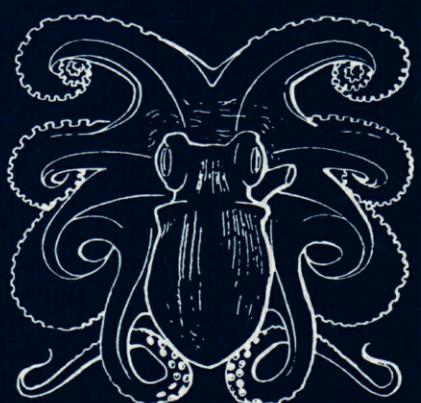


ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 50 n° 2 – Juin 2000



cinquantenaire de Vie et Milieu 50th anniversary

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
- écop physiologie
- 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 G. BOEUF, 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
- Ecophysiology
- 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 G. BOEUF, 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 2000

	FRANCE	AUTRES PAYS
Un an (4 numéros) / Annual subscription (4 issues).....	950 F	1 050 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

CARACTÉRISATION DES PEUPLEMENTS ICHTYOLOGIQUES DE DEUX FLEUVES CÔTIERS OUEST-AFRICAINS SOUMIS À DES AMÉNAGEMENTS HYDROAGRICOLE ET HYDROÉLECTRIQUE

Fish populations in two West-African coastal rivers facing different agricultural and hydroelectric schemes

K.S. DA COSTA*, G. GOURÈNE**,
L.TITO DE MORAIS*** & D.F.E. T. VAN DEN AUDENAERDE****

* CNRA, Station Pisciculture, 01 B.P. 633, Bouaké 01, Côte d'Ivoire

** Laboratoire d'Environnement et de Biologie Aquatique, 02 BP 801, Abidjan 02, Côte d'Ivoire

*** Centre IRD de Bouaké, 01 B.P. 1434, Bouaké 01, Côte d'Ivoire

**** Musée Royal d'Afrique Centrale, Laboratoire d'Ictyologie, 3080 Tervuren, et K.U. Leuven, Section d'Ecologie et d'Aquaculture, 3000 Leuven, Belgique

WESTERN AFRICA
RIVERS
RESERVOIRS
SPECIES RICHNESS
WATER CONDITIONS
ZONATION
FISH POPULATION

ABSTRACT. – The relationship between fish species richness and water quality related variables are studied in the Agnébi and Bia rivers. Both are coastal rivers in eastern Côte d'Ivoire submitted to the impacts of small (Agnébi) and large (Bia) reservoirs. Up-stream fish species composition is similar in both rivers whereas it differs in the median and lower course, mainly due to the presence of the large dams of Ayamé I and II. The presence of the dams on the river Bia explains the longitudinal gradient of species richness observed. Such gradient is much less effective in the Agnébi river where the small reservoirs are located to the upper-most part of the affluents of the river. Water quality is similar in both rivers. Yet the ordination of the water related variables by principal component analysis indicates a difference between the upper zone in the Agnébi and the median zone in the Bia river. Main discriminant factors are conductivity, total dissolved solids and hardness of water to a less extent. There was a reduced seasonal rhythmic variability in some water quality related variables, mainly nitrogen compounds and water temperature. A co-inertia analysis was performed to relate fish abundance and water quality variables. Fishes are distributed into five groups according to their affinities to specific water conditions.

AFRIQUE DE L'OUEST
FLEUVES
BARRAGES
RICHESSE SPÉCIFIQUE
PHYSICO-CHIMIE
ZONATION
PEUPLEMENT DE POISSONS

RESUME. – Les relations entre la richesse spécifique des Poissons et les caractéristiques physico-chimiques du milieu ont été étudiées sur deux fleuves côtiers de Côte d'Ivoire, l'Agnébi et la Bia. Ces deux fleuves sont soumis respectivement aux effets d'aménagements hydro-agricoles et hydroélectriques. Il en ressort que les cours supérieurs ont des compositions spécifiques proches, alors que le cours moyen ou la partie lacustre et l'aval sont distincts en raison de la présence des barrages Ayamé I et II. Ces retenues ont engendré une répartition longitudinale des peuplements ichtyologiques dans la Bia. À l'opposé, dans l'Agnébi, l'effet amont-aval est moins marqué du fait de la position excentrée des petites retenues hydro-agricoles par rapport au lit majeur du fleuve. Les eaux des fleuves Agnébi et Bia présentent des caractéristiques physico-chimiques proches. Les facteurs discriminants sont la conductivité, la teneur en matières dissoutes et dans une moindre mesure, la dureté totale de l'eau. On observe une faible rythmicité saisonnière de la qualité des eaux, associée à la température de l'eau et à sa teneur en composés azotés. Par ailleurs, l'analyse de co-inertie mettant en relation taxons et variables physico-chimiques a permis de répertorier cinq groupes de Poissons présentant des affinités pour des conditions particulières du milieu.

INTRODUCTION

Les barrages hydroélectriques ont souvent fait l'objet d'études d'impact et parfois d'âpres critiques sur leurs effets environnementaux (Goldsmith & Hildyard 1984, 1986). Le barrage d'Ayamé I, construit en 1959 sur la Bia, n'échappe pas à la règle et il a fait l'objet d'un certain nombre d'études (Iltis 1960-1962, Doudet 1979, Kouassi 1979), parmi lesquelles nous soulignons le travail de Reizer (1967). Cette étude réalisée moins de dix ans après la mise en eau, ne présentait pas encore une situation d'équilibre, aujourd'hui vraisemblablement atteinte. L'auteur déplorait déjà le manque d'études environnementales préalables, ce qui a trop souvent été le cas dans la réalisation de ces grands projets. À défaut de ces données, l'option choisie ici est de comparer la situation de la Bia et du barrage d'Ayamé à celle d'un fleuve voisin (l'Agnébi), aux caractéristiques proches mais n'ayant pas subi l'impact d'un grand barrage. Certes le fleuve Agnébi ne présente pas une situation originelle. Mais il a fait l'objet d'aménagements d'un tout autre ordre, puisque entre 1971 et 1986 il a vu se construire sur son bassin de nombreuses petites retenues hydroagricoles. Elles sont surtout situées dans le cours supérieur du fleuve. Plus d'une vingtaine de retenues sont recensées.

Le travail présenté dans cet article se propose d'étudier la composition des peuplements piscicoles dans les deux bassins et de rechercher s'il est possible de les mettre en relation avec certaines caractéristiques physico-chimiques des eaux et avec la nature des aménagements effectués sur chaque fleuve. D'une manière générale, les concepts développés pour comprendre les assemblages spécifiques en eau douce l'ont été dans les régions tempérées ou froides (Naiman *et al.* 1987, Mathews 1998), ils s'adressent le plus souvent à la faune benthique ou planctonique et s'adaptent mal aux systèmes tropicaux (Welcomme 1985, Stazner & Highler 1986). C'est dans les dernières années que la reprise de travaux antérieurs et de nouveaux travaux réévaluent les concepts au regard des situations en milieu tropical (voir la revue *in* Lévêque 1995). Dans ce contexte, nos travaux ont été sous-tendus par deux préoccupations majeures, l'évolution inquiétante en milieu tropical des pollutions aquatiques notamment d'origine agricole d'une part, et les effets des variations de faible amplitude des paramètres du milieu d'autre part. Autrefois tenues pour négligeables, elles sont aujourd'hui reconsidérées, en particulier dans le cadre des recherches sur les changements globaux. Au-delà de ces aspects fondamentaux, des travaux de cette nature sont également fortement demandés par les agences d'aménagement du territoire désireuses de prendre

en compte les impacts environnementaux des politiques de développement agricole en Afrique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Sites d'étude : la zone concernée par l'étude regroupe les bassins de la Bia et l'Agnébi localisés dans les régions Sud et Sud-Est de la Côte d'Ivoire (Fig. 1).

L'Agnébi mesure 200 km de long pour un bassin versant de 8700 km². Son débit moyen à l'embouchure est de 50 m³s⁻¹. Il se caractérise par la présence sur ses principaux affluents d'une vingtaine de petits barrages hydroagricoles appartenant à des sociétés agro-industrielles. Ils servent essentiellement à l'irrigation des cultures. L'inventaire réalisé par la Direction Centrale des Grands Travaux de Côte d'Ivoire (Anonyme, 1992) dénombre 13 retenues d'un volume variant entre 0,48 et 6 millions de m³.

Sur la Bia, le gouvernement ivoirien a entrepris pour répondre aux besoins de sa production énergétique, la construction de 2 barrages hydroélectriques : Ayamé I (1959) et Ayamé II (1963) (Reizer 1967). La Bia mesure 300 km de long pour un bassin versant de 9300 km². Son débit moyen à l'embouchure est de 83 m³s⁻¹. La pluviométrie annuelle (janvier 1997 – décembre 1997) a atteint 1677 mm, et les apports de l'amont dans Ayamé I ont été de 1273 Mm³. Pendant cette même période les quantités turbinées ont été de 1211 Mm³ pour Ayamé I et 1289 Mm³ pour Ayamé II. Il n'existe aucun aménagement particulier pour le transit des Poissons dans ces 2 barrages.

Le barrage d'Ayamé I dont la superficie fluctue entre 87 et 194 km², est situé par 5°30' de latitude Nord et 3° de longitude Ouest. Le lac se présente sous une forme étirée du Nord au Sud suivant la vallée principale de la Bia avec un seul diverticule occidental important qui correspond à la vallée du Tamin. Une grande île occupe le centre de la retenue et de nombreuses autres, de moindre importance, émergent çà et là. Les rives de ces îles et celles du lac sont extrêmement découpées formant une suite de criques et de promontoires. Aucun déboisement n'ayant précédé l'inondation, le lac se présente comme un grand plan d'eau sombre d'où émergent les troncs d'arbres restés debout (Reizer 1967). Ayamé II, situé 4 km plus bas, a une surface beaucoup plus restreinte (7 km²) qui est à certaines périodes de l'année totalement couverte par une nappe de végétaux flottants (*Pistia stratiotes*).

Les stations d'étude ont été sélectionnées dans les deux bassins fluviaux en fonction de leur accessibilité, de la permanence de l'eau et de la zonation hydrologique : cours supérieur (zone fluviatile), cours moyen pour l'Agnébi ou zone lacustre pour la Bia, et le cours inférieur (zone fluviatile, en amont des estuaires). Les stations retenues et ayant fait l'objet des pêches expérimentales sont les suivantes : Bianouan (Amont), Bakro (lac) et Aboisso (aval) pour la Bia, et Gbessé (Amont), Pont autoroute (cours moyen) et Armebé (cours inférieur) pour l'Agnébi (Tabl. I).

Échantillonnage des peuplements piscicoles : l'échantillonnage ichthyologique a été effectué dans les 2 bassins fluviaux à l'aide de 2 batteries de filets maillants

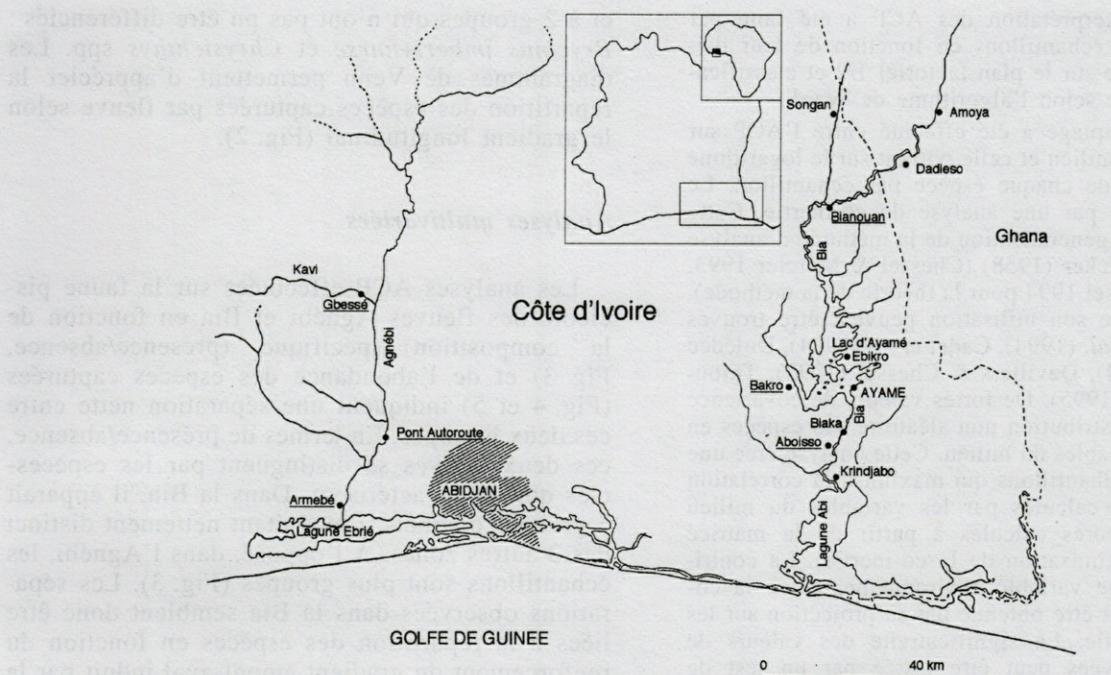


Fig. 1. – Situation géographique des fleuves Bia et Agnébi et position des stations d'échantillonnage (noms soulignés).
Location of rivers Bia and Agnébi in southern Ivory Coast and position of sampling sites (underlined).

multifilament de 10, 12,5, 15, 20, 25, 30, 40, et 50 mm. Chaque filet mesure 25 m de long avec 2 m de chute. L'unité d'effort d'échantillonnage utilisée ici est la nuit de pêche, par les deux batteries de 8 filets maillants pour un total de 800 m². Ce mode d'échantillonnage, bien que sélectif, permet, s'il est utilisé de façon standardisée, d'obtenir des données comparatives sur la fraction du peuplement capturable.

Les pêches expérimentales ont été effectuées mensuellement sur 2 années consécutives entre août 1995 et septembre 1997, mais il n'y a pas eu d'échantillonnage en août, septembre et octobre 1996. Il y a donc eu au maximum 23 échantillonnages mensuels dans chaque station. Les filets sont posés en fin d'après-midi entre 17 et 18 h, et sont relevés en général tôt le matin entre 6 et 7 h.

L'étude du peuplement piscicole prend en compte la composition spécifique, les caractéristiques biologiques et écologiques, la reproduction, et le régime alimentaire des Poissons (prélèvement des contenus stomacaux). Pour les besoins de la présente étude, seule la composition spécifique (présence/absence) et l'abondance spécifique (nombre d'individus de chaque espèce par UE) ont été utilisés.

L'identification des Poissons obéit à la nomenclature proposée par le CLOFFA (Daget *et al.* 1984, 1986, Lévêque *et al.* 1992 a et b et Gourène *et al.* 1995).

Facteurs du milieu : les facteurs physico-chimiques de l'eau pris en compte dans l'étude sont : le pH, la température (t°eau), l'oxygène (O₂), les composés azotés (NH₃, NO₂-, NO₃²⁻), le phosphate (PO₄³⁻), le calcium (Ca²⁺), la dureté totale (DT), la transparence de l'eau, la conductivité et le taux de matières dissoutes (TDS). Ils ont été mesurés mensuellement à l'occasion des pêches expérimentales. Une seule mesure journalière

est effectuée entre 7 et 9 h. Les mesures ont été faites dans les eaux de surface.

Analyses statistiques : une base de données sous Excel a été constituée à partir de l'ensemble des pêches expérimentales dépourvues. À partir de cette base, nous avons extrait les données correspondantes aux 6 stations retenues et aux 23 tournées de pêche exploitables. Certaines stations n'ayant pu être échantillonnées à toutes les périodes, cet extract ne comprend que 126 échantillons (Tabl. I).

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel ADE 4 (Thioulouse *et al.* 1995). Le logiciel et sa documentation peuvent être chargés sur Internet à l'adresse <http://biomserv.univ-lyon1.fr/ADE4.html>.

Dans un premier temps, des indices par fleuve et par station ont été calculés : nombre d'individus (abondance totale), richesse spécifique.

La matrice des présences/absences des espèces (en colonnes) par échantillon (en lignes) a été soumise à une analyse en composantes principales centrée (« Covariance matrix PCA », ci-après Cov-PCA). Cette première approche permet de suivre l'évolution des stations dans l'espace et dans le temps indépendamment de l'abondance des taxons.

La matrice des abondances des espèces par échantillon a subi une transformation logarithmique ($x \log(1 + x)$) afin de pouvoir traiter l'information sur les abondances des espèces en réduisant l'effet des très fortes disparités. La matrice transformée a été également soumise à une Cov-PCA.

La matrice des variables du milieu (en colonnes) par échantillon (en lignes) a été soumise à une analyse en composantes principales centrée/réduite (« Correlation matrix PCA », ci-après COR-PCA). La standardisation des données permettant le traitement de variables d'unités hétérogènes.

L'aide à l'interprétation des ACP a été faite par regroupement des échantillons en fonction de leur distance euclidienne sur le plan factoriel 1/2 et classification hiérarchique selon l'algorithme de Ward.

Enfin, un couplage a été effectué entre l'ACP sur les variables du milieu et celle portant sur le logarithme de l'abondance de chaque espèce par échantillon. Le couplage se fait par une analyse de co-inertie. Cette méthode est une généralisation de la méthode d'analyse factorielle de Tucker (1958) (Chessel & Mercier 1993, Dolédec & Chessel 1994 pour la théorie de la méthode). Des exemples de son utilisation peuvent être trouvés dans Bornette *et al.* (1994), Cadet *et al.* (1994), Dolédec & Chessel (1994), Devillers & Chessel (1995), Thioulouse & Lobry (1995). De fortes valeurs de covariance suggèrent une distribution non aléatoire des espèces en fonction des variables du milieu. Cette analyse crée une ordination des échantillons qui maximise la corrélation entre les scores calculés par les variables du milieu seules et les scores calculés à partir de la matrice faunistique (maximisation de la co-inertie). La contribution de chaque variable environnementale à la construction pouvant être obtenue par sa projection sur les axes de co-inertie. La significativité des valeurs de co-inertie observées peut être testée par un test de permutation dans lequel les lignes (échantillons) sont permutées aléatoirement dans les deux matrices. L'hypothèse nulle du test étant que la composition spécifique (lignes de la première matrice) est indépendante des variables du milieu (lignes de la 2^e matrice). La co-inertie est recalculée après chaque permutation. Le pourcentage (P) de valeurs de co-inertie calculées supérieures à la valeur réelle observée est le niveau de significativité du test (Good 1994).

RÉSULTATS

Résultats globaux des pêches

Les 126 pêches réalisées ont conduit à la capture de 38858 Poissons (Tabl. I). Ils appartiennent à 62 espèces (45 dans l'Agnébi et 53 dans la Bia)

Tabl. I. – Pêches réalisées et synthèse des captures par station. Nombre = nombre d'échantillons réalisés entre août 1995 et septembre 1997. Abondance = nombre total d'individus capturés. CPUE = prises par unité d'effort (nombre moyen d'individus \pm l'écart-type, capturés par nuit de pêche, par 2 batteries de 8 filets maillants pour un total de 800 m²). Richesse = richesse spécifique totale. Il y a eu au maximum 23 échantillonnages mensuels dans chaque station. Il n'y a pas eu d'échantillonnage en août, septembre et octobre 1996. Au total 126 échantillons.

Fishing samples and synthesis of fish captures at each sample location. Nombre = number of samples between August 1995 and September 1997. Abondance = total number of fish caught. CPUE = catch per unit effort (mean number of fish caught \pm standard deviation, captured during 1 fishing night using two gangs of 8 gillnets having a total of 800 m² of fishing net area). Richesse = total species richness at the sampling location. Up to 23 samplings were performed at each given location. There were no samplings in August, September and October 1996. In total 126 samplings were performed.

et à 2 groupes qui n'ont pas pu être différenciés : *Brycinus imberi+nurse* et *Chrysichthys* spp. Les diagrammes de Venn permettent d'apprécier la répartition des espèces capturées par fleuve selon le gradient longitudinal (Fig. 2).

Analyses multivariées

Les analyses ACP effectuées sur la faune piscicole des fleuves Agnébi et Bia en fonction de la composition spécifique (présence/absence, Fig. 3) et de l'abondance des espèces capturées (Fig. 4 et 5) indiquent une séparation nette entre ces deux biotopes. En termes de présence/absence, ces deux fleuves se distinguent par les espèces-clés qui les caractérisent. Dans la Bia, il apparaît 3 groupes distincts, l'aval étant nettement distinct des 2 autres zones. À l'opposé, dans l'Agnébi, les échantillons sont plus groupés (Fig. 3). Les séparations observées dans la Bia semblent donc être liées à la répartition des espèces en fonction du renforcement du gradient amont-aval induit par la

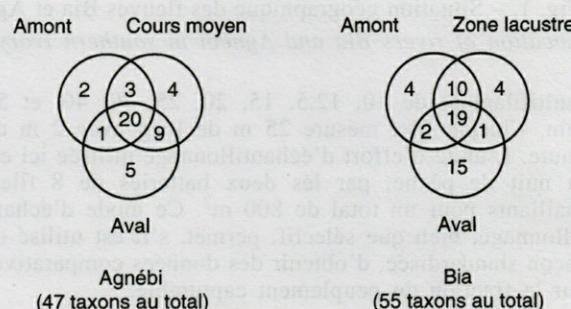


Fig. 2. – Diagrammes de Venn indiquant le nombre d'espèces propres à chaque portion des fleuves Bia et Agnébi.

Venn diagrams indicating species numbers from different sectors of rivers Bia and Agnébi.

Fleuve/Zone	Station	Nombre	Abondance	CPUE	Richesse
Agnébi/amont	Gbessé	16	1312	82±61	26
	Milieu Pont	22	5201	236±232	36
	Aval Armebé	23	3003	131±126	35
Bia/amont	Bianouan	23	3823	166±148	35
	Milieu Bakro	23	22494	978±1154	34
	Aval Aboisso	19	3025	159±58	37

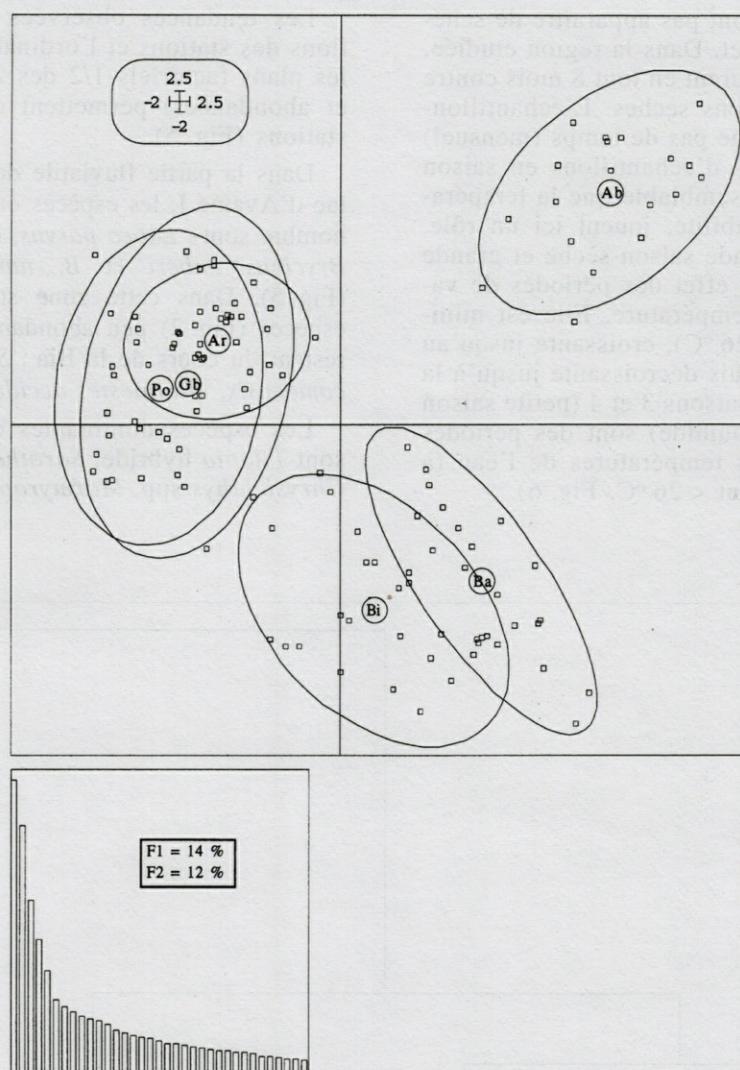


Fig. 3. – Ordination des 126 échantillons dans le plan 1/2 de la Cov-ACP sur les présences/absences des 64 taxons de Poissons. Le barycentre des échantillons d'une même station est indiqué par 2 lettres codant le nom de la station. De l'amont vers l'aval, sur l'Agnébi : Gb = Gbessé, Po = Pont, Ar = Armébé; sur la Bia : Bi = Bianouan, Ba = Bakro (lac), Ab = Aboisso. En bas : histogramme des premières valeurs propres et pourcentage d'inertie porté par les 2 premiers axes.

Plot of the 126 samples in the reduced space of axis 1 and 2 from the Covariance-PCA on the presence/absence matrix of 64 fish species. The two-letters code indicates the centroid calculated from all samples from a given location. From up-stream to down-stream, on the Agnébi river: Gb = Gbessé, Po = Pont, Ar = Armébé; on the Bia: Bi = Bianouan, Ba = Bakro (lake), Ab = Aboisso. At the bottom is the histogram of eigenvalues and the percent of inertia from axis 1 and 2.

présence du barrage d'Ayamé. En faisant intervenir l'abondance des espèces, la classification hiérarchique (Fig. 4) permet de préciser les groupements d'échantillons observés. Les échantillons de la partie centrale de la Bia (station du lac d'Ayamé) se détachent tout particulièrement. Le peuplement du lac est donc aujourd'hui bien distinct de celui des sections lotiques des deux bassins. Quatre autres groupements se distinguent sur la Fig. 4 : (1) l'Agnébi milieu et aval (en particulier les échantillons de la petite saison sèche et de la petite saison humide); (2) la Bia

amont (en toutes saisons); (3) l'Agnébi en grande saison sèche et humide, le milieu et l'aval étant distincts de l'amont; (4) l'aval de la Bia en toutes saisons. Les regroupements des échantillons de l'Agnébi indiqués dans la Fig. 4 ne sont jamais aussi nets que ceux de la Bia. Ceci indique, soit une variabilité temporelle des peuplements, soit des déplacements de populations le long du gradient amont-aval. Ici encore, l'assèchement partiel de l'Agnébi en saison sèche ou sa réduction à un cours très étroit peut expliquer les disparités observées. Cependant, les regroupements par saisons

de capture (Fig. 4) ne font pas apparaître de schéma de répartition très net. Dans la région étudiée, les 2 saisons humides durent en tout 8 mois contre 4 mois pour les 2 saisons sèches. L'échantillonnage ayant suivi le même pas de temps (mensuel) il y a évidemment plus d'échantillons en saison humide. Il est plus vraisemblable que la température de l'eau, et sa stabilité, jouent ici un rôle. Les saisons 1 et 2 (grande saison sèche et grande saison humide) sont en effet des périodes de variation importante de température. Elle est minimale en début de 1 (< 26 °C), croissante jusqu'au début de 2 (\approx 28 °C), puis décroissante jusqu'à la fin de 2 (\approx 26 °C). Les saisons 3 et 4 (petite saison sèche et petite saison humide) sont des périodes de relative stabilité des températures de l'eau (à des valeurs généralement < 26 °C, Fig. 6).

Les tendances observées à partir des ordinations des stations et l'ordination des espèces dans les plans factoriels 1/2 des 2 analyses (présences et abondances) permettent d'associer espèces et stations (Fig. 5).

Dans la partie fluviatile de la Bia, en amont du lac d'Ayamé I, les espèces ou taxons dominants en nombre sont : *Labeo parvus*, *Micralestes elongatus*, *Brycinus imberi* et *B. nurse*, *Barbus trispilos* (Fig. 5). Dans cette zone sont aussi présentes 4 espèces (Fig. 2) peu abondantes, mais absentes du restant du cours de la Bia : *Synodontis bastianii*, *S. comoensis*, *Micralestes occidentalis*, *Barbus wurtzi*.

Les espèces dominantes dans la zone lacustre sont *Tilapia hybride*, *Sarotherodon melanotheron*, *Chrysichthys* spp, *Mormyrops anguilloides*, *Hemi-*

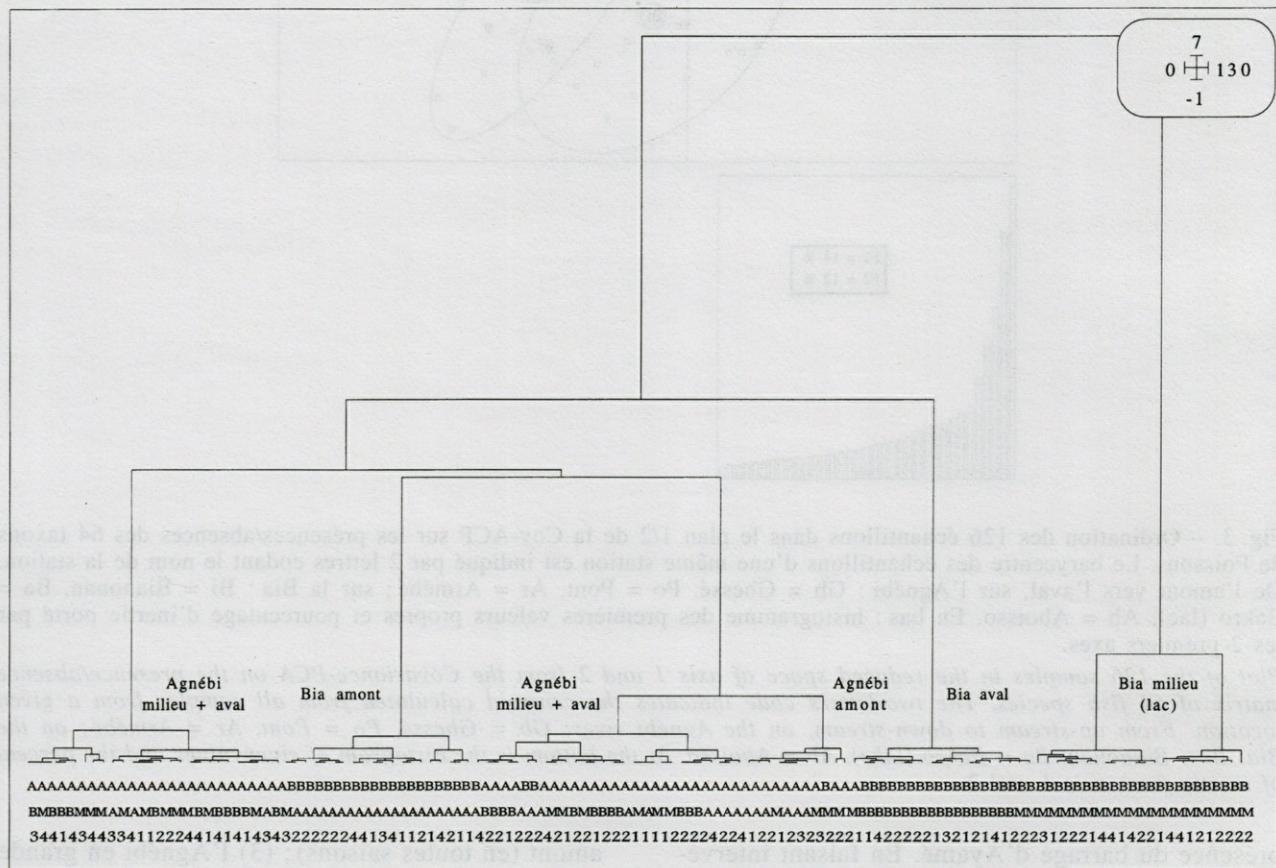


Fig. 4. – Classification hiérarchique à partir des distances euclidiennes entre échantillons dans le plan factoriel 1/2 de la Cov-ACP sur le logarithme des abondances des taxons de Poissons. Groupements par la méthode de Ward. Les 3 lignes de codes sont : supérieure (bassin) : A = Agnébi, B = Bia; intermédiaire (zonation) : A = amont, M = milieu, B = bas (aval) – inférieure (saison) : 1 = grande saison sèche de décembre à février, 2 = grande saison humide de mars à juillet, 3 = petite saison sèche en août, 4 = petite saison humide de septembre à novembre.

Dendrogram grouping samples according to their Euclidean distance in the reduced space of axis 1 and 2 from the covariance-PCA on the logarithm of fish abundance. Grouping uses Ward's algorithm. The 3 bottom lines indicate: upper line: river basin code ($A = \text{Agnébi}$, $B = \text{Bia}$); middle line: sector code ($A = \text{up-stream}$, $M = \text{middle river}$, $B = \text{down-stream}$); bottom line: season code: 1 = long dry season from December to February, 2 = long rainy season from March to July, 3 = short dry season in August, 4 = short rainy season from September to November.

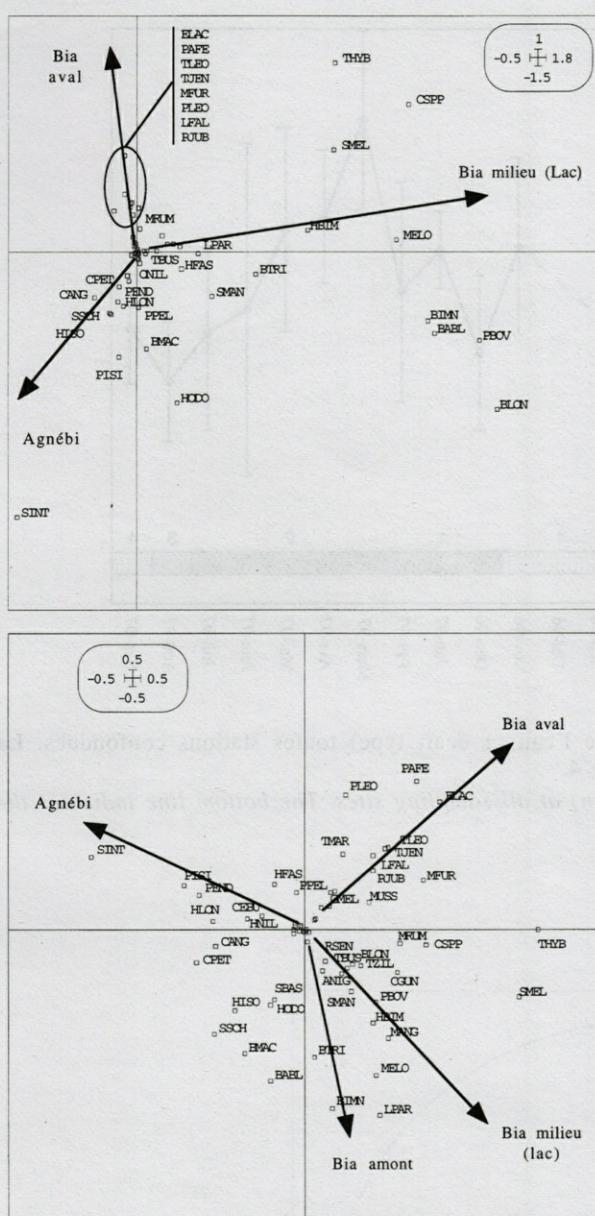


Fig. 5. – Haut : ordination des 64 taxons dans le plan 1/2 de la Cov-ACP sur les logarithmes des abondances. Bas : ordination des 64 taxons dans le plan 1/2 de la Cov-ACP sur les présences/absences des 64 taxons. Chaque taxon est indiqué par un code en 4 lettres (voir annexe). Afin de préserver la lisibilité, les noms de tous les taxons ne sont pas indiqués dans la partie centrale. Les flèches indiquent la tendance des stations déduites des fig 2 et 3.

Up: plot of the 64 fish taxa in the reduced space of axis 1 and 2 from the covariance-PCA on the logarithm of fish species abundance. Bottom: plot of the 64 fish taxa in the reduced space of axis 1 and 2 from the covariance-PCA on the presence/absence matrix of fish species. Each species is coded in 4 letters (see annex). To ensure readability not all species are listed at the center of the graph. Arrows indicate the direction towards the sampling zones as determined from fig 3 and 4.

chromis bimaculatus, Petrocephalus bovei, Schilbe mandibularis, et dans une moindre mesure, Aethiomastacembelus nigromarginatus, Raiamas senegalensis, Brycinus longipinnis, Tilapia busumana et T. guineensis. Ici également 4 espèces (Fig. 2) sont propres à cette zone : Heterotis niloticus, Thysochromis ansorgii, Micralestes acutidens, Clarias buettikoferi.

En aval des 2 barrages d'Ayamé I et II, les espèces dominantes sont *Marcusenius furcidens*, *Elops lacerta*, *Papyrocranus afer*, *Tylochromis leonensis*, *T. jentinki*, *Pellonula leonensis*, *Liza falcipinnis*, *Pomadasys jubelini*. À l'exception de *M. furcidens*, ces espèces ne se retrouvent pas dans les parties lacustre et amont de la Bia. Il en va de même pour : *Parilia pellucida*, *Tilapia mariae*, *Trachinotus teraia*, *Pomadasys peroteti*, *Marcusenius senegalensis*, *Eleotris senegalensis*, *Polydactylus quadrifilis*, *Gerres melanopterus*. En tout 15 espèces sont caractéristiques de cette zone (Fig. 2).

Comme indiqué plus haut, le fleuve Agnébi ne présente pas une gradation spécifique nette. Les espèces dominantes y sont : *Schilbe intermedius*, *Pollimyrus isidori*, *Polypterus endlicheri*, *Heterobranchus longifilis*, *Heterotis niloticus*, *Citharinus eburneensis* et *Hemichromis fasciatus*. Néanmoins quelques espèces sont exclusives de certaines zones (Fig. 2) : *Micralestes elongatus* et *Marcusenius furcidens* pour l'amont; *Liza falcipinnis*, *Ctenopoma kingsleyae*, *Synodontis punctifer* et *Oreochromis niloticus* pour le cours moyen; *Brienomyrus brachystomus*, *Marcusenius senegalensis*, *Eleotris senegalensis*, *Polydactylus quadrifilis* et *Eleotris daganensis* pour l'aval.

La Cor-ACP réalisée sur les variables du milieu mesurées dans les fleuves Agnébi et Bia permet de déterminer celles qui agissent en synergie ou en opposition et de rechercher les corrélations de chacune avec les axes factoriels (Fig. 7).

La température agit en opposition avec les autres variables. Les groupements azotés (NH_3 , NO_3^- , NO_2^-) montrent une corrélation triviale, le dernier composé ayant une influence moindre sur l'ordination des stations. Le calcium et le pH ont aussi un faible effet. La conductivité (CND) et le taux de matière dissoute (TDS) présentent également une corrélation triviale mais ont un effet important sur l'ordination, ainsi que la dureté totale (DT). La concentration en phosphate (PO_4^{3-}) et le taux d'oxygène dissous sont corrélés entre eux. La corrélation la plus importante se fait avec la conductivité et le taux de substances dissoutes, et à un degré moindre avec la dureté totale. Ce sont donc ces variables qui ont la plus forte influence sur l'ordination des stations dans le plan factoriel.

La qualité des eaux des fleuves Agnébi et Bia est proche. La séparation entre stations se fait sur

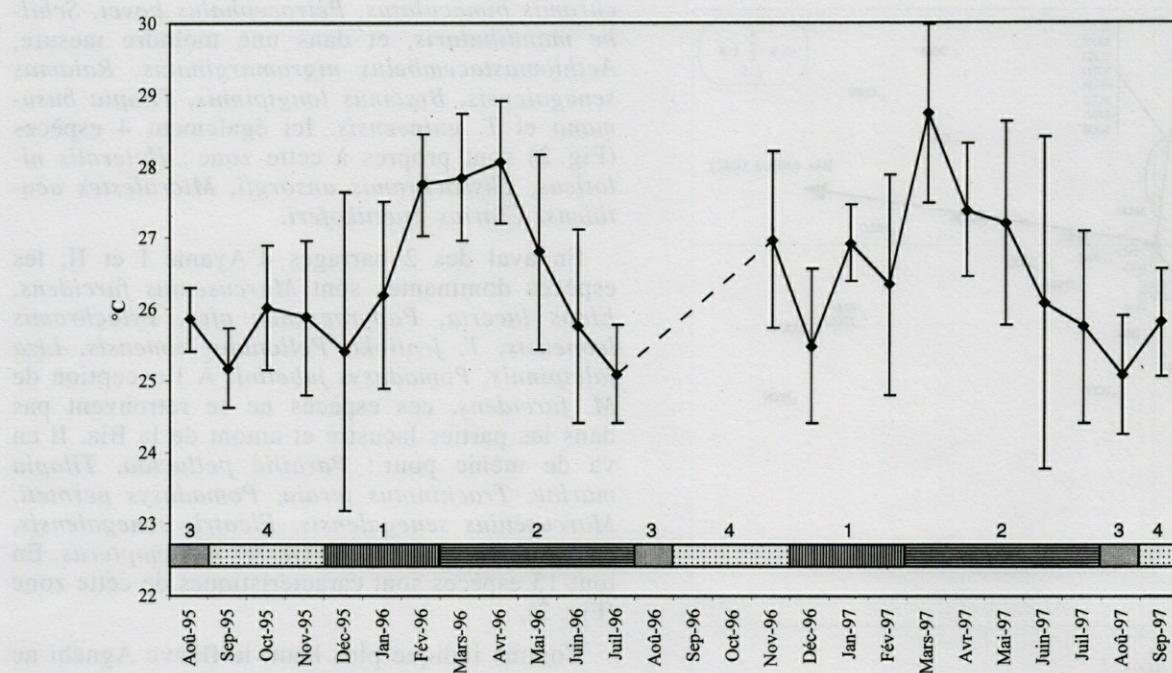


Fig. 6. – Evolution temporelle des températures moyennes de l'eau (\pm écart type) toutes stations confondues. La ligne du bas indique les codes de saison; 1, 2, 3, 4: voir fig 4.

Temporal variation in water temperature (\pm standard deviation) at all sampling sites. The bottom line indicates the season codes; 1, 2, 3, 4: see fig 4.

