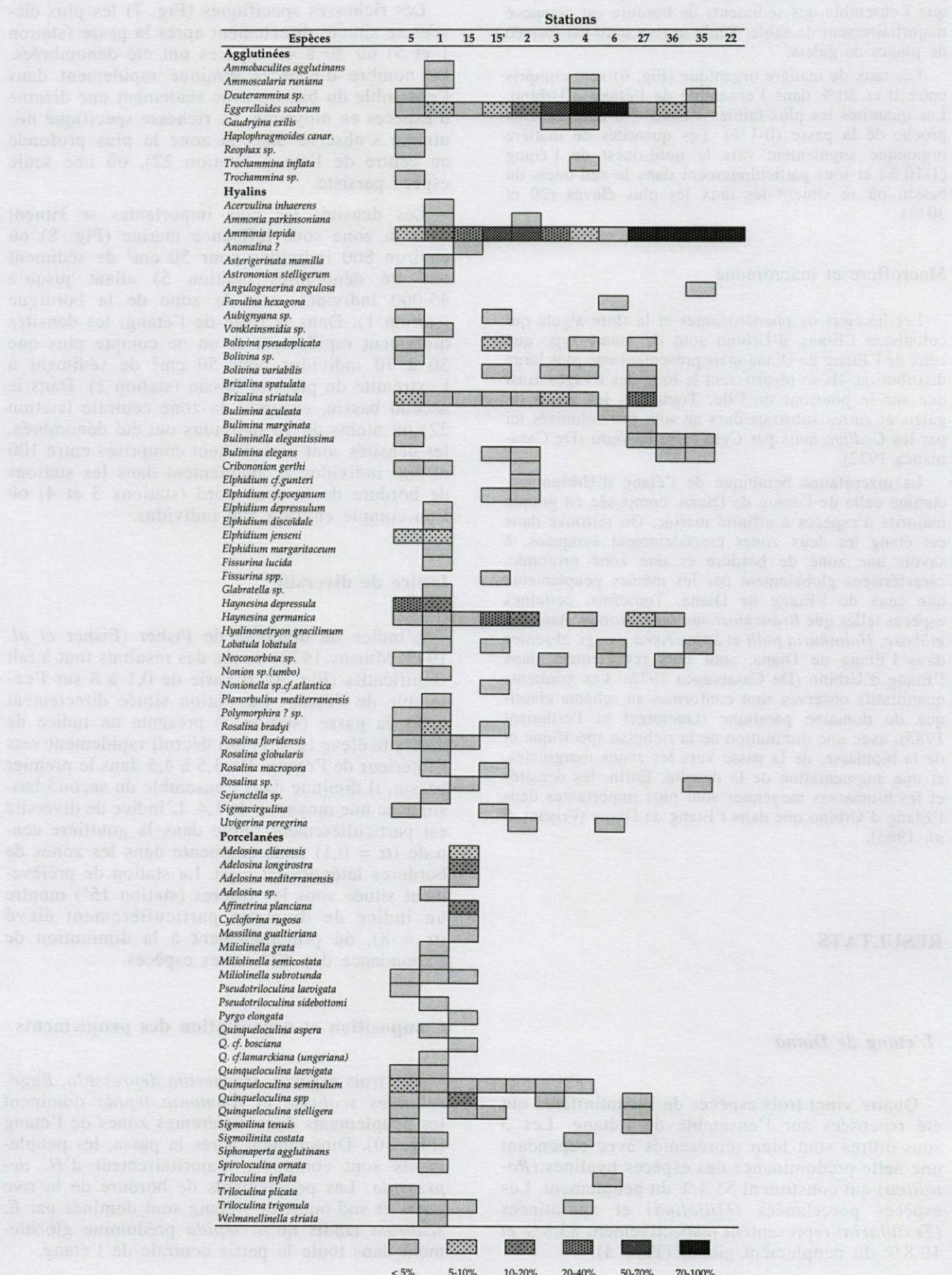
Indice de diversité

L'indice de diversité de Fisher (Fisher *et al.* 1943, Murray 1973) donne des résultats tout à fait significatifs (Fig. 9). Il varie de 0,1 à 8 sur l'ensemble de l'étang. La station située directement après la passe (station 5) présente un indice de diversité élevé ($\alpha = 7$) qui décroît rapidement vers l'intérieur de l'étang. De 3,5 à 4,5 dans le premier bassin, il diminue dans l'ensemble du second bassin avec une moyenne de 1,4. L'indice de diversité est particulièrement faible dans la gouttière centrale ($\alpha = 0,1$) mais augmente dans les zones de bordures latérales ($\alpha = 3$). La station de prélèvement située sous les filières (station 15') montre un indice de diversité particulièrement élevé ($\alpha = 8$), dû principalement à la diminution de l'abondance des différentes espèces.

Composition et organisation des peuplements

Les trois espèces, *Haynesina depressula*, *Eggerelloides scabrum* et *Ammonia tepida* dominent les peuplements dans différentes zones de l'étang (Fig. 10). Directement après la passe, les peuplements sont composés majoritairement d'*H. depressula*. Les peuplements de bordure de la rive ouest et sud-ouest de l'étang sont dominés par *E. scabrum* tandis qu'*A. tepida* prédomine globalement dans toute la partie centrale de l'étang.

Tabl. I. – Distribution des espèces de Foraminifères récoltées dans l'étang de Diana en août 1995 (Favry 1997). *Distribution of foraminifera collected in Diana pond in August 1997.*



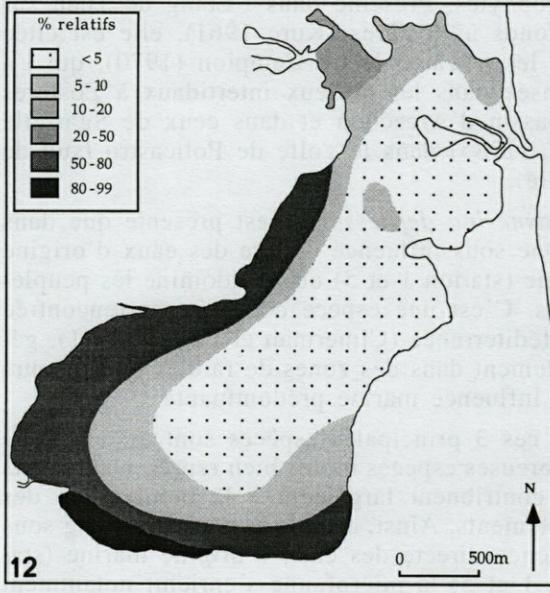
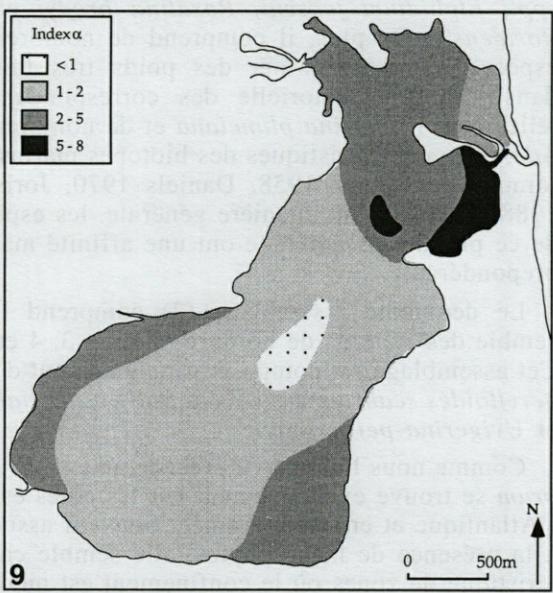
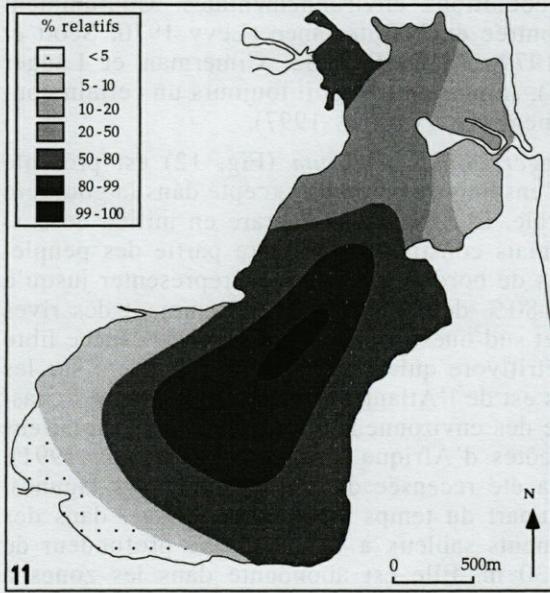
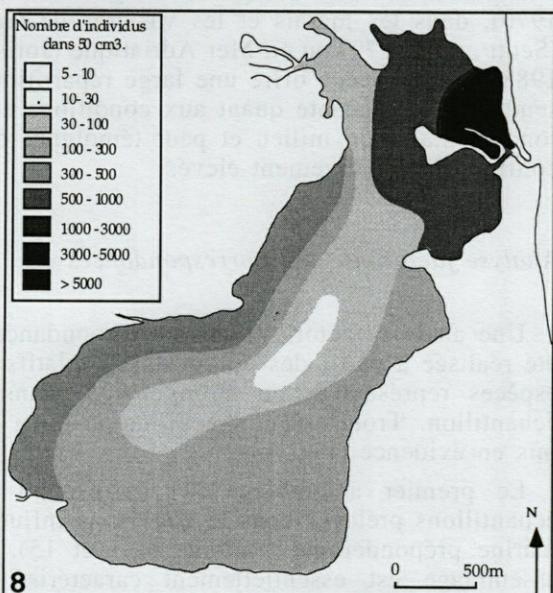
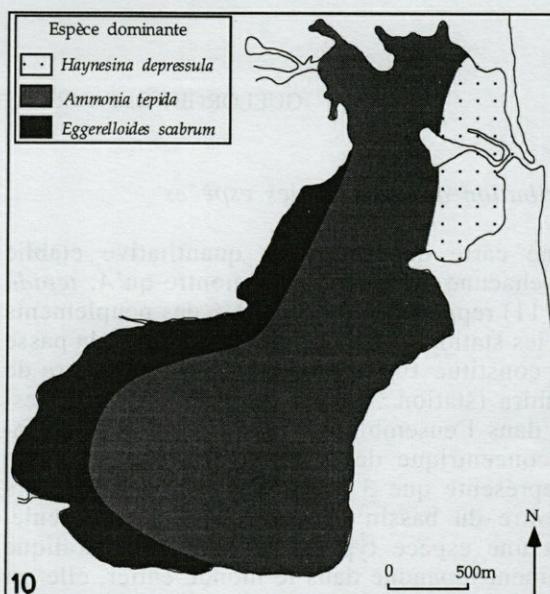
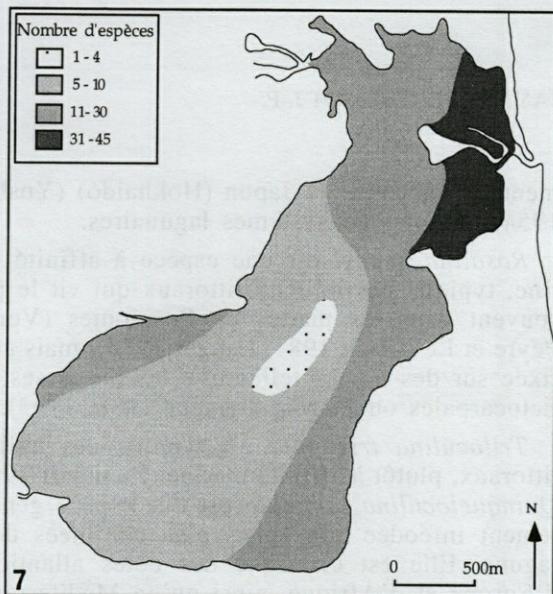


Fig. 7-12. – 7, Répartition de la richesse spécifique des Foraminifères dans l'étang de Diana. 8, Répartition de l'abondance des Foraminifères dans l'étang de Diana. 9, Répartition de l'indice de diversité de Fisher (α) dans l'étang de Diana. 10, Cartographie des espèces dominantes à chaque station dans l'étang de Diana. 11, Répartition des pourcentages relatifs d'*Ammonia tepida* dans l'étang de Diana. 12, Répartition des pourcentages relatifs d'*Eggerelloides scabrum* dans l'étang de Diana. (Favry 1997).

7, Distribution of foraminifera specific richness in Diana pond. 8, Distribution of foraminifera abundance in Diana pond. 9, Distribution of foraminifera Fisher diversity index (α) in Diana pond. 10, Cartography of dominant species to each station in the Diana pond. 11, Distribution of *Ammonia tepida* relative abundance (percentages) in Diana pond. 12, Distribution of *Eggerelloides scabrum* relative abundance (percentages) in Diana pond. (Favry 1997).

