

ISSN 0240-8759

# Vie et Milieu

*Life and Environment*

Vol. 52 n° 1 – Mars 2002

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
- écophysiologie
- pollution
- écologie numérique, modélisation
- évolution et phylogénie

Un numéro à thème paraît chaque année.

Le périodique paraît tous les trimestres; chaque volume annuel comprend 3/4 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 Mme 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 Dr. 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-Argyll), C. HEIP (Gent), R. HESSLER (La Jolla), G. JACQUES (Paris), R. LABAT (Toulouse), L. LAUBIER (Paris), R. MARGALEF (Barcelone), R.C. NEWELL (Sydney), J. POCHON (Paris), S. POULET (Roscoff), D. THISTLE (Tallahassee)



### ABONNEMENTS/SUBSCRIPTIONS 2002

Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i> .....	FRANCE	AUTRES PAYS
	164,60 €	180 €

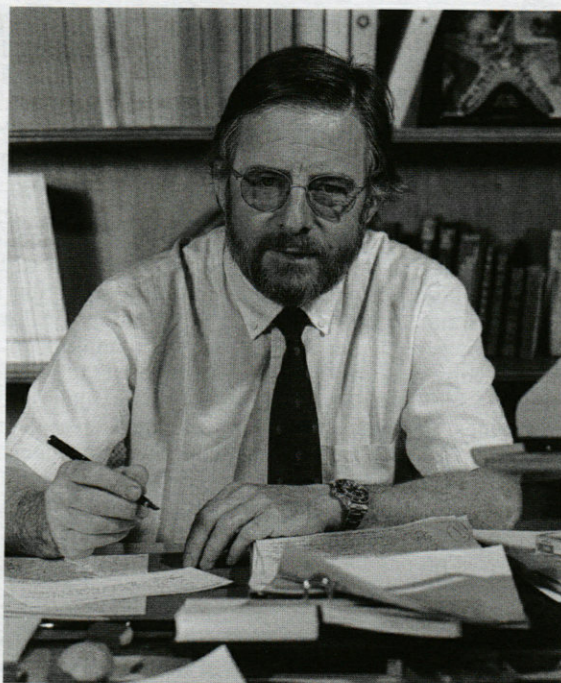
Adresser le paiement à l'ordre de / Address payment to the order of:

**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



### Alain GUILLE 1937-2001

Retracer une partie de la carrière d'Alain Guille constitue pour moi une tâche particulièrement délicate.

D'abord parce qu'il est toujours difficile d'évoquer une période de plus de quarante ans, entre son arrivée au Laboratoire Arago en 1961 et sa disparition en 2001. Pendant tout ce temps, jusqu'à la fin, Alain assura avec brio de multiples fonctions, jouant un rôle essentiel au sein de la communauté des océanographes biologistes et des biologistes marins.

Enfin parce que me pencher sur sa carrière m'amène à raviver des souvenirs communément chaleureux. Je rencontrais Alain Guille pour la première fois à la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer en janvier-février 1961. Il suivait le stage du DEA d'Océanographie biologique de Paris créé peu d'années auparavant par P. Drach. A l'automne de la même année, je le retrouvais à Banyuls au Laboratoire Arago où nous venions tous les deux d'être affectés en remplacement de L. Laubier et D. Reyss appelés sous les drapeaux. Dans ces premiers temps, nos rapports furent aimables sans plus. Déjà chargé de famille, ayant connu un engagement politique fort, il affichait une grande maturité. Nous le trouvions un peu austère malgré un humour assez ravageur. Il entreprenait sous la direction de G. Cherbonnier une thèse de 3ème cycle sur la systématique et l'écologie d'*Ophiothrix quinquemaculata*, Ophiure alors présente en très grande quantité au large de Canet. Il devait la soutenir brillamment en 1963. C'est dans cette période que naquit entre nous une amitié qui ne s'est jamais démentie pendant les quarante années suivantes. Je terminais la rédaction d'un diplôme d'études supérieures sur les effets de l'argent et du mercure sur le développement de l'œuf d'Oursin, travail un peu ingrat. Il devait plonger pour évaluer les densités de ses

Ophiures. Je pratiquais également. Nous plongeâmes et notre collaboration commença de part et d'autre d'un cadre de cornière d'un m<sup>2</sup>, dans un paysage lunaire, d'un vert glauque, au milieu des bras blanchâtres de milliers d'Ophiures. Vint pour tous les deux le temps du choix d'un sujet de thèse. Sous l'impulsion de G. Petit, alors directeur et écologiste convaincu, la synécologie s'était fortement développée à Banyuls mais, paradoxalement, les substrats meubles n'avaient été pratiquement plus approchés depuis les travaux de Pruvot (1894-1895). G. Petit nous proposait d'orienter nos recherches vers l'étude des substrats meubles du plateau continental de la côte catalane. Après concertation, Alain et moi décidâmes que lui, poursuivant dans la ligne de son travail sur les Ophiures, se consacrerait au macrobenthos pendant que j'étudierai le méiobenthos. C'est ainsi que nous avons quadrillé ensemble pendant plusieurs années à bord du vieux et inconfortable « Professeur Lacaze-Duthiers », le plateau continental de la côte catalane française, effectuant des centaines de prélèvements à la benne, à la drague, au carottier, faisant courageusement le point au cercle hydrographique quelque soit le temps (le radar était imprécis et le GPS n'existait pas !). Cette activité « de terrain » avec ses difficultés a largement contribué à souder notre amitié. Elle était accompagnée de réflexions sans fin sur les différences conceptuelles et méthodologiques entre biocénose et communauté, ou encore la nature des étages en substrat meuble, problèmes qui animaient fortement la communauté des benthologues. L'esprit d'analyse, de synthèse, d'Alain lui permettait de se jouer des différentes notions alors en cours. En 1966-67, concret et efficace, Alain considéra que nous avions assez de données pour engager la rédaction. Dans cette phase, il nous parut nécessaire de nous séparer de manière à conserver à nos thèses un caractère per-

sonnel. Peine perdue. Nos thèses, soutenues à quelques mois d'intervalle, si elles montraient un style différent, adoptaient des méthodologies de traitement pratiquement identiques. Cette convergence a permis de nous retrouver facilement lors de la publication définitive de nos résultats. Il est plaisant de constater que ces travaux, essentiellement descriptifs, mais fondés sur une identification précise des organismes et une évaluation réaliste de leurs densités, qui ont pu paraître dépassés, sont actuellement utilisés comme référence dans les recherches sur les changements à long terme sous action anthropique et/ou climatiques. C'est dans ces années qu'Alain me semble avoir fortement développé le sens du service public et renforcer ses convictions, voire son intransigeance, sur la nécessité de défendre la biologie dans les sciences marines et les stations marines. Par éducation, par formation, il avait déjà le sens du service public. Mais à l'époque, la coutume à Banyuls voulait que chaque enseignant assure la responsabilité d'un service d'intérêt général sous le contrôle bienveillant de G. Petit. Ces tâches pouvaient se trouver très prenantes d'autant que la mobilité dans ces fonctions était de rigueur, ce qui donnait à chacun la possibilité d'acquérir un large éventail d'expériences et de compétences. Dans chacun des domaines qui lui furent confiés, Alain montra des capacités impressionnantes d'organisation, de gestion alliées à un art des relations humaines peu commun. Lorsqu'en 1969, P. Drach me nomma à ses côtés sous-Directeur du Laboratoire Arago, je lui confiais aussitôt la fonction de régisseur du laboratoire que j'occupais précédemment, fonction parmi les plus importantes. Nous travaillâmes en parfaite harmonie et certains (es) de la Tour Centrale de Jussieu se souviennent encore des ambassades de Guille et Soyer venus défendre un dossier épineux auprès des autorités de notre Université. Après sa thèse, Alain Guille s'installait à Paris dans le Laboratoire des Invertébrés marins du Muséum National d'Histoire Naturelle, dirigé par C. Lévi. Dans ce temple de la taxonomie, il exploitait à fond les ressources du Muséum en matière de collections, effectuait plusieurs missions de récolte et réalisait une œuvre de référence en matière de systématique des Echinodermes, assurant au meilleur niveau la succession de G. Cherbonnier. Il n'oubliait cependant pas le Laboratoire Arago. D'abord parce que je le rencontrais chaque fois que je me déplaçais à Paris, ce qui était assez fréquent. C'était pour nous l'occasion de rappeler quelques souvenirs assez plaisants mais aussi d'échanger des idées sur la politique générale de la recherche, sur l'avenir des sciences marines, sur l'évolution des stations marines. Mais aussi parce que nos deux laboratoires avaient engagé une coopération étroite sur un programme de benthologie et de biologie marine dans l'Archipel de Kerguelen. La direction scientifique des Terres Australes et Antarctiques Françaises souhaitait développer les recherches dans ces domaines et envisageait de mettre à la disposition des scientifiques un petit navire océanographique de 14,50 m, la vedette « La Japonaise ». Notre programme de prospections benthiques dans la Baie du Morbihan, important complexe fjordique de l'Archipel, fut accepté. Ce fut le début d'une nouvelle collaboration, qui allait se concrétiser par plusieurs missions communes entre 1972 et 1977. De nombreuses publications ont jalonné nos aventures australes. Elles ne reflètent cependant pas le climat chaleureux dans lequel elles se déroulaient, les événements, souvent cocasses, auxquels nous étions confrontés. Le sommet fut sans doute atteint en 73-74 à l'occasion de la

première campagne de « La Japonaise » hors de la Baie du Morbihan vers le Golfe des Baleinières et la Baie Irlandaise au nord de l'Archipel. Notre séjour dans les ruines du premier établissement d'exploitation de ces îles installé par les frères Bossières à Port-Couvreux mériterait le talent d'un Mark Twain ou d'un Jérôme K. Jérôme pour être raconté. En février-mars 1976, Alain organisait la campagne MD 04 à bord de tout récent « Marion-Dufresne ». Nos deux laboratoires associés à la Station Marine d'Endoume participaient à cette opération de prospection systématique du plateau continental de l'Archipel. Malgré des débuts difficiles – nous avions perdu la moitié du matériel dès la première station à l'entrée du Golfe du Morbihan – la campagne fut un succès sur le plan scientifique et humain. Cette première campagne australe mobilisa une part importante de la communauté française des biologistes. Plusieurs campagnes s'enchaînèrent par la suite entraînant de nouveaux partenaires. J'ai plaisir à constater que trente ans plus tard les recherches se poursuivent et je peux affirmer qu'Alain en fut l'un des tous premiers initiateurs. D'autres pourront mieux que moi relater ce que furent les années suivantes 80-90 car l'ayant côtoyé plus quotidiennement. Bien que nos relations faites d'amitié et de confiance se soient poursuivies étroitement, je ne donnerai ici qu'un aperçu de ses activités. Son sens politique, ses talents d'organisateur et de négociateur avaient été reconnus au niveau national. Alain avait été nommé chargé de mission au PIROCEAN auprès de R. Chesselet et de J.P. Alix, structure restreinte mais extrêmement efficace. Ces nouvelles fonctions élargirent encore son champ de compétence, lui permirent une analyse très fine de la communauté scientifique oeuvrant dans le domaine des sciences de la mer. Au sein du PIROCEAN, alors largement dominé par physiciens et géochimistes, il fut encore une fois un ardent propagandiste de la biologie marine et de l'océanographie biologique, un défenseur intransigent de la recherche universitaire. En 1985, les quatre grandes stations marines françaises accédaient au rang d'Observatoire océanologique, Observatoire des Sciences de l'Univers. Je ne doute pas que son action ait été déterminante. Le PIROCEAN ayant fondu dans l'Institut National de l'Univers, il demeura dans ses fonctions en ayant plus particulièrement en charge les relations entre le secteur Sciences de l'Univers et le secteur Sciences de la Vie. La tâche était déjà difficile. Elle le fut plus encore à la sortie du décret de 1985. Les stations marines, où se côtoyaient en relativement bonne intelligence océanographie et biologie marine, en devenant observatoire, paraissaient passer entièrement sous la tutelle de l'INSU, ce qui n'allait pas sans créer de friction entre les deux secteurs. Il fit une nouvelle fois preuve d'une très grande diplomatie. En 1989, nos carrières devaient à nouveau se rapprocher. Je quittais Banyuls-sur-Mer pour prendre la direction du Centre d'études et de recherches océanographiques de Villefranche. Il se présentait à ma succession et devenait directeur de l'Observatoire Océanologique de Banyuls. Le début des années 1990 fut marqué par la volonté du ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche de voir les trois stations, Roscoff, Banyuls et Villefranche, dépendant de l'Université Pierre et Marie Curie, rattachées aux Universités de proximité, Brest, Perpignan et Nice. Le côté arbitraire du projet, le manque de concertation, l'ignorance dans laquelle nous étions des politiques envisagées par ces Universités pour nos établissements, notre attachement à

une Université qui les avait largement soutenus, provoquèrent une vive réaction de la part des trois directeurs et d'une grande partie des personnels. Alain, P. Lasserre, nouveau directeur de Roscoff et moi-même, conseillés également par A. Toulmond, nouveau chargé de mission à l'INSU, eurent à fournir à nos différentes tutelles de multiples argumentaires en faveur du statu quo. Dans cette période agitée et bien que nos positions personnelles puissent diverger sur certains points en fonction des spécificités de nos établissements, Alain fut un remarquable fédérateur, veillant à la cohérence de nos démarches, usant à tous les niveaux de son talent de diplomate. Le projet fut repoussé. Cet épisode avait cependant montré l'important potentiel dont disposait l'Université Pierre et Marie Curie dans le domaine des sciences de la mer. Le président J.C. Legrand et Alain envisageaient de fédérer toutes les UFR de notre Université concernées au sein du Conseil des Sciences Marines, conseil ayant en charge de coordonner les actions dans ce large domaine. Il était évident pour tous qu'Alain devait en prendre la direction. Là encore, ses qualités politiques, son talent de négociateur, montrèrent leur efficacité. Malgré des rapports parfois rugueux avec certains collègues parisiens, jamais les liens entre le campus Jussieu et les stations marines ne furent plus étroits. Sur la fin de son mandat, il fut touché par ce que l'on appelle une longue et douloureuse maladie, qui devait l'emporter. Pendant cette période très dure, il garda son sens politique, sa clarté d'esprit, sa force de conviction mais aussi son humour. Il fit preuve d'un immense courage.

Jacques Soyer  
Professeur à l'Université P et M Curie-Paris 6  
Directeur de l'Observatoire  
Océanologique de Villefranche (1989-2001)

#### À la mémoire d'Alain Guille

Nommé professeur de l'Université Pierre et Marie Curie après un détour fructueux par le Muséum National d'Histoire Naturelle, Alain Guille s'est très vite impliqué dans la vie de l'université tant sur le plan de l'enseignement que de la recherche et du management.

Nommé Directeur de l'Observatoire Océanologique de Banyuls en 1989, il a très vite établi avec les autres directeurs de stations marines de l'Université et des UFR parisiennes concernées par l'environnement marin, un réseau pour promouvoir les sciences de la mer. Plus tard ce réseau se renforcera pour devenir le Centre des Sciences de la Mer, plus connu à l'université sous le nom de CSM, dont il assurera la direction. Au sein de cette structure il créera une dynamique permettant de développer les stages pratiques des étudiants de l'université ou les stages européens en insistant constamment sur la qualité de l'enseignement qui est fait dans les stations. Alain était un grand défenseur de l'appartenance des stations marines à l'université Pierre et Marie Curie. Chaque fois qu'il a été question d'envisager l'éventualité d'un rattachement à un autre établissement on l'a vu ferrailer sur tous les fronts pour défendre l'intégrité de son université et le rôle irremplaçable du CSM. Il n'en a pas pour autant négligé les coopérations avec les universités de proximité ni ignoré les problèmes régionaux, entretenant d'excellentes relations avec les élus locaux.

Directeur du Laboratoire Arago de Banyuls associé au CNRS, puis de la Fédération de recherche qui regroupa les 2 nouveaux laboratoires depuis 1996, Alain Guille a su maintenir la cohésion de l'ensemble des personnels de la station dans un environnement qui, doté d'une certaine autonomie, pourrait susciter des velléités d'indépendance. Il souhaitait que l'Observatoire se développe et bénéficie de meilleures conditions de travail. Pendant des années, il a dépensé une énergie sans limites pour réunir les avis favorables, les financements nécessaires et parvenir à son but, une magnifique extension mise en service au début de 2001. La maladie l'a malheureusement privé de l'inauguration des nouveaux locaux mais pour chacun il était présent parmi nous. Ayant exercé son mandat de directeur pendant la durée maximum prévue par les textes, il a pris soin d'assurer sa succession à la tête de l'Observatoire.

Son attachement à l'université ne s'est pas limité à l'environnement banyulencque. Il s'est investi souvent avec succès dans le fonctionnement parisien de l'université. Membre du conseil d'administration de l'université, des commissions de spécialistes, il a depuis très longtemps participé à la vie de l'établissement. Alain faisait partie de ces personnes pour qui il est impossible de dire quand elles ont commencé à s'occuper des affaires communes tant on est habitué à les voir le faire.

Il était convaincu de l'appartenance de l'Université Pierre et Marie Curie imposant des devoirs, notamment ceux de s'impliquer dans le tissu local et faire participer l'université au développement régional. Toute son action s'est inscrite pleinement dans ce cadre et il doit en être remercié.

J'ai travaillé avec Alain Guille pendant des années dans le cadre des responsabilités que j'ai exercées, notamment celles de Président de l'Université. Il ne manquait d'ailleurs jamais de me rappeler que les stations marines sont un des fleurons de l'université. Ce fut pour moi un collègue, un collaborateur, un ami irremplaçable qui a tant donné pour l'université.

Bien au-delà de l'océanographie biologique il restera dans nos mémoires.

Jean Lemerle  
Professeur à l'Université P et M Curie - Paris 6  
Président de l'UPMC (1997/2001)  
Directeur des Relations CNRS-Enseignement Supérieur

La disparition du Professeur Alain Guille est, pour les scientifiques français et étrangers qui l'ont connu et singulièrement pour les collègues banyulencs qu'il a dirigés pendant la dernière partie de sa carrière, une perte très péniblement ressentie. Revenu à Banyuls en 1989 à la tête d'une maison dans laquelle il avait naguère passé une bonne partie de sa vie de chercheur, Alain Guille s'est immédiatement imposé comme un Directeur forçant le respect, tant par son autorité que par le sens très avisé de sa gestion. Porteur d'un projet d'établissement qu'il défendait avec opiniâtreté auprès des tutelles de l'enseignement et de la recherche, il a su mettre en oeuvre une politique scientifique s'appuyant sur trois objectifs. Le premier de ceux-ci était de clairement identifier la vocation de son institut en lui conférant une bonne lisibilité et une spécificité, notamment par rapport aux autres formations de recherche relevant du Réseau National des Stations Marines françaises et des Observa-

toires Océanologiques de l'Institut National des Sciences de l'Univers. Il voulait que Banyuls soit un pôle d'expertise de la biologie marine et de l'océanographie biologique, donc résolument ancré dans les disciplines biologiques et c'est bien ce continuum de compétences allant de la biologie moléculaire à la biogéochimie en passant par l'écologie qu'il rassembla dans son laboratoire. Convaincu de la nécessité de rapprocher la Science de la demande sociétale du pays, il favorisa le développement des recherches vers le milieu littoral et côtier où problèmes environnementaux et enjeux économiques sont souvent mis en balance. Les atouts d'une implantation maritime et d'une logistique permettant l'intervention permanente dans le milieu marin furent les instruments de cette approche, désormais inscrite dans le long terme au travers des missions d'observation de l'Observatoire. Persuadé, enfin, de la dépendance d'une recherche de qualité d'infrastructures modernes et fonctionnelles, il n'eût de cesse que de mener à bien un projet d'extension immobilière, permettant de doubler les espaces des laboratoires de recherche et de les doter des appareillages les plus performants. Au prix des méritoires efforts persuasifs de son instigateur, car déployés dans un contexte financier défavorable, le nouveau bâtiment du Laboratoire Arago est aujourd'hui bien là, offrant ses installations à la communauté scientifique nationale et internationale qui, depuis toujours mais encore plus aujourd'hui, sait qu'il existe à Banyuls un outil exceptionnel pour l'étude du milieu et des organismes marins et ne manque pas d'y faire appel de façon permanente ou temporaire. Si cet outil existe et si des voies durables d'activité scientifique se trouvent ainsi tracées, il faut en rendre grâce au Professeur Alain Guille dont l'action aura été déterminante pour l'avenir du Laboratoire Arago.

Alain Dinet  
 Directeur de Recherche au CNRS  
 Chargé de mission auprès du Directeur de l'Insu

#### Activités administratives et œuvre scientifique

Enseignant à l'Université Pierre et Marie Curie-Paris 6, Alain Guille a assuré de nombreuses fonctions administratives :

- Directeur de l'URA CNRS Biologie des Invertébrés Marins au Muséum National d'Histoire Naturelle
- Directeur de l'Observatoire Océanologique de Banyuls
- Directeur du Centre des Sciences de la Mer (mise en place de ce Centre)
- Président du Comité de l'ATP CNRS « Réseaux Trophiques Marins », CNRS
- Chargé de mission auprès du Directeur du PIROCEAN, CNRS
- Chargé de mission auprès du Directeur de l'INSU (Océan/Atmosphère), CNRS
- Président du CIRMED (Navires de façade, CNRS)

- Membre des Conseils Scientifiques du PNRCO et du PNDDBE, CNRS, de la Commission Spécialisée Océan-Atmosphère de l'INSU

- Membre de la Commission Allocations de Recherches Sciences de la Vie du GEP Ressources Vivantes Marines au MENRT

- Expert auprès du Comité National d'Evaluation des Universités, MENRT

- Président des commissions submersibles, Programme de la Flotte, Biologie du Tour du Monde du J. Charcot, IFREMER

- Membre de diverses commissions et Conseils Scientifiques de l'IFREMER, de l'ORSTOM, et de l'IFRTP

- Directeur du Laboratoire Européen Associé CNRS/CSIC Sciences de la Mer Banyuls-Barcelone-Perpignan (mise en place de ce laboratoire groupant 400 chercheurs-enseignants, ingénieurs et techniciens)

- Membre du Steering Committee of the Marine Research Stations Network, CEE/ESF

- Co-Directeur du 3<sup>e</sup> cycle Environnement marin et eco-technologie, Université S. Ursula, Rio de Janeiro

- conception, suivi du dossier et de la construction de l'extension immobilière du Laboratoire Arago

- Directeur du Périodique *Vie et Milieu*

Principaux axes de recherches :

- Bionomie benthique du plateau continental catalan en Méditerranée (macrofaune des substrats meubles) : travail de référence aujourd'hui utilisé dans les recherches de changements à long terme.

- Bionomie benthique du plateau continental de l'archipel de Kerguelen : mise en évidence des biomasses très élevées de la faune benthique.

- Autécologie : mise en évidence d'une alimentation détritivore ou carnivore chez l'Ophiure *Ophiothrix quinque-maculata* ; structure des populations et biologie des Echinodermes de Kerguelen : la composition qualitative et quantitative des populations d'Echinodermes est corrélée à l'hydrologie ; Métabolisme respiratoire de l'Oursin subantarctique *Abatus cordatus* ; Adaptation des Echinodermes de Méditerranée à la profondeur : synchronisme du cycle reproducteur lié au flux de particules de la zone euphotique contredisant l'hypothèse de l'effet de la température.

- Zoologie, Systématique : gradient de diversité spécifique à l'intérieur du domaine indo-pacifique tropical (Madagascar, La Réunion, Philippines, Indonésie, Nouvelle-Calédonie, Polynésie) ; rôle des marges continentales, zone refuge et centre de spéciation dans la colonisation des océans, Histoire de la faune profonde

- publication de 3 ouvrages, de nombreuses espèces et genres nouveaux d'Echinodermes dont un Crinoïde *Cyathidium* que l'on croyait disparu depuis le Miocène et une dizaine de pentacrines bathyales de Nouvelle-Calédonie, véritables fossiles vivants d'origine mésozoïque, Ophiuroïdes de Nouvelle-Calédonie, de l'Océan Indien profond, de Polynésie, de sources hydrothermales, des seamounts au large du Brésil...

\* Cherbonnier G et Guille A 1978. Faune de Madagascar. 48. Echinodermes : Ophiurides. CNRS éd : 1-272.

\* Guille A, Laboute P et Menou JL 1986. Guide des Etoiles de Mer, Oursins et autres Echinodermes du Lagon de Nouvelle-Calédonie. ORSTOM, Paris, Faune Tropicale n° 25, 240 p, 224 photos couleur.

\* David B et Guille A eds 1994. Echinodermes through Time. Proc IXth intern Echinoderm Conf Dijon, 630 p. Balkema, Rotterdam.

- campagnes océanographiques (organisation, chef de projet, chef de mission) : Catherine-Laurence, 1970 ; Professeur Lacaze-Duthiers, 1967-1971 ; La Japonaise, 1972 à 1983 ; M.S. Marion Dufresne, MD04/BENTHOS (1975), MD32 REUNION (1982), MD55/BRESIL (1987). Participation à 10 autres campagnes océanogra-

phiques notamment en Nouvelle Calédonie (J. Charcot et Suroit), en Terre Adélie (Polar Bjorn), aux Philippines et en Indonésie (Coriolis).





# TAXONOMIC DIVERSITY OF GROUNDWATER HARPACTICOIDA (COPEPODA, CRUSTACEA) IN SOUTHERN FRANCE

## A contribution to characterise hotspot diversity sites

D.L. DANIELOPOL\*, R. ROUCH\*\*, A. BALTANÁS\*\*\*

\*Institute of Limnology, Austrian Academy of Sciences, 5310 Mondsee, Austria

\*\*14 rue du 19 Mars 1962, 31620 Fronton, France

\*\*\*Department of Ecology, Autonomous University of Madrid, 28049 Madrid, Spain  
angel.baltanas@uam.es dan.danielopol@oeaw.ac.at

HOTSPOT DIVERSITY SITES  
TAXONOMIC DIVERSITY  
CRUSTACEA, HARPACTICOIDA  
ECOLOGY  
EVOLUTION

**ABSTRACT.** – Hotspot Diversity Sites (HDS) are characterised by high taxonomic richness and high numbers of rare (generally endemic) species; for troglobitic fauna the number of stygobitic species is also an important aspect. Additional criteria for definition of HDS are proposed here, based on the taxonomic diversity of entire subterranean faunal assemblages, i.e. the use of the indices of Average Taxonomic Distinctness and the Variation in Taxonomic Distinctness as well as the number of supra-specific taxa such as genera and families. To exemplify our approach we compared assemblages of harpacticoid copepod microcrustaceans as a focal group. We analysed 44 data sets from both groundwater and surface-water sites with special emphasis on 9 sites from southern France (Moulis in Ariège). The origin and development of the taxonomic diversity of the harpacticoid assemblages from Moulis area are analysed using phenetic and cladistic methods. The colonisation process of subsurface habitats within this area is a repetitive process occurring over long periods of time. Four sites in southern France, the Baget and the Goueil di Her (karstic systems) and the Lachein and the Nert (alluvial interstitial areas) are recognised as HDS; three others are located in non-karstic areas of Central Europe (southern Germany and eastern Austria) and South America (Central Brazil).

SITES À DIVERSITÉ EXCEPTIONNELLE  
DIVERSITÉ TAXONOMIQUE  
CRUSTACEA, HARPACTICOIDA  
ÉCOLOGIE  
ÉVOLUTION

**RÉSUMÉ** – Les sites à diversité exceptionnelle (Hotspot Diversity Sites = HDS) sont caractérisés par une grande richesse taxonomique et un nombre élevé d'espèces rares (généralement des endémiques); pour la faune troglobie le nombre des espèces stygobies dans une communauté est utilisé comme critère important pour le choix de tels sites. On propose des critères additionnels pour la définition des HDS basés sur la diversité taxonomique des assemblages entiers de la faune souterraine, i.e. l'utilisation des indices de diversité tels l'AvTD (Average Taxonomic Distinctness = Distinction Taxonomique Moyenne) et le VarTD (Variation in Taxonomic Distinctness = Variation de la Distinction Taxonomique) ainsi que le nombre des taxa super-spécifiques tels que le nombre de genres et de familles. Pour illustrer notre approche, nous comparons des assemblages de microcrustacés appartenant au "groupe focal" des Harpacticoïda. Nous analysons 44 jeux de données provenant de sites aquatiques épigés et hypogés, en portant tout spécialement l'attention sur 9 sites du sud de la France (Moulis en Ariège). L'origine et le développement de la diversité taxonomique des communautés d'Harpacticoïdes des environs de Moulis sont examinés en utilisant des méthodes phénétiques et cladistiques. On souligne que la colonisation des habitats hypogés de cette région a été un processus récurrent durant de longues périodes de temps. Quatre sites, le Baget et le Goueil di Her d'une part (systèmes karstiques), et le Lachein et le Nert (zones alluviales interstitielles) d'autre part, sont reconnus comme HDS dans le sud de la France et trois autres sont établis pour des zones non-karstiques en Europe Centrale (Sud de l'Allemagne et Est de l'Autriche), et pour l'Amérique de Sud (Brésil Central).

## INTRODUCTION

Biodiversity hotspot analysis is aimed to the identification of target sites where conservation efforts can be maximised; *i.e.*, sites where more species can be supported at lower costs. Defining a Hotspot Diversity Site (HDS), however, remains a difficult task for ecologists and conservation biologists alike. Operational criteria range from the application of a single variable, such as taxonomic richness (Prendergast *et al.* 1993) or endemism level (Baquero & Tellería 2001), to the use of a combination of variables (*e.g.*, richness + endemism + threat to extinction in Myers 1988, 1990). It has also been recognised that the degree of (evolutionary) differences among species in a community contributes to its diversity and, consequently, must be used in measuring biodiversity for conservation priorities (Williams *et al.* 1991).