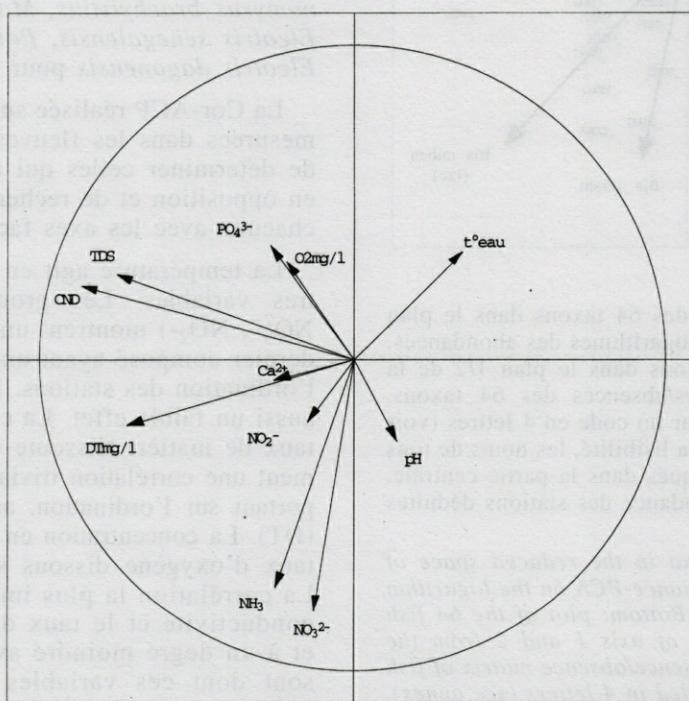


Fig. 7. – Vecteurs des variables physico-chimiques dans le plan 1/2 de la Cor-ACP. Le cercle est le cercle unité.

Correlation circle of the water related variables in the reduced space of axis 1 and 2 from the correlation-PCA.

Annexe

Espèce	Descripteur	Code	Agnébi			Bia	
			am	moy	av	am	lac
<i>Aethiomastacembelus nigromarginatus</i>	Boulenger (1898)	ANIG	*	*	*	*	*
<i>Barbus ablubes</i>	Bleeker (1863)	BABL	*	*	*	*	*
<i>Barbus trispilos</i>	Bleeker (1863)	BTRI	*	*	*	*	*
<i>Barbus wurtzi</i>	Pellegrin (1908)	BWUR			*		
<i>Brienomyrus brachystius</i>	Gill (1862)	BBRA			*		
<i>Brycinus imberi + B. nurse</i>	Peters (1852) + (Rüppell 1832)	BIMN	*	*	*	*	*
<i>Brycinus longipinnis</i>	Gunther 1864	BLON	*	*	*	*	*
<i>Brycinus macrolepidotus</i>	Valenciennes (1849)	BMAC	*	*	*	*	*
<i>Chromidotilapia guntheri</i>	Sauvage (882)	CGUN	*	*	*	*	*
<i>Chrysichthys spp.</i>		CSPP	*	*	*	*	*
<i>Citharinus eburneensis</i>	Daget 1961	CEBU					
<i>Clarias anguillaris</i>	(Linnaeus, 1758)	CANG	*	*	*	*	*
<i>Clarias buettikoferi</i>	Steindachner 1894	CBUE					
<i>Clarias eadiensis</i>	Pellegrin 1920	CEBR	*	*	*	*	*
<i>Ctenopoma kingsleyae</i>	Gunther (1896)	CKIN					
<i>Ctenopoma petherici</i>	Gunther (1864)	CPET	*	*	*	*	*
<i>Eleotris daganensis</i>	Steindachner (1870)	EDAG					
<i>Eleotris senegalensis</i>	Steindachner (1870)	ESEN					*
<i>Elops lacerta</i>	Valenciennes (1846)	ELAC					*
<i>Gerres melanopterus</i>	Bleeker (1863)	GMEL					*
<i>Hemicromis bimaculatus</i>	Gill (1862)	HBIM					*
<i>Hemicromis fasciatus</i>	Peters (1858)	HFAS	*	*	*	*	*
<i>Hepsetus odoe</i>	Bloch (1794)	HODO	*	*	*	*	*
<i>Heterobranchus isopterus</i>	Bleeker (1863)	HISO	*	*	*	*	*
<i>Heterobranchus longifilis</i>	Valenciennes (1840)	HLON	*	*	*	*	*
<i>Heterotis niloticus</i>	Cuvier (1829)	HNIL	*	*	*		
<i>Labeo parvus</i>	Boulenger (1902)	LPAR					*
<i>Liza falcipinnis</i>	Valenciennes (1836)	LFAL					*
<i>Marcusenius furcidens</i>	Pellegrin 1920	MFUR	*			*	*
<i>Marcusenius senegalensis</i>	Steindachner 1870	MSEN					*
<i>Marcusenius ussheri</i>	Gunther 1867	MUSS	*	*	*	*	*
<i>Micralestes acutidens</i>	Peters 1852	MACU					*
<i>Micralestes elongatus</i>	Daget 1957	MELO	*				*
<i>Micralestes occidentalis</i>	Gunther 1899	MOCC					
<i>Mormyrops anguilloides</i>	Linnaeus 1758	MANG					*
<i>Mormyrus rume</i>	Valenciennes 1847	MRUM	*	*	*	*	*
<i>Oreochromis niloticus</i>	Linnaeus 1758	ONIL					*
<i>Papyrocranus afer</i>	Gunther 1868	PAFE					*
<i>Paracheva obscura</i>	Gunther 1861	POBS					
<i>Parailia pellucida</i>	Boulenger 1901	PPEL					*
<i>Pellonula leonensis</i>	Boulenger 1916	PLEO					*
<i>Petrocephalus bovei</i>	Valenciennes 1846	PBOV	*	*	*	*	*
<i>Pollimyrus isidori</i>	Valenciennes 1846	PISI	*	*	*		
<i>Polydactylus quadrifilis</i>	Cuvier 1829	QUA					*
<i>Polypterus endlicheri</i>	Heckel 1849	PEND	*	*	*		
<i>Pomadasys jubelini</i>	Cuvier 1830	PJUB					*
<i>Pomadasys peroteti</i>	Cuvier 1830	PPER					*
<i>Raiamas senegalensis</i>	Steindachner 1870	RSEN					*
<i>Sarotherodon melanotheron</i>	Duméril 1858	SMEL	*	*	*	*	*
<i>Schilbe intermedius</i>	Ruppell 1832	SINT	*	*	*		
<i>Schilbe mandibularis</i>	Gunther 1867	SMAN	*	*	*	*	*
<i>Synodontis bastiani</i>	Daget 1948	SBAS	*				
<i>Synodontis comoensis</i>	Daget & Levêque 1981	SCOM					
<i>Synodontis punctifer</i>	Daget 1965	SPUN					
<i>Synodontis schall</i>	Bloch & Schneider 1801	SSCH	*	*	*	*	*
<i>Thysochromis ansorgii</i>	Boulenger 1901	TANS					*
<i>Tilapia busumana</i>	Gunther 1903	TBUS					*
<i>Tilapia guineensis</i>	Gunther 1862	TGUI	*	*	*	*	*
<i>Tilapia hybride</i>		THYB	*	*	*	*	*
<i>Tilapia mariae</i>	Boulenger 1899	TMAR	*	*			
<i>Tilapia zillii</i>	Gervais 1848	TZIL				*	*
<i>Trachinotus teraia</i>	Cuvier 1832	TTER					*
<i>Tylochromis jentinki</i>	Steindachner 1894	TJEN					*
<i>Tylochromis leonensis</i>	Stiassny 1989	TLEO					*

Nom, code des espèces et présence-absence dans les différentes stations prospectées. am : amont. moy : cours moyen. av : aval.
lac : section lacustre.

Name, species code and presence (*) or absence () at each sampling location. am : up-stream. moy : middle river. av : down-stream.
lac : lake sector.

l'axe 1 et donc sur leur conductivité, teneur en matières dissoutes et dureté totale de l'eau. La qualité de l'eau dans les fleuves Agnébi et Bia ne présente pas de rythmicité saisonnière marquée. Tout au plus est-il possible de mettre en évidence une tendance à la discrimination des stations en fonction de la saison le long de l'axe 2 du plan factoriel. Cette évolution temporelle étant donc liée à la température et aux taux de composés azotés de l'eau, plus élevés pendant la petite saison sèche (août) et la petite saison humide (de septembre à novembre).

Les 2 ordinations obtenues par le logarithme des abondances des Poissons et par les variables du milieu présentent une co-structure forte. Le test de permutation est hautement significatif ($p \approx 0$). L'analyse de co-inertie (Fig. 8) permet de rechercher pour chaque taxon ses préférences physico-chimiques.

La majeure partie des espèces apparaît cependant tolérante et ne présente pas d'affinité pour des conditions particulières. Cinq groupes d'espèces se distinguent cependant (Fig. 8) :

Groupe 1 : Ce groupe ne contient qu'une seule espèce : *Schilbe (Eutropius) intermedius*. Sa répartition est conditionnée principalement par les fortes conductivités et le taux de solides dissous, et dans une moindre mesure par la teneur en nitrates. Elle présente également une affinité pour les eaux froides, peu oxygénées et à faible pH.

Groupe 2 : *Clarias anguillaris*, *Synodontis schall* et *Heterobranchus isopterus*. Ces espèces ont des affinités voisines de celles de la précédente, mais sont plus tolérantes à l'endroit des teneurs en nitrates, oxygène et au pH. Dureté totale élevée et phosphates leur seraient favorables.

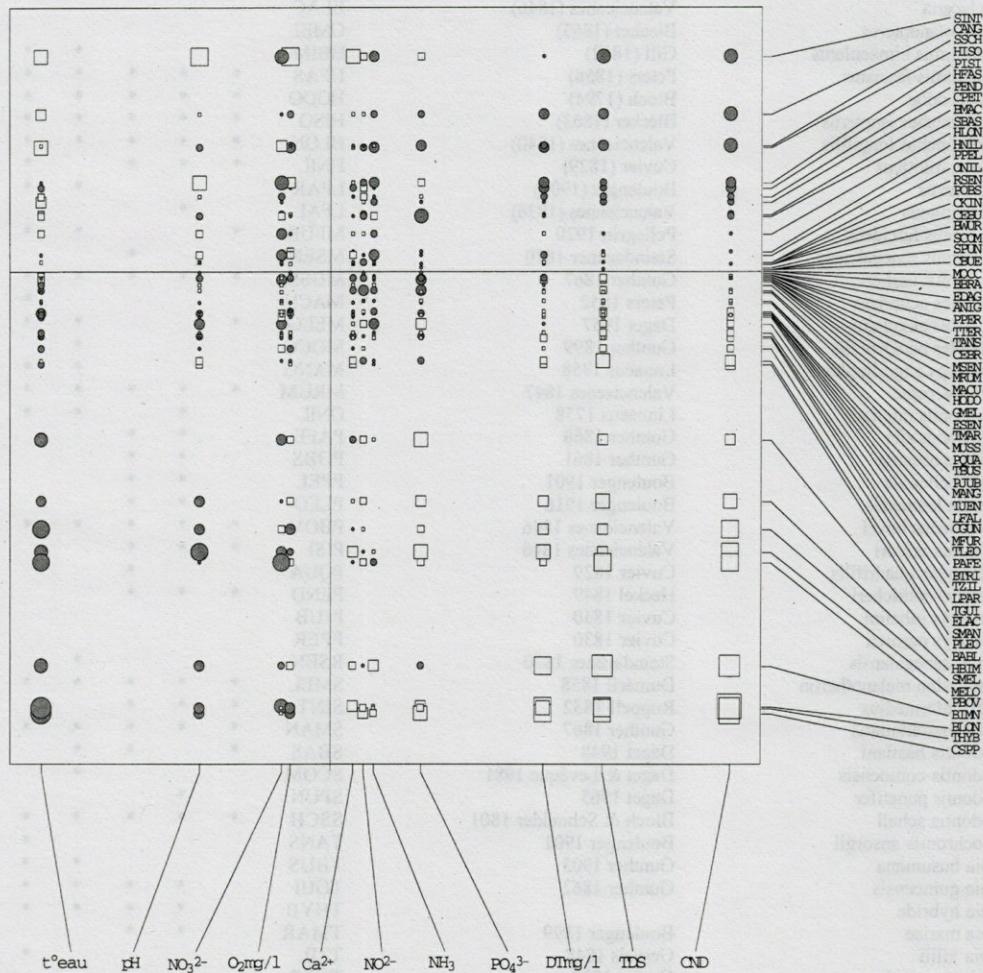


Fig. 8. – Analyse de co-inertie. Tableau croisé espèces/variables du milieu. Les figures symbolisent la covariance entre les variables du milieu et les espèces de poissons. Cercles : covariance positive, carrés : covariance négative. Les figures sont d'autant plus grandes que la covariance est forte (cf. code des espèces en annexe).

Co-inertia analysis. Cross-table between species abundance and related water variables. Symbols indicate the covariance between variables and species : circles indicate a positive covariance, squares indicate a negative covariance. Size of the symbol indicates the magnitude of the covariance (larger symbols indicate higher covariance) Species codes are given in annex.

Groupe 3 : ce groupe comprend la grande majorité des espèces (51) qui apparaissent indifférentes aux paramètres mesurés. Leur répartition spatiale est liée à d'autres facteurs.

Groupe 4 : une seule espèce, *Barbus ablubes* qui apparaît liée aux températures élevées et aux teneurs en oxygène basses.

Groupe 5 : *Hemichromis bimaculatus*, *Sarotherodon melanotheron*, *Micralestes elongatus*, *Petrocephalus bovei*, *Brycinus imberi* et *nurse*, *Brycinus longipinnis*, *Tilapia hybride* et *Chrysichthys spp*. Ce groupe est marqué par une affinité croissante avec les fortes températures et décroissante avec la conductivité, les solides dissous et la dureté totale. A des degrés divers, tous les paramètres mesurés sont corrélés avec ces espèces.

DISCUSSION

Les stations échantillonnées présentent une richesse spécifique voisine (entre 34 et 37 taxons), à l'exception de celle de l'amont de l'Agnébi (Gbessé, Tabl. I). Cette station est celle dans laquelle le plus petit nombre de pêches a été réalisé (16) (Tabl. I). Il pourrait donc s'agir d'un effet de «passive sampling» (Connor & McCoy 1980), le nombre réduit d'échantillons ne permettant pas d'atteindre la richesse spécifique totale de cette station. Cependant cette station s'assèche plusieurs mois en basses eaux. Dans les fleuves africains, la zonation longitudinale des peuplements ichtyques ne représente pas une force structurante importante. Elle n'est en général observée que dans les bassins présentant une succession rhytron-potamon voisine de celle des fleuves des zones tempérées ou bien là où il existe des discontinuités géomorphologiques importantes (grands rapides, chutes) (Van Someren 1952 au Kenya ; Marlier 1954 au Congo ; Harrisson 1965 en Afrique du Sud, Hynes & Williams 1962 en Ouganda et Malaisse 1976 au Zaïre). La majeure partie des deux cours se déroule dans des zones de très faible pente et la vitesse du courant et la végétation riveraine changent peu le long du gradient amont/aval. Ces facteurs ne devraient donc pas expliquer les structures observées. La station de Bakro, située dans la retenue d'Ayamé I, a fait l'objet de 23 pêches. Ce nombre comme sa richesse spécifique est comparable à celle des autres stations alors que le nombre de Poissons capturés est près de 7 fois supérieur (Tabl. I). Ceci est lié essentiellement à la présence de quelques taxons en très grand nombre. Il s'agit de *Brycinus longipinnis* tout particulièrement mais aussi le groupe composé de *Brycinus imberi* et *B. nurse*, *Barbus ablubes*, *Petrocephalus bovei*, *Micralestes elonga-*

tus, *Chrysichthys spp* et les tilapias divers dans une moindre mesure. Cet effet semble correspondre à ce qui a été souvent observé dans les barrages africains et asiatiques où les espèces pélagiques «explosent» (Welcomme 1979). Il sera particulièrement intéressant de comparer ces résultats avec ceux des pêcheries commerciales. Certaines de ces espèces ne sont pas particulièrement recherchées par les pêcheurs à cause de leur petite taille. Il serait cependant possible de valoriser cette ressource en orientant les pêcheurs vers leur exploitation. En effet, certains auteurs suggèrent d'autoriser et de promouvoir l'usage de filets maillants pélagiques de petite maille dans les eaux africaines afin de favoriser la capture des petites espèces des eaux libres plutôt que celles des espèces littorales, généralement soumises à un niveau d'exploitation excessif (Merron & Bruton 1989).

Le nombre élevé d'espèces caractéristiques de l'aval de la Bia ne se retrouve pas dans l'Agnébi, où seules 5 espèces sont exclusives de la zone aval. Dans ce dernier fleuve en revanche les cours moyens et inférieurs partagent un nombre élevé d'espèces (9) contre 2 dans la Bia (Fig. 2). Il faut y voir bien entendu les effets de la présence des barrages d'Ayamé I et II qui ont entraîné une modification dans la répartition des peuplements piscicoles. L'absence de passes à Poissons empêche toute migration vers l'amont des espèces à affinités lagunaires ou estuariennes. La migration des Poissons ne s'effectue que dans un seul sens, d'amont vers l'aval.

Contrairement à ce qui a été observé dans les petites retenues du nord de la Côte d'Ivoire (Tito de Moraes *et al.* soumis), où la distribution de près de 50 % des espèces est liée aux caractéristiques des eaux, seule une faible partie des espèces étudiées ici le sont (13/64). Parmi elles, les 8 espèces du groupe 5 qui se retrouvent en tant qu'espèces caractéristiques de la zone lacustre de la Bia. Les espèces ayant des affinités pour des conditions particulières se retrouvent de préférence dans les zones plus stables comme la retenue d'Ayamé.

La faiblesse d'effets saisonniers sur la répartition des espèces n'est pas étonnante. Les variations climatiques de la région sont d'amplitude réduite et il a été souvent montré que dans ce type de régions, les effets de la compétition trophique et de la structure de l'habitat sont plus importants que les effets saisonniers (voir les synthèses de Ross 1986 et Lévéque 1995). Cependant, en relation en particulier avec les recherches liées aux changements globaux, les effets des petites variations de température deviennent une préoccupation majeure. Nos résultats semblent indiquer qu'une amplitude faible de variation de la température moyenne de l'eau (3,6 °C entre 25,1 et 28,7 °C) peut avoir une influence sur l'abondance

et la répartition temporelle des espèces de Poissons. Cet effet étant corrélé (négativement) aux teneurs en composés azotés, les effets respectifs de l'une et des autres doivent être discernés. L'importance des composés azotés dans l'eau est en effet directement liée à leur utilisation dans les cultures riveraines et possède à ce titre une composante temporelle forte. Des études intégrées par bassin prenant en compte les activités agricoles polluantes doivent impérativement être conduites.

Nous observons donc dans ces deux bassins la situation suivante : une zonation longitudinale des peuplements peu marquée mais présentant cependant des assemblages d'espèces caractéristiques. La variabilité temporelle est faible et la corrélation avec les caractéristiques physico-chimiques de l'eau limitée à un faible nombre d'espèces et de variables. Il faut donc également se tourner vers d'autres facteurs pour expliquer le maintien des assemblages spécifiques observés. La majeure partie du cours des fleuves étudiés ici se situe dans des zones de faible pente et il est peu probable que l'hydraulique soit un facteur structurant important. D'autre part, à l'exception de la station amont de l'Agnébi, nous observons des richesses spécifiques voisines (autour de 35 espèces). Il y a donc ici un remplacement des espèces le long du gradient amont-aval plutôt qu'une augmentation de la richesse spécifique par addition successive d'espèces comme observé par Welcomme (1985). La complexité de l'habitat, tenue pour diminuer vers l'aval (Gorman & Karr 1978) pourrait être un élément d'explication, mais ces données n'ont pas été recueillies au cours de l'étude. En revanche les facteurs trophiques pourront être analysés à l'avenir. Les contenus stomacaux prélevés sont en cours d'analyse et il sera possible de comparer l'évolution des réseaux trophiques. Une des bases du « river continuum concept » (Vannote *et al.* 1980) est en effet que les fleuves passent d'un système à base hétérotrophe à l'amont à un système à dominante autotrophe à l'aval. Les activités agricoles pouvant éventuellement altérer ce schéma par des déversements d'engrais à certaines périodes de l'année. Les changements dans les peuplements de Poissons refléteraient ces modifications (Schlosser 1982), sans voir nécessairement augmenter le nombre d'espèces présentes en un lieu donné. En milieu tropical non perturbé c'est essentiellement l'importance de la végétation ripicole et les apports allochtones formés par les Insectes tombant des arbres qui déterminent le degré d'hétérotrophie des réseaux trophiques. Là où la totalité du cours est bordée par une importante végétation arborée qui surplombe le fleuve comme c'est le cas dans les fleuves amazoniens, la zonation des peuplements piscicoles est très peu marquée (Tito de Morais & Lauzanne 1994). Elle est plus marquée en Afrique dans les bassins où les hauts cours

sont dans des zones de forêt dense qui va en diminuant vers l'aval, soit naturellement, soit par suite de la déforestation (Toham & Teugels 1998).

REMERCIEMENTS. — Nous tenons à remercier le Dr Teugels ainsi que toute l'équipe scientifique du projet VLIR-KUL/Biodiversité-CI pour la collecte des données sur le terrain et MD Alphonse, technicien supérieur à la station piscicole du CNRA pour sa contribution à la saisie informatique des données.

RÉFÉRENCES

- Anonyme 1992. Direction et Contrôle des Grands Travaux. Inventaire des barrages hydro-agricoles et à autres vocations existant en Côte d'Ivoire. Rapport Abidjan, RCI, multigr. 57 p + annexes.
- Bornette G, Amoros A, Chessel D 1994. Rejuvenation in former braided channels of the Rhône river : successional patterns and allogenic processes. *J Vegetation Sci* 5: 237-246.
- Cadet P, Thioulouse J, Albrecht A 1994. Relationships between ferrisol properties and the structure of plant parasitic nematode communities on sugarcane in Martinique (French West Indies). *Acta Oecologica* 15: 767-780.
- Chessel D & Mercier P 1993. Couplage de triplets statistiques et liaisons espèces-environnement. In Biométrie et environnement. Lebreton JD & Asselain B Eds. Masson Paris : 15-44.
- Connor EF & McCoy ED 1980. The statistics and biology of the species area relationship. *Am nat* 113: 791-833.
- Daget J, Gosse JP, DFE Thys van den Audenaerde 1984. CLOFFA 1 – Check-list of the freshwater fishes of Africa. Vol 1. MRAC-ORSTOM: 410 p.
- Daget J, Gosse JP, DFE Thys van den Audenaerde 1986. CLOFFA 2 – Check-list of the freshwater fishes of Africa. Vol 2. ISBN-MRAC-ORSTOM: 520 p.
- Devillers J, D Chessel 1995. Comparison of in vivo and in vitro toxicity tests from co-inertia analysis. In Computer-aided molecular design. Applications in agrochemicals, materials and pharmaceuticals. Reynolds CH, Holloway MK & Cox HK Eds. ACS Symposium series 589. Amer Chem Soc Washington: 250-266.
- Dolédec S, Chessel D 1994. Co-inertia analysis : an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biol* 31: 277-294.
- Douillet T 1979. La pêche artisanale dans la retenue artificielle d'Ayamé (Côte d'Ivoire). *Revue Bois et Forêts des Tropiques* 185 : 57-70.
- Goldsmith E, Hildyard N eds 1984. The social and environmental effects of large dams. A report to the European ecological Action Group (ECOROPA). Vol : Overview. Wadebridge Ecological Center, Quintrell & co, Wadebridge, Cornwall: 346 p + app.
- Goldsmith E, Hildyard N eds 1986. The social and environmental effects of large dams. A report to the European ecological Action Group (ECOROPA). Vol : Case studies. Wadebridge Ecological Center, Quintrell & co, Wadebridge, Cornwall: 331 p.

- Good P 1994. Permutation tests: a practical guide to resampling for testing hypothesis. Springer Series in Statistics, Springer Verlag: 228 p.
- Gorman OT, Karr JR 1978. Habitat structure and stream fish communities. *Ecology* 59 : 507-515.
- Gourène G, Teugels GG, DFE Thys van den Aude naerde 1995. Manuel pratique d'identification des poissons du lac d'Ayamé (Rivière Bia, Côte d'Ivoire). *Arch Scient* 19: 41 p.
- Harrison AD 1965. River zonation in southern Africa. *Arch Hydrobiol* 61: 380-386.
- Hynes HBN, Williams TR 1962. The effect of DDT on the fauna of a Central African stream. *Ann trop Med Parasitol* 56: 78-91.
- Iltis A 1960 à 1962. 1^e, 2^e, 3^e, 4^e et 5^e enquêtes piscicoles sur la retenue du barrage de la Bia. Rapports de diffusion restreinte. Centre Technique Forestier Tropical, multigr : 108 p.
- Kouassi N 1979. Diagnostic économique et écologique du lac de barrage d'Ayamé. I : Données sur l'effort de pêche et la production piscicole en 1978. Fac Sc Abidjan, Côte d'Ivoire, multigr : 31 p.
- Lévéque C 1995. Role and consequences of fish diversity in the functioning of African freshwater ecosystems: a review. *Aquat Living Resour* 8: 59-78.
- Lévéque C, Paugy D & Teugels GG 1992a. Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres d'Afrique de l'Ouest. Tome 1. Coll. Faune Tropicale 28. Orstom, MRAC : 384 p.
- Lévéque C, Paugy D & Teugels GG 1992b. Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres d'Afrique de l'Ouest. Tome 2. Coll. Faune Tropicale 28. Orstom, MRAC : 902 p.
- Malaisse F 1976. Ecologie de la rivière Luanza. Symoens JJ Ed., Bruxelles, Cercle Hydrobiologique de Bruxelles, 151 p.
- Marlier G 1954. Recherches hydrobiologiques dans les rivières du Congo Oriental. II : Etude écologique. *Hydrobiologia* 6 : 225-264.
- Mathews WJ 1998. Patterns in freshwater fish ecology. Chapman & Hall, New York: 756 p.
- Merron GS, Bruton MN 1989. Recent fisheries research in the Okavango Delta. *S Afr J Sci* 85: 416-417.
- Naiman RJ, Melillo JM, Lock MA, Ford TE, Reice SR 1987. Longitudinal patterns of ecosystem processes and community structure in a subarctic river continuum. *Ecology* 68 (5): 1139-1156.
- Reizer C 1967. Aménagement piscicole du lac artificiel d'Ayamé. Rap Centre Techn Forestier Tropical, multigr : 108 p.
- Ross ST 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia*: 352-388.
- Schlosser IJ 1982. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecological Monographs* 52 (4): 395-414.
- Statzner B, Highler B 1986. Stream dynamics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater Biol* 16: 127-139.
- Thioulouse J, Dolédec S, Chessel D, Olivier JM 1995. ADE software: multivariate analysis and graphical display of environmental data. In Guariso G & Rizzoli A eds, Software per l'ambiente. Patron Editore, Milano: 57-62.
- Thioulouse J, Lobry JR 1995. Co-inertia analysis of amino-acid physico-chemical properties and protein composition with the ADE package. *Computer Appl Biosci* 11: 321-329.
- Tito de Moraes L, Da Costa KS, Traoré K. Man-made reservoirs in a sub-sahelian area: fish fauna and environmental variability. Soumis à *Ecography*.
- Tito de Moraes L, Lauzanne L 1994. Zonation longitudinale des peuplements ichtyques avant mise en eau de la retenue de Petit-Saut (Guyane française). *Rev Hydrobiol trop* 27 (4): 467-483.
- Toham AK, Teugels GG 1998. Diversity patterns of fish assemblages in the lower Ntem River Basin (Cameroon), with notes on potential effects of deforestation. *Arch Hydrobiol* 141 (4): 421-446.
- Tucker LR, 1958. An inter-battery method of factor analysis. *Psychometrika* 23 (2): 111-136.
- Van Someren VD 1952. The biology of trout in Kenya colony. Gov. Printer, Nairobi, 114 p.
- Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedel JR, Cushing CE 1980. The river continuum concept. *Can J Fish aquat Sci* 37 (1): 130-137.
- Welcomme RL 1979. Fisheries ecology of floodplain rivers. Longman, London: 317 p.
- Welcomme RL 1985. River fisheries. FAO Fish techn Pap 262: 330 p.

Reçu le 30 août 1999; received August 30, 1999
Accepté le 9 février 2000; accepted February 9, 2000

SPECIES-SPECIFIC VARIABILITY IN THYMIDINE UPTAKE RATES IN SUBANTARCTIC MARINE BACTERIAL ISOLATES

D. DELILLE

Observatoire océanologique de Banyuls, Université P. et M. Curie,
UMR-CNRS 7621, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France

BACTERIAL PRODUCTION
THYMIDINE UPTAKE
STARVATION
ANTARCTICA

PRODUCTION BACTÉRIENNE
INCORPORATION DE THYMIDINE
JEÛNE
ANTARCTIQUE

ABSTRACT. — Current techniques for measuring bacterial activities treat a bacterial community as a single entity. A necessary prerequisite for using the thymidine procedure to measure bacterial production is to demonstrate that all members of the indigenous microflora can assimilate labelled thymidine in similar way. Thymidine incorporation into macromolecules of 45 seawater bacteria randomly isolated from coastal and offshore subantarctic areas were measured during austral summer 1992 in the Kerguelen archipelago. Two orders of magnitude differences in assimilation rates of various bacterial strains can occur (from less than 1 to 100 pmol h⁻¹ cell⁻¹). Furthermore, physiological conditions of the cell may interfere in thymidine incorporation rate. The normal state for most of bacteria in the ocean is the starvation mode. During complementary studies 5 randomly picked strains were exposed to 40 days of starvation. The ability of the starved cells to assimilate thymidine decreased with increasing starvation time. However, despite large global biomass decreases, thymidine assimilation rates never dropped down to 0. A single factor for conversion may not be applicable to all members of the indigenous bacterial community.

RÉSUMÉ. — Les méthodes couramment utilisées pour mesurer la production bactérienne considèrent la communauté bactérienne comme un seul et unique élément. Une condition nécessaire à l'utilisation de l'incorporation de la thymidine pour la mesure de la production bactérienne est l'évaluation de l'homogénéité des taux d'assimilation de la thymidine marquée par les différents éléments des communautés bactériennes. Des mesures du taux d'incorporation de la thymidine au sein de macromolécules par 45 souches bactériennes isolées au hasard dans les zones côtières et hauturières de la zone subantarctique ont été réalisées durant l'été austral 1992 à proximité de l'archipel de Kerguelen. Les différences relevées dans les taux d'incorporation peuvent atteindre deux ordres de grandeurs selon les souches concernées (depuis moins de 1 jusqu'à plus de 100 pmol h⁻¹ cellule⁻¹). De plus l'état physiologique des souches intervient dans les taux d'assimilation observés. En milieu océanique les cellules bactériennes sont fréquemment confrontées à des ressources nutritives minimales. Lors d'études complémentaires, 5 souches choisies au hasard ont été soumises à un jeûne de 40 jours. Les capacités d'assimilation des cellules diminuent en même que la durée d'exposition aux conditions de jeûne. Toutefois, malgré de très fortes baisses en termes de biomasse, les taux d'assimilation de la thymidine ne tombent jamais jusqu'à des valeurs nulles. Un facteur de conversion unique semble difficilement applicable à l'ensemble des membres de l'assemblage bactérien présents dans le milieu naturel.

INTRODUCTION

Despite the immense diversity of metabolic capabilities of prokaryotes, current techniques for measuring bacterial activities treat a bacterial community as a single entity. Measurements of *in situ* growth rates and activity of bacteria on the basis of incorporation of radiolabelled nucleosides

have been applied to environmental samples for several years. Because the ability to incorporate thymidine is widespread among aerobic bacteria, the incorporation of tritiated thymidine is a widely used method. Several papers have challenged the validity of ³H thymidine assay assumptions. In particular, the extrapolation factor, for the conversion of moles ³H thymidine incorporated to bacterial cells produced, which is assumed to be

constant, is now known to vary under both laboratory and field conditions (Kirchman *et al.* 1982, Bell *et al.* 1983, Scavia & Laird 1987, Smits & Riemann 1988, Karl *et al.* 1991). It has been shown that bacteria can dissociate catabolic and anabolic processes. This means that ATP may be synthesized in excess of the biosynthetic demands (Williams 1970, Hopkinson *et al.* 1989). Consequently, there is no obligatory coupling between respiration and growth; i.e., the bacterial growth efficiency is highly variable (Middelboe & Søndergaard 1993). A necessary prerequisite for using the thymidine procedure to measure bacterial production is to demonstrate that all members of the indigenous microflora can assimilate labelled thymidine (Wellsbury *et al.* 1993). There is evidence that not all actively growing cells take up thymidine (Moriarty 1986, Davis 1989, Pedros-Alio & Newell 1989). Previous studies have demonstrated that within the genus *Pseudomonas*, some species incorporate thymidine into DNA whereas others do not (Ramsay 1974, Pollard & Moriarty 1984, Carlson *et al.* 1985, Saito *et al.* 1985, Davis 1989, Jeffrey & Paul 1990). It is therefore important to examine a diverse range of isolates if definitive results are to be obtained. Furthermore, physiological conditions of the cell may interfere in thymidine incorporation rate. Bacteria in most natural environments live under feast and famine conditions (Koch 1971). To be able to survive under these diverse conditions, bacteria have developed a flexible physiology (Jouper-Jaan *et al.* 1992). Bacteria in all physiological states can be found in any environment (Morita 1993). Long-term time-course studies of changes in bacterial morphology and physiology after a transition from high-nutrient conditions to a lack of nutrients have been conducted with oligotrophic marine bacteria (Amy & Morita 1983, Amy *et al.* 1983, Dawes 1985, Kurath & Morita 1983, Morita 1985, Moyer & Morita 1989a, Novitsky & Morita 1977, 1978). Starvation-survival has been defined as the physiological state resulting from an insufficient amount of nutrients, especially energy, for the growth and multiplication of microorganisms (Morita 1982). The normal state for most of the bacteria in the ocean is the starvation mode (Morita 1993). During starvation some species appear to survive by formation of ultramicrocells. Starved marine *Vibrio* can be as small as $0.03 \mu\text{m}^3$, while growing cells are several μm^3 in volume (Moyer & Morita 1989b). Such starvation-survival strategy has been shown to occur *in situ* in Antarctic coastal areas (Delille 1990). Small bacteria are enriched in protein and DNA and have low water contents (Simon & Azam 1989). Thus, with a decreasing size there is an increase in protein concentration. Uptake rates of thymidine will vary as a function of the DNA and protein content of the cells being studied, which in turn is related to their size. In natural assemblages Letarte and

Pinel-Alloul (1991) demonstrated that thymidine incorporation rates differ for small and larger bacterioplankton cells.

In order to evaluate the application of thymidine uptake method for quantification of growth rates in subantarctic bacterioplankton communities, the present study have been undertaken to compare thymidine assimilation rates of 45 distinct subantarctic bacterioplanktonic cells and to describe the differences in thymidine incorporation and morphology of 5 randomly picked strains exposed to 40 days of starvation.

MATERIAL AND METHODS

This study was conducted from January to April 1992 in the Kerguelen archipelago. Subsurface seawater samples of coastal (Station Z) and offshore (Kerfix) stations were collected with sterile glass bottles at 10 cm depth (Fig. 1). Aerobic heterotrophic bacterial strains were isolated using the spread plate technique on the 2216 E medium (Marine Agar Difco, Oppenheimer and ZoBell 1952). Inoculated plates were incubated for 15 days at *in situ* temperature (7°C). The following properties of the isolates were investigated, using standard tests: cell morphology, motility, Gram stain reaction and fermentation of glucose. The strains were classified in accordance with a simple scheme (Fukami *et al.* 1981, Oliver 1982, Davis 1989). All the tested isolates were Gram negative. They were identified as follows: motile, non fermentative: *Pseudomonas*; yellow-pigmented, spreading colonies: *Cytophaga*; yellow-pigmented, nonspread colonies: *Flavobacterium*; fermentative, motile: *Vibrio*; fermentative, motile: *Serratia* and others. 55 randomly picked strains have been tested (22 isolated from Z station [*Pseudomonas*: 16, *Flavobacterium*: 2, *Vibrio*: 4] and 23 from Kerfix station [*Pseudomonas*: 19, *Flavobacterium*: 4]). Strains were grown at 7°C in Marine Broth DIFCO. Cells were harvested in exponential phase ($2.0 \times 10^8 \text{ cells ml}^{-1}$) by centrifugation ($8000 \times g$, 10 mn), washed twice, counted and resuspended in appropriate volume of sterile seawater to obtain about 1 l of suspension at a final concentration of approximatively $5.0 \times 10^5 \text{ cells ml}^{-1}$.

Starved cells (strains 1, 3 and 4: *Pseudomonas*; strain 2: *Flavobacterium*; strain 5: *Vibrio*) were prepared in the same way but resuspended in organic free artificial seawater solution. Starvation microcosms were kept 40 days at 7°C .

Total bacteria were determined by acridine orange direct count (AODC) with an Olympus epifluorescence microscope according to the method of Hobbie *et al.* (1977). Cell volumes were estimated using an ocular micrometer. Viable counts of aerobic heterotrophic bacteria were made using the spread plate technique on the 2216 E medium. The rate of uptake of tritiated thymidine was measured according to the procedure of Fuhrman & Azam (1982). Samples were incubated for 1 and 2 h with $10 \text{ nM}^3\text{H}$ thymidine (final concentration). In order to discriminate the fate of assimilated thymidine 3 different final treatments were used *in situ* incubation and addition of ice-cold 10% trichloroacetic

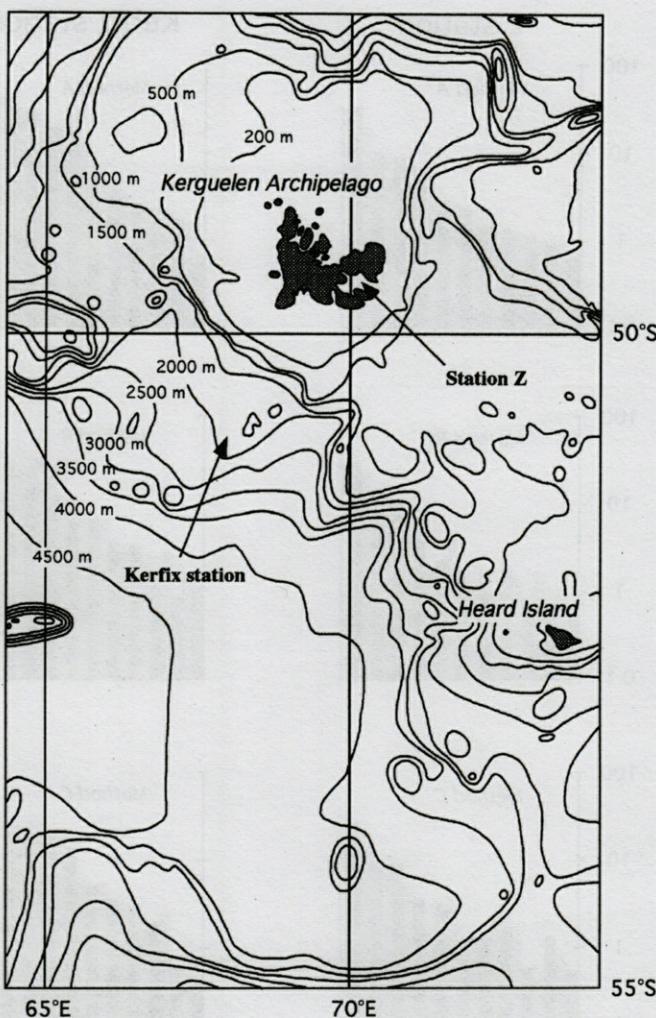


Fig. 1. – Map of the Kerguelen sector of the Indian Ocean showing the location of the two sampling stations.

acid (TCA). (A) 3-ml subsamples were extracted in 0.25 N NaOH (final concentration) and chilled on ice. These samples were stored on ice up to 48 hours, then neutralized with ice-cold TCA (final concentration, 20%) and filtered onto 22 mm diameter, 0.2 μm membrane filters. Finally the samples were extracted on the filter holders by rinsing 3 times with 80% ethanol (Wicks & Robarts 1987). (B) 3-ml subsamples were filtered onto 22 mm diameter, 0.2 μm membrane filters and then were extracted by rinsing the filters over a vacuum 3 times with ice-cold 5% TCA and 3 times with 80% ethanol rinsing as suggested by Wicks & Robarts (1988). (C) similar treatment as for (B) with a final rinsing by 1-ml of hot 10% TCA.

RESULTS

Comparison of assimilation rates of distinct cells

All the isolates assimilated thymidine. However, two orders of magnitude differences could be observed. Assimilation rates of tritiated thymi-

dine ranged from less than 1 to 100 pmol h^{-1} cell $^{-1}$ (Fig. 2). Stronger rates were observed in the offshore Kerfix station compared to the coastal station Z. There were no clear different patterns between the 3 extraction procedures.