Distribution des principales espèces

Une carte de répartition quantitative établie pour chacune de ces espèces montre qu'*A. tepida* (Fig. 11) représente environ 10 % des peuplements pour les stations situées directement après la passe mais constitue 100 % du peuplement au centre de la bahira (station 22). La répartition de cette espèce dans l'ensemble du bassin s'organise de façon concentrique des marges de l'étang où elle ne représente que 3 à 7 % des peuplements vers le centre du bassin où cette espèce reste seule. C'est une espèce typique du domaine paralique largement répandue dans le monde entier, elle est réputée pour son adaptation aux fortes variations des conditions environnementales. Couramment rencontrée en Méditerranée (Levy 1970, Scott et al. 1979, Zaninetti 1982, Cimerman et Langer 1991), sa présence traduit toujours un certain confinement (Favry et al. 1997).

Eggerelloides scabrum (Fig. 12) est présente sur l'ensemble de l'étang excepté dans la gouttière centrale. Elle est toutefois rare en milieu de bassin, mais constitue la majeure partie des peuplements de bordure où elle peut représenter jusqu'à 50 à 80 % des peuplements notamment des rives sud et sud-ouest de l'étang. C'est une espèce libre et détritivore qui se trouve exclusivement sur les côtes est de l'Atlantique et en Méditerranée. Classique des environnements lagunaires et estuariens des côtes d'Afrique et d'Europe (Murray 1991), elle a été recensée dans de nombreuses lagunes, la plupart du temps à caractère dessalé dans des sédiments sableux à vaseux à une profondeur de 1 à 30 m. Elle est abondante dans les zones à confinement modéré et peut être associée à des macrophytes. Présente dans l'Etang de Thau sur les fonds à Zostères (Kurc 1961), elle est citée dans les travaux de Le Campion (1970), qui l'a recensée dans les milieux intertidaux à Zostères du bassin d'Arcachon et dans ceux de Sgarrella et al. (1985) dans le golfe de Policastro (sud de l'Italie).

Haynesina depressula n'est présente que dans la zone sous influence directe des eaux d'origine marine (station 1 et 5) où elle domine les peuplements. C'est une espèce couramment rencontrée en Méditerranée (Cimerman et Langer 1991), généralement dans des zones de faibles profondeurs sous influence marine prédominante.

A ces 3 principales espèces sont associées de nombreuses espèces moins bien représentées, mais qui, contribuent largement à la biodiversité des peuplements. Ainsi, dans la région de l'étang sous influence directe des eaux d'origine marine (stations 1 et 5) la microfaune s'enrichit notamment des espèces *Elphidium jensenii*, *Astrononion stelligerum*, *Rosalina bradyi*, *R. floridensis*, *Miliolinella subrotunda*, *Sigmoilinita costata* et *Triloculina trigonula*. *Elphidium jensenii* a notam-

ment été recensée au Japon (Hokkaido) (Yoshida 1954) dans les écosystèmes lagunaires.

Rosalina bradyi est une espèce à affinité marine, typique des milieux littoraux qui vit le plus souvent dans les matthes de Posidonies (Venec-Peyre et Le calvez 1981, Langer 1988), mais aussi fixée sur des algues telles que les Sargasses, les Ectocarpales ou *Padina* (Langer 1988, 1993).

Triloculina trigonula est typique des milieux littoraux, plutôt à affinité marine (Zaninetti 1982). *Quinqueloculina seminula* est une espèce généralement inféodée aux zones plus confinées de la lagune. Elle est classique des côtes atlantiques d'Europe et d'Afrique, ainsi qu'en Méditerranée, notamment dans les étangs du Languedoc (Levy 1970), dans les marais et les vasières de Grèce (Scott et al. 1979) ou en Mer Adriatique (Jorissen 1988). Cette espèce offre une large répartition et semble peu exigeante quant aux conditions environnementales du milieu et peut témoigner d'un confinement relativement élevé.

Analyse factorielle des correspondances

Une analyse factorielle des correspondances a été réalisée à partir des pourcentages relatifs des espèces représentées au moins à 1 % dans un échantillon. Trois assemblages ont pu ainsi être mis en évidence (Fig. 13).

Le premier assemblage (1) correspond aux échantillons prélevés dans la zone sous influence marine prépondérante (stations 5, 1 et 15). Cet assemblage est essentiellement caractérisé par *Haynesina depressula* associée à *Quinqueloculina spp.*, *Elphidium jensenii*, *Rosalina bradyi* et *R. floridensis*. De plus, il comprend de nombreuses espèces représentées par des poids très faibles dans l'analyse factorielle des correspondances, telles que *Affinetrina planciana* et de nombreuses *Adelosina* caractéristiques des biotopes marins littoraux (Le Calvez 1958, Daniels 1970, Jorissen 1988). Ainsi, d'une manière générale, les espèces de ce premier assemblage ont une affinité marine prépondérante.

Le deuxième assemblage (2) comprend l'ensemble des stations de bordure (station 3, 4 et 6). Cet assemblage est composé principalement d'*Eggerelloides scabrum* associée à *Bolivina variabilis* et *Uvigerina peregrina*.

Comme nous l'avons vu précédemment, *E. scabrum* se trouve exclusivement sur les côtes est de l'Atlantique et en Méditerranée. Souvent associée à la présence de macrophytes, elle semble caractéristique de zones où le confinement est modéré. *B. variabilis* vit généralement fixée dans les sédiments fins, tandis qu'*U. peregrina* est une espèce non fixée, généralement présente dans des sédiments fins où les taux de matière organique

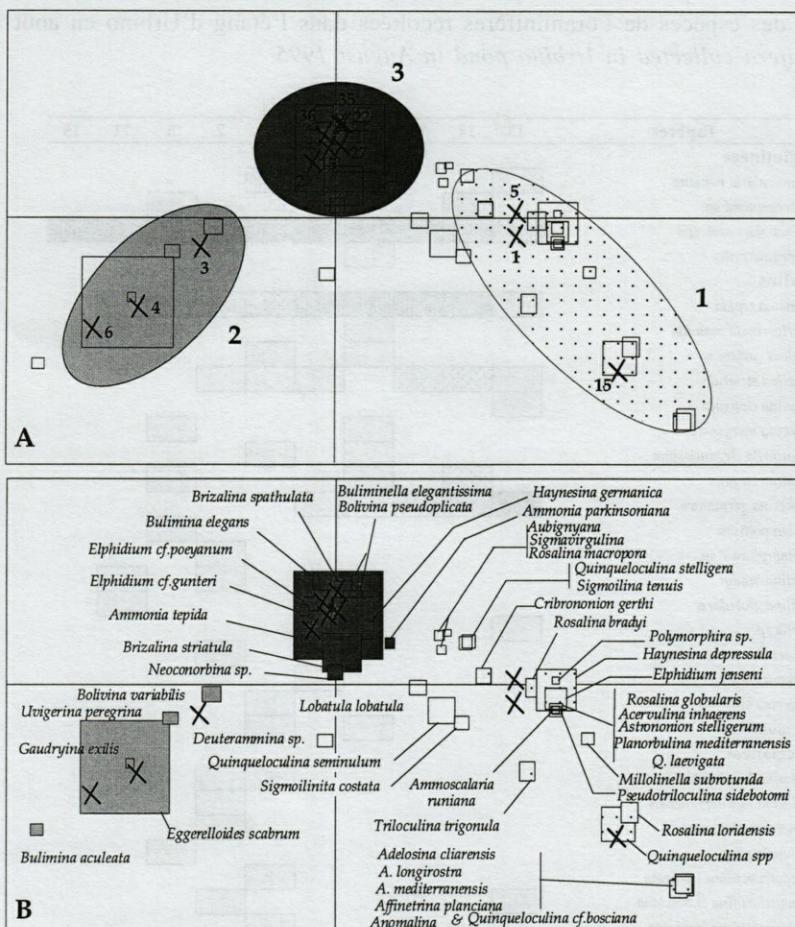


Fig. 13. – Analyse factorielle des correspondances réalisée dans l'étang de Diana ; A : stations ; B : espèces.
Correspondences analysis realized in Diana pond; A : stations; B : species.

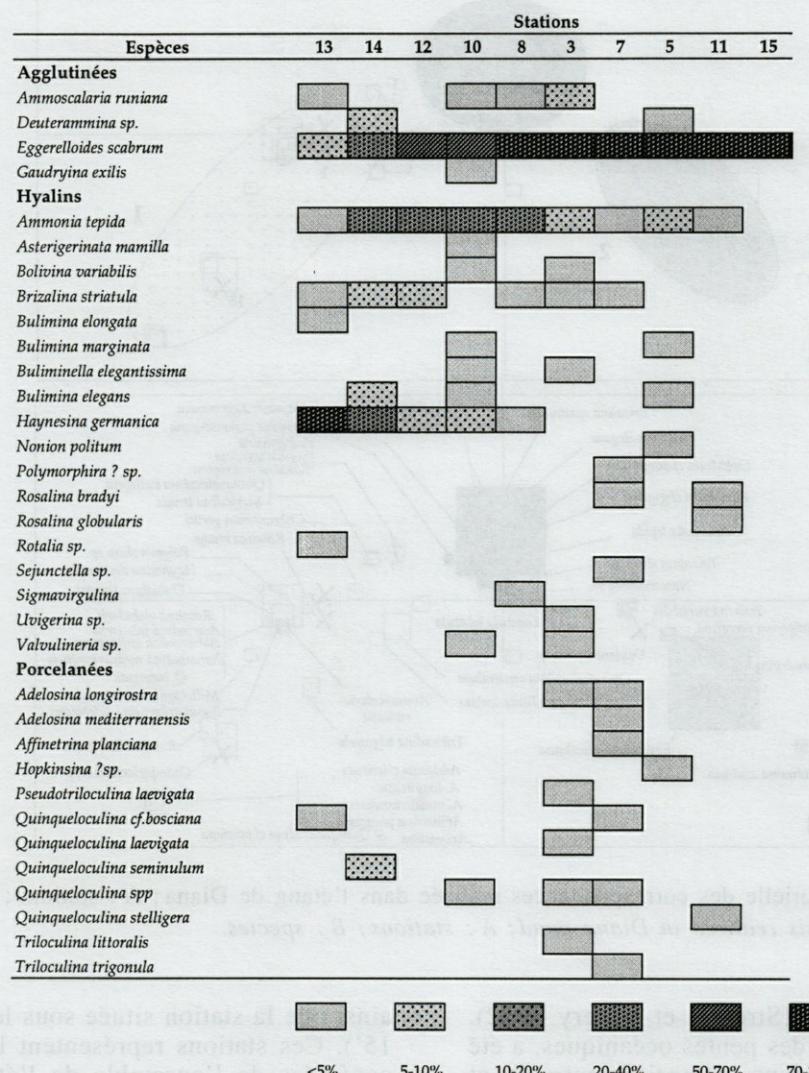
sont supérieurs à 1% (Streeter et Lavery 1982). Cette espèce, typique des pentes océaniques, a été recensée à des profondeurs comprises entre 35 et 3 000 m. De plus, elle semble tolérer de faibles taux d'oxygène sans toutefois que le milieu devienne anoxique (Schnitker 1979, Qvale et Van Weering 1985). Elle est largement répandue à travers le monde, des côtes nord-américaines (Phleger 1951, Parker 1954, Streeter et Lavery 1982) et sud-américaines (Pereira 1969, Sellier de Civrieux et Bermudez 1973) aux côtes d'Europe (Luze 1980, Qvale 1986, Coulbourn et Lutze 1988) et d'Afrique (Adegoke *et al.* 1976, Martin 1981). Dans la mer Méditerranée, elle a notamment été recensée dans le bassin des Baléares (Cita et Zocchi 1978), sur le plateau continental au large du Rhône (Bizon 1984), sur les côtes algériennes (Levy *et al.* 1980), dans le bassin est méditerranéen (Parker 1958) et en Mer Adriatique (Chierici *et al.* 1962, Jorissen 1988).

Le troisième assemblage (3) réunit l'ensemble des stations centrales du bassin sud (stations 22, 27, 35 et 36), la station sous influence des apports continentaux issus du « Fil d'Arena » (station 2)

ainsi que la station située sous les filières (station 15'). Ces stations représentent les zones les plus confinées de l'ensemble de l'étang. Ce confinement, principalement d'origine bathymétrique en ce qui concerne les stations centrales du bassin sud, est dû à la proximité du pôle dulçaquicole à l'extrême nord ouest de l'étang. Par contre au niveau de la station 15', ce confinement est vraisemblablement d'origine anthropique, en relation avec l'implantation des filières. L'espèce caractéristique de cet assemblage est principalement *A. tepida* associée à *Haynesina germanica* et *Brizalina striatula*.

Comme nous l'avons vu précédemment *A. telpida* est une espèce typique du domaine paralique dont la présence traduit toujours un certain confinement. *H. germanica*, couramment rencontrée en Méditerranée (Cimerman et Langer 1991) est classique des milieux lagunaires ou intertidaux le plus souvent dessalés, riches en matière organique ou en débris végétaux (Murray 1991). Elle est largement répandue, on l'a retrouve aussi bien sur les côtes est et ouest de l'Atlantique qu'en Méditerranée ou sur les côtes ouest du Pacifique.

Tabl. II. – Distribution des espèces de Foraminifères récoltées dans l'étang d'Urbino en août 1995 (Favry 1997).
Distribution of foraminifera collected in Urbino pond in August 1995.