Culver & Sket (2000) reviewed the HDS concept as applied to subterranean environments, systems known to merit better study and protection. For such priority needs, compare *inter alia* Marmonier *et al.* 1994, Gibert & Fournier 1997, Ward *et al.* 1998, Sket 1999a, 1999b, Culver *et al.* 1999a, 1999b, Sharratt *et al.* 2000, Pesce 2001. Considering cave and/or karstic systems, Culver & Sket (2000) restricted the HDS concept to areas harbouring at least 20 exclusively hypogean species.

We propose an approach extending that of Culver & Sket (2000), intended to be applied when only data gathered for one focal group (*sensu* Hammond 1995) are available, and which also makes use of taxonomic relatedness. Taxonomic relatedness is measured using two diversity indices recently developed by Clarke & Warwick (1998, 1999, 2001): average taxonomic distinctness (AvTD) and variation in taxonomic distinctness (VarTD). We also use data for the subterranean assemblages as a whole, *i.e.*, the number of stygobites, the total species richness, and the number of supra-specific taxa such as families and genera. For these latter we distinguish between "species-rich genera" (with at least three species) and "species-poor genera" (with fewer than three species).

Our approach is exemplified using harpacticoid copepod crustaceans as the focal aquatic group. These minute crustaceans have been intensively sampled in several groundwater systems within the area of Moulis, southern France, for more than 75 years, thus providing reliable information for the analysis of their taxonomic diversity. Two sites included here, the Baget karstic system and the Goueil di Her cave, already appear in the list of subterranean HDSs by Culver & Sket (2000). Two other interstitial, alluvial systems (Lachein and Nert) have also been considered diversity hotspots

based on criteria other than their harpacticoid fauna (Rouch & Danielopol 1997, Danielopol *et al.* 1999). These four sites also harbour taxonomically diverse harpacticoid assemblages.

The geographic scale at which HDSs are defined is another issue of concern. The meaning of sites at a local scale, whether they might be considered 'hot-spots' or not, is dependent on relationships among sites at a regional scale (Ricklefs 1987). Relationships among harpacticoid assemblages in the area of Moulis are explored using two different approaches, phenetic and cladistic. The phenetic approach examines the degree of faunal similarity between sites, in order to identify sites with unique or disparate assemblages. The cladistic approach, on the other hand, aims to infer historical relationships among areas based on shared presence of species. It helps also to better characterise at a local scale these sites using information offered by individual taxa (species).

Finally, the information from the Moulis-area sites is compared to several data sets on harpacticoids from both surface and subsurface aquatic habitats in Europe and the Americas, to demonstrate practically how to define Hot Spot Diversity Sites using a focal group.

## MATERIAL AND METHODS

*The harpacticoid fauna:* The harpacticoid species identified within the Moulis area (Table I, Fig. 1) belong to two groups, hypogean species, *i.e.*, crustaceans known exclusively from subterranean waters, which in many cases display morphological and/or biological adaptive traits) and epigean ones (*i.e.* species living in surface waters and even in semi-aquatic habitats (cryptozoic copepods, *sensu* Fiers & Ghénne 2000), which are able to colonise subterranean systems also (Table I, "Hy" and "Ep" taxa).

Two types of taxa can be defined, generalists and specialists. Generalists are species able to live in more than one type of habitat; *e.g.*, in epigean and hypogean waters, or in both karst and porous groundwaters, such as the stygobites defined by Thienemann (1925) and Humphreys (2000a). Specialist species, on the other hand, live only in one type of habitat; *e.g.*, exclusively in caves (trogllobites *sensu* Racovitza 1907) or in interstitial waters (called phreatobites by Motas 1962). One should note (Table I) that *Parastenocaris fontinalis meridionalis* is here considered a valid species, *P. meridionalis*, because of its wide geographical distribution, *i.e.*, Ariège and the Upper Rhône Valley (Rouch 1990, Schminke *in litt.*).

*Sampling sites:* The sampling sites are located around the Moulis village (southern France), within an area of about 40 km in diameter (Fig. 2). Each site belongs either to an interstitial system (5 sites) or to a karstic one (4 sites) (Table I). Interstitial systems can be composed of alluvial or elluvial sediments, depending on whether superficial aquifers are recharged or not by nearby run-

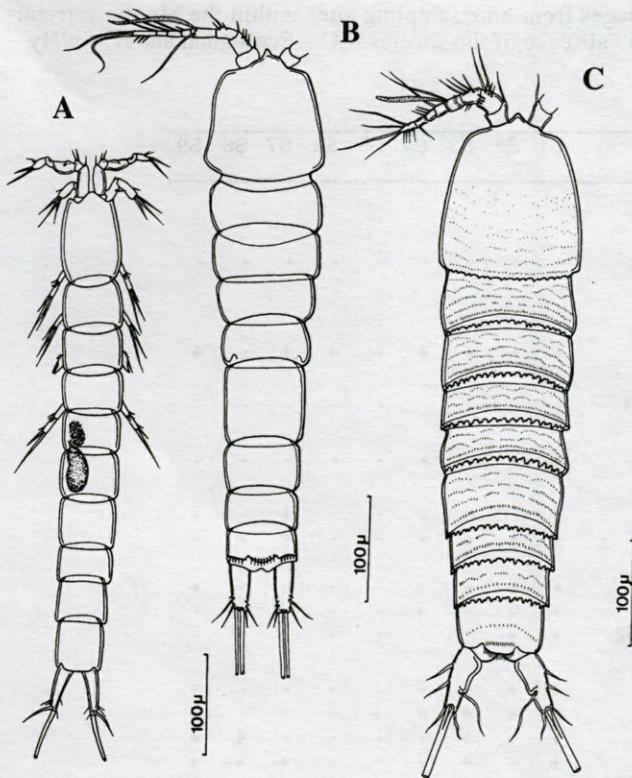


Fig. 1. – Body shapes of harpacticoid species representative from Moulis: A, *Parastenocaris dianae* Chappuis, male; B, *Parapseudoleptomesochra subterranea* (Chappuis), female; *Elaphoidella coiffaiti* Chappuis & Kiefer, female (from Rouch 1986, with kind permission from Brill Publishers).

ning waters, respectively. Phreatic habitats (*sensu* Pennak & Ward 1986 and Gibert *et al.* 1994a) are common to both types; but hyporheal or riverbed habitats (*sensu* Orghidan 1959 and Schwoerbel 1961) only occur when sediments are of alluvial origin. Within karstic systems we distinguish, following Mangin (1994), between habitats of the deep karstic zones, *i.e.*, those of the flooded (water-saturated zones) and the amphibious areas (this latter accessible to men through caves), and epikarstic aquatic habitats lying in the superficial part of the karst which forms the infiltration zone.

The Baget (S1) and the Goueil di Her (S9) are karstic systems of moderate extension (Baget, 13.25 km<sup>2</sup>, Goueil di Her, 4.9 km<sup>2</sup>) belonging to two contiguous forested carbonate massifs, the Estelas and the Arbas (Fig. 2). The two subterranean karstic systems do not communicate hydrologically (Mangin 1970, 1975). Their harpacticoid fauna has been investigated over a long period of time (*cf.*, *inter alia*, Chappuis 1928, Lescher-Moutoué & Gourbault 1970), and mostly by one of the authors (*cf.*, *inter alia*, Rouch 1968, 1970, 1984, 1986a, 1986b, 1992, Rouch *et al.* 1993).

Other karstic systems here considered, Moulis-K (S7) and La Bièle (S6), are located in non-forested areas of the Sourroque massif (Fig. 2). These systems are hydrologically connected (Lescher-Moutoué 1973) and occupy a small area (Mangin pers comm). Whereas the Moulis-K site is the deep zone of the Moulis karstic system (*see* Lescher-Moutoué 1973 for an ecological description and a list of copepod species), the La Bièle site is in the subsurface epikarstic zone. In the same sampling area there is an elluvial superficial aquifer at Juan d’Arau (S5), which has also been included in this study (Fig. 2).

There are two additional interstitial systems of elluvial origin located around the Sourroque massif,

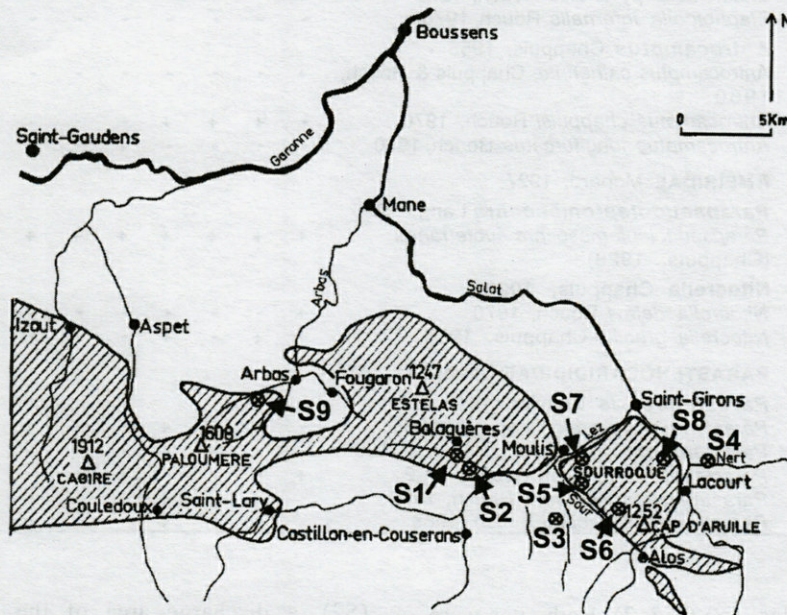


Fig. 2. – The Moulis area with the location of the nine sampling sites: 1, Baget, deep karstic system; 2, Lachein, interstitial system (hyporheal); 3, Moulis-E, interstitial elluvial system; 4, Nert interstitial system (hyporheal); 5, Juan d’Arau, interstitial elluvial system; 6, La Bièle, epikarstic system; 7, Moulis-K, deep karstic system; 8, Millas, interstitial elluvial system; 9, Goueil di Her, deep karstic system (from Lescher-Moutoué 1973, modified).

Table I. – List of species for subsurface harpacticoid assemblages from nine sampling sites within the Moulis surrounding area (Fig. 2). S1 to S9 codes as in Table II. +/– presence / absence of the species. EC – Ecological status; Ep/Hy – Epigeal/Hypogeal species.

No.	EC		S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9
<b>HARPACTICOIDA TAXA</b>											
<b>PHYLLOGNATHOPODIDAE</b> Gurney, 1932											
<b>Phyllognathopus</b> Mrazek, 1893											
1	Ep	<i>Phyllognathopus viguieri</i> Maupas, 1892	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<b>CANTHOCAMPTIDAE</b> Sars, 1911											
<b>Attheyella</b> Brady, 1880											
2	Ep	<i>Attheyella crassa</i> (Sars, 1863)	+	+	+	+	+	+	+	-	+
<b>Maraenobiotus</b> Mrázek, 1893											
3	Ep	<i>Maraenobiotus vej dovskyi</i> Mrázek, 1893	+	-	-	-	-	-	-	-	+
<b>Epactophanes</b> Mrázek, 1893											
4	Ep	<i>Epactophanes richardi</i> Mrázek, 1893	+	+	-	-	-	-	-	-	+
<b>Moraria</b> T. & A. Scott, 1893											
5	Ep	<i>Moraria brevipes</i> (Sars, 1863)	-	-	-	+	-	-	+	-	+
6	Ep	<i>Moraria pectinata</i> Thiébaud & Pelosse, 1928	+	+	+	-	-	-	-	-	-
7	Ep	<i>Moraria poppei</i> (Mrázek, 1893)	+	+	-	+	-	-	-	-	+
8	Ep	<i>Moraria varica</i> (Graeter, 1911)	+	+	+	+	-	-	-	-	-
9	Hy	<i>Moraria catalana</i> Chappuis & Kiefer, 1952	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<b>Bryocamptus</b> Chappuis, 1928											
10	Ep	<i>Bryocamptus minutus</i> (Claus, 1863)	+	+	-	-	-	-	-	-	+
11	Ep	<i>Bryocamptus pygmaeus</i> (Sars, 1863)	+	+	+	+	+	-	-	-	+
12	Ep	<i>Bryocamptus typhlops</i> (Mrázek, 1893)	+	+	+	-	-	-	-	+	+
13	Ep	<i>Bryocamptus zschokkei</i> Schmeil, 1893	+	+	+	+	-	+	+	+	+
14	Ep	<i>Bryocamptus echinatus</i> (Mrázek, 1893)	+	+	+	+	-	+	+	-	+
<b>Paracamptus</b> Chappuis, 1929											
15	Ep	<i>Paracamptus schmeili</i> (Mrázek, 1893)	+	+	-	+	-	-	-	+	+
<b>Ceuthonectes</b> Chappuis, 1923											
16	Hy	<i>Ceuthonectes gallicus</i> Chappuis, 1928	+	+	-	+	+	+	-	-	+
<b>Elaphoidella</b> Chappuis, 1928											
17	Hy	<i>Elaphoidella bouilloni</i> Rouch, 1964	+	+	-	+	-	-	-	+	-
18	Hy	<i>Elaphoidella coiffaiti</i> Chappuis & Kiefer, 1952	+	+	-	-	-	-	-	-	-
19	Hy	<i>Elaphoidella pyrenaica</i> Rouch, 1970	-	-	+	-	-	-	-	-	-
20	Hy	<i>Elaphoidella infernalis</i> Rouch, 1970	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<b>Antrocamptus</b> Chappuis, 1956											
21	Hy	<i>Antrocamptus catherinae</i> Chappuis & Rouch, 1960	+	-	-	-	-	-	-	-	-
22	Hy	<i>Antrocamptus chappuisi</i> Rouch, 1970	-	+	+	+	-	-	-	+	-
23	Hy	<i>Antrocamptus longifurcatus</i> Rouch, 1970	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<b>AMEIRIDAE</b> Monard, 1927											
<b>Parapseudoleptomesochra</b> Lang, 1955											
24	Hy	<i>Parapseudoleptomesochra subterranea</i> (Chappuis, 1928)	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<b>Nitocrella</b> Chappuis, 1923											
25	Hy	<i>Nitocrella delayi</i> Rouch, 1970	+	-	-	-	-	-	+	-	-
26	Hy	<i>Nitocrella gracilis</i> Chappuis, 1955	+	+	-	+	-	-	-	-	+
<b>PARASTENOCARIDIDAE</b> Chappuis, 1933											
<b>Parastenocaris</b> Kessler, 1913											
27	Hy	<i>Parastenocaris diana</i> Chappuis, 1955	-	+	-	+	-	-	+	-	-
28	Hy	<i>Parastenocaris meridionalis</i> (Rouch, 1990)	-	-	-	+	-	-	-	-	-
29	Hy	<i>Parastenocaris mangini</i> Rouch, 1992	+	-	-	-	-	-	-	-	-
30	Hy	<i>Parastenocaris nertensis</i> Rouch, 1990	-	-	-	+	-	-	-	-	-
31	Hy	<i>Parastenocaris vandeli</i> Rouch, 1988	-	+	-	+	-	-	-	-	-

Moulis-E (S3) and Millas (S8) (Fig. 2). Both sites were investigated by Rouch (1968) and Lescher-Moutoué (1973).

The last two sites analysed here belong to interstitial habitats of alluvial origin. One is a small area (about 70 m<sup>2</sup>) in the riverbed of a Pyrenean brook, the Lachein

(S2), a discharge area of the Baget karstic system (Rouch 1988, 1991) (Fig. 2). The second site (S4) is in the sediments of the Nert stream (about 30 m<sup>2</sup>) (Gourbault & Lescher-Moutoué 1968, Rouch, 1995) (Fig. 2).

In order to expand the geographic range of our analyses, we have gathered published information on taxonomic diversity of harpacticoid copepods in other habitats (karstic, interstitial, epigeal, and water-logged soil) from Europe and the Americas. Only assemblages with at least five species have been used, because the low taxonomic diversity in very poor assemblages is meaningless for further interpretation. We also avoided discussing data on benthic harpacticoids for areas larger than those of the Moulis area, such as the Laurentian Great Lakes (Hudson *et al.* 1998). Details on the data sets used for comparative purposes are presented in Appendix 1.

*Species richness, higher-taxon richness and endemism:* Besides the total number of species (species richness), taxonomic uniqueness was also used as a descriptor for defining a HDS. The taxonomic uniqueness of a genus lineage is characterised by the number of its species. We distinguished between genera with one or two species (termed  $G_{1/2}$  lineages) and species-rich genera, with at least three species, termed the  $G_3$  lineages. This way of defining taxonomic uniqueness recalls Nixon & Wheeler's (1992) ideas, *i.e.*, the value of this concept lies in its comparative approach. Viewed through an evolutionary perspective, the  $G_{1/2}$  and  $G_3$  types can be conceived as phylogenetic lineages with completely different origins. The former might represent a relict lineage of a once more-diversified group, while a species-rich genus might represent a successful subterranean lineage that underwent evolutionary radiation. Additionally, the number of exclusively subterranean species and their level of endemism, local or regional, was also calculated for the assemblages in the area of Moulis. The term "local endemics" has been applied here to stygobite species occurring in a unique subterranean locality (e.g. a cave or a single karstic system). "regional endemics", on the other hand, refer to species known from the Pyrenean area, mainly from the surroundings of Moulis.

*Taxonomic diversity (= distinctness):* Taxonomic diversity (TD) can be thought of as the average taxonomic "distance" between any two organisms, chosen at random from the sample (Warwick & Clarke 1995, Clarke & Warwick 1998). This distance can be visualised simply as the length of the path connecting these two organisms, traced through a Linnean or phylogenetic classification of the full set of species involved. In special cases, Linnean classifications of super-specific taxa are able to give an idea of coarse phylogenetic relationships (Clarke & Warwick 1998, Tokeshi 1999). Hence one could use them as the surrogate of a phylogeny. For the present study we restricted our analysis to taxonomic data based on classification systems by Lang (1948) and Kiefer (1978).

Clarke & Warwick (1998) proposed as a diversity index to characterise taxonomic diversity the Average Taxonomic Distinctness (AvTD or  $\Delta^+$ ), which measures the average length of the taxonomic path between any two randomly chosen species ( $i, j$ ). This index is independent of sampling effort, thus allowing comparisons between presence/absence species lists (Clarke & Warwick 1998, 2001):

$$(\text{AvTD}) \Delta^+ = \left[ \left( \sum_{i < j} \omega_{ij} \right) / (s \cdot (s-1) / 2) \right]$$

where  $s$  = number of species present and  $\omega_{ij}$  = distinctness weight (taxonomic distance).

Variation in Taxonomic Distinctness (VarTD) is another diversity index which measures the evenness of taxonomic structure in the assemblage under study (Clarke & Warwick 2001, Warwick & Clarke 2001). The lower its value the more uniform is the distribution of species among higher taxonomic categories. This index is calculated by:

$$(\text{VarTD}) \Lambda^+ = \left[ \left( \sum_{i \neq j} \omega_{ij}^2 \right) / (s \cdot (s-1)) \right] - \bar{\omega}^2,$$

where  $\bar{\omega} \equiv \Delta^+$ , and  $s$  and  $\omega_{ij}$  are as above.

These indices have been computed with the computer package PRIMER-5 (Plymouth Routines in Multivariate Ecologic Research) for Windows, version 5.2 (Clarke & Gorley 2001). Three hierarchical levels were used: species, genus, and family, the latter converging to the order Harpacticoida (see taxonomic list in Table I). The paths between these levels are standardised, so that taxonomic distance between species connected at the most distant level is set at 100 (Clarke & Warwick 1999).

*Relationships among harpacticoid assemblages:* The phenetic approach (cluster analysis) is aimed to produce a dendrogram that summarises faunistic similarities between sites. Resemblance in faunal composition was evaluated using the Sørensen (or Dice) coefficient of association for presence/absence of species (Sneath & Sokal 1973):

$$S_{kl} = 2a / (2a + b + c),$$

where  $S$  is the probability that a single species taken at random will occur at two sites ( $k, l$ );  $a$  is the actual number of species occurring at both sites;  $b$  and  $c$  are the number of species occurring at only one of the two sites.

Once pairwise similarity measures for entire assemblages (epigeal+hypogean) are available, overall similarities among the nine sites were computed using a hierarchical agglomerative approach (UPGMA) (Ludwig & Reynolds 1988), and a dendrogram reflecting such affinities was plotted. This analysis was also performed with PRIMER-5 version 5.2 (Clarke & Gorley 2001).

Inspired by procedures developed for phylogenetic systematics (Brooks & McLennan 1991, Lieberman 2000), the ecological cladistic approach aims to derive area cladograms from distributional data for species without making any phylogenetic or historical assumptions (Lambhead & Paterson 1986, Rosen 1988, Enghoff 2000). The method equates the absence of a species from a site to the "primitive" state (or character) of that site, whereas its presence is assumed to be the 'derived' state. Relationships among sites are then established based on shared "derived" character-species (synapomorphies). With regard to aquatic environments, this method was previously employed by Danielopol & Baltanás (1996) for the analysis of non-marine ostracods, and by Rundle *et al.* (2000) for limnic harpacticoids.

The cladistic analysis has been performed using the PAUP version 4.0b4 program (Swofford 1998) on a data matrix (31 character-species  $\times$  9 taxon-sites) based on Table I. The 'putative ancestor' is a theoretical site containing no species. Wagner parsimony, which allows the characters to reverse freely, was used as the optimality criterion (Wiley *et al.* 1991). All characters are equally weighted; topological constraints were not enforced, and branches collapsed (creating polytomies) if branch lengths were zero and the ACCTRAN optimisation option was in effect. When considering synapomorphies, one reversal per species was tolerated, being considered

a "local extinction", as proposed by Enghoff (2000). We used the Bootstrap method with branch-and-bound search (the number of bootstrap replicates was 1000 and 5000 respectively; initial "MaxTrees" setting = 200). A 50% majority-rule consensus tree was produced.

## RESULTS

### *Species richness, higher-taxon richness and endemicity of the "Moulis area"*

The harpacticoid fauna sampled in the area surrounding Moulis is listed in Table I. There are 31 species belonging to 13 genera and 4 families. The most species-rich genera are *Moraria*, *Bryocamptus*, *Parastenocaris* (each with 5 species), and *Elaphoidella* (4 species). The family Canthocamptidae displays the highest taxonomic diversity (8 genera and 22 species). The genus *Antrocamptus* is a regional endemic, with two species that are local endemics, each restricted to a single locality. The family Ameiridae, of marine origin, is also well represented in our study area (2 genera and 3 species).

Of 31 species, 14 are epigeal, whereas 17 are exclusively hypogean species (Table I). Locally, the highest richness, between 15 and 22 species, is found in two karstic systems, Baget (S1) and Goueil di Her (S9), and two interstitial systems, Lachein (S2) and Nert (S4) (Table II). Each of the other five sites has between 5 and 10 species. Species-rich assemblages also display a high number of stygobites, from 4 to 9 species, and a high number (9-11) of  $G_{1/2}$  taxa (Table II). Maximum higher-taxon richness (4 families) is reached at Baget and Lachein, whereas 3 harpacticoid families have representatives in Nert (Table II).

The karstic and elluvial systems harbour few local endemic species: the Baget, *A. catherinae* and *P. mangini*; Goueil di Her, *E. infernalis*; Moulis-E, *E. pyrenaica*; and Juan d'arau, *A. longifurcatus* (Table I). The Nert has two

*parastenocaris* species, *P. nertensis* and *P. meridionalis*, which do not occur at other Moulis sites but have been found elsewhere (*P. nertensis* in northern Spain, P. Martínez *in litt.* and *P. meridionalis* in the Upper Rhône valley, H.K. Schminke *in litt.*). *P. vandeli* was found only at the Lachein and Nert sites, this species may be a regional endemic of alluvial riverbed sediments.

### *Taxonomic distinctness*

Average taxonomic distinctness and variation of taxonomic distinctness values for the Moulis sites and other localities are displayed in Tables II and III, respectively. For the Moulis area, AvTD ranges from 68.15 to 87.3 (mean = 77.2; n=9). The latter value corresponded to the assemblage at Moulis-K (S7) which, on the other hand, displays a moderate species richness (7 species). For other hypogean/epigeal assemblages, AvTD values are similar in range (54.8 to 88.4) although slightly lower on average (mean = 69.4; n=20) (Table III, Fig. 3). Those assemblages with only epigeal species display the lowest values of all (mean = 61.9; range 54.5-68.5; n=15) (Table III, Fig. 3).

Variation in taxonomic distinctness is uncorrelated with species richness (*cf.* Table II, Figures 3, 4). The Moulis sites show an intermediate level in this index, compared to data sets corresponding to other epigeal/hypogean assemblages or to epigeal-only assemblages (Fig. 4).

### *Relationships among harpacticoid assemblages*

Clustering localities according to their harpacticoid assemblages results in the phenogram plotted in Fig. 5. Two large clusters appear. The first cluster groups the four most species-rich assemblages (Baget, Lachein, Goueil and Nert) and two more or less isolated ones (Moulis-E and Millas). A second cluster groups localities in the Sourroque massif (Juan d'Arau, La Bièle and Moulis-K).

Table II.- Taxonomic diversity data for the Moulis surrounding area; HT – habitat type (K – karst system; K(e) – epikarstic system; I – interstitial system; A – alluvial sediments; E – elluvial sediments);  $G_{1/2}$  – genus with 1 or 2 species;  $G_3$  – genus with 3 or more species; AvTD – Average taxonomic diversity; VarTD – total taxonomic diversity.

Code	Habitat Type	Site Name	Species Richness (No)	Hypogean Species (No)	Genus $G_{1/2}$ (No)	Genus $G_3$ (No)	Family (No)	AvTD	VarTD	Reference
S1	K	Baget	22	9	11	2	4	77.34	415.1	
S2	I (A)	Lachein	21	9	10	2	4	77.78	437.4	
S3	I (E)	Moulis-E	10	3	5	1	2	68.15	392.9	
S4	I (A)	Nert	17	9	7	3	3	81.86	471.7	
S5	I (E)	Juan d'Arau	5	3	5	0	2	80.00	266.7	Our data
S6	K(e)	La Bièle	5	2	4	0	2	76.67	455.6	
S7	K	Moulis-K	7	3	6	0	3	85.71	367.9	
S8	I (E)	Millas	6	3	5	0	2	75.56	365.4	
S9	K	Goueil di Her	15	4	9	1	2	71.43	368.9	

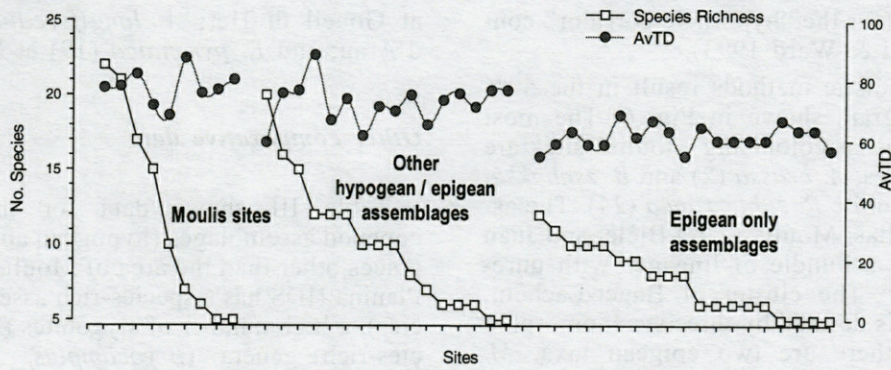


Fig. 3. – Relationship between species richness and the average taxonomic distinctness for the different sites and data sets analysed.

Within these two large clusters there are two smaller clusters within each group, the Baget-Lachein, which displays the highest similarity value, and La Bièle-Moulis-K.

The contribution of the epigean and hypogean fraction to this overall resemblance among sites was explored through similarity measurements on each component. The similarity between Baget and Lachein is mainly due to the epigean component (*cf.* Table I). Both localities are hydrologically connected (the Baget karst discharges into the Lachein) and share 12 epigean species but only 6 hypogean ones. Similarly, La Bièle epikarst represents the zone of infiltration for the deep karstic zone of the Moulis-K system, which explains their faunal similarity. A remarkable relationship is that between Baget and Goueil di Her. Both are karstic systems unconnected in depth but contiguous at the surface (see Material and Methods), a feature which results in a high number of common epigean species (10) but a low number of shared hypogean species (2). Another example of “connected” sites is La Bièle and Juan d’Arau, which share 1 hypogean species and 2 hypogean ones. Both sites belong to the Sourroque massif, where the elluvial aquifer (Juan d’Arau) lies very superficially and is likely connected to the epikarst (La Bièle). Lachein

and Nert, whose assemblages have 14 species in common (7 epigean and 7 hypogean), seem to be connected also but in a different way. These two sites are located far from each other (about 15 Km) but are related through the hyporheic corridor of

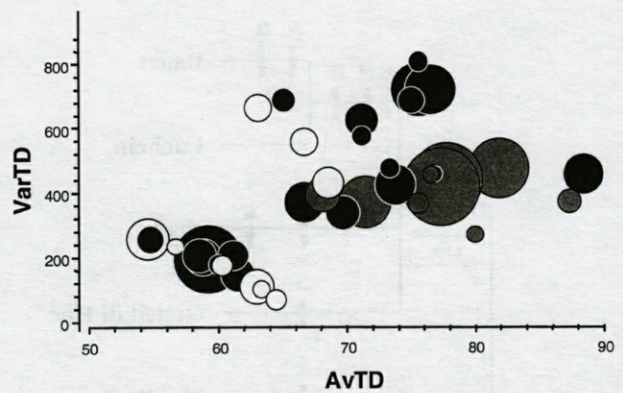


Fig. 4. – Plot of average taxonomic distinctness (AvTD), variation of taxonomic distinctness (VarTD) and species richness (proportional to circle size) for all harpacticoid copepod assemblages (white circles – epigean-only assemblages; grey circles – sites in the area of Moulis; black circles – other epigean/hypogean assemblages).