Starvation experiments

Total direct counts remained either relatively constant (strains 3, 4 and 5) or deceased slowly (strains 1 and 2) throughout the 40 hours starvation period (Fig. 3). In contrast, the nutrient limitation led to a general decrease of CFU. However, the five strains exhibited different patterns. Decreasing amplitude was much more pronounced in strain 1 and 2 experiments than in the 3 others (the decrease was only very light in strain 3 batch). The 2 weeks lag-time occurring in strain 4 and 5 experiments was absent from the 3 others. Mean cell volume (Fig. 3) generally decreased during the starvation period with rod-shaped cells turning into small cocci. The decrease was sub-

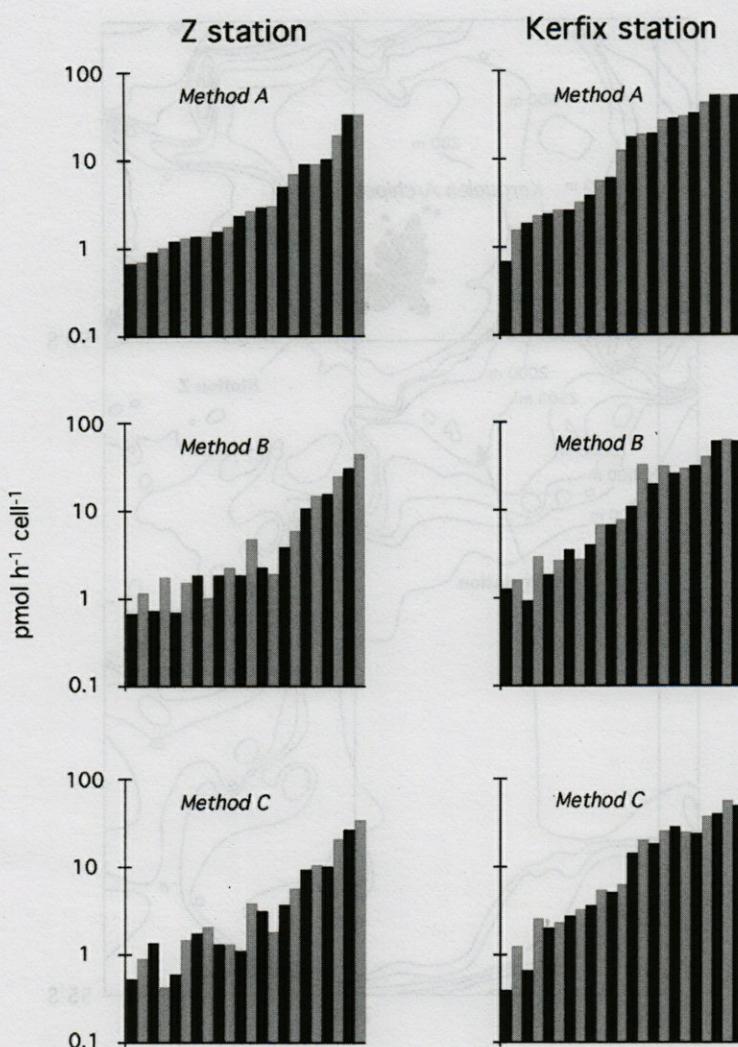


Fig. 2. – Hourly incorporation rates of ^{3}H thymidine by randomly chosen bacterioplanktonic isolates from "station Z (22 strains)" and "Kerfix station (23 strains)". The tested isolates were arbitrary ordered following increasing rates observed with extraction method A.

tantial in strain 4 mesocosm but insignificant in strain 1 batch. It was larger for initially bigger cells (4 and 5). Interestingly final mean cell volumes of the 5 tested isolates were of the same order of magnitude (a little less than $0.1 \mu\text{m}^3$). The ability of starved cells to assimilate thymidine (Fig 4) decreased with increasing starvation time but never drop down to 0. Although trends were generally similar for the five strains some differences were discernible. There were no lag time in strain 1 batch. In contrast there were preliminary increasing periods in the 4 other experiments. This first period was very short in strain 3 and 5 mesocosms but much longer in strain 2 and 4 batches.

DISCUSSION

The large annual variability in bacterioplankton growth yield reported by Middelboe & Søndergaard (1993) contradicts the widespread acceptance of a constant efficiency in bacterial substrate utilisation. Bacterioplankton growth yield appeared to be very dynamic, varying between 10 and 60 % within a few days. For the microbial assemblages present in the western Bransfield Strait during the 1986-1987 austral summer Karl *et al.* (1991) reported that ^{3}H thymidine appeared to have been extensively incorporated into macromolecules other than DNA; the total radioactivity incorporated into DNA as a percentage of total

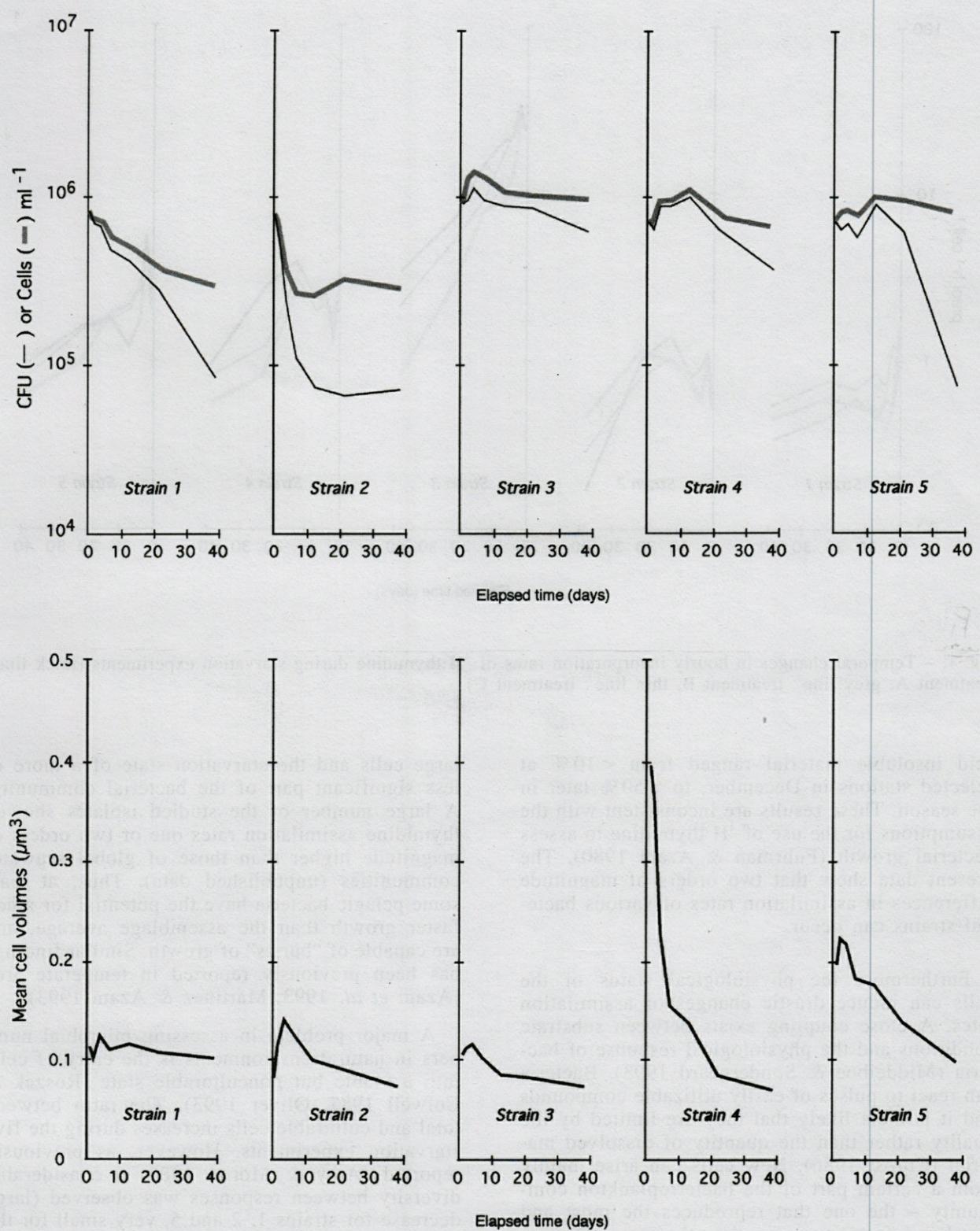


Fig. 3. — Temporal changes in total and culturable bacterial abundances (top) and in mean cell volume (bottom) during starvation experiments.

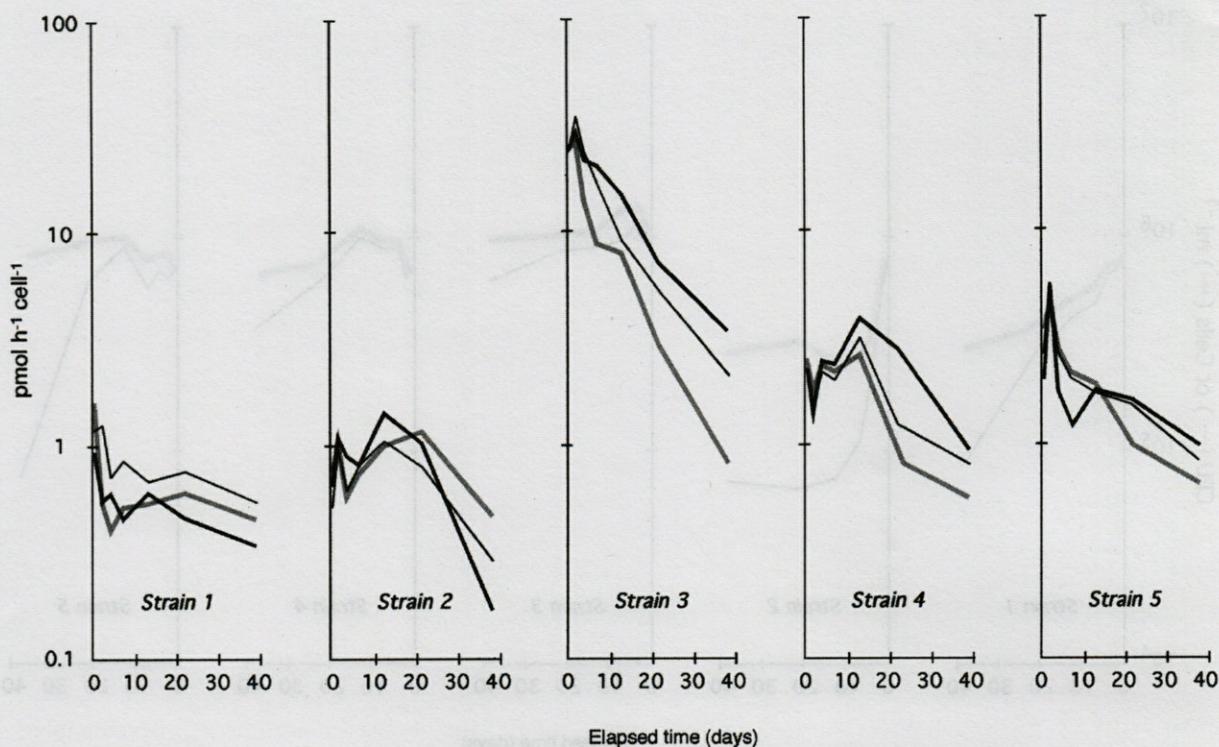


Fig. 4. – Temporal changes in hourly incorporation rates of ^{3}H thymidine during starvation experiments (thick line : treatment A, grey line : treatment B, thin line : treatment C).

acid insoluble material ranged from < 10 % at selected stations in December, to > 50 % later in the season. These results are inconsistent with the assumptions for the use of ^{3}H thymidine to assess bacterial growth (Fuhrman & Azam 1980). The present data show that two orders of magnitude differences in assimilation rates of various bacterial strains can occur.

Furthermore the physiological status of the cells can induce drastic changes of assimilation rates. A close coupling exists between substrate conditions and the physiological response of bacteria (Middelboe & Søndergaard 1993). Bacteria can react to pulses of easily utilizable compounds and it is most likely that they are limited by the quality rather than the quantity of dissolved material (Chrost 1986). New cells can arise mainly from a certain part of the bacterioplankton community – the one that reproduces the most and that has a faster turnover than the mean. Despite a relatively high abundance of small bacterioplankton cells, a few large bacteria, better adapted to specific conditions at a time, could dominate production by reproducing at a higher rate and by producing much more biomass per cell (Letarte & Pinel-Alloul 1991). The way that subcommunity numbers combine to form whole community values may depend on the percentage of small and

large cells and the starvation state of a more or less significant part of the bacterial community. A large number of the studied isolates showed thymidine assimilation rates one or two orders of magnitude higher than those of global seawater communities (unpublished data). Thus, at least some pelagic bacteria have the potential for much faster growth than the assemblage average, and are capable of "bursts" of growth. Similar findings has been previously reported in temperate area (Azam *et al.* 1993, Martinez & Azam 1993).

A major problem in assessing microbial numbers in natural environments is the entry of cells into a viable but nonculturable state (Roszak & Colwell 1987, Oliver 1993). The ratio between total and culturable cells increases during the five starvation experiments. However, as previously reported (Amy & Morita 1983) a considerable diversity between responses was observed (large decrease for strains 1, 2 and 5, very small for the two others; two weeks lag time for strains 4 and 5, no lag time for the others).

There are some evidences that new materials are synthetised during starvation (Davis 1992, Flärdh *et al.* 1992, Morita 1993). Thus, it is not surprising that, despite large global biomass decreases, thymidine assimilation never drops down to 0 in the five starvation experiments. That means

that conversion factors will be close to 0 for starved cells.

The results presented here clearly show that a single conversion factor may not be applicable to all bacteria. Great care has to be taken when establishing such a conversion factor that could lead to erroneous estimation of global bacterial production.

ACKNOWLEDGEMENTS. — This research was supported by the "Institut Français pour la Recherche et la Technologie Polaires".

REFERENCES

- Amy PS, Morita RY 1983. Starvation-survival patterns of sixteen freshly isolated open-ocean bacteria. *Appl Environ Microbiol* 45: 1109-1115.
- Amy PS, Pauling C, Morita RY 1983. Recovery from nutrient starvation by a marine *Vibrio* sp. *Appl Environ Microbiol* 45: 1685-1690.
- Azam F, Smith DC, Steward GF, Hagström A 1993. Bacteria-Organic matter coupling and its significance for oceanic carbon cycling. *Microb Ecol* 28: 167-179.
- Bell RT, Ahlgren GM, Ahlgren I 1983. Estimating bacterioplankton production by measuring ^3H Thymidine incorporation in an eutrophic Swedish lake. *Appl Environ Microbiol* 45: 1709-1721.
- Carlson CA, Stewart GJ, Ingraham JL 1985. Thymidine salvage in *Pseudomonas stutzeri* and *Pseudomonas aeruginosa* provided by heterologous expression of *Escherichia coli* thymidine kinase gene. *J Bacteriol* 163: 291-295.
- Chrost RJ 1986. Algal-bacterial metabolic coupling in the carbon and phosphorus cycle in lakes. *Proc IV ISME*: 360-366.
- Davis CL 1989. Uptake and incorporation of thymidine by bacterial isolates from an upwelling environment. *Appl Environ Microbiol* 55: 1267-1272.
- Davis CL 1992. Production of laminarase and alginase by marine bacteria after starvation. *FEMS Microbiol Ecol* 86: 349-356.
- Dawes EA 1985. Starvation, survival and energy reserves. In Fletcher M & Floodgate G eds, *Bacteria in their natural environments*, Academic Press Inc, New York : 43-79.
- Delille D 1990. Seasonal changes of subAntarctic heterotrophic bacterio-plankton. *Arch Hydrobiol* 119: 267-277.
- Delille D, Bouvy M, Cahet G 1988. Short term variations of bacterio-plankton in Antarctic zone : Terre Adélie area. *Microb Ecol* 15: 293-309.
- Delille D, Bouvy M 1989. Bacterial responses to natural organic inputs in a marine subAntarctic area. *Hydrobiologia* 182: 225-238.
- Delille D, Perret E 1989. Influence of temperature on the growth potential of southern polar bacteria. *Microb Ecol* 18: 117-123.
- Flärdh K, Cohen PS, Kjelleberg S 1992. Ribosomes exist in large excess over the apparent demand for protein synthesis during starvation in marine *Vibrio* sp. strain CCUG 15956. *J Bacteriol* 174: 6780-6788.
- Fuhrman JA, Azam F 1980. Bacterioplankton secondary production estimates for coastal waters of British Columbia, Antarctica and California. *Appl Environ Microbiol* 39: 1085-1095.
- Fuhrman JA, Azam F 1982. Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton in marine surface waters : evaluation and field results. *Mar Biol* 66: 109-120.
- Fukami K, Simodu U, Taga N 1981. Fluctuation of the communities of heterotrophic bacteria during the decomposition process of phytoplankton. *J Exp Mar Biol Ecol* 55: 171-184.
- Hobbie JE, Daley RJ, Jasper S 1977. Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl Environ Microbiol* 33: 1225-1228.
- Hopkinson CS, Sherr B, Wiebe WJ 1989. Size fractionated metabolism of coastal microbial plankton. *Mar Ecol Prog Ser* 51: 155-166.
- Jeffrey WH, Paul JH 1990. Thymidine uptake, thymidine incorporation and thymidine kinase activity in marine bacterium isolates. *Appl Environ Microbiol* 56: 1367-1372.
- Jouper-Jaan A, Goodman AE, Kjelleberg S 1992. Bacteria starved for prolonged periods develop increased protection against lethal temperatures. *FEMS Microb Ecol* 101: 229-236.
- Karl DM, Holm-Hansen O, Taylor GT, Tien G, Bird DF 1991. Microbial biomass and productivity in the western Bransfield Strait, Antarctica during the 1986-87 summer. *Deep Sea Res* 89: 1029-1055.
- Kirchman DL, Ducklow H, Mitchell R 1982. Estimates of bacterial growth from changes in uptake rates and biomass. *Appl Environ Microbiol* 44: 1296-1307.
- Koch AL 1971. The adaptative responses of *Escherichia coli* to feast and famine existence. *Adv Microb Physiol* 6: 147-217.
- Kurath G, Morita RY 1983. Starvation-survival physiological studies of a marine *Pseudomonas* sp. *Appl Environ Microbiol* 45: 1206-1211.
- Letarte Y, Pinel-Alloul B 1991. Relationships between bacterioplankton production and limnological variables : necessity of bacterial size considerations. *Limnol Oceanogr* 36: 1208-1216.
- Martinez J, Azam F 1993. Periplasmic aminopeptidase and alkaline phosphatase activities in a marine bacterium : implications for substrate processing in the sea. *Mar Ecol Prog Ser* 92: 89-97.
- Middelboe M, Søndergaard M 1993. Bacterioplankton growth yield : seasonal variations and coupling to substrate lability and β -glucosidase activity. *Appl Environ Microbiol* 59: 3916-3921.
- Moriarty DJW 1986. Measurement of bacterial growth rates in aquatic systems from rates of nucleic acid synthesis. *Adv Microb Ecol* 9: 245-292.
- Morita RY 1982. Starvation-survival of heterotrophs in the marine environment. *Adv Microb Ecol* 6: 117-198.
- Morita RY 1985. Starvation and miniaturisation of heterotrophs, with special emphasis on maintenance of the starved viable state. In Fletcher M & Floodgate G eds, *Bacteria in their natural environments*, Academic Press Inc, New York: 111-130.

- Morita RY 1993. Bioavailability of energy and the starvation state. In Kjelleberg S ed., Starvation in bacteria, Plenum press, New York: 1-23.
- Moyer CL, Morita RY 1989a. Effect of growth rate and starvation-survival on the viability and stability of a psychrophilic marine bacterium. *Appl Environ Microbiol* 55: 1122-1127.
- Moyer CL, Morita RY 1989b. Effect of growth rate and starvation-survival on cellular DNA, RNA, and protein of a psychrophilic marine bacterium. *Appl Environ Microbiol* 55: 2710-2716.
- Novitsky JA, Morita RY 1977. Survival of a psychrophilic marine vibrio under long-term nutrient starvation. *Appl Environ Microbiol* 33: 635-641.
- Novitsky JA, Morita RY 1978. Possible strategy for the survival of marine bacteria under starvation conditions. *Mar Biol* 48: 289-295.
- Oliver JD 1982. Taxonomic scheme for the identification of marine bacteria. *Deep-Sea Res* 29: 795-798.
- Oliver JD 1993. Formation of viable but nonculturable cells. In Kjelleberg S ed., Starvation of bacteria, Plenum Press, New York: 239-272.
- Oppenheimer CH, ZoBell CE 1952. The growth and viability of sixty three species of marine bacteria as influenced by hydrostatic pressure. *J Mar Res* 11: 10-18.
- Pedros-Alio C, Newell SY 1989. Microautoradiographic study of thymidine uptake in brackish waters around Sapelo Island, Georgia, USA. *Mar Ecol Prog Ser* 55: 83-94.
- Pollard PC, Moriarty DJW 1984. Validity of the tritiated thymidine method for estimating bacterial growth rates: measurement of isotope dilution during DNA synthesis. *Appl Environ Microbiol* 48: 1076-1083.
- Ramsay AJ 1974. The use of autoradiography to determine the proportion of bacteria metabolizing in an aquatic habitat. *J Gen Microbiol* 80: 363-373.
- Roszak DB, Colwell RR 1987. Survival strategies in the natural environment. *Microbiol Rev* 51: 365-379.
- Saito H, Tomioka H, Ohkido S 1985. Further studies on thymidine kinase: distribution pattern of the enzyme in bacteria. *J Gen Microbiol* 131: 3091-3098.
- Scavia D, Laird GA 1987. Bacterioplankton in lake Michigan: Dynamics, controls, and significance to carbon flux. *Limnol Oceanogr* 32: 1017-1033.
- Simon M, Azam F 1989. Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. *Mar Ecol Prog Ser* 51: 201-213.
- Smits JD, Riemann B 1986. Calculation of cell production from ^3H thymidine incorporation with freshwater bacteria. *Appl Environ Microbiol* 54: 2213-2219.
- Wellsbury P, Herbert RA, Parkes RJ 1993. Incorporation of methyl ^3H thymidine by obligate and facultative anaerobic bacteria when grown under defined culture conditions. *FEMS Microb Ecol* 12: 87-95.
- Wicks RJ, Robarts RD 1987. The extraction and purification of DNA labelled with [^3H -methyl] thymidine in aquatic bacterial production studies. *J Plank Res* 9: 1159-1166.
- Wicks RJ, Robarts RD 1988. Ethanol extraction requirement for purification of protein labeled with ^3H leucine in aquatic bacterial production studies. *Appl Environ Microbiol* 54: 3191-3193.
- Williams PJL 1970. Heterotrophic utilization of dissolved organic compounds in the sea. I. Size distribution of population and relationship between respiration and incorporation of growth substrates. *J Mar Biol Assoc UK* 50: 859-870.

Reçu le 24 février 2000, received February 24, 2000
Accepté le 29 mars 2000, accepted March 29, 2000

EXPERIMENTAL STUDIES ON THE RESPIRATORY METABOLISM OF *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* (MOLLUSCA BIVALVIA) FROM THE MEDITERRANEAN SEA (GULF OF LION)

V. BARBARIOL*, S. RAZOULS**

* Laboratory of Marine Biology, via A. Piccard, 54, 34100 Trieste, Italy

** Université P. et M. Curie-Paris 6, O.O.B., CNRS-UMR 7621,
Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France

MYTILUS GALLOPROVINCIALIS
SIZE
RESPIRATION RATES

MYTILUS GALLOPROVINCIALIS
TAILLE
TAUX RESPIRATOIRE

ABSTRACT. – The bivalve *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1818) inhabiting the intertidal zone on the Mediterranean coasts may be subjected to rapid fluctuations in water oxygen concentration or temperature in the highest level of their repartition area or in brackish pools. The respiratory function plays an important role in the physiological adaptation of such species. In this paper we considered the relationships between the respiratory metabolism, some environmental factors (O_2 concentration, temperature) and internal ones (body-size). The length of the shell, fresh and dry weight of the soft tissues are measured to establish allometric relationships. *M. galloprovincialis* showed a rather constant respiration rate independently of a decreasing O_2 concentration. Conversely, the respiration rate increased with the temperature and the Q_{10} values > 2 reflected a good acclimatization between 6 and 19 °C. The O_2 consumption increased exponentially with the size of the mussels ($b = 0.63$) while the metabolism rate was not clearly related to the weight.

RÉSUMÉ. – *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1818) vivant dans la zone intertidal du littoral méditerranéen, est soumise à de rapides fluctuations de concentration d'oxygène de l'eau et de température dans les niveaux supérieurs de son aire de répartition ou les mares saumâtres. La respiration joue un rôle important dans l'adaptation physiologique de cette espèce. Nous considérons ici les relations entre le métabolisme respiratoire et quelques facteurs environnementaux (concentration en O_2 , température) ou internes (taille). La longueur de la coquille, les poids frais et sec du tissu mou sont mesurés afin d'établir des relations d'allométrie. *M. galloprovincialis* montre un taux respiratoire relativement constant, indépendamment de la diminution de la teneur en O_2 . Au contraire le taux respiratoire croît avec la température et les valeurs de $Q_{10} > 2$ reflètent une bonne acclimatation entre 6 et 19 °C. Une relation exponentielle relie la consommation d' O_2 et la taille des moules ($b = 0.63$) alors que les taux métaboliques ne sont pas clairement liés au poids.

INTRODUCTION

Mussels living in the intertidal zone are subject to rapid fluctuations in temperature due to the tidal movement (Newell & Pye 1970, Paine 1974, Widdows & Shick 1985) as well as to seasonal changes that have a strong influence on the oxygen consumption of the *Mytilus spp.* (Newell & Bayne 1973). As other bivalves, they are able to tolerate extended periods of hypoxia and anoxia, which may be induced by either shell valve closure or by the depletion of oxygen in the surrounding water (Wang & Widdows 1993). Many

studies have examined the metabolic response of *Mytilus spp.* to fluctuations in oxygen tension (pO_2) (Bayne a, b 1971, Bayne 1973, Taylor & Brand 1975, Bayne *et al.* 1976, Famme 1980, Famme *et al.* 1981, Wang & Widdows 1991).

Therefore, the oxygen-independence in larger specimens of *Mytilus* is at least partly related to the water convection of the entire undifferentiated respiring surface (Vahl 1973, Famme 1980, Famme & Kofoed 1980).

Knowledge of the limits of the respiratory function is important to understand the physiological adaptation of a species, since many features of aerobic metabolism can be studied indirectly by

measuring of the rate of oxygen consumption by intact animals.

This paper is devoted to an experimental study of the metabolic rates of the Mediterranean mussel to be used in further studies on the coastal ecosystem.

Experiments were carried out on the possible changes of the respiratory metabolism due to a decrease in the oxygen concentration, to a change in the body size and to a temperature change.

MATERIAL AND METHODS

The experiments were performed in March-April 1995. The mussels of the species «*Mytilus galloprovincialis*» were collected in the Bay of Banyuls-sur-Mer (Gulf of Lion).

The mussels were cleaned of any epibiotic organisms and kept in aquarium tanks ($30 \times 20 \times 15$ cm). The room was cooled and the water temperature maintained at 15 ± 1 °C, to allow acclimatization of the animals prior to the experiments.

Before the experiments, the relationship between the length of the shell and the dry weight was determined on a group of 30 randomly taken mussels. The length of each animal was directly measured with a slide calibre (precision ± 0.05 mm). Thereafter the whole living tissue was taken out of the shell and weighed after removing as much as possible of the seawater. The fresh mussels were then dried at 60 °C for 24 hours.

Oxygen uptake values were expressed as respiration rate (O_2 ml / h / weight units).

All O_2 consumption measurements were taken by the incubation method using filtered (1.2 µm) sea water aerated to saturation by air bubbling.

Isolated mussels were placed in a closed bottle (125 to 350 ml according to the size of the individual) filled with filtered seawater at 12 °C (except for the temperature experiments). A 5-hour-interval for acclimatisation was necessary in all cases, except for the decreasing O_2 concentration experiment where measurements were taken between half an hour to 24 h.

The concentration of dissolved O_2 in water was estimated by using an O_2 -electrode and a Strathkelvin Oxymeter. The O_2 consumed by respiration was deduced from the differences of O_2 concentration in water collected before and after incubation. An additional experiment was done to compare polarographic and chemical measurements of the O_2 dissolved in the water.

Three sets of experiments were performed to estimate :

1) the mean respiration rate in relation to the time spent in the enclosure, i.e. in relation to the decreasing oxygen content. The mussels were selected in the range of size from 35 to 50 mm. 25 mussels were selected and placed individually in an experimental bottle. One bottle was used for each O_2 measurement. Concentration

was measured every 10 minutes during the first hour, every 1h30 from 1 to 3 h, then every 2 from 3 to 24 h.

The oxygen consumption was measured with a polarographic oxygen electrode (Clark's electrode) and the chemical method (Winkler). The values obtained with both methods were compared with a parametric statistical test, the Mann-Whitney U-test (Elliott 1977); 2) the relationship between oxygen consumption and body size : mussels with different shell lengths ranging from 19.75 to 74.25 mm, were isolated and left in incubation vessels for 5 h period at 12 °C water temperature; 3) the changes in the oxygen consumption due to temperature changes : 3 series of mussels of the same size-class (40.05 mm shell length) were selected and transferred in 3 vials at 3 different water temperature baths (6, 12, 19 °C). The 3 series were acclimated for 24 h before the experiments and enclosed in the bottles at the same temperature (6, 12, 19 °C); the respiration rate was measured after 5-h period.

RESULTS

Length-Weight relationship

The relationship between dry weight and length of the shell is shown in Fig. 1. All dry weights (desiccated at 60 °C) were taken into account. For the 62 sets of observation, a good allometric relationship ($R = 0.96$) is observed between the length of the shell and the dry weight :

$$\text{Dry Weight} = 0.0103 * \text{Length}^{2.52},$$

Dry and fresh weights are significantly correlated (Fig. 1). From the average of the whole data it appears that the dry weight of individuals is equal to 19 % (± 6) of the fresh weight.

Effect of O_2 concentration on O_2 consumption

The ability of mussels to support the decreasing concentration of oxygen during incubation times up to 24 h are shown in Fig. 1. The values were pooled in five groups of O_2 levels (Table I) as suggested by the rough data that showed a significant tendency to a linear decrement ($R= 0.97$, $n=25$).

In graph 2, bottom, the mean O_2 concentrations are plotted at the medium time of each series.

The quantity of O_2 consumed, expressed as a fraction of the saturation concentration, reaches 2 % in the two first hours, 23 % after 6 h, 54 % after 14 h, 70 % after 21 h and 95 % after 24 h. The rate of O_2 consumption by mussel was then observed taking into account the time of incubation. Except for the high rate in the first half hour, $0.748 \text{ ml } (\pm 0.04) \text{ O}_2 / \text{h} / \text{mg DW}$, the respiration

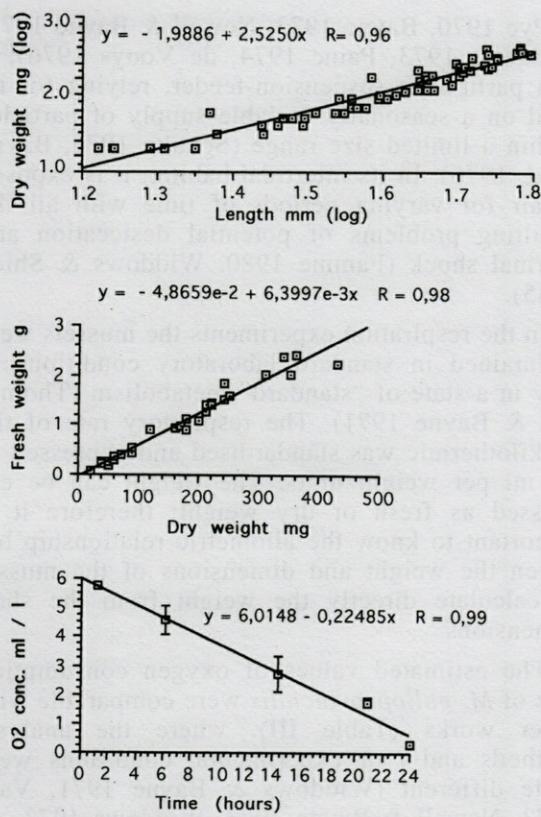


Fig. 1. — From top to bottom: *M. galloprovincialis*, allometric relationship between the length of the shell and the dry weight of soft tissues; fresh and dry weights of the soft tissues; dissolved O₂ concentration changes in the incubation vessel within the time of experiment.

reached a constant rate of 0.211 (± 0.10) ml O₂ / h / mg DW (Fig. 2). The high rates observed at the beginning of the experiment may be hypothesised to be due to the opening of the valves after the beginning of the experiment.

Comparison of the polarographic method (Clark electrode) and chemical method (Winkler)

The possibility of bias in the measurements of the respiratory rates due to the method was investigated. Three sets of mussels (3 animals in the range of length 35-50 mm) were left in incubation for 5 h, 10 h or 15 h before analysis (Table II).

The results showed that it was possible to superimpose the respiration rates obtained with both methods. The two methods were compared with a non-parametric statistical test the Mann-Whitney U-test. The statistics showed of no-differences between the measurements using the Clark electrode or Winkler method.

Table I. — Top, decreasing O₂ concentration (\pm Standard error) and increasing consumption (% of the initial O₂ concentration) in relation to time of incubation (hour). Bottom, comparison of the respiration rates measured using polarographic or Winkler method (S.E : Standard error; N : number of individuals).

O ₂ conc. ml / l	Time	Nber of mussels	% O ₂ consumed
5.77 (± 0.08)	10 min. to 2 h 30	9	2 %
4.57 (± 0.5)	3 h to 10 h	6	23 %
2.71 (± 0.62)	12 h to 20 h	5	54 %
1.76 (± 0.17)	21 h to 23 h	4	70 %
0.3 -	24 h	1	95 %

Time (h)	Clark electrode		Winkler method	
	O ₂ ml / h / mg D.W.	S.E	O ₂ ml / h / mg D.W.	S.E
5	0.424	0.192	0.334	0.053
10	0.334	0.063	0.221	0.033
15	0.228	0.092	0.264	0.045
	(N=9)		(N=9)	

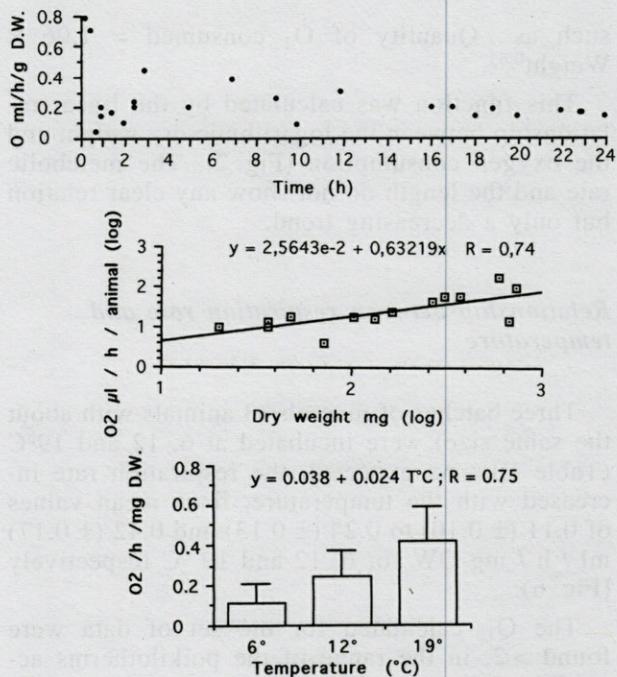


Fig. 2. — From top to bottom: metabolic rate, expressed by dry weight unit, within the course of incubation experiment. Oxygen consumption of individuals in relation to the body weight. Temperature – Metabolic rate changes.

Relationship between the respiration rate and size or weight

The relation between the mussel dry weight and the oxygen consumption were computed and expressed as a function of the dry weight of soft parts (W) by an allometric equation $Y = a W^b$

Table II. – Changes of respiration rate in relation to temperature.

T °C	water shell length mm	dry weight g	oxygen	oxygen
			ml / h / anim.	ml / h / mg dry weight
6	43.25	0.232	0.0100	0.043
	39.05	0.104	0.0240	0.231
	37.55	0.135	0.0081	0.060
12	43.25	0.232	0.0210	0.091
	39.05	0.104	0.0340	0.327
	37.55	0.135	0.0400	0.296
19	43.25	0.232	0.0560	0.241
	39.05	0.104	0.0590	0.567
	37.55	0.135	0.0620	0.459

such as : Quantity of O_2 consumed = $1.06 \times$ Weight $^{0.63}$.

This function was calculated by the linear relationship between the logarithmic dry weight and the oxygen consumption (Fig. 2). The metabolic rate and the length do not show any clear relation but only a decreasing trend.

Relationship between respiration rate and temperature

Three batches of mussels (3 animals with about the same size) were incubated at 6, 12 and 19°C (Table III). As expected, the respiration rate increased with the temperature, from mean values of 0.11 (± 0.10) to 0.24 (± 0.13) and 0.42 (± 0.17) ml / h / mg DW for 6, 12 and 19 °C respectively (Fig. 6).

The Q_{10} calculated for the set of data were found > 2, in the range of the poikilotherms according to Bayne (1975). Values of 3.62 and 2.50 were obtained between 6-12 °C and 12-19 °C respectively.

DISCUSSION

Physiological ecology is the study of how an animal adapts itself to a particular function in a specific environment. *Mytilus galloprovincialis* is a benthic (littoral and near sublittoral) semi-sessile species (Bayne *et al.* 1976), exposed to wide fluctuations in salinity and temperature (Newell

& Pye 1970, Bayne 1973, Newell & Bayne 1973, Widdows 1973, Paine 1974, de Vooy 1976); it is a particulate suspension-feeder, relying for its food on a seasonally variable supply of particles within a limited size range (Schulte 1975, Bayne *et al.* 1976). In its intertidal habitat, it is exposed to air for varying periods of time with all the resulting problems of potential desiccation and thermal shock (Famme 1980, Widdows & Shich 1985).

In the respiration experiments the mussels were maintained in standard laboratory conditions to stay in a state of "standard" metabolism (Thompson & Bayne 1971). The respiratory rate of the poikilothermic was standardised and expressed as O_2 ml per weight units. The weight can be expressed as fresh or dry weight; therefore it is important to know the allometric relationship between the weight and dimensions of the mussel to calculate directly the weight from the shell dimensions.

The estimated values of oxygen consumption rate of *M. galloprovincialis* were comparable with other works (Table III), where the analysis methods and / or experimental conditions were quite different (Widdows & Bayne 1971, Vahl 1973, Newell & Bayne 1973, Widdows 1973, de Vooy 1976).

The respiration rate was constant when the oxygen concentration in the closed bottles decreased to values as low as approximately 2 ml / l. The O_2 concentration in the range of 100 % to about 5 % of saturation appears to be without any effect on the metabolism rates of mussels. This confirms the absence of relationship between the respiratory rates and the oxygen concentration in the water described by Taylor & Brand (1975). *M. galloprovincialis* tolerates extended periods of hypoxia and anoxia (Bayne 1971a), which may be induced by either shell valve closure (Famme *et al.* 1981) or by the depletion of oxygen in the surrounding water (Wang & Widdows 1993). *M. galloprovincialis* has the ability to maintain constant oxygen consumption down to very low pO_2 value, and to lower the critical pO_2 via fermentative pathways of ATP production necessary for the metabolic activity (Zwaan *et al.* 1991).

In marine mussels, the extraction of the oxygen from water occurs primarily at the gill surface. The gill area, therefore, serves a dual function, in feeding and respiration (Bayne *et al.* 1976).

The relationship between body size and oxygen consumption highlights a value of "b" in agreement with Krüger (1960), Vahl (1973) & Famme (1980), although their "b" values are slightly higher than our data.

The positive correlation between metabolism and dry weight shows that the increase of the body size does not induce an increase of the

Table III. – Comparison of Oxygen consumption of *Mytilus edulis* according to experimental conditions.

Animal	Ref.	Méthod	Experiments	Oxygen consumption
<i>M.edulis</i>	<i>Widdows et al. 1971</i>	(Radiometer)	running water 2.4 l/h	0.24-0.35 ml/h/g DW
		Clark electrod	15 °C	
<i>Vahl. 1973</i>		(Radiometer)	incubation	0.350 ml/h/g DW
			10 °C	
<i>Newell et al. 1973</i>	Gaz Analyseur (Beckman)		running water 2.7 l/h	0.30-0.40 ml/h/g DW
<i>Widdows 1973</i>	«		15 °C	
<i>De Vooy 1976</i>			running water 3.0 l/h	0.50 ml/h/g DW
			15 °C	
			running water ≥ 1000 l/h	
			10 °C	0.07 ml/h/g FW
			20 °C	0.15 ml/h/g FW
<i>M.gallo-provincialis</i>	Present data	Clark electrod (Strathkelvin)	incubation 12° C	0.202 ± 0.074 ml/h/gDW

metabolism of similar amplitude. Nevertheless, it is well known that a larger size of the bivalve is correlated with a wide gill area resulting from an increase in length and in density of filaments. However, the gill area increase does not always correspond to the higher metabolism rate (Vahl 1973). This could, therefore, explain the lack of a strong direct linear correlation between oxygen consumption and dry weight as to the function.

Beyond the influence of the internal convection, the oxygen gradients through the tissues are determined mainly by the oxygen tension at the surface and the oxygen consumption of the tissues. These findings show that the relationship between body weight and the degree of independence of the metabolic rate is not only conditioned by the higher weight-specific oxygen consumption of smaller species, but also by the oxygen translation distance (Famme 1980).

Temperature is one of the major environmental variables that influence the rates of metabolic activity in poikilotherms. However, mussels like many other littoral invertebrates, though apparently unable to regulate their rate of heat loss or gain from the environment, are able to vary their respiratory and feeding rate in such a way as to maintain them relatively independent of the environmental temperature (Bayne *et al.* 1976, Widdows 1973, Schulte 1975).

The calculated Q_{10} values, between 2.4 and 3.9, providing an index of the dependence of the physiological rate on temperature, reflect a change of

the metabolic activity due to variations of temperature with a short-time adaptation (Newell & Bayne 1973). The best acclimatisation activity ($Q_{10} = 2.4$) is observed in the range of the seasonal *in situ* temperature where mussels were living (12 – 19.8), the highest stress occurring at the lowest temperatures (Newell *et al.* 1970; Bayne *et al.* 1976).

The present data confirm that *M. galloprovincialis* is able to compensate its respiration metabolism against environmental changes. This capacity of some degree of compensation is due to its intertidal habit, where it is exposed to air for varying periods of time with the resulting problems of potential desiccation, thermal shock and oxygen lack (Bayne *et al.* 1976).

M. galloprovincialis is, in fact, amply distributed in all the Mediterranean Sea where it occurs at highest density in the intertidal zone (Paine 1974, Gosling 1984). Littoral and near sublittoral habit represents a refuge for the benthic semi-sessile species, with the lower limits set by biotic factors of competition and predation and the upper limits determined by environmental stressors (Paine 1974).

ACKNOWLEDGEMENTS. – This research was supported by the ERASMUS project. We thank the Laboratoire Arago for the use of their laboratory and other facilities. The authors wish to thank Prof. S Fonda Umani for her useful suggestions in the draft of the manuscript. Thanks are also due to two anonymous referees for their comments.