B. striatula se rencontre fréquemment dans les estuaires et les lagunes bordant les côtes atlantiques nord-américaines (Buzas et Severin 1982) dans les marais et mangroves de Floride (Phleger 1966) ainsi que sur le plateau continental (Wantland 1975). Elle constitue une association mineure du plateau continental le long des côtes atlantiques, d'Europe et d'Afrique (Lutze 1980), des côtes de l'Océan Indien (Seibold et Seibold 1981) et des côtes du Pacifique ouest (Uchio 1962) et est (Golik et Phleger 1977). En mer Méditerranée elle a été recensée à de nombreuses reprises tant en Méditerranée orientale qu'occidentale.

Ainsi, l'analyse factorielle des correspondances confirme bien entendu ce que l'on pouvait déjà observer dans les tableaux de distribution (Tabl. I et II) mais permet, de surcroit, de mettre en évidence la répartition des peuplements de Forami-

nifères en fonction du milieu et notamment de l'intensité plus ou moins prononcée du confinement. De plus, cette analyse permet de visualiser très nettement l'impact des installations conchyliologiques sur ces peuplements.

L'étang d'Urbino

Trente quatre espèces de Foraminifères ont été recensées sur l'ensemble de ce bassin. Comme dans l'Etang de Diana, les 3 sous ordres sont bien représentés avec, ici aussi, une nette prédominance des espèces hyalines (*Rotaliina*). En effet, ce groupe représente 52,9 % du peuplement, tandis que les groupes porcelané (*Miliolina*) et agglutiné (*Textularia*) ne constituent respectivement que 35,3 % et 11,7 % du peuplement (Tabl. II).

Richesse spécifique et densité

Les richesses spécifiques les plus élevées se situent dans la zone profonde (station 3, 7, 10) avec une moyenne de 12 espèces (Fig. 14) tandis que l'ensemble de l'étang présente un nombre d'espèces sensiblement plus faible puisque 6 espèces en moyenne composent les peuplements. Une seule espèce a été recensée à la station 15.

La répartition des densités (Fig. 15) montre elle aussi une nette augmentation dans la zone profonde où l'on compte 3 000 à 5 000 individus pour 50 cm³ de sédiment (stations 3 et 10). Les densités diminuent rapidement vers les marges continentales de l'étang, particulièrement dans la zone sud-ouest du bassin où seulement une vingtaine d'individus sont recensés.

Indice de diversité

L'indice de diversité de Fisher (α) varie de 0,1 à 2 dans l'ensemble de l'étang (Fig. 16). Les stations situées dans la zone profonde (stations 3, 7 et 10) présentent les indices de diversité les plus forts (1,7 à 2). L'indice α diminue dans le reste de l'étang où il est compris entre 1 et 1,3 à l'exception de l'extrémité sud-ouest du bassin (station 14) où il reste relativement élevé principalement à cause d'une nette diminution de l'abondance. L'indice de diversité le plus faible ($\alpha = 0,1$) est observé à la station 15.

Composition et organisation des peuplements

Deux espèces dominent les peuplements (Fig. 17). *Eggerelloides scabrum* prédomine dans la majeure partie du bassin tandis qu'*Haynesina germanica* est dominante en bordure du lido (station 13). A l'extrémité sud-ouest du bassin (station 14) ces deux espèces dominent équitablement les peuplements.

Distribution des principales espèces

La carte de répartition quantitative établie pour chaque espèce principale, montre qu'*Eggerelloides scabrum* (Fig. 18) constitue plus de 50 % des peuplements dans la majeure partie de l'étang. La part de cette espèce dans les peuplements ne fait qu'augmenter vers les marges continentales nord-ouest du bassin où elle représente plus de 80 % des effectifs. Le minimum est observé dans les zones d'herbiers en bordure du lido (station 13) où elle ne représente que 5 % et à l'extrémité

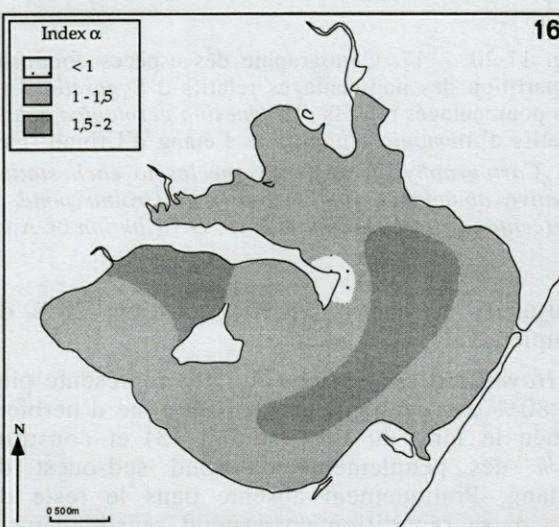
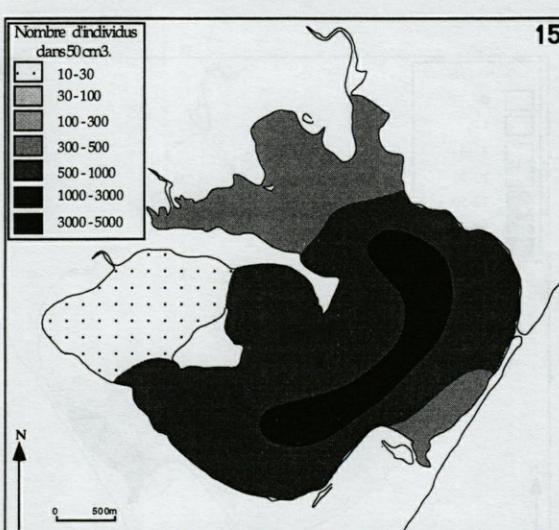
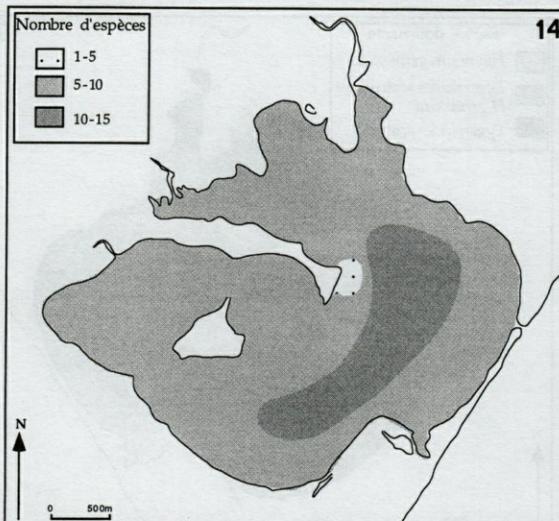


Fig. 14-16. – 14, Répartition de la richesse spécifique des Foraminifères dans l'étang d'Urbino (Favry 1997). 15, Répartition de l'abondance des Foraminifères dans l'étang d'Urbino (Favry, 1997). 16, Répartition de l'indice de diversité de Fisher (α) dans l'étang d'Urbino (Favry, 1997).

Distribution of foraminifera specific richness in Urbino pond. 15, Distribution of foraminifera abundance in Urbino pond. 16, Distribution of foraminifera Fisher diversity index (α) in Urbino pond.

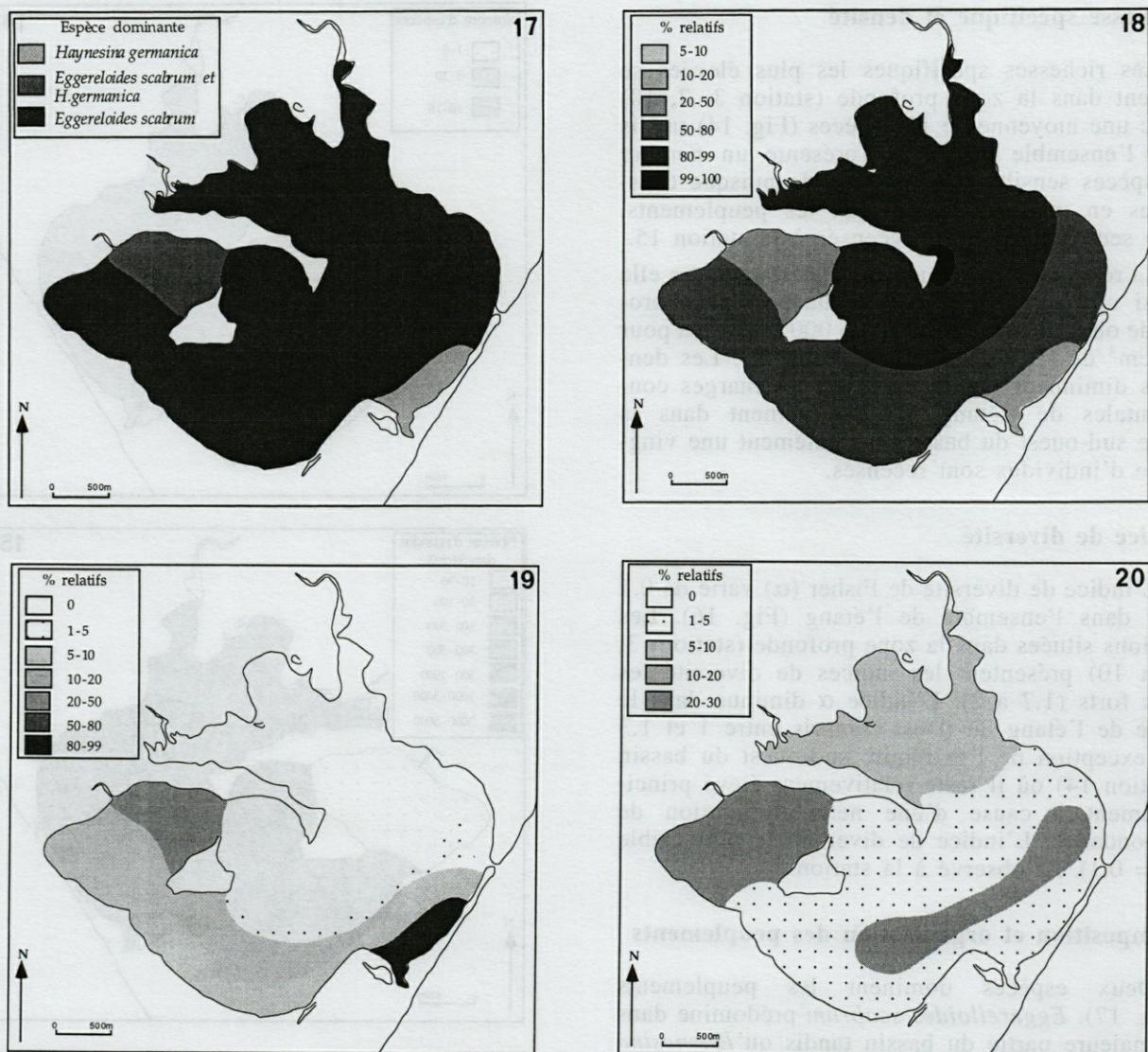


Fig. 17-20. – 17, Cartographie des espèces dominantes à chaque station dans l'étang d'Urbino (Favry 1997). 18, Répartition des pourcentages relatifs d'*Eggerelloides scabrum* dans l'étang d'Urbino (Favry 1997). 19, Répartition des pourcentages relatifs d'*Haynesina germanica* dans l'étang d'Urbino (Favry 1997). 20, Répartition des pourcentages relatifs d'*Ammonia tepida* dans l'étang d'Urbino (Favry 1997).

17, Cartography of dominant species to each station in Urbino pond. 18, Distribution of *Eggerelloides scabrum* relative abundance (percentages) in Urbino pond. 19, Distribution of *Haynesina germanica* relative abundance (percentages) in Urbino pond. 20, Distribution of *Ammonia tepida* relative abundance (percentages) in Urbino pond.

sud-ouest du bassin où elle constitue 28 % du peuplement.

Haynesina germanica (Fig. 19) représente plus de 80 % des peuplements dans la zone d'herbiers située le long du lido (station 13) et constitue 29 % des peuplements du fond sud-ouest de l'étang. Pratiquement absente dans le reste du bassin, sa répartition correspond sensiblement à la zone la plus confinée du bassin et met en évidence l'influence d'apports d'eau douce tant en bordure du lido (station 13) qu'au sud-ouest de l'étang (station 14).

Bien qu'elle ne domine aucun des peuplements sur l'ensemble de l'étang, *A. tepida* (Fig. 20) re-

présente une part non négligeable de la microfaune. En effet, elle peut constituer jusqu'à 23 % des peuplements et se répartit principalement dans la zone profonde et vers les marges continentales de l'étang, et plus particulièrement à l'extrémité sud-ouest du bassin (station 12 et 14).