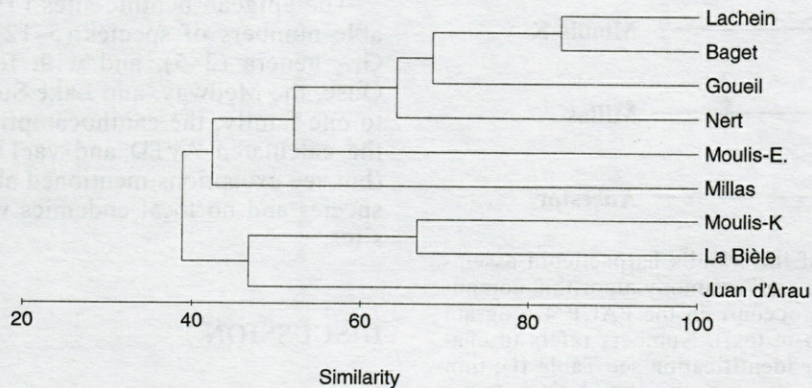


Fig. 5. – Phenogram of the Moulis harpacticoid assemblages (Table II), expressed as Sørensen coefficients of species similarity computed with an UPGMA algorithm.

the Salat stream (for the "hyporheic corridor" concept see Stanford & Ward 1993).

Ecological cladistic methods result in the 50% consensus cladogram shown in Fig. 6. The most successful species in colonising Moulis' sites are the epigean species, *A. crassa* (2) and *B. zschokkei* (12) and the stygobite *P. subterranea* (24). The assemblages of Millas, Moulis-K, La Bièle, and Juan d'Arau represent a bundle of lineages with unresolved polytomy. The cluster of Baget-Lachein, Nert and Goueil is defined by three synapomorphic species. Again there are two epigean taxa, *M. poppei* (7) and *B. minutus* (10), and a hypogean taxa, *N. gracilis* (26). Note that Nert and Goueil di Her form an unresolved polytomy. Finally Baget and Lachein form a cluster defined by two hypogean taxa, *M. catalana* (9) and *E. coiffaiti* (18), and an epigean taxa, *P. viguieri* (1). There are several species occurring at unique sites, equivalent to autapomorphic characters: *A. catherinae* (21) and, *P. mangini* (29) at Baget; *P. meridionalis* (28) and *P. nertensis* (30) at Nert; *E. infernalis* (20)

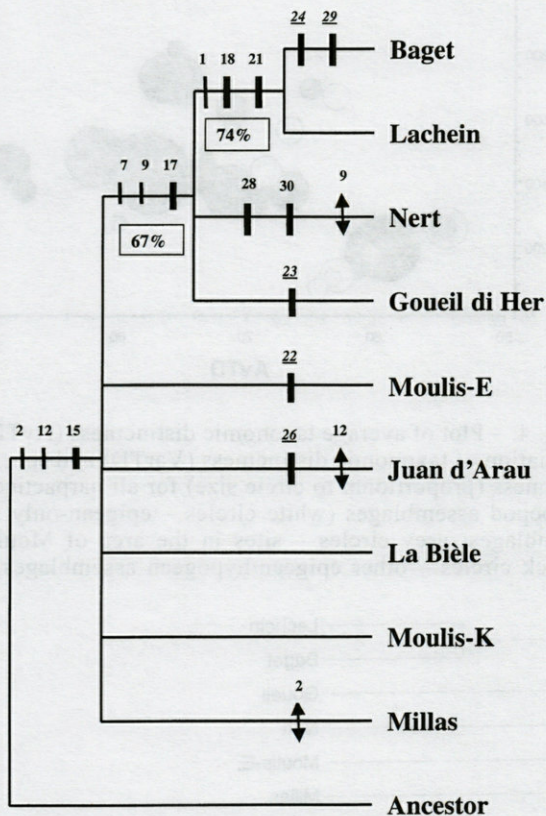


Fig. 6. – Cladogram of the Moulis harpacticoid assemblages using the Maximum Parsimony algorithm computed by the Bootstrap procedure in the PAUP 4 program (additional information in text). Numbers refers to character-species (for their identification see Table II); thin lines – epigean species; thick line – stygobitic species; underlined number – “autapomorphic” species; double arrow – “reversal” character. Percentages refer to the retention degree of congruent solutions.

at Goueil di Her; *A. longifurcatus* (23) at Juan d'Arau; and *E. pyrenaica* (19) at Moulis-E.

#### Other comparative data

Table III shows data for the harpacticoid copepod assemblages (hypogean and epigean) from places other than the area of Moulis. The Postojna-Planina HDS has a species-rich assemblage (20 species), a high number of stygobites (8), and two species-rich genera (*Bryocamptus*, 8 species and *Elaphoidella*, 5 species). The number of  $G_{1/2}$  genera is moderate (6 genera), with all taxa belonging to one family, the Canthocamptidae. This situation contributed to low values of both the AvTD (59.21) and VarTD (193).

Harpacticoid assemblages from interstitial alluvial habitats display a wide range of values (Table III). The Lobau, on the Danube in Austria, is remarkable for its high number of stygobites (5 of a total of 12 species), belonging to two families, Ameiridae (1 species) and Parastenocarididae (4 species), the other species being canthocamptids and a phyllognathopodid. The AvTD and the VarTD values are high (88.38 and 454, respectively), due mainly to the numerous  $G_{1/2}$  lineages and the number of families (4). The assemblages collected exclusively from riverbed sediment sites (*i.e.*, hyporheic habitats), the Seebach (Lunz) and Wappinger Creek (North America), displayed a relatively high number of species (12) belonging to a rather high number of  $G_{1/2}$  genera (6–7) and to 2 or 3 families (Table III). These assemblages have AvTD values (66.7 and 73.7) in the lower range of the sites in Moulis, but very similar VarTD values (370 and 421). The assemblages of the Brenta and the Adige rivers in Italy, the Singine River in Switzerland, and Coxing Kill in North America (Table III) have variable numbers of species (5–10) and low numbers of stygobites (1–3); AvTD values range between 54.76 and 76.67, with a wide range of VarTD values (178–685).

The epigean benthic sites (Table III) have variable numbers of species (5–12) belonging to few  $G_{1/2}$  genera (2–5), and with few exceptions (the Ouse, the Medway, and Lake Stechlin) they belong to one family, the canthocamptidae. Consequently, the calculated AvTD and varTD values were low (but see exceptions mentioned above). No stygobite species and no local endemics were found at these sites.

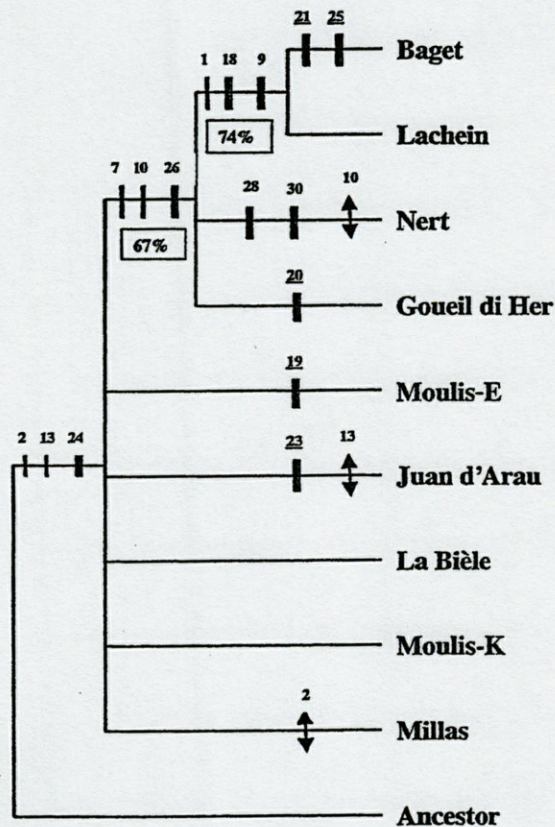
#### DISCUSSION

From the information presented here (44 data sets), it appears that the species richness of entire assemblages is the most readily available



## ERRATUM

Paper/article Danielopol DL, Rouch R & Baltanas A, 2002. Taxonomic diversity of groundwater Harpacticoida (Copepoda, Crustacea) in southern France. *Vie Milieu* 52(1): 1-15



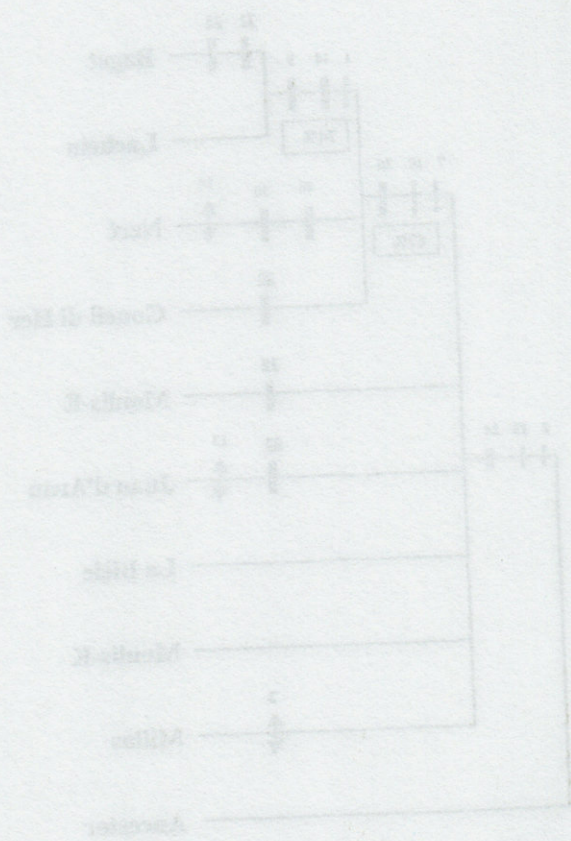
This is the correct Fig 6 which considers the numbers of the species mentioned in the Table I.

Cette figure est à insérer page 8 à la place de la figure 6.

Substitute this figure for figure 6, page 8

ERRATUM

Phylogenetic relationships of  
groundwater *Halobacterium* (Coprothales) in southern France. *Int. J. Microbiol.* 1992, 1:15



This is the correct Fig. 6 which considers the numbers of the species mentioned in the

Table 1

Gen. Fig. 6 is in place of Fig. 6.

Substitute the figure for figure 6, page 6.

Table III. – Taxonomic diversity data for harpacticoid assemblages from the literature (codes as in Table II).

Habitat Type	Site Name	Species Richness (No)	Hypogean Species (No)	Genus G <sub>12</sub> (No)	Genus G <sub>3</sub> (No)	Family (No)	AvTD	VarTD	Reference
Karstic Systems	Postojna-Planina (Slovenia)	20	8	6	2	1	59.21	193	Brancelj, 1986
	Dorvan-Cleyzieu (France)	10	2	5	1	1	61.48	146	Gibert, 1986
Elluvial Interstitial Waters	Langenwald Q. Todtmoos (Germany)	16	5	2	3	3	75.56	717.3	Steenken, 1998
	Kleislewald Q. Kirchgarten (Germany)	7	1	2	1	2	65.08	685.3	Steenken, 1998
	Kleislewald 4 Q. (Germany)	6	1	4	0	2	73.33	474.1	Steenken, 1998
	Brunnmaettele Q. Herrischried (Germany)	6	1	2	1	2	75.56	805.9	Steenken, 1998
	Saegenbuck 1 Q. Waldshut (Germany)	5	1	4	0	2	76.67	454.3	Steenken, 1998
	Saegenbuck Q. (Germany)	10	2	2	2	2	71.11	455.6	Steenken, 1998
Alluvial Interstitial Waters	Lobau at Vienna (Austria)	12	5	8	1	4	88.38	572.8	Pospisil, 1994; Danielopol <i>et al.</i> , 2000; Danielopol & Pospisil, 2001
	Seebach-Lunz (Austria)	12	1	6	1	2	66.67	684.5	Schmid-Araya & Schmid, 1995
	Adige River – A51 (Italy)	5	1	4	0	2	76.67	336.9	Ferrarese & Sambugar, 1976
	Adige River – A22 (Italy)	6	1	3	1	2	71.11	622.2	Ferrarese & Sambugar, 1976
	Brenta River – B4 (Italy)	8	3	4	1	3	75	718	Braioni <i>et al.</i> , 1980
	Singine River – 5 (Switzerland)	8	0	2	2	1	54.76	233.3	Kowarc, 1993
	Singine River – CS (Switzerland)	9	0	2	2	1	61.11	555.6	Kowarc, 1993
	Singine River – 3 (Switzerland)	10	0	4	1	1	58.52	661.8	Kowarc, 1993
	Singine River – 4 (Switzerland)	11	0	3	2	1	58.79		Kowarc, 1993
	Coxing Kill (USA)	10	2	5	1	2	69.63		Strayer, 1988
Wappinger Creek (USA)	12	2	7	2	3	73.74	455.6	Strayer, 1988	
Interstitial Habitat (seasonally water logged-soil)	Água Limpá – site C (Brazil)	15	107	2	3	3	76.51	177.8	Reid, 1984
Epigeal Benthic Habitats	Danube River at Vienna (Austria)	5	0	2	1	1	56.67	69.14	Schönbauer, 1999
	Singine River – HS (Switzerland)	6	0	3	1	1	60	100	Kowarc, 1993
	Medway River (UK)	8	0	3	1	2	66.67	177.8	Rundle & Hildrew, 1990
	Ouse River (UK)	8	0	3	1	2	63.1	205.2	Rundle & Hildrew, 1990
	Twyi and Camddwr streams (UK)	12	0	2	2	1	54.55	109.7	Rundle, 1993
	Gooseberry Creek (USA)	5	0	4	0	1	63.33	428.7	Shiozawa, 1991
	Buckboard Creek (USA)	5	0	5	0	1	66.67	370.4	Shiozawa, 1991
	Valley Creek (USA)	6	0	3	1	1	60	205.2	Shiozawa, 1991
	Elbow Lake Creek (USA)	6	0	3	1	1	60	200.6	Shiozawa, 1991
	Lake Geneva – 5 (Switzerland)	6	0	5	0	1	64.44	255.1	Dussart, 1966
	Lake Geneva – 11 (Switzerland)	5	0	4	0	1	63.33	205.2	Dussart, 1966
	Lake Geneva – 13 (Switzerland)	6	0	3	1	1	60	177.8	Dussart, 1966
	Lake Geneva – T (Switzerland)	10	0	4	1	1	58.52	257.1	Dussart, 1966
	Lake Pääjärvi (Finland)	10	0	5	1	1	62.96	177.8	Sarvala, 1986
	Lake Stechlin (Germany)	9	0	3	2	2	68.52	421.4	Flössner <i>et al.</i> , 1985

descriptor and the first to be applied for defining HDS. Those assemblages having 15 or more species are good candidates (Tables II, III). An additional twist is provided by taxonomic diversity. Degree of relatedness and the taxonomic structure of the assemblage are also of value. A group of  $n$  species belonging to many high-rank taxa is more diverse than the same number of congeneric species. Statistics related to those features can be easily estimated even if only presence/absence data are at hand. Of course, estimations can be significantly enhanced when quantitative data on the relative abundances of the species in the assemblage are available and there is a phylogenetic hypothesis concerning the focal group.

The average taxonomic distinctness (AvTD) gives us an idea of the taxonomic diversity within the assemblage, irrespective of its species richness. As seen from our data, even assemblages with a low number of species could display high AvTD values (e.g. Moulis-K, Table II, Fig. 3 & 4). Taxonomically diverse subterranean assemblages generally display values higher than 70 points, an arbitrary threshold that can be used for the quantitative selection of candidates for HDS. The high taxonomic diversity of some interstitial systems is very similar to those of caves or karstic systems. Therefore we consider that the concept of HDS can be used for both karstic and non-karstic subterranean

sites within the framework of a unified research programme of groundwater ecology, as discussed by Gibert *et al.* (1994a).

Variation of taxonomic distinctness (VarTD) also provides some hints for the selection of HDS. Because it measures the variability in taxonomic structure within an assemblage, lower values indicate the coexistence of species evenly distributed among higher-rank taxa (e.g., classes, families or genera, *cf.* Tables I-III). When combined with AvTD, VarTD can be fruitfully used for understanding the structure of the taxonomic assemblage. For instance, Postojna-Planina has already been designed as a HDS because of the high number of stygobiont species that harbours (Culver & Sket 2000). Although it also has a large number of harpacticoid species (Table III), both AvTD and VarTD values were low. This reflects that, taxonomically, the species in the assemblage are relatively closely related and that the structure is fairly uniform (only 2 speciose genera out of 8 i.e. genera represented by 3 or more species in the site).

Are low (or high) VarTD values operationally valid attributes for defining a HDS? The answer depends on the values of the AvTD. A highly taxonomically diverse assemblage (high AvTD) with low VarTD reflects the existence of many or few, depending on species richness, distantly-related

species. The same AvTD value accompanied by a high VarTD implies that there are sub-groups of closely related species in the assemblage coexisting with many unrelated lineages. Because of the risk of extinction, the presence of isolated lineages (without close relatives in the area) within an assemblage can be used as an argument for site protection, and hence to define an HDS, an argument also advocated by Warwick & Clarke (2001) and documented for subterranean harpacticoids by Pesce (2001). Additionally, the origin of high taxonomic distinctness in an assemblage can be further explored by examining the number of  $G_{1/2}$  and  $G_3$  genera and the number of local endemic species. For instance, species-rich assemblages in Lake Baikal (Boxshall & Evstigneeva 1994) or those of the Postojna–Planina karstic system are dominated by species-flocks belonging to a few  $G_3$  genera.

Not all the quantitative parameters to evaluate Taxonomic Diversity in order to delineate a HDS are always congruent. This is the case, for instance, with the Goueil di Her. This site is considered a HDS (Culver & Sket 2000) because of the high number of stygobitic species, but the hypogean harpacticoid fraction is smaller than those occurring at the Baget and Lachein sites (Table II). Therefore it is useful, beside quantitative estimators when one intends to define and/or to protect a HDS, to consider also non-quantitative criteria based on the intrinsic value of the subterranean fauna. The presence of interesting local endemics and/or highly adapted stygobitic animals can provide useful criteria. Goueil di Her, for instance, harbours such an endemic species, *Elaphoidella infernalis*. Other sites are remarkable for speciose  $G_3$  genera, e.g. the Nert site has a rich fauna of the genus *Parastenocaris*, represented by four species occurring within 30 m<sup>2</sup> (Table I).

Spatial scale also plays a role in the process of HDS selection because different results can be achieved depending on whether a meso- (metre), macro- (Kilometre) or giga- (over 100 Kilometres) scale is used. Similarity analysis helps to reveal faunistic resemblances among local sites and to identify the presence of “unique” sites.

The utility of the HDS concept using a focal organismal group increases with the addition of supplementary information on the origin and development of the animal assemblage at various sites. The comparative data among the four assemblages of the HDS around Moulis and the assemblage of the Postojna–Planina karstic system, a HDS listed by Culver & Sket (2000), showed differences in taxonomic diversity. These differences are apparently due to the different evolutionary histories of the faunas in the two geographic areas (for the Slovenian area, see Sket 1999). While, within the Moulis area, hypogean representatives of the families Ameiridae and Parastenocarididae as well as species of the regional endemic canthocamptid ge-

nerus *Antrocamptus* commonly occur, the Planina–Postojna system is dominated by a high number of canthocamptid species belonging to only two genera, *Bryocamptus* and *Elaphoidella*. This also explains the low AvTD value of the Slovenian karstic system compared to those of the four Moulis sites.

The harpacticoid groups from which stygobitic taxa originated have miniaturised and elongated body shapes, with short setae on the antennal appendages (Fig. 1); these general characters allow them to live within the benthic zone of the aquatic environment and predispose them to colonise subsurface habitats. The harpacticoid assemblages that we described from the area surrounding Moulis include an important fraction of epigean generalist species (Table I) known to colonise a large variety of surface-water habitats in Europe (Kiefer 1978). Notorious examples are *Attheyella crassa*, *Moraria poppei*, *Epactophanes richardi*, *Paracamptus schmeili*, and *Bryocamptus minutus*. Most of the epigean species listed in Table I also live in cryptozoic (semi-terrestrial) habitats, i.e., within the film of water accumulated between the soil and organic debris (decaying plant remains), as documented by Dussart (1967) and Fiers & Ghenne (2000) among others. Epigean *Elaphoidella* species colonise cryptozoic habitats in tropical forests (Defaye & Heymer 1996).

Harpacticoids also have a high propensity to colonise new habitats. For instance *A. crassa* colonised a new benthic habitat in a man-made channel in Austria within 1–2 years (Gaviria 1998). Members of the genus *Phyllognathopus* also easily colonise subsurface habitats (Rouch 1972), and *Ph. viguieri*, a generalist cosmopolite species (Lehman & Reid 1992), is known to colonise interstitial habitats as well (Dussart 1966).

The cladistic analysis (Fig. 6) offered information from individual taxa about the history of the various sites of the Moulis area. For instance, Baget and Lachein and the Goueil di Her and the Nert apparently developed an ecological environment more favourable for the persistence of more similar and/or unique rare species than the sites located in the Sourroque carbonate massif. Turning to the hypogean fraction of the assemblages colonising the 9 sites of the Moulis area, one notices (Fig. 6) that generalist species such as *Parapseudoleptomesochra subterranea*, *Ceuthonectes gallicus*, and *Nitocrella gracilis* occur in addition to specialised species such as *Elaphoidella infernalis*, *Antrocamptus longifurcatus*, and *N. delayi*.

Ameirid species (i.e., representatives of the genera *Parapseudoleptomesochra* and *Nitocrella*) belong to an essentially marine group. Their representatives may have colonised the subterranean limnic inland waters during past geological epochs, possibly during the Tertiary (Rouch 1986b).

The higher taxonomic diversity of the Moulis assemblages is due also to the strong tendency to speciate of some harpacticoid lineages. These induce the speciose genera *Bryocamptus*, *Moraria*, *Elaphoidella* and *Parastenocaris* (Kiefer 1978, Rouch 1986a, 1986b). Especially interesting is the case of *Elaphoidella sensu lato* which has 186 species of which 109 live in subterranean waters of temperate and subtropical zones (Rouch 1984, 1994, Dussart & Defaye 1990, Reid 1993, Bruno *et al.* 2000). All this information suggests that the colonisation of subterranean habitats is a permanent historical process.

An additional factor which induced the high diversity of several harpacticoid assemblages of this area is the hydrologic connectivity between various ecological systems. The important fraction of epigeal species within the Baget and Goueil di Her assemblages is due, in our opinion, to the contribution of cryptozoic species, which develop at the surface of karstic systems in the forested areas. Those species penetrate with the infiltration of surface water into the subsurface karstic systems where they can establish perennial populations (Rouch 1977, 1984, 1986a). The high number of epigeal species, as well as some hypogean species, occurring at the Lachein site is also due to its hydrological connection to the Baget karstic system. The outlet of the latter discharges into the Lachein close to the interstitial site discussed here (Rouch 1970, 1991). There is also a possible exchange of fauna through hyporheic corridors between the assemblages of the Lachein and the fauna inhabiting other sites within the Salat drainage system, *e.g.* the Nert. This could explain the presence of the hypogean *Parastenocaris vandeli* at both sites. A similar hydrological connection could explain the similarities between the species composition (especially the epigeal fraction) of La Bièle and Moulis-K, *i.e.*, a part of the epigeal fauna of the epikarstic area around La Bièle is transmitted to the deeper karstic habitat Moulis-K. The lower diversity of the epigeal fraction of the Moulis karstic systems seems to be due to the lack of a diversified epigeal harpacticoid fauna at the surface of this area.

The size and number of microhabitats available to the harpacticoid fauna within one macrohabitat also explains the differences between the Moulis assemblages. Compared to the Moulis system, the Baget karstic system is larger and has a better-developed annex system; its hypogean harpacticoid fauna is much richer (Tables I, II). The richness of the Nert sampling site is less than the half that of Lachein, and the harpacticoid diversity of the former is markedly lower than of the latter (Tables I, II).

The presence of hypogean taxa belonging to taxonomic groups such as *Parapseudoleptomesochra* and *Nitocrella*, or groups known to have a high an-

cestry such as *Parastenocaris* and *Elaphoidella* (Chappuis 1927, Thienemann 1950) suggests that the extinction rate of taxa within the subterranean assemblages of the Moulis area is lower than that of the epigeal fauna of surface aquatic sites in Europe (Kiefer 1978).

Finally, the time factor also plays a role in increasing the diversity of harpacticoid assemblages. Hypogean species are able to extend their distribution through the connectivity of different subsurface habitats, *e.g.*, the taxa occurring at both the Lachein and Nert sites or at Juan d'Arau and La Bièle (Tables I, II).

Using this approach and the data presented above, we designated the following areas within the Moulis surrounding area as HDS: the Baget, the Goueil di Her, the Lachein, and the Nert. In this way we corroborate earlier conclusions based on different criteria (Introduction). We also corroborate the decision of Culver & Sket (2000), who elected the Postojna-Planina karstic system as a HDS, and that of Danielopol & Pospisil (2001) in the case of the restricted Lobau area around sites A, B and C (Table III). Two other areas could also be nominated as HDS, the spring Langenwald-Todtmoos (the outlet of an elluvial aquifer) in southern Germany, and the Agua Limpia site C in Brazil (Table III).

Hotspot Diversity Sites with faunal assemblages having a high number of hypogean species, and a high number of genera, each with few species, some of these species being local or regional endemics, can be metaphorically compared with an art museum containing many valuable items (Danielopol 1998). Implementation of coherent measures for environmental protection of subterranean Hotspot Diversity Sites requires the protection of entire ecosystems, giving equal chances for protection to as many species as possible, considering that they are irreplaceable resources to humanity. We employ here the arguments of Wilson (1992), but see also the arguments developed by Rouch & Danielopol (1997), Gould (1998), Sket (1999a, 1999b), Culver *et al.* (1999a, 1999b), Ghilarov (2000), Humphreys (2000b), Danielopol & Pospisil (2001) and Boulton (2001), to quote only a few scientists who argue for efficient protection of our natural environs.

ACKNOWLEDGEMENTS – This contribution is dedicated to the memory of Pierre-Alfred Chappuis, leading authority in studies of harpacticoid and cyclopoid copepods and biospeology. We are much indebted to the colleagues who offered various information during the preparation of this study: MG Braioni (Padova), A Brancelj (Ljubljana), KR Clarke (Plymouth), N Coineau (Banyuls/Mer), D Culver (Washington, DC), M-J Dole-Olivier (Lyon), P Dumas (Moulis), D Galassi (L'Aquila), J Gibert (Lyon), F Lescher-Moutoué (Paris), A Mangin (Moulis), P Martínez (Curitiba), F Österreicher (Salzburg), P Pospisil (Vienna), J Reid

(Martinsville, Virginia), S Rundle (Plymouth), B Sambugar (Verona), HK Schminke (Oldenburg), D Strayer (Millbrook, New York) and two reviewers. DLD is much indebted for financial support to the Austrian "Fonds der wissenschaftlichen Forschung" Project N° 11149).

#### APPENDIX I – Additional information concerning localities and harpacticoid data sets

Postojna-Planina Cave System (Slovenia), karstic system. A complex of galleries about 20–30 km long and with numerous aquatic habitats (Brancelj 1986). This area harbours the world's most diverse subterranean fauna (Culver & Sket 2000). 48 taxa belong to the aquatic hypogean fauna.

Dorvan-Cleyzieu (French Alps), karstic system (10.5 Km<sup>2</sup>) (Gibert 1986, Gibert *et al.* 1994b, 2000). Harpacticoid fauna identified by J Gibert and R Rouch (data in Gibert 1986) and by D Galassi (unpubl data pers comm J Gibert).

Langenwaldquelle Todtmoos, Kleislewaldquelle Kirchzarten, Kleislewaldquelle Nr 4, Brunnenmaetlequelle Herrischried, Saegenbuckquelle and Saegenbuckquelle Nr 1–Waldshut (Southern Baden-Württemberg, Germany). All are springs flowing out of an alluvial granitic aquifer. Groundwater fauna was filtered from the springs for 24 hours at seven different times of the year and described by Steenken (1998).

Site C in Fazenda Agua Limpa, Distrito Federal, Brazil. A savannah area with seasonally water-logged terrestrial habitats harbouring species-rich harpacticoid and cyclopoid assemblages (Reid 1984). Because of the large number of new species of Parastenocarididae from this Brazilian site left in open nomenclature (Reid 1984), the total number of stygobites was only approximately evaluated here (Table III).

Lobau A, B and C in the "Untere Lobau" wetlands at Vienna, Austria. An alluvial aquifer along the Danube sampled intensively in an area of about 0.8 Km<sup>2</sup> (Danielopol 1983, Pospisil 1994, Pospisil & Danielopol 2000, Danielopol *et al.* 2000, Danielopol & Pospisil 2001). With regard to the number of stygobites (35 species), this area ranks fourth in the list of the world's most species-rich areas (Danielopol & Pospisil 2001). According to criteria developed by Culver & Sket (2000), this is a Hot Spot Diversity Site.

The Ritrodät site on the Seebach at Lunz am See, Austria. Hyporheic habitat (70 m<sup>2</sup> riverbed area) monitored since 1976 by G. Bretschko and his students. Schmid-Araya & Schmid (1995) catalogued 12 harpacticoid species.

Site A22 on the Adige River at Ceraino and Site B4 on the Brenta River, both in northern Italy. Hyporheic habitats (Ferarese & Sambugar 1976, Braioni *et al.* 1980).

Singine HS (Fribourg, Switzerland), riverbed sediments in an alpine stream. Surface-dwelling benthic fauna sampled with a Surber sampler. Sediment samples (20 cm deep) with interstitial harpacticoids obtained with a freezing-core at four sites, Singine River 3, 4, 5 and CS (Kowarc 1993).

Wappinger Creek (near Millbrook) and Coxing Kill (near New Paltz) (southern New York State, U.S.A.). Hyporheic habitats with interstitial harpacticoid fauna sampled during one year on a monthly basis (Strayer 1988).

Danube River, main channel, Vienna area, Austria. Meiobenthic fauna, including harpacticoids, sampled during one year at six sites along the Danube channel from Km 1942 to Km 1925 (Schönbauer 1999).