REFERENCES

- Bayne BL 1971a. Ventilation, the heart beat and oxygen uptake by *Mytilus edulis* L. in declining oxygen tension. *Comp Biochem Physiol* 40 A: 1065-1085.
- Bayne BL 1971b. Oxygen consumption by three species of lamellibranch mollusc in declining ambient oxygen tension. *Comp Biochem Physiol* 40 A: 955-970.
- Bayne BL 1973. The responses of three species of bivalve mollusc to declining oxygen tension at reduced salinity. *Comp Biochem Physiol* 45 A: 793-806.
- Bayne BL, Widdows J, Thompson RJ 1976. Physiology: I. In Bayne BL, ed. Marine mussels, their ecology and physiology. Cambridge University Press, London: 121-206.
- de Vooy 1976. The influence of temperature and time of year on the oxygen uptake of the sea mussel *Mytilus edulis*. *Mar Biol* 36: 25-30.
- Elliott JM 1977. Some methods for the Statistical Analysis of samples of Benthic Invertebrates. Freshwater Biol Assoc 25: 112-115.
- Famme P 1980. Oxygen-dependence of the respiration by the mussel *Mytilus edulis* L. as function of size. *Comp Biochem Physiol* 67 A: 171-174.
- Famme P, Kofoed LH 1980. The ventilatory current and ctenidial function related to oxygen uptake in declining oxygen tension by the mussel *Mytilus edulis* L. *Comp Biochem Physiol* 66 A: 161-171.
- Famme P, Knudsen J, Hansen ES 1981. The effect of oxygen on aerobic-anaerobic metabolism of the marine bivalve, *Mytilus edulis* L. *Mar Biol Letters* 2: 345-351.
- Gosling EM 1984. The systematic status of *Mytilus galloprovincialis* in western Europe. *Malacologia* 25 (2): 551-568.
- Krüger F 1960. Zur Frage der Gräßenabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von *Mytilus edulis* L. *Helgol wiss Meeresunters* 7: 125-148.
- Newell RC, Bayne BL 1973. A review on temperature and metabolic acclimation in intertidal marine invertebrates. *Netherlands J Sea Res* 7: 421-433.
- Newell RC, Pye VI 1970. Seasonal changes in the effect of temperature on the oxygen consumption of the winkle *Littorina littorea* (L.) and the mussel *Mytilus edulis* L. *Comp Biochem Physiol* 34: 367-383.
- Paine RT 1974. Intertidal community structure. Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15: 93-120.
- Schulte EH 1975. Influence of algal concentration and temperature on the filtration rate of *Mytilus edulis*. *Mar Biol* 30: 331-341.
- Taylor AC, Brand AR 1975. A comparative study of the respiratory of the bivalve *Arctica islandica* (L.) and *Mytilus edulis* L. to declining oxygen tension. *Proc R Soc Lond B* 190: 443-456.
- Thompson RJ, Bayne BL 1972. Active metabolism associated with feeding in the mussel *Mytilus edulis* L. *J exp mar Biol Ecol* 9: 111-124.
- Vahl O 1973. Pumping and oxygen consumption rates of *Mytilus edulis* L. of different sizes. *Ophelia* 12: 45-52.
- Wang WX, Widdows J 1991. Physiological responses of mussel larvae *Mytilus edulis* to environmental hypoxia and anoxia. *Mar Ecol Prog Ser* 70: 223-236.
- Wang WX, Widdows J 1993. Metabolic responses of the common mussel *Mytilus edulis* to hypoxia and anoxia. *Mar Ecol Prog Ser* 95: 205-214.
- Widdows J, Bayne BL 1971. Temperature acclimation of *Mytilus edulis* with reference to its energy budget. *J mar Biol Ass U.K* 51: 827-843.
- Widdows J 1973. The effects of temperature on the metabolism and activity of *Mytilus edulis*. *Netherlands J sea Res* 7.
- Widdows J 1973. Effect of temperature and food on the heart beat, ventilation rate and oxygen uptake of *Mytilus edulis*. *Mar Biol* 20: 269-276.
- Widdows J, Shick JM 1985. Physiological responses of *Mytilus edulis* and *Cardium edule* to aerial exposure. *Mar Biol* 85: 217-232.
- Zwaan A, Cortesi P, Thillart G, Roos J, Storey KB 1991. Differential sensitivities to hypoxia by two anoxia-tolerant marine molluscs: a biochemical analysis. *Mar Biol* 111: 343-351.

Reçu le 7 juillet 1999; received July 7, 1999
Accepté le 15 décembre 1999; accepted December 15, 1999

OCCURRENCE OF VIBRIOS IN THE SOUTHERN ADRIATIC SEA ITALIAN COASTS

L. STABILI, C. RIZZI, T. VOZZA, M. PASTORE, R.A. CAVALLO

Istituto Sperimentale Talassografico «A. Cerruti» CNR, via Roma, 3, 74100 Taranto, Italy

E-mail: cavallo@istta.le.cnr.it

VIBRIO spp
MICROBIAL POLLUTION INDICATORS
ABIOTIC VARIABLES
SOUTHERN ADRIATIC SEA

VIBRIO spp
INDICATEURS MICROBIOLOGIQUES DE
POLLUTION
FACTEURS ABIOTIQUES
MER ADRIATIQUE DU SUD

ABSTRACT. – *Vibrio* spp from Southern Adriatic Sea (Italy) are investigated from February 1997 to January 1998. 659 strains were isolated. The data obtained show that *Vibrio alginolyticus* was the most prevalent species (40 % of isolates), followed by *Vibrio vulnificus* (31.1 %). Recovery of vibrios was correlated with temperature but not with microbial pollution indicators. Aeromonads were not correlated with abiotic parameters and microbial pollution indicators. In all the sites examined the bacterial distribution was not related to stations or depth. Present study contributed to further characterize Southern Adriatic Sea showing the predominant vibrio species of sanitary interest present in this temperate marine environment.

RÉSUMÉ. – La présence de *Vibrio* spp dans les eaux côtières de la Mer Adriatique Sud (Italie) a été recherchée de février 1997 à janvier 1998. 659 souches ont été isolées. Les résultats obtenus démontrent que *Vibrio alginolyticus* est l'espèce la plus fréquemment identifiée (40 % des isolats); suivie de *Vibrio vulnificus* (31,1%). La présence de *Vibrio* spp est liée à la température mais non aux indicateurs microbiologiques de pollution. Dans tous les sites examinés la distribution bactérienne n'est liée ni aux stations ni à la profondeur. La présente étude contribuera à caractériser ultérieurement le Sud de la Mer Adriatique en indiquant les espèces prédominantes de *Vibrio* spp d'intérêt sanitaire dans cet environnement marin tempéré.

INTRODUCTION

Several studies on the role of *Vibrio* spp in the marine environment have shown their importance in biodegradation, nutrient regeneration and biogeochemical cycling (Ducklow 1983, Jørgensen 1983, Colwell 1994). Vibrios are readily cultivable from seawater, marine animals and seaweeds, leading to the hypothesis that they comprise a dominant component of the microbial community structure. Some vibrios are pathogenic for fish and shellfish, as well as for humans (e.g. *V. cholerae*, *V. vulnificus*, *V. parahaemolyticus*, etc.).

Previous researches indicated that species found in the sea are numerous and their variability depends on environmental conditions; in fact, different ecological parameters such as nutrient availability, temperature and salinity influence the presence of different *Vibrio* species. Nutrient insufficiency is the most common environmental stress which microorganisms routinely encounter in natural ecosystems. Many marine bacteria, especially *Vibrio* spp, can survive for a long time

during starvation by sequential changes in cell physiology and gradual changes in morphology. However, some pathogenic vibrios, such as *V. cholerae* and *V. vulnificus*, have been found to enter into a viable but nonculturable stage rather than die when exposed to a low nutrient environment (Jiang & Chai 1996). Vibrios are recovered less frequently when temperature declines and salinity increases. However, factors such as temperature, dissolved oxygen, salinity etc. are interactive thus effects of a single environmental parameter are difficult to assess.

The fraction of pathogenic vibrios able to grow at 35 °C is even more linked to the coastal environment and it shows a direct relation with the water temperature.

In the present study the presence of *Vibrio* spp in water samples from four different coastal sites in the Southern Adriatic Sea was investigated. Attention was focused especially on those species of *Vibrio* which have sanitary interest. Understanding the ecology of *Vibrio* spp of clinical interest and tracing virulence determinants in en-

vironmental isolates are important issues, and several studies addressing these subjects have been performed in various geographic areas and with samples from various environmental sources (Colwell *et al.* 1977, Chowdhury *et al.* 1990, Hoge *et al.* 1990, Ramamurthy *et al.* 1994, Dalsgaard *et al.* 1995). In order to evaluate the degree of microbial pollution, total coliforms, fecal coliforms and fecal streptococci were determined too.

MATERIAL AND METHODS

Sampling procedure: This study was carried out from February 1997 to January 1998 in four sites of the Southern Adriatic Sea: Brindisi, S. Cataldo, Otranto and S. M. di Leuca (Fig. 1). Water samples were collected monthly at 0.5 m below the water surface and at 0.5 m above the bottom (between 5 and 50 m depth depending on the bathymetry of each site), using a 5 l Niskin sterile bottle. For each examined site four sampling points were fixed. They were referred as stations 1, 2, 3, and 4 located on transects perpendicular to the shore, starting from a distance of 0.3 to 5.4 miles.

Abiotic and biotic parameters: Temperature, pH, salinity and dissolved oxygen concentration were measured *in situ* using a «Ocean Seven Idronaut» multiparametric Sounding-line. Total coliforms, fecal coliforms, fecal streptococci were determined by the most-probable-number method (APHA 1992).

Isolation and identification of vibrios: *Vibrio* spp. research was carried out by filtering 500 ml of seawater on 0.45 µm pore size filter and placing the membrane in 100 ml of alkaline peptone water incubated at 24°C for 24 hours. Subcultures were plated on thiosulfate-citrate-bile-salts-sucrose (TCBS) agar plus 2% NaCl. Plates were incubated at 24 °C for 24 h. Emerging colonies were isolated «at random» and then submitted to the following tests: mobility, Gram staining, oxidase and catalase assay, carbohydrates fermentation on triple sugar iron (TSI) agar plus 2% NaCl, growth at 4, 35, 40 °C, growth in 0, 6, 8% NaCl, aminoacids decarboxylase reaction, sensitivity to 0/129 vibriostatic agent (10 and 150 µg). After that a representative sample of vibrios was submitted to further biochemical assay by the API 20E system (Bio Merieux Sa, France), using 2% NaCl

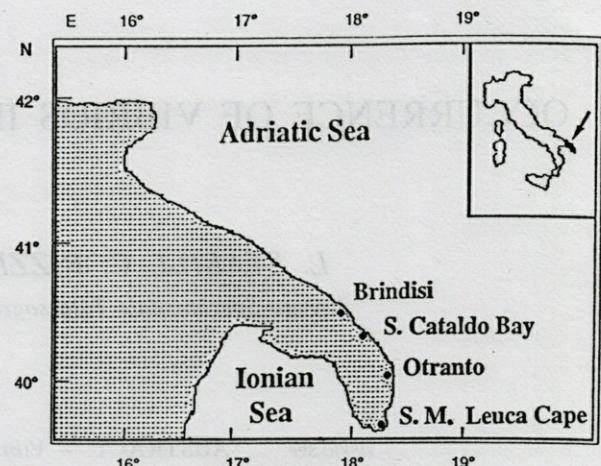


Fig. 1. – Map of the Southern Adriatic Sea, Italian coast showing the locations of the sampling sites.

as the diluent, in order to identify the strains to the species level.

Statistical analysis: Data were analyzed to identify linear regression and relationships between variables. Correlations coefficients between hydrological or microbiological pollution data and vibrios species were computed and significance was tested by the Student's t-test.

RESULTS

During a year of sampling, 659 *Vibrio* spp. strains were isolated on TCBS plus 2% NaCl from the Southern Adriatic Sea: 173 in Brindisi, 152 in S. Cataldo, 187 in Otranto and 147 in S. M. di Leuca. The percentages of isolation were: 40% *V. alginolyticus*, 31.1% *V. vulnificus*, 14.5% *V. parahaemolyticus*, 10.2% *V. cholerae* non-O1, 2.4% *V. mimicus*, 1% *V. splendidus*, 0.7% *V. harvey* (Fig. 2). The main physico-chemical characteristics of the sampling points (surface and bottom) such as, temperature, salinity, dissolved oxygen, are reported in Fig. 3. pH ranged between 7.9 and 8.37 at the surface and between 7.9 and 8.41 at the bottom. Statistical analysis revealed

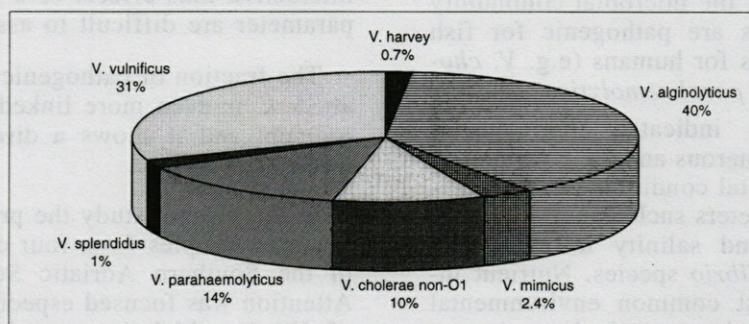


Fig. 2. – Percentages of isolated *Vibrio* spp. strains.

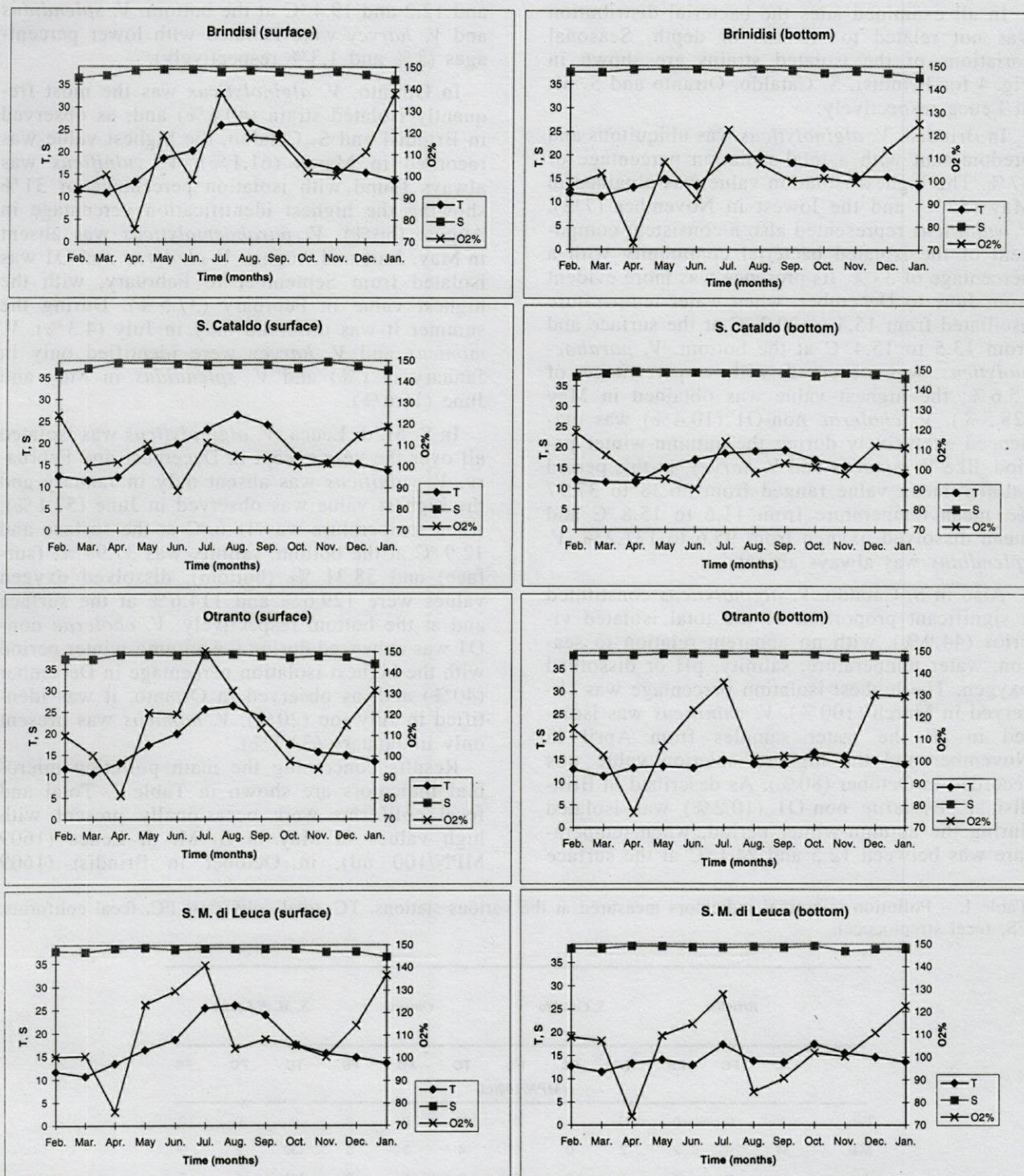


Fig. 3. – Abiotic parameters : T = Temperature ($^{\circ}$ C), O₂ % = dissolved oxygen (Sat %), S = salinity (‰), measured at the various sampling stations.

that *Vibrio* spp isolation was directly related to water temperature ($r^2 = 0.693$, $P < 0.001$) but not to pH ($r^2 = 0.070$), salinity ($r^2 = 0.202$) and dissolved oxygen ($r^2 = 0.036$). By the analysis of individual species, only *V. vulnificus* was directly

related to water temperature ($r^2 = 0.4931$, $P < 0.05$). This species was also directly related to salinity ($r^2 = 0.43$, $P < 0.001$). On the contrary, *V. parahaemolyticus* resulted directly related to dissolved oxygen ($r^2 = 0.48$, $P < 0.001$).

In all examined sites the bacterial distribution was not related to stations or depth. Seasonal variations of the isolated strains are shown in Fig. 4 for Brindisi, S. Cataldo, Otranto and S. M. di Leuca respectively.

In Brindisi, *V. alginolyticus* was ubiquitous and predominant with a total isolation percentage of 37 %. The highest isolation value was obtained in May (57 %) and the lowest in November (7 %). *V. vulnificus* represented also a consistent component of the isolated bacterial community with a percentage of 33 %. Its presence was more evident from June to December, when water temperature oscillated from 15.4 to 20.3 °C at the surface and from 13.5 to 15.4 °C at the bottom. *V. parahaemolyticus* was observed with a percentage of 15.6 %; the highest value was obtained in May (28.5 %). *V. cholerae* non-O1 (10.4 %) was evidenced exclusively during the autumn-winter period, like *V. mimicus* and *V. harvey*. In this period salinity mean value ranged from 36.38 to 37.97 ‰, mean temperature from 11.6 to 15.8 °C and mean dissolved oxygen from 95.6 to 131.2 %. *V. splendidus* was always absent.

Also in S. Cataldo, *V. alginolyticus* constituted a significant proportion of the total isolated vibrios (44.9 %), with no apparent relation to season, water temperature, salinity, pH or dissolved oxygen. The highest isolation percentage was observed in March (100 %). *V. vulnificus* was isolated in all the water samples from April to November and the highest isolation value was recorded in October (80 %). As described in Brindisi, *V. cholerae* non-O1 (10.2 %) was isolated during the autumn-winter period, when temperature was between 12.5 and 24.1 °C at the surface

and 12.2 and 19.4 °C at the bottom. *V. splendidus* and *V. harvey* were isolated with lower percentages (2 % and 1.3 % respectively).

In Otranto, *V. alginolyticus* was the most frequently isolated strain (40.6 %) and, as observed in Brindisi and S. Cataldo, the highest value was recorded in March (61.1 %). *V. vulnificus* was always found with isolation percentage of 31 % showing the highest identification percentage in August (50 %). *V. parahaemolyticus* was absent in May, June and August. *V. cholerae* non-O1 was isolated from September to February, with the highest value in February (37.5 %). During the summer it was observed only in July (4.3 %). *V. mimicus* and *V. harvey* were identified only in January (7.1 %) and *V. splendidus* in May and June (16.6 %).

In S. M. di Leuca, *V. alginolyticus* was isolated all over the year except in December and February. *V. vulnificus* was absent only in January and the highest value was observed in June (57.1 %), when temperature was 18.6 °C at the surface and 12.9 °C at the bottom, salinity was 37.94 ‰ (surface) and 38.31 ‰ (bottom), dissolved oxygen values were 129.6 % and 114.6 % at the surface and at the bottom respectively. *V. cholerae* non-O1 was enhanced during the autumn-winter period with the highest isolation percentage in December (40 %) and, as observed in Otranto, it was identified in July too (20 %). *V. mimicus* was present only in January (33.3 %).

Results concerning the main pollution microbial indicators are shown in Table I. Total and fecal coliforms were occasionally present with high values in May in S. M. di Leuca (1609 MPN/100 ml), in October in Brindisi (1609

Table I. – Pollution microbial indicators measured at the various stations. TC, total coliforms; FC, fecal coliforms; FS, fecal streptococci.

	Brindisi			S. Cataldo			Otranto			S. M. di Leuca		
	TC	FC	FS	TC	FC	FS	TC	FC	FS	TC	FC	FS
	(MPN/100ml)											
Feb.	2	0	0	11	2	0	17	0	9	0	0	0
Mar.	34	9	2	2	0	0	4	2	0	130	2	0
Apr.	2	0	0	2	2	2	2	0	0	141	5	0
May	5	5	0	5	5	0	5	0	0	>1609	>1609	46
Jun.	2	2	0	2	2	0	0	0	4	5	5	17
Jul.	0	0	2	0	0	2	109	0	9	0	0	0
Aug.	5	2	0	2	2	0	0	0	6	2	2	17
Sep.	0	0	0	0	0	0	4	0	4	9	9	7
Oct.	1609	1609	0	34	11	0	11	5	0	0	0	0
Nov.	2	0	0	49	2	4	9	0	0	0	0	0
Dec.	0	0	0	0	0	0	0	0	17	0	0	0
Jan.	0	0	2	0	0	4	5	0	0	0	0	0

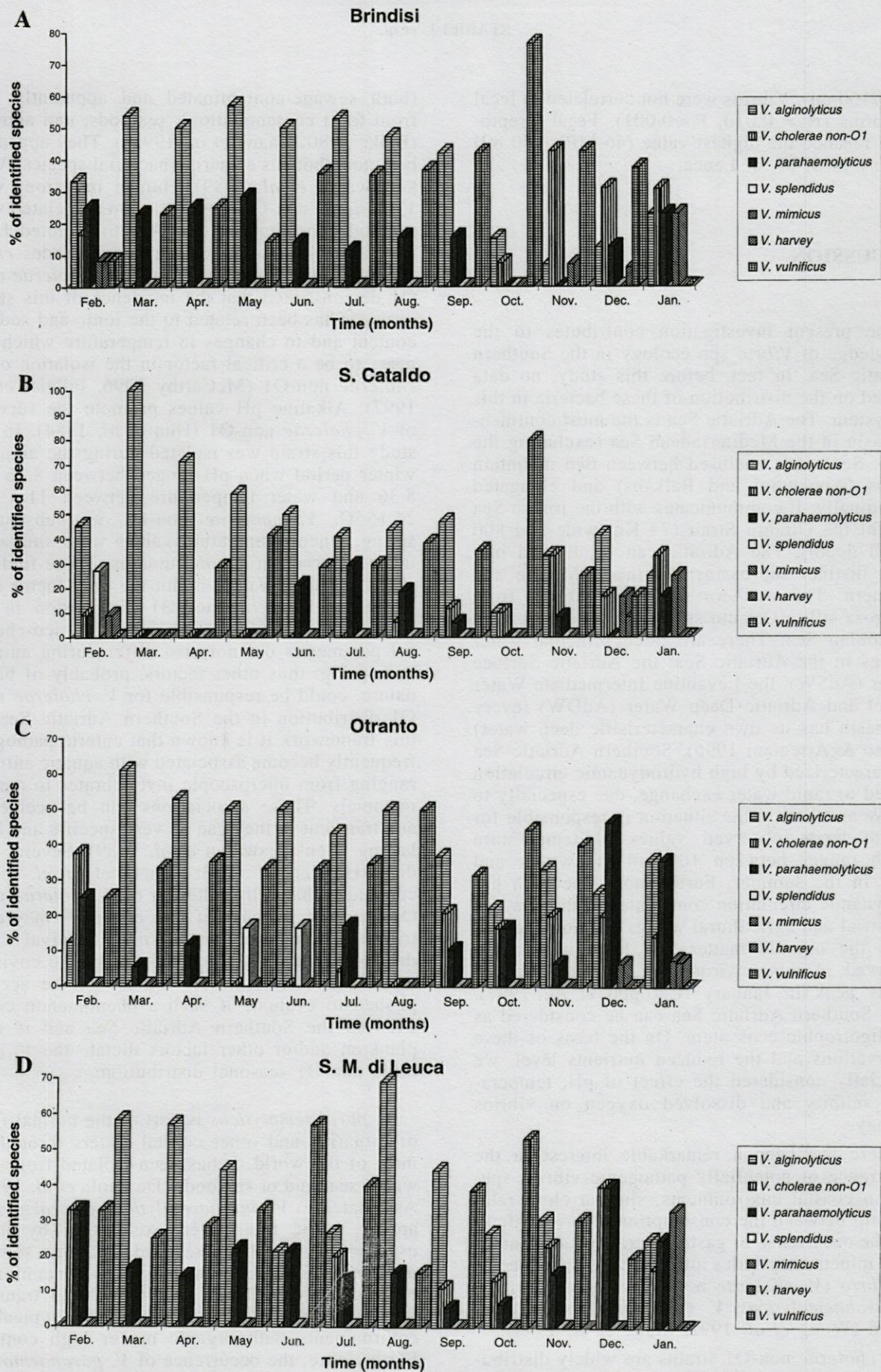


Fig. 4. – Monthly percentages of *Vibrio* identified species during a 12-month period. Water samples have been taken both at the surface and bottom. A, in Brindisi; B, in S. Cataldo; C, in Otranto; D, in S.M. di Leuca.

MPN/100 ml). Vibrios were not correlated to fecal coliforms ($r^2 = 0.010$, $P < 0.001$). Fecal streptococci reached the highest value (46 MPN/100 ml) in May in S. M. di Leuca.

DISCUSSION

The present investigation contributes to the knowledge of *Vibrio* spp ecology in the Southern Adriatic Sea. In fact, before this study, no data existed on the distribution of these bacteria in this ecosystem. The Adriatic Sea is the most continental basin in the Mediterranean Sea (excluding the Black Sea), it is enclosed between two mountain chains (Appennini and Balkans) and elongated latitudinally. It communicates with the Ionian Sea through the Otranto Strait (74 Km wide and 800 m sill depth). The Adriatic can be divided into three distinct sub-basins: Northern, Middle and Southern. The southern sub-basin extends from Pelagosa sill to Otranto sill which divides it from the Ionian Sea. There are three principal water masses in the Adriatic Sea: the Adriatic Surface Water (AdSW), the Levantine Intermediate Water (LIW) and Adriatic Deep Water (AdDW) (every sub-basin has its own characteristic deep water) (Russo & Artegiani 1996). Southern Adriatic Sea is characterized by high hydrodynamic circulation related to rapid water exchange, due especially to AdSW and LIW. This situation is responsible for the moderate observed values of temperature which ranges between 10°C in the winter and 27°C in the summer. Furthermore, the high hydrodynamic circulation contributes to the sewage, industrial and agricultural wastes dilution and justifies the organic matter low level which was observed in this environment, with only a nutrients peak in January (Caroppo *et al.* 1997). Thus Southern Adriatic Sea can be considered as an oligotrophic ecosystem. On the basis of these observations and the reduced nutrients level, we especially considered the effect of pH, temperature, salinity and dissolved oxygen on vibrios ecology.

There has been a remarkable interest in the occurrence of potentially pathogenic vibrios species in coastal environments, since a close relationship between the consumption of raw seafood and the occurrence of gastroenteritis or alimentary toxic infection episodes attributed to some species of *Vibrio* (*V. cholerae* non-O1, *V. alginolyticus*, *V. parahaemolyticus*, *V. vulnificus*) has been observed (Wong *et al.* 1992, Matte *et al.* 1994).

V. cholerae non-O1 strains are widely distributed in the environment in Europe, Asia and United States. They have been found in sewage, sewage-contaminated surface water, estuarine waters

(both sewage-contaminated and apparently free from fecal contamination), seafoods, and animals (Blake 1980; Chang *et al.* 1995a). They appear to be autochthonous estuarine bacterial species (Venkateswaran *et al.* 1989). Human infections with *V. cholerae* non-O1 are most often associated with seafood consumption, exposure to polluted fresh water, brackish water or seawater (Rhodes *et al.* 1986). Studies on the ecology of *V. cholerae* non-O1 demonstrated that the incidence of this strain in water has been related to the ionic and sodium content and to changes in temperature which appears to be a critical factor in the isolation of *V. cholerae* non-O1 (McCarthy 1996, Filetici *et al.* 1997). Alkaline pH values promote the survival of *V. cholerae* non-O1 (Huq *et al.* 1984). In our study this strain was isolated during the autumn-winter period when pH ranged between 8.16 and 8.36 and water temperature between 11.3 and 24.15 °C. *V. cholerae* non-O1 was absent in spring, when temperature values were similar to those observed in autumn months. These findings show that temperature is not the only factor controlling *V. cholerae* non-O1 distribution in the Southern Adriatic Sea. The other physico-chemical parameters did not also differ during autumn and spring; thus other factors, probably of biotic nature, could be responsible for *V. cholerae* non-O1 distribution in the Southern Adriatic Sea. In this framework it is known that enteric pathogens frequently become associated with aquatic animals ranging from microscopic invertebrates to marine mammals. These associations can be accidental and transient or they can be very specific and long lasting (Venkateswaran *et al.* 1989). Several studies (Huq *et al.* 1983; Dumontet *et al.* 1996) concluded that cells adhesion of *V. cholerae* non-O1 onto the surfaces of live copepods may contribute significantly to the survival and distribution of this species in the aquatic environment. Therefore, further studies will be accomplished to evaluate if such a phenomenon could exist in the Southern Adriatic Sea and if zooplankton and/or other factors dictate the *V. cholerae* non-O1 seasonal distribution.

V. parahaemolyticus is part of the normal flora of estuarine and other coastal waters throughout most of the world. It has been isolated from seawater, sea mud or seafoods (De Paola *et al.* 1990). Associated to *V. parahaemolyticus gastroenteritis* appear to be transmitted exclusively by food, usually raw or cooked seafood, although sometimes other foods presumably cross-contaminated by raw sea food have been thought to transmit the infection. *V. parahaemolyticus* is typical of environments with organic matter high content. Furthermore, the occurrence of *V. parahaemolyticus* is not governed by any single biotic or abiotic environmental factor (Venkateswaran *et al.* 1990). Chowdhury *et al.* (1990) observed that *V. para-*

haemolyticus in a temperate region aquatic environment was detected quite frequently during the winter months, at a temperature ranging from 10 to 14 °C. Consistent with these observations, in our investigation *V. parahaemolyticus* was frequently isolated with a maximum during the winter period, when the highest content of organic substance was recorded and mean temperature was comprised between 10.8 and 14.7 °C in Brindisi, Otranto and S. M. di Leuca.

V. vulnificus is a common bacterium in estuarine waters in temperate and tropical climates and in different coastal areas. It is found in water column as well in sediment and associated with various marine life forms (Kelly 1982, Oliver *et al.* 1982, Tamplin *et al.* 1982, 1983, Kaysner *et al.* 1987). Occasionally *V. vulnificus* causes invasive disease and life-threatening infections in humans who suffer from preexisting illnesses and consume raw oysters (Klontz *et al.* 1988). Environmental parameters that correlate with the recovery of *V. vulnificus* from seawater, generally correspond to estuarine conditions having relatively lower salinity (7 to 16 ‰) and high temperature (above 20 °C) (Wright *et al.* 1996). O'Neill *et al.* (1992) were able to detect *V. vulnificus* in oysters from water samples at temperatures of ca. 11°C, suggesting that this strain can adapt to the cold too. We were able to identify *V. vulnificus* all over the year, in all the examined stations, with a decline in isolation percentage when mean temperature value was 12.8 °C and salinity 37 ‰. In this study *V. vulnificus* was found to be one of the dominant species composing the vibrios population in the Southern Adriatic Sea. *V. vulnificus* requires low contents of organic substance, compared to *V. parahaemolyticus*. These different requirements could explain why *V. vulnificus* was isolated more frequently in comparison to *V. parahaemolyticus* (24.4 and 11.3 % respectively).

V. alginolyticus is an environmental species, frequently observed in temperate coastal areas, and it has been isolated from seawater and sea-foods in many parts of the world (Ortigosa *et al.* 1989, Buck 1990). In our study its recovery did not appear influenced by temperature, salinity and pH as revealed by the r^2 and P values (not shown). The lack of statistical correlation between temperature and occurrence of *V. alginolyticus* may be explained by the fact that the minimum growth temperature for this species is 8 °C (Blake 1980), and this temperature value was never reached in the Southern Adriatic Sea, where the minimum temperature value was 10.57 °C.

V. mimicus is a bacterium detected frequently in freshwater, seawater and brackish water. It is a causative agent of human gastroenteritis and has recently been described as new food poisoning. *V. mimicus* as *V. cholerae* non-O1 show a reduced survival when temperature increases. Researches

accomplished by Chang *et al.* (1995b) evidenced the presence of *V. mimicus* in January. Our results show that *V. mimicus* was mainly found in January, when mean temperature value was 13.6 °C.

V. splendidus and *V. harvey* were occasionally recovered thus it is difficult to evidence a correlation with their presence and abiotic parameters.

No relationship was observed between *Vibrio* spp. and fecal pollution. It is well known that vibrios are ubiquitous in the aquatic environment and these organisms are not introduced significantly into the marine realm by sewage or the adjacent freshwaters. Grimes *et al.* (1986) pointed out that many investigators erroneously interpret the wastewater discharge as the source of the pathogens rather than as a source of nutrients, which may stimulate the growth of the autochthonous pathogens. For this reason, the traditional indices of fecal contamination alone are not reliable indicators of the quality of water. Thus authorities responsible for controlling bathing water quality should pay particular attention to potential pathogenic *Vibrio* spp and even when microbial pollution indicators show low detectable levels.

ACKNOWLEDGMENTS. — We would like to thank C Macripò for the drawing of marine samples and M Filippi for the paper editing.

REFERENCES

- American Public Health Association (APHA) 1992. Standard methods for the examination of water and wastewater, 18th ed Amer. Public Health Ass. Washington D.C.
- Blake PA 1980. Diseases of humans (other than cholera) caused by vibrios. *Ann Rev Microbiol* 34: 341-367.
- Brayton PR, Colwell RR 1987. Fluorescent antibody staining method for enumeration of viable environmental *Vibrio cholerae* O1. *J Microbiol Methods* 6: 309-314.
- Buck JD 1990. Potentially pathogenic marine *Vibrio* species in seawater and marine animals in the Sarasota, Florida, area. *J Coast Res* 6: 943-948.
- Caroppo C, Fiocca A, Sammarco P, Magazzù G 1997. Indagine sulla popolazione fitoplanctonica nel Mare Adriatico Meridionale in relazione ai fattori ambientali. In 3th Congr Naz Chim Ambientale, Gallipoli (Italy), 22-24 Sept.
- Chang SH, Song DJ, Yang SJ, Shin IS, Kim YM 1995a. Ecology of *Vibrio cholerae* non-O1 and *Vibrio mimicus* in estuary of Kum river, Korea. *J Korean Fish Soc* 28: 15-22.
- Chang SH, Song DJ, Yang SJ, Shin IS, Kim YM 1995b. Effects of salinity and temperature on the survival of *Vibrio cholerae* non-O1 and *Vibrio mimicus*. *J Korean Fish Soc* 28: 60-66.
- Chowdhury MAR, Yamanaka H, Miyoshi SI, Shinoda S 1990. Ecology and seasonal distribution of *Vibrio parahaemolyticus* in aquatic environment of a temperate region. *FEMS Microbiol Ecol* 1: 1-10.

- Colwell RR 1994. Vibrios in the marine and estuarine environment. In 3th International Marine Biotechnology Conference, Tromsoe, Norway, 7-12 Aug.
- Colwell RR, Kaper JB, Joseph SW 1977. *Vibrio cholerae*, *Vibrio parahaemolyticus* and other vibrios: occurrence and distribution in Chesapeake Bay. *Science* 198: 394-396.
- Dalsgaard A, Serichantalg O, Shimada T, Sethabutr O, Echeverria P 1995. Prevalence of *Vibrio cholerae* with heat-stable enterotoxin (NAG-ST) and cholera toxin genes: restriction fragment length polymorphisms of NAG-ST genes among *V. cholerae* O serogroups from a major shrimp production area in Thailand. *J Med Microbiol* 43: 216-220.
- De Paola A, Hopkins L H, Peeler JT, Wentz B, McPhearson RM 1990. Incidence of *Vibrio parahaemolyticus* in U. S. coastal waters and oysters. *Appl Environ Microbiol* 8: 2299-2302.
- Ducklow HW 1983. Production and rate of bacteria in the oceans. *Bio Sci* 33: 494-501.
- Dumontet S, Krovec K, Baloda SB, Grottoli R, Pasquale V, Vannucci S 1996. Ecological relationship between *Aeromonas* and *Vibrio* spp. and planktonic copepods in the coastal marine environment in Southern Italy. *Comp Immunol Microbiol Infect Dis* 19: 245-254.
- Filetici E, Bonadonna L, Ciccozzi M, Anastasio MP, Fantasia M, Shimada T 1997. Phenotypic and genotypic biotyping of environmental strains of *Vibrio cholerae* non-O1 isolated in Italy. *Appl Environ Microbiol* 63: 4102-4106.
- Grimes DJ, Atwell RW, Brayton PR, Palmer LM, Rollis DM, Roszak DB, Singleton FL, Tamplin ML, Colwell RR 1986. The fate of enteric pathogenic bacteria in estuarine and marine environments. *Microbiol Sci* 3: 324-329.
- Hoge CW, Sethabutr O, Bodhidatta L, Echeverria P, Robertson DC, Morris Jr JG 1990. Use of synthetic oligonucleotide probe to detect strains of non-serovar O1 *Vibrio cholerae* carrying the gene for heat-stable enterotoxin (NAG-ST). *J Clin Microbiol* 28: 1473-1476.
- Huq A, Small EB, West PA, Huq MI, Rahman R, Colwell RR 1983. Ecological relationships between *Vibrio cholerae* and planktonic crustacean copepods. *Appl Environ Microbiol* 45: 275-289.
- Huq A, West PA, Small EB, Huq MI, Colwell RR 1984. Influence of water temperature, salinity, and pH on survival and growth of toxigenic *Vibrio cholerae* serovar O1 associated with live copepods in laboratory microcosms. *Appl Environ Microbiol* 48: 420-424.
- Jiang X and Chai TJ 1996. Survival of *Vibrio parahaemolyticus* at low temperatures under starvation conditions and subsequent resuscitation of viable, nonculturable cells. *Appl Environ Microbiol* 62: 1300-1305.
- Jørgensen BB 1983. Processes at the sediment-water interface. In Bolin B and Cook RB ed. The major biochemical cycles and their interactions, Wiley & Sons: 477-515.
- Kaysner CA, Abeyta C, Wekell MM, de Paola A, Stott RF, Leitch M 1987. Virulent strains of *Vibrio vulnificus* isolated from estuaries of the United States West coast. *Appl Environ Microbiol* 53: 1349-1351.
- Kelly MT 1982. Effect of temperature and salinity on *Vibrio (Beneckeia) vulnificus* occurrence in a Gulf Coast environment. *Appl Environ Microbiol* 44: 820-824.
- Klontz CK, Lieb S, Schreiber M, Janowski HT, Baldy LM, Gunn RA 1988. Syndromes of *Vibrio vulnificus* infections. *Ann Intern Med* 109: 318-323.
- Matte GR, Matte MH, Sato MI, Sanchez PS, Rivera IG, Martins MT 1994. Potentially pathogenic vibrios associated with mussels from a tropical region on the Atlantic coast of Brazil. *J Appl Bacteriol* 77: 281-287.
- McCarthy SA 1996. Effects of temperature and salinity on survival of toxigenic *Vibrio cholerae* O1 in seawater. *Microb Ecol* 31: 167-175.
- Oliver JD, Warner RA, Cleland DR 1982. Distribution and ecology of *Vibrio vulnificus* and other lactose-fermenting marine vibrios in coastal waters of the southeastern United States. *Appl Environ Microbiol* 44: 1404-1414.
- O'Neill KR, Jones SH, Grimes DJ 1992. Seasonal incidence of *Vibrio vulnificus* in the Great Bay estuary of New Hampshire and Maine. *Appl Environ Microbiol* 58: 3257-3262.
- Ortigosa M, Esteve C, Pujalte MJ 1989. Vibrio species in seawater and mussels: Abundance and numerical taxonomy. *Syst Appl Microbiol* 12: 316-325.
- Ramamurthy T, Albert MJ, Huq A, Colwell RR, Takeda Y, Shimada T, Mandal BK, Nair GB 1994. *Vibrio mimicus* with multiple toxin types isolated from human and environmental sources. *J Med Microbiol* 40: 194-196.
- Rhodes JB, Smith Jr HL, Ogg JE 1986. Isolation of non-O1 *Vibrio cholerae* serovars from surface waters in western Colorado. *Appl Environ Microbiol* 51: 1216-1219.
- Russo A and Artegiani A 1996. Adriatic Sea hydrography. *Sci Mar* 60: 33-43.
- Tamplin ML, Rodrich GE, Blake NJ, Cuba T 1982. Isolation and characterization of *Vibrio vulnificus* from two Florida estuaries. *Appl Environ Microbiol* 44: 1466-1470.
- Tamplin ML, Rodrich GE, Blake NJ, Bundy DAP, Alexander L 1983. Public health aspects of halophilic vibrios in Jamaica. *West Indian Med J* 32: 147-151.
- Venkateswaran K, Takai T, Navarro IM, Nakano H, Hashimoto H, Siebeling RJ 1989. Ecology of *Vibrio cholerae* non-O1 and *Salmonella* spp. and role of zooplankton in their seasonal distribution in Fukuyama coastal waters, Japan. *Appl Environ Microbiol* 55: 1591-1598.
- Venkateswaran K, Kiiyukia C, Nakanishi K, Nakano H, Matsuda O, Hashimoto H 1990. The role of sinking particles in the overwintering process of *Vibrio parahaemolyticus* in a marine environment. *FEMS Microbiol Ecol* 2: 156-166.
- Wong HC, Ting SH, Shieh WR 1992. Incidence of toxigenic vibrios in foods available in Taiwan. *J Appl Bacteriol* 73: 197-202.
- Wright AC, Hill RT, Johnson JA, Roghman MC, Colwell RR, Morris Jr JG 1996. Distribution of *Vibrio vulnificus* in the Chesapeake Bay. *Appl Environ Microbiol* 62: 717-724.