Analyse factorielle des correspondances

Une analyse factorielle des correspondances a été réalisée à partir des pourcentages relatifs des espèces recensées dans l'Etang d'Urbino. Bien que le tableau de distribution mette nettement en

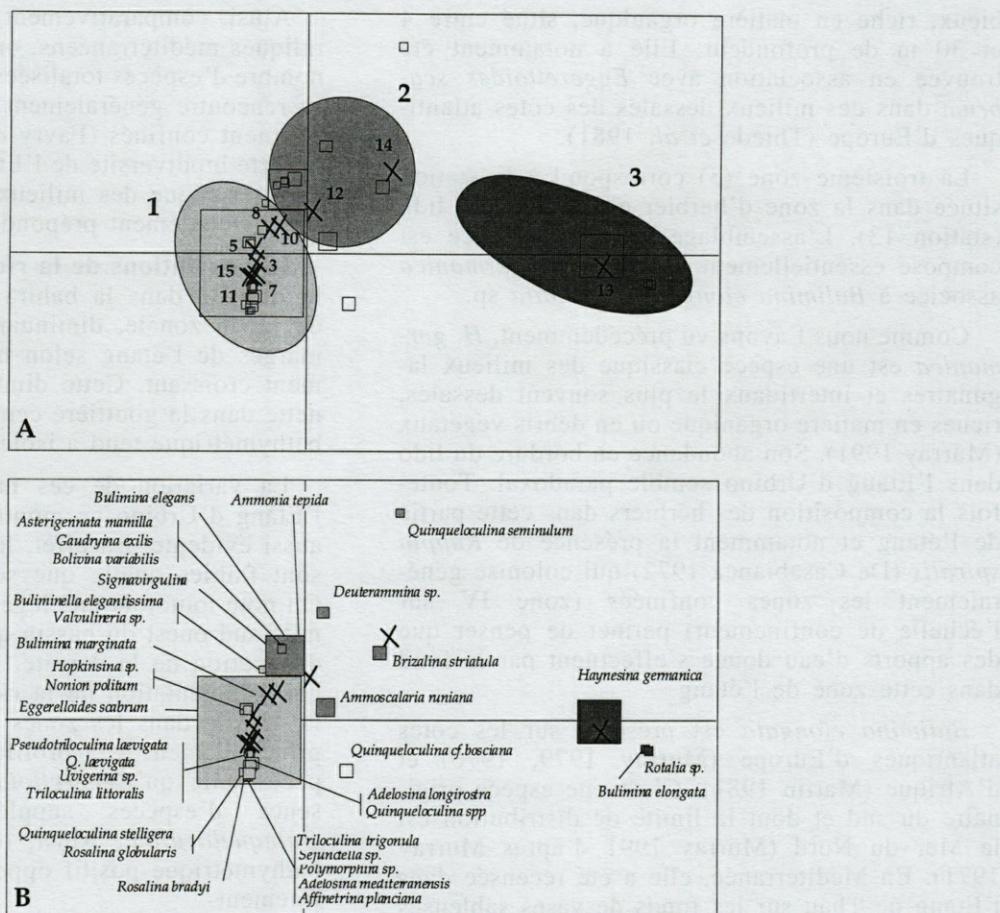


Fig. 21. – Analyse factorielle des correspondances réalisée dans l'étang d'Urbino ; A : stations ; B : espèces.
Correspondence analysis realized in Urbino pond; A : stations ; B : species.

évidence la répartition des espèces, nous avons réalisé cette analyse afin de visualiser cette distribution en fonction du confinement et de pouvoir effectuer une analyse conjointe des deux Etangs de Diana et d'Urbino. Ainsi, trois assemblages ont été mis en évidence (Fig. 21).

Le premier assemblage (1) concerne la majorité des stations, y compris la partie profonde et la zone nord de l'étang. L'espèce principale qui caractérise cet assemblage est *Eggerelloides scabrum*. Elle s'associe à de nombreuses espèces représentées par des poids extrêmement faibles dans l'analyse factorielle des correspondances. On peut distinguer 2 zones qui s'opposent par rapport à l'axe 1 au sein de cet assemblage. La première (1a) située au-dessous de l'axe, se caractérise par la présence de plusieurs espèces à affinité marine notamment *Adelosina*, *Affinetrina planiciana*, *Triloculina trigonula*, *Rosalina bradyi* et *R. globularis*. La seconde (1b) située au-dessus de l'axe, se dissocie par la présence d'espèces généralement rencontrées dans des zones plus confinées telles que *Nonion politum*, *Hopkinsina sp.* et *Bulimina marginata*.

Le deuxième assemblage (2) caractérise les stations situées au sud-ouest de l'étang (stations 12 et 14). Cet assemblage est principalement dominé par *A. tepida* associée principalement à *Bulimina elegans*, *Brizalina striatula*, *Deuterammina sp.*, et *Ammoscalaria runiana*.

La présence d'*A. tepida*, espèce typique du domaine paralique, traduit un certain confinement.

Bulimina elegans a notamment été recensée dans l'Etang de Thau sur les fonds de vases (Kurc 1961) et sur les côtes anglaises dans l'estuaire de Tamar (Murray 1965).

Brizalina striatula est très répandue. Présente en mer ouverte on la trouve aussi dans les zones confinées puisqu'elle a notamment été signalée dans les estuaires et les lagunes (Buzas et Severin 1982) ainsi que dans les marais et les mangroves (Phleger 1966). Recensée notamment dans les zones de mangrove où elle vit fixée aux racines de *Rhizophora*, *Deuterammina sp.* est caractéristique des environnements riches en matière organique. *Ammoscalaria runiana* (*Haplophragmium runianum*) est une espèce de substrat vaseux ou sa-

bleux, riche en matière organique, situé entre 4 et 30 m de profondeur. Elle a notamment été trouvée en association avec *Eggerelloides scabrum* dans des milieux dessalés des côtes atlantiques d'Europe (Thiede *et al.* 1981).

La troisième zone (3) correspond à la station située dans la zone d'herbier en bordure du lido (station 13). L'assemblage mis en évidence est composé essentiellement d'*Haynesina germanica* associée à *Bulimina elongata* et *Rotalia* sp.

Comme nous l'avons vu précédemment, *H. germanica* est une espèce classique des milieux lagunaires et intertidaux le plus souvent dessalés, riches en matière organique ou en débris végétaux (Murray 1991). Son abondance en bordure du lido dans l'Etang d'Urbino semble paradoxal. Toutefois la composition des herbiers dans cette partie de l'étang et notamment la présence de *Ruppia spiralis* (De Casabianca 1972) qui colonise généralement les zones confinées (zone IV sur l'échelle de confinement) permet de penser que des apports d'eau douce s'effectuent par le fond dans cette zone de l'étang.

Bulimina elongata est présente sur les côtes atlantiques d'Europe (Murray 1979, 1970) et d'Afrique (Martin 1981). C'est une espèce originaire du sud et dont la limite de distribution est la Mer du Nord (Murray 1991 d'après Murray 1971). En Méditerranée, elle a été recensée dans l'Etang de Thau sur les fonds de vases sableuses et dans des environnements à faible taux d'oxygène le long des côtes yougoslaves (avec *Bulimina*, *Bolivina*, *Brizalina*, *Trifarina*) (Cimmerman *et al.* 1988).

DISCUSSION

La comparaison des résultats obtenus dans ces deux étangs, qui présentent de fortes similitudes, notamment en ce qui concerne leurs biotopes et leurs biocénoses (De Casabianca 1972), montre des différences significatives dans la composition et la distribution des peuplements de Foraminifères.

Une des caractéristiques les plus remarquables, est le faible nombre d'espèces rencontrées dans l'Etang d'Urbino par rapport à la biodiversité de l'Etang de Diana. En effet, seulement 34 espèces ont été dénombrées dans l'Etang d'Urbino alors que 83 espèces composent les peuplements de l'Etang de Diana. Cette faible biodiversité des peuplements de Foraminifères est particulièrement étonnante compte tenu de la diversité biologique de cet étang tant en ce qui concerne les peuplements de la macrofaune.

Ainsi, comparativement à d'autres milieux pa-raliques méditerranéens, on constate que le faible nombre d'espèces totalisées dans l'Etang d'Urbino se rencontre généralement dans des milieux relativement confinés (Favry *et al.* 1998). Par contre la forte biodiversité de l'Etang de Diana est plutôt caractéristique des milieux où l'influence marine reste globalement prépondérante.

Les variations de la richesse spécifique et de la densité dans la bahira de Diana s'organisent de façon zonale, diminuant de la passe vers les marges de l'étang selon un gradient de confinement croissant. Cette diminution est encore plus nette dans la gouttière centrale où le confinement bathymétrique tend à isoler davantage cette zone.

La variation de ces mêmes paramètres dans l'Etang d'Urbino ne montre pas une organisation aussi évidente. En effet, les richesses spécifiques sont faibles quelle que soit la zone considérée. On note toutefois une légère diminution à l'extrême sud-ouest du bassin qui s'accompagne d'une diminution de la densité. Par contre, on constate une augmentation de la richesse spécifique et de la densité dans les zones les plus profondes due principalement à la prolifération de certaines espèces telle qu'*Eggerelloides scabrum* et la présence d'espèces supplémentaires du genre *Quinqueloculina*. Ainsi, on observe un gradient bathymétrique positif opposé au gradient de confinement.

Les **indices de diversité** obtenus sur l'étang de Diana sont relativement importants et sont compris entre 0,1 et 8, avec une moyenne supérieure à 3. Par contre sur l'Etang d'Urbino, les valeurs de cet indice sont faibles et compris entre 0,1 et 2. Toutefois, ces résultats correspondent à ceux qui caractérisent les lagunes où l'indice de diversité de Fisher varie entre des valeurs inférieures à 1 et 6,5 dans les lagunes hyper ou hyposalines et de 4,5 à 11 dans les lagunes à caractère marin (Murray 1968). Ainsi, les indices de diversité relevés dans ces deux étangs semblent rendre compte de l'influence marine prépondérante dans la majeure partie de l'Etang de Diana, tandis qu'il semble confirmer le caractère globalement plus confiné de l'Etang d'Urbino.

Les espèces le plus largement représentées dans ces deux étangs sont *Eggerelloides scabrum*, et *Ammonia tepida*. Ces espèces sont couramment rencontrées en Méditerranée (Cimerman et Langer 1991) et sont caractéristiques des zones littorales (étangs, lagunes...).

L'abondance d'*E. scabrum* sur tout le pourtour ouest de l'Etang de Diana et sur la presque totalité de l'Etang d'Urbino semble devoir être mise en relation d'une part, avec les caractéristiques du substrat, d'autre part avec la présence des herbiers de phanérogames qui colonisent l'ensemble de ces zones.

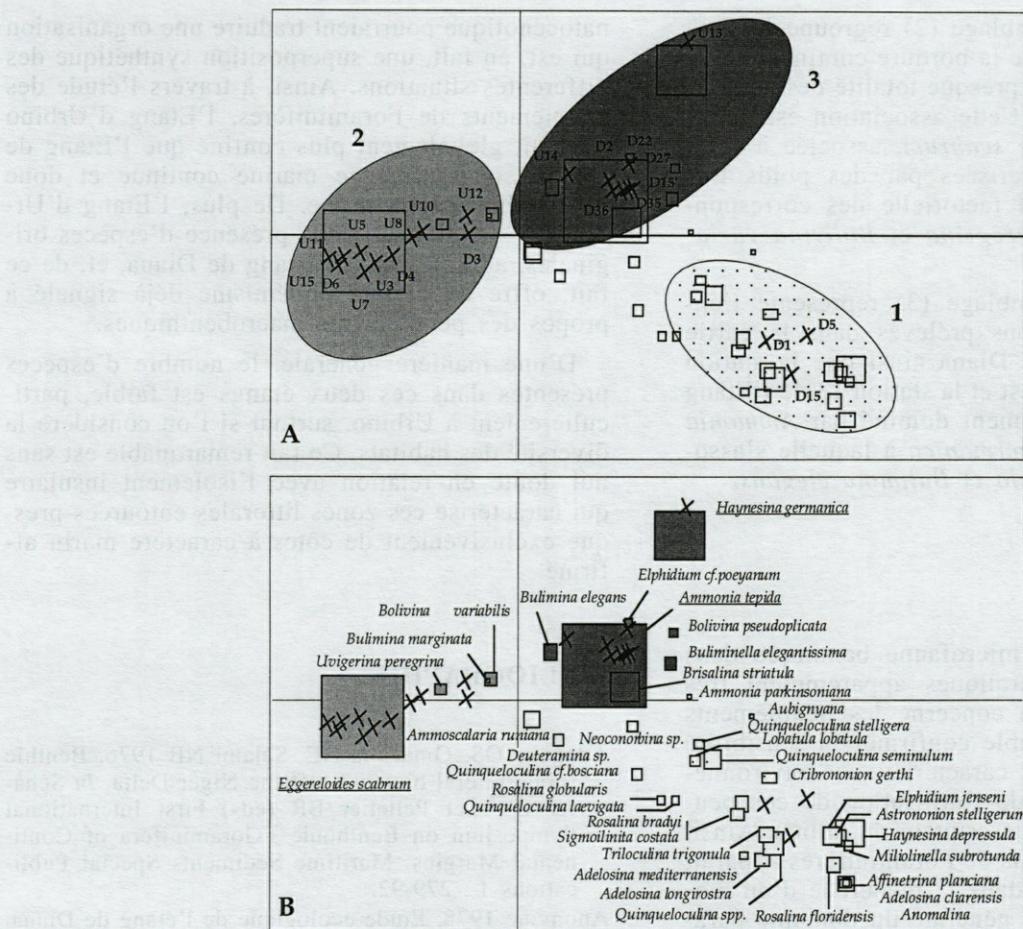


Fig. 22. – Analyse factorielle des correspondances réalisée simultanément dans les étangs de Diana et d'Urbino ; A : stations ; B : espèces.