Medway and Ouse rivers (south east England). Benthic fauna sampled with a Surber sampler at 13 sites within an area with a radius of about 7 Km (Rundle & Hildrew 1990). Similarly, Rundle (1993) investigated 3 sites located within an area with a radius of about 5 Km on the Twyi and Camddwr streams in mid-Wales.

Buckboard Creek, Elbow Lake Creek, Gooseberry River and Valley Creek (Minnesota, U.S.A.). Benthic stream fauna sampled with mini-box cores which penetrated into the sandy gravel sediments down to 2.5 cm (Shiozawa 1991).

Thonon-les-Bains (between Yvoire and Pointe Ripaille, Lake Geneva). Surface benthic harpacticoid fauna from 14 samples (Dussart 1966). The samples discussed here (we use for the sites the numbers given in Dussart's publication) are: Lake Geneva–5 (off Vion, 6–8 m deep), Lake Geneva–11 (Pointe de Ripaille, 50–60 m deep), Lake Geneva–13 (Yvoire, 50–60 m deep). For comparative purposes we also calculated the taxonomic diversity of the total benthic fauna of this area (Lake Geneva–T, in Table III).

Lake Pääjärvi (Finland), benthic harpacticoid data from 60 sampling sites (littoral and sub-littoral areas down to 10 m deep) around the lake (13 Km<sup>2</sup> surface, and 85 m maximum depth) (Sarvala 1986, 1998).

Lake Stechlin (Rheinsberg, Germany), harpacticoid fauna mainly from the littoral and sub-littoral zones (Flössner *et al.* 1985) of this mid-size lake (4.3 Km<sup>2</sup>, Krey 1985).

#### REFERENCES

- Baquero RA, Telleria JL 2001. Species richness, rarity and endemism of European mammals: a biogeographical approach. *Biodiv Conserv* 10: 29-44.
- Boulton AJ 2001. Twixt two worlds: taxonomic and functional biodiversity at the surface water/groundwater interface. *Rec W Australian Mus Suppl* 64: 1-13.
- Boxshall GA, Evstigneeva TD 1994. The evolution of species flocks of copepods in Lake Baikal: a preliminary analysis. *Arch Hydrobiol, Beihefte Ergebnisse der Limnologie* 44: 235-245.
- Braioni GM, Duzzin B, Centurroni MC, Penna G, Negrone L, Campaioli S 1980. L'ambiente interstiziale iporreico del fiume Brenta e la sua fauna. *Boll Mus Civ Stor Nat Verona* 7: 235-274.
- Brancelj A 1986. Rare and lesser known harpacticoids (Copepoda Harpacticoida) from the Postojna-Planina cave system (Slovenia). *Biol Vest* 34: 13-36.
- Brooks DR, McLennan DH 1991. Phylogeny, ecology and behaviour. A research program in comparative biology. The University of Chicago Press, Chicago.

- Bruno MC, Reid JW, Perry SA 2000. New records of copepods from Everglades National Park (Florida): description of two new species of *Elaphoidella* (Harpacticoida, Canthocamptidae), and supplementary description of *Diacyclops nearcticus* Kiefer (Cyclopoida, Cyclopidae). *Crustaceana* 73: 1171-1204.
- Chappuis PA 1927. Die Tierwelt der unterirdischen Gewässer. *Die Binnengewässer* 3: 1-175.
- Chappuis PA 1928. Nouveaux Copépodes cavernicoles. *Bull Soc Sci Cluj* 4: 20-34.
- Clarke KR, Gorley RN 2001. PRIMER v5, User manual/tutorial. Primer-E, Plymouth.
- Clarke KR, Warwick RM 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *J Appl Ecol* 35: 523-531.
- Clarke KR, Warwick RM 1999. The taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting step lengths between hierarchical levels. *Mar Ecol Prog Ser* 184: 21-29.
- Clarke KR, Warwick RM 2001. A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Mar Ecol Prog Ser* 216: 265-278.
- Culver DC 2001. Subterranean ecosystems. In *Encyclopedia of Biodiversity*, SA Levin Ed, Academic Press, San Diego: 527-540.
- Culver DC, Hobbs III HH, Mylroie JE 1999b. Alabama, a subterranean biodiversity hotspot. *J Alabama Acad Sci* 70: 97-104.
- Culver DC, Master LL, Christman M, Hobbs III HH 1999a. Obligate cave fauna of the 48 contiguous United States. *Conserv Biol* 14: 386-401.
- Culver DC, Sket B 2000. Hotspots of subterranean biodiversity in caves and wells. *J Cave Karst Studies* 62: 11-17.
- Danielopol DL 1983. Der Einfluß organischer Verschmutzung auf das Grundwasser-Ökosystem der Donau im Raum Wien und Niederösterreich. Bundesministerium für Gesundheit und Umweltschutz Forschungsberichte 5/83: 5-160.
- Danielopol DL 1998. Conservation and protection of the biota of karst: assimilation of scientific ideas through artistic perception. *J Cave Karst Studies* 60: 67.
- Danielopol DL, Baltanás A 1996. Similarities between the interstitial ostracod fauna of the main channel and a backwater of the River Danube in Lower Austria. *Arch Hydrobiol Suppl* 113: 443-449.
- Danielopol DL, Pospisil P 2001. Hidden biodiversity in the groundwater of the Danube Flood Plain National Park (Austria). *Biodiv Conserv* 10: 1711-1721.
- Danielopol DL, Pospisil P, Dreher J, Mösslacher F, Torreiter P, Geiger-Kaiser M, Gunatilaka A 2000. A groundwater ecosystem in the wetlands of the Danube at Vienna (Austria). In *Caves and other Subterranean Ecosystems, Ecosystems of the World 30*, H Wilkens, D Culver, W Humphreys Eds, Elsevier, Amsterdam: 487-517.
- Danielopol DL, Rouch R, Bou C 1999. High Amphipoda species richness in the Nert groundwater system (southern France). *Crustaceana* 72: 883-892.
- Defaye D, Heymer A 1996. Crustacés de litière de la forêt ombrophile du Kivu (Zaïre). *Bull Mus Hist nat Paris* 4e sér 18A: 185-209.
- Dussart BH 1966. Copépodes de la faune benthique du Léman. *Vie Milieu* 17: 283-302.
- Dussart BH 1967. Les Copépodes des eaux continentales d'Europe Occidentale, 1, Calanoïdes et Harpacticoides. Boubée et Cie, Paris.
- Dussart BH, Defaye D 1990. Répertoire mondial des Crustacés Copépodes des eaux intérieures. III, Harpacticoides. *Crustaceana Suppl* 16:1-384.
- Enghoff HP 2000. Reversals as branch support in biogeographical parsimony analysis. *Vie Milieu* 50: 255-260.
- Ferrarese U, Sambugar B 1976. Ricerche sulla fauna interstiziale iporreica dell'Adige in relazione allo stato di inquinamento del fiume. *Riv Idrobiol* 15: 47-127.
- Fiers F, Ghenne V 2000. Cryptozoic copepods from Belgium: diversity and biogeographic implications. *Belgian J Zool* 130: 11-19.
- Flössner D 1985. The meiozoobenthos. In *Lake Stechlin, a temperate oligotrophic lake*, SJ Casper Ed, Dr W Junk Publ, Dordrecht: 219-229.
- Gaviria S 1998. Colonization of a new man-made river (Marchfeldcanal, Lower Austria) by benthic copepods. *J Marine Syst* 15: 127-134.
- Ghilarov AM 2000. Ecosystem functioning and intrinsic value of biodiversity. *Oikos* 90: 408-412.
- Gibert J 1986. Ecologie d'un système karstique jurassien. Hydrogéologie, dérive animale, transit de matières, dynamique de la population de *Niphargus* (Crustacé Amphipode). *Mém Biospéol* 13: 1-379.
- Gibert J, Fournier F 1997. Problems and challenges in groundwaters/surface water ecotone analysis. In *Groundwater/Surface-water Ecotones: biological and hydrological interactions and management options*, J Gibert, J Mathieu, F Fournier Eds, Cambridge UP, Cambridge: 221-224.
- Gibert J, Malard F, Turquin MJ, Laurent R 2000. Karst ecosystems in the Rhône River basin. In *Caves and other Subterranean Ecosystems, Ecosystems of the World 30*, H Wilkens, D Culver, W Humphreys Eds, Elsevier, Amsterdam: 533-558.
- Gibert J, Stanford JA, Dole-Olivier MJ, Ward JV 1994a. Basic attributes of groundwater ecosystems. In *Groundwater Ecology*, J Gibert, DL Danielopol, JA Stanford Eds, Academic Press, San Diego: 8-40.
- Gibert J, Vervier P, Malard F, Laurent R, Reygrobellet JL 1994b. Dynamics of communities and ecology of karst systems: example of three karsts in eastern and southern France. In *Groundwater Ecology*, J Gibert, DL Danielopol, JA Stanford Eds, Academic Press, San Diego: 425-450.
- Gould SJ 1998. The great asymmetry. *Science* 279: 812-813.
- Gourbault N, Lescher-Moutoué F 1968. Etude de la faune hypogée peuplant le sous-écoulement du Nert. *Ann Spéleol* 23: 735-742.
- Hammond PM 1995. Practical approaches to the estimation of the extent of biodiversity in speciose groups. In *Biodiversity, measurement and estimation*, DL Hawksworth Ed, Chapman & Hall, London: 119-136.
- Hudson PS, Reid JW, Lesko LT, Selgeby JH 1998. Cyclopoid and harpacticoid copepods of the Laurentian Great Lakes. *Ohio Biol Surv Bull* 12: 1-50.
- Humphreys WF 2000a. Background and glossary. In *Caves and other Subterranean Ecosystems, Ecosystems of the World 30*, H Wilkens, D Culver, W Humphreys Eds, Elsevier, Amsterdam: 3-14.

- Humphreys WF 2000b. Relict fauna and their derivation. *In* Caves and other Subterranean Ecosystems, Ecosystems of the World, 30, H Wilkens, D Culver, W Humphreys Eds, Elsevier, Amsterdam: 417-432.
- Kiefer F 1978. Copepoda non-parasitica. *In* Limnofauna Europaea, J Illies Ed, G Fischer Verlag, Stuttgart: 209-223.
- Kowarc VA 1993. Longitudinal distribution of a microcrustacea community (first results). *Jber Biol Station Lunz* 14: 48-57.
- Krey L 1985. The lakes of the lake Stechlin: aspects of their morphometry. *In* Lake Stechlin, a Temperate Oligotrophic Lake, SJ Casper Ed, Dr W Junk Publishers, Dordrecht: 29-41.
- Lamshead PJD, Paterson GLJ 1986. Ecological cladistics. An investigation of numerical cladistics for analysing ecological data. *J Nat Hist* 20: 895-909.
- Lang K 1948. Monographie der Harpacticiden. Nordiska Bokhand, Stockholm.
- Lehman PS, Reid JW 1992. *Phyllognathopus viguieri* (Crustacea: Harpacticoida), a predaceous copepod of phytoparasitic, entomopathogenic and free-living nematodes. *Proc Soil Crop Sci Florida* 52: 23-25.
- Lescher-Moutoué F 1973. Sur la biologie et l'écologie des Copépodes Cyclopidés hypogés (Crustacés). *Ann Spéléol* 28: 581-674.
- Lescher-Moutoué F, Gourbault N 1970. Etude écologique du peuplement des eaux souterraines de la zone de circulation permanente d'un massif karstique. *Ann Spéléol* 25: 765-848.
- Liebermann BS 2000. Paleobiogeography. Kluwer Academic, New York.
- Ludwig JA, Reynolds JF 1988. Statistical ecology, a primer on methods and computing. J Wiley & Sons, New York.
- Mangin A 1970. Le système karstique du Baget (Ariège) (note préliminaire). *Ann Spéléol* 25: 561-580.
- Mangin A 1975. Contribution à l'étude hydrodynamique des aquifères karstiques. *Ann Spéléol* 30: 21-124.
- Mangin A 1994. Karst hydrogeology. *In* Groundwater Ecology, J Gibert, DL Danielopol, JA Stanford Eds, Academic Press, San Diego: 41-67.
- Marmonier P, Ward JV, Danielopol DL 1994. Biodiversity and Groundwater/Surfacewater Ecotones. *Biol Internat* 28: 14-17.
- Motas C 1962. Procédés des sondages phréatiques. Division du domaine souterrain. Classification écologique des animaux souterrains. Le psammon. *Acta Mus Maced Sci Nat* 8: 135-173.
- Myers N 1988. Threatened biotas: 'hot-spots' in tropical forests. *The Environmentalist* 8: 187-208.
- Myers N 1990. The biodiversity challenge: expanded hot-spots analysis. *The Environmentalist* 10: 243-256.
- Nixon KC, Wheeler QD 1992. Measures of phylogenetic diversity. *In* Extinction and Phylogeny, MJ Novacek, QD Wheeler Eds, Columbia UP, New York: 216-234.
- Orghidan T 1959. Ein neuer Lebensraum des unterirdischen Wassers: der hyporheische Biotop. *Arch Hydrobiol* 55: 392-414.
- Pennak RW, Ward JV 1986. Interstitial faunal communities of the hyporheic and adjacent groundwater biotopes of a Colorado mountain stream. *Arch Hydrobiol Suppl* 74: 356-396.
- Pesce GL 2001. Threatened groundwater copepods of Italy. <http://www.geocities.com/~mediaq/threat.html>:1-4.
- Pospisil P 1994. The groundwater fauna of a Danube aquifer in the Lobau Wetland in Vienna, Austria. *In* Groundwater Ecology, J Gibert, DL Danielopol, JA Stanford Eds, Academic Press, San Diego: 317-366.
- Pospisil P, Danielopol DL 2000. Diversity of groundwater dwelling Cyclopoida (Crustacea, Copepoda) in a Danube wetland in Austria. *Vie Milieu* 50: 137-150.
- Prendergast JR, Quinn RM, Lawton JH, Eversham BC, Gibbons DW 1993. Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. *Nature* 365: 335-337.
- Racovitza EG 1907. Essai sur les problèmes biospéologiques. *Arch Zool Expér Gén* 4: 371-488.
- Reid JW 1984. Semiterrestrial meiofauna inhabiting a wet campo in central Brazil, with special reference to the Copepoda (Crustacea). *Hydrobiologia* 118: 95-111.
- Reid JW 1993. The harpacticoid and cyclopoid copepod fauna in the cerrado region of central Brazil. 1. Species composition, habitats and zoogeography. *Acta Limnol Brasiliensia*, 6: 56-68.
- Ricklefs RE 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171.
- Rosen BR 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. *In* Analytical Biogeography: An Approach to the Study of Animal and Plant Distribution. AA Myers, PS Gillers Eds, Chapman & Hall, London: 437-481.
- Rouch R 1968. Contribution à la connaissance des Harpacticides hypogés (Crustacés-Copépodes). *Ann Spéléol* 23: 1-167.
- Rouch R 1970. Recherches sur les eaux souterraines-12- Le système karstique du Baget. I. Le phénomène d'"hémorragie" au niveau de l'exutoire principal. *Ann Spéléol* 25: 665-709.
- Rouch R 1972. Deux Harpacticides nouveaux de l'île de Long-Island (Territoire de Papouasie et de Nouvelle-Guinée). *Arch Zool expér gén* 113: 147-164.
- Rouch R 1977. Considérations sur l'écosystème karstique. *C R Acad Sci Paris Sér D* 284: 1101-1103.
- Rouch R 1980. Nouveaux Harpacticides souterrains des Pyrénées. *Bull Mus natl Hist nat Paris* 4e sér, A 3: 773-792.
- Rouch R 1984. Les structures de peuplement des Harpacticides dans l'écosystème karstique. *Crustaceana Suppl* 7: 360-368.
- Rouch R 1986a. Sur l'écologie des eaux souterraines dans le karst. *Stygologia* 2: 352-398.
- Rouch R 1986b. Copepoda: les Harpacticoides souterrains des eaux douces continentales. *In* Stygofauna Mundi, L Botosaneanu Ed, EJ Brill, Leiden: 321-355.
- Rouch R 1988. Sur la répartition spatiale des Crustacés dans le sous-écoulement d'un ruisseau des Pyrénées. *Annls Limnol* 24: 213-234.
- Rouch R 1990. Deux nouvelles *Parastenocaris* (Copépodes, Harpacticoides) des Pyrénées. *Annls Limnol* 26: 19-28.
- Rouch R 1991. Structure du peuplement des Harpacticides dans le milieu hyporhéique d'un ruisseau des Pyrénées. *Annls Limnol* 27: 227-241.



- Rouch R 1992. *Parastenocaris mangini* n. sp., nouvel Harpacticoïde (Copépodes) stygobie des Pyrénées. *Crustaceana* 63: 306-312.
- Rouch R 1994. Copepoda. In *Encyclopaedia Biospeologica*, C Juberthie, V Decu Eds, Société de Biospéologie, Moulis: 105-111.
- Rouch R 1995. Peuplement des Crustacés dans la zone hyporhéique d'un ruisseau des Pyrénées. *Annls Limnol* 31: 9-28.
- Rouch R, Danielopol DL 1997. Species richness of microcrustacea in subterranean freshwater habitats. Comparative analysis and approximate evaluation. *Int Rev ges Hydrobiol* 82:121-145.
- Rouch R, Pitzalis A, Descouens A 1993. Effets d'un pompage à gros débit sur le peuplement des Crustacés d'un aquifère karstique. *Annls Limnol* 29: 15-29.
- Rundle SD 1990. Micro-arthropod seasonality in streams of varying pH. *Freshwater Biol* 24: 1-21.
- Rundle SD 1993. Temporal and demographic patterns of microcrustacean populations in upland Welsh streams of contrasting pH. *Arch Hydrobiol* 128: 91-106.
- Rundle SD, Bilton DT, Shiozawa DK 2000. Global and regional patterns in lotic meiofauna. *Freshwater Biol* 44: 123-134.
- Rundle SD, Hildrew AG 1990. The distribution of micro-arthropods in some southern English streams: the influence of physico-chemistry. *Freshwater Biol* 23: 411-431.
- Sarvala J 1986. Patterns of benthic copepod assemblages in an oligotrophic lake. *Ann Zool Fennici* 23: 101-130.
- Sarvala J 1998. Ecology and role of benthic copepods in northern lakes. *J Marine Syst* 15: 75-86.
- Schmid-Araya JM, Schmid PE 1995. The invertebrate species of a gravel stream. *Jhber Biol Station Lunz* 15: 11-21.
- Schönbauer B 1999. Spatio-temporal patterns of macrobenthic invertebrates in a free-flowing section of the River Danube in Austria. *Arch Hydrobiol Suppl* 115/3: 375-397.
- Schwoerbel J 1961. Über die Lebensbedingungen und die Besiedlung des hyporheischen Lebensraumes. *Arch Hydrobiol Suppl* 25: 182-214.
- Sharratt NJ, Picker MD, Samways MJ 2000. The invertebrate fauna of sandstone caves of the Cape Peninsula (South Africa): pattern of endemism and conservation. *Biodiv Conserv* 9: 107-143.
- Shiozawa DK 1991. Microcrustacea from the benthos of nine Minnesota streams. *J N Amer Benthol Soc* 10: 286-260.
- Sket B 1999a. The nature of biodiversity in hypogean waters and how it is endangered. *Biodiv Conserv* 8: 1319-1338.
- Sket B 1999b. High biodiversity in hypogean waters and its endangerment—the situation in Slovenia, the Dinaric Karst, and Europe. *Crustaceana* 72: 767-779.
- Sneath PHA, Sokal RR 1973. *Numerical Taxonomy*. WH Freeman, San Francisco.
- Stanford JA, Ward JV 1993. An ecosystem perspective of alluvial rivers: connectivity and the hyporheic corridor. *J N Amer Benthol Soc* 12: 48-60.
- Steenken B 1998. Die Grundwasserfauna. Ein Vergleich zweier Grundwasserlandschaften in Baden-Württemberg. *Ecomed*, Landsberg.
- Strayer D 1988. Crustaceans and mites (Acari) from hyporheic and other underground waters in southern New York. *Stygologia* 4: 192-207.
- Swofford DL 1998. PAUP\*, Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and other methods), version 4. Sinauer Associates, Sunderland Massachusetts.
- Thienemann A 1925. Die Biennengewässer Mitteleuropas. *Die Biennengewässer* 1: 1-255.
- Thienemann A 1950. Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. *Die Biennengewässer* 18: 1-809.
- Tokeshi M 1999. Species coexistence, ecological and evolutionary perspectives. Blackwell Science, Oxford.
- Warwick RM, Clarke KR 1995. New "biodiversity" measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Mar Ecol Prog Ser* 129: 301-305.
- Warwick RM, Clarke KR 2001. Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species. *Oceanogr Mar Biol Ann Rev* 39: 207-231.
- Wiley EO, Siegel-Causey D, Brooks DR, Funk VA 1991. The Compleat Cladist. Spec Publ 19, The University of Kansas Museum of Natural History, Lawrence KS.
- Williams PH, Humphries CJ, Vane-Wright RI 1991. Measuring biodiversity: taxonomic relatedness for conservation priorities. *Aust Syst Bot* 4: 665-679.
- Wilson EO 1992. *The Diversity of Life*. Penguin, London.

Reçu le 30 décembre 2001 ; received December 30, 2001  
 Accepté le 4 février 2002 ; accepted February 4, 2002



# ANALYSE FONCTIONNELLE DE LA MANDIBULE DE COPÉPODES PÉLAGIQUES PROFONDS DE MÉDITERRANÉE (AU LARGE DE MALTE)

*Functional analysis of the mandible in deep pelagic copepods  
from the Mediterranean (Malte)*

P.E. LAPERNAT, C. RAZOULS

Université P. et M. Curie-Paris 6, O.O.B, CNRS UMR 7621, Laboratoire Arago  
66651 Banyuls-sur-Mer, France  
plaperna@vub.ac.be ; razouls@libertysurf.fr

COPÉPODES  
BATHYPÉLAGOS  
MÉDITERRANÉE  
MANDIBULE

**RÉSUMÉ.** – L'analyse taxinomique des Copépodes prélevés lors de la campagne Médiplankt (1972) au large de Malte (Méditerranée) a permis d'identifier 62 espèces et de faire une analyse morphologique des mandibules de quelques espèces, aussi bien pour les Calanoida que pour les Podoplea. Cette analyse permet une approche fonctionnelle. En effet, la structure mandibulaire peut caractériser le régime alimentaire. Ainsi, Itoh a calculé pour les Calanoïdes un indice mettant en relation les hauteurs des dents, les espaces entre elles, et leur nombre. La valeur de cet indice détermine le groupe trophique des espèces : carnivore, herbivore, ou omnivore. Cet indice a des limites mais il reste valable à titre indicatif. Il n'existe pas d'équivalent pour les Podoplea dont les structures mandibulaires sont très différentes et très variables. L'approche fonctionnelle est alors beaucoup plus délicate.

COPEPODS  
BATHYPELAGOS  
MEDITERRANEA  
MANDIBLE

**ABSTRACT.** – The taxonomic analysis of copepods sampled during the Medioplankt cruise (1972) permits the identification of 62 species, and a morphological analysis of their mandibles, showing a functional role. Effectively, the mandible structure is adapted to the feeding habits of the animal. Itoh calculated for Calanoida the cutting edge establishing a relation between height of teeth, their relative distances, and their number. The value of this index allows to separate three trophic groups : carnivorous, herbivorous, and omnivorous. The use of this edge index is limited to an indicative role.

## INTRODUCTION

La répartition verticale des espèces du zooplankton dans la colonne d'eau est naturellement tributaire des ressources alimentaires qu'elles rencontrent. Certains auteurs ont ainsi défini les différentes couches en fonction des groupes trophiques dominants (Vinogradov 1968). Afin de les déterminer, l'étude de leur régime alimentaire est nécessaire. Plusieurs méthodes peuvent être utilisées : le calcul des taux de filtration à partir de nourriture de nature végétale ou animale (Anraku & Omori 1963), l'analyse des contenus stomacaux (Itoh 1970, Mauchline 1998) ou des pelotes fécales (Turner 1986), le suivi par marquage au  $^{14}\text{C}$  des particules alimentaires (Arashkevich & Timonin 1970), le calcul des taux métaboliques et des rapports enzymatiques (Gaudy & Boucher 1983) ou encore

l'analyse des appendices buccaux (Nival & Nival 1976, Vyshkvartzeva 1972) et la structure de la lame masticatrice de la mandibule (Itoh 1970).

La structure des mandibules est souvent caractéristique du régime alimentaire des Copépodes, et caractéristique des différentes espèces en particulier. Elle a permis une première classification des grands groupes par Thorel en 1859, comprenant les Gnathostomes (cavité buccale ouverte, mandibules biramées à gnathobase large et denticulée), les Poecilostomes (cavité buccale ouverte, mandibules généralement absentes) et les Siphonostomes (cavité buccale tubulaire, gnathobase mandibulaire formée de deux longs et fins stylets, avec ou sans dents).

La structure de base de la mandibule est un grand coxa portant une gnathobase médiane et un basis portant un palpe distal comprenant un endopodite à 2 ou 3 segments, et un exopodite ayant jus-

qu'à 7 segments. A son extrémité distale, la gnathobase forme une expansion chitineuse dentée : la lame masticatrice, appelée processus molaire (*pars incisiva*) ou bord tranchant (cutting edge). Cette partie qui est spécifique de chaque espèce de Copépode peut théoriquement permettre de déterminer le régime alimentaire. Le processus molaire est fait pour briser et broyer chez les herbivores et les omnivores, ou être muni de dents proéminentes et aigües chez les carnivores (Mauchline 1998). Vyshkvartzeva (1972) décrit en détail la plaque triturante des espèces de *Calanus* (Fig. 1), de même Sullivan *et al.* (1975) pour diverses espèces. Itoh (1970) a calculé un indice  $I_e$  ou « edge index » que l'on peut utiliser pour les Calanoïdes. Il met en relation les hauteurs des dents et les espaces entre elles (Fig. 2). La valeur de cet indice permet de classer les Copépodes dans l'une des trois catégories : filtreur ou suspensivore, omnivore, carnivore prédateur.

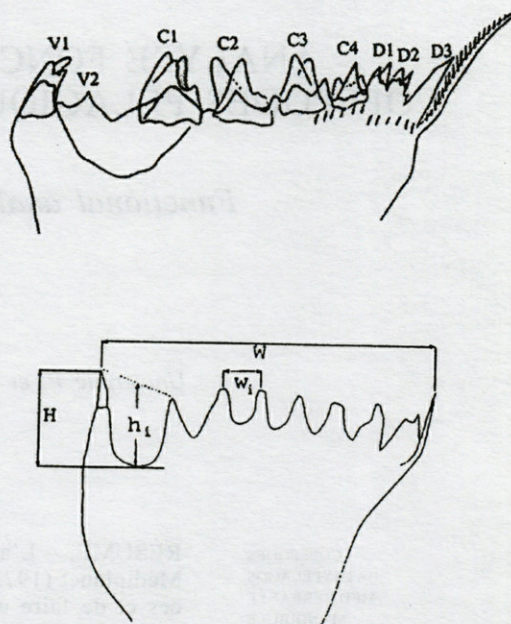


Fig. 1. – Représentation schématique de la lame masticatrice d'un Copépode Calanoïde et notation des dents selon Vyshkvartzeva 1972. V : dents ventrales (externe), C : centrales, D : dorsales (interne).

*Schematic aspect of the pars incisiva and notation of teeth according to Vyshkvartzeva 1972. V : ventral teeth (external), C : middle, D : dorsal (internal).*

Fig. 2. – Représentation schématique de l'indice de Itoh sur la lame masticatrice d'une mandibule (d'après Itoh 1970).

*Schematic aspect of the Itoh's index on the cutting edge of mandible (after Itoh 1970).*

## MATERIEL ET METHODES

Les échantillons analysés proviennent de la campagne Médiplanct (Bourdillon *et al.* 1974, Bhaud *et al.* 1974), effectuée en mer Ionienne (15-20 juillet 1972) dans un secteur compris entre 35°15' et 35°45' de latitude Nord, et 15°51' et 17°26' de longitude Est. Les caractéristiques des filets utilisés, les modes opératoires et l'étude hydrologique du secteur ainsi que l'inventaire qualitatif des espèces prélevées à 3 profondeurs (1500, 2000 et 3000 m) ont fait l'objet d'une publication antérieure (Lapernat & Razouls 2001).

L'analyse fonctionnelle des mandibules et de l'organisation des dents sur la lame masticatrice, ont consisté en une étude de la morphologie, après dissection, montage dans du polyvynil lactophénol coloré au rouge carmin et examen au microscope Zeiss. Les différences morphologiques pouvant exister entre les lames masticatrices, droite (d) et gauche (g) ont été notées. L'indice  $I_e$  « edge index » proposé par Itoh pour les espèces analysées est calculé selon la relation suivante :

$$I_e = \sum (w_i / W \cdot h_i / H \cdot 10^4) / N$$

H,  $h_i$ , W,  $w_i$  selon la Fig. 2 ; N : nombre de dents

En appliquant cette formule, selon la représentation schématique précédente, Itoh définit les 3 classes de régime alimentaire en fonction de la valeur de  $I_e$  < 500 pour les herbivores, 500 <  $I_e$  < 900 pour les omnivores, ou > 900 chez les carnivores.

## RESULTATS

### *Calanoida* – Calcul de l'indice

Toutes les valeurs calculées pour les Calanoida les plus représentés dans les prélèvements sont présentées dans le tableau I, avec N étant le nombre de

dents portées par les lames masticatrices,  $I_e$  la valeur de l'indice d'Itoh.

Parmi les Copépodes étudiés, on retrouve les 3 groupes déterminés par Itoh. Tous les régimes sont représentés, avec 7 espèces ayant un indice  $\leq 500$ , 19 espèces ayant un indice  $500 < I_e < 900$ , et 8 espèces dont l'indice est  $> 900$ . Pour chaque catégorie, il est intéressant de voir comment cet indice varie d'une espèce à une autre, et de comprendre pourquoi il est une caractéristique du régime alimentaire.

### a. Structures des lames masticatrices des espèces à $I_e < 500$

Ces lames masticatrices peuvent être divisées en 3 classes.