Reçu le 4 décembre 1998; received December 4, 1998
Accepté le 29 juillet 1999; accepted July 29, 1999

HYDROBIOLOGICAL, PHYSICAL AND CHEMICAL CHARACTERISTICS AND SPATIO-TEMPORAL DYNAMICS OF AN OLIGOTROPHIC MEDITERRANEAN LAGOON: THE ETANG DE LA PALME (FRANCE)

M. WILKE*, H. BOUTIERE**

* Laboratoire d'Ictyologie Tropicale et Méditerranéenne, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Université de Perpignan, 66860 Perpignan Cedex, France, e-Mail: hydrobio@club-internet.fr

** Observatoire Océanologique de Banyuls-sur-Mer, Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), 66650 Banyuls-sur-Mer, France

MEDITERRANEAN LAGOON
OLIGOTROPHY
EUTROPHICATION
SALINITY
OXYGEN
REDOX POTENTIAL
PH
SPATIO-TEMPORAL DYNAMICS
SEASONALITY

ABSTRACT. – The Mediterranean lagoon of La Palme was studied from October 1994 to December 1998. Approximately 230 surveys were made with over 15,000 measurements of physico-chemical parameters (temperature, pH, dissolved oxygen, oxygen saturation, salinity, conductivity, redox potential and tributaries water flow). Approximately 400 chemical analyses of the main nutrients as well as more than 1,000 observations on flora, fauna and sediment were made. The La Palme lagoon was found to be one of the rare oligotrophic Mediterranean lagoons with very good water quality. The measured parameters were found to follow a well-defined seasonal rhythm in spite of large absolute variations and inter-annual differences. In spite of heavy transformations in the last century, the catchment area as well as the entrance channel to the open sea remain relatively natural. Special observations on the karstic springs show that they have great influence on the water balance. Via the catchment area meteorological conditions directly and indirectly influence strongly the conditions inside the lagoon. The exchange with the open sea buffers the extreme amplitude of abiotic parameters inside the lagoon but the lagoon "character" seems to be determined by sediment and nutrient input from the catchment area. The Etang de La Palme could serve as an excellent example of spatio-temporal dynamics inside undisturbed oligotrophic coastal lagoons.

LAGUNE MÉDITERRANÉENNE
OLIGOTROPHIE, EUTROPHISATION
SALINITÉ
OXYGÈNE
POTENTIEL REDOX
PH
DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE
RYTHMES SAISONNIERS

RÉSUMÉ. – La lagune méditerranéenne de La Palme a été étudiée entre octobre 1994 et décembre 1998. Pendant ce laps de temps, environ 230 sorties ont permis de réaliser plus de 15.000 mesures physico-chimiques (température, pH, oxygène dissout, taux de saturation en oxygène, conductivité, salinité, potentiel redox, débit des arrivées d'eau douce). Environ 400 dosages des principaux nutriments et plus de 1.000 observations des sédiments, de la flore et de la faune ont été exécutés. Ces mesures et ces observations montrent que l'étang de La Palme est l'une des rares lagunes oligotrophes méditerranéennes dont l'eau soit de bonne qualité. Les variables mesurées ont révélé l'existence d'un rythme saisonnier bien établi, en dépit des grandes variations de ces facteurs, tant en valeurs absolues qu'en fluctuations interannuelles. Malgré d'importants changements depuis le 19^e siècle, le bassin versant et le chenal de communication avec la mer sont demeurés relativement naturels. Un suivi précis des sources karstiques a montré l'importance de leurs apports dans le bilan hydrique de l'étang. Par le bassin versant, les phénomènes météorologiques influencent fortement, directement et indirectement, les conditions de milieu à l'intérieur de la lagune. Les échanges avec la mer amortissent l'amplitude des variations des paramètres abiotiques internes à la lagune, cependant les caractéristiques du milieu semblent être déterminées principalement par les apports sédimentaires et en nutriments qui proviennent du bassin versant. L'étang de La Palme constitue un excellent exemple de dynamique spatio-temporelle d'un milieu lagunaire oligotrophe méditerranéen peu perturbé.

INTRODUCTION

The French Mediterranean coastal zone is covered by a great number of lagoons with a total surface of about 40,000 ha. These water bodies are separated from the sea by a sandy barrier, interrupted by one or more channels remaining open at least intermittently. The channels enable the exchange of water, sediment, flora and fauna with the sea. Because of the general shallowness of the water bodies, the extreme weather conditions in the Mediterranean and the seasonal pattern of human activities like tourism, the physical, chemical and hydrobiological characteristics of the lagoons vary greatly. Under these conditions, euryhaline and eurythermal flora and fauna were found with a large number of species needing migration to the open sea for reproduction.

Considered during centuries as insanitary, source of malaria, cholera and other water borne diseases as well as places of high risks of severe floodings, Mediterranean lagoons were dried out and surrounding wetlands were drained and diked. During the last 30 years, this massive loss and degradation have been accelerated by urbanisation, particularly for the development of tourism and the construction of necessary infrastructure. Natural processes in the wetlands have been greatly modified. Together with increasing environmental stress and nutrient load, these modifications frequently cause critical situations with eutrophication crises, excessive phytoplankton blooms and anoxic conditions. Today every Mediterranean lagoon has been modified by humans and most of them have become typical eutrophic ecosystems with unstable conditions for aquatic life.

The history of research on Mediterranean lagoons began in 1897 with the important study undertaken by Gourret on lagoon fisheries. During the first half of the 20th century, researchers visited these ecosystems especially to find new species of invertebrates. Only in the 1950s the ecology of Mediterranean lagoons was studied for the first time (Petit & Schachter 1951, Petit 1953, 1962, etc.). In the 1960s and 70s research turned to migration and reproduction of fauna in particular of fish (Cambrony 1977, Hervé 1978, etc.). Today, questions concerning public health, contamination of shellfish by faecal bacteria and toxic algae as well as the quality of bathing waters are in the centre of interest (Anonyme 1995, Le Bec *et al.* 1997).

However, the spatio-temporal dynamics, the water, salt and heat balance as well as the exchange processes between lagoons and open sea are still poorly understood. A research program of the Centre of Hydrobiological Studies (Perpignan, France) started in 1994 on several French

Mediterranean lagoons. It was soon apparent that the lagoon of La Palme had not been well studied in the past (Wilke & Boutière 1998) in spite of the existence of several interesting particularities: the water quality is excellent, eutrophication crises are nearly totally absent, the catchment area is only slightly disturbed by humans and, most importantly, the lagoon possesses an unmodified connection with the open sea, evolving freely on the sandy beach, opening, displacing and closing as a function of the meteorological conditions.

The present study is the third part of a research program aiming to contribute to an increased knowledge of the spatio-temporal dynamics inside Mediterranean lagoon ecosystems. In particular three lagoons have been studied: the Etang de Canet, artificially closed (Wilke 1998), the Etang de Salses-Leucate, artificially opened (Wilke 1999) and the Etang de La Palme with an unmodified opening to the sea. The spatio-temporal variations of the hydrobiological, physical and chemical parameters of the lagoon waters and the influence of fresh water and karstic springs on the water body in consideration of the oligotrophic character of the La Palme lagoon will be described. The main objective is to find out whether the measured parameters follow well-defined cycles in spite of their extreme variability and how these cycles are eventually influenced by meteorological conditions.

MATERIAL AND METHODS

1. The La Palme lagoon: The La Palme lagoon is situated approximately 60 km north of the French Spanish Mediterranean border. As this lagoon has never been fully studied in the past, even topographical characteristics like water depth, water volume, surface, etc. had not been established before the present study. The maximum length of the principal part of the lagoon is 4.5 km and its maximum width 2 km. The water depth has been estimated between 0.3 and 1.5 m, the surface with about 600 ha and the volume between 1.5 and 6 Million m³. The lagoon is separated from the sea by a sandy barrier up to 1.5 km in width.

Several aspects of benthic fauna (Ax 1956, Mars 1966, Cantrelle, 1979, Lecomte-Finiger 1983) and fish feeding and migration (Gourret 1897, Cantrelle 1979, Quignard & Zaouali 1980, Lecomte-Finiger 1983, Cambrony 1983, 1984, Bourquard 1985) have been studied in the past. However before 1994, no general study has been undertaken focussing on the lagoon of La Palme and its ecology. The interactions between the biotic and abiotic environment remained unknown.

The construction of a railway track in 1870 with a three meter high dam closed three of the four entrance channels between the lagoon and the open sea. The installation of a salt evaporation facility in the 1920s separated a surface of about 430 ha from the lagoon. The construction of several dams and roads in the last

century considerably changed the landscape. Humans significantly changed the topography and dynamics of the lagoon, but the catchment area was little changed. For example, the lagoon receives still a relatively small quantity of waste water. In contrast to most other French Mediterranean lagoons, the La Palme lagoon has no seaside resorts or industries nearby.

Several authors analysed abiotic parameters of the lagoon in the past (Gourret 1897, Petit & Schachter 1951, Ax 1956, CERIC 1975, Cantrelle 1979, Bourquard 1985), but no regular physico-chemical or chemical analyses of water were made and the abiotic conditions and cycles inside the lagoon have not been described. Our bibliographic study on the lagoon of La Palme has shown that during about 100 years (1896–1994) less than 30 analyses of salinity and only 2 measurements of pH, dissolved oxygen and water temperature have been made (Wilke & Boutière 1998).

2. The catchment area: The lagoon receives fresh water from a relatively small catchment area (about 65 km²). Several small streams, all flowing intermittently, are situated on the north-western side of the lagoon. Several karstic springs, situated on the western shore of the lagoon flow during the whole year. The geological, biological and hydrological features of the largest were studied by Kiener & Petit (1968) and Erre (1977). The outflow of these springs is weakly brackish (about 5 g/l) because of subterranean contact with salt water that mixes with the fresh karstic water. Two small channels border the salt fields to prevent fresh water intrusion and to empty the salt basins. Their flow is intermittent. No study has been undertaken in the past on water flow and physico-chemical characteristics of the fresh water input.

3. The climatic conditions: The lagoon of La Palme is situated in the north Mediterranean climatic zone with mild winters, hot summers with intense dryness and relatively little annual rainfall. A great irregularity of climatic conditions between different years can be observed. The mean temperature of the last ten years is 15.4 °C with an absolute minimum of -4.5 °C and an absolute maximum of 41.0 °C. There are approximately 2,600 h of sunshine per year with a maximum of 10.2 h per day in July and a minimum of 4.5 h in December. Rainfall is approximately 600 mm per year with October being generally the wettest month and July the driest. The maximum daily rainfall can reach about 200 mm causing significant floods. The north-westerly wind, often very dry and reaching up to 60 m/s, and the south-easterly sea wind, normally wet and accompanied by heavy rainfall dominate. Between 1950 and 1980 131 stormy days (wind speeds of more than 16 m/s) occurred per year. The years 1996 and 1997 were particularly stormy with 232 days of wind velocity exceeding 16 m/s and 43 days with more than 28 m/s (Ascensio 1984, Anon 1998).

4. Sampling: Water samples were taken on foot approximately 10 m from the shore and at least 30 cm water depth, using an adjustable-length hand sampler including a 1-L HDPE beaker. The sites of the sampling stations are indicated on figure 1a. A total of 4 stations were sampled in the lagoon (L1 to L4), 1 station in the

entrance channel (EC), 4 stations in fresh water streams (F1 to F4), 2 stations in the salt fields bordering channels (S1, S2) and 4 stations at the most important karstic springs (K1 to K4). Weekly sampling was carried out at the same time each day (10 a.m. to 1 p.m.) to avoid variation in the physico-chemical measurements caused by diurnal variations (temperature changes, insolation, photosynthesis, etc.). About 100 physico-chemical data series were taken by boat over the whole lagoon during two days (04/06/98 and 05/06/98) to determine the spatial variation as well as the short time changes of water parameters between morning (9 a.m. to 11.30 a.m.) and afternoon (2 p.m. to 4.30 p.m.). Vegetal biomass samples have been taken by placing a metallic frame of 0.25 m² on the ground and extracting all plants. Samples of sediment were collected with the help of a simple PVC-Corer (diameter 6 cm, area 28 cm², length 50 cm).

5. Analyses

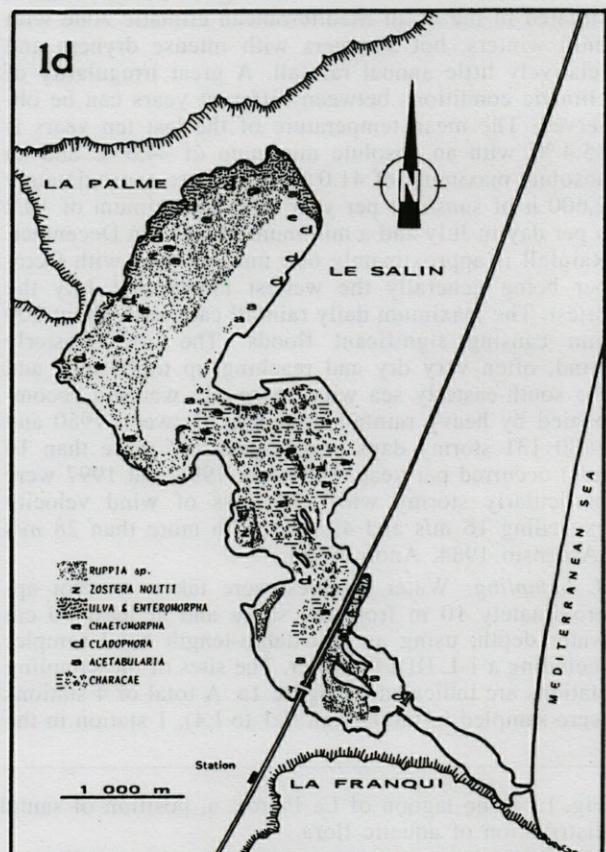
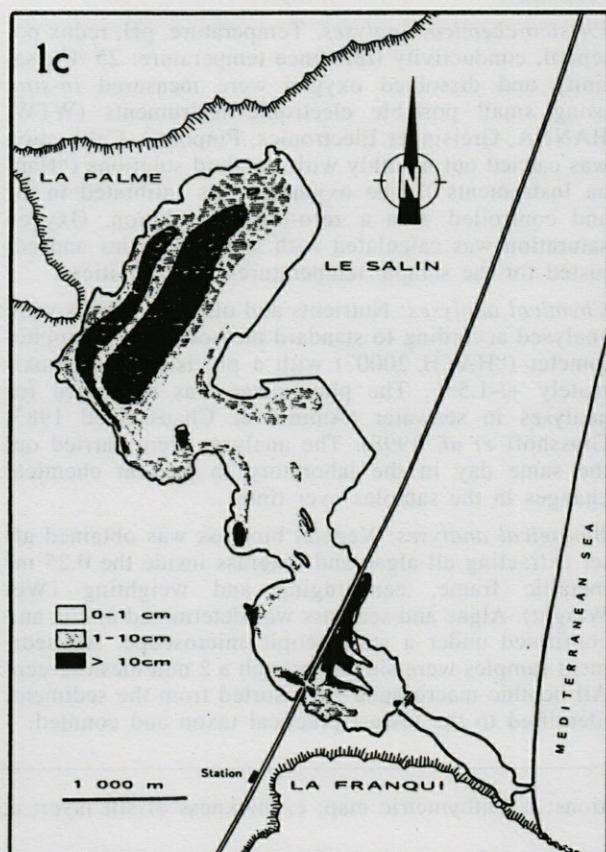
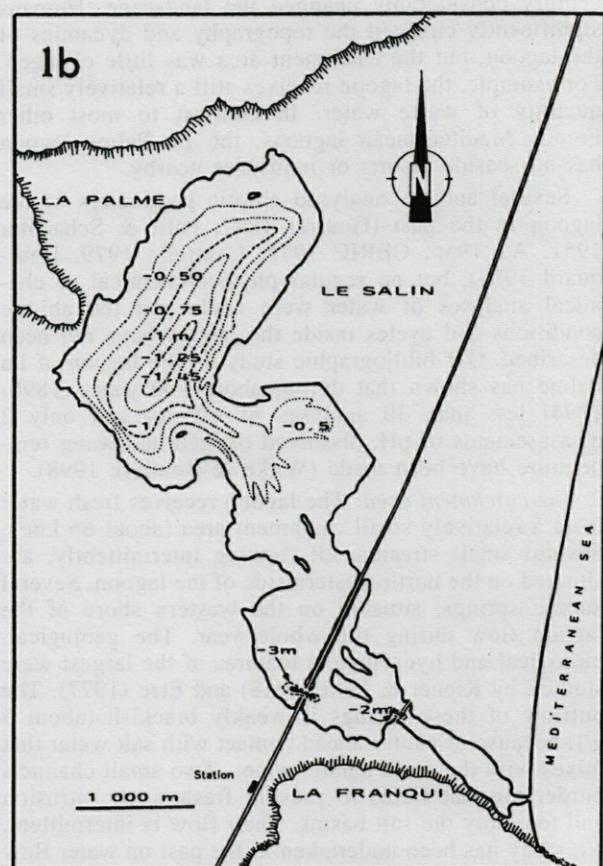
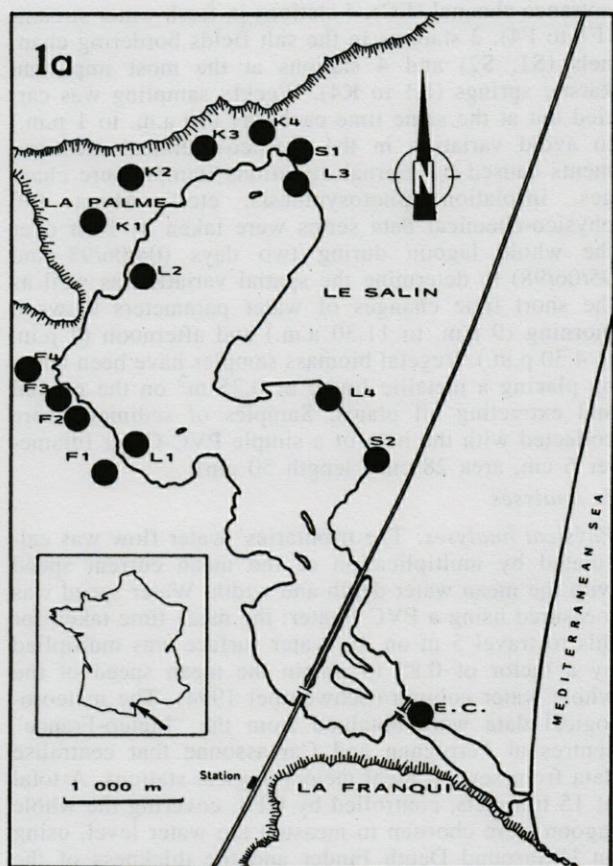
Physical analyses: The tributaries' water flow was calculated by multiplication of the mean current speed with the mean water depth and width. Water speed was measured using a PVC floater: the mean time taken for this to travel 5 m on the water surface was multiplied by a factor of 0.85 to obtain the mean speed of the whole water column (Schwoerbel 1994). The meteorological data were obtained from the "Meteo-France" centres at Perpignan and Carcassonne that centralise data from several local meteorological stations. A total of 15 transects, controlled by GPS, covering the whole lagoon were chosen to measure the water level, using an Ultrasound Depth Finder and the thickness of the alluvium layer, using a graduated metal bar in 10 m steps. Sediment samples were fixed in a 10 % formalin solution.

Physico-chemical analyses: Temperature, pH, redox potential, conductivity (reference temperature: 25 °C), salinity and dissolved oxygen were measured *in-situ*, using small portable electronic instruments (WTW, HANNA, Greisinger Electronics, Pinpoint). Calibration was carried out monthly with standard solutions ("Hanna Instruments"). The oxymeter was calibrated in air and controlled with a zero-oxygen solution. Oxygen saturation was calculated with standard tables and adjusted for the sample temperatures and salinities.

Chemical analyses: Nutrients and other chemicals were analysed according to standard methods by spectrophotometer ("HACH 2000") with a precision of approximately +/-1.5 %. The photometer was calibrated for analyses in seawater (Aminot & Chaussepied 1983, Grasshoff *et al.* 1998). The analyses were carried out the same day in the laboratory to prevent chemical changes in the samples over time.

Biological analyses: Vegetal biomass was obtained after extracting all algae and seagrass inside the 0.25 m² metallic frame, centrifuging and weighting (Wet Weight). Algae and seagrass was determined *in situ* and confirmed under a stereoscopic microscope. All sediment samples were sieved through a 2 mm mesh screen. All benthic macrofauna were sorted from the sediment, identified to the lowest practical taxon and counted.

Fig. 1. – The lagoon of La Palme. a, position of sampling stations; b, bathymetric map; c, thickness of silt layer; d, distribution of aquatic flora.



RESULTS

1. General characteristics

The field study determined the surface of the lagoon to be a total of 500 ha, with half taken by the north-western basin (265 ha) and about 170 ha by the central basin. The two basins south of the railway track are about 60 ha.

Bathymetry: The north-western basin is the deepest with a mean depth of 0.70 m under sea level and a maximum depth of 1.70 m. The central basin is less deep with a mean value of about 0.30 m and a maximum rarely deeper than 1 m. The sector south of the railway track has a mean depth of only 15 centimetres (Fig 1b).

The water level of the lagoon can vary between -0.30 m and +0.85 m during the year with minimum values in summer (absolute minimum generally in August) and maximum values in winter (absolute maximum generally in December). During one week, the water level could change 30 cm. During periods of maximum water level, the depth of the water column can reach about 2.50 m.

The lagoons' water volume can change considerably as a function of its water level. For a water level of 0.00 m (lagoon level = sea level) the lagoon's water volume is about 3.3 Million m³ with about 70 % for the north-western basin and 25 % for the central basin.

Figure 1c shows the ground structure and the thickness of the silt layer. The ground of the lagoon is mostly sandy, only the region close to the small rivers in the western part of the north-western basin is mostly silty. The silty part of the sediment decreases and the sandy part increases when approaching the entrance channel to the Mediterranean. Parts of the lagoon are covered by marine mussel shells.

2. Hydrobiology of the lagoon

Aquatic flora

Figure 1d shows the distribution of seagrass and algae in the lagoon. The lagoon is mainly covered by the seagrass species *Ruppia* and *Zostera noltii*. Two species of *Ruppia* were found: *R. maritima* covering mainly the north-western basin and *R. rostellata* covering the less deep regions of the southerly basins. In the zones close to the mouths of the karstic springs *Potamogeton pectinatus*, *Myriophyllum*, *Ceratophyllum* and *Zanichelia* have been found. About 36 % of the north-western basin is covered by seagrass nearly exclusively *Ruppia*. Vegetal biomass analyses

show an increasing gradient from 224 g wet weight per m² in the North of the basin up to 2,932 g wet weight per m² in the South of the zone covered. The mean value is approximately 1,660 g/m² which corresponds to about 1,200 tonnes of wet seagrass weight for the whole lagoon.

No phytoplankton bloom was observed between October 1994 and December 1998. Several species of macrophytic algae were found in the lagoon of La Palme but never causing blooms. *Ulva lactuca* and *Enteromorpha intestinalis* have been found mainly nearby the mouths of the karstic springs in the western part of the north-western basin. *Chaetomorpha*, covering the border of the *Ulva* and *Enteromorpha* area, produced high biomasses with mean values of about 2,300 g wet weight per m². *Acetabularia mediterranea* was found in abundance in the central basin on sandy grounds with a low water depth. Large areas of the central basin are covered by Characeae (*Lamprothamnium papulosum*, *Chara canescens*, *C. gallioides*) with wet weights of 552 g/m² reached by the dominant species *L. papulosum*. Several species of *Cladophora* were found in the lagoon as well as red algae *Gracilaria* sp. but no brown algae and no xenobiotic algae such as *Sargassum* or *Undaria* were present.

Aquatic fauna

Several species of mollusca were collected in the lagoon of La Palme, the most common being *Abra alba*, *Loripe lacteus*, *Ceratodesmus glaucum* and *Mytilus galloprovincialis*. Densities of *Abra* and *Loripe* are comparable with no predominance (700 *Abra*/m², 670 *Loripe*/m²) but high variations between basins.

Ceratodesmus has been determined with about 20 individuals per m² in the central basin. A mean weight of 1 g flesh and 2.2 g shell per mussel gives a total biomass of about 100 tonnes chair and 220 tonnes calcareous shell material for the whole lagoon. *Mytilus* densities are very variable with a mean density of about 0.85 mussels per m². The maximum density has been found with 7 ind./m² for an average length of 6.4 cm.

For the other species of mollusca determined (*Donax* sp., *Tapes decussatus*, *Hydrobia* sp., *Neritula neritea*, *Retusa truncata*, *Pirenella conica*, *Potamopyrgus jenkinsis* and *Turitella* sp.) no biomass and density measurements were made because of their low densities.

Three species of decapodes were identified: *Carcinus mediterraneus*, *Crangon crangon*, and *Leander serratus*.

Quantification of isopods gave mean values for *Idothea baltica* of 1,044 ind./m² and 248 ind./m² for *Idothea granulosa* and for amphipodes *Gam-*

marus griseus 856 ind./m² and *Gammarus pinksii* 148 ind./m².

The following fish species were found frequently: *Anguilla anguilla*, *Atherina boyeri*, *Belone belone*, *Blennius pavo*, *Gobius niger*, *Liza aurata*, *Mugil cephalus*, *Potamoschistus microps*, *Potamoschistus minutus*, *Sparus aurata* and *Syngnathus* sp.

3. Physical and chemical dynamics

Absolute variations

The mean values and the absolute minima and maxima of all parameters measured inside the lagoon waters during the whole study period are given in table I. The total amplitude between absolute minimum and absolute maximum is for salinity 71.6 %, for conductivity 91.0 mS/cm, for water temperature 32.3 °C, for pH 1.7 units, for redox potential 360 mV, for dissolved oxygen 14.1 mg/l and for oxygen saturation 247 %.

Variations between morning and afternoon

The measurement of 100 data series in the morning and the afternoon during two days show for those sampling points situated between 40 and 160 cm water depth (no difference of mean depths

between morning and afternoon) the following results: no difference between morning and afternoon values was found for salinity and conductivity. The water temperature rose the first day 0.9 °C (3.6 %) and the second day 2.2 °C (9.1 %) between morning and afternoon. pH values were unchanged the first day and raised 2.4 % the second day, redox potential changings were variable with raising values (+19.6 %) the first day and falling values (-17.8 %) the second day. The concentrations of dissolved oxygen and the oxygen saturation were the most influenced by sampling time: The first day the oxygen values rose 21.6 % and the second day 20.0 % the afternoon, the oxygen saturation rose 21.3 % the first day and 23.4 % the second day.

Weekly variations

The weekly variations in rainfall are shown for the whole period in figure 2a. Generally the greatest weekly rainfall was observed between October and March, exceeding 80 mm several times. In summer, weekly rainfall remained generally below 40 mm. Air temperature is shown in Figure 2b. Maximum temperatures were generally observed in July (approximately 30 °C) and minimum temperatures in January (0 to 5 °C). Difference between average weekly minimum and maximum was about 5 °C.

Table I. – Variations of all studied parameters in the lagoon (values during the whole studied period, in winter and in summer).

Table II. – Spatial variations of physico-chemical parameters inside the lagoon (L1 to L4) and between lagoon and entrance channel (EC) the same sampling day.

I.

Measured parameter	Winter values			Whole study period values			Summer values		
	min	medium	max	min	medium	max	min	medium	Max
Salinity, %	3.6	27.1	59.9	3.6	29.8	75.5	7.9	32.6	75.5
Conductivity, mS/cm	6.1	39.7	77.3	6.1	43.5	97.1	11.5	47.3	97.1
Water temperature, °C	2.0	11.9	22.0	2.0	16.4	34.3	8.6	21.1	34.3
pH	7.5	8.2	9.1	7.5	8.3	9.2	7.6	8.4	9.2
Redox potential, mV	-65	110	200	-160	100	200	-160	90	195
Dissolved oxygen, mg/l	3.9	10.0	16.0	2.1	9.5	16.2	2.1	9.0	16.2
Oxygen saturation, %	51	109	198	28	115	275	28	122	275
Nitrates, mg N-NO ₃ /l	< d.l.	0.02	0.04	< d.l.	0.05	0.45	< d.l.	0.08	0.45
Nitrites, mg N-NO ₂ /l	< d.l.	0.001	0.002	< d.l.	0.001	0.002	< d.l.	0.001	0.002
Ammonium, mg N-NH ₄ /l	< d.l.	0.06	0.12	< d.l.	0.08	0.60	< d.l.	0.09	0.60
Inorganic nitrogen, mg N/l	0.02	0.03	0.12	0.01	0.06	0.21	0.02	0.08	0.21
Phosphates, mg PO ₄ /l	0.02	0.17	0.80	0.02	0.11	0.80	0.02	0.06	0.16
Silicates, mg SiO ₂ /l	0.04	0.18	0.43	0.04	0.41	2.20	0.13	0.64	2.20

II.

Measured parameter	Absolute variations			Spatial variations	
	Lagoon		Entrance channel	4 lagoon stations	
	Medium (min - max)	Medium (min - max)	Medium	(max)	Entrance channel
Salinity, %	28.4 (9.6 - 47.6)	37.9 (18.2 - 53.3)	4.5	(17.2)	12.0 (28.9)
Conductivity, mS/cm	43.7 (15.8 - 69.8)	56.9 (27.5 - 77.1)	6.5	(22.6)	16.1 (41.8)
Water temperature, °C	15.3 (2.3 - 28.6)	15.3 (4.1 - 27.5)	1.3	(3.2)	0.7 (2.3)
pH	8.2 (7.6 - 9.3)	8.2 (8.0 - 8.5)	0.2	(0.8)	0.1 (0.5)
Redox potential, mV	95 (-160 - +176)	100 (+43 - +175)	35	(240)	25 (250)
Dissolved oxygen, mg/l	10.5 (2.1 - 16.0)	9.6 (6.4 - 14.0)	2.8	(10.7)	2.0 (7.4)
Oxygen saturation, %	125 (28 - 215)	118 (92 - 170)	37	(152)	30 (96)

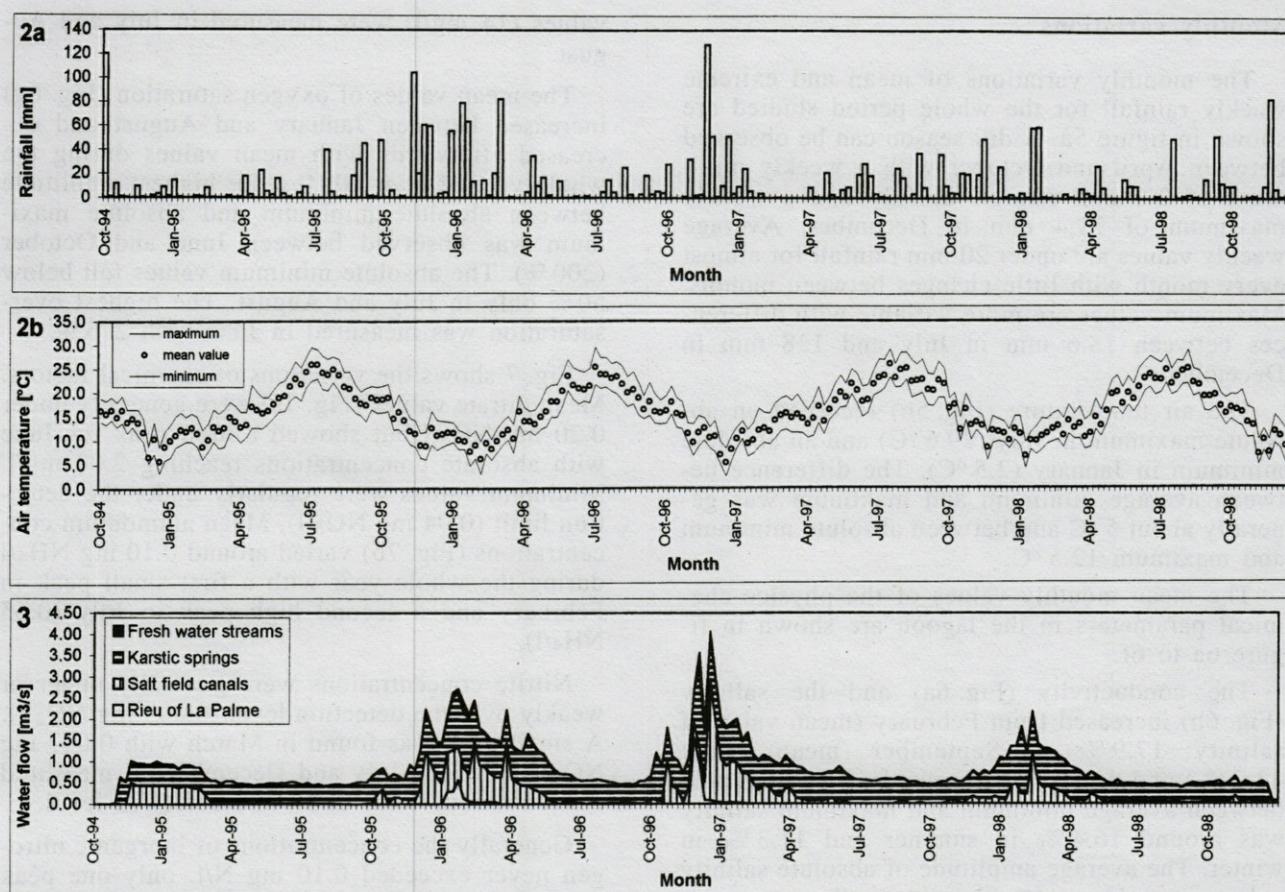


Fig. 2,3. – 2 : Weekly variations of weather conditions. a, Total weekly rainfall; b, Air temperature (mean values, average minimum and maximum). 3 : Total weekly water flow of tributaries.

The average weekly water flow (Fig. 3) of all karstic springs was relatively stable over the whole year (about $1\text{ m}^3/\text{s}$). All other sources of fresh or brackish water were almost non-existent in summer but could reach up to $3\text{ m}^3/\text{s}$ in winter with a maximum flow generally observed around January. The northern of the two channels bordering the salt fields (S1) was, with about 80 % of their total flow, the most important. The Rieu of La Palme was observed flowing twice during the study period (January 1996 and December 1996), the rest of the time the riverbed was dry. The four fresh water streams on the western side of the lagoon did not contribute in a significant way to the water input from the catchment area.

The weekly variations of the physico-chemical parameters inside the lagoon are shown in the figures 4a to 4g. Conductivity (Fig. 4a) and salinity (Fig. 4b) generally increased gradually in early spring and decreased more sharply in autumn. Results of the study showed different levels of salinity and conductivity with highest values in 1995 and the lowest values in 1996. At the end of the study period the values rested on a high level and no decrease has been observed. Water temperature (Fig. 4c) was generally at a maximum

in July and at a minimum in January. The pH values (Fig. 4d) varied around a pH of 8.4, with generally a difference between the extreme weekly values of about 0.5 units.

The measurements of redox potential (Fig. 4e) were not available before December 1996. Generally the redox potential was higher in winter than in summer when negative values could be observed. Apart from the four times when negative values were reached, only small differences between weekly maxima and minima were measured.

The concentration of dissolved oxygen (Fig. 4f) varied around 10 mg/l during the whole study period. Generally the conditions were more variable in summer with a higher amplitude between minima and maxima.

The values of oxygen saturation (Fig. 4g) follow the concentrations of dissolved oxygen with mean values generally around 110 %. The maximal saturation is generally reached around July with values of more than 200 %.

Monthly variations

The monthly variations of mean and extreme weekly rainfall for the whole period studied are shown in figure 5a. A dry season can be observed between April and October with a weekly minimum of 2.6 mm rainfall in July and a weekly maximum of 21.4 mm in December. Average weekly values are under 20 mm rainfall for almost every month with little changes between months. Maximum values are more variable with differences between 18.6 mm in July and 128 mm in December.

The air temperature (Fig. 5b) recorded an absolute maximum in July (29.6°C) and an absolute minimum in January (2.5°C). The difference between average minimum and maximum was generally about 5°C and between absolute minimum and maximum 12.5°C .

The mean monthly values of the physico-chemical parameters in the lagoon are shown in figure 6a to 6f.

The conductivity (Fig. 6a) and the salinity (Fig. 6b) increased from February (mean value of salinity: 17.9‰) to September (mean value: 43.2‰) and decreased afterwards. The amplitude between average minimum and maximum salinity was around 16.4‰ in summer and 11.3‰ in winter. The average amplitude of absolute salinity values was about 41‰ throughout the year.

The water temperature (Fig. 6c) increased between January and August and decreased during the rest of the year. The temperature changes were very regular and the difference between average minimum and average maximum was about 2°C .

The pH (Fig. 6d) rose between January and July. The difference between average monthly minimum and maximum was generally about 0.3 units but was 0.5 pH units in summer. The highest variations between absolute values occurred in March and between July and September.

The redox potential (Fig. 6e) decreased between January and September and increased afterwards. Negative values could be reached between July and October. Between November and March the absolute variations were smaller (average difference: 120 mV) than in summer (average difference: 195 mV). The highest amplitude between extreme values was reached in August with 310 mV, the lowest in November with 90 mV.

The average concentrations of dissolved oxygen (Fig. 6f) decreased between January and October and rose afterwards. The lowest values (2 mg/l) as well as the highest amplitude between extreme

values (14 mg/l) were measured in July and August.

The mean values of oxygen saturation (Fig. 6g) increased between January and August and decreased afterwards with mean values during the whole year of over 100%. The highest amplitude between absolute minimum and absolute maximum was observed between June and October (200%). The absolute minimum values fell below 50% only in July and August. The highest oversaturation was measured in June with 275%.

Fig. 7 shows the variations of chemical factors. Mean nitrate values (Fig. 7a) were generally under 0.20 mg NO_3/l but showed a high peak for June with absolute concentrations reaching 2.00 mg/l. Minimum values were regularly under the detection limit (0.04 mg NO_3/l). Mean ammonium concentrations (Fig. 7b) varied around 0.10 mg NH_4/l during the whole year with a first small peak in February and a second high peak in July (0.65 NH_4/l).

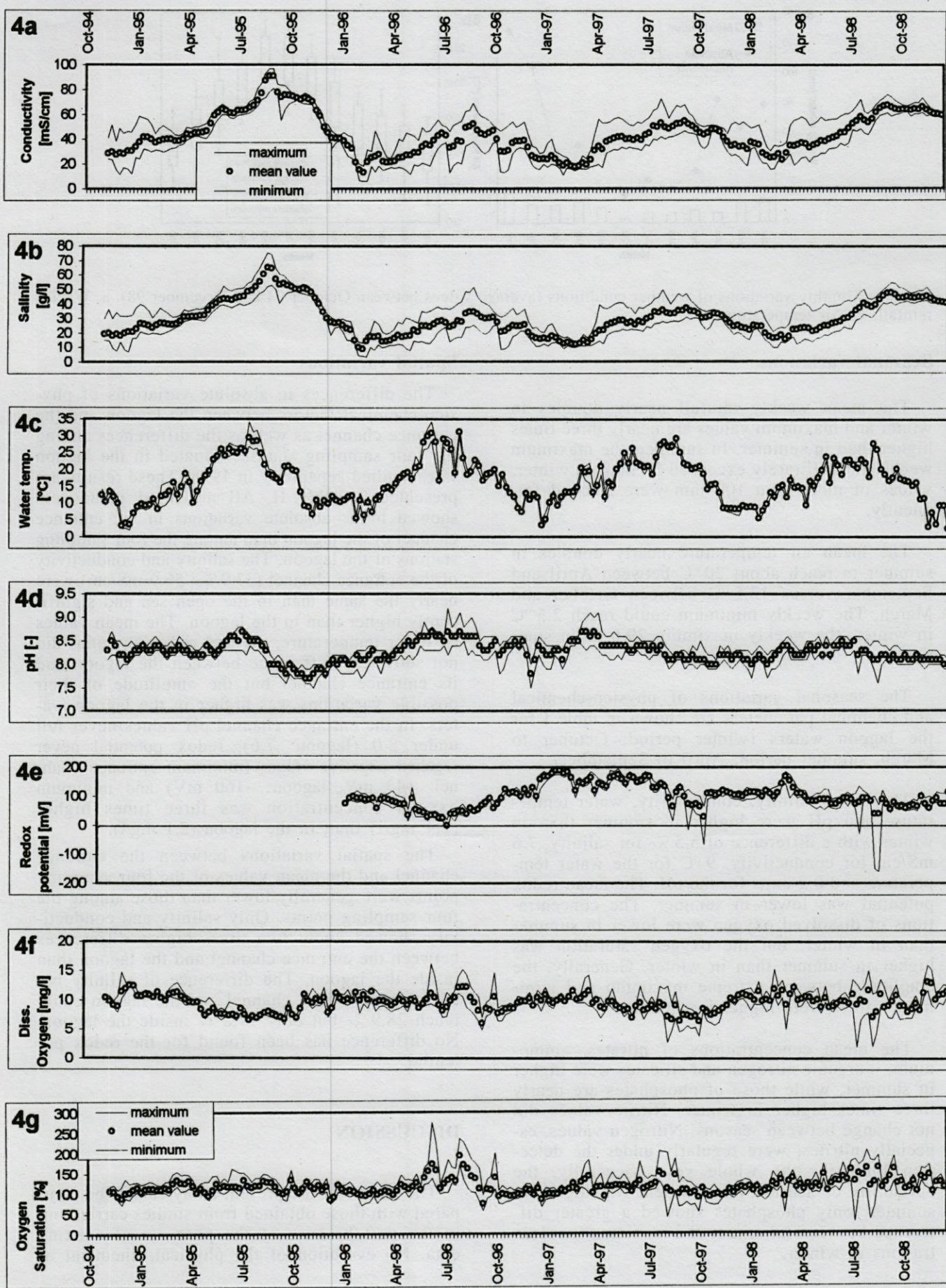
Nitrite concentrations were generally under or weakly over the detection level (0.003 mg NO_2/l). A small peak was found in March with 0.007 mg NO_2/l . Between July and December all measured concentrations were under the detection level.