Correspondence analysis simultaneously performed in Diana and Urbino ponds; A : stations ; B : species.

La répartition d'*A. tepida* dans l'Etang d'Urbino et particulièrement dans l'Etang de Diana montre que cette espèce devient prédominante dans les zones les plus confinées et notamment les zones les plus profondes soumises à un confinement bathymétrique et où les turbidités sont importantes. La présence de cette espèce et notamment d'individus vivants, dans la cuvette centrale de l'Etang de Diana qui est soumise à des conditions d'anoxie lors des périodes estivales, confirme l'extraordinaire adaptation de cette espèce à des conditions environnementales particulièrement rigoureuses.

Par contre, l'Etang d'Urbino se singularise par l'abondance d'*Haynesina germanica* notamment en bordure du lido et à l'extrême sud-ouest du bassin. Cette espèce classique des milieux lagunaires et intertidiaux se trouve le plus souvent dans des milieux dessalés, riches en matière organique ou en débris végétaux (Murray 1991); sa présence permet de penser que cette zone est soumise à un confinement particulier qui peut résulter d'apports d'eau douce dans le fond de cette zone de l'étang.

Une analyse factorielle des correspondances a été réalisée simultanément pour les deux sites à partir des pourcentages relatifs des espèces représentées au moins à 2 % dans un échantillon ou à moins de 1 % dans trois échantillons. Elle met en évidence l'organisation des peuplements. Trois groupements s'individualisent (Fig. 22).

Le premier assemblage (1) qui comprend les échantillons prélevés à proximité de la passe de l'Etang de Diana (stations D1, D5 et D15), identifie une zone où l'influence marine est prépondérante. Cet assemblage comprend de nombreuses espèces caractérisées par des poids très faibles dans l'analyse factorielle des correspondances. Les principales espèces de cet assemblage sont *Haynesina depressula*, *Quinqueloculina spp.* et *Quinqueloculina seminulum* associées principalement à *Elphidium jensei*, *Triloculina trigonula*, *Adelosina longirostra* et *Affinetrina planciana*. Cet assemblage à affinité plutôt marine ne comprend aucun des échantillons prélevés dans l'Etang d'Urbino.

Le deuxième assemblage (2) regroupe les stations situées le long de la bordure continentale de l'étang de Diana et la presque totalité des stations de l'Etang d'Urbino. Cette association est dominée par *Eggerelloides scabrum*, associée à deux autres espèces caractérisées par des poids très faibles dans l'analyse factorielle des correspondances (*Uvigerina peregrina* et *Bolivina variabilis*).

Le troisième assemblage (3) représente l'ensemble des échantillons prélevés dans la partie centrale du bassin de Diana ainsi que la station de l'extrémité sud-ouest et la station 13 de l'Etang d'Urbino. Il est largement dominé par *Ammonia tepida* et *Haynesina germanica* à laquelle s'associent *Brizalina striatula* et *Bulimina elegans*.

CONCLUSION

Cette étude de la microfaune benthique dans deux écosystèmes parallèles apparemment très semblables en ce qui concerne les peuplements macrobenthiques, semble confirmer la sensibilité des Foraminifères aux caractéristiques environnementales et l'intérêt de l'utilisation de ces peuplements en tant que descripteur du milieu. Ainsi, l'étude des peuplements de Foraminifères apparaît tout à fait pertinente dans la recherche d'un modèle de l'organisation générale du domaine parallèle.

Dans l'Etang de Diana, l'organisation quantitative des Foraminifères (richesse spécifique et densité) s'établit suivant une zonation que l'on peut rapprocher de celle décrite par la macrofaune benthique de substrat meuble (Guelorget et Perthusot 1992). Elle est donc gérée, au moins partiellement, par le même facteur directeur, à savoir le confinement.

Dans l'Etang d'Urbino, les peuplements de Foraminifères présentent une organisation qui ne se calque pas sur le modèle de Diana et ne semble pas traduire l'expression du confinement tel qu'il a été établi à partir de l'étude de la macrofaune.

Toutefois, cette différence de l'organisation des peuplements dans ces deux écosystèmes qui présentent par ailleurs de très fortes similitudes, peut s'expliquer en terme de stabilité, notamment du fonctionnement de ces bassins, qui dépend étroitement des échanges avec la mer. En effet, l'Etang de Diana a toujours été en relation permanente avec le domaine marin, entraînant ainsi une certaine pérénité de l'organisation biologique. En revanche, l'Etang d'Urbino a connu des colmatages successifs de sa passe plus ou moins prolongés. Ces irrégularités dans les échanges ont certainement modifié profondément l'organisation biologique à plusieurs reprises et les Foraminifères étudiés dans le contexte biocénétique et tha-

nacénétique pourraient traduire une organisation qui est, en fait, une superposition synthétique des différentes situations. Ainsi, à travers l'étude des peuplements de Foraminifères, l'Etang d'Urbino apparaît globalement plus confiné que l'Etang de Diana, sous influence marine continue et donc plus stable à long terme. De plus, l'Etang d'Urbino se singularise par la présence d'espèces originales, absentes dans l'Etang de Diana, et, de ce fait, offre un certain endémisme déjà signalé à propos des peuplements macrobenthiques.

D'une manière générale, le nombre d'espèces présentes dans ces deux étangs est faible, particulièrement à Urbino, surtout si l'on considère la diversité des habitats. Ce fait remarquable est sans nul doute en relation avec l'isolement insulaire qui caractérise ces zones littorales entourées presque exclusivement de côtes à caractère marin affirmé.

BIBLIOGRAPHIE

- Adegoke OS, Omatsola NE, Salami NB 1976. Benthic foraminiferal biofacies off the Niger Delta. In Schaffer CVT et Pelletier BR (eds) First International Symposium on Benthonic Foraminifera of Continental Margins. Maritime Sediments Special Publications 1 : 279-92.
- Anonyme 1978. Etude écologique de l'étang de Diana. SOMIVAC, CTGREF, 68 p.
- Anonyme 1979. Etude des écosystèmes des étangs de Biguglia, Diana et Urbino. SOMIVAC, CTGREF, 54 p.
- Anonyme 1982. Les étangs Corses : niveaux trophiques, critères d'aménagement. SOMIVAC, ISTPM, Rapport Ronéo CEMAGREF, 99 p.
- Bizon G, Bizon JJ 1984. Distribution des foraminifères sur le plateau continental au large du Rhône. *Pétrole et Techniques* 301 : 84-94.
- Buzas MA, Severin KP 1982. Distribution and systematics of foraminifera in the Indian river, Florida. *Smithsonian Contr mar Sci* 16 : 1-52.
- Chierici MA, Busi MT, Cita MB 1962. Contribution à une étude écologique des foraminifères dans la mer Adriatique. *Rev Micropal* 5 : 123-40.
- Cimerman F, Drobne K, Ogorelec B 1988. L'association de foraminifères benthiques des vases de la baie de Veliko Jezero sur l'île de Mijlet et de la falaise Lenga, ouverte vers la mer (Adriatique moyenne). *Rev Paléobiol* 2, Benthos'86 : 741-53.
- Cimerman F, Langer MR 1991. Mediterranean foraminifera. Slovenska akademija. Znanosti in umetnosti, Paleontoloski Institut Ivana Rakovca 2 Ljubljana, 118 p.
- Cita MB, Zocchi M 1978. Distribution patterns of benthic foraminifera on the floor of the Mediterranean sea. *Oceanologica Acta* 1 (4) : 445-62.
- Coulbourn WT, Lutze GF 1988. Benthic foraminifera and their relation to the environmental offshore of northwest Africa : a multivariate statistical analysis. *Rev Paléobiol* 2 : 755-64.

- Debenay JP, Ba M Ly A, Sy I 1987. Les écosystèmes paralliques du Sénégal. Description, répartition des peuplements de foraminifères benthiques. *Rev Paleobiol* 6 (2) : 229-255.
- De Casabianca ML, Kiener A, Huvé H 1972. Biotopes et biocénoses des étangs saumâtres Corses : Biguglia, Diana, Urbino, Palo. *Vie Milieu* 23 (2C) : 187-227.
- Favry A 1997. Distribution des peuplements de foraminifères actuels dans les écosystèmes littoraux méditerranéens. Diplôme EPHE Paris-Sorbonne, 196 p.
- Favry A, Guelorget O, Debenay JP, Perthuisot JP 1997. Répartition et organisation des foraminifères actuels du golfe de Kalloni (Grèce). *Oceanologica Acta* 20 (2) : 387-397.
- Favry A, Guelorget O, Debenay JP, Perthuisot JP 1998. Distribution des peuplements de foraminifères actuels dans une lagune méditerranéenne : l'étang du Prévost. *Vie Milieu* 48 (1) : 41-53.
- Fisher RA, Corbet AS, Williams CB 1943. The relationship between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Jour Anim Ecol* 12 : 42-58.
- Frisoni GF, Guelorget O, Ximenes MC, Perthuisot JP 1983. Etude écologique de trois lagunes de la plaine orientale corse (Biguglia, Diana, Urbino) : expressions biologiques qualitatives et quantitatives du confinement. *Journ Rech Océnogr* 8 (1) : 57-80.
- Golik A, Phleger FB 1977. Benthonic foraminifera from the gulf of Panama. *J Foraminif Res*. 7 : 83-99.
- Guelorget O, Perthuisot JP 1983. Le domaine parallique : expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. Trav Lab Géol, Presse Ecole normale supérieure, 136 p.
- Guelorget O, Perthuisot JP 1992. Paralic ecosystems. Biological organisation and functioning. *Vie Milieu*, 42 (2) : 215-251.
- Guelorget O, Lefebvre A 1995. Organisation et fonctionnement de deux étangs Corses : Diana et Urbino. Université Montpellier II Rapport Ronéo, 70 p.
- Jorissen JF 1988. Benthic foraminifera from the Adriatic Sea : principles of phenotypic variation. *Utrecht Micropal Bull* 37 : 1-174.
- Kurc G 1961. Foraminifères et ostracodes de l'étang de Thau. Thèse Fac Sci Univ Montpellier, 119 p.
- Langer MR 1988. Recent epiphytic foraminifera from Vulcano (Mediterranean sea). *Rev Paleobiol*, vsp. n° 2, Benth'86 : 827-832.
- Langer MR 1993. Epiphytic foraminifera. *Marine Micropal* 20 : 235-265.
- Le Calvez J, Le Calvez Y 1958. Répartition des Foraminifères dans la baie de Villefranche. *Ann Inst Océnogr Monaco* 35 (3) : 159-234.
- Le Campion J 1970. Contribution à l'étude des Foraminifères du Bassin d'Arcachon et du proche océan. *Bull Inst Géol Bassin Aquitaine* 8 : 3-98.
- Levy A 1970. Contribution à l'étude des milieux marino-littoraux : influence des facteurs hydrologiques et sédimentologiques sur les peuplements microfaunistiques (Foraminifères). Thèse doct Etat Fac Sci Paris, 395.
- Levy A, Mathieu R, Poignant A, Rosset-Moulinier M, Rouvillois A 1980. Distribution des Foraminifères de la marge continentale algérienne, Baie de Bou-Ismail. *Ann Mines Géol Tunis* 3 (28) : 443-67.
- Lutze GF 1980. Depth distribution of benthic foraminifera on the continental margin off NW Africa. 'Meteor' Forschungs-Ergebnisse C32 : 31-80.
- Martin RA 1981. Benthic foraminifera from the Orange-Lüderitz shelf, southern African continental margin. Marine Geoscience Unit, University of Cape Town Bulletin 11 : 1-75.
- Murray JW 1965. On the foraminifera of the Plymouth Region. *J Mar Biol Ass UK* 45 : 481-505.
- Murray JW 1970. Foraminifers of the Western Approaches to the English Channel. *Micropal* 16 : 471-85.
- Murray JW 1971. An Atlas of British Recent Foraminiferids Heinemann, London, 245 p.
- Murray JW 1973. Distribution and ecology of living benthic foraminiferid. Heinemann Educational Books Ltd., Londres, 274 p.
- Murray JW 1979. Recent benthic foraminiferids of the Celtic Sea. *J Foram Res* 9 : 193-209.
- Murray JW 1991. Ecology and paleoecology of benthic foraminifera. Longman scientific and technical, Harlow, 397 p.
- Pareira CAFD 1969. Recent foraminifera of southern Brazil collected by hydrographic vessel Baependi. *Iheringia, Zoologia* 37 : 37-95.
- Parker FL 1954. Distribution of the foraminifera in the north-eastern Gulf of Mexico. *Bull Mus Comp Zool Harvard* 111 : 425-588.
- Parker FL 1958. Eastern Mediterranean foraminifera. *Swedish Deep-Sea Expedition* 8 (2) : 217-83.
- Perthuisot JP, Guelorget O 1992. Morphologie, organisation hydrologique, hydrochimie et sédimentologie des bassins paralliques. *Vie Milieu* 42 (2) : 93-109.
- Phleger FB 1951. Ecology of foraminifera, northwest Gulf of Mexico. Part 1 Foraminifera distribution, *Mem Geol Soc America* 46 : 1-88.
- Phleger FB 1966. Living foraminifera from coastal marsh, southwestern, Florida. *Bol Soc Geol Mexicana* 28 : 45-60.
- Qvale G, Van Weering TCE 1985. Relationships of surface sediments and benthic foraminiferal distribution patterns in the Norwegian Channel (northern North Sea). *Mar Micropal* 9 : 496-88.
- Qvale G 1986. Distribution of benthic foraminifers in surface sediments along the Norwegian continental shelf between 62° and 72° N. *Norsk Geol Tidsskr* 66 : 209-21.
- Schnitker D 1979. The deep waters of the western North Atlantic during the past 24000 years, and the re-initiation of the western Boundary Undercurrent. *Mar Micropal* 4 : 265-80.
- Scott DB, Piper DJW, Panagos AG 1979. Recent salt marsh and intertidal mudflat foraminifera from the western coast of Greece. *Rev Ital Paleontol Stratigr* 85 : 243-66.
- Seibold I, Seibold E 1981. Offshore and lagoonal benthic foraminifera near Cochin (southwest India) distribution, transport, ecological aspects. *Neues Jahrb Geol Paläontol Abhandl* 162 : 1-56.
- Sellier de Civrieux JM, Bermudez PJ 1973. Ecología y distribución de foraminíferos bentónicos del Golfo de Santa Fe (Venezuela). *Rev Esp Micropal* 5 : 33-80.
- Sgarnella F, Barra D, Improta A 1985. The benthic foraminifers of the Gulf of Policastro (southern Tyr-