Tout d'abord, celles des espèces ayant une structure spécifique aux herbivores : une large bordure épaisse, avec plusieurs rangées de dents, une organisation en appareil broyeur, masticateur. La dent ventrale V1 est espacée des autres (Fig. 1), et domine par sa taille et sa largeur. La partie centrale est constituée de dents basses et robustes qui ne s'individualisent pas. Elles forment la partie masticatrice de manière évidente. Dans la partie dorsale,

Tabl. I. Valeur de l'indice de Itoh pour les différentes espèces. d : mandibule droite, g : mandibule gauche.  
 Value of the Itoh's index for different species. d : right mandible, g : left mandible.

Espèce	N	Indice	Espèce	N	Indice
<i>Aetideus acutus</i>	10	349	<i>Euchaeta paracuta</i>	6	714,7 (g)
<i>A. giesbrechti</i>	9	353,2		6	736,6 (d)
<i>Neocalanus gracilis</i>	10	383,4	<i>Lucicutia curta</i>	10	718,2
<i>Clausocalanus parapergens</i>	9	417,1	<i>Monacilla typica</i>	9	730,2
<i>Spinocalanus spinosus</i>	9	396,1 (d)		9	751,6
	8	442,1 (g)	<i>Mecynocera clausi</i>	11	746,2
<i>Spinocalanus magnus</i>	9	498,1		10	799,6
			<i>Centropages bradyi</i>	7	782
<i>Calanus helgolandicus</i>	8	500,2	<i>Temora stylifera</i>	8	746,8
<i>Lucicutia clausi</i>	10	534,3		9	813,3
<i>Rhincalanus nasutus</i>	10	629,5	<i>Euchaeta marina</i>	7	858,9
<i>L. longiserrata</i>	11	577,7	<i>Spinocalanus terranovae</i>	8	830,2 (d)
<i>Lucicutia gemina</i>	9	587,6 (d)		8	865,8 (g)
	8	632,1 (g)			
<i>Lucicutia pera</i>	11	529 (d)	<i>Subeucalanus subtenuis</i>	8	966,9
	10	670,7 (g)	<i>Heterorhabdus norvegicus</i>	4	2316,2(d)
<i>Pareucalanus gpe attenuatus</i>	9	570,6 (d)		3	3281,5(g)
	7	688,5 (g)	<i>H. abyssalis</i>	4	2290,6(d)
<i>Pleuromamma gracilis</i>	8	582,2 (d)		3	3068,4(g)
	8	608,3 (g)	<i>H. spinifrons</i>	4	2751,6(d)
<i>Eucalanus hyalinus</i>	8	642,7		3	3902 (g)
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	8	657,3 (d)	<i>Paracandacia bispinosa</i>	2	4347,8
	8	672,2 (g)	<i>Candacia elongata</i>	2	4473,7
<i>Lucicutia flavicornis</i>	9	709,7	<i>Haloptilus longicornis</i>	2	4091
<i>Scolecithrix bradyi</i>	10	703,7 (d)	<i>Haloptilus plumosus</i>	2	4706
		1473,2 (g)			

les dents sont plus hautes et plus fines. La dernière dent dorsale est légèrement plus haute que les autres. Les Copépodes appartenant aux *Pareucalanus* groupe « *attenuatus* » illustrent bien ce schéma (Pl. I, 1 ; Pl. VI, 2). *Neocalanus gracilis* se différencie par des dents « denticulées » dans la partie dorso-centrale (Pl. I, 2 ; Pl. VI, 1). *Calanus helgolandicus* porte ces mêmes dents denticulées, mais dans la partie plus ventrale. On a une petite variation avec *Nannocalanus minor* : la lame masticatrice a peu de relief, la dent dorsale se différencie car elle est nettement plus haute, et au niveau des 3 premières dents, au second plan, on peut observer une rangée de larges pointes, de petite taille (Pl. I, 3).

Vient ensuite le groupe des Copépodes ayant des lames masticatrices à dents complexes : des dents aiguës se superposent à une structure masticatrice. C'est le cas d'*Aetideus acutus* et *A. giesbrechti*, dont la dent ventrale est importante, la partie centrale est globalement basse, même si quelques dents se dessinent. Elles sont de formes irrégulières et sont espacées entre elles. Dans sa partie dorsale, l'organisation de la mandibule devient plus confuse, les dents se superposent, sont plus hautes et acuminées (Pl. I, 4 ; Pl. VI, 3). Chez les *Spinocalanidae*, les bases du bord sont moins épaisses, l'appareil masticateur de *Spinocalanus magnus* et *S. spinosus* est moins développé que pour les *Aetideus*, ce qui se reflète dans les valeurs de l'indice. A ces facteurs s'ajoute le fait que les dents centrales sont plus hautes (Pl. I, 5 ; Pl. VI, 2). Ainsi, pour *A. acutus*, les valeurs sont :  $I_e = 349$  ;  $I_e = 329,8$ . *Clausocalanus parapergens* est une forme intermé-

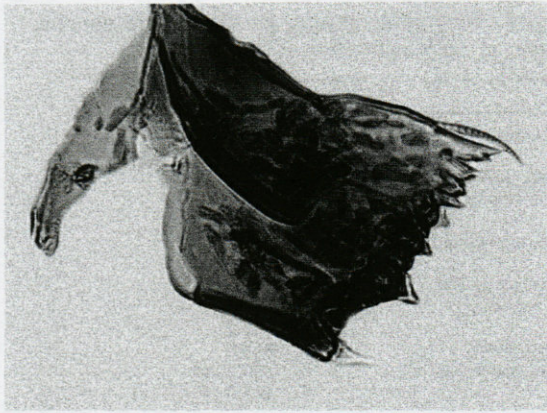
diaire au niveau de la largeur de la base, et les dents sont légèrement plus hautes (Pl. I, 6 ; Pl. VI, 4). L'indice ( $I_e = 417,13$ ) traduit cette observation. Pour *Spinocalanus magnus*,  $I_e = 498,1$  et pour *S. spinosus*,  $I_e$  vaut 442,1 d'un côté, et 396 de l'autre. L'appareil masticateur est encore moins développé chez *S. terranovae*,  $I_e = 865,8$  du côté droit, et 830,2 du côté gauche. Cette espèce sera donc traitée dans la catégorie suivante.

On arrive enfin à *Onchocalanus trigoniceps*, dont la lame masticatrice ne suit pas bien le modèle des autres herbivores. Elle se divise globalement en 2 parties distinctes : dans la partie ventrale, 3 dents hautes et fortes sont doublées de dents plus fines et plus aiguës. Par contre, la moitié dorsale a une allure d'appareil masticateur : un bloc de dents robustes, basses, peu espacées, et pour la plupart denticulées. La dent dorsale est, elle, fidèle au modèle : assez fine et haute.  $I_e = 414,8$  à droite et à gauche 407,1. Il s'agit donc, selon les critères d'Itoh, d'une espèce herbivore.

Les planches I (1 à 6) et VI (1 à 5) présentent des mandibules d'herbivores, illustrant la diversité des formes existantes au sein de ces pêches.

#### b. Structures des lames masticatrices des espèces à indice $50 < I_e < 900$

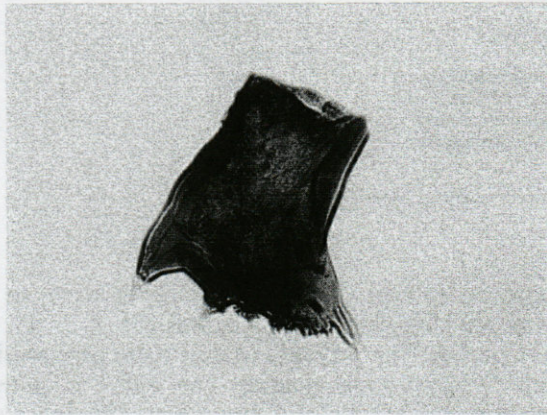
Ces mandibules ont une forme globale semblable à celle des herbivores, mais la présence de dents sur toute la largeur est plus accentuée, et l'épaisseur de la base a diminué. La forme de la mandibule de *Rhincalanus nasutus* laisse ainsi sup-



1.



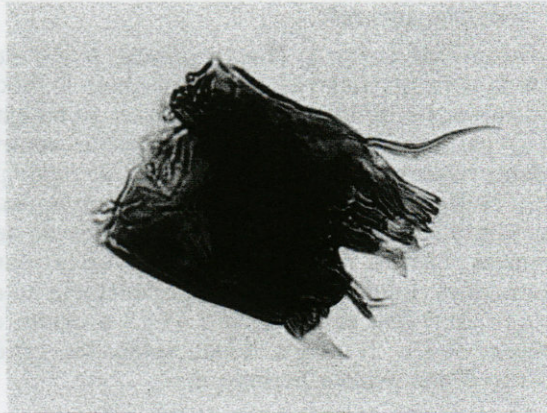
2.



3.



4.



5.



6.

Pl. I. – Lames masticatrice d'herbivores : 1, *Pareucalanus* groupe « *attenuatus* » ; 2, *Neocalanus gracilis* ; 3, *Nannocalanus minor* ; 4, *Aetideus acutus* ; 5, *Spinocalanus magnus* ; 6, *Clausocalanus parapergens*.

*Herbivorous pars incisiva* : 1, *Pareucalanus* groupe « *attenuatus* » ; 2, *Neocalanus gracilis* ; 3, *Nannocalanus minor* ; 4, *Aetideus acutus* ; 5, *Spinocalanus magnus* ; 6, *Clausocalanus parapergens*.

poser que cette espèce est adaptée à un régime herbivore, alors que son indice a une valeur de 629,5 le classant dans la catégorie des omnivores. Deux hypothèses sont possibles : soit l'indice d'Itoh ad-

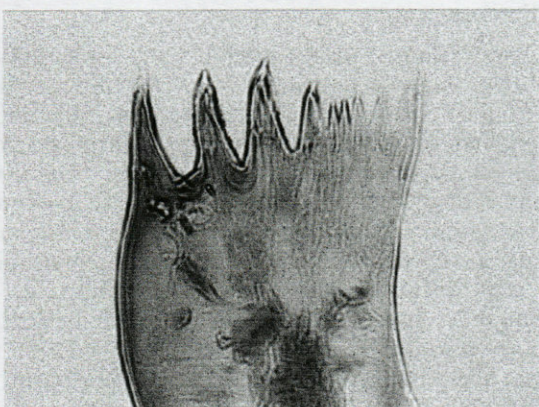
met une certaine marge d'erreur, soit *R. nasutus* observe réellement ce type de régime. Il est en effet reconnu par divers auteurs (Anraku & Omori 1963) que l'alimentation des Copépodes est fonction des



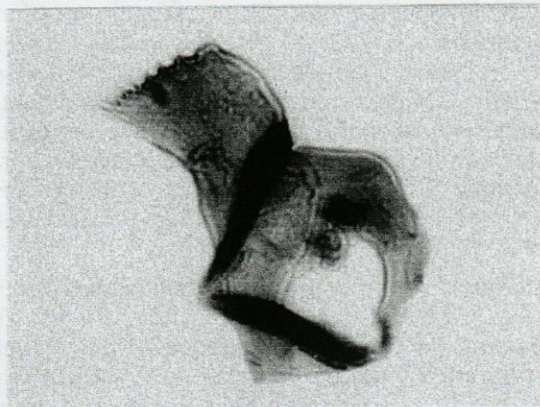
1.



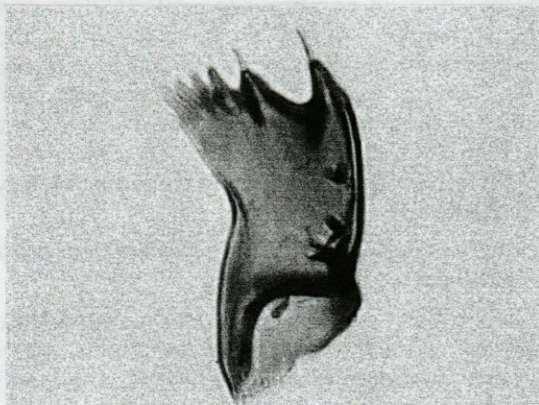
2.



3.



4.



5.



6.

ressources. Il en va de même pour *Eucalanus hyali-*

des appartenant aux *Pareucalanus* groupe « *atte-*

Pl. II. – Lames masticatrices d'omnivores : 1, *Pleuromamma abdominalis typica* ; 2, *Monacilla typica* ; 3, *Lucicutia longiserrata* ; 4, *Mecynocera clausi* ; 5, *Centropages bradyi* ; 6, *Euchaeta marina*.

*Omnivorous pars incisiva* : 1, *Pleuromamma abdominalis typica* ; 2, *Monacilla typica* ; 3, *Lucicutia longiserrata* ; 4, *Mecynocera clausi* ; 5, *Centropages bradyi* ; 6, *Euchaeta marina*.

*nus* dont la structure mandibulaire correspond à celle d'un herbivore, alors que son indice  $I_e$  est  $> 500$  ( $I_e = 642,7$ ). La différence avec les Copépo-

*nuatus* » porte sur la taille des dents centrales, moindre chez ces derniers.

Une nouvelle étape est franchie avec les mandibules dont les dents centrales s'individualisent, gagnant aussi en hauteur. Elles restent robustes à la base. *Pleuromamma abdominalis* (Ie= 657,3 ; Ie= 672,2) (Pl. II, 1) et *P. gracilis* (Ie= 608,3 ; Ie= 582,3) (Pl. VI, 6) illustrent bien cette progression, ainsi que *Temora stylifera* (Ie= 746,8 ; Ie= 813,3) (Pl. VI, 11).

La mandibule de *Mecynocera clausi* (Pl. II, 4) est aisément reconnue comme celle d'un omnivore, car les dents centrales sont dans la continuité de la dent ventrale, du point de vue robustesse et taille. Les dents dorsales sont par contre assez fines, plus grandes et mieux individualisées. Les indices calculés pour les mandibules gauche et droite pour *M. clausi* sont Ie = 799,6 et Ie = 746,2.

Le développement des dents est très net chez *Spinocalanus terranova* et *Monacilla typica* (Pl. II, 2). Le tranchant de la mandibule de *S. terranova* porte des dents sur toute la largeur, les dents centrales sont au moins aussi hautes que les dents dorsales qui deviennent plus aiguës. *M. typica* possède comme *S. terranova* des dents de forme irrégulière. Les indices sont respectivement de 865,8 et 830,2, et de 730,2 et 751,7.

Ce modèle s'affine avec les Lucicutiidae (*Lucicutia longiserrata* : Pl. II, 3 ; *L. clausi* : Pl. VI, 7). La lame masticatrice possède de 8 à 11 dents avec une structure en peigne, divisée en 2 parties. La partie ventrale possède 3 ou 4 dents aiguës et espacées, la partie dorsale 4 à 6 dents de même forme, mais de taille inférieure. Ces dents sont plus rapprochées les unes des autres. On retrouve donc un peu le schéma de la lame masticatrice de *Onchocalanus trigoniceps*. Les valeurs de l'indice pour les Lucicutiidae varient de 529 (pour une des lames masticatrices de *Lucicutia pera*, la seconde ayant un indice de 670,7) à 718,2 (*L. curta*).

Le caractère carnivore s'accroît avec le type de lame masticatrice de *Centropages bradyi* (Pl. II, 5 ; Pl. VI, 8). *C. bradyi* a, comme les espèces citées précédemment, une mandibule partagée entre une région dorsale portant 5 dents rapprochées et assez hautes, et une région ventrale avec un nombre de dents réduit, ce qui constitue une différence essentielle par rapport aux Lucicutiidae. Il n'y a en effet plus que 2 dents, l'une étant la dent ventrale principale. La seconde, bien espacée, est la première dent centrale. Il en résulte un indice atteignant 782.

La lame masticatrice de *Pontella mediterranea* (Pl. VI, 9) rappelle celle de *C. bradyi* car elle est partagée entre une partie ventrale constituée de 2 grosses dents espacées, très larges, mais cependant moins hautes que pour *C. bradyi*, et un groupe de dents dorsales plus fines, proches. Ie = 564.

Les lames masticatrices des Euchaetidae sont marquées par une réduction du nombre de dents : elles ne sont plus que 6, fortes et hautes, largement séparées les unes des autres. Pour *Euchaeta para-*

*cuta*, Ie = 736,6 (mandibule droite), et Ie = 714,7 (mandibule gauche). Pour *E. marina*, Ie = 858,9 (Pl. II, 6 ; Pl. VI, 10).

### c. Structure des lames masticatrices des espèces à Ie > 900

Généralement, le caractère carnivore du régime est marqué par une diminution du nombre de dents, et une augmentation de leur taille. C'est ce qui a été observé pour le passage des mandibules d'herbivores aux mandibules d'omnivores, et qui reste vrai pour les Copépodes analysés dans cette partie. Cependant, parmi les espèces ayant un indice > 900, on distingue différents types de structures, décrites ci-dessous en fonction de la valeur de leur indice croissant.

Tout d'abord, il faut citer les structures suivant le même modèle que celui des herbivores, c'est-à-dire une dent ventrale plus grande et plus grosse que les autres, un groupe de dents centrales à peine séparées, et quelques dents dorsales plus fines. Deux Copépodes se situent dans cette catégorie. *Subeucalanus subtenuis* (Pl. III, 1) a une lame masticatrice répondant à cette description mais porte en plus de nombreuses dents en pointes, ce qui d'une part rend le calcul de l'indice délicat, et d'autre part élève sa valeur (Ie = 966,9). Effectivement, l'espèce se retrouve ainsi classée parmi les carnivores, alors qu'elle est connue pour être plutôt herbivore (Timonin 1971). Le second Copépode est *Scolecithrix bradyi*. Sa structure mandibulaire est complexe : le bord est très épais, ce qui permet la superposition de nombreuses dents. Celles-ci sont fines et hautes, surtout du côté dorsal. L'indice s'en trouve élevé, valant à droite 703,7, et à gauche 1473,2, ce qui est loin des valeurs auxquelles on pourrait s'attendre étant donné que *S. bradyi* est réputé omnivore et modifie son mode d'alimentation en fonction des aliments environnants (Gaudy & Boucher 1983).

Les Copépodes Calanoïdes restant peuvent être classés en deux catégories.

La première catégorie illustrée par les Heterorhabdidae est caractérisée par une lame masticatrice bien particulière qui semble être typiquement carnivore : un petit nombre de hautes dents. Le tranchant comprend une dent ventrale très pointue, épaisse et légèrement courbée. Celle-ci ayant pour fonction d'injecter du venin à ses proies (Nishida & Ohtsuka 1996). Ensuite, on peut trouver après un grand espace une première dent centrale monocuspide, et 2 dents centrales polycuspides. Dans ce genre, la dent dorsale est réduite. Les mandibules sont asymétriques : à gauche, seulement 2 dents sont présentes en plus de la dent ventrale : les polycuspides.

Les différences entre les espèces du genre *Heterorhabdus* portent sur la taille des dents, et celle de





1.



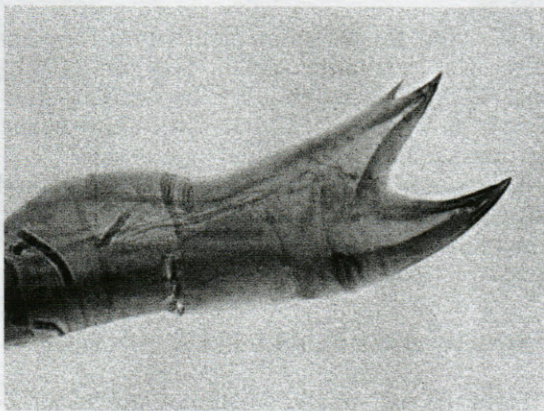
2.



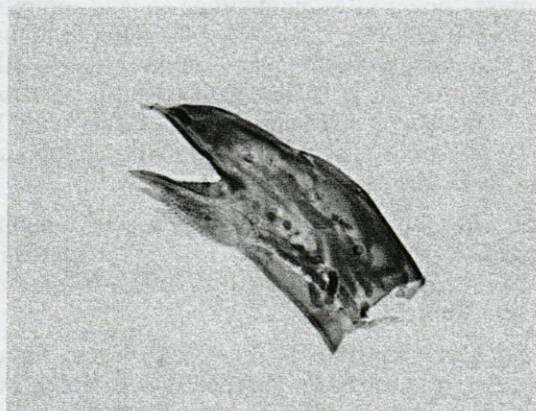
3.



4.



5.



6.

Pl. III. – Lames masticatrices de carnivores : 1, *Subeucalanus subtenuis* ; 2, *Heterorhabdus abyssalis* (g) ; 3, *Haloptilus plumosus* ; 4, *Heterorhabdus abyssalis* (d) ; 5, *Haloptilus longicornis* ; 6, *Candacia elongata*.  
 Carnivorous pars incisiva : 1, *Subeucalanus subtenuis* ; 2, *Heterorhabdus abyssalis* (left) ; 3, *Haloptilus plumosus* ; 4, *Heterorhabdus abyssalis* (right) ; 5, *Haloptilus longicornis* ; 6, *Candacia elongata*.

l'écart entre la dent ventrale et la première dent centrale. Les  $l_e$  varient de 2290,5 (*Heterorhabdus abyssalis*) (Pl. III, 2, 4) à 2751,6 (*H. spinifrons*)

pour les mandibules de droite, et de 3068,4 (*H. abyssalis*) à 3902 (*H. spinifrons*) pour celles de gauche.

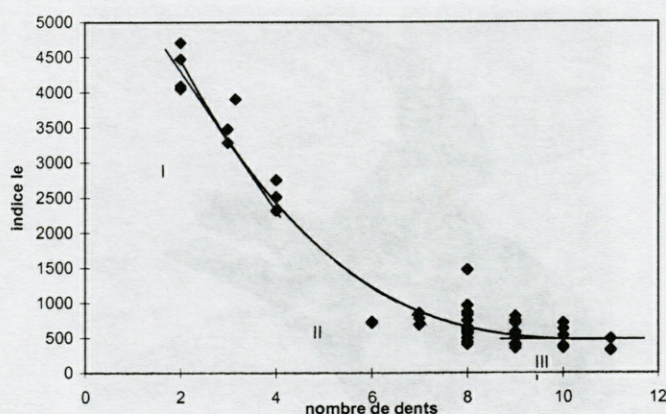


Fig. 3. Distribution de l'indice de Itoh en fonction du nombre de dents.

*Distribution of the Itoh's index with the number of teeth.*

La seconde catégorie est celle de la lame masticatrice réduite à 2 dents chacune. Ce sont 2 pointes simples pour les Candaciidae, alors que celles des Augaptilidae consistent en une pointe simple et une « denticulée ».

*Candacia elongata* (Pl. III, 6 ; Pl. VI, 14) a une grosse dent terminée par une pointe et une autre plus petite, spinuleuse, terminée par 2 pointes. *Paracandacia bispinosa* possède aussi une grosse dent en pointe fine à l'extrémité, et la seconde est plus petite, portant aussi de nombreuses spinules.

La mandibule d'*Haloptilus longicornis* (Pl. III, 5) ressemble à celle de *Candacia elongata* : une dent épaisse terminée en pointe et une seconde, à 2 pointes, l'une d'elles étant située sous le sommet. *H. plumosus* (Pl. III, 3 ; Pl. VI, 13), selon le même schéma, a une seconde dent « denticulée » : elle porte 3 pointes en plus, une à la base du côté externe, 2 autres à mi-hauteur, de part et d'autre de la dent. La première dent a aussi une petite pointe, dépassant à la base du côté interne.

Pour ces Copépodes, l'indice prend les valeurs suivantes : *C. elongata* :  $I_e = 4473,7$  ; *P. bispinosa* :  $I_e = 4347,8$  ; *H. longicornis* :  $I_e = 4091$  ; *H. plumosus* :  $I_e = 4706$ .

Il est alors possible de représenter graphiquement les variations de l'indice en fonction du nombre de dents. On obtient le graphe de la Fig. 3.

La courbe polynomiale a pour équation :  $y = -4,164x^3 + 154,11x^2 - 1832,8x + 7539,5$  avec un coefficient de corrélation de 0,95.

On distingue 3 zones sur cette courbe, correspondant aux 3 types théoriques de régimes alimentaires. La catégorie I a pour équation :  $y = -896,3x + 6155,1$  avec un coefficient de corrélation de 0,81 ( $n = 10$ ) et est associée aux carnivores, la catégorie II :  $y = -37,25x + 982,3$  avec un coefficient de corrélation de 0,3 ( $n = 30$ ) correspond aux omnivores, et la catégorie III :  $y = -26,75$  avec un coef-

ficient de corrélation de 0,036 ( $n = 9$ ) pour les herbivores. Ces 2 dernières catégories ne sont pas significativement différentes. Ces résultats sont cependant comparables à ceux obtenus par Itoh (1970) (Tabl. II).

### Les Podopléens

Chez les Podopléens, les comparaisons des mandibules entre espèces ne mènent pas aux mêmes résultats que ceux obtenus chez les Calanoida pour lesquels on peut suivre une certaine progression du régime phytophage aux prédateurs carnivores. Les Podopléens ont une grande variété de formes très différentes entre elles, et très complexes du fait de l'hétérogénéité des divers ordres (Huys & Boxshall 1991).

Les Podopléens possèdent des mandibules d'un tout autre type que celles des calanoides. La plupart vivent en se fixant à des hôtes (Kabata 1979, Huys & Boxshall 1991) de façon temporaire ou permanente. Les Copépodes pêchés aux cours des échantillonnages sont cependant libres.

#### a. Structure des mandibules comparables à celles des Calanoida

Les Cyclopoida et les Mormonilloida, représentés dans nos prélèvements par *Oithona setigera*, *Mormonilla minor* et *M. phasma*, ont des lames masticatrices dont l'extrémité est fortement chitinisée et pourvues de plusieurs petites dents assez fines.

Elles sont fondamentalement peu différentes de celles des Calanoida. Selon Timonin (1971), le genre *Oithona* est carnivore (à l'état adulte) : il perce la cuticule de l'animal qu'il capture et suce le suc interne. La structure des mandibules de *Mormonilla minor* et *M. phasma* ressemble à celle d'*O. setigera*, mais on ne peut affirmer que leur régime alimentaire est similaire, car la nutrition chez ces espèces est très peu connue.

#### b. Structure des mandibules différenciée

Trois types d'appareils mandibulaires sont à distinguer :

1 - Les mandibules les plus rudimentaires ont un aspect de bâtonnet légèrement denté à son extrémité. Les Copépodes répondant à ce type de configuration sont *Clytemnestra rostrata*, *C. scutellata*, *Ratania flava* (Pl. IV, 5). Les Clytemnestridae sont les plus rudimentaires : l'extrémité se termine en 2 cônes mousses de tailles différentes. Les autres appendices buccaux sont aussi rudimentaires, portent très peu de soies. La lame masticatrice de *R. flava* se termine par des petites pointes fines et courtes (Pl. IV, 5). Ce Copépode possède une maxille et un

Tabl. II. – Valeurs de l'indice de Itoh pour les espèces selon divers auteurs. (1) : d'après Itoh (d'après les coordonnées in Itoh 1971, Fig. 2) ; (2) : Schnack (1989) ; (3) : Gaudy & Boucher (1983) ; (4) : Lapernat & Razouls (Tabl. I, pour les espèces communes).

Values of Itoh's Index for the species from different authors ; (1) from Itoh (1971 Fig. 2, from co-ordinates) ; (2) Schnack (1989) ; (3) Gaudy & Boucher (1983) ; (4) : Lapernat & Razouls (from Table I for the same species).

"Edge Index": le	(1)	(2)	(3)	(4)	(1)	(2)	(3)	(4)
<b>Acartiidae</b>								
Acartia clausi	530	814			Ctenocalanus vanus	520		
Acartia danae	740				Pseudocalanus minutus	405		
Acartia negligens	1150				<b>Eucalanidae</b>			
Acartia spinicauda	840				Eucalanus elongatus	200		
<b>Arietellidae</b>					Eucalanus hyalinus		454	529
Arietellus setosus		2830			Rhincalanus cornutus	240		
Paraugaptilus buchani	1885				Rhincalanus nasutus		467	642
<b>Augaptilidae</b>					Subeucalanus crassus	185		
Augaptilus anceps	1265				Subeucalanus mucronatus	105		
Augaptilus glacialis	1700				Subeucalanus pileatus	205	430	
Augaptilus longicaudatus	1450				Subeucalanus subcrassus	185		
Centraugaptilus ratranyi	1725				Subeucalanus subtenuis	210		967
Euaugaptilus angustus	2150				<b>Euchaetidae</b>			
Euaugaptilus brodskyi	1010				Euchaeta concinna	820		
Euaugaptilus facilis	1185				Euchaeta longicornis	730		
Euaugaptilus farrani	1320				Euchaeta marina (?)	740		750
Euaugaptilus filiger	1520				Euchaeta marina			859
Euaugaptilus laticeps	1100				Paraeuchaeta russelli	850		
Euaugaptilus longimanus	1665				<b>Heterorhabdidae</b>			
Euaugaptilus magnus	1550				Disseta scopularis	1090		
Euaugaptilus marginatus	2450				Hemirhabdus grimaldii	1705		
Euaugaptilus nudus	1050				Heterostylites longicornis	2050		
Euaugaptilus oblongus	2460				Heterostylites major	2380		
Haloptilus longicirrus	2320				Mesorhabdus brevicaudatus	955		
Pseudaugaptilus orientalis	1520				Neorhabdus latus	1600		
<b>Calanidae</b>					<b>Lucicutiidae</b>			
Calanoides carinatus	382				Lucicutia flavicornis	760		718
Calanus finmarchicus	280				<b>Paracalanidae</b>			
Calanus helgolandicus	370			517	Calocalanus pavo	250	289	
Canthocalanus pauper	460				Paracalanus parvus	450		
Cosmocalanus darwini	340		340		<b>Pontellidae</b>			
Neocalanus gracilis		444		383	Anomalocera patersoni		955	
Undinula vulgaris	380				Labidocera acutifrons	945		
<b>Candaciidae</b>					Labidocera detruncata	735		
Candacia armata		1879			Pontella fera	810		810
Candacia bipinnata	1480	1821			<b>Scolecitrichidae</b>			
Candacia catula	2550				Scolecithrix bradyi			570 704
Candacia pachydactyla	2345		2360		Scolecithrix danae	570		
Paracandacia truncata	2640				Scottocalanus securifrons		552	
<b>Centropagidae</b>					<b>Temoridae</b>			
Centropages chierchiaie		624			Eurytemora herdmani	420		
Centropages furcatus	540				Temora discaudata	480		500
Centropages longicornis	880				Temora stylifera		798	780
Centropages yamadai	610				<b>Tortanidae</b>			
<b>Clausocalanidae</b>					Tortanus discaudatus	1350		
Clausocalanus arcuicornis (?)	580				Tortanus forcipatus	1350		

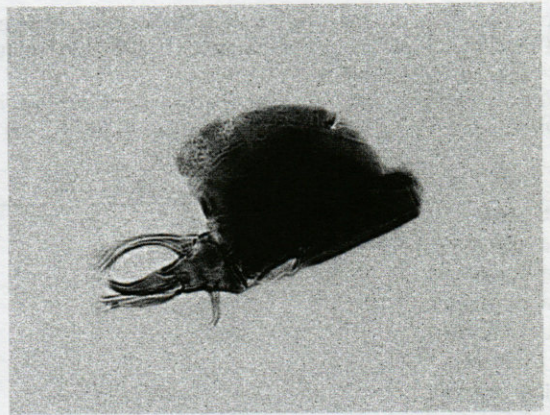
maxillipède capables de se fixer à sa proie, car ces appendices sont différenciés en crochets.