Generally the concentrations of inorganic nitrogen never exceeded 0.10 mg N/l, only one peak was measured in June with 0.21 mg N/l, decreasing afterwards to reach 0.10 mg N/l again in August. The relation between nitrate nitrogen and ammonium nitrogen presented variations between 25 to 55% of nitrate from the total inorganic from January to April. In May, the inorganic nitrogen formed for 100% by nitrates, decreasing in June to 80% and to 10% in August before a raising in August and September (30%) and a new 100% value in October. In November and December the nitrates were absent and the ammonium nitrogen formed 100% of the total inorganic nitrogen. The part of nitrite was insignificantly small in the total inorganic nitrogen.

The concentrations of phosphates (Fig. 7c) showed a peak in March with a maximum of 0.80 mg PO_4/l . The rest of the year the concentrations were relatively stable with values around 0.06 mg PO_4/l .

The concentrations of silicates (Fig. 7d) increased from April to reach an absolute maximum of 2.20 mg SiO_2/l in August. Between May and August the mean concentrations were up to 10 times higher than during the rest of the year, when mean values varied around 0.15 mg SiO_2/l .

Fig. 4. – Weekly variations of physico-chemical parameters inside the lagoon. a, Salinity; b, Conductivity; c, Water temperature; d, pH; e, Redox potential; f, Dissolved oxygen; g, Oxygen saturation.



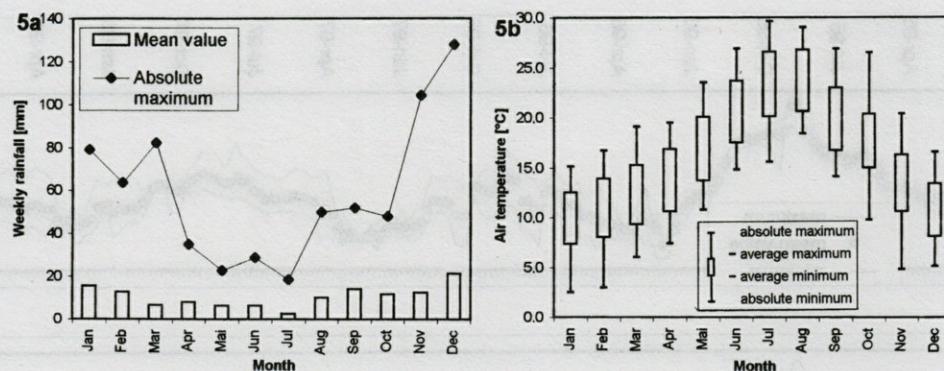


Fig. 5. – Monthly variations of weather conditions (average values between October 94 and December 98). a, Weekly rainfall; b, Air temperature.

Seasonal variations

The mean weekly rainfall nearly doubles in winter and maximum values are nearly three times higher than in summer. In summer, the maximum weekly rainfall rarely exceeded 30 mm. In winter, values of more than 100 mm were reached frequently.

The mean air temperature nearly doubles in summer to reach about 20 °C between April and September versus 12.5 °C between October and March. The weekly minimum could reach 2.5 °C in winter, the weekly maximum 29.6 °C in summer.

The seasonal variations of physico-chemical and chemical parameters are shown in table I for the lagoon waters (winter period: October to March, summer period: April to September).

The mean salinity, conductivity, water temperature and pH were higher in summer than in winter with a difference of 5.5 % for salinity, 7.6 mS/cm for conductivity, 9 °C for the water temperature and 0.2 units for the pH. The mean redox potential was lower in summer. The concentrations of dissolved oxygen were lower in summer than in winter, but the oxygen saturation was higher in summer than in winter. Generally, the amplitude between extreme maximum and minimum values were higher in summer.

The mean concentrations of nitrates, ammonium, inorganic nitrogen and silicates were higher in summer, while those of phosphates are nearly three times higher in winter. Nitrite values did not change between seasons. Nitrogen values, especially nitrites, were regularly under the detection limit for the whole year. Generally, the variability of nearly every nutrient was higher in summer, only phosphates showed a greater difference between minimum and maximum concentrations in winter.

Spatial variations

The differences in absolute variations of physico-chemical factors between the lagoon and the entrance channel as well as the differences among the four sampling stations situated in the lagoon were studied separately in 1998. These results are presented in table II. All measured parameters showed lower absolute variations in the entrance channel of the lagoon than among the four sampling stations of the lagoon. The salinity and conductivity of the entrance channel (37.9 ‰; 56.9 mS/cm) were nearly the same than in the open sea and significantly higher than in the lagoon. The mean values of water temperature, pH and redox potential did not show any difference between the lagoon and its entrance channel but the amplitude of their possible variations was higher in the lagoon waters. In the entrance channel pH values never fell under 8.0 (lagoon: 7.6), redox potential never reached negative values (minimum entrance channel: +43 mV, lagoon: -160 mV) and minimum oxygen concentration was three times higher (6.4 mg/l) than in the lagoon (2.1 mg/l).

The spatial variations between the entrance channel and the mean values of the four sampling points were generally lower than those among the four sampling points. Only salinity and conductivity showed about two times higher differences between the entrance channel and the lagoon than inside the lagoon. The difference of salinity between the entrance channel and the lagoon could reach 28.9 % but only 17.2 % inside the lagoon. No difference has been found for the redox potential.

DISCUSSION

The results of the present study cannot be compared with those obtained from studies carried out in the past because of the poor set of existing data. No evolution of the physical, chemical or

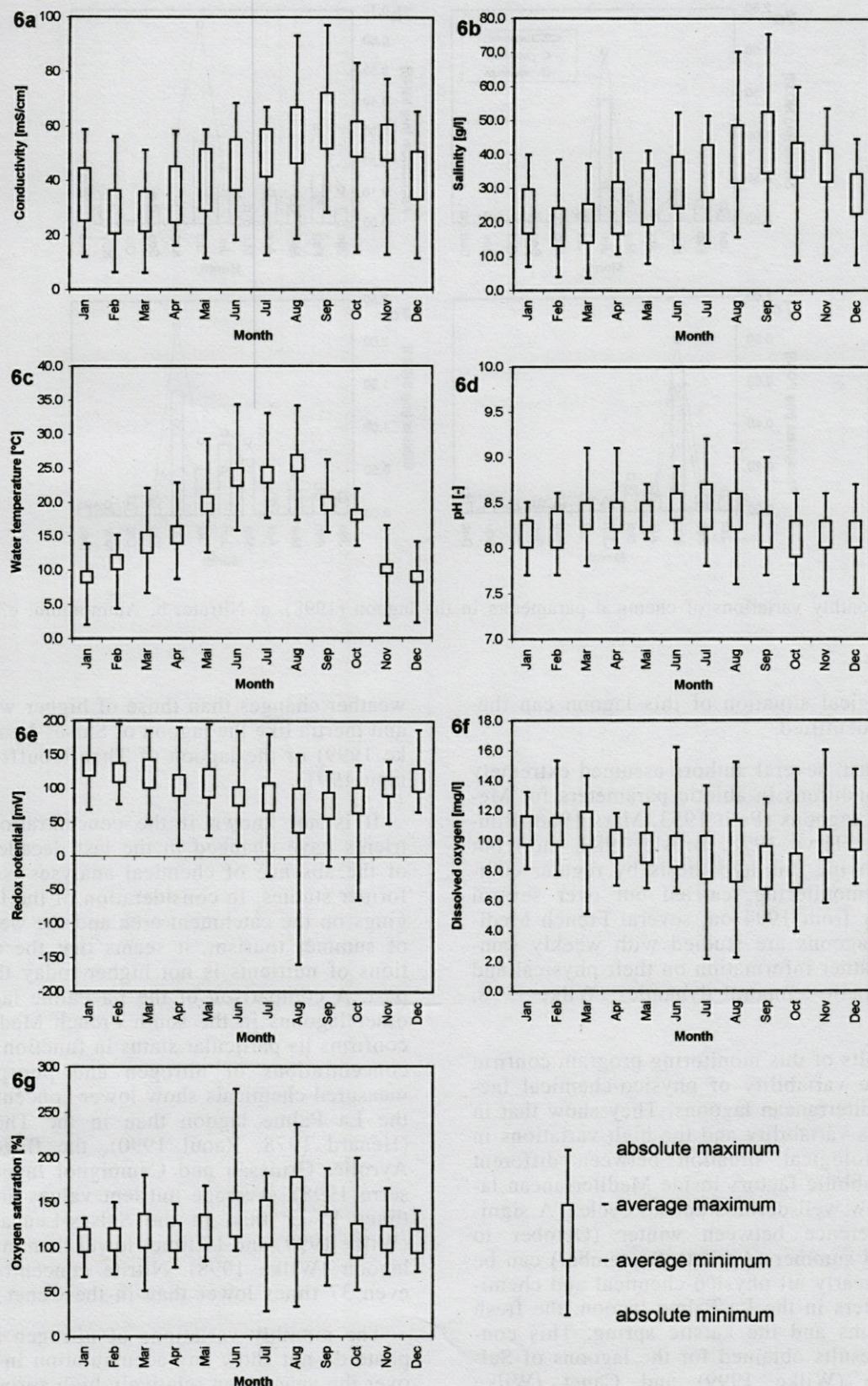


Fig. 6. – Monthly variations of physico-chemical parameters in the lagoon (average values between October 94 and December 98). a, Conductivity; b, Salinity; c, Water temperature; d, pH; e, Redox potential; f, Dissolved oxygen; g, Oxygen saturation.

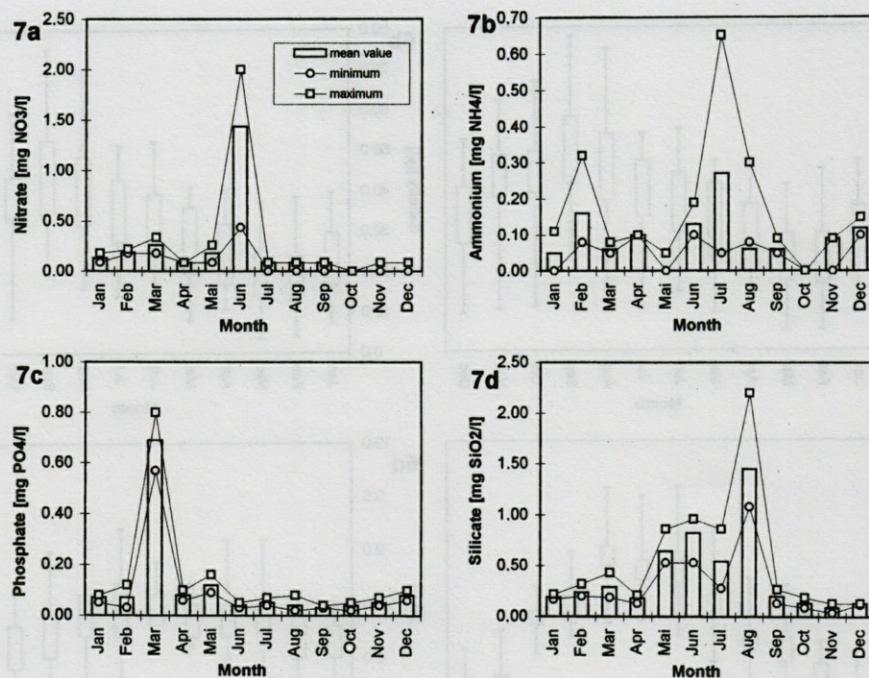


Fig. 7. – Monthly variations of chemical parameters in the lagoon (1998). a, Nitrate; b, Ammonium; c, Phosphate; d, Silicate.

hydrobiological situation of this lagoon can therefore be identified.

In the past, several authors assumed extremely variable conditions in abiotic parameters for Mediterranean lagoons (Petit 1953, Mars 1966, Bourière 1974, Hervé 1978, Bruslé 1980, etc.) but without proving this hypothesis by regular environmental monitoring, carried out over several years. Only from 1994 on, several French Mediterranean lagoons are studied with weekly samplings to gather information on their physical and chemical spatio-temporal dynamics (Wilke 1998, 1999).

The results of this monitoring program confirm the extreme variability of physico-chemical factors in Mediterranean lagoons. They show that in spite of this variability and the high variations in the meteorological situation between different years, the abiotic factors inside Mediterranean lagoons follow well-defined annual cycles. A significant difference between winter (October to March) and summer (April to September) can be found for nearly all physico-chemical and chemical parameters in the La Palme lagoon, the fresh water streams and the karstic spring. This confirms the results obtained for the lagoons of Salses-Leucate (Wilke 1999) and Canet (Wilke 1998). This dynamic cycling of physico-chemical parameters inside the lagoon is closely related to meteorological conditions. Lagoons with a low water depth and inertia, like the lagoon of La Palme react more rapidly and more extremely on

weather changes than those of higher water depth and inertia like the lagoon of Salses-Leucate (Wilke 1999) or the lagoon of Thau (Jouffre & Amaieu 1991).

It is not known if the concentrations of nutrients have changed in the last decades because of the absence of chemical analyses issued from former studies. In consideration of the little changes on the catchment area and the weak impact of summer tourism, it seems that the concentrations of nutrients is not higher today than in the past. A comparison of the La Palme lagoon with other lagoons in the south French Mediterranean confirms its particular status in function of its low concentrations of nitrogen and phosphate. All measured chemicals show lower concentrations in the La Palme lagoon than in the Thau lagoon (Hénard 1978, Raoul 1990), the Bages-Sigean, Ayrolle, Gruissan and Campignol lagoons (Dussere 1998). Average nutrient values are about 8 times lower than in the Salses-Leucate lagoon (Wilke 1999) and 17 times lower than in the Canet lagoon (Wilke 1998). Nitrite concentrations are even 37 times lower than in the Canet lagoon.

The monthly variations of nitrogen and phosphate do not show any accumulation in the water over the year. Even relatively high spring or summer peaks of unknown origin are immediately followed by low concentrations, proving the direct utilisation of the nutrients by phytoplankton and macrophytic algae (Bougis 1974). The absence of algae blooms in over four years of study indicates

that the lagoon accommodates still with the amount of treated waste water input without showing unacceptable effects: the measured concentrations of nutrients seem to keep under the environmental capacity of the lagoon (GESAMP 1986).

The results of our study show a strong link between the characteristics of the catchment area and the sedimentological, physical, chemical and hydrobiological patterns of the lagoon. The rarity and intermittence of fresh surface water coupled with a clay poor soil and a low density of population entail a nutrient poor surface water inflow and a low sediment transport to the lagoon. The nutrient poor lagoon water and the large part of sandy bottoms has produced a special flora based in particular on *Zostera* and *Ruppia*, generally present on silty sediment and *Acetabularia* and *Characeae*, generally present on sandy sediment. Green algae are less frequent than in other Mediterranean lagoons and brown and red algae are nearly absent. These particularities entail a special macrobenthic fauna based on mollusca relatively low densities of crustaceans and annelids. This type of zoobenthos attracts especially fish species, feeding on mollusca like *Sparus aurata*. Fish species feeding on crustacean like *Dicentrarchus labrax*, are nearly absent. The whole food web seems to depend in this way on the amount of alluvium and the quality of water entering the lagoon (Boutière 1974).

The entrance channel of the lagoon shows different hydro-chemical dynamics compared to the rest of the lagoon: the amplitude of physico-chemical variations is smaller and the mean values are over the whole year closer to the marine values. Near the open sea, extreme pH values, negative redox potentials, high oversaturation of oxygen as well as oxygen deficits are absent. Similar characteristics have been found in the Salses-Leucate lagoon (Wilke 1999) confirming the hypothesis that the influence of the open sea buffers the internal bio-chemical activity of the lagoon. The influence of the catchment area and the consequences of the extreme Mediterranean weather conditions produce extreme physical, chemical and hydrobiological conditions in the lagoon. The amplitude between minimum and maximum values is as higher as the contact with the open sea is smaller. Lagoons with intermittent opening to the sea and weak exchange rates like the La Palme lagoon, the Canet lagoon (Wilke 1998) or the Campignol lagoon (Dusserre 1998) show higher variations in abiotic factors than those with a permanent opening to the sea and high exchange rates like the Salses-Leucate lagoon (Wilke 1999) or the Thau lagoon (Jouffre & Amanieu 1991).

CONCLUSION

The French Mediterranean coast line is marked by a multitude of different types of wetlands with different geological origin and different physical, chemical and biological characteristics. These wetlands have suffered in the past from human impacts, considerably modifying their topographic and hydraulic environment and thus natural dynamics. In recent decades there has been a massive loss and degradation of wetlands all over the world. Increasing environmental stress and nutrient input has transformed most lagoons into highly eutrophic ecosystems with regular algal blooms, fish mortality and fecal contamination of shellfish. The study of an oligotrophic wetland like the La Palme lagoon can contribute to a better knowledge of the biotic and abiotic dynamics of lagoons which have been minimally impacted by humans.

Our studies show that the natural dynamics of Mediterranean lagoons, which are not subject of tidal mixing, seem to depend largely on the human activity in their catchment area. The whole food web is based on the input and distribution of clay and nutrients coming from upstream. This influence is still not well understood because previous researchers generally focussed only on the marine influence on the lagoon because of the great part of lagoon flora and fauna coming from the sea. The exchange with the open sea seems to compensate the heavy variations caused by the extreme weather conditions in the Mediterranean and equalise their effects on the lagoon life, but the "character" of a Mediterranean lagoon is given by the amount of sediment and nutrients entering the lagoon and the activities of man in the catchment area (tourism, industries, agriculture, constructions, etc.).

Today, no valid model of the dynamics of non tidal mixed coastal lagoons exists because these ecosystems are still less extensively studied than estuaries, fjords or marine coastal zones (Kjerfve 1994). No real water quality model based on saprobial pollution index or threshold values for chemical substances has been developed for Mediterranean lagoons as it has for inland lakes and running waters. The generalisation of observations and models obtained from the study of other ecosystems (estuaries, Atlantic lagoons, etc...) cannot give valid results. The first hydrodynamic models of Mediterranean lagoons developed for the Thau lagoon (Lazure & Salomon 1991, Jouffre & Amanieu 1991) should be generalised for other, more shallow lagoons and the development of water quality models like those of Kitsiou & Karydis (1998) used for marine coastal zones should be adapted for lagoons.

There is still a need for more comprehensive and long-term data sets, obtained by the use of a standardised methodology before even basic processes such as the water, salt and heat balances, interactions with the open sea and the catchment area, sediment transport processes and exchange of flora and fauna with the surrounding ecosystems will be really understood and models could be developed. The co-operation of researchers working on different aspects of coastal lagoons is necessary to get a better knowledge of these ecosystems and only a sound knowledge of their dynamics will allow better management and preservation of these ecosystems and avoid their overexploitation and destruction.

ACKNOWLEDGEMENTS. – We are grateful to J Bruslé (University of Perpignan), G Cauwet (University of Paris VI), R Galzin (Ecole Pratique des Hautes Etudes, Perpignan) as well as M. Bossley (University of South Australia) for their support, suggestions and scientific advice. We like to thank the Deutscher Akademischer Austauschdienst (DAAD), the French Government and the Centre d'Etudes Hydrobiologiques (Perpignan) for their financial and technical support.

REFERENCES

- Aminot A, Chaussepied M 1983. Manuel des analyses chimiques en milieu marin. CNEXO, Brest, 396 p.
- Anonyme 1995. Qualité des eaux littorales en Languedoc-Roussillon: Bilan des réseaux de surveillance. Ed Cepralmar & Ifremer, Montpellier, 151 p.
- Anonyme 1998. Données climatologiques des postes Port-la-Nouvelle, Fitou et Leucate de 1988 à 1997. Report Météo France, Carcassonne, 5 p.
- Ascensio E 1984. Aspects climatologiques des départements de la région Languedoc-Roussillon. Ministère des Transports, Direction Météorologie, Monographies, 4, Boulogne, 94 p.
- Ax P 1956. Les Turbellariés des étangs côtiers du littoral de la France méridionale. *Vie Milieu suppl.* 5, 215 p.
- Bougis P 1974. Ecologie du plancton marin: Le phytoplancton. Masson et Cie, Collection d'Ecologie 2, Paris, 196 p.
- Bourquard C 1985. Structure et mécanismes de mise en place, de maintien et d'évolution des populations ichthyques lagunaires du Golfe du Lion. Thesis, Univ Montpellier, 312 p.
- Boutière H 1974. L'étang de Bages-Sigean. Modèle de lagune méditerranéenne. *Vie Milieu* 24 (1B): 23-58.
- Bruslé J 1980. Les étangs littoraux du Roussillon. Situation actuelle, problèmes d'aménagements et perspectives d'avenir. *Bull Off Nat Chasse* (sp n): 39-47.
- Cantrelle I 1979. Régime alimentaire comparé de l'Anguille (*Anguilla anguilla* L., 1758) de trois milieux saumâtres du littoral du Golf du Lion. Report Univ Paris VI, 65 p.
- Cambrony M 1977. Recensement et comparaison des populations de Gobiidés dans les deux étangs littoraux de Canet et de Salses-Leucate. Report Univ Paris, 34 p.
- Cambrony M 1983. Recrutement et biologie des stades juvéniles de Mugilidae (Poissons-Télostéens) dans trois milieux lagunaires du Roussillon et du Narbonnais. Thesis Univ Paris, 285 p.
- Cambrony M 1984. Identification et périodicité du recrutement des juvéniles de mugilidae dans les étangs littoraux du Languedoc-Roussillon. *Vie Milieu* 34 (4): 221-227.
- CERIC 1975. Mesures des échanges hydrauliques avec la mer. Etang de Bages-Sigean, Etang de l'Ayrolle et Etang de La Palme. Report for the EDF, Marseille, 49 p.
- Dusserre K 1997. Bilan d'une année de suivi de la qualité trophique des étangs du narbonnais. Report Agence Méditerranéenne de l'Environnement, Narbonne, 27 p.
- Erre H 1977. Contribution à l'étude de l'hydrogéologie des Corbières orientales karstiques et pseudokarstiques et des émergences littorales des côtes calcaires du Languedoc-Roussillon. Thesis, Univ Montpellier, 218 p.
- GESAMP 1986. Environmental Capacity – an approach to marine pollution prevention. Joint Group of Experts on the Scientific Aspects of Marine Pollution, IMO, FAO, Unesco, WMO, WHO, IAHEA, UN, UNEP, Paris, Rep. Stud. GESAMP 30: 49 p.
- Gourret P 1897. Les étangs saumâtres du midi de la France et leurs pêches. *Ann Mus Hist Nat* 5 (1): 1-386.
- Grasshoff K, Ehrhardt M, Kremling K 1998. Methods of Seawater Analysis. VCH Wiley, London, 600 p.
- Hénard D 1978. Production primaire d'une lagune méditerranéenne, Etang de Thau (Hérault) – année 1976. Thesis Univ Montpellier, 85 p.
- Hervé P 1978. Ichtyofaunes comparées de deux étangs littoraux du Roussillon. Canet-Saint-Nazaire et Salses-Leucate. Thesis Univ Paris, 253 p.
- Jouffre D, Amanieu M 1991. Programme de recherches intégrées sur l'étang de Thau – Synthèse des résultats. Report Laboratoire d'Hydrobiologie Marine et Continentale, Univ Montpellier, 287 p.
- Kiener A, Petit G 1968. Contribution à l'étude écologique et biologique de la résurgence de Font-Estramar et de quelques sources vauclusiennes de la région de Salses-la-Nouvelle. *Vie Milieu* 19 (2 C): 241-285.
- Kitsiou D, Karydis M 1998. Development of categorical mapping for quantitative assessment of eutrophication. *J Coast Cons* 4 (1): 35-44.
- Kjerfve B 1994. Coastal lagoons. In Kjerfve B ed, Coastal lagoon processes, Elsevier, Amsterdam: 1-8.
- Lazure P, Salomon JC 1991. Coupled 2D and 3D modelling of coastal hydrodynamics. *Oceanol Acta* 14 (2): 173-180.
- Le Bec C, Belin C, Gaertner JC, Beliaeff B, Raffin B, Ibanez F 1997. Séries temporelles du réseau de surveillance du phytoplancton (REPHY): Etude de deux zones de la côte Ouest Méditerranée. *Oceanol Acta* 20 (1): 101-108.
- Lecomte-Finiger R 1983. Contribution à la connaissance de l'écobiologie de l'anguille *Anguilla anguilla* L., 1758 des milieux lagunaires méditerranéens

- du Golfe du Lion: Narbonnais et Roussillon. Thesis Univ Perpignan, 203 p.
- Mars P 1966. Recherches sur quelques étangs du littoral méditerranéen français et sur leurs faunes malacologiques. *Vie Milieu* (suppl. 20), 359 p.
- Petit G 1953. Introduction à l'étude écologique des étangs méditerranéens. *Vie Milieu* 4 (3): 569-604.
- Petit G 1962. Quelques considérations sur la biologie des eaux saumâtres méditerranéennes. *Publ Staz Zool Napoli* 32: 336-337.
- Petit G, Schachter D 1951. Le problème des eaux saumâtres. *Ann Biol* 27 (7): 533-543.
- Quignard JP, Zaouali J 1980. Les lagunes péri-méditerranéennes: les étangs français de Canet à Thau. *Bull Off Nat Pêche Tunisia* 4 (2): 201-208.
- Raoul S 1990. Le phosphore dans les sédiments des étangs palavasiens. Report I.U.T. Perpignan for the Cemagref, Perpignan, 26 p.
- Schwoerbel J 1994. Methoden der Hydrobiologie – Süßwasserbiologie. Gustav Fischer, Stuttgart, 368 p.
- Vollenweider RA, Rinaldi A, Viviani R, Todini E 1996. Assessment of the state of eutrophication in the Mediterranean Sea. Mediterranean Action Plan, Technical Reports Series, 106, Athens: 455 p.
- Wilke M 1998. Variabilité des facteurs abiotiques dans les eaux d'une lagune méditerranéenne, l'étang de Canet. *Vie Milieu* 48 (3): 157-169.
- Wilke M 1999. Spatio-temporal dynamics of physico-chemical factors in the water of a heavily transformed mediterranean coastal lagoon, the Etang de Salses-Leucate. *Vie Milieu* 49 (2/3): 177-191.
- Wilke M, Boutière H 1998. Cent ans de recherche, de travaux et de projets sur l'étang de La Palme, ses rives et son bassin versant. Report Centre d'Etudes Hydrobiologiques, Perpignan, 109 p.

Reçu le 10 février 2000, received February 10, 2000

Accepté le 22 mars 2000, accepted March 22, 2000

LIMNOMYSIS BENEDENI : MYSIDACÉ PONTO-CASPIEN NOUVEAU POUR LES EAUX DOUCES DE FRANCE (CRUSTACEA, MYSIDACEA)

Limnomysis benedeni Czerniavsky: a Pontocaspian mysid new for the freshwaters of France (Crustacea, Mysidacea)

K.J. WITTMANN*, AP ARIANI**

* Labor für Ökophysiologie und Ökotoxikologie, Institut für Medizinische Biologie, Universität Wien,
Schwarzspanierstrasse 17, A-1090 Vienne, Autriche

** Dipartimento di Zoologia, Università di Napoli "Federico II", I-80134 Naples, Italie

MYSIDAE
RHIN
ESPÈCES INVASIVES
DISPERSION ANTHROPOGÉNIQUE
RÉGIME ALIMENTAIRE

MYSIDAE
RHINE
INVASIVE SPECIES
ANTHROPOGENIC DISPERSION
FEEDING

RÉSUMÉ. – Des populations danubiennes du Mysidacé ponto-caspien *Limnomysis benedeni* Czerniavsky, 1882, après avoir dépassé le canal Main-Danube, ont envahi rapidement le bassin du Rhin. Cette espèce est signalée, pour la première fois en France, pays dont la faune d'eau douce ne comprenait jusqu'à présent aucune espèce de Mysidacés. Les caractéristiques spatio-temporelles de cette invasion suggèrent l'implication de facteurs aussi bien hydrodynamiques qu'anthropogéniques, ce qui laisse prévoir une colonisation relativement rapide du réseau fluvial navigable de la France. L'étude du régime alimentaire de *L. benedeni* révèle que l'espèce est omnivore au laboratoire, mais essentiellement herbivore et détritivore dans la nature. A la lumière des données bionomiques, aucun effet important n'est attendu dans les écosystèmes d'eau douce envahis.

ABSTRACT. – Danubian populations of the Pontocaspian mysid *Limnomysis benedeni* Czerniavsky, 1882, passing through the Main-Danube-Canal, rapidly expanded into waters of the Rhine system. This species is now recorded for the first time from France, where it represents the first true freshwater mysid. Temporal and spatial characteristics of this invasion point to a combination of hydrodynamic and anthropogenic modes of dispersal, which may favour a rapid colonization of the net of navigable inland waterways in France. *Limnomysis* appears as an omnivorous species in laboratory, but stomach contents indicate that the animals are essentially herbivorous and detritivorous in nature. From known bionomical data, no important effect is expected on the invaded freshwaters at ecosystem level.

INTRODUCTION

D'après les résultats de recherches récentes (Williams *et al.* 1988, Nesemann *et al.* 1995, Wittmann 1995, Cunha *et al.* 1998, Faasse 1998, Reinhold & Tittizer 1998, Kelleher *et al.* 1999), plusieurs espèces de Mysidacés sont impliquées dans les processus de transport passif ou d'immigration active qui élargissent leur aire de répartition géographique. En France, on connaît le cas de *Neomysis integer* (Leach, 1814) depuis longtemps. L'espèce est largement répandue (surtout en milieu mésohaline) le long des côtes du NE de l'Atlantique et de la Baltique, mais signalée aussi dans une station d'eau saumâtre près de la côte méditerranéenne (canal d'Arles à Port-de-Bouc, entre Marseille et les Bouches-du-Rhône ; Bacescu

1941). Depuis, aucune information ne s'est ajoutée afin d'éclaircir le trajet de déplacement de l'espèce : par Gibraltar ou bien par le système fluvial Garonne-canal du Midi (Bacescu 1941). En outre, il n'y a pas de preuve montrant que la population de *N. integer* ait survécu dans cette région-là, car nos recherches (novembre 1995 et juin 1996) dans le canal d'Arles, 1 km au N de Fos/Mer (voir Bacescu 1941), n'ont révélé que d'autres espèces de Mysidacés : *Siriella jaltensis* Czerniavsky, 1868, *Mesopodopsis slabberi* (van Beneden, 1861) et une *Diamysis* du groupe d'espèces *bahirensis* G.O. Sars, 1877 en cours d'étude, dans le cadre d'une révision du genre. D'après nos investigations, une situation faunistique semblable existe dans des stations saumâtres voisines telles que l'étang de Berre (au Ranquet) avec *M. slabberi*, exclusivement ; l'étang de l'Es-

tomac, près de Valin, avec *S. jaltensis* et *Diamysis* sp.; le Nouveau Canal à Port St. Louis (Bouches-du-Rhône) avec *Siriella clausii* (G.O. Sars, 1877), *S. jaltensis*, *Leptomysis truncata sardica* (G.O. Sars, 1877) et *Diamysis* sp.

Nous signalons ici la présence en France, dans le bassin du Rhin, d'un élément typique de l'aire ponto-caspienne, *Limnomysis benedeni* Czerniavsky, 1882, et discutons les causes et les effets probables de l'expansion vers le NW de cette espèce.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Le matériel zoobenthique a été recueilli en septembre 1998 dans le cours moyen du Rhin, entre les kms 497 et 200. Un filet à main a été utilisé à une profondeur de 0-2 m le long des rives, dans les bras de dérivation (quelquefois isolés) et dans les ports. Les principaux paramètres physico-chimiques, température, turbidité (UNT : unités néphéломétriques de turbidité), conductivité ($\mu\text{S}/\text{cm}$), pH et O_2 , ont été déterminés avec un appareil « Multiparameter Water Quality Checker Horiba U-10 ». La dureté de l'eau a été mesurée en degrés allemands ($^{\circ}\text{d}$) par des bandes pour test « Aquadur ». La taille des animaux a été mesurée de l'apex du rostre au bout du telson, sans les épines. *Limnomysis benedeni* peut être identifiée facilement d'après les diagnoses de Bacescu (1954) et récemment de Kelleher *et al.* (1999). Le matériel, fixé au formaldéhyde 4 % additionné à l'eau du milieu puis transféré dans l'éthanol à 60 % glycolé à 10 %, est déposé dans le Musée d'Histoire Naturelle de Vienne, sous les no.s 18324-18329.

L'étude du régime alimentaire a été accomplie tout d'abord en examinant le contenu du tube digestif des sujets à l'état naturel dans les populations du Rhin (10 individus) et du Danube à Vienne (une centaine d'individus, 20-30 par saison). Le matériel, prélevé dans le pré-estomac ainsi que, parfois, dans la partie antérieure de l'intestin, a été observé dans le glycérol. Des observations ont été également effectuées au laboratoire sur des *Limnomysis* et du matériel de culture provenant des eaux douces d'Autriche. Ce dernier matériel utilisé comme nourriture, comprend des Chlorophycées (*Scenedesmus acuminatus* (Lagerh.) (Chodat), ainsi que des jeunes d'un jour de 2 espèces de Daphnies : *Daphnia magna* et *D. pulex*. Les *Limnomysis* ont été placés dans des cuves en verre contenant 1 l d'eau de culture pour les Daphnies d'après Elendt (1990), et maintenues à une température de $19 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$ en présence des algues ou des Daphnies administrées une fois par jour. Le contenu stomacal a été examiné 2 jours – au moins – après le début de l'expérience.

RÉSULTATS

Limnomysis benedeni Czerniavsky, 1882 (Pl. I A)

Limnomysis benedeni Czerniavsky, 1882; Czerniavsky 1887; Bacescu 1940; Bacescu 1954;

Woynárovich 1955; Dudich 1967; Weish & Türkay 1975; Holmquist 1978; Ariani *et al.* 1983; Komarova 1991; Vaitonis 1991; Ariani *et al.* 1993; Wittmann *et al.* 1993; Nesemann *et al.* 1995; Wittmann 1995; Wittmann & Stagl 1996; Geissen 1997; Reinhold & Tittizer 1998; Schleuter *et al.* 1998; Kelleher *et al.* 1999; Wittmann *et al.* 1999.

Limnomysis Brandti Czerniavsky, 1882; Czerniavsky 1887.

Limnomysis Schrankewiczi Czerniavsky, 1882; Czerniavsky 1887.

Onychomysis mingrelica Czerniavsky, 1882; Czerniavsky 1887.

Mysidella bulgarica Valkanov, 1936.

Limnomysis behningi Zhadin et Gerd, 1961 (lapsus).

Stations de capture, matériel : 1. Strasbourg, Rhin au km 295, entrée du port (1 mâle adulte, 1 juv.); 2. Kehl, Rhin au km 294, port touristique (2 mâles, 1 juv.); 3-6. Ports et bras du Rhin aux kms 360, 417, 443, 497 (4 échantillons, total 43 individus). Coll K J Wittmann, 24-25.9.1998.

Habitat : profondeur 0,3-1 m (station 2) jusqu'à 2 m (station 1); fond pierreux, macrophytes; température 15-18°C; conductivité 399-559 $\mu\text{S}/\text{cm}$; pH 8,1-8,4; dureté 5-6°d; O_2 8,0-17,8 mg/l; turbidité 3-18 UNT.

Taille des adultes : mâles $6,8 \pm (\text{d.s.}) 0,4$ mm ($n = 17$); femelles $6,1 \pm 0,7$ mm ($n = 18$).

Couleur sur le vivant : corps transparent à brun foncé ou brun grisâtre selon le degré d'expansion des chromatophores. Oeufs dans le marsupium blanchâtres avec des nuances vertes.

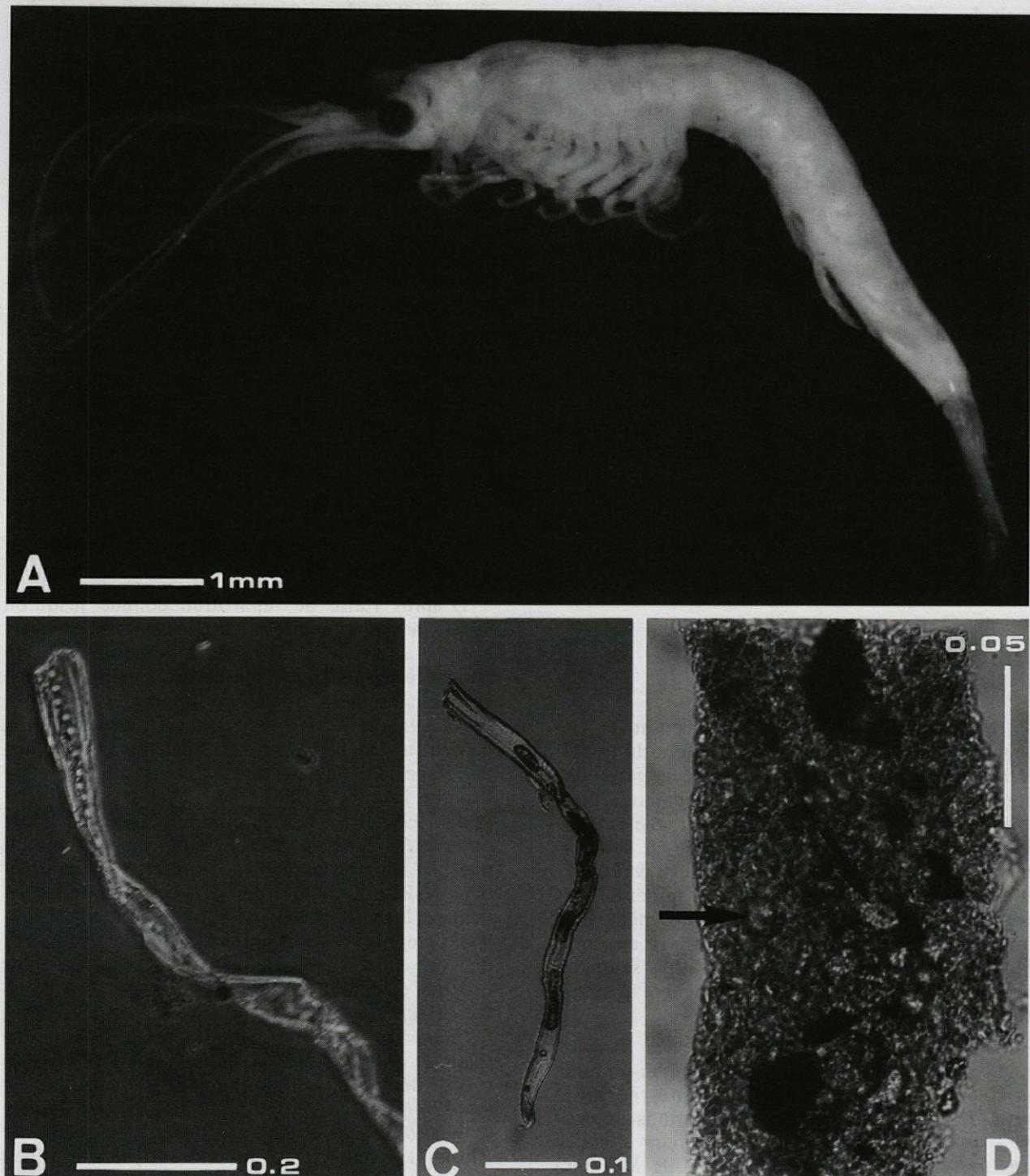
Présence de $7,4 \pm 2,3$ embryons jusqu'aux larves postnauplioïdes, dans la poche incubatrice des femelles ($n = 18$); diamètre des œufs $0,43 \pm 0,02$ mm ($n = 29$).

Remarques : Ces *L. benedeni* sont tout à fait conformes à la morphologie bien connue de l'espèce (Bacescu 1940, 1954). L'anomalie « bifida » Bacescu, 1940, décrite sur certains individus du bas cours du Danube et concernant l'exopode du 4^e pléopode mâle, a été observée chez un des 17 mâles adultes capturés.

Régime alimentaire

Contenu stomacal et intestinal chez les individus du Rhin : des fragments végétaux tels que de longs morceaux d'algues filamenteuses (Pl. I B-C); détritus avec des granules de matériel inorganique provenant probablement du substrat (Pl. I D). Les composants inorganiques ont été observés jusqu'à la partie postérieure de l'intestin.

Contenu stomacal et intestinal chez les individus du Danube : semblable, en général, à celui



Pl. I. – *Limnomysis benedeni* Czerniavsky, populations du Rhin. A, mâle adulte de Strasbourg. B-C, algues filamenteuses dans les contenus stomacaux. D, matériel entassé dans la partie antérieure de l'intestin; les taches noires et les particules claires indiquées par les flèches sont des composantes inorganiques.

Limnomysis benedeni Czerniavsky, populations from the Rhine. A, adult male from Strasbourg. B-C, filamentous algae from stomach contents. D, content of anterior gut; black spots and light particles indicated by arrows are inorganic components.

décrit pour le Rhin. Beaucoup de détritus, probablement râclés au fond, surtout pendant l'hiver, quand les étangs à la marge du fleuve gèlent. Rarement, surtout au printemps, fragments de zooplankton (Daphnies et Copépodes). Maximum de phytoplancton (Chlorophycées, Chrysophycées, Diatomées) au printemps. Les composants inorganiques se rencontrent aussi dans les déjections.

Prédation, filtration et contenu stomacal après administration de matériel de culture, au laboratoire : les Daphnies sont capturées activement par groupes à l'aide des endopodites des thoracopodes, rapprochées de la bouche et ingérées l'une après l'autre ; des fragments de Daphnies ont été observés ensuite dans le canal digestif. Les algues en suspension sont filtrées par le courant dû aux exopodites des thoracopodes, ce qui est visible à la couleur verte sombre du tube digestif des animaux vivants. L'examen du contenu stomacal confirme leur présence. La réplétion complète du tube digestif s'observe après 15-25 minutes en présence d'une suspension d'algues à la concentration de 1 000-1 500 cellules/ml. Des Daphnies mortes et des algues, sédimentées au fond des cuves, sont ramassées et ingérées par les Mysis.