- rhenian Sea, Italy). *Boll Soc Natur Napoli* 92 : 67-144.
- Streeter SS, Lavery SA 1982. Holocene and latest glacial benthic foraminifera from the slope and rise off eastern North America. *Bull Geol Soc America* 93 : 190-9.
- Thiede J, Qvale G, Skarboe O, Strand JE 1981. Benthonic foraminiferal distributions in a southern Norwegian fjord system : a re-evaluation of Oslo Fjord Data. *Sp Publ Intern Assoc Sedimentologists* 5 : 469-95.
- Uchio T 1962. Influence of the river Shinano on foraminifera and sediment grain size distribution. *Publ Seto Mar Biol Lab* 10 : 363-93.
- Venec-Peyre MT, Le Calvez Y 1981. Etude des Foraminifères de l'herbier à Posidonies de Banyuls-sur-Mer. Congrès National des Sociétés Savantes, Perpignan, 106 Sciences : 191-203.
- Wantland KF 1975. Distribution of Holocene benthonic foraminifera on the Belize shelf. In Watland KF et Pusey WC (eds), Belize Shelf-carbonate Sediments, Clastic Sediments and Ecology, American Association of Petroleum Geologists : 332-99.
- Yoshida S 1954. The foraminifera of Lake Saroma. Tokyo University of Education, Studies from the Geological and Mineralogical Institute 3 : 149-58.
- Zaninetti L 1982. Les Foraminifères des marais salants de Salin de Giraud (sud de la France) : milieu de vie et transport dans le salin, comparaison avec les microfaunes marines. *Géologie Méditerranéenne* 9 : 447-70.
- Reçu le 9 octobre 1996; Received October 6, 1996
Accepté le 6 août 1998; Accepted August 6, 1998*

SUBLETHAL ARM LOSS IN ASTERIAS AMURENSIS, A. RUBENS, A. VULGARIS, AND A. FORBESI (ECHINODERMATA : ASTEROIDEA)

J.M. LAWRENCE*, M. BYRNE**, L. HARRIS***, B. KEEGAN****,
S. FREEMAN*****, B.C. COWELL*

* Department of Biology, University of South Florida, Tampa, Florida 33620, USA

** Department of Anatomy and Histology, University of Sydney, Sydney, New South Wales 2006, Australia

*** Department of Zoology, University of New Hampshire, Durham, New Hampshire 03824, USA

**** Department of Zoology, University College, Galway, Ireland

***** School of Ocean Sciences, University of North Wales, Menai Bridge, Wales, UK

PREDATION
STARFISH
ASTERIAS

ABSTRACT. – Sublethal predation can have a major effect on animals. Arm loss resulting from sublethal predation has been reported for starfish, but the amount and variation over time and space are not well documented for any species. The frequency of arm loss in populations (2-3 % to 57 %) and the number of arms lost in individuals (1 to 4) differed greatly in four *Asterias* species sampled over time ranging from five to one-hundred years and space ranging from the northeast and northwest Atlantic Ocean and the northeast and southwest Pacific Ocean. The weakness of the body wall of *Asterias* is associated with its high capacity for movement and feeding but makes it susceptible to predation. Autotomy of arms resulting from sublethal predation would be an adaptation to this susceptibility. Sublethal predation has implications for nutrient transfer between trophic levels as well as for the functioning of the starfish.

PRÉDATION
ÉTOILES DE MER
ASTERIAS

RÉSUMÉ. – La prédatation subléthale peut avoir un effet considérable sur les animaux. La perte des bras résultant de la prédatation subléthale a été signalée, mais la quantité et la variation dans le temps et l'espace ne sont pas bien connues pour toutes les espèces. La fréquence de la perte des bras dans chaque population (2-3 % à 57 %) et le nombre de bras perdus par individu (1 à 4) présentent des variations importantes chez quatre espèces d'*Asterias* récoltées au cours de périodes s'échelonnant de cinq à cent ans et en des lieux géographiques de l'océan Atlantique nord-est et ouest et du Pacifique nord-est et sud-ouest. La faiblesse de la paroi du corps chez *Asterias* est associée à sa capacité à se déplacer et à se nourrir, mais elle la rend sujette à la prédatation. L'autonomie des bras résultant d'une prédatation subléthale peut être considérée comme une adaptation à la faiblesse de la paroi du corps. La prédatation subléthale a des implications dans le transfert des éléments nutritifs entre les niveaux trophiques ainsi que dans le fonctionnement de l'étoile de mer.

INTRODUCTION

Asteroids are often dominant predators that have major effects on the structure of marine communities (Menge 1982). One of the most important taxa in the northern hemisphere is the genus *Asterias* which is notorious for predation on shellfish in the northeast Atlantic (Korringa 1976), northwest Atlantic (Burkenroad 1946, Galtsoff 1964), and the northwest Pacific (Hatanaka & Kosaka 1958, Nojima *et al.* 1986). This

is also true for the recently established population in the southern hemisphere (Byrne *et al.* 1997).

Asterias is one of the starfish genera that autotomizes its arms in response to predatory attack (Lawrence 1992, Lawrence & Vasquez 1996). Although arm autotomy was noted for *A. rubens* by Forbes (1841), documentation of its frequency for the genus is limited. King (1898) reported a frequency of 11 % for *A. vulgaris* in shallow water off the Massachusetts coast, and Marsh (1968) reported frequencies of 22 % in small, intertidal and 6 % in large, subtidal *A. rubens* from the Irish Sea.

Arm loss from sublethal predation is important in several ways. It can be detrimental to an asteroid through an effect on feeding, digestion, nutrient storage and reproduction. The pyloric caeca of *Stichaster striatus* with regenerating arms are smaller and have less nutrient reserves than those of intact individuals (Lawrence & Larraín 1994). Sublethal predation also results in nutrient transfer from between trophic levels. Finally, the predatory capacity of the starfish may be decreased by arm loss, which could affect their impact on community structure.

Here we assess the frequency of arm loss for different species of *Asterias*. Our goal was to ascertain if arm loss is ubiquitous in the genus and the amount of variation over space and time.

MATERIALS AND METHODS

Species and collection: The genus *Asterias* is a complex of very closely related species that are abundant and widespread in the northern hemisphere, primarily at the temperate-boreal latitudes (Fisher 1930, Mortensen 1927, Clark & Downey 1993). Four major species were studied.

Asterias rubens Linnaeus is a boreal-northeast Atlantic species. Collections were made by SCUBA at < 5 m depth in Killary Harbour on the west coast of Ireland (53°22'N, 09°29'W) in November 1991 and October 1996; and by trawling at 20 m depth in Red Wharf Bay ca. 0.6 km off the coast of North Wales (53°20.50'N, 04°06.47'W) in June 1997.

Asterias vulgaris Verrill is a boreal-northwest Atlantic species. Although it is morphologically indistinguishable from *A. rubens* (Clark & Downey 1993), most North American biologists separate the two, noting the geographic separation of the two large megapopulations despite the tenuous connection across the north Atlantic Ocean. Specimens in the collections of the Natural History Museum of the Smithsonian Institution had been obtained by trawling at 45 m depth off the New Jersey coast (38°51.12'N, 73°45.00'W) in February 1876. Contemporary collections were made by SCUBA at 5 m depth at Cape Neddick (43°10'N, 70°36'W) and at ca. 8 m depth at White Island (42°58'N, 70°37.5'W) in the Gulf of Maine in April-May 1997. As the population at Cape Neddick had immense numbers of small, new recruits, collection focused on the larger individuals.

Asterias forbesi (Desor) is a northwest Atlantic species. Specimens from collections of the Natural History Museum of the Smithsonian Institution had been obtained by trawling at 11 m depth off Nobska Point, Vineyard Sound, Massachusetts (41°35'N, 70°46'W) in August 1882.

Asterias amurensis Lütken is an arctic-boreal, north Pacific species. Collections were made by trawling at ca. 18 to 174 m depths in the East Bristol Bay, Bering Sea (54°48' to 62°0'N, 158°18' to 175°48'W). Single trawls were made in 20X20 nautical mile quadrants at two sites in 1992, 42 sites in 1993, and 51 sites in

1994. Five sites were selected randomly from the 1993 and 1994 trawls for analysis. *Asterias amurensis* of the recently established population in the southwest Pacific (Turner 1992, Byrne *et al.* 1997) were collected by SCUBA at ca. 3-6 m depth from Nutgrove and Bellerive Beaches in the Derwent River Estuary, Tasmania (42°50'S, 147°15'E) in May 1997.

Observations: The body size of the specimens was measured as the length of an intact arm. The presence of an arm regenerating from near the disc was the criterion used for arm loss by autotomy. *Asterias* has an autotomy plane at this location (King 1898, Wilkie *et al.* 1990, Hotchkiss *et al.* 1991).

Statistical analysis: A Chi-square analysis of a 2 × 12 contingency table was used to test for differences among proportions ($H_0 : p_1 = \dots = p_k$ (section 23.14, Zar 1996). Upon rejection of the null hypothesis, a Tukey-type multiple comparison was used to test pairwise differences among the twelve populations (section 23.14, Zar 1996). An angular transformation ($\text{arc-sin}\sqrt{p}$) was applied to each sample proportion in these comparisons.

RESULTS

The frequency of arm loss among the populations and the frequency of number of arms lost differed among the populations (Tables I, II). In general, the frequency of arm loss was greatest for *Asterias vulgaris* and *A. forbesi* from the northwest Atlantic Ocean and least for *A. amurensis* from the Bering Sea.

The populations of *A. vulgaris* and *A. forbesi* also had the highest frequency of multiple arm loss. Seventy-five percent of the *A. vulgaris* from White Island had lost more than one arm. The lengths of the regenerated arms were very similar when multiple arm loss had occurred, indicating that the multiple arm loss occurred at the same time in all cases except the population of *A. vulgaris* at White Island. In that population, the dissimilarity in the length of the regenerated arms was so great as to indicate two separate events of arm loss in 40% of the individuals regenerating two arms and 64% of the individuals regenerating three arms.

DISCUSSION

Arm loss in *Asterias* is ubiquitous over space and time, although the frequency of arm loss is variable. Autotomy of the arm in response to predators occurs in *A. vulgaris* (Hancock 1955, 1974, Christensen, in Feder & Christensen 1996, Breen 1974) and *A. forbesi* (Aldrich 1976). It is reasonable to believe that predation is responsible

Table I. – Incidence (%) of total number of specimens) of arm loss and body size (mm from the center of the disc to the end of an intact arm, mean \pm SD) in populations of *Asterias*. Populations from the nineteenth century are from museums.

Population	0	1	2	3	4	5	arm length	N
<i>A. rubens</i>								
Ireland 1991	90	9	1				49 \pm 15	152
Ireland 1996	80	14	4	1			41 \pm 21	130
Wales 1997	91	7				1	47 \pm 14	200
<i>A. vulgaris</i>								
New Jersey 1876	77	15	6	1			14 \pm 5	223
Cape Neddick 1997	73	15	9	3			17 \pm 11	155
White Island 1997	72	16	7	5			33 \pm 17	177
<i>A. forbesi</i>								
Massachusetts 1882	46	38	13	2	2		31 \pm 10	68
<i>A. amurensis</i>								
Alaska								
East Bristol Bay 1992	90	8	2				--	454
East Bristol Bay 1993	97	2					74 \pm 15	5073
East Bristol Bay 1994	97	3					76 \pm 41	3652
Tasmania								
Nutgrove Beach 1997	93	2	5				74 \pm 20	100
Bellrive 1997	93	4	2				74 \pm 15	100

for the arm loss noted here although a role for physical damage cannot be eliminated.