2 - La forme des mandibules change totalement avec les Sapphirinidae. Pour *Sapphirina intestinata*

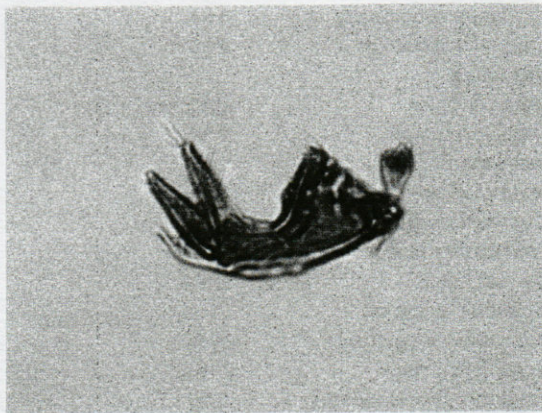
et *S. metallina*, la gnathobase est très élargie au départ et s'affine ensuite. La forme générale est en doigt (Pl. V, 2). Cette configuration ne laisse rien supposer quant au régime alimentaire de ces espè-



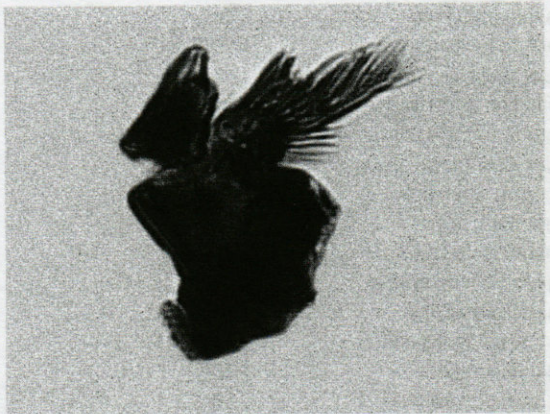
1.



2.



3.



4.



5.



6.



7.

Pl. IV. – Mandibules de Podopléens : 1, *Oithona setigera* ; 2, *Lubbockia aculeata* ; 3, *Oncaea englishi* ; 4, *Corycaeus typicus* ; 5, *Ratania flava* ; 6, *Pontoecilla abyssicola* (cone oral).

*Podoplea* mandibles : 1, *Oithona setigera* ; 2, *Lubbockia aculeata* ; 3, *Oncaea englishi* ; 4, *Corycaeus typicus* ; 5, *Ratania flava* ; 6, *Pontoecilla abyssicola* (oral cone).

ces, mais la présence d'une paire de lentilles oculaires en fait des prédateurs visuels (Huys & Boxshall 1991). *Copilia vitrea* femelle est pourvue d'une mandibule semblable, le mâle a une mandibule réduite à une simple lancette.

La description des mandibules des Lubbockiidae et Oncaeidae est délicate à faire du fait de la superposition de plusieurs éléments portant de nombreuses soies d'épaisseurs différentes autour de 2 types de larges cônes. Chez *Lubbockia aculeata* et *L.*

*squillimana* ces éléments sont plus espacés que chez les Oncaidae. Les Corycaeidae présentent les mêmes caractères, mais la taille des 2 cônes est plus réduite, et les éléments qui s'y ajoutent ont plus de soies (Pl. V, 3a, 3b). Les mandibules étant difficiles à différencier entre elles et à préciser leur fonction dans la nutrition, l'examen des maxillules (Pl. V, 4a) et des maxilles (Pl. V, 4b) doivent être prises en compte.

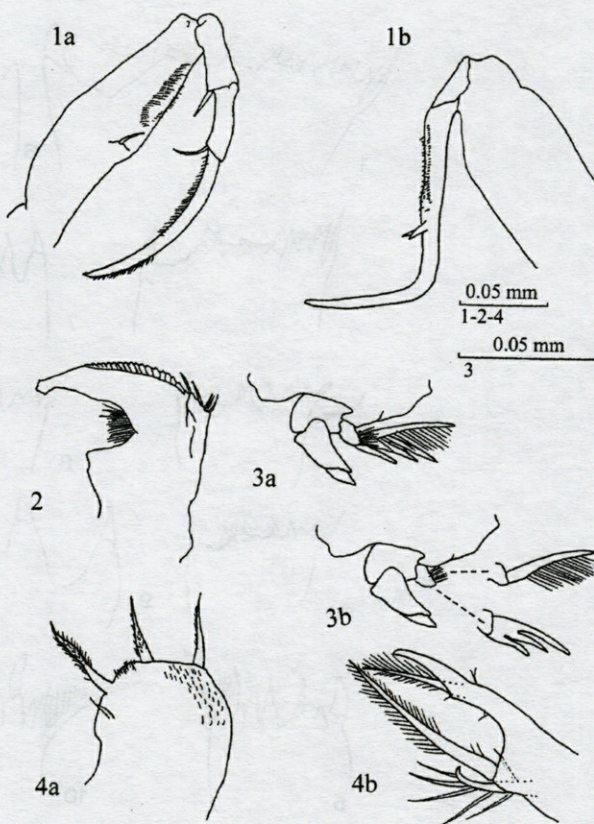
3 - la dernière catégorie de Copépodes possède un appareil différencié, adapté à la succion, tel que celui des Pontoeciellidae (Siphonostomatoida). *Pontoeciella abyssicola* : présente un labium différencié en trompe et des mandibules en stylet, les Mx2 et Mxp sont capables de se fixer à l'animal hôte (Pl. V, 1a, 1b).

## COMMENTAIRES - DISCUSSION

### Les Calanoida

A chaque groupe trophique correspond une structure mandibulaire qui reste conforme à un schéma de base malgré quelques variations structurales de formes (Pl. VI illustrant la diversité structurale des lames masticatrices). Les herbivores sont caractérisés par une lame masticatrice à bord chitineux large et muni de dents basses et robustes, adaptées à casser et broyer le phytoplancton. Les variations existent aussi bien entre individus d'une même espèce selon les zones géographiques (Vyshkvartseva 1972), qu'entre espèces, et sont plus importantes entre genres, ou entre familles. On note la transformation vers les formes omnivores quand l'indice d'Itoh s'approche de la valeur limite 500. L'agencement des dents se partage alors en une partie plus adaptée à l'herbivorie et une autre munie de dents plus hautes et plus distinctes, plus conformes à un régime carnivore. La largeur du bord tranchant devient moins importante. Jusqu'à ce que l'indice atteigne 900, les lames masticatrices sont théoriquement celles d'omnivores, mais ce régime peut tendre vers un régime herbivore ou carnivore. Il est difficile d'interpréter avec exactitude la structure mandibulaire pour déterminer le groupe trophique auquel elle appartient à partir du seul indice de Itoh. D'autres critères sont nécessaires comme l'examen des maxilles. Les herbivores possédant des maxilles avec des intersétules laissant de grands espaces tendent à être omnivores. Un omnivore possédant des intersétules à petits espaces s'orientera vers la filtration, tandis que si les espaces sont plus grands son régime tendra à être plus carnivore (Böttger-Schnack 1982, 1989, Nival & Nival 1976, Ohtsuka 1996).

Les lames masticatrices des carnivores sont globalement marquées par une diminution du nombre

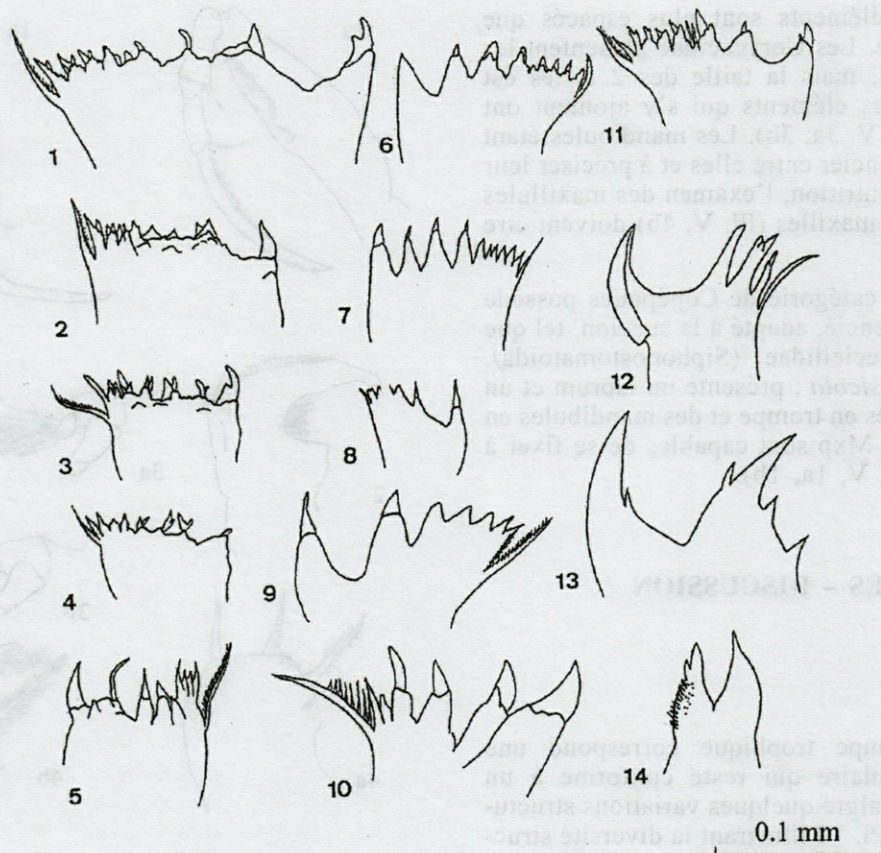


Pl. V. - Appendices buccaux de Poecilostomatoida et Siphonostomatoida. 1, *Pontoeciella abyssicola* (a : Mxp ; b : Mx2) ; 2, *Sapphirina metallina* (Md) ; 3a,b, *Corycaeus furcifer* (Md) ; 4, *Copilia vitrea* (a : Mx1 ; b : Mx2).

Oral appendages of Poecilostomatoida and Siphonostomatoida. 1, *Pontoeciella abyssicola* (a : Mxp ; b : Mx2) ; 2, *Sapphirina metallina* (Md) ; 3a,b, *Corycaeus furcifer* (Md) ; 4, *Copilia vitrea* (a : Mx1 ; b : Mx2).

de dents, et une dent ventrale d'autant plus haute et aiguë que la structure aura un indice plus élevé. Cette observation est en accord avec Ohtsuka *et al.* (1996).

Les résultats obtenus pour les Calanoida sont en partie confirmés par les travaux de Timonin (1971) et Schnack (1982). Les différences portent sur les espèces suivantes : *Rhincalanus nasutus*, *Lucicutia flavicornis*, *Scolecithrix bradyi*, qui sont classées chez les herbivores (Arashkevich 1969, Timonin 1971) et *Euchaeta marina* qui est classée chez les carnivores. Il est possible d'expliquer les différences d'indices pour *R. nasutus* (Ie = 467 in Schnack 1989) et *S. bradyi* du fait de la complexité des structures de leurs mandibules. La classification de *L. flavicornis* parmi les herbivores nous paraît plus douteuse. Le calcul des indices (Tabl. I) montre que les types de régime alimentaire sont en accord avec les données des auteurs (Tabl. II) (Kouwenberg 1994, Mauchline 1998) et pour *Scolecithrix bradyi* et *Euchaeta marina* qu'ils sont légèrement



Pl. VI. – Diversité structurelle des lames masticatrices de Copépodes Calanoïdes : 1, *Neocalanus gracilis* ; 2, *Pareucalanus* groupe « *attenuatus* » ; 3, *Aetideus acutus* ; 4, *Clausocalanus parapergens* ; 5, *Spinocalanus magnus* ; 6, *Pleuromamma gracilis* ; 7, *Lucicutia clausi* ; 8, *Centropages bradyi* ; 9, *Pontella mediterranea* ; 10, *Euchaeta marina* ; 11, *Temora stylifera* ; 12, *Heterorhabdus papilliger* ; 13, *Haloptilus plumosus* ; 14, *Candacia elongata*.

Structural diversity of calanoid copepod cutting edge : 1, *Neocalanus gracilis* ; 2, *Pareucalanus* « *attenuatus* » group ; 3, *Aetideus acutus* ; 4, *Clausocalanus parapergens* ; 5, *Spinocalanus magnus* ; 6, *Pleuromamma gracilis* ; 7, *Lucicutia clausi* ; 8, *Centropages bradyi* ; 9, *Pontella mediterranea* ; 10, *Euchaeta marina* ; 11, *Temora stylifera* ; 12, *Heterorhabdus papilliger* ; 13, *Haloptilus plumosus* ; 14, *Candacia elongata*.

supérieurs à ceux donnés par Gaudy & Boucher (1983) qui les classent parmi les omnivores.

### Les Podopléens

Le manque de travaux concernant les Cyclopoïdes en général rend l'interprétation des structures observées délicate. Leur écologie nutritionnelle est d'ailleurs jugée énigmatique par certains auteurs (Turner 1986, Ohtsuka *et al.* 1996).

Les plus étudiés sont les Oncaeidae (et plus spécialement le genre *Oncaea*), dont le régime est connu grâce aux contenus stomacaux, et leur comportement de prédateur a pu être observé. Il en ressort que ces espèces sont omnivores, à tendance carnivore. Toutes les publications les concernant signalent une grande importance des loges d'appendiculaires dans les contenus stomacaux, et l'ap-

proche leur permettant de s'en nourrir a aussi été étudiée. Le reste de leur alimentation est vaste on retrouve souvent : des chaetognathes, des nauplii de Copépodes, des Diatomées, Dinoflagellés, Radiolaires. Les appendices buccaux observés sont souvent différenciés, et le comportement des *Oncaea* rend compte de leurs adaptations. Go *et al.* (1997) ont observé une attaque de *Sagitta* : le Copépode s'accroche par ses maxillipèdes, et bouge répétitivement les maxilles et mandibules. Il n'y a ni mastication ni succion, mais une collecte des particules situées en surface.

Les *Corycaeus* et les Sapphirinidae se nourrissent en rongant les mues de larves ou de Salpes (Ohtsuka 1996).

Turner (1986) montre que *Corycaeus amazonicus* est phytophage, tout comme *Oithona plumifera* et *O. simplex*. Il est donc en désaccord avec Timonin pour qui le genre *Oithona* est carnivore.

Les Poecilostomes vivent souvent proches d'agrégats muqueux ou associés à du zooplancton gélatineux. Le principal genre étudié est *Oncaea*, pour lequel les loges d'Appendiculaires tiennent une place prépondérante au niveau nutritionnel (Paffenhöfer 1997). Huys & Boxshall (1991) généralisent les régimes alimentaires, et, en accord avec les autres auteurs, ils classent les Oncaeidae parmi les « surface-feeder », associés souvent à ce qui les alimente (loges d'Appendiculaires, mues). Ils classent les Corycaeidae et les Sapphirinidae parmi les prédateurs visuels, car ils sont munis d'une paire de lentilles oculaires.

## CONCLUSION

D'après les auteurs consultés (revue in Mauchline 1998), il apparaît difficile de classer les Calanoïdes dans des catégories de régime alimentaire strict, car ils adaptent souvent celui-ci en fonction de leurs préférences encore mal connues, de leur état physiologique, et des choix qui s'offrent à eux d'où le caractère opportuniste des espèces (Anraku & Omori 1963). Les expérimentations *in situ* et en laboratoire le montrent bien.

Les différentes lames masticatrices chez les Calanoïda sont aisées à classer quand il s'agit de phytophages ou de carnivores. Les lames masticatrices sont alors relativement faciles à interpréter : de larges bords avec de nombreuses dents basses et robustes pour les premiers, et un nombre plus restreint de dents plus hautes, plus pointues et mieux individualisées pour les seconds en accord avec les conclusions de Ohtsuka *et al.* (1996). On note la complexité de certaines structures (*Scolecithrix bradyi*, *Aetideus acutus*, les Spinocalanidae). Leurs structures amènent Itoh à calculer un indice, qui selon sa valeur détermine chacun de ces groupes. La dissymétrie entre les lames masticatrices droite et gauche n'affecte pas significativement l'indice, donc la catégorie dans laquelle se situe l'espèce, malgré la variabilité observée. Toutefois la structure de la lame triturante est plus complexe que ne peut l'exprimer l'indice de Itoh. Ainsi celui-ci permet une première approche simple du régime alimentaire le plus probable, la catégorie des omnivores nécessitant d'autres méthodes afin de le préciser. Cette catégorie correspond dans nos prélèvements aux plus grand nombre des espèces identifiées (17/34) dans les pêches analysées entre 1 500 et 3 000 m.

Les Podoplea offrent aussi une grande diversité de formes des mandibules, mais leur interprétation est bien plus délicate, du fait de leur mode de nutrition. Toutes les espèces n'ont pas été bien étudiées, et des contradictions demeurent pour certaines (par exemple chez *Oithona*, *Oncaea*).

## REFERENCES

- Anraku M, Omori M 1963. Preliminary survey of the relationship between the feeding habit and the structure of the mouth-parts of marine copepods. *Limnol Oceanogr* 8 (1) : 116-126.
- Arashkevich YG 1969. The food and feeding of copepods in the northwestern Pacific. *Oceanol* 9 (5) : 695-709.
- Arashkevich EG, Timonin AG 1970. Copepod feeding in the tropical Pacific. *Dokl Akad Nauk SSSR* 191 (4) : 935-938.
- Böttger-Schnack S 1982. The structure of the mouth parts of copepods in Kiel Bay. *Meeresforsch* 29 : 89-101.
- Böttger-Schnack S, Schnack D, Weikert H 1989. Biological observations on small cyclopoid copepods in the Red-Sea. *J Plankton Res* 11 (5) : 1089-1101.
- Gaudy R, Boucher J 1983. Relation between respiration, excretion (ammonia and inorganic phosphorus) and activity of amylase and trypsin in different species of pelagic copepods from an Indian Ocean equatorial area. *Mar Biol* 75 : 37-45.
- Go YB, OH BG, Terazaki M 1998. Feeding behaviour of the Poecilostomatoid copepods *Oncaea sp.* on chaetognaths. *J Mar Systems* 15 : 475-482.
- Huys R, Boxshall GA 1991. Copepod Evolution. The Ray Society, London : 1- 468.
- Itoh K 1970. A consideration on feeding habits of planktonic copepods in relation to the structure of their oral parts. *Bull Plankton Soc Japan* 17 : 1-10.
- Kouwenberg JHM 1994. Copepod distribution in relation to seasonal hydrographics and spatial structure in the North-western mediterranean (Golfe du Lion). *Estuar Coast Shelf Sci* 38 : 69-90.
- Lapernat PE, Razouls C 2001. Taxinomie et répartition des Copépodes pélagiques profonds de Méditerranée (au large de Malte). *Vie Milieu* 51 (3) : 123-129.
- Mauchline J 1998. The biology of marine copepods. *Adv Mar Biol* 33 : 1-710.
- Minoda T 1971. Pelagic copepoda in the Bering Sea and the northwestern North Pacific with special reference to their vertical distribution. *Mem Fac Fish Hokkaido Univ* 18 (1-2) : 1-74.
- Nishida S, Ohtsuka S 1996. Specialized feeding mechanism in the pelagic copepod genus *Heterorhabdus* (Calanoïda : Heterorhabdidae), with special reference to the mandibular tooth and labral glands. *Mar Biol* 126 : 619-632.
- Nival P, Nival S 1973. Efficacité de filtration des copépodes planctoniques. *Ann Institut océanogr Monaco* 49 (2) : 135-144.
- Nival P, Nival S 1976. Particle retention efficiencies of an herbivorous copepod, *Acartia clausi* (adult and copepodite stages) : Effects on grazing. *Limn Oceanogr* 21 : 24-38.
- Nival S, Nival P 1978. Etude préliminaire, au microscope électronique à balayage, du rôle des appendices céphaliques dans la nutrition chez deux copépodes pélagiques, *Temora stylifera* Dana et *Candacia armata* Boeck. *Arch zool exp gén* 119 (1) : 83-94.
- Ohtsuka S, Böttger-Schnack R, Okada M, Onbé T 1996. In situ feeding habits of *Oncaea* (Copepoda : Poecilostomatoida) from the upper 250 m of the central

Red Sea, with special reference to consumption of appendicularian houses. *Bull Plankton Soc Japan* 43 (2) : 89-105.

Ohtsuka S, Shimozu M, Tanimura A, Fukuchi M, Hattori H, Sasaki H, Matsuda O 1996. Relationships between mouthpart structures and *in situ* feeding habits of five neritic calanoid copepods in the Chukchi and northern Bering seas in October 1988. *Proc NIPR Symp Polar Biol* 9 : 153-168.

Paffenhöfer GA 1997. On the relation of structure, perception and activity in marine planktonic copepods. *J Mar Systems* 15 : 457-473.

Schnack SB 1989. Functional morphology of feeding appendages in calanoid copepods. In *Functional morphology and feeding grooming in Crustacea*. Felgenhauer, Watling & Thistle eds. Crustacean Issue 6 : 137-151. A.A. Balkema, Rotterdam.

Sullivan BK, Miller CB, Peterson WT, Soeldner AH 1975. A scanning electron microscope study of the mandibular morphology of boreal copepods. *Mar Biol* 30 : 175-182.

Timonin AG 1971. The structure of plankton communities of the Indian Ocean. *Mar Biol* 9 : 281-289.

Turner JT 1986. Zooplankton feeding ecology : contents of fecal pellets of the cyclopoid copepods *Oncaea venusta*, *Corycaeus amazonicus*, *Oithona plumifera* and *O. simplex* from the northern Gulf of Mexico. *Mar Ecol* 7 (4) : 289-302.

Vinogradov ME 1968 (1970). Vertical distribution of the oceanic zooplankton. B Golek ed, Israel Program for Scientific Translation Ltd.

Vyshkvartseva NV 1972 (1975). Structure of the mandibles in the genus *Calanus s.l.* in relation to latitudinal zonality. In *Geographical and seasonal variability of marine plankton*. Zvereva edit., Keter Publishing House Jerusalem Ltd : 186-199.

Zavodnik D 1961. Les résultats des recherches actuelles sur les copépodes des genres *Corycaeus* et *Corycella* dans l'Adriatique. *Rap Pv Com Intern Mer Médit* 16 (2) : 203-205.

Reçu le 26 mars 2001 ; received March 26, 2001  
 Accepté le 9 janvier 2002 ; accepted January 9, 2002



# NEW PHYLOGENETIC ASPECTS OF THE CRISTACOXIDAE HUYS (COPEPODA, HARPACTICOIDA), INCLUDING THE DESCRIPTION OF A NEW GENUS FROM THE MAGELLAN REGION

K.H. GEORGE

AG Zoosystematik & Morphologie, Fachbereich Biologie, Geo- und Umweltwissenschaften, Carl von Ossietzky-Universität 26111 Oldenburg, Germany  
Present Address: An dem Eschen 14E, 26129 Oldenburg, Germany  
e-mail: kai.george@gmx.de

COPEPODES  
HARPACTICOIDA  
CRISTACOXIDAE  
LAOPHONTISOCHRA MARYAMAE  
DETROIT DE MAGELLAN

RÉSUMÉ. – Une nouvelle espèce d'Harpacticoïde du versant continental de Patagonie (Chili) est décrite. La présence des cristae sur la coxa du P1 de *Laophontisochra maryamae* gen. et sp.n. signale qu'elle appartient à la famille des Cristacoxidae Huys, 1990. D'autre part la nouvelle espèce diffère par plusieurs caractéristiques de la famille: elle ne possède pas d'apophyse épineuse sur le premier segment de l'antennule; en outre ni l'exp A2 ni les soies de la base mandibulaire ne sont complètement réduits. Il manque aussi la soie modifiée sur l'endite proximal du Mx. Les Cristacoxidae sont interprétées comme un ensemble de deux groupes, *Laophontisochra* gen.n. et un groupe plus dérivé comprenant *Cristacoxa* Huys, 1990, *Cubanocleta* Petkovski, 1977 et *Noodtorthopsyllus* Lang, 1965, qui montrent plusieurs synapomorphies. Un deuxième spécimen du Détroit de Magellan ressemblant à *Laophontisochra maryamae* gen. et sp.n. est décrit partiellement comme *Laophontisochra* sp.

COPEPODA  
HARPACTICOIDA  
CRISTACOXIDAE  
LAOPHONTISOCHRA MARYAMAE  
MAGELLAN REGION

ABSTRACT. – A new harpacticoid copepod from the Patagonian continental slope (Chile) is described. The presence of cristae on P1 coxa of *Laophontisochra maryamae* gen. et sp.n. indicates that it belongs to the family Cristacoxidae Huys, 1990. On the other hand, the new species differs in several "cristacoxid" characters like the absence of an outer spinous process on the first antennular segment, the presence of an antennary exopodal seta, the incomplete reduction of setae of the mandibular basis, and the absence of a modified seta on the maxillar endite. The Cristacoxidae are interpreted as being composed of two groups, *Laophontisochra* gen.n. and a more derived group, comprising *Cristacoxa* Huys, 1990, *Cubanocleta* Petkovski, 1977, and *Noodtorthopsyllus* Lang, 1965 which show a number of synapomorphic characters. A second species from the Magellan Straits which resembles *Laophontisochra maryamae* gen. et sp.n. from the Magellan Straits is partly described. It resembles *Laophontisochra maryamae* gen. et sp.n. and is therefore named as *Laophontisochra* sp.

## INTRODUCTION

Two German expeditions into the Magellan Region, the "Magellan Campaign" of RV "Victor Hensen" in 1994 and the expedition ANT XIII/4 of RV "Polarstern" in 1996 provided a wealth of new harpacticoid species (George 1999, George & Schminke 1999). Several of these new taxa have already been described (George 1998, George 2001, George & Schminke 1998). In the present paper, two new species from the Magellan Straits and the Patagonian Continental slope are described. Their general body shape reminds of Paramesochridae,

but no specific character has been found to support this impression. On the other hand, the P1 shows a rather laophontoidean shape, and it will be discussed what the phylogenetic position of the new species could be.

## MATERIAL AND METHODS

Three specimens (2 females of *Laophontisochra maryamae* gen. et sp.n., 1 egg-sac carrying female of *L.* sp.) were found in samples from the Patagonian Continental slope and the Magellan Straits, respectively. The

material was collected with a Minicorer (MIC) during the German-Chilean-Italian "Magellan Campaign" of RV "Victor Hensen" in 1994 (Magellan Straits) (Arntz & Gorny 1996), and with a Multicorer (MUC) during ANT XIII/4 with RV "Polarstern" in 1996 (PCS) (Fahrback & Gerdes 1997). The material has been treated as described by George (1999). The specimens were cleared up with glycerol. Drawings were made with the aid of a camera lucida on a Leitz-Dialux 20 EB compound microscope equipped with a phase contrast 100-times objective. The type material of *Laophontisochra maryamae* gen. et sp.n. and of *L. sp.* is kept in the collection of the AG Zoosystematik und Morphologie of the Carl von Ossietzky-Universität in Oldenburg, Germany.

The morphological terminology has been adopted from Huys & Boxshall (1991). The terminology related to phylogenetic systematics is used according to Ax (1984). Abbreviations used in the text: cphth: cephalothorax, A1: antennula, A2: antenna, md: mandible, mxl: maxillula, mx: maxilla, mxp: maxilliped, enp: endopod, exp: exopod, exp1: first segment of exp, GDS: genital double somite, CR: caudal ramus, P1 – P6: swimming legs 1 – 6, benp: baseopodopod.

## DESCRIPTION

### *Laophontisochra* gen. n.

Generic diagnosis corresponds to the description of the type species *L. maryamae* gen. et sp.n.

Males: unknown.

### *Laophontisochra maryamae* gen. et sp.n.

Holotype: female, mounted on 10 slides (labels UNIOL-1999.018/1-10). Paratype: female, mounted on 1 slide (label UNIOL-1999.017/1). Locus typicus: Patagonian Continental Slope, locality 55°26,4'S/66°14,0'W, 101m depth (station 40/110 of ANT XIII/4 of RV "Polarstern").

Etymology: The generic name *Laophontisochra* is a fusion of the names *Laophontidae* and *Paramesochra*. It is given because of the superficial mixture of laophontid and paramesochrid features of the new genus. The specific name *maryamae* is given in dedication to my daughter Maryam Josephina George.

Body (Fig. 1A, B) long, dorsoventrally slightly flattened, length 510  $\mu$ m. Rostrum (Fig. 2A) articulated, with 2 sensilla at its distal part.