DISCUSSION

L'importance de *L. benedeni* du point de vue biogéographique ressort immédiatement du travail de Bacescu (1940) qui place l'espèce parmi les espèces reliques des bassins oligosauvages plio-cènes de la région ponto-caspienne ; une origine plus ancienne du genre (sarmatiennes) a été également supposée (Bacescu 1940, Weish & Türkay 1975). L'étude de la composition minérale des statolithes (Ariani *et al.* 1983, 1993) mène à la conclusion selon laquelle *Limnomysis* a eu probablement des ancêtres dans la Paratéthys saumâtre au Miocène, comme les genres apparentés *Diamysis* et *Paramysis*.

Dans la plupart des grands systèmes fluviaux de la région ponto-caspienne, *L. benedeni* remonte les cours d'eau sur plusieurs centaines de km à partir de l'embouchure. Des populations autochtones existent aussi dans de petits cours d'eau et dans certains lacs autour de la mer de Marmara (Wittmann, données inédites), ainsi que dans le lac Beysehir en Anatolie (Bacescu 1948). L'espèce, typiquement potamophile et planctonique (Bacescu 1940), préfère les eaux stagnantes peu profondes, mais on la rencontre aussi là où le courant est faible ($\leq 0,5$ m/s), quelle que soit la nature du fond. Un grand nombre d'animaux épi-ou suprabenthiques fréquente parfois les eaux soumises à l'intervention humaine, telles que celles des installations hydro-électriques et des ports ;

de hautes densités ont été observées, également, dans les eaux troubles oligohalines des lagunes côtières et parfois, des lacs continentaux. *L. benedeni* est définie par Bacescu (1940) comme espèce oligo-euryhaline ($S = 0,1\text{--}5\%$) ; en fait, on peut la trouver jusqu'à $S = 12\%$, et pourtant cette Mysis doit être considérée comme une espèce d'eau douce, car la plupart des populations vivent dans ce milieu.

L'ensemble des données concernant la nutrition de *L. benedeni* *in situ* montre que cette espèce est essentiellement herbivore et détritivore. Le régime alimentaire végétarien est confirmé par un des résultats des observations effectuées au laboratoire, tandis que la prédation à l'égard des Daphnies ne se rencontre que rarement en milieu naturel. Une partie importante de la nourriture dans ce milieu, dans le Rhin et le Danube, comprend du matériel végétal râclé sur le substratum, ce qui entraîne l'ingestion d'abondant matériel inorganique du fond. Un tel régime alimentaire rappelle beaucoup celui de *Spelaeomysis bottazzii* Caroli, 1924, Lepidomysidae des eaux souterraines des Pouilles en Italie, également végétarien, basé sur le raclement du substratum (Ariani 1982, Ariani & Wittmann 1998).

D'après l'aire de répartition connue jusqu'en 1940, la limite naturelle de *L. benedeni* dans le Danube se place à peu près à 460 km de l'embouchure, en tout cas bien au-dessous du passage de la chaîne des Carpates (Wittmann *et al.* 1999). Entre 1946 et 1998, l'espèce s'est répandue selon un seul avancement majeur et par plusieurs courtes étapes le long de tout le cours navigable du Danube jusqu'à Kelheim, au km 2410 (Wittmann *et al.* 1999, et références ci-incluses ; les kms sont numérotés dans la direction du contre-courant dans le Danube et dans la direction du courant dans le Rhin). Contrairement à cette phase relativement lente d'expansion, la suivante (en 1997-98) a été explosive, d'après les captures signalées dans le canal Main-Danube, dans le Main, dans le Rhin et dans des stations saumâtres des Pays-Bas (Geissen 1997, Reinhold & Tittizer 1998, Schleuter *et al.* 1998, Kelleher *et al.* 1999, Wittmann *et al.* 1999). Les captures signalées dans ce travail déplacent la limite connue pour le Rhin du km 576 (Geissen 1997) au km 294, ce qui signifie que *L. benedeni* a gagné les eaux françaises du Rhin. Il s'agit-là du premier Mysidacé d'eau douce cité pour la France, car *Neomysis integer* est représenté le long des côtes françaises de l'Atlantique exclusivement par des populations d'eau saumâtre ou marines.

Ouvert en 1992, le canal Main-Danube représente une voie importante pour des échanges faunistiques, surtout en ce qui concerne les Crustacés (Wittmann 1995, Tittizer 1997). Si l'on considère la succession des captures mentionnées plus haut, il est possible que des populations danubiennes

de *Limnomysis* aient dépassé le canal Main-Danube un peu avant 1997. D'après la situation hydrodynamique, l'apparition soudaine des Mysis dans une aire étendue du système du Rhin peut bien être attribuée à une dispersion due au courant, lors de la dérive nocturne des animaux (Wittmann *et al.* 1999). D'une manière différente les *Limnomysis* ont dû se déplacer, à contre-courant, dans le système du Danube. En tant qu'espèce potamophile, *L. benedeni* n'est capable que de migrations à contre-courant limitées dans les systèmes fluviaux, ce qui est confirmé par sa rareté dans les bras non navigables. Parmi les facteurs cruciaux d'expansion de l'espèce il faut donc considérer le transport passif dû à la navigation (Wittmann 1995). En effet, des *Limnomysis* ont été observées par Bacescu (1940) et récemment par Wittmann (1995) accrochées à la quille des bateaux utilisés pour la navigation danubienne; en outre, par Reinhold et Tittizer (1998) dans les filtres de refroidissement par eau des moteurs de certains bateaux stationnant dans les ports du canal Main-Danube.

Aucune introduction due à l'homme de *L. benedeni* n'est connue pour l'Europe occidentale. Par contre, des colonisations extensives ont été entreprises en Europe orientale dans les années 50-60, dans le cadre d'initiatives concernant surtout la pêche. C'est pourquoi des populations se sont établies d'une manière durable dans les lacs continentaux Balaton (Hongrie; Woynárovich 1955) et Aral (Kazachstan et Uzbekistan; Mordukhai-Boltovskoi 1979). *Limnomysis* a été introduite également dans plusieurs bassins hydro-électriques de Lituanie (Leppäkoski 1984, Vaitonis 1991), d'où les animaux se sont répandus dans la grande lagune Kurskiy Zaliv sur la côte de la Baltique (Razinkovas 1996). Par suite des effets négatifs de l'introduction de *Mysis relicta* Lovén, 1862, sur les communautés planctoniques comprenant des Daphnies, on a reconnu que les introductions de Mysidacés ne sont pas toujours utiles (Rieman & Falter 1981, Fürst *et al.* 1984), et arrêté la plupart des introductions dans les années 70-80.

D'après une extrapolation des données concernant l'expansion de *L. benedeni* dans le bassin du Rhin, on peut prévoir que les fleuves principaux de France seront colonisés au bout de quelques années ou plusieurs dizaines d'années, par les canaux navigables reliant le Rhin, la Marne et le Rhône. En suivant le courant du Rhône, l'espèce pourrait gagner même la côte méditerranéenne, ce qui réaliserait une situation zoogéographique tout à fait nouvelle.

Depuis qu'une population de l'espèce s'est établie à Vienne, dans les eaux de l'Alte Donau, en 1992, aucune modification appréciable de la composition du zooplancton n'a été remarquée, ce qui apparaît normal, si l'on tient compte du régime

alimentaire de *L. benedeni* décrit plus haut, et de la position marginale que l'espèce occupe par conséquence dans le réseau trophique fluviale. Si ces dernières données sont transférables – comme nous le croyons – à n'importe quelle population de *Limnomysis*, aucune modification importante n'est attendue au niveau des écosystèmes d'eau douce de France, par suite de l'immigration de cette espèce.

BIBLIOGRAPHIE

- Ariani AP 1982. Osservazioni e ricerche su *Typhlocaris salentina* (Crustacea, Decapoda) e *Spelaeomysis bottazzii* (Crustacea, Mysidacea). Approccio idrogeologico e biologico sperimentale allo studio del popolamento acquatico ipogeo della Puglia. *Annua Ist Mus Zool. Univ. Napoli* 25 : 201-326.
- Ariani AP, Marmo F, Balsamo G, Franco E, Wittmann KJ 1983. The mineral composition of statoliths in relation to taxonomy and ecology in mysids. *Rapp Comm Int. Mer Médit* 28(6): 333-336.
- Ariani AP, Wittmann KJ 1998. Feeding and breeding ecology in the hypogean mysidacean *Spelaeomysis bottazzii*. Proceed Abstr 4th International Crustacean Congress, Amsterdam, 20-24 July 1998. Abstr no. 392: 160.
- Ariani AP, Wittmann KJ, Franco E 1993. A comparative study of static bodies in mysid crustaceans: evolutionary implications of crystallographic characteristics. *Biol Bull* 185 : 393-404.
- Bacescu M 1940. Les Mysidacés des eaux roumaines (étude taxonomique, morphologique, bio-géographique et biologique). *Annls scient Univ Jassy* 26 : 453-804.
- Bacescu M 1941. Les Mysidacés des eaux méditerranéennes de la France (spécialement de Banyuls) et des eaux de Monaco. *Bull Inst Océanogr Monaco* 795 : 1-46.
- Bacescu M 1948. Myside (Racusori evoluti) pontocaspique in apele Anatoliei Sud-Vestice. *Rev Stiint « V.Adamachi »* 34(4) : 1-2.
- Bacescu M 1954. Crustacea Mysidacea. In *Fauna Republicii Populare Romîne* 4(3) : 1-126.
- Cunha MR, Sorbe JC, Moreira MH 1998. *Diamysis bahirensis* (G.O. Sars, 1877): a new species for the Portuguese fauna and first record on the Atlantic coast. Proceed Abstr 4th International Crustacean Congress, Amsterdam, 20-24 July 1998. Abstr 65: 60.
- Czerniavsky V 1882. Monographia Mysidarum in primis Imperii Rossici. Fasc. 1, 2. *Trudy St-Peterb Obsch Estest* 12 : 1-170, 13 : 1-85, pls 1-4.
- Czerniavsky V 1887. Monographia Mysidarum in primis Imperii Rossici. Fasc. 3. *Trudy St-Peterb Obsch Estest* 8 : 1-102, pls 5-32.
- Dudich E 1967. Systematisches Verzeichnis der Tierwelt der Donau mit einer zusammenfassenden Erläuterung. In Liepolt R (ed.), Limnologie der Donau. Kapitel 5. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchdr., Stuttgart : 4-69.

- Elendt BP 1990. Selenium deficiency in Crustacea. An ultrastructural approach to antennal damage in *Daphnia magna* Strauss. *Protoplasma* 154: 25-33.
- Faasse MA 1998. The pontocaspian mysid *Hemimysis anomala* Sars, 1907, new to the fauna of The Netherlands. *Bull zoöl Mus Univ Amsterdam* 16 (10): 73-76.
- Fürst M, Hammar J, Hill C, Boström U, Kinsten B 1984. Effects of the introduction of *Mysis relicta* into impounded lakes of Sweden [in Swed.]. *Inf Sötvatt Lab Drottningholm* 1984-1: 1-84.
- Geissen HP 1997. Nachweis von *Limnomysis benedeni* Czerniavski (Crustacea : Mysidacea) im Mittelrhein. *Lauterbornia* 31 : 125-127.
- Holmquist Ch 1978. Mysidacea. In Illies J (ed.), Limnofauna Europaea. A checklist of the animals inhabiting European inland waters, with accounts of their distribution and ecology (except Protozoa), 2nd ed., Gustav Fischer, Stuttgart: 235-236.
- Kelleher B, van der Velde G, Wittmann KJ, Faasse MA, bij de Vaate A 1999. Current status of the freshwater Mysidae in the Netherlands, with records of *Limnomysis benedeni* Czerniavsky, 1882, a pontocaspian species in the Dutch Rhine branches. *Bull zoöl Mus Univ Amsterdam* 16(13): 89-94.
- Komarova TI 1991. Mizidi (Mysidacea). In Fauna Ukrainsk. Acad Nauk Ukr, Kiev Naukova Dumka 26(7) : 1-104.
- Leppäkoski E 1984. Introduced species in the Baltic Sea and its coastal ecosystems. *Ophelia Suppl.* 3: 123-135.
- Mordukhai-Boltovskoi PhD 1979. Composition and distribution of Caspian fauna in the light of modern data. *Int Revue ges Hydrobiol* 64: 1-38.
- Nesemann H, Pöckl M, Wittmann KJ 1995. Distribution of epigean Malacostraca in the middle and upper Danube (Hungary, Austria, Germany). *Misc zool hung* 10: 49-68.
- Razinkovas A 1996. Spatial distribution and migration patterns of the mysids in the Curonian Lagoon. In Andrusaitis A (ed.), Proceed 13th Symp Baltic Biologists, Institute of Aquatic Ecology, Univ Latvia, Riga 117-120.
- Reinhold M, Tittizer T 1998. *Limnomysis benedeni* Czerniavsky, 1882 (Crustacea : Mysidacea), ein weiteres pontokaspisches Neozoon im Main-Donau-Kanal. *Lauterbornia* 33 : 37-40.
- Rieman BE, Falter CM 1981. Effects of the establishment of *Mysis relicta* on the macrozooplankton of a large lake. *Trans Amer Fish. Soc* 110: 613-620.
- Schleuter A, Geissen HP, Wittmann KJ 1998. *Hemimysis anomala* G.O. Sars 1907 (Crustacea: Mysidacea), eine euryhaline pontokaspische Schwebgarnele in Rhein und Neckar. Erstnachweis für Deutschland. *Lauterbornia* 32: 67-71.
- Tittitzer T 1997. Ausbreitung aquatischer Neozoen (Makrozoobenthos) in den europäischen Wasserstraßen, erläutert am Beispiel des Main-Donau-Kanals. In Kavka G (ed.), Güteentwicklung der Donau : Rückblick und Perspektiven. Schriftenreihe des Bundesamtes für Wasserwirtschaft, Wien 4 : 113-134.
- Vaitonis G 1991. Acclimatization of Ponto-Caspian crustaceans in waters of Lithuania. *Acta hydrobiol lituanica* 10: 33-35.
- Valkanov A 1936. Über einige Mysiden aus Bulgarien. *Zool Anz* 115: 25-27.
- Weish P, Türkay M 1975. *Limnomysis benedeni* in Österreich mit Betrachtungen zur Besiedlungsgeschichte (Crustacea : Mysidacea). *Arch Hydrobiol Suppl* 44: 480-491.
- Williams RJ, Griffiths FB, Van der Wal EJ, Kelly J 1988. Cargo vessel ballast water as a vector for the transport of non-indigenous marine species. *Estuar Coast Shelf Sci* 26: 409-420.
- Wittmann KJ 1995. Zur Einwanderung potamophiler Malacostraca in die obere Donau : *Limnomysis benedeni* (Mysidacea), *Corophium curvispinum* (Amphipoda) und *Atyaephyra desmaresti* (Decapoda). *Lauterbornia* 20 : 77-85.
- Wittmann KJ, Schlacher TA, Ariani AP 1993. Structure of Recent and fossil mysid statoliths (Crustacea, Mysidacea). *J Morphol* 215: 31-49.
- Wittmann KJ, Stagl V 1996. Die Mysidaceen-Sammlung am Naturhistorischen Museum in Wien : eine kritische Sichtung im Spiegel der Sammlungsgeschichte. *Ann Naturhist Mus Wien* 98B : 157-191.
- Wittmann KJ, Theiss J, Banning M 1999. Die Drift von Mysidaceen und Dekapoden und ihre Bedeutung für die Ausbreitung von Neozoen im Main-Donau-System. *Lauterbornia* 35 : 53-66.
- Woynárovich E 1955. Vorkommen der *Limnomysis benedeni* CZERN. im ungarischen Donauabschnitt. *Acta zool Acad Sci hung* 1 : 177-185.
- Zhadin VI, Gerd SV 1961. Fauna and flora of the rivers, lakes and reservoirs of the U.S.S.R.- In Israel Prog. Sci. Transl., Jerusalem 1970, 2nd ed, 626 p.

Reçu le 10 février 1999; received February 10, 1999
Accepté le 26 novembre 1999; accepted November, 1999

LES ELASMOBRANCHES PLEUROTRÊMES DE LA CÔTE DU LANGUEDOC (FRANCE MÉRIDIONALE) : OBSERVATIONS BIOLOGIQUES ET DÉMOGRAPHIQUES

The Pleurotremate Elasmobranchs from the Languedoc coast (Southern France): biological and demographic observations

CAPAPÉ C, TOMASINI JA, QUIGNARD JP

Laboratoire d'Ichtyologie, case 102, Université Montpellier II, Sciences et Techniques du Languedoc,
34095 Montpellier cedex 5, France

ELASMOBRANCHES
PLEUROTRÊMES
CÔTE DU LANGUEDOC
FRANCE MÉRIDIONALE
MÉDITERRANÉE SEPTENTRIONALE
OBSERVATIONS BIOLOGIQUES
ASPECTS DÉMOGRAPHIQUES

ELASMOBRANCHES
PLEUROTRÉMATA
LANGUEDOC COAST
SOUTHERN FRANCE
NORTHERN MEDITERRANEAN
BIOLOGICAL OBSERVATIONS
DEMOGRAPHIC ASPECTS

RÉSUMÉ. – Vingt-quatre espèces d'Elasmobranches Pleurotrêmes sont recensées au large de la côte du Languedoc, parmi lesquelles 15 ont fait l'objet d'observations biologiques présentées dans cette note. Ces observations concernent essentiellement la taille à la naissance, la taille de première maturité sexuelle, la taille maximale et si possible le cycle de reproduction et la fécondité. Une seule espèce est capturée régulièrement et en relative abondance : la petite Roussette, *Scyliorhinus canicula*. Deux autres espèces sont assez communes : le Chien espagnol, *Galeus melastomus*, et le Sagre noir, *Etmopterus spinax*. On constate une constante diminution des espèces ayant un intérêt commercial, en particulier *Mustelus* spp. et *Squalus* spp. Les autres pleurotrêmes sont capturés occasionnellement comme les grands Requins migrateurs et les Squalidés des zones profondes.

SUMMARY. – Twenty-four pleurotremate elasmobranch species are recorded from the Languedoc coast. Biological and demographic observations on 15 species are presented in this paper. The biological observations essentially concern size at birth, size at sexual maturity, maximal size and, wherever possible, reproductive cycle and fecundity. A single species is regularly and abundantly captured: the smallspotted catshark, *Scyliorhinus canicula*. Two other species are relatively common, namely the blackmouth catshark, *Galeus melastomus*, and the velvet belly, *Etmopterus spinax*. A constant decrease of species having a commercial value is observed, particularly *Mustelus* spp. and *Squalus* spp. The other species are occasionally captured, e.g. the great migratory sharks and the deep-sea squalids.

INTRODUCTION

Vingt-quatre espèces d'Elasmobranches Pleurotrêmes ont été globalement répertoriées et citées le long de la côte du Languedoc dans le sud de la France. Ce recensement se fonde sur des publications diverses, parfois fort anciennes, couvrant l'ichtyofaune de la province atlanto-méditerranéenne (Whitehead *et al.* 1984-1986), des côtes françaises (Moreau 1881, Bougis 1959, Bauchot & Pras 1980) ou limitées au littoral languedocien (Doumet 1860, Calvet 1905, Quignard *et al.* 1962, Quignard & Raibaut 1993). Des travaux concernant les Elasmobranches de cette dernière région, des régions avoisinantes ou plus généralement des côtes méditerranéennes ont été également consultés (Euzet 1959, Granier 1964, Capapé 1977a,

Delattre & Maigret 1986, Capapé 1989, Capapé *et al.* 1990, 1991).

Depuis 1988, les Elasmobranches de la côte du Languedoc ont fait de notre part l'objet d'observations régulières. Ces observations ont permis de recueillir un certain nombre de données sur la biologie de la reproduction et d'actualiser les informations sur les aspects quantitatifs et démographiques de ces espèces dans la région.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les observations ont été réalisées depuis 1988 sur le terrain, en moyenne 2 fois par semaine sur les sites de débarquements de productions halieutiques de Sète, Palavas et Carnon.

Les spécimens ramenés à Sète ont été capturés au chalut au large du littoral languedocien sur des fonds en général sablo-vaseux, à des profondeurs variables dépassant souvent 100 m. La flottille sétoise se compose de 20 chalutiers dont une dizaine environ sont susceptibles de ramener des Elasmobranches. Cette flottille opère dans une zone littorale qui s'étend sur près de 150 km de Port-La-Nouvelle au Petit Rhône. Palavas et Carnon sont des sites de pêche artisanale. On dénombre une douzaine d'embarcations qui pratiquent exclusivement la pêche aux filets maillants, aux trémails et aux palangres sur des fonds de profondeurs allant de 20 à 300 m et de natures variées, herbiers, sables, sables vaseux, débris coralligènes, ces derniers dans les zones appelées « fosses » par les pêcheurs locaux (Fig. 1).

Nous avons également participé à 6 campagnes de chalutage réalisées par le navire océanographique du CNRS « Georges Petit », au large de la côte languedocienne.

Dans la mesure du possible, les spécimens débarqués par les pêcheurs sont identifiés, sexés et mesurés à l'aide d'un mètre en ruban et/ou d'un ichtyomètre, précis au mm. On a mesuré la longueur totale chez tous

les spécimens (LT) et chez les mâles, la longueur des organes d'accouplement ou ptérygopodes de l'insertion au niveau de la ceinture pelvienne à l'extrémité distale conformément à la méthode préconisée par Collenot (1969). Les animaux sont pesés à l'aide d'un dynamomètre à ressort chargeant une masse de 20 kg au maximum et précis au 100^e. Chez les femelles nous avons prélevé la cavité abdominale et pesé les gonades et le contenu utérin. Les ovocytes évolutifs sont dénombrés et dans la mesure du possible les ovocytes majeurs prêts à être pondus sont séparés, pesés et mesurés un à un. Les œufs, embryons et foetus à terme ont été comptés, éventuellement sexés puis pesés et mesurés.

La taille de première maturité sexuelle a été déterminée selon les critères définis par Bass *et al.* (1975) et repris par Stevens & Lyle (1989). Elle est mise en évidence chez les mâles par l'évolution morphologique des ptérygopodes. Ils sont courts et flexibles chez les jeunes individus, s'allongent rapidement chez les adultes où leur longueur dépasse rapidement celle de la nageoire pelvienne. Ceux des adultes sont rigides et calcifiés. L'examen de la cavité abdominale permet seul de connaître la condition sexuelle des femelles. Les juvéniles ont des ovaires blanchâtres avec des ovocytes de taille microscopique, des oviductes membraneux et des glandes nidamentaires à peine visibles. Les subadultes ont des ovaires « verruqueux » montrant des ovocytes translucides. Les adultes possèdent des ovaires fonctionnels avec une activité vitellogénétique intense et/ou la présence d'un contenu utérin. L'ensemble du tractus génital est bien développé, glandes nidamentaires comprises.

RÉSULTATS

Heptranchias perlo; Requin perlon; sharpnose seven-gill shark.

D'après la littérature, le Perlon serait présent dans la région. Moreau (1881) note la capture de l'espèce au large de Sète, Granier (1964) au large du Grau-du-Roi. L'espèce doit être rare car nous n'avons pas observé localement de spécimens.

Hexanchus griseus; Requin griset; six-gill shark.

Moreau écrivait en 1881, que ce Requin est « commun » au large de Nice, opinion confirmée un siècle plus tard par Delattre & Maigret (1986). En revanche, le même auteur souligne que l'espèce est « assez rare » à Sète où Euzet (1959) a cependant examiné 31 individus de LT comprises entre 500 et 700 mm, mais aussi de LT plus grandes atteignant 1600 mm. Quignard *et al.* (1962) ont décrit un exemplaire femelle de 1140 mm LT capturé au large d'Agde par 30 m de fond. Granier (1964) enfin rapporte la capture de 3 spécimens en provenance du golfe d'Aigues-Mortes.

Nous avons observé 2 spécimens. Le premier a été ramené en janvier 1989 par un chalutier opérant au large de Sète par 50 m de fond, le second en avril 1993. Ces 2 exemplaires femelles mesuraient 625 et 603 mm LT; ils pesaient 860 et 785 g. Ils présentaient une vésicule vitelline interne bien visible et l'emplacement du pédoncule ombilical n'était pas encore cicatrisé. Ces 2 spécimens venaient probablement de naître

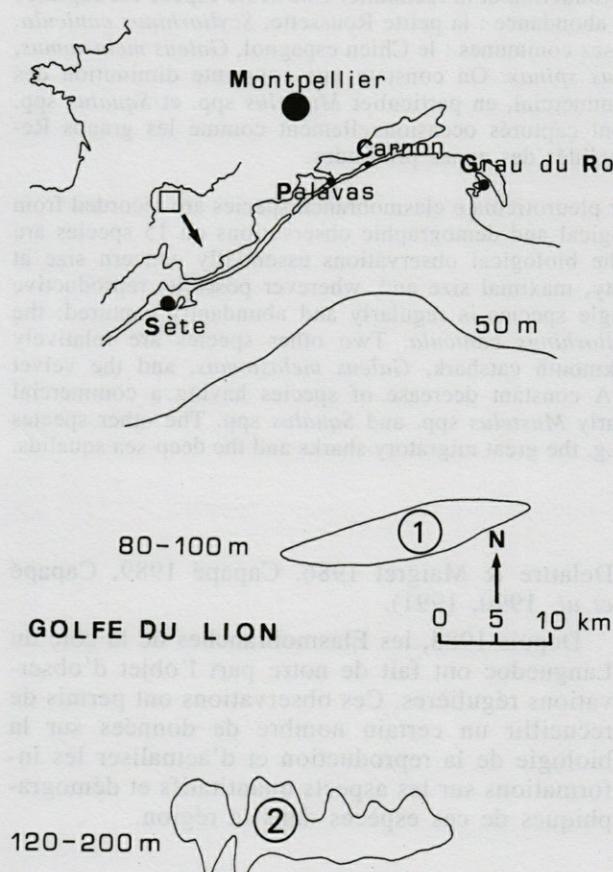


Fig. 1. — « Fosses » situées au large de Sète. 1 et 2 entourés d'un cercle indiquent respectivement les zones où *Scyliorhinus canicula* et *Galeus melastomus* sont les pleurotremes dominants.

« Pits » from off Sete. 1 and 2 surrounded by a circle respectively show the areas where *Scyliorhinus canicula* and *Galeus melastomus* are the dominant pleurotremes.

car d'après Boeseman (1984), la taille à la naissance se situerait entre 600 et 700 mm LT.

Eugomphodus taurus; Requin taureau; sand tiger shark.

Granier (1964) signale la capture de 2 spécimens dans le golfe d'Aigues-Mortes. Capapé (1977 a) a observé 2 mâchoires appartenant à des individus de grande taille capturés par des pêcheurs au large de la côte varoise. A notre connaissance, il ne semblerait pas y avoir d'autres mentions de cette espèce le long des côtes françaises de Méditerranée.

Ondotaspis ferox; Requin féroce; smalltooth sand tiger.

La description de ce Requin a été réalisée à partir de spécimens de la région de Nice (Risso 1810). Granier (1964) note la capture d'un spécimen dans le golfe d'Aigues-Mortes. Ce sont les seules citations de *O. ferox* dans la littérature ichtyologique relative aux côtes françaises de Méditerranée en général et à notre région en particulier.

Carcharodon carcharias; Requin blanc; great white shark.

En se référant à un certain nombre de publications antérieures, Quignard & Raibaut (1993) écrivent que « le requin blanc est régulièrement signalé dans les eaux du golfe du Lion en été ». Ils ajoutent qu'un exemplaire « aurait même attaqué une petite barque au large de Sète en juin 1990 » et relatent enfin « la prise exceptionnelle en hiver (janvier 1991) d'un individu au large de Sète ».

Cetorhinus maximus; Requin pélerin; basking shark.

Le Requin pélerin a été cité à Sète par Calvet (1905) et Euzet (1959). Quignard *et al.* (1962) signalent dans la même région la capture d'une femelle de 4000 mm LT et de 2 jeunes mâles. Granier (1964) note que *C. maximus* « a été capturé ou s'est échoué au moins une dizaine de fois dans le golfe d'Aigues-Mortes ». Un spécimen femelle de 3500 mm a été capturé au trémail au large de Palavas le 25 mars 1991.

Isurus oxyrinchus; Requin-taupe bleu; shortfin mako.

L'espèce a été mentionnée à Sète par Doumet (1860), Moreau (1881), Calvet (1905) et Euzet (1959). Quignard *et al.* (1962) ont observé 2 exemplaires juvéniles de 1300 et 1700 mm LT. Moreau (1881) donne les mensurations d'un individu de 2570 mm LT et pesant 300 kg.

Alopias vulpes; Requin renard; thresher shark.

L'espèce est considérée comme relativement commune au large de la côte languedocienne par Doumet (1860), Moreau (1881) et Calvet (1905). Pour Quignard *et al.* (1962) : « Cette espèce est souvent rapportée par les thonniers sétois ». Nous avons mesuré sur les quais du port de pêche de Sète de 1990 à 1993, 10 exemplaires, 7 mâles et 3 femelles, tous adultes dont les LT se situaient entre 3860 et 4450 mm. Ces captures se sont avérées relativement plus fréquentes, 6 en tout, entre mai et août. L'espèce serait souvent capturée localement lors de campagnes de pêche pélagique.

Galeus melastomus; Chien espagnol; blackmouth catshark.

La présence de cette espèce a été signalée pour la première fois à Sète par Quignard *et al.* (1962) qui ont décrit 3 femelles juvéniles ramenées au chalut par plus de 400 m de profondeur. *G. melastomus* n'est pas très prisé localement par le consommateur. Il constitue un

butin accessoire retrouvé parfois en abondance dans les filets calants.

Nos observations reposent sur de nombreux spécimens en provenance des « fosses » situées au large de Sète. Il s'agit d'individus mâles et femelles de tailles allant de 140-150 mm à plus de 600 mm, capturés tout au long de l'année, mais les petits individus sont ramenés de plus grandes profondeurs que les adultes. Les mâles et les femelles sont adultes à partir de 530 mm LT. Le plus grand mâle adulte mesurait 610 mm LT, la plus grande femelle adulte 640 mm LT. L'activité vitellogénétique est permanente et se déroule toute l'année ainsi que la production de capsules ovifères. On trouve de 1 à 3 capsules ovifères par oviducte, soit un maximum de 6 capsules par individu. Les capsules dépourvues de filaments sont munies de cornes terminales. Elles mesurent en moyenne 45 mm de long (sans les cornes), 18 mm de large et pèsent souvent plus de 4 g.

La vitellogenèse et la formation d'ovisacs sont également continues chez *G. melastomus* des côtes tunisiennes (Capapé & Zaouali 1977) et de la mer Ionienne (Tursi *et al.* 1993). Les ovisacs ont des dimensions pratiquement identiques quelle que soit la région mais il n'en est pas de même en ce qui concerne les tailles de première maturité sexuelle. En effet, celle-ci est atteinte par tous les individus dès 420 mm LT sur les côtes tunisiennes. Dans la mer Ionienne les mâles et les femelles sont adultes à partir de 450 mm LT et 490 mm LT respectivement.

Les disparités sont encore plus marquées si on les compare avec les spécimens de l'Atlantique parmi lesquels on trouverait encore des individus juvéniles à 720 mm LT (Borcea 1908).

Scyliorhinus canicula; petite Roussette; smallspotted catshark.

Les chalutiers opérant au large de Sète débarquent des quantités relativement importantes de petites Roussettes. Elles font l'objet d'un petit commerce florissant sur les quais du port de pêche.

S. canicula de la région a fait l'objet d'une étude portant sur certains aspects de la biologie de la reproduction (Capapé *et al.* 1991) : les mâles atteignent la taille de maturité sexuelle dès 440 mm LT, les femelles entre 410 et 470 mm LT. Le plus grand mâle et la plus grande femelle observés dans nos régions avaient respectivement 550 et 510 mm LT. La reproduction a lieu pratiquement toute l'année : vitellogenèse et productions de capsules ovifères sont permanentes et synchrones. Elles subissent néanmoins des fluctuations saisonnières. Elles sont plus marquées au printemps (sans interruption de mars à juin) et au début de l'hiver (décembre et janvier). Les capsules ovifères mesurent en moyenne 44 mm de long (sans les filaments), 17 mm de large et ont une masse moyenne de 4,7 g.

L'activité reproductrice est permanente chez *S. canicula* des autres secteurs maritimes avec des fluctuations saisonnières plus ou moins marquées en fonction de la saison. En Méditerranée, Syrski (1876) et Graeffe (1888) à Trieste, Lo Bianco (1909) à Naples, Zupanovic (1961) dans les canaux de l'Adriatique, Bini (1967) dans les mers italiennes mentionnent 2 maxima, l'un en hiver, l'autre au printemps. En Tunisie (Méditerranée centrale), Capapé (1977 b) note que l'activité reproductive de la petite Roussette atteint un maximum en été.

Les relations entre la taille de première maturité sexuelle, les tailles maximales et la latitude chez les Elasmobranches en général et *S. canicula* en particulier ont été mises en évidence par Leloup & Olivereau (1951) et globalement confirmées par Mellinger (1989). En général, les spécimens de Méditerranée sont plus petits que ceux d'Atlantique. De plus, c'est l'une des rares espèces d'Elasmobranches où les mâles sont sensiblement plus grands que les femelles.

Les ovisacs des *S. canicula* de nos régions sont plus petits que ceux de l'Atlantique ou de la Manche. En revanche, leurs dimensions sont très voisines de celles des autres secteurs de la Méditerranée. Comme l'écrivent Mellinger *et al.* (1984) : « La taille plus faible des adultes en Méditerranée a pour conséquence la production d'œufs plus petits ».

Scyliorhinus stellaris; grande Roussette; nursehound.

D'après nos observations, la grande Roussette est beaucoup moins représentée que l'espèce précédente dans la région contrairement aux publications antérieures (Moreau 1881, Euzet 1959). Nous n'en avons observé que de rares spécimens, 6 adultes, 2 mâles et 4 femelles à la criée de Sète, en octobre 1989. Ces individus capturés au chalut par 50-60 m de profondeur mesurent entre 925 et 960 mm LT et pèsent de 3,3 à 3,8 kg. L'une des femelles portait 2 ovisacs (un dans chaque utérus) aux mensurations identiques : 94 mm de long (sans les filaments), 37 mm de large, masse 29 g.

Tout comme la petite Roussette, les grandes Roussettes de Méditerranée sont généralement adultes à une LT inférieure à celle de l'Atlantique et de la Manche (Leloup & Olivereau 1951). Les LT maximales varient sensiblement d'un secteur à l'autre de la Méditerranée. Les spécimens de nos régions semblent plus grands que ceux des côtes italiennes (Tortonese 1956, Bini 1967), mais leurs LT se rapprochent davantage de celles observées au large des côtes algériennes (Dieuzeide *et al.* 1953) et tunisiennes (Capapé 1977 c).

Carcharhinus plumbeus; Requin gris; sandbar shark.

Cette espèce est décrite sous le binom *Carcharias obtusirostris* par Moreau (1881) à partir d'un jeune individu déposé dans les collections du Muséum d'Histoire naturelle de Paris (réf MNHN 98-1227). D'après l'auteur ce Requin serait commun en Méditerranée et notamment au large de Sète, où l'on pêcherait des spécimens mesurant entre 2000 et 4000 mm LT.

Granier (1964) signale la présence de l'espèce dans le golfe d'Aigues-Mortes mais sous le binom de *C. obtusirostris*, synonyme junior de *C. plumbeus*: quelques captures enregistrées entre 1940 et 1959.

Prionace glauca; Peau bleue; blue shark.

Ce Requin semble relativement commun dans la région puisqu'Euzet (1959) en a observé 22 exemplaires. Granier (1964) note que l'espèce est également commune dans le golfe d'Aigues-Mortes où « il se prend souvent dans les filets à thons ». Auparavant Moreau (1881) avait décrit un individu de 2450 mm LT pris à Sète.

En mai 1993, un exemplaire femelle a été ramené par un chalutier opérant au large de Sète par 140 m de fond. L'animal découpé et dépecé à bord mesurait plus de 2000 mm LT et pesait 160 kg d'après les informations que nous avons recueillies auprès des pêcheurs.

Galeorhinus galeus; Milandre; tope shark.

En 1881, Moreau considérait l'espèce commune sur toutes les côtes de France. Euzet (1959) a examiné 30 exemplaires capturés au large de Sète. Granier (1964) cite le Milandre parmi les Elasmobranches rarement capturés dans le golfe d'Aigues-Mortes. Nous n'avons observé aucun spécimen de cette espèce qui est pourtant localement connue des professionnels de la pêche sous l'appellation de « milandré » ou de « tchi ».

Mustelus asterias; Emissole tachetée; starry smoothhound.

Cette Emissole a toujours été qualifiée de « peu commune » dans la région par les auteurs (Moreau 1881, Granier 1964) mais Euzet (1959) en a cependant examiné 89 exemplaires à Sète.

Nous avons observé 11 exemplaires à la criée de Sète, 8 mâles et 3 femelles de 1990 à 1993. Tous les mâles étaient adultes : $880 < \text{LT} < 1024$ mm, poids de 2,7 kg à 5,6 kg. 2 des 3 femelles examinées capturées en octobre 1991 portaient une trace ombilicale cicatrisée mais encore visible. Elles mesuraient 375 et 380 mm de long et pesaient 123 et 128 g. La 3^e femelle, capturée en juillet 1992, était adulte et en fin de gestation car elle portait des foetus à terme. Elle avait 1200 mm LT et pesait 7800 g. 20 foetus ont été trouvés, 8 dans l'utérus gauche et 12 dans le droit; ils mesuraient entre 285 et 297 mm et pesaient entre 65 et 79,5 g. 10 mâles et 10 femelles ont été dénombrés.

Ces quelques observations corroborrent celles effectuées par Capapé (1983) sur les spécimens des côtes tunisiennes. L'auteur soulignait que la taille de première maturité sexuelle était atteinte par les mâles dès 750 et 960 mm LT. Les femelles gravides mesuraient en général plus de 1000 mm LT. La parturition se déroulait en été. Foetus à terme : LT moyenne 284 mm, masse moyenne 67,8 g.

Mustelus mustelus; Emissole lisse; smoothhound.

Au large de la côte du Languedoc, l'Emissole lisse est plus commune que l'Emissole pointillée.

Les 16 exemplaires, 8 mâles et 8 femelles capturés au trémail au large de Palavas sont tous des individus juvéniles : $500 < \text{LT} < 700$ mm, masse entre 450 et 800 g. En revanche, 37 spécimens, 15 mâles et 22 femelles, en provenance de Sète étaient adultes : $980 < \text{LT} < 1230$ mm, masse pleine entre 2,5 et 8,5 kg. Certaines femelles non éviscérées contenaient des œufs encapsulés dont la forme, les dimensions moyennes (35 mm × 20 mm) et la masse moyenne (7,1 g) étaient similaires à celles observées chez les spécimens des côtes tunisiennes (Quignard & Capapé 1972 b, Capapé 1974). Il en est de même des foetus à terme : $380 < \text{LT} < 420$ mm, masse entre 138 et 144 g. Captures de ces 2 catégories de femelles de juin à août. On a également retrouvé au long de l'année des femelles gravides dont les utérus contenaient des embryons à différents stades de développement. On peut estimer que la gestation ne doit pas excéder une année, tout comme le cycle de reproduction. En effet, nous avons trouvé des ovocytes majeurs prêts à être pondus chez les femelles en fin de gestation : ce qui amène à penser que la parturition est assez rapidement suivie d'une nouvelle ovulation chez cette espèce comme il semble en être la règle chez les Elasmobranches vivipares placentaires (Dodd 1983, Mellinger 1989).

Sphyrna zygaena; Requin-marteau commun; smooth hammerhead.

Doumet (1860), Moreau (1881), Calvet (1905) et Euzet (1959) signalent l'espèce dans la région où ils la qualifient de peu commune. Quignard *et al.* (1962) en ont observé 7 exemplaires ramenés par les chalutiers sétois, en général des individus de petite taille et probablement juvéniles.

Nous n'avons pas observé cette espèce, tout de même connue dans la région, où il nous a été précisé que sa capture était exceptionnelle.

Oxynotus centrina; Centrine ou Humantin; angular rough shark.

Doumet (1860) et Moreau (1881) à Sète, Granier (1964) dans le golfe d'Aigues-Mortes considèrent *O. centrina*. En revanche, Quignard *et al.* (1962) écrivent que dans la zone sétoise, cet elasmobranché «est pourtant couramment ramené par les chalutiers surtout durant l'automne et le printemps». Ils ajoutent avoir observé un exemplaire de 900 mm de long.

De 1990 à 1995, 64 Humantins ont été observés, 48 ont été capturés au trémail entre 80 et 100 m de fond et 16 au chalut par plus de 200 m de fond.

La taille de première maturité sexuelle est atteinte par les mâles et les femelles dès 600 et 660 mm LT, respectivement. Les femelles adultes sont plus grandes que les mâles adultes, les LT maximales pour les mâles et les femelles étaient respectivement de 640 mm et de 780 mm. La plus petite femelle gravide observée avait 730 mm LT. Les ovocytes majeurs prêts à être pondus étaient volumineux et lourds : diamètre entre 39 et 41 mm, masse entre 22 et 26 g ; ces mensurations étaient très voisines de celles des œufs fécondés présents dans les utérus. Ces œufs étaient dépourvus de capsules et libres dans les utérus tout comme Capapé (1985) l'a observé chez *Centrophorus granulosus* et Yano & Tanaka (1988) chez des *Centroscymnus* spp., mais contrairement à ce que l'on décrit le plus souvent chez les Squalidae. On a dénombré de 8 à 12 ovocytes majeurs ou œufs chez les femelles adultes. D'après nos observations, la vitellogenèse n'était pas concomitante de la gestation. Le cycle de reproduction dure probablement un an. Le foie représentait un pourcentage important de la masse corporelle, atteignant parfois plus de 20 % de celle-ci jouant un rôle plus important dans la flottabilité que dans l'élaboration des produits gonadiques.

On ne possède que des informations fragmentaires sur la biologie de la reproduction de la Centrine. Tortonese (1956) et Bini (1967) notent que la femelle peut porter jusqu'à 22-23 embryons et que les œufs sont très grands. Moreau (1881) a observé 16 œufs de 60 mm de diamètre chez une femelle capturée au large d'Arcachon (côtes françaises de l'Atlantique) et Poll (1951) 8 œufs de 40 mm de diamètre chez une femelle capturée au large des côtes atlantiques de l'Afrique. Selon Risso (1826), dans la région de Nice, l'espèce s'accouple en février et met bas 3 mois plus tard.