It is instructive to compare *Asterias*, in which arm loss is frequent, to another forcipulatid starfish *Pisaster ochraceus*, in which arm loss does not occur (O'Donoghue 1926). Although *P. ochraceus* is found on mussel beds and might be thought to have abundant food, Castilla & Paine (1987) concluded it is food limited in the field by high hydrodynamics. Not only is feeding time limited but a sturdy body-wall resulting from a strongly developed dorsal skeleton (Fisher 1930), which is necessary to withstand hydrodynamics, limits its mobility and feeding capacity. In contrast, *Asterias* is subtidal and an errant and effec-

tive predator (Galtsoff & Loosanoff 1939, Hancock 1955, Brun 1968, Dare 1973, Sloan & Aldridge 1981, Himmelman & Dutil 1991). Its dorsal skeleton is weakly developed (Mortensen 1927, Fisher 1930) and very flexible. This increases its vulnerability to predation. That *Asterias* has little protection from predation requires the return from its own predatory activities made possible by a weak skeleton be greater than the loss from predation, i.e. the benefit outweigh the cost. This results from a high capacity to obtain food and autotomy of arms to avoid lethal predation.

As *Asterias* uses its arms for foraging and feeding (Lavoie 1956, Burnett 1960, Kim 1969), arm loss may affect its role as a predator. Acquisition

Table II. – Statistical comparison (Tukey-type multiple comparison for proportions using angular transformation of the data) of the percentage of individuals of populations of *Asterias* with intact arms. Populations with the same letter do not differ significantly from each other ($\alpha = 0.05$).

Population		Sample proportions ($p_i = X_i/n_i$)	Transformed proportions p'_i in degrees
<i>A. rubens</i>			
Ireland 1991	C	0.901	71.44
Ireland 1996	BC	0.80	63.27
Wales 1997	CD	0.91	72.34
<i>A. vulgaris</i>			
New Jersey 1876	B	0.771	61.35
Cape Neddick 1997	B	0.718	57.82
White Island 1997	B	0.71	57.31
<i>A. forbesi</i>			
Massachusetts 1882	A	0.456	42.51
<i>A. amurensis</i>			
Alaska			
East Bristol Bay 1992	C	0.901	71.57
East Bristol Bay 1993	E	0.976	80.86
East Bristol Bay 1994	DE	0.991	84.35
Tasmania			
Nutgrove Beach 1997	CD	0.93	74.19
Bellrive 1997	CD	0.93	74.19

of nutrients and energy would be affected by arm loss. The decreased production of the pyloric caeca and gonads resulting from arm loss may have consequences for the individual and population. The result of arm loss and regeneration on production and biological process of *Asterias* would be of interest.

ACKNOWLEDGMENTS. – We thank Dr. R. Otto, Director, Kodiak Laboratory, National Marine Fisheries Service for permission to use the data for *Asterias amurensis* collected by F.B. Hartsock, Dr. D. Pawson, Smithsonian Institution for access to collections, and B. Evans, J. Galvin, D. Horner, A. Lawless, and A. Marka for their assistance.

Dedicated to the memory of Franklin B. Hartsock.

REFERENCES

- Aldrich JC 1976. The spider crab *Labinia emarginata* Leach, 1815 (Decapoda Brachyura), and the starfish, an unsuitable predator but a cooperative prey. *Crustaceana* 31 : 151-156.
- Breen PA 1974. Relations among lobsters, sea urchins and kelp in Nova Scotia. Ph.D. thesis, Dalhousie Univ, Halifax, 198 p.
- Brun E 1968. Extreme population density of the starfish *Asterias rubens* L. on a bed of Iceland scallop *Chlamys islandica* (O.F. Müller). *Astarte* 32 : 1-3.
- Burkenroad MD 1946. General discussion of problems involved in starfish utilization. *Bull Bingham Oceanogr Coll* 9 (3) : 44-55.
- Burnett AL 1960. The mechanism employed by the starfish *Asterias rubens* to gain access to the interior of the bivalve, *Venus mercenaria*. *Ecology* 41 : 583-584.
- Byrne M, Morrice MG, Wolf B 1997. Introduction of the northern Pacific asteroid *Asterias amurensis* to Tasmania: reproduction and current distribution. *Mar Biol* 127 : 673-685.
- Castilla JC, Paine RT 1987. Predation and community organization on Eastern Pacific, temperate zone, rocky intertidal shores. *Rev Chil Hist Nat* 60 : 131-151.
- Clark AM, Downey ME 1993. Starfishes of the Atlantic. Chapman & Hall, London.
- Dare PJ 1982. Notes on the swarming behaviour and population density of *Asterias rubens* L. (Echinodermata : Asteroidea) feeding on the mussel, *Mytilus edulis* L. *J Cons Int. Explor Mer* 40 : 112-118.
- Feder H, Christensen AM 1966. Aspects of asteroid biology. In *Physiology of Echinodermata*, Edited by RA Boolootian. Interscience Publishers, New York : 87-127.
- Fisher WK 1930. Asteroidea of the North Pacific and adjacent waters. Part 3. Forcipulata (concluded). *US National Museum Bull* 76.
- Forbes E 1841. A history of British starfishes, and other animals of the class Echinodermata. John Van Vorst, London.
- Galtsoff PS 1964. The American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. *Fish Bull* 64 : 1-480.
- Galtsoff PS, Loosanoff VL 1939. Natural history and method of controlling the starfish (*Asterias forbesi*, Desor). *Bull Bur Fish* 49 : 75-132.
- Hancock DA 1955. The feeding behaviour of starfish on Essex oyster beds. *J Mar Biol Ass UK* 34 : 313-331.
- Hancock DA 1974. Some aspects of the biology of the sunstar *Crossaster papposus* (L.). *Ophelia* 13 : 1-30.
- Hatanaka M, Kosaka M 1958. Biological studies on the population of the starfish, *Asterias amurensis* (sic) in Sendai Bay. *Tohoku J Agric Res* 9 : 159-178.
- Himmelman JH, Dutil C 1991. Distribution, population structure and feeding of subtidal seastars in the northern Gulf of St. Lawrence. *Mar Ecol Prog Ser* 76 : 61-72.
- Hotchkiss FHC, Churchill SE, Gelormini RG, Hepp WR, Rentler RJ, Tummarello MT 1991. Events of autotomy in the starfish *Asterias forbesi* and *Asterias vulgaris*. In *Biology of Echinodermata*, Edited by

- T Yanagisawa, I Yasumasu, C Oguro, N Suzuki, & T Motokawa. Balkema, Rotterdam : 537-541.
- Kim YW 1969. Selective feeding on the several bivalve molluscs by starfish, *Asterias amurensis* Lütken. *Bull Fac Fish Hokkaido Univ* 19 : 244-249.
- King HD 1898. Regeneration in *Asterias vulgaris*. *Wilhelm Roux Arch Entwicklungsmech Org* 17 : 351-363.
- Korringa P 1976. Farming marine organisms low in the food chain. A multidisciplinary approach to edible seaweed, mussel and clam production. Elsevier Scientific Publishing Co, Amsterdam.
- Lavoie M 1956. How sea stars open bivalves. *Biol Bull* 111 : 114-122.
- Lawrence JM 1992. Arm loss and regeneration in Asteroidea (Echinodermata). In Echinoderm Research. Edited by L Scalera-Liaci and C Canicatti, Balkema, Rotterdam : 39-52.
- Lawrence JM, Larrain A 1994. The cost of arm autotomy in the starfish *Stichaster striatus*. *Mar Ecol Prog Ser* 109 : 311-313.
- Lawrence JM, Vasquez J 1996. The effect of sublethal predation on the biology of echinoderms. *Oceanol Acta* 19 : 431-440.
- Marsh NA 1968. Arm length and arm damage in *Asterias rubens*. *Nature* 218 : 1175-1176.
- Menge BA 1982. Effects of feeding on the environment : Asteroidea. In Echinoderm Nutrition. Edited by M Jangoux and JM Lawrence, Balkema, Rotterdam : 521-551.
- Mortensen T 1927. Handbook of the echinoderms of the British Isles. Oxford University Press, Oxford.
- Nojima S, Solimna FE-S, Kondō Y, Kuwano Y, Nasu K, Kitajima C 1986. Some notes on the outbreak of the sea star, *Asterias amurensis versicolor* Sladen, in the Ariake Sea, western Kyushu. *Pubs Amakusa Mar Biol Lab* 8 : 89-112.
- O'Donoghue CH 1926. On the summer migration of certain starfish in Departure Bay, B.C. *Contrib Can Biol Fish* 1 : 455-472.
- Sloan NA, Aldridge TH 1981. Observations on an aggregation of the starfish *Asterias rubens* L. in Morecambe Bay, Lancashire, England. *J Nat Hist* 15 : 407-418.
- Turner E 1992. A northern Pacific seastar, *Asterias amurensis*, in Tasmania. *Aust Mar Sci Bull* 120 : 18-19.
- Wilkie IC, Griffiths GVR, Glennie SF 1990. Morphological and physiological aspects of the autotomy plane in the aboral integument of *Asterias rubens* L. (Echinodermata). In a Echinoderm Research. Edited by C De Ridder, P Dubois, M Lahaye, & M Jangoux, Balkema, Rotterdam : 301-313.
- Zar JH 1996. Biostatistical Analysis. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

Reçu le 2 juillet 1998 ; received July 2, 1998
Accepté le 14 janvier 1999 ; accepted January 14, 1999

ANALYSES D'OUVRAGES

Book reviews

A. MARINESCU, avec la collaboration de A. BANARESCU et A. IFTIMIE, 1998. *Belgica (1897-1899) – Emile Racovitza – Lettres, Journal antarctique, Conférences*. Fondation Culturelle Roumaine, Bucarest. 207 p. \$7.

Lorsqu'il s'embarque en 1897 sur la « Belgica », le naturaliste de l'expédition antarctique Emile Racovitza (1868-1947) n'a pas encore 20 ans, et n'est donc pas encore « le plus grand biologiste roumain et l'un des plus brillants naturalistes européens de la fin du XIX^e siècle et des premières décennies du XX^e », comme le présente l'introduction du livre.

Patronnée par la Société de Géographie de Belgique, l'expédition porte le nom du bateau, qui est un baleinier norvégien. L'équipage se compose de 19 membres, dont 17 seulement vont revenir ; ce sont pour la plupart des Belges et des Norvégiens, auxquels s'ajoutent deux Polonais, un Américain, et un Roumain. Le commandant est A. de Gerlache, l'homme ayant depuis des années fait le projet « d'une Expédition Belge pour l'exploration de l'Océan Antarctique ». Son second est G. Lecointe, navigateur, astronome et hydrographe expérimenté. H. Arctowski est géologue, océanologue, et glaciologue. A. Dobrowolski fera pendant toute la durée de l'expédition des observations météorologiques. R. Amundsen est officier à bord – avant d'atteindre le Pôle Sud en 1911, en compétition dramatique avec R.F. Scott. Le médecin F.A. Cook est celui qui atteindra le Pôle Nord en 1908, déjà abordé par R. Peary. Et E. Racovitza est le naturaliste de l'expédition – au début d'une carrière scientifique extraordinairement riche en résultats.

La « Belgica » quitte le port d'Anvers en août 1897 et atteint Rio de Janeiro en octobre. Racovitza navigue plus rapidement à Punta Arenas qu'il atteint un mois avant la « Belgica », et il en profite pour faire des observations sur la nature, mais aussi sur les Indiens de Patagonie et de Tierra del Fuego. Il s'embarque sur la « Belgica » en décembre. Du 14 janvier au 27 février 1898, c'est la période des belles découvertes géographiques de l'expédition, du côté Ouest de la Péninsule Antarctique. Le 28 février, le capitaine et le second décident de pénétrer le plus au Sud possible dans la glace, en essayant d'arriver au rivage même du continent. Mais à 71°31' de latitude, la banquise de la Mer de Belingshausen se referme

et retient la « Belgica » prisonnière jusqu'au 7 janvier 1899 : il s'agit donc de la première expédition à passer l'hiver en Antarctique ! Pendant cette longue période, l'activité scientifique se poursuit malgré les circonstances pénibles. Plus de deux mois sont nécessaires pour dégager le bateau de la banquise. Et du 14 mars au 5 novembre 1899 c'est le voyage de retour.

Deux carnets du Journal tenu par Racovitza pendant le voyage de la « Belgica » ont été retrouvés ; l'un contient des notes du 5 novembre 1897 au 11 février 1898 ; l'autre du 6 septembre au 5 novembre 1897 et du 7 novembre 1898 au 28 mars 1899. Grâce au livre de A. Marinescu, nous avons maintenant sous les yeux cet intéressant document inédit.