CR (Fig. 1, 2B) approximately 3 times longer than broad, with row of small spinules proximally on outer side, and several spinules on the inner proximal half, terminally on dorsal side with tube pore. Setation: Setae I and II almost equal in length, set closely together laterally midlength on outer side. Seta III small, subterminally on outer side. Seta IV little longer than III, terminally on outer side of CR, fused with V. Seta V longest, at-

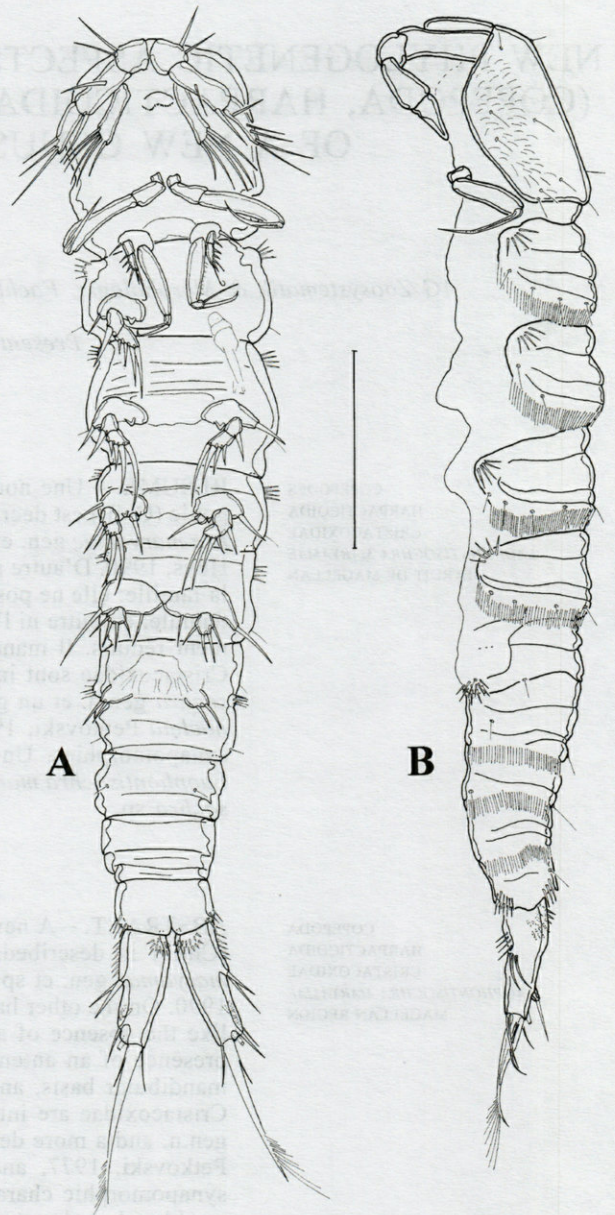


Fig. 1. – *Laophontisochra maryamae* gen. et sp.n., female. A, Habitus dorsolateral; B, Habitus lateral. Scale: 100  $\mu$ m.

taining length of CR, unipinnate in distal third. VI as small as III, subterminally on inner side. VII dorsally on distal half.

A1 (Figs. 2A, A') 4-segmented. First segment longest, with 1 small bare seta and rows of long spinules on both the inner and the outer side. Segment ornamented with fine grooves. Second segment smallest, bearing 7 bare and 2 bipinnate setae. Third and fourth segment of nearly equal length. Third segment with 5 bare and 4 bipinnate setae. Subterminally with 2 projections (Fig. 2A'), the first with a bare and slender seta, and the second with an aesthetasc and a slender seta. Fourth seg-

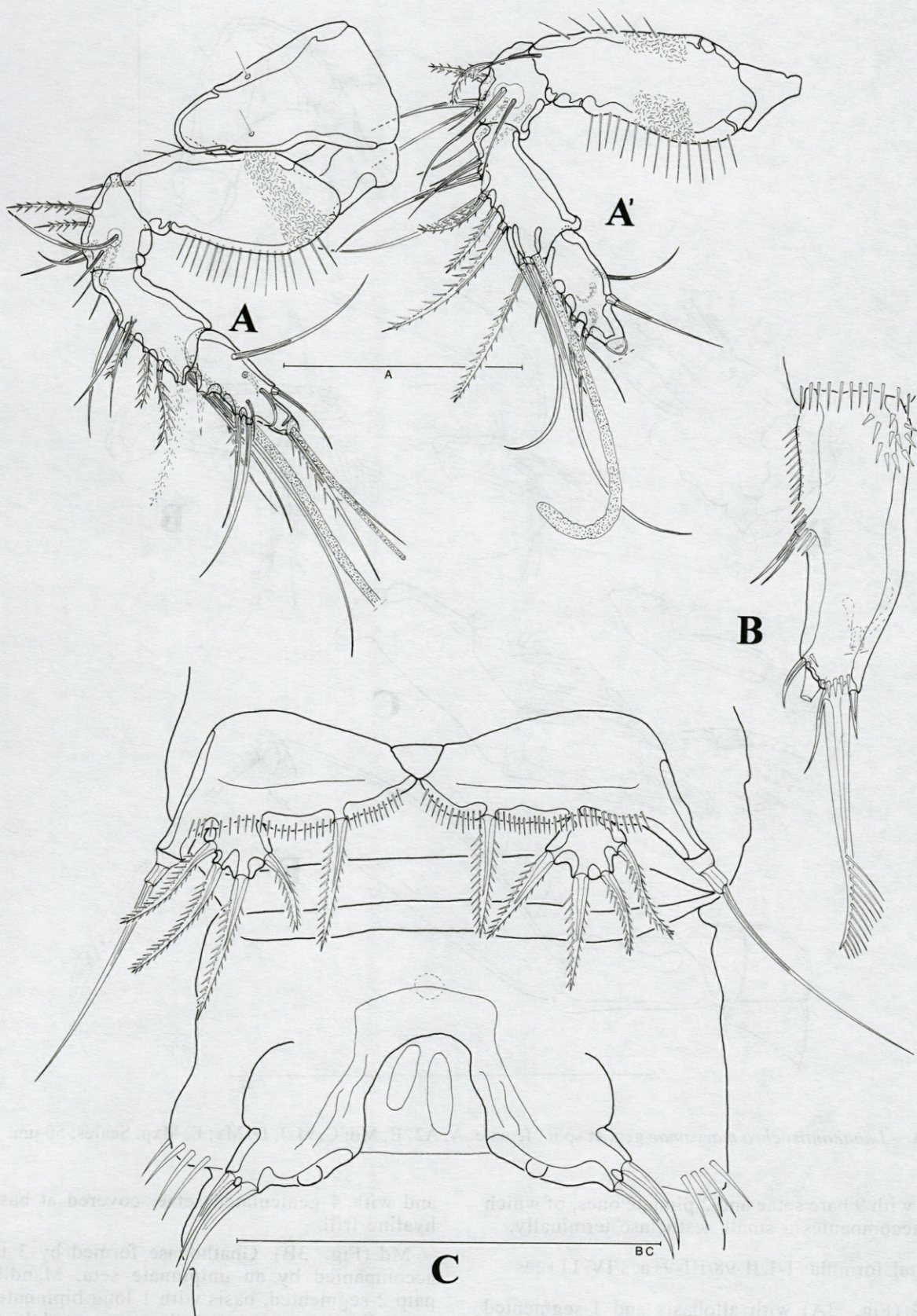


Fig. 2. - *Laophontisochra maryamae* gen. et sp.n., female. A, A', A1, dorsal and ventral view; B, right CR, ventral view; C, P5, P6 and GDS. Scales: 50 µm.

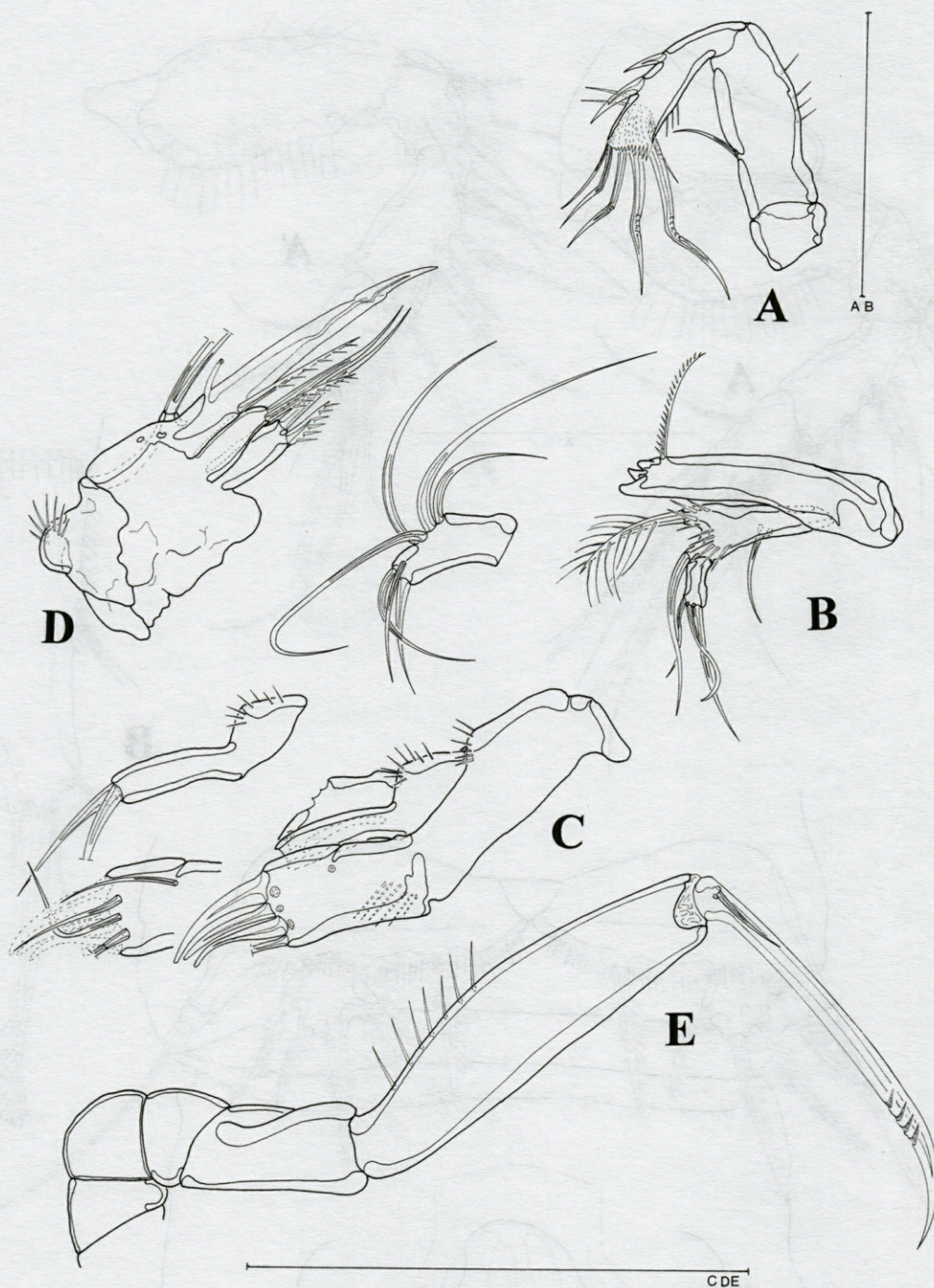


Fig. 3. — *Laophontisochra maryamae* gen. et sp.n., female. A, A2; B, Md; C, Mx1; D, Mx; E, Mx2. Scales: 50  $\mu$ m.

ment with 9 bare setae and 2 pinnate ones, of which one accompanies a small aesthetasc terminally.

Setal formula: I-1/II-98/III-9+aes/IV-11+aes

A2 (Fig. 3A) with allobasis and 1-segmented enp. Exp represented by small seta. Allobasis with row of small spinules along abexopodal margin, without abexopodal seta. Enp with 2 spines on inner margin. Subterminally with 21 small bare setae

and with 4 geniculated setae, covered at base by hyaline frill.

Md (Fig. 3B). Gnathobase formed by 3 teeth, accompanied by an unipinnate seta. Mandibular palp 2-segmented, basis with 1 long bipinnate and 1 smaller bare seta. Exp(?) represented by long bare seta. Enp with 3 setae terminally.

Mx1 (Fig. 3C). Arthrite armed with 4 terminal setae/spines and 3 additional subterminal setae.

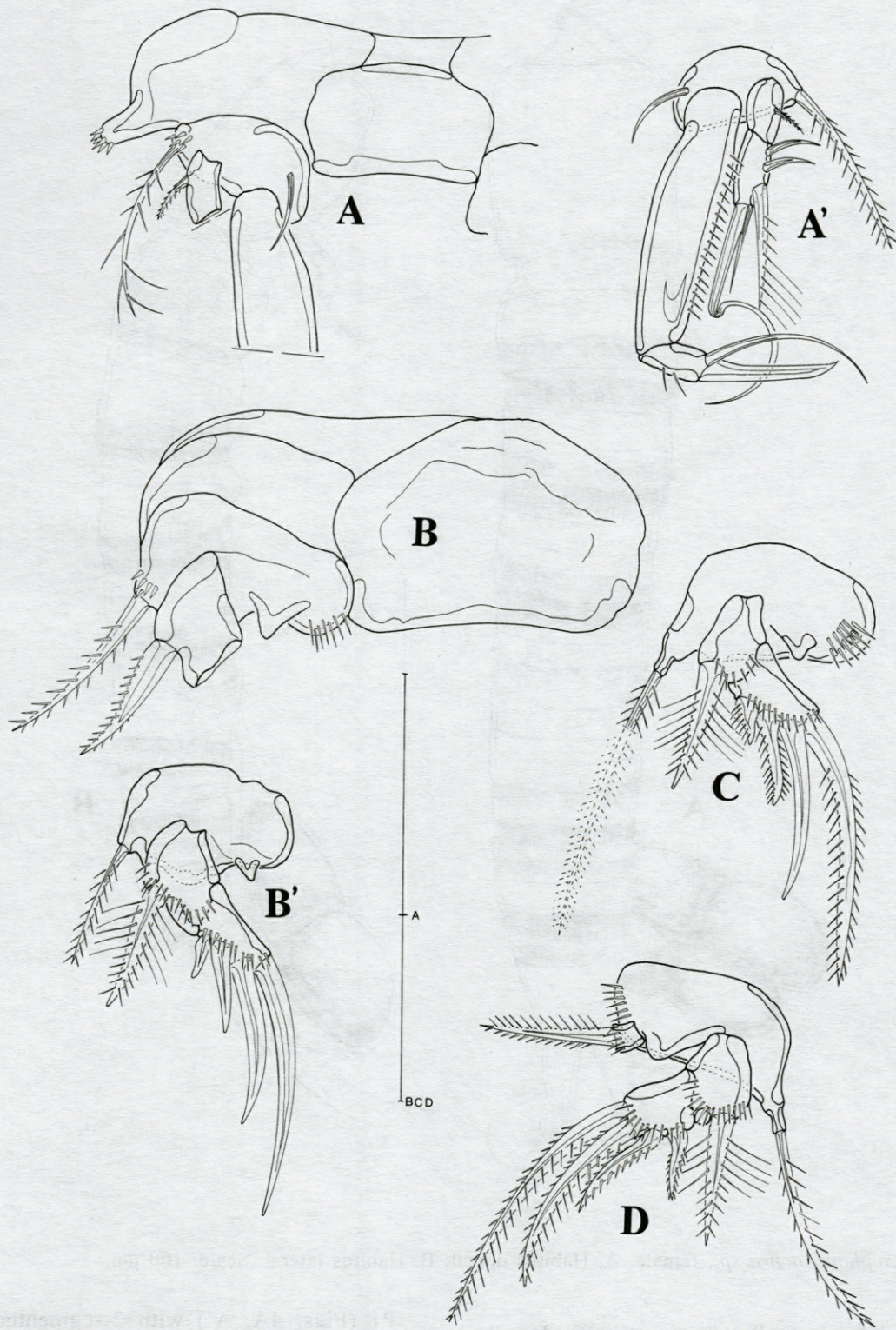


Fig. 4. — *Laophontisochra maryamae* gen. et sp.n., female. A, A', P1; B, B', P2 with intercoxal sclerite; C, P3; D, P4. Scales: 50  $\mu$ m.

Subapically with only 1 small seta. Coxal endite long, with 2 bare setae. Basis with 1 endite, armed with 2 terminal setae and 1 subterminal bare setae. Exp and enp represented each by 2 long, bare setae.

Mx (Fig. 3D) with 2 syncoxal endites, the proximal one with 1 unipinnate spine and 1 long bare seta, the second one with 1 unipinnate seta and a longer bare one. Basis transformed into long claw,

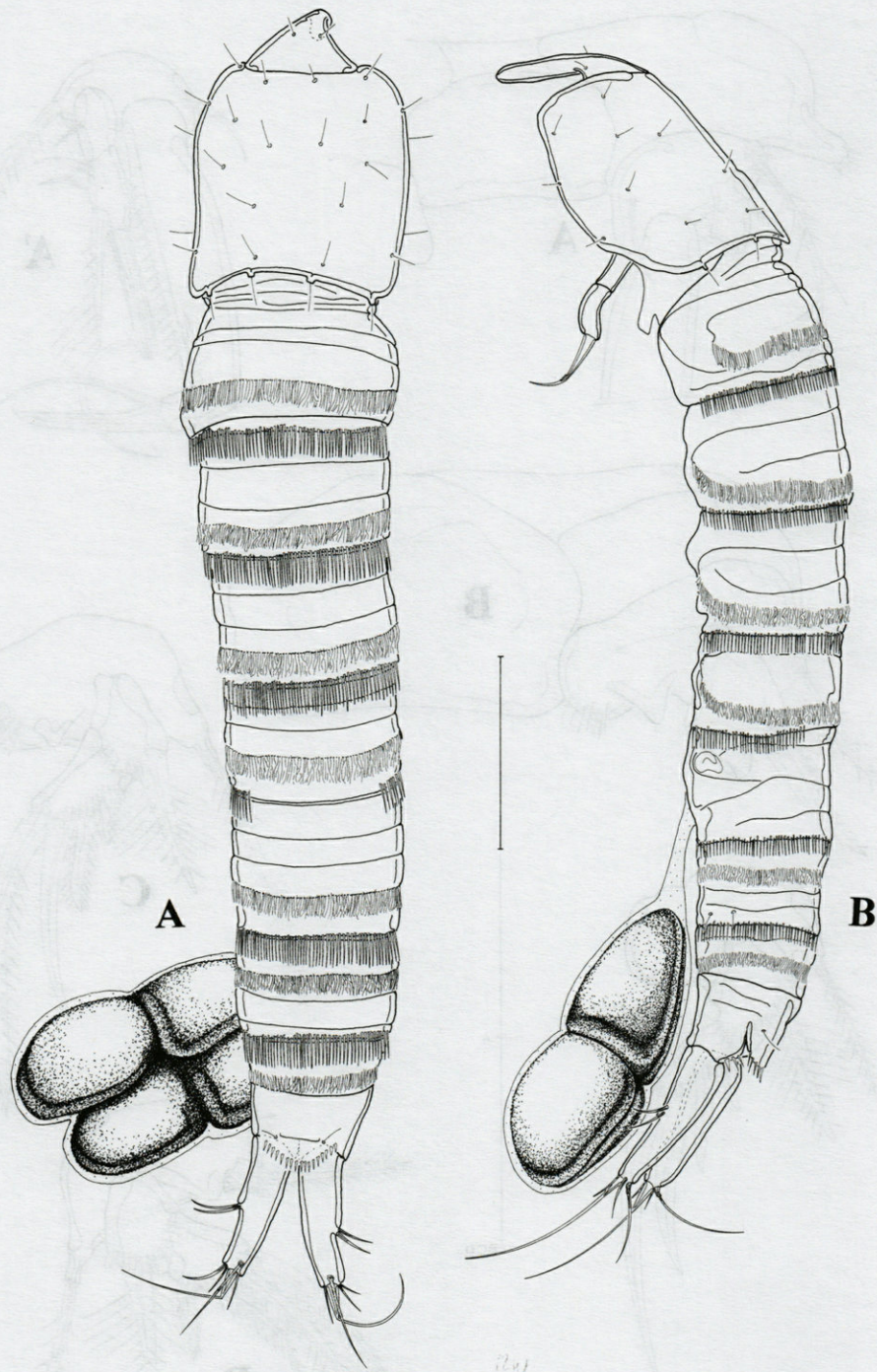


Fig. 5. - *Laophontisochra* sp., female. A, Habitus dorsal; B, Habitus lateral. Scale: 100  $\mu$ m.

accompanied by 1 smaller unipinnate seta. Basally with small tube pore (?). Enp small, with 2 bare setae.

Mxp (Fig. 3E) very long, prehensile. First segment small, interpreted here as praecoxa. Coxa separated from praecoxa by a strong fold, unarmed. Basis with row of long spinules on outer margin. Enp represented by long geniculated claw, which is accompanied by a small seta.

P1 (Figs. 4A, A') with 2-segmented exp and enp. Coxa projected on outer margin, with 1 crista. Basis with bipinnate outer seta and short bare inner seta. Exp1 with 1 small bipinnate outer seta. Exp2 laterally with 2 small bare setae, subterminally with 1 strong unipinnate seta, and terminally with 1 outer small bare and 1 very long sickle-shaped inner seta. Enp1 about twice as long as exp, without setation, but with row of small spinules along outer

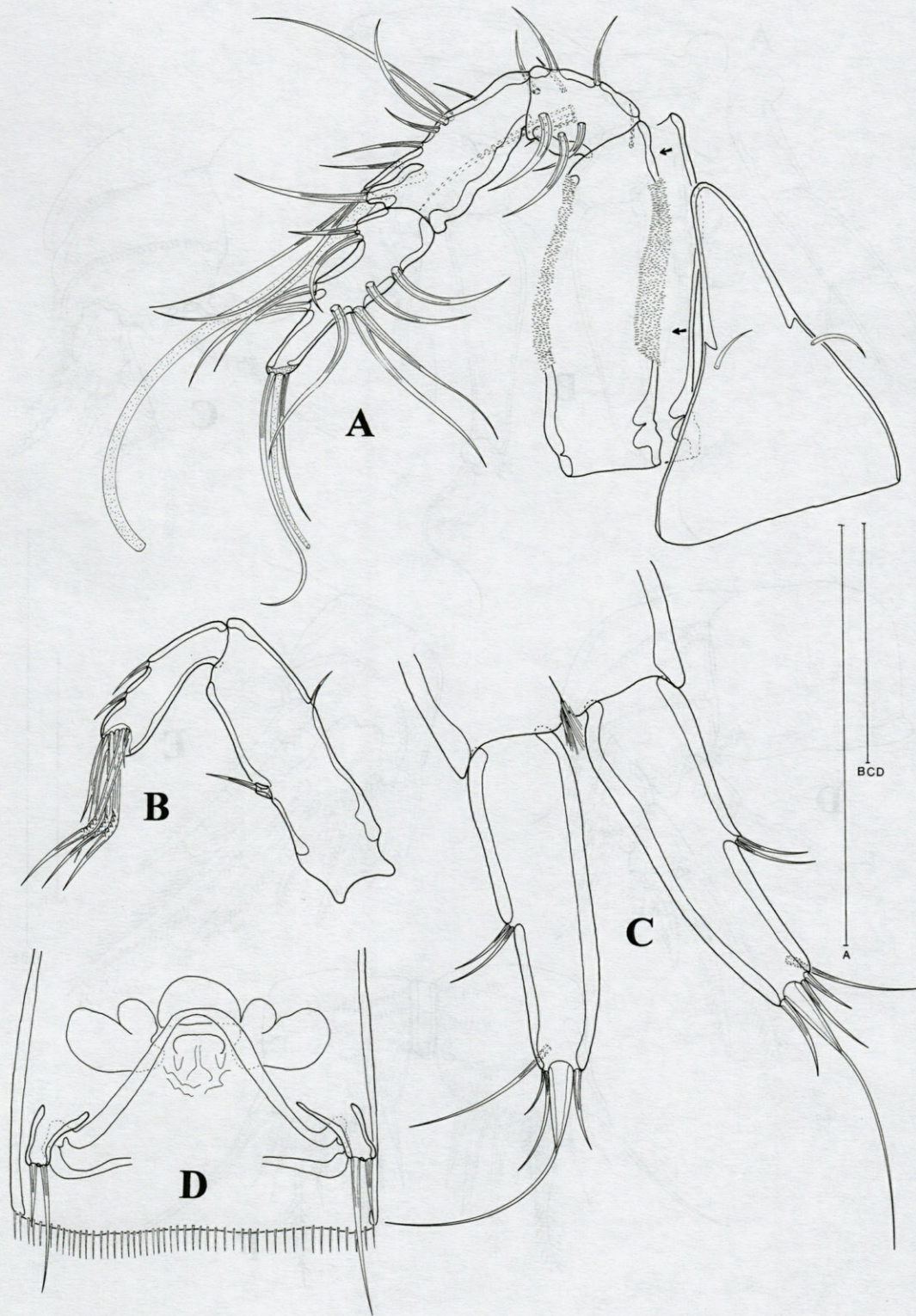


Fig. 6. — *Laophontisochra* sp., female. A, A1, dorsal view; B, A2; C, CR, ventral view; D, P6 and GDS. Scales: 50  $\mu$ m.

margin. Enp2 small, with 2 spinules on inner margin and with 1 claw and 1 long bare seta terminally.

P2 (Figs. 4B, B') small, lacking enp. Intercoxal sclerite forming broad plate. Praecoxa and coxa unarmed. Basis with bipinnate outer seta, several spi-

nules and triangular projection on inner side. Exp 2-segmented. Exp1 with 1 bipinnate outer spine, covered with row of spinules. Exp2 as long as exp1, with 4 strong bare spines on outer and terminal margin.

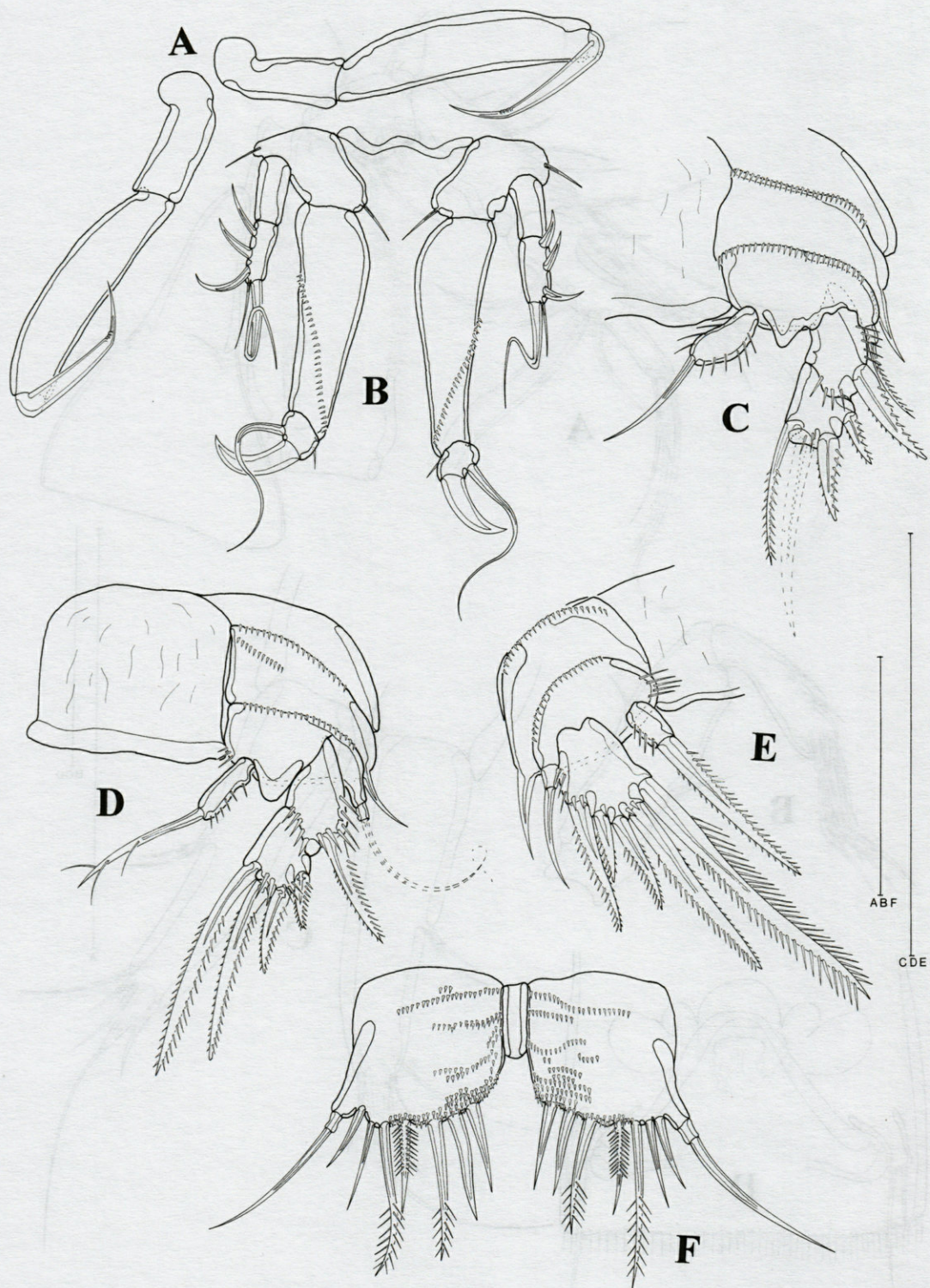


Fig. 7. — *Laophontisochra* sp., female. A, Habitus dorsal; B, Habitus lateral. Scale: 100  $\mu$ m.

P3 (Fig 4C) as P2, with the following differences: basal outer seta as long as exp, both lateral spines and inner terminal spines of exp2 bipinnate.

P4 (Fig. 4D) with 2-segmented exp and 1-segmented enp. Exp as in P3, with all setae and spines bipinnate. Enp with 1 long bipinnate seta.