Dans les eaux italiennes, Lo Bianco (1909) a observé des œufs en segmentation en février, des embryons de 30 mm en janvier (!) et de 150 mm en mars. Lozano Rey (1928) a représenté l'espèce à partir d'un embryon de 246 mm provenant d'un ouvrage antérieur (Bridge 1902 *in* Tortonese 1956).

Les données en notre possession sont trop fragmentaires pour que nous puissions en tirer des conclusions, mais en se fondant sur l'ensemble des informations à

notre disposition, on peut estimer que la fécondité (s.l.) de l'espèce est comprise entre 8 et 23, la taille à la naissance entre 220 et 250 mm. Toutefois, le cycle de reproduction doit probablement durer plus de 3 mois contrairement à l'opinion de Risso (1826).

Squalus acanthias; Aiguillat commun; spurdog.

En 1881, Moreau écrivait que l'Aiguillat était très commun sur toutes les côtes de France. Calvet (1905) l'a recensé parmi les Poissons de la région de Sète. Euzet (1959) a examiné 69 exemplaires en provenance de cette région. Granier (1964) note que c'est le Squallidé le plus communément capturé dans le golfe d'Aigues-Mortes.

De 1988 à 1995, 37 spécimens, 19 mâles et 18 femelles ont été récoltés au cours de nos sorties. D'après nos observations, il semblerait que les mâles et les femelles soient adultes à partir de 600 et 850 mm LT respectivement. 5 femelles gravides (900 < LT < 980 mm) en fin de gestation ont été capturées en octobre (2), en mai (2) et en août (1) : 54 foetus à terme dont 28 mâles et 26 femelles : 247 < LT < 265 mm, masses entre 51 g et 56 g. Nombre de foetus, 6 à 12 par portée, symétriquement distribués dans chaque utérus. Chez ces mêmes femelles, l'activité vitellogénétique est synchrone du développement embryonnaire puisque nous avons remarqué la présence d'ovocytes majeurs prêts à être pondus : 61 d'entre eux mesurés : diamètre de 43 à 46 mm, masse de 29 à 36 g, nombre par femelle compris entre 10 et 17. Il est donc légèrement supérieur à celui des foetus à terme. En outre, il est toujours beaucoup plus grand dans l'ovaire gauche que dans le droit.

Nous avons observé en mai, 2 jeunes individus portant une cicatrice ombilicale rougeâtre et une VVI non encore resorbée. Ils mesuraient 263 et 265 mm LT et pesaient 60 et 63 g. La taille de ces spécimens, probablement des néonats, est identique à celle des foetus à terme que l'on peut globalement considérer comme la taille à la naissance de *S. acanthias* de nos régions.

Le tableau I résume les observations effectuées sur *S. acanthias* capturé dans d'autres océans et mers du globe. De grandes similitudes apparaissent : taille de première maturité sexuelle, taille à la naissance, fécondité. Seul, Jensen (1965) donne des résultats quelque peu différents pour les spécimens des côtes atlantiques des Etats-Unis d'Amérique.

La durée du cycle sexuel des femelles reste difficile à cerner. Il serait probablement bisannuel et toute l'année on observerait des exemplaires avec des embryons à différents stades de développement. En revanche d'après l'ensemble des auteurs (Tabl I), il semblerait que la parturition se déroulerait d'août à décembre avec un pic en novembre. Nos données ne sont pas suffisantes pour discuter ces résultats, mais les captures de femelles en fin de gestation en mai montrent que la mise bas ne se situe pas forcément dans nos régions à la même période que dans les autres secteurs maritimes.

Squalus blainvillei; Aiguillat galludo; longnose spurdog.

Moreau (1881) estimait l'Aiguillat assez commun, notamment dans les régions de Nice et de Sète. Calvet (1905) le cite également à Sète où Euzet (1959) a examiné 49 exemplaires.

3 femelles seulement ont été observées. Captures au trémail au large de Palavas par 60 à 80 m de fond. Une

Tabl. I. – Comparaisons des tailles à la naissance, des tailles de première maturité sexuelle, des tailles maximales et de la fécondité de *Squalus acanthias* en différentes régions marines. TN : taille à la naissance ; TPMS : taille de première maturité sexuelle ; TM : taille maximale, tailles exprimées en mm. F : fécondité utérine exclusivement. * In Jensen (1965).

*Comparisons between sizes at birth, sizes at first sexual maturity, maximal sizes, and fecundities from *Squalus acanthias* caught from off different marine areas. TN : size at birth; TPMS : size at sexual maturity; TM maximal size, expressed at the nearest mm. F : uterine fecundity only. * In Jensen (1965).*

Auteurs	Régions	TN	TPMS		TM		F
			Mâles	Femelles	Mâles	Femelles	
Ford (1921)	Angleterre	250-310	590-600	700-800	830	1100	1-11
Hickling (1930) *	mer d'Irlande	260	620	-	700-800	-	-
Kaganovskia (1933) *	îles Sakhaline	240	-	1000	-	1124	-
Templeman (1944) *	Newfoundland	240-310	600	860	740	1010	-
Hisaw et Albert (1947)	Massachusetts	250-300	-	-	-	-	-
Bigelow et Schroeder (1948)	golfe de Maine	220-330	-	-	-	-	2-11
Bonham et al. (1949) *	Etat de Washington	270	720	720	1000	1240	-
Aasen (1949*)	Islande	260	-	-	-	-	-
Holden et Meadows (1964)	Angleterre	275	-	-	-	-	2-15
Jensen (1965)	côte est des Etats-Unis	250	-	-	-	-	-
Capapé et al. (présent travail)	côte du Languedoc	247-265	600	850	720	980	5-9

de ces femelles, juvénile capturée en octobre 1990, mesurait 665 mm LT et pesait 1455 g. Les 2 autres étaient gravides. La première de ces deux femelles pêchée en juillet 1993 avait 900 mm LT et pesait 3200 g. Elle contenait des ovocytes évolutifs et des embryons bien développés mesurant entre 135 et 141 mm LT et pesant entre 42,5 et 44,7 g. La seconde (septembre 1993) mesurait 913 mm et pesait 3660 g. Elle contenait des ovocytes majeurs et des foetus à terme : diamètre des ovocytes compris entre 40 et 43 mm, masse entre 27,5 et 32 g. 6 foetus à terme : 4 mâles et 2 femelles : 22,4 à 25,5 mm LT, 47,5 g à 51,6 g.

Ces observations s'inscrivent dans le cadre de celles déjà réalisées en d'autres secteurs de la Méditerranée. Dans les mers italiennes, un œuf de 19,26 g donnerait un foetus à terme de 38,83 g pour Ranzi (1932) qui ajoute que dès 190 mm LT, le foetus ne présente plus de vésicule vitelline interne (VVI) et peut alors être expulsé. Tortonese (1956) ne trouve plus de VVI à partir de 220 mm. Bini (1967) note le plus grand spécimen pour 960 mm LT et 5000 g. Lo Bianco (1909) et Ranzi (1932) précisent que ce Squale a au maximum 5 ou 6 œufs par utérus.

En Tunisie, Quignard (1971) note que la maturité sexuelle de *S. blainvilliei* est définitivement acquise à partir de 650 mm LT. Le même auteur écrit que « les femelles de 58 à 66 cm ont des œufs dont le poids varie entre 12 et 21,3 g et celles de 68 à 76 cm de 21,4 à 34,6 g ». Foetus à terme 210 à 240 mm LT et 45 g à 55 g, le plus grand mâle mesurant 760 mm LT et la plus grande femelle 890 mm LT.

Etomopterus spinax; Sagre noir; velvet belly.

Le Sagre noir a toujours été considéré comme une espèce assez rare au long des côtes françaises en général (Moreau 1881, Bauchot & Pras 1981) et dans nos

régions en particulier où seul Granier (1964) fait mention « d'une capture certaine en 1946 ».

De 1988 à 1995, 64 spécimens ont été récoltés, 50 lors de campagnes de chalutage effectuées avec le navire océanographique « Georges-Petit », 14 au trémail dans les fosses situées au large du littoral palavasiens.

Taille de première maturité sexuelle des mâles dès 350 mm LT. La maturation sexuelle débute chez les femelles à partir de 310 mm LT, toutefois la première femelle avec ovocytes prêts à être pondus et la première femelle gravide mesuraient toutes deux 380 mm LT. D'autres femelles gravides ont été observées, 6 avaient des embryons et 6 autres des foetus à terme dans l'utérus.

Diamètre des ovocytes majeurs compris entre 24 et 27 mm, masse entre 3,10 et 4,5 g. Foetus à terme : de 119 à 133 mm LT, et de 5,30 à 6,70 g (moyenne : 6,03 g ; écart type : 0,46).

Petits spécimens libres entre 112 et 126 mm LT et entre 5,3 et 6,8 g. Globalement la taille à la naissance des Sagres noirs devrait se situer entre 112 et 133 mm LT et leur masse entre 5,3 et 6,8 g.

Comme toutes les espèces de la famille des Squalidae, le cycle de reproduction de *E. spinax* est difficile à cerner. Il devrait s'étaler au moins sur une année. La fécondité ovarienne est supérieure à 17. La fécondité utérine est comprise entre 5 et 9.

Hickling (1963) et Wheeler (1969) notent que les tailles de première maturité sexuelle des individus capturés au large des îles Britanniques est de 330 et 360 mm LT. Le premier auteur écrit en outre « The smallest fish were 12 cm in length, and this slight overlap with the measurements of the embryos confirms that birth occurs at a length of 12-13 cm ». Relini-Orsi et Wurtz (1975) ont examiné les contenus stomacaux d'individus ne mesurant guère plus de 100 mm LT. Il semblerait

que la taille à la naissance de *E. spinax* de Méditerranée se situe entre 100 et 130 mm LT.

Certains auteurs (Tortonese 1956, Hickling 1963, Wheeler 1969) ont tenté d'analyser le cycle de reproduction. Quelle que soit la latitude, la durée de ce cycle ne devrait pas excéder une année.

Enfin, il semblerait que la vitellogenèse ne soit pas concomitante de la gestation chez *E. spinax*, tout comme pour certains Squalidae notamment *Centrophorus* et *Centroscymnus* (Capapé 1985, Yano & Tanaka 1988).

Centrophorus granulosus; Squale-chagrin commun; gulper shark.

Moreau (1881) souligne que *C. granulosus* est excessivement rare sur les côtes de France. L'espèce est citée à Sète par Euzet (1959) mais sous le binom de *C. uyato*, 5 individus ayant été capturés de 1951 à 1959. Quignard *et al.* (1962) relatent la capture d'une femelle de 700 mm LT par un chalutier le 20 juin 1960 au large de Sète. Granier (1964) note que dans le golfe d'Aigues-Mortes, ce Requin est beaucoup moins commun que *S. acanthias*. Un seul exemplaire a été capturé au large de Carnon en avril 1992 : mâle adulte, de 850 mm LT et 3155 g.

Dalatias licha; Squale liche; kitefin shark.

Moreau (1881) écrivait que la liche est «assez commune à Nice, rare à Cette» et que les pêcheurs de la région de Saint-Jean de Luz et de Bayonne ramenait souvent de grandes quantités de ce Poisson du large des côtes d'Espagne. Calvet (1905) souligne la présence de *D. licha* dans la région de Sète. Quignard *et al.* (1962) ont observé dans la même région une femelle de 1200 mm LT et 2 autres plus petites de 380 et 415 mm LT capturées par 450 m de fond.

Nous n'avons observé qu'un seul spécimen : femelle capturée en octobre 1990 par plus de 300 m de fond au large de Sète, 605 mm LT 1015 g.

Echinorhinus brucus; Squale bouclé; bramble shark.

Moreau (1881) et Calvet (1905) ont signalé la présence de ce Requin à Sète. Granier (1964) a observé en juillet 1940 un spécimen du golfe d'Aigues-Mortes. Ce sont les seules mentions du Squale bouclé dans nos régions. Cette espèce semble très rare dans tout le bassin méditerranéen (Capapé 1989).

Squatina squatina; Ange de mer commun; common angel shark.

L'Ange de mer était plutôt rare dans la région d'après les anciennes observations de Doumet (1860), Moreau (1881) et de Calvet (1905). Euzet (1959) a examiné 5 spécimens, Quignard *et al.* (1962) en ont observé 7, 4 femelles et 3 mâles, de grandes tailles, probablement adultes si l'on se réfère à Capapé *et al.* (1990).

Nous n'avons pas observé d'Anges de mer, mais les pêcheurs locaux connaissent l'espèce bien qu'elle n'ait pas été capturée dans la région depuis de nombreuses années.

DISCUSSION

Depuis Moreau (1881), 24 espèces d'Elasmobranches Pleurotrèmes ont été recensées au long de la côte du Languedoc, dont 15 ont fait l'objet d'observations présentées dans cette publication (Tabl. II).

Tabl. II. – Liste des espèces d'Elasmobranches Pleurotrèmes de la côte du Languedoc. CL : cités dans la littérature relative à la côte du Languedoc. OAPT : observés par les auteurs dans le présent travail. F : fréquence ; ac : assez commun ; c : commun ; r : rare ; tr : très rare ; ? : présence discutable ;

List of Elasmobranch Pleurotremata species from the coast of Languedoc. CL : Cited in the literature concerning the coast of Languedoc. OAPT : Observed by the authors of this paper. F : frequency ; ac : rather common ; c : common ; r : rare : tr : very rare ; ? : doubtful in the area.

Espèces	CL	OAPT	F
<i>Heptranchias perlo</i>	+	-	?
<i>Hexanchus griseus</i>	+	+	r
<i>Eugomphodus taurus</i>	+	-	tr
<i>Odontaspis ferox</i>	+	-	tr
<i>Carcharodon carcharias</i>	+	-	r
<i>Cetorhinus maximus</i>	+	+	r
<i>Isurus oxyrinchus</i>	+	+	r
<i>Alopias vulpes</i>	+	+	ac
<i>Galeus melastomus</i>	+	+	c
<i>Scyliorhinus canicula</i>	+	+	tc
<i>S. stellaris</i>	+	+	r
<i>Carcharhinus plumbeus</i>	+	-	?
<i>Prionace glauca</i>	+	+	tr
<i>Mustelus asterias</i>	+	+	r
<i>M. mustelus</i>	+	+	ac
<i>Sphyraena zygaena</i>	+	+	tr
<i>Oxynotus centrina</i>	+	+	ac
<i>Centrophorus granulosus</i>	+	+	r
<i>Dalatias licha</i>	+	+	tr
<i>Echinorhinus brucus</i>	+	-	tr
<i>Etomopterus spinax</i>	+	+	ac
<i>Squalus acanthias</i>	+	+	ac
<i>S. blainvilie</i>	+	+	r
<i>Squatina squatina</i>	+	-	tr

Sur le plan qualitatif, ces nombres se révèlent relativement élevés surtout si on se réfère à d'autres secteurs de la Méditerranée, compte-tenu de la bordure côtière concernée qui ne dépasserait pas 150 km. En Tunisie, pour 1200 km de côtes on a dénombré 29 espèces (Quignard & Capapé 1971, 1972 b; Capapé 1987), et en Italie pour plus de 2500 km, 31 espèces (Tortonese 1956, Bini, 1967).

A titre comparatif, il existerait 49 espèces de Requins en Méditerranée (Capapé 1989) et près de 400 dans le monde d'après les estimations de Séret (1989) et de Compagno & Cook (1995).

Toutefois, l'ensemble des données à notre disposition révèle qu'une seule espèce, la petite Roussette, continue à être capturée régulièrement et en relative abondance au large de la côte du Languedoc. Elle présente même localement un intérêt économique.

D'autres espèces sont encore ramenées par les chalutiers et les diverses embarcations de pêche opérant dans la région, mais en quantités nettement moindres que dans une période antérieure (1950-1960 approximativement). Il s'agit notamment de certains Requins appréciés pour la qualité de leur chair comme la grande Roussette, les deux Emissoles et les deux Aiguillats.

En effet, les *Mustelus* spp. et les *Squalus* spp. ne sont plus pêchés aussi fréquemment que par le passé, aux dires des pêcheurs. Il semblerait qu'on les retrouve davantage au printemps et durant l'été, probablement lorsque mâles et femelles se rapprochent de la côte pour s'accoupler et ces dernières pour mettre bas.

Deux autres espèces comme le Milandre et surtout l'Ange de mer autrefois relativement communs dans la région semblent, en revanche, avoir totalement disparu des débarquements ichtyiques.

Les captures du Chien espagnol sembleraient plus fréquentes et plus abondantes que par le passé. Ce phénomène est dû au fait que certaines embarcations investissent des secteurs difficiles d'accès pour la pêche au chalut, ces fosses recèleraient notamment d'importantes quantités de Merluccidae et de Soleidae (Ruiz 1993). De plus, de nombreux *G. melastomus* ont été rapportés par le navire océanographique «Georges-Petit» dans le cadre de campagnes scientifiques qui nous ont permis de prospecter ces zones. On comprendra plus facilement que ce Pleurotrême n'apparaisse pas dans les listes faunistiques relatives aux Poissons de la région, fondées le plus souvent sur les débarquements ichtyiques du port de Sète.

Au large de la côte du Languedoc tout comme dans le reste de la province marine atlanto-méditerranéenne, le Sagre noir partage les mêmes biotopes que le Chien espagnol, sans toutefois entrer en compétition avec lui : on peut même dire qu'il s'agirait d'espèces sympatriques (Capapé 1989). Ceci expliquerait la relative abondance de cette espèce dans nos observations comparativement aux écrits antérieurs.

Les captures d'*Alopias vulpes* semblent toujours régulières même si elles ne concernent que quelques individus en certaines périodes de l'année. Ces captures sont conjoncturelles car elles sont liées aux campagnes de pêche aux Clupeidae, aux Engraulidae et aux Thunnidae, qui se déroulent au large de Sète, certains de ces Téléostéens pélagiques constituant les espèces-proies préférées du Requin renard.

La présence actuelle de *C. plumbeus* au large de nos côtes reste très discutable même si son identification par Granier (1964) ne saurait être mise en doute. L'espèce est signalée dans la mer Adriatique où elle est peu commune. Dans le contexte du bassin méditerranéen, c'est au large des côtes tunisiennes que *C. plumbeus* demeure abondant et plus précisément dans le golfe de Gabès (Capapé 1983). *C. plumbeus* est considéré dans la littérature comme un grand Requin migrateur à répartition plutôt circumtropicale. Sa capture au large de la côte du Languedoc reste toujours possible au même titre que celles d'autres espèces migratrices comme *C. maximus*, *C. carcharias*, *I. oxyrinchus*, *P. glauca*, *S. zygaena* et son espèce congénère *S. lewini*. Ce Requin-marteau a fait son apparition en Méditerranée (Quéro 1984). Récemment, Capapé et al. (1998) ont fourni d'intéressantes informations sur les spécimens de la presqu'île du cap Vert (Sénégal) et Lessa et al. (1998) sur ceux des côtes septentrionales du Brésil.

Les autres espèces de Requins reconnues comme rares au large de la côte du Languedoc le sont, sauf exception, dans tout le reste du bassin méditerranéen (Capapé 1989). Ces espèces appartiennent aux familles des Odontaspidae et des Squalidae.

De toute évidence, si qualitativement les Elasmobranches pleurotrèmes sont encore bien représentés sur la côte du Languedoc, leur abondance, en revanche, a considérablement diminué et le phénomène affecte même les espèces qui ont une faible importance sur le plan économique. Les Elasmobranches sont plus que les autres Poissons particulièrement vulnérables car ils atteignent pour la plupart une grande taille avec une maturité sexuelle tardive, un cycle de reproduction long et une fécondité peu élevée. Les stocks se renouvellent difficilement et par là-même sont rapidement épuisés.

Les données recueillies sur les espèces les plus couramment capturées dans la région nous ont permis de tirer un certain nombre de renseignements. La petite Roussette de la côte du Languedoc atteint la taille de première maturité sexuelle à une LT sensiblement voisine de celle des autres secteurs de la Méditerranée, mais inférieure à celle de l'Atlantique. Il en résulte que si les LT maximales sont globalement les mêmes en Méditerranée, elles sont moins grandes qu'en Atlantique. L'hypothèse d'un ralentissement de la croissance suite à une maturité précoce a déjà été proposée par Leloup et Olivereau (1951). Ce phénomène concerne également mais à un degré moindre la grande Roussette. Cependant, les observations sont différentes en ce qui concerne le Chien espagnol puisque les spécimens de notre région atteignent une taille supérieure à ceux des autres secteurs de la province atlanto-méditerranéenne.

néenne. L'hypothèse de Leloup et Olivereau (1951) a été mise en doute par Mellinger *et al.* (1984) qui écrivent : « Il est vrai que les tailles maximales sont bien inférieures en Méditerranée, mais personne n'a clairement démontré l'existence d'un tel ralentissement, puisqu'on ignore tout de la croissance et de la longévité de cette espèce ». Les mêmes auteurs ont admis que des individus de petite taille produisaient des œufs plus petits. Réciproquement, on pourrait dire que des œufs de petites dimensions ont toutes les chances de donner des individus de LT moins grandes. Ces considérations ne sont pas vérifiées en ce qui concerne *G. melastomus* car les œufs produits par les spécimens de notre région ont des dimensions identiques à celles des spécimens des côtes tunisiennes et italiennes.

Les observations biologiques portant sur les espèces vivipares de la côte du Languedoc corroborent celles effectuées sur les mêmes espèces en divers océans et mers du globe. Cette constatation est bien évidente chez *M. asterias*, *O. centrina*, *S. acanthias*, *S. blainvilllei* et *E. spinax*, pour lesquels nous avons suffisamment de données permettant de comparer les tailles à la naissance, les tailles de première maturité sexuelle, les tailles maximales, éventuellement la fécondité.

Le rôle des facteurs hydrobiologiques sur ces paramètres est apparent chez *S. canicula*, moins évident chez *G. melastomus*, négligeable chez les vivipares placentaires. Ce rôle pourrait se manifester au niveau du cycle de reproduction. On sait que la baisse de la température de l'eau peut provoquer une diapause embryonnaire au moins chez certaines espèces vivipares comme *Rhinobatos horkelii* du Brésil (Lessa 1982) ou *Rhizoprionodon terranova* des côtes australiennes (Simpfendorfer 1992).

BIBLIOGRAPHIE

- Bass AJ, D'Aubrey JD, Kistnasamy N 1975. Sharks of the east coast of southern Africa. III. The families Carcharhinidae (excluding *Mustelus* and *Carcharhinus*) and Sphyrnidae. Oceanographic Research Institute (Durban). *Invest Rep (S Afr Ass Mar Biol Res)* 38 : 1-100.
- Bauchot ML, Pras A, 1980. Guide des poissons marins d'Europe. Delachaux & Niestlé, édit, Lausanne-Paris, 427 p.
- Bigelow HB, Schroeder WC 1948. Sharks. In *Fishes of the Western north Atlantic*. Mem Sears Fdn Mar Res 1 (1) : 59-576.
- Bini G 1967. Leptocardii, Ciclostomi, Selaci. In *Atlante dei pesci delle Coste italiane*, Milano, Mondo sommerso : 1-206.
- Boeseman M 1984. Hexanchidae. In *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*, édité par Whitehead PJP, Bauchot ML, Hureau JC, Nielsen J, Tortonese E. 1984-1986, Paris, Unesco : 72-75.
- Borcea I 1908. Une observation sur la maturité et la parturition chez le *Pristiurus melanostomus* Bp. Ann Scient Univ Jassy 5 : 84-85.
- Bougis P 1959. Atlas des poissons. Poissons marins. Boubée édit, Paris, 241 p.
- Calvet L 1905. La station zoologique de Cette avec une esquisse de la faune et de la flore marine de la région. Poissons. Trav Inst Zool Univ Montpellier : 68-70.
- Capapé C 1974. Observations sur la sexualité, la reproduction et la fécondité de 8 Sélaciens vivipares placentaires des côtes tunisiennes. Archs Inst Pasteur Tunis 51(4) : 329-344.
- Capapé C 1977 a. Liste commentée des Sélaciens de la région de Toulon (de La Ciotat à Saint-Tropez). Bull Mus Hist nat Marseille 37 : 5-9.
- Capapé C 1977 b. Contribution à la biologie des Scyliorhinidae des côtes tunisiennes. I. *Scyliorhinus canicula* (Linné, 1758) : répartition géographique et bathymétrique, sexualité, reproduction, fécondité. Bull Off natn Pêch Tunisie 1(1) : 83-101.
- Capapé C 1977 c. Contribution à la connaissance de la biologie des Scyliorhinidae des côtes tunisiennes. III. *Scyliorhinus stellaris* (Linné, 1758). Acta adriat 17 (14) : 1-21.
- Capapé C 1983. Nouvelles données sur la biologie de la reproduction de *Mustelus asterias* Cloquet, 1821 (Pisces, Pleurotremata, Triakidæ) des côtes tunisiennes. Vie Milieu 33 (3-4) : 13-152.
- Capapé C 1985. Nouvelle description de *Centrophorus granulosus* (Schneider, 1801) (Pisces, Selachii). Données sur la biologie de la reproduction des spécimens des côtes tunisiennes. Bull Inst natn sci tech Océanogr Pêche Salammbo 12 : 97-141.
- Capapé C 1987. Propos sur les Sélaciens des côtes tunisiennes. Bull Inst natn sci tech Océanogr Pêche Salammbo 14 : 15-32.
- Capapé C 1989. Les sélaciens des côtes méditerranéennes ; aspects généraux de leur écologie et exemples de peuplements. Océanis 15 (3) : 309-331.
- Capapé C, Diop M, N'Dao M 1998. Record of four pregnant females of the scalloped hammerhead, *Sphyraena lewini* (Sphyrnidae) in Senegalese waters (Eastern Tropical Atlantic). Cybium 22 : 89-93.
- Capapé C, Quignard JP, Mellinger J 1990. Reproduction and development of two angel sharks, *Squatina squatina* and *S. oculata* (Pisces : Squatinidæ), off Tunisian coasts : semi delayed vitellogenesis, lack of egg-capsule and lecithotrophy. J Fish Biol 37 : 347-356.
- Capapé C, Tomasini JA, Bouchereau JL 1991. Observations sur la biologie de reproduction de la petite roussette, *Scyliorhinus canicula* (Linnaeus, 1758) (Pisces, Scyliorhinidae) du golfe du Lion (France méridionale). Ichtyophysiol Acta 13 : 87-109.
- Capapé C, Zaouali J 1977. Contribution à la biologie des Scyliorhinidae des côtes tunisiennes. VI. *Galeus melastomus* Rafinesque, 1810. Répartition géographique et bathymétrique, sexualité, reproduction, fécondité. Cah Biol mar 28 : 449-463.
- Collenot G 1969. Etude biométrique de la croissance relative des ptérygopodes chez la Roussette *Scyliorhinus canicula* (L.). Cah Biol mar 10, 309-323.

- Compagno LJV, Cook SF 1995. The exploitation and conservation of freshwater elasmobranchs : status of taxa and prospects for the future. *J Aquar Aquat Sci* 7: 62-90.
- Delattre G, Maigret J 1986. L'exploitation des requins sur les côtes françaises de Méditerranée (quartier de Nice). *Rapp Comm Int Explor mer Médit* 30 (2) : 238.
- Dieuzeide R, Novella M, Roland J 1953. Catalogue des poissons des côtes algériennes. *Bull St Aquic Pêche Castiglione n s*, 2 : 1-135.
- Dodd JM 1983. Reproduction. In *Cartilaginous fishes (Chondrichthyes)*, Fish Physiology, Hoar WS, Randall DJ, Donaldson EM édit., Academic Press, New York: 31-95.
- Doumet N 1860. Catalogue des Poissons recueillis ou observés à Cette. *Rev mag Zool pure appl*, 2e sér 12 : 494-509.
- Euzet L 1959. Recherches sur les Cestodes Tétraphylides des Sélaciens des côtes de France. *Naturalia monspel*, sér zool 3 : 1-252.
- Ford E 1921. A contribution to our knowledge of the life-histories of the dogfish landed at Plymouth. *J Mar Biol Assoc U. K.* 12: 468-505.
- Graeffe E 1888. Uebersicht der Seethierfaun des Golf von Triest. *Claus Arb Zool Inst* 7(3) : 1-30.
- Granier J 1964. Les Eusélaciens dans le golfe d'Aigues-Mortes. *Bull Mus Hist nat, Marseille* 24 : 34-52.
- Hickling CF 1963. On the small deep-sea shark *Etmopterus spinax*, and its parasite *Analesma squalicola* (Lovén). *J Lin Soc (Zool)* 45(303): 17-24.
- Holden MJ, Meadows PS 1964. The fecundity of the spurdog (*Squalus acanthias* L.). *J Cons int Explor Mer* 28 (3): 418-424.
- Jensen AC 1966. Life history of the spiny dogfish. *Fishery Bull* 65: 527-554.
- Leloup J, Olivereau M 1951. Données biométriques comparatives sur la Roussette de la Manche et de la Méditerranée. *Vie Milieu* 21 (2A) : 309-362.
- Lessa R 1982. Biologie et dynamique des populations de *Rhinobatos horkelii* du plateau continental du Rio Grande do Sul (Brésil). Thèse de spécialité, Univ Bretagne Occidentale, Brest, 238 p.
- Lessa R, Menni C, Lucena F 1998. Biological observations on *Sphyraena lewini* and *S. tudes* (Chondrichthyes, Sphyrnidae) from northern Brazil. *Vie Milieu* 48 (3) : 203-213.
- Lo Bianco S 1909. Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. *Mitt zool Stn Neapel* 19 : 513-761.
- Lozano y Rey L 1928. Fauna ibérica. Peces (Generalidades, Ciclostomos y Elasmobranquios). *Mus Nac Ciencias Nat Madrid* 1 : 1-692.
- Mellinger J 1989. Reproduction et développement des Chondrichthyens. *Océanis* 15 : 283-303.
- Mellinger J, Wrizez J 1989. Biologie et physiologie comparée de deux sélaciens ovipares, les roussettes *Scyliorhinus canicula* et *Scyliorhinus stellaris*. Evolution de la matière sèche, de l'eau et des ions (Cl-, Na+, K+) dans le vitellus de *S. canicula* au cours du développement. *Bull Soc Zool Fr* 114 : 51-62.
- Mellinger J, Wrizez J, Alluchon-Gérard MJ 1984. Recherches en vue de l'établissement d'une table de développement de la petite roussette, *Scyliorhinus canicula* (L.), poisson sélacien. *Bull Soc Zool Fr* 109 : 3-18.
- Moreau E 1881. Histoire naturelle des poissons de la France. Vol. 1, Masson édit., Paris, 478 p.
- Poll M 1951. Poissons. I. Généralités, II. Sélaciens et Chimères. Rés scient Expéd océanogr belg Eaux côt afr Atlant Sud (1948-49), 4(1-3B) : 1-154.
- Quéro JC 1984. Sphyrnidae. In *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*, édité par Whitehead PJP, Bauchot ML, Hureau JC, Nielsen J, Tortonese E. 1984-1986, Paris, Unesco, 1: 122-125.
- Quignard JP 1971. Recherches sur la biologie de *Squalus blainvillei* (Risso, 1826). Trav Labo Biol Halieutique, Univ Rennes, 5 : 125-141.
- Quignard JP, Capapé C 1971. Liste commentée des Sélaciens de Tunisie. *Bull Inst natn sci tech Océanogr Pêche, Salammbô* 2(2) : 131-141.
- Quignard JP, Capapé C 1972 a. Complément à la liste commentée des Sélaciens de Tunisie. *Bull Inst natn sci tech Océanogr Pêche, Salammbô* 2(3) : 443-445.
- Quignard JP, Capapé C 1972 b. Note sur les espèces méditerranéennes du genre *Mustelus* (Selachii, Galeoidea, Triakidæ). *Rev Trav Inst Pêch marit* 36 (1) : 15-29.
- Quignard JP, Raibaut A. 1993. Ichthyofaune de la côte languedocienne (golfe du Lion). Modifications faunistiques et démographiques. *Vie Milieu* 43 (4) : 191-195.
- Quignard JP, Raibaut A & Trilles JP 1962. Contribution à la faune ichthyologique sétoise. *Naturalia monspel*, sér Zool 4 : 61-85.
- Ranzi S 1932. Le basi fisiologico-morfologiche dello sviluppo embrionale dei Selaci. Parte I. *Pubbl Staz Zool Napoli* 12 : 209-239.
- Relini Orsi L, Wurtz M 1977. Patterns and overlap in the feeding of two selachians of bathyal fishing grounds in the Ligurian Sea. *Rapp Comm int Mer Médit* 24 (5): 89-93.
- Risso A 1810. Ichthyologie de Nice, ou histoire naturelle des poissons du département des Alpes Maritimes. Paris, 36 + 398 p.
- Risso A 1826. Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale et particulièrement de celles des environs de Nice et des Alpes maritimes. Edit G Levraut, Paris, XVI + 486 p.
- Ruiz JF 1993. Aspects des populations animales, ichtyiques en particulier, débarquées aux ports de pêche de Carnon-Palavas. Mém Maîtrise es-Sc Nat, Univ Montpellier II, 38 p.
- Séret B 1989. Les requins : mythe et réalité. *Océanis* 15 (3) : 213-230.
- Simpfendorfer CA 1992. Reproductive strategy of the Australian sharpnose shark, *Rhizoprionodon taylori* (Elasmobranchii : Carcarinidae), from Cleveland Bay, northern Queensland. In «Sharks : Biology and Fisheries», JG Pepperell édit. *Aust J Mar Freshwater Res* 43: 67-75.
- Stevens JD, Lyle JM 1989. Biology of three hammerhead sharks (*Eusphyra blochii*, *Sphyraena mokarran* and *S. lewini*) from northern Australia. *Aust J Mar Freshwater Res* 40: 129-146.
- Syrski S 1876. Riguardo alla tempo della frega degli animali existenti nel mare Adriatico, Trieste : 1-156.

- Tortonese E 1956. Leptocardia, Ciclostomata, Selaci. In *Fauna d'Italia* 2 : 1-334. Bologna : Calderini.
- Tursi A, D'Onghia G, Matarrese A, Piscitelli G 1993. Observations on population biology of the black-mouth catshark *Galeus melastomus* (Cetrichthyes, Scyliorhinidae) in the Ionian Sea. *Cybium* 17(3) : 187-196.
- Wheeler A 1969. The fishes of the British Isles and North-West Europe. Mac Millan edit, London, Melbourne and Toronto : I-XVII + 613 p.
- Whitehead PJP, Bauchot ML, Hureau JC, Nielsen J, Tortonese E 1984-1986. Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. Paris, Unesco 1, 1984 : 1-510. 2, 1986 (septembre) : 511-1008. 3, 1986 (décembre) : 1009-1473.
- Yano K, Tanaka S 1988. Size at maturity, reproductive cycle, fecundity, and depth segregation of the deep sea squaloid sharks *Centroscymnus owstoni* and *C. caelolepis*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 54: 167-174.
- Zupanovic S 1961. Contribution à la connaissance des Poissons de l'Adriatique. *Acta adriat* 9 (4) : 1-84.

*Reçu le 3 juin 1999; received June 3, 2000
Accepté le 15 février 2000; accepted February 15, 2000*

ANALYSES D'OUVRAGES

Book reviews

Udekem D'Acoz C d' 1999.

Inventaire et distribution des Crustacés Décapodes de l'Atlantique nord-oriental, de la Méditerranée et des eaux continentales adjacentes au nord de 20°N. Muséum National d'Histoire Naturelle Ed., collection Patrimoines Naturels, n° 40 : 383 p., 200 FF.

Cet ouvrage réunit des informations jusque là dispersées ou peu accessibles sur la systématique et la distribution des Crustacés Décapodes d'Europe, d'Afrique du Nord, du Proche et du Moyen-Orient. Le secteur géographique couvert s'étend entre 25°N et 90°N, et entre 35°W et 60°E, y compris le Canal de Suez. Les espèces marines et d'eau douce sont traitées. Un abstract en anglais (10 p), un historique de la littérature, des considérations sur la biogéographie et la systématique, un chapitre sur les espèces introduites et une discussion sur les espèces menacées et les facteurs de régression (en tout 46 p) précèdent la liste commentée des espèces. Cet inventaire comprend 800 espèces et sous-espèces et propose la distribution générale, l'habitat et la répartition bathymétrique pour chacune d'elles, avec les nombreuses références qui s'y rapportent. La description originale de chaque espèce est indiquée dans la bibliographie. Un index thématique (9 p), une abondante bibliographie de 2000 titres et un index alphabétique terminent ce livre très bien documenté. Quelques illustrations d'espèces de bonne qualité et 2 cartes agrémentent cet ouvrage qui fait une mise au point détaillée des connaissances sur les Décapodes d'Europe.

Livres reçus à la Rédaction de Vie et Milieu

Dommaget P, Loiseau O et S Masiero 1998. Le recyclage des matériaux. Collection encyclopédique « Que sais-je ? », PUF n° 3347, 126 p.

Decourt N 1999. La forêt. Collect. encyclopédique « Que sais-je ? », PUF, n° 3464, 127 p.

Les bases biologiques et écologiques de la sylviculture ; sylviculture et aménagement ; les accroissements et la production forestière ; la place de la forêt dans l'environnement ; statistiques forestières 1995 ; lexique des termes forestiers ; adresses utiles ; bibliographie.

Dagorne A et R Dars 1999. Les risques naturels. Collection encyclopédique « Que sais-je ? », PUF, n° 3533, 127 p.

Risques liés à la géodynamique interne (risques volcaniques, sismiques et autres) et risques liés à la géodynamique externe (risques d'érosion en relief escarpé, de mouvements de versant, d'avalanche, d'inondation et du littoral).

Parent GH 1997. Atlas des Ptéridophytes des régions Lorraines et vosgiennes, avec les territoires adjacents. Travaux scientifiques du Musée National d'Histoire naturelle de Luxembourg, n° 25, 304 p.

Cet Atlas se présente sur une trame fine (carrés de 4x4 km). Il concerne une surface d'environ 50.000 km² balayant l'ensemble de la région lorraine et des territoires adjacents en France (12 départements sont couverts), en Belgique, au Luxembourg et en Allemagne. Les observations de l'auteur depuis 1960 et les données de la littérature ancienne et récente sont cartographiées. Des renseignements écologiques, chorologiques et morphologiques complètent cette information. La liste des sites les plus riches en Ptéridophytes et un inventaire des sites à protéger figurent dans cet ouvrage.

Groupe Loutre Luxembourg 1997. Evaluation de la qualité des cours d'eau au Luxembourg en tant qu'habitat pour la Loutre. Travaux scientifiques du Musée National d'Histoire Naturelle du Luxembourg, n° 26, 125 p.

1. Evolution du statut de la Loutre et biologie succincte. 2. Exigences de la Loutre quant à son habitat. 3. Approche générale utilisée au Luxembourg. 4. Application de la méthode. 5. Recommandations en matière de protection de l'espèce et de la gestion des cours d'eau. 6. Conclusions. Bibliographie. Auteurs : R Baden, A Dohet, B Essoe, A Gourari, R Hottua, JL Hugla, M Lonvet, M Molitor, R Proess, G Schmidt et JP Thome.

Maubeuge PL et D Delsate 1997. Notes paléontologiques et biostratigraphiques sur le Grand Duché de Luxembourg et des régions voisines. Travaux scientifiques du Musée National d'Histoire Naturelle de Luxembourg, n° 27, 152 p.

Hans F 1998. Die Moosflora der kleinen Luxemburger Schweiz (Müllertal). Id., n° 28, 177 p.

Maubeuge PL 1998. Etude sur les genres *Globorilusopsis* Maubeuge, 1994 et *Simoniceras* n. gen. du Lias Supérieur du Grand Duché de Luxembourg (Calyptoptomatida). Id., n° 29, 89 p.

Directeur gérant de la publication : G. BOEUF

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

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

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

Printed in France

Dépôt légal 2^e trimestre 2000

Commission paritaire n° 22217

Imprimerie Louis-Jean, 05002 GAP cedex — Dépôt légal 534 — Juin 2000

Imprimerie Louis-Jean, 05002 GAP cedex – Dépôt légal 534 – Juin 2000

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

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

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

ÉPREUVES ET TIRÉS À PART

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

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

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

TEXT

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

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

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

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

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

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

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

Footnotes and acknowledgments should be as brief as possible.

ILLUSTRATIONS

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

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

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

GALLEY-PROOFS AND REPRINTS

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

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

VIE ET MILIEU, 2000, 50 (2)

Life & Environment

1950-2000 : 50^e anniversaire/50th anniversary

SOMMAIRE – SUMMARY

Caractérisation des peuplements ichthyologiques de deux fleuves côtiers ouest-africains soumis à des aménagements hydroagricoles et hydroélectriques

Fish populations in two West-African coastal rivers facing different agricultural and hydroelectric schemes

DA COSTA KS, GOURENE G, TITO DE MORAIS L, VAN DEN AUDENAERDE DFET 65

Species-specific variability in thymidine uptake rates in Subantarctic marine bacterial isolates DELILLE D 79

Experimental studies on the respiratory metabolism of *Mytilus Galloprovincialis* (Mollusca Bivalvia) from the Mediterranean Sea (Gulf of Lion) BARBARIOL V, RAZOULS S 87

Occurrence of vibrios in the Southern Adriatic Sea, Italian Coasts STABILI L, RIZZI C, VOZZA T, PASTORE M, CAVALLO RA 93

Hydrobiological, physical and chemical characteristics and spatio-temporal dynamics of an oligotrophic Mediterranean lagoon: the Etang de La Palme (France) WILKE M, BOUTIERE H 101

Limnomysis benedeni: mysidacé ponto-caspien nouveau pour les eaux douces de France (Crustacea, Mysidacea)
Limnomysis benedeni Czerniavsky: a Pontocaspian mysid new for the freshwaters of France (Crustacea, Mysidacea)

WITTMANN KJ, ARIANI AP 117

Les Elasmobranches Pleurotrèmes de la Côte du Languedoc (France Méridionale) : observations biologiques et démographiques

The Pleurotremate Elasmobranchs from the Languedoc coast (Southern France): biological and demographic observations CAPAPÉ C, TOMASINI JA, QUIGNARD JP 123

Analyses d'ouvrages/Book reviews 135