Plusieurs livres pour un grand cercle de lecteurs ont été publiés par des membres de l'expédition (Cook, Amundsen, Lecointe, Dobrowolski ; certains avec des pages écrites par Racovitza sur les résultats zoologiques et botaniques). Mais l'intérêt principal de ce Journal réside dans ses observations « ad vivum » sur la nature et surtout sur la faune (« ... les premières observations scientifiques sur les organismes antarctiques » : A. Marinescu). Les Cétacés (dont l'étude fera l'objet d'un important mémoire publié en 1903), les Phoques (sur lesquels Racovitza a laissé un volumineux manuscrit), les Oiseaux – et surtout les Pingouins, mais aussi les Poissons et les invertébrés marins (et, pendant les journées passées en Patagonie et en Terre de Feu, l'ensemble de la faune terrestre) sont observés avec l'œil du naturaliste-né. Et ce qui retient surtout l'attention, ce sont les multiples observations rigoureuses sur le comportement des animaux.

Comme le remarque Anea Banarescu, qui a réalisé le difficile travail rédactionnel, le Journal antarctique de Racovitza comporte « ... des notes extrêmement brèves (mais parfois d'une grande force évocatrice et d'une poignante beauté), ou bien de longues dissertations, écrites, semble-t-il, à bout de souffle ».

Le volume est bien imprimé, et agréablement illustré, surtout de croquis inédits de Racovitza. Il comprend, outre le Journal, des documents divers, dont le plus remarquable me semble être la belle conférence « Vers le Sud » faite par Racovitza à la Sorbonne (23 février 1900). J'ai regretté l'absence d'une carte marquant l'itinéraire de l'ex-

pédition. Une note négative pour la couverture (absolument trompeuse) et pour la page de garde (peu informative).

Lazare Botosaneanu

FALINSKI J.B. & MULENKO W. eds. Cryptogamous plants in the forest communities of Bialowieza National Park. Project CRYPTO 1, 1992 : checklist of cryptogamous and seminal plant species recorded during the period 1987-1991 on the permanent plot V-100. *Phytocoenosis N.S.* 4 *Archivum Geobotanicum* 3, 48 p.

La liste des Cryptogames due à 18 auteurs (Spermatophyta, Pteridophyta, Bryopsida, Hepaticopsida, Lichenes, Fungi, acrophytic Algae) avec bibliographie pour chaque groupe, est précédée de 11 pages d'introduction avec figures et tableaux.

— *id.* Project CRYPTO 2, 1995 : General problems and taxonomic groups analysis. *Phytocoenosis N.S.* 7 *Archivum Geobotanicum* 4, 176 p.

Contribution de 15 auteurs. Première partie : Introduction ; I : Study subject : The natural Forest as the life environment of the cryptogamous plants ; II, But et participants ; III, aire d'étude, la forêt de Bialowieza (4 planches photos noir et blanc, 8 planches couleur présentant aires protégées et zones d'étude, données de base, structure verticale, interactions, communautés, habitat, sol, écotones, facteurs biotiques, richesse floristique... ; IV, méthodes ; V, base de données pour l'étude informatique. Deuxième partie : analyse écologique des groupes taxonomiques : VI, Spermatophytes et Ptéridophytes ; VII, Bryopsida ; VIII, Hepaticopsida ; IX, Lichens ; X, Champignons. Résumé et annexes. Nombreuses illustrations. 6 tableaux et 1 figure hors texte.

— *id.* Project CRYPTO 3, 1996. Functional groups analysis and general synthesis. *Phytocoenosis N.S.* 8 *Archivum Geobotanicum* 6, 224 p. 15,00 USA \$.

Fourteen authors contributed to this study based on the material used in the check-list and on ecological data of the above mentioned books. The material basis consists of around 37 thousand ecological and floristical records referring to the 1992 check-list species.

The present study is devoted to the functional analysis of the flora of cryptogamous and flowering plants in forest communities of 6 types. The analysis consists in classifying each of the 1992 species to a specific functional group, based on its association with the type of substrate and terrain microform. Equal attention has been given to

typical groups of species such as : epiphytes, epigeits, xylobionts and parasites and to groups of species associated with forest litter and animal excrements. Also the areas specific to the primeval forest, and only sporadically present in the managed forest, such as wuld boar rooting sites, game wallows and fallen tree sites as well as hummocks in older bog forest, were taken into consideration in the study.

"The present volume deals also more extensively with the behaviour of cryptogamous plants with regard to the spatial-phytosociological differentiation of the forest into forest communities. The detailed part ends with a brief discussion of the primeval forest relicts. In spite of the anthropogenic changes and the penetration of the forest by synanthropic species relicts of the primeval forest are still fairly numerous in the Bialowieza Forest. The occurrence of the Bialowieza Forest constitutes another, related topic discussed in the volume. The list of species occurring in this forest described scientifically for the first time has also been included. Despite the progress evident in mycological and faunistic studies, unknown to science species of fungi, similarly to the numerous species of insects, are still being discovered in the Bialowieza Forest.

Thus, the functional and spatial approach prevails in this volume. As a matter of fact this approach reflects an attempt to go beyond the taxonomic order and to present all cryptogamous plants jointly (always in comparison with flower plants) according to their place and role in the forest environment.

Different approaches to the collected material presented in the previous (CRYPTO 2) and the present (CRYPTO 3) volume are mutually complementary."

Numerous figures, maps, tables and annex with eight colored pages already published in "Crypto 2", 1995.

— *id.* Project CRYPTO 4, 1997. Ecological Atlas. *Phytocoenosis N.D.9 Suppl. Cartographiae Geobotanicae* 7, 522 p. 50,00 USA \$.

This is the fourth volume published within the framework of the CRYPTO project about the floristic richness of the main groups of cryptogamous and seminal plants in the Bialowieza forest. The Atlas is a synthesis on 36733 records. Each species is represented by five information elements : – a colour map of species distribution in the context of the forest vegetation differentiation ; – three diagrams of preference for a type of forest community, of terrain microform and of substratum ; – a note of other preferences or role in the forest, or relict character... A letter S, P, B, H, L, F indicates Spermatophyta, Pteridophyta,

Bryopsida, Hepaticopsida, Lichenes and Fungi on each page. The vegetation map basis exhibits six forest associations based on Zürich-Montpellier phytosociological school (Rijken 1976). Data are plotted on the map according to the quantitative cartogram method, with 144 fields. There are a three-grade scale of distribution on the maps and a three-grade scale of frequency on the diagrams.

A total of 1480 species are represented on the vegetation map. The useful eight annex pages of the 1995 issue is added, and a species index (10 p.) has been compiled.

Fourteen authors contributed to the Atlas.

Volumes to be ordered to Bialowieza Geobotanical Station, Warsaw University, 17.230 Bialowieza, Poland. E-mail falinski@tilia.bsg.bialowieza.pl

Nicole Coineau

Livres reçus à la Rédaction de Vie et Milieu

PERIGORD D.M., 1996. Le paysage en France. Collection encyclopédique « Que sais-je ? », PUF, 126 p.

AUDRERIE D., 1997. La notion et la protection du patrimoine. Collection encyclopédique « Que sais-je ? », PUF, 127 p.

Après une introduction, 10 chapitres exposent :

- Le patrimoine, une notion complexe (I) avec ses composantes diverses et sa dimension morale.
- La prise en compte du patrimoine (II) depuis la Révolution, étape par étape, jusqu'en 1996 (lois successives). – Les critères et les limites de la protection (III). – Le patrimoine, œuvre de l'homme (IV) : champ d'application de la loi, procédure de protection, effets de la protection. – Le patrimoine, composition de l'homme et de la nature (V) : monument naturel et site, procédure de protection, et effets. – Le patrimoine à l'échelle de la ville (VI). – Le patrimoine à l'échelle de la nature (VII) / réserves naturelles, parcs naturels.
- Le patrimoine invisible (VIII) concernant le domaine archéologique. – Le patrimoine, un territoire à gérer (IX). – Le patrimoine, un enjeu pour l'avenir (X) : enjeux économique et mondial.

PRADES J.A., 1995. L'éthique de l'environnement et du développement. Collection encyclopédique « Que sais-je ? », PUF, 128 p.

L'auteur du Québec relie l'éthique de l'environnement aux champs multidisciplinaires que recouvre le développement *sociétal* : l'économie, le social et l'environnement. Première partie : c'est une vue d'ensemble développant les concepts de base (I) – environnement, développement, éthique, société –, l'histoire depuis la civilisation cygénétique (archaïque), aux civilisations agricole et industrielle, et à aujourd'hui et demain. La seconde partie, « application concrète » traite les chapitres suivants : contexte (IV), un paradigme méthodologique (V), une gestion éthique et rationnelle (VI).

Le développement technico-scientifique apporte des « opportunités » pour la qualité de la vie, mais aussi des risques au sujet de la sauvegarde de l'environnement et de la protection de la santé et de la sécurité humaine. Il devient donc nécessaire de renouveler les pratiques de recherche et la façon de produire de la connaissance. Il faudrait tendre vers une collaboration globale et une coordination des acquis des cinq types d'approche, théorique, empirique, systémique, intégratrice et résolutive au plan mondial. C'est le paradigme macroscopique : « A côté de la multiplication à l'infini d'enquêtes, d'analyses et de discours dispersés, il faut pouvoir faire converger ces efforts épars dans les activités intégrées, orientées vers la compréhension et la résolution de ces grands problèmes, à la fois complexes et concrets, qui menacent le bien-être sinon la survie de l'humanité. A côté des coupes au microscope, il faut pouvoir ratisser au « macroscope » les possibilités de conciliation et de collaboration suscitées par toutes sortes de conflits et de controverses, afin d'apprendre à gérer le vaisseau planétaire (sa science, sa technologie, son économie, son environnement) selon sa propre nature, de façon réelle et globale et non pas artificielle et fragmentée ».

Les problèmes d'aujourd'hui (gaspillage, exclusion, sous-développement, pollution) sont d'ordre global, interdépendants et existent à l'échelle planétaire. Une nouvelle éthique du savoir s'impose. La dernière partie du livre explique la mise en pratique concrète d'une gestion éthique et rationnelle dans le programme québécois STS portant sur la faisabilité d'un système de transport « soutenable » dans les grandes zones urbaines.

Actuellement, nous apprenons un nouveau mode de gestion du monde plus « collaborative, consensuelle, intégrée, systémique, scientifique, technique, critique, viable, soutenable et résolutive ».

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 infrapaginaires 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 × 24,35 cm une fois réduites (penser à retrancher la légende de ces dimensions); largeur d'une colonne : 8,1 cm. Méthode des « rectangles homologues » pour la réduction : tracer les diagonales d'un rectangle de 17/24,35 cm, les prolonger; tout rectangle admettant ces prolongements comme diagonales correspondra à la justification après réduction. Indiquer le numéro d'ordre des figures en chiffres arabes et le nom de l'auteur au crayon bleu au recto ou au dos. Ne pas inscrire de légende sur les illustrations.

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

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

ÉPREUVES ET TIRÉS À PART

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

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

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

TEXT

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

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

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

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

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

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

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

Footnotes and acknowledgments should be as brief as possible.

ILLUSTRATIONS

Line drawings should be prepared with India ink on heavy tracing paper, bristol board, white drawing-cardboard or graph paper (blue grid). Letters and numbers on figures should be large enough to be easily readable after reduction; use letter transfer equipment. As far as possible, figures should be grouped in plates of 17 × 24,35 cm final size (generally the explanations are included in this frame); the width of a single column is 8,1 cm. Prepare figures using the "homologous rectangles" rule; indicate the number of the figure and the author's name with blue pencil on the back of the figure. Do not write explanations on the figure.

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

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

GALLEY-PROOFS AND REPRINTS

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

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

SOMMAIRE – SUMMARY

Quantitative assay of RNA and DNA by the double fluorochrome method : extraction optimization and pigment algal interference	MACHADO M.C., NEVEUX J., ORIOL L.	1
New cephalopod molluscs in the Eastern Mediterranean : previously unnoted species or recent migrant ?	SALMAN A., KATAGAN T., v. BOLETZKY S.	11
Effects of thermal pollution and nutrient discharges on a spring phytoplankton bloom in the industria area of the lagoon of venice	SOCAL G., BIANCHI F., ALBERIGHI L.	19
Phytoplankton de la lagune de Venise. I. Bassins nord et sud (avril 1988-mars 1989). <i>The phytoplankton of Venice Lagoon. I. Northern and southern basins (April 1988-March 1989)</i>	TOLOMIO C., MOSCHIN E., MORO I., ANDREOLI C.	33
A proposed methodology for the use of helminth parasites as biological tags in the study of postfire ecosystem regeneration processes	GALAN-PUCHADES M.T., FUENTES M.V., CEREZUELA A.M., FONS R., MAS-COMA S.	45
Les écosystèmes paraliques : distribution des peuplements de Foraminifères actuels dans les Étangs de Diana et d'Urbino (Corse) <i>Paralic ecosystems : distribution of present Foraminifera in ponds of Diana and Urbino (Corsica)</i>	GUELORGET O., FAVRY A., DEBENAY J.-P., PERTHUISOT J.-P.	51
Sublethal predation in <i>Asterias amurensis</i> , <i>A. rubens</i> , <i>A. vulgaris</i> , and <i>A. forbesi</i> (Echinodermata : Asteroidea)	LAWRENCE J.M., BYRNE M., HARRIS L., KEEGAN B., FREEMAN S., COWELL B.C.	69
Analyses d'ouvrages/Book reviews		75