P5 (Fig 2C) baseoenp and exp not fused, small intercoxal sclerite distinguishable. Benp with 1 inner seta and a row of spinules along caudal margin. Exp small, armed with 4 bipinnate setae.



GDS and P6 (Fig. 2C). Copulatory pore not distinguishable. P6 represented by 2 strong protuberances bearing 2 bare setae.

### *Laophontisochra* sp.

Material: female, mounted on 8 slides (labels UNIO-1999.016/1-8).

Locality: 53°59,7'S/70°33,0'W, 79 m depth (Northern Magellan Straits, station V.H. 954 of "Magellan Campaign" of RV "Victor Hensen").

During dissection the mouthparts and P1 became lost. The description of P1 and Mxp is based on examinations before dissection.

Habitus (Fig. 5A, B) similar to *L. maryamae* gen. et sp.n., length 620 µm. Caudal margins of body somites except last thoracic somite with row of spinules, subterminally with row of cuticular, hair-like spinules. Rostrum (Fig. 5, 6A) articulated, with 2 sensilla. Cphth covered with several sensilla. Telson with convex anal operculum carrying a row of spinules along its caudal margin.

CR (Fig. 6C) approximately 3 times longer than broad, without spinules. Setation: Setae I and II of almost equal length, set very closely together laterally at midlength. Seta III small, terminally on outer side. Seta IV longer than III, terminally on outer side of CR standing very close to III. Seta V the longest, biarticulated, proximal part broad and tapering posteriorly, distal part long and slender. Seta VI slightly smaller than IV, subterminally on inner side. Seta VII dorsally on distal half, arising from small knob.

A1 (Fig. 6A) 4-segmented. First segment longest, with 1 small bare seta. Segment covered with a pelt of fine cuticular "hairs". Second segment the smallest, bearing 9 bare setae. Third and fourth segment of nearly equal length. Third segment with 7 bare setae on inner margin. Subterminally with 2 projections, the first one bearing a single bare seta, the second one an aesthetasc and a slender seta. Fourth segment with 11 bare setae, of which two accompany a small aesthetasc terminally.

Setal formula: I-1/II-9/III-9+aes/IV-11+aes.

A2 (Fig. 6B) with allobasis and 1-segmented enp. Allobasis with small abexopodal seta. Exp unisegmented with small bare seta. Enp with 2 inner spines, terminally with 3 geniculated setae, and 3 bare ones.

Mouthparts not described.

Mxp (Fig. 7A) very long, with syncoxa and basis unarmed, prehensile. Enp represented by long geniculated claw, accompanying seta not distinguished.

P1 (Fig. 7B) with 2-segmented exp and enp. Presence of cristae not confirmed. Basis with very small outer and inner setae. Exp1 without setae. Exp2 laterally and subterminally with 3 small bare

setae, terminally with 1 outer small bare and 1 very long curved inner seta. Enp1 about twice as long as exp, without setae, but with transverse row of small spinules from proximal outer margin to inner distal on inner margin. Enp2 small, with 1 spinule on inner margin, terminally with 1 claw and 1 long and curved bare seta.

P2-P4 (Figs. 7C-E) small. P2 and P3 with 2-segmented exps and 1-segmented enps, P4 with 1-segmented rami. Intercoxal sclerite forming broad plate (Fig. 7D). Praecoxae and coxae with row of small spinules along their caudal margins. Praecoxae unarmed, coxae with thornlike apophysis (crista?). Basis with unipinnate outer seta on P2 and bare outer seta on both P3 and P4. P2 and P3 with triangular projection between exp and enp. P2 and P3 exp1 with 1 bipinnate outer spine, and covered with row of spinules. Exp2 as long as exp1, on P2 with 3 strong bipinnate spines on outer and terminal margin and 1 bipinnate seta subterminally on inner margin, on P3 with 4 strong bipinnate spines. P4 exp armed with 5 spines. Enp P2 with row of spinules along inner and outer margin and 1 bare seta terminally. P3 and P4 enps each with row of spinules along outer margin, and with 1 bipinnate seta terminally.

P5 (Fig. 7F) baseoenp and exp fused, forming single plate, with 1 outer basal seta and 7 setae on caudal margin. Intercoxal sclerite distinguishable.

P6 and GDS (Fig. 6D). Copulatory pore not clearly distinguishable, receptacula seminis well-developed. P6 represented by 2 setae arising from a projection.

## DISCUSSION

All three specimens resemble each other strongly in general body shape and appendage structure – the remarkably large mxp, the characteristic shape of the P1, the small peraeopods P2 to P4, and the shape of CR. On the other hand, several clear differences can be observed between the female from the Magellan Straits (*Laophontisochra* sp.) and the 2 specimens from the Patagonian continental slope (*L. maryamae* gen. et sp.n.) which suggests that there are two different species:

1. *L. sp.* has on its free thoracic somites, rows of hair-like spinules which are lacking in *L. maryamae* gen. et sp.n.;
2. Seta V on the CR is biarticulated in *L. sp.*, but unarticulated and pinnate in *L. maryamae* gen. et sp.n.;
3. The setation of A1 and A2 differs in both species;

4. In *L. sp.* there is a small 1-segmented exp on A2, which in *L. maryamae* gen. et sp.n. is represented only by a small seta;
5. The basis of the mxp of *L. maryamae* gen. et sp.n. bears a row of spinules, lacking in *L. sp.*;
6. The maxillipedal claw is accompanied by a small seta in *L. maryamae* gen. et sp.n., which is absent in *L. sp.*;
7. P1 differs in shape and ornamentation;
8. Peraeopods 2-4 differ considerably: P2 and P3 of *L. maryamae* gen. et sp.n. lack an enp, which is 1-segmented in *L. sp.*; P4 exp is 1-segmented in *L. sp.*, but 2-segmented in *L. maryamae* gen. et sp.n.;
9. Shape and setation of P5 differs markedly.

An attempt to assess the phylogenetic position of *Laophontisochra* gen.n. leads to the Laophontoidea which according to Huys (1990) is characterised among other things by the following features:

1. A2 with allobasis and 1 abexopodal seta;
2. Exp P1 without inner setae, exp3 with 4 setae;
3. Enp P1 2-segmented; enp1 very long, enp2 short, with 2 armature elements which overlap each other basally;
4. Male P6 armed with 2 setae.

Except for the last of these characters which cannot be ascertained because no males are as yet known in *Laophontisochra* gen.n. it shares all of the remaining features so that it can be regarded as a member of Laophontoidea. Within this group it shares two characters with Cristacoxidae Huys, 1990: 1. Presence of cristae on the P1 coxa of (known at least in *L. maryamae* gen. et sp.n.); 2. Mxp of all Cristacoxidae and of *Laophontisochra* gen.n. considerably remarkably long and of nearly the same shape;

Only the first of these is mentioned by Huys (1990), the second one is added here. However, Huys (1990) lists more characters as being autapomorphies of Cristacoxidae:

3. Cristacoxid males with extremely long and slender spermatophores;
4. A1 with outer spinous process on first segment;
5. A2 without exp;
6. Loss of abexopodal seta in A2;
7. Presence of modified seta on syncoxal endite of mx;
8. Setae of P1 exp3 geniculated;
9. "The fifth legs in both sexes have a neotenous origin" (Huys 1990, p.118).

As males are as yet unknown in *Laophontisochra* gen. n. character 3 cannot be compared. The same applies to character 8 because of the highly derived swimming legs of the new taxon. In

the remaining characters there is no agreement between *Laophontisochra* gen. n. and Cristacoxidae which could mean that a) *Laophontisochra* gen.n. does not belong to Cristacoxidae, or b) there are two groups in Cristacoxidae, viz. *Laophontisochra* gen. n. and a group comprising *Cristacoxa* Huys, 1990, *Cubanocleta* Petkovski, 1977, and *Noodtorthopsyllus* Lang, 1965. The latter group is characterised by the following autapomorphic characters: spinous process on first antennular segment (character 4 above), lack of A2 exp (character 5 above), modified seta on syncoxal endite of mx (character 7 above). *Laophontisochra* gen.n. on the other hand shows autapomorphic characters in its A1, swimming legs 1 to 4, etc.

Both these groups together form the Cristacoxidae on the basis of the following synapomorphies:

1. Cristae on the coxae of P1;
2. large mxps;
3. atrophy of A2 exp and abexopodal seta.

Thus, Cristacoxidae turn out to be composed not only of derived taxa but also of a more plesiomorphic one in the form of *Laophontisochra* gen.n. The md of *L. maryamae* gen. et sp. n. has 2 setae on its basis. This is a very primitive feature within Laophontoidea where it is so far known only from the laophontid *Esola bulligera* Farran, 1913. The 4-segmented A1 is also indicative of a basal position within Laophontoidea (cf. Huys 1990). The alternative of a broader taxon Cristacoxidae is favoured here instead of excluding *Laophontisochra* gen. n. from it and making cristae on the coxae of P1 the character of an even more inclusive taxon.

ACKNOWLEDGMENTS. – Grateful thanks are due to Prof Dr HK Schminke (Oldenburg) for comments on the manuscript. Mrs A Sievers (Oldenburg) helped with the English and French text of the manuscript.

## REFERENCES

- Arntz WE, Gorny M eds 1996. Cruise report of the Joint Chilean-German-Italian Magellan "Victor Hensen" Campaign in 1994. *Ber Polarforsch* 190, 113p.
- Ax P 1984. Das Phylogenetische System. Gustav Fischer Verlag Stuttgart, 349 p.
- Fahrbach E, Gerdes D eds 1997. Die Expedition ANTARKTIS XIII/4-5 des Forschungsschiffes "Polarstern" 1996. *Ber Polarforsch* 239, 126p.
- George KH 1998. A new Ancorabolidae (Crustacea, Copepoda) from the Beagle Channel (Chile). *Hydrobiologia* 379 (1/3): 23-32
- George KH 1999. Gemeinschaftsanalytische Untersuchungen ausgewählter Harpacticoida der Magellanregion, sowie erste similaritätsanalytische Vergleiche mit Assoziationen der Antarktis. *Ber Polarforsch* 327: 1-187.

- George KH 2001. First record of the genus *Ancorobolus* Norman, 1903 (Copepoda, Harpacticoida, Ancorabolidae) from the Southern Hemisphere, including analyses of copepodid development. *Senckenberg Biol* 81 (½): 23-36.
- George KH, Schminke HK 1998. First records of the genus *Ceratonotus* G.O. Sars, 1909 (Copepoda, Ancorabolidae) from the southern hemisphere, with the description of two new species. *Crustaceana* 71(7): 801-817.
- George KH, HK Schminke 1999. Sublittoral Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) from the Magellan Straits and the Beagle Channel (Chile) – preliminary results of abundances and generic diversity. *Scient Mar* 63(1): 133-137.
- Huys R 1990. A new family of harpacticoid copepods and an analysis of the phylogenetic relationships within the Laophontoidea T. Scott. *Bijdr Dierk* 60(2): 79-120.
- Huys R, Boxshall GA 1991. Copepod Evolution. Ray Soc. Publs 159, London, 468p.

*Reçu le 20 décembre 2000 ; received December 20, 2000*

*Accepté le 21 juin 2001 ; accepted June 21, 2001*



# ETAT DE SANTÉ DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE ET RÔLE DES ESPÈCES INVASIVES DANS LE GOLFE DU MORBIHAN (BRETAGNE, FRANCE)

*Health state of the benthic macrofauna and role of invasive species  
in the Morbihan Gulf (Brittany, France)*

A. AFLI\*, F. CHENIER

Université de Bretagne Occidentale, Institut Universitaire Européen de la Mer UMR 6539  
Écologie Benthique, Technopole Brest-Iroise, 29280 Plouzané, France

\* Adresse actuelle : Institut National des Sciences et Technologies de la Mer  
28, rue 2 mars 1934, 2025 Salammbô, Tunisie

\* e-mail : a\_afli@hotmail.com

MACROFAUNE BENTHIQUE  
ESPÈCES INVASIVES  
FACTEURS ÉDAPHIQUES  
GROUPES ÉCOLOGIQUES  
BRETAGNE

**RÉSUMÉ.** – La partie orientale du golfe du Morbihan présente actuellement une dégradation importante des peuplements face à un envasement général des fonds et à l'action conjuguée de différentes activités anthropiques (émissaires urbains, eutrophisation générale, activités de dragage...). Cette dégradation des peuplements benthiques est grave dans les parties estuariennes et peut évoluer vers une pollution maximale dans laquelle aucune vie benthique ne peut subsister. Par contre, dans les zones plus éloignées des rejets de polluants, les peuplements sont dans un état de déséquilibre pouvant basculer vers un état dégradé si les conditions environnementales ne s'améliorent pas. Dans le cas contraire, on peut espérer un retour à l'état normal dans lequel des espèces sensibles dominent, comme c'est le cas dans la partie aval. Ces contraintes environnementales font que le recrutement de la Palourde japonaise se réduit de nos jours bien que ce soit une espèce tolérante. Dans ces conditions, la Crépidule, de caractère plus opportuniste quant à l'utilisation des ressources (habitat et nourriture), pourra coloniser demain les territoires occupés aujourd'hui par la Palourde japonaise (infralittoral supérieur). En les colonisant, elle les rend impropres à l'installation de cette dernière. Quant à la Cyclope, autre espèce invasive, la possibilité d'extension semble plus limitée car elle n'a pas de phase larvaire planctonique. Elle se cantonnera vraisemblablement aux espaces laissés disponibles par les autres espèces, notamment dans les parties les plus estuariennes.

BENTHIC MACROFAUNA  
INVASIVE SPECIES  
EDAPHIC FACTORS  
ECOLOGICAL GROUPS  
BRITTANY

**ABSTRACT.** – The eastern part of the Morbihan gulf shows an important degradation of the benthic assemblages linked with the more muddy environment and the complexity of anthropic mixed constraints (sewage, general eutrophication, dredging activities...). This degradation is severe in the estuarine parts and can reach a maximal pollution where no macrobenthic organism can survive. On the other hand, in the areas more distant from the effluent sources, the assemblages are in an unbalance state which can turn to a real degraded state if the environmental conditions do not improve. Otherwise, we can expect a return at the normal state, in which sensitive species dominate, as the case in the more downstream part. These environmental constraints make that the recruitment of the Japanese clam is reduced nowadays. Also, it seems obvious that *Crepidula*, of more opportunist nature in the use of the resources (habitat and food), can occupy tomorrow the spaces occupied today by the Japanese clam (infralittoral fringe). While occupying them, *Crepidula* makes them unsuitable to the installation of the clam. As for the *Cyclope*, another invasive species, the possibility of extension seems more limited, and it will be confined with spaces left available by the other species, in particular in the estuaries.

## INTRODUCTION

Les écosystèmes côtiers, à l'interface terre-mer, sont le siège d'apports terrigènes divers. Les rivières déversent des quantités croissantes de nutriments provenant des terres agricoles enrichies par les engrais et de rejets d'élevage et industriels. Ces produits, parvenus en mer dans un milieu fermé ou semi-fermé, se décantent ; c'est le cas de la partie orientale du golfe du Morbihan. Les peuplements macrofauniques, dans de telles conditions, constituent un outil efficace pour déceler les premiers signes d'eutrophisation et de dégradation (Hily 1984). Aujourd'hui l'interprétation de ces changements n'est pas aisée car l'homme a favorisé aussi le développement d'espèces invasives, de caractère plus tolérant ou opportuniste par rapport aux espèces natives plus sensibles (Zibrowius 1994). Certaines prennent une place secondaire et ne modifient pas l'équilibre au sein de l'écosystème, comme par exemple le Gastéropode *Cyclope neritea*. D'autres, comme la Crépidule (*Crepidula fornicata*), semblent profiter de l'excès de matière nutritive et imposent un nouvel équilibre à l'écosystème pouvant aller jusqu'à l'exclusion de certaines espèces natives en modifiant les conditions du milieu (Coum 1979). D'après De Montaudouin & Sauriau (1999), la présence de la Crépidule attire une faune particulière constituée essentiellement d'espèces opportunistes comme les Capitellidés *Capitella capitata*, *Heteromastus filiformis*, *Notomastus latericeus* et le Cirratulidé *Tharyx marioni*, avec des densités élevées. Dans ces conditions, les espèces sensibles comme *Owenia fusiformis* disparaissent. C'est à un tel scénario que cet article apporte sa contribution.

## LE SITE

Le golfe du Morbihan est une dépression du sud littoral breton d'environ 115 km<sup>2</sup> de superficie. Il est divisé en 2 bassins par l'île aux Moines. Dans le bassin oriental (Fig. 1), sujet de cette étude, émergent plusieurs îles et îlots, les plus importantes sont Arz, Ilur, Tascon, Bailleron, Boédé... La profondeur de ce bassin est inférieure à 5 m, excepté dans le chenal d'Arz et au nord de l'île d'Arz où elle peut atteindre, voire dépasser les 10 m. Dans ce bassin oriental, très abrité, plus de la moitié de la surface du golfe découvre, lors des marées basses, sous forme de vastes vasières. A pleine mer, l'eau pénètre profondément dans les estuaires comme en rivière de Noyal et une bonne homogénéisation verticale de la colonne d'eau est assurée par la violence des courants entre les îles (Marcos *et al.* 1995). Néanmoins, d'après ces auteurs, si le renouvellement des eaux dans la partie occidentale dure

de 2 à 3 j celui de la partie orientale est beaucoup plus lent du fait du ralentissement du courant par l'ensemble des îles. Le bassin oriental du golfe du Morbihan est par ailleurs le réceptacle d'un bassin versant couvrant plus de 260 km<sup>2</sup> organisé autour des deux rivières principales, il s'agit des rivières de Noyal et de Vannes.

## MATERIEL ET METHODES

Deux campagnes en mer ont été effectuées en octobre 1995 et en novembre 1997. La première a été réalisée à la benne Smith McIntyre. Cet engin prélève une surface de 0,1 m<sup>2</sup> et peut pénétrer jusqu'à 10 cm de profondeur. Les prélèvements ont été tamisés sur une maille carrée de 1 mm de côté. Les 75 stations, situées dans l'étage infralittoral, ont été réparties d'une façon aléatoire (Fig. 1), elles ont été repérées géographiquement par l'intersection de 2 alignements fixes (clocher, balise, cale...). Trois prélèvements ont été effectués à chaque station, 2 pour les analyses biologiques et un pour les analyses granulométriques. La 2e campagne entre dans le cadre du programme IFREMER pour l'évaluation du stock de Palourdes japonaises (*Ruditapes philippinarum*) dans le golfe du Morbihan. Les secteurs visités (Fig. 1 ; strates A, B, C, D, E) correspondent à l'étage médiolittoral et à la frange supérieure de l'étage infralittoral. Ils ont été échantillonnés à raison de plusieurs prélèvements par strate à l'aide de la benne Hamon qui prélève une superficie de 0,25 m<sup>2</sup> et peut pénétrer jusqu'à 20-25 cm de profondeur. Les prélèvements ont été tamisés sur une maille carrée de 5 mm de côté, ce qui rend la comparaison des peuplements impossible. Par contre cette mission a permis d'évaluer les interactions biotiques éventuelles entre les espèces invasives, la Palourde japonaise et les Palourdes indigènes (*Tapes* spp.) dans ces secteurs.

Au laboratoire, les prélèvements biologiques ont été triés individuellement, et les animaux ont été conservés dans l'alcool (70 %) et identifiés au niveau spécifique.

Analyse granulométrique : 100 g de sédiment séché dans une étuve à 60° C pendant 48h ont été tamisés sur une colonne de 14 tamis « AFNOR ». La méthode du diagramme ternaire de Shepard (1954) a été utilisée pour catégoriser les sédiments, elle consiste à placer les stations sur ce diagramme en fonction de 3 fractions sédimentaires : pélites (< 63 µm), sables (63-2000 µm) et graviers (> 2000 µm). Pour classer les sédiments, on a fait référence aux principes de classification de Chassé et Glémarec (1976).

Le regroupement des stations faunistiquement homogènes est réalisé grâce à la Classification Ascendante Hiérarchique ou CAH (Benzécri *et al.* 1984, Legendre & Legendre 1984), qui procède à la construction des classes (groupes) par agglomération successive des objets 2 à 2 et qui fournit une hiérarchie de partition des objets. La méthode la plus adaptée à nos données et aux résultats recherchés est celle de Ward (1963), utilisant la distance euclidienne. Les données ont subi une transformation logarithmique en log<sub>10</sub> (x+1) afin de donner une importance aux espèces rares par rapport aux espèces dominantes. Ensuite, un nom composé du type du sédi-

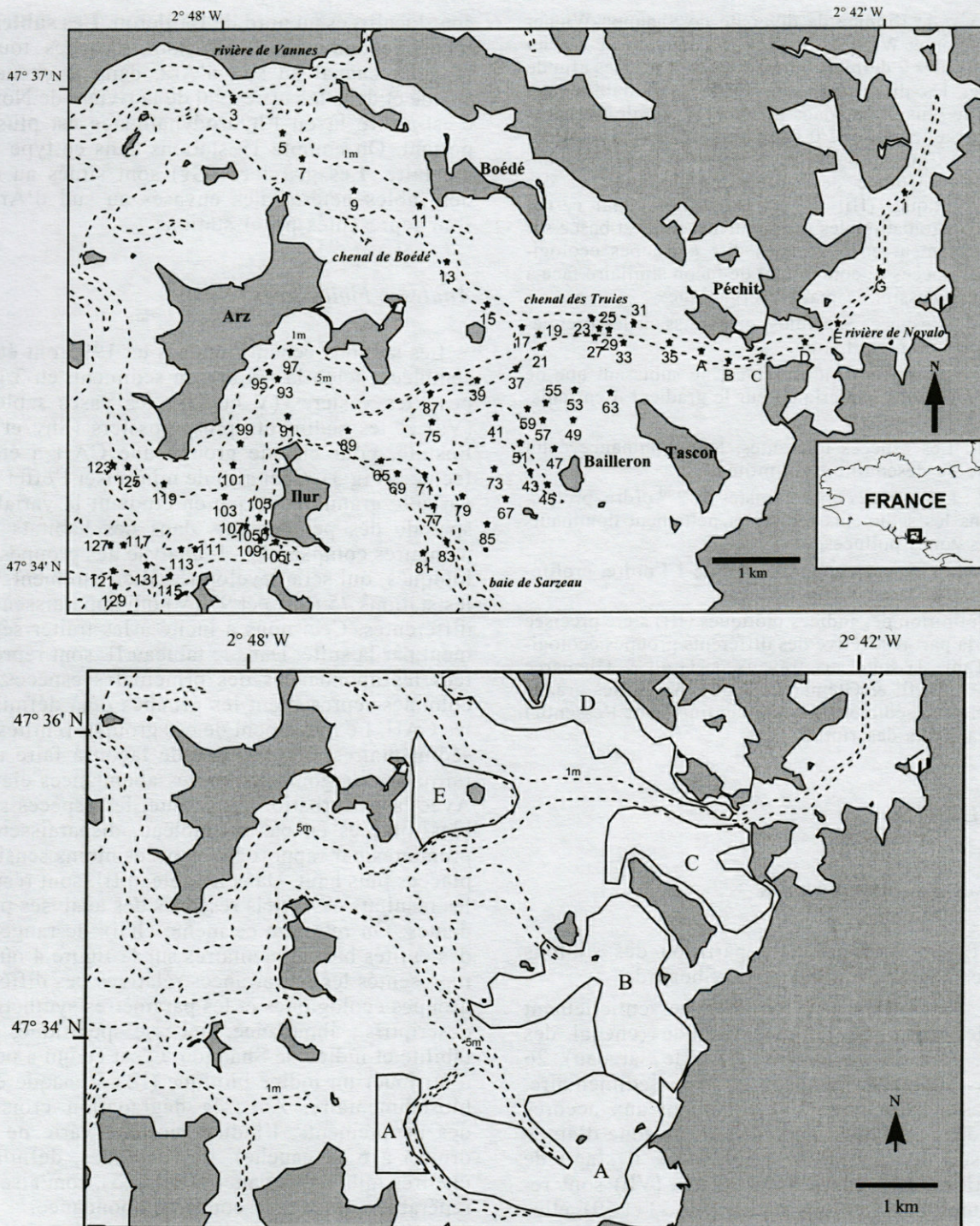


Fig. 1. – Haut : Localisation géographique de la zone d'étude et des stations échantillonnées en 1995 avec la benne Smith McIntyre. Bas : Localisation géographique des prélèvements réalisés avec la benne Hamon en 1997 et regroupés par strate.

Top : Geographical location of the studied area and stations sampled in 1995 using the Smith McIntyre grab. Below : Geographical location of the samplings realized in 1997 using the Hamon grab, grouped by zones.

ment suivie de l'espèce (ou les espèces) dominante(s) identifie chaque groupe. C'est ainsi que le terme « vases à *Melinna palmata* » par ex signifie que le milieu sédimentaire correspond à des vases et qu'il est habité par une macrofaune benthique dont l'espèce caractéristique est *M. palmata*.

Parallèlement, les densités des principales espèces ainsi que les paramètres synthétiques descriptifs de chaque entité biosédimentaire ainsi définie, sont déterminés. Il s'agit de la richesse spécifique S (nombre cumulé des espèces trouvées dans chaque station ou groupes de stations), de l'abondance A (nombre

d'ind./m<sup>2</sup>), de l'indice de diversité de Shannon-Wiener H' (Shannon et Weaver 1963) et de l'équitabilité E (Pielou 1966). Les 2 derniers paramètres sont utilisés afin de comparer les diversités entre elles. L'équitabilité est l'indice le plus utilisé dans la comparaison de plusieurs diversités, elle varie de 0 quand une ou 2 espèce(s) domine(nt) à 1 quand toutes les espèces ont la même abondance. La méthode des groupes écologiques et des indices biotiques (Hily 1984) est utilisée pour cerner l'état de dégradation des peuplements. Elle est basée sur le regroupement en 5 groupes dits « groupes écologiques » d'espèces se comportant de façon similaire face à des taux excessifs de matière organique :

- I : Les espèces sensibles, disparaissant les premières lors d'une perturbation.

- II : Les espèces indifférentes, ne subissant que de faibles variations numériques sur le gradient d'enrichissement organique.

- III : Les espèces tolérantes, leur dominance étant un signe de déséquilibre du milieu.

- IV : Les espèces opportunistes de 2<sup>nd</sup> ordre, proliférant dans les sédiments réduits et nettement dominants dans les zones polluées.

- V : Les espèces opportunistes de 1<sup>er</sup> ordre, proliférant dans les milieux très pollués.

La définition des indices biotiques (IB) a été précisée grâce à la part respective des différents groupes écologiques (Tabl. I) suite aux travaux de Grall & Glémarec (1997) et d'Afli & Glémarec (2000). Ainsi, des grands ensembles biosédimentaires sont définis avec l'essentiel des paramètres descriptifs.

## RESULTATS

### Analyses granulométriques

La figure 2 montre la répartition des stations dans le diagramme ternaire de Shepard.

**Les vases (V)** sont réparties essentiellement dans le centre de la zone d'étude (chenal des Truies, nord de Bailleron, rivière de Sarzeau), 26 stations sont classées dans ce type sédimentaire. **Les vases sableuses (Vs)** se situent aux accores des chenaux (platiers au centre de la zone d'étude et au sud d'Arz, rivière de Noyal), il s'agit de 22 stations. **Les vases hétérogènes (Vh)** sont représentées par 2 stations seulement (53 et 59), elles

sont localisées au nord de Bailleron. **Les sables hétérogènes envasés (Shv)** sont réparties tout au long du chenal au sud d'Arz, dans le chenal de Boédé et dans la partie aval de la rivière de Noyal, c'est-à-dire là où l'hydrodynamisme est plus important. On compte 19 stations dans ce type sédimentaire. **Les graviers (Gr)** sont situés au cœur des sables hétérogènes envasés au sud d'Arz, et sont représentés par 4 stations.

### Analyses biologiques

Les stations échantillonnées en 1995 ont été assemblées, selon la texture du sédiment, en 3 groupes : les vasières (V et Vh), les vases sableuses (Vs) et les sédiments plus grossiers (Shv et Gr). Ensuite, pour chaque groupe une CAH a été effectuée (Fig 3). Ceci afin de minimiser l'effet de la variable granulométrique en étudiant la variabilité spatiale des peuplements dans des habitats sédimentaires comparables. L'analyse des groupes écologiques, qui sera développée ultérieurement, isole les stations 75 (Shv) et 97 (V) qui apparaissent très différentes. Ceci nous a incité à les traiter séparément par la suite. Dans le tableau II, sont représentées les abondances des principales espèces. Les colonnes représentent les groupes déjà définis par les CAH. Le rangement de ces groupes (entités biosédimentaires) a été choisi de façon à faire apparaître une diagonalisation des abondances élevées. Avec la perturbation croissante, les espèces sensibles, placées en bas du tableau, disparaissent les premières par rapport aux espèces moins sensibles, placées plus haut. Dans le tableau III, sont résumés les résultats essentiels ressortis des analyses précédentes. On retrouve ce même choix de rangement des entités biosédimentaires sur la figure 4 où sont représentés les importances relatives des différents groupes écologiques et les paramètres synthétiques descriptifs ; abondance, richesse spécifique, équitabilité et indice de Shannon. C'est ce qui a permis d'attribuer un indice biotique (IB) à chaque entité biosédimentaire. Avec la dégradation croissante des peuplements, l'indice biotique varie de 0 (à droite) à 6 (à gauche). Les écotones, définis par une très faible abondance (IB 3 et 5), sont aisément repérables grâce à la courbe d'abondance.

Table I. – Pourcentages des groupes écologiques pour chaque étape de dégradation ou indice biotique (IB). In Afli et Glémarec 2000.

Percentages of the ecological groups for each state of degradation or biotic index (IB). In Afli et Glémarec 2000.

groupes écologiques (%)	indices biotiques					
	0	0-2	2	0-4	4	6
I	> 40	20-40	20-40	20-40	< 20	
III	20-40	20-40	> 40	< 20	20-40	< 20
IV	< 20	< 20	< 20	20-40	> 40	20-40
V						> 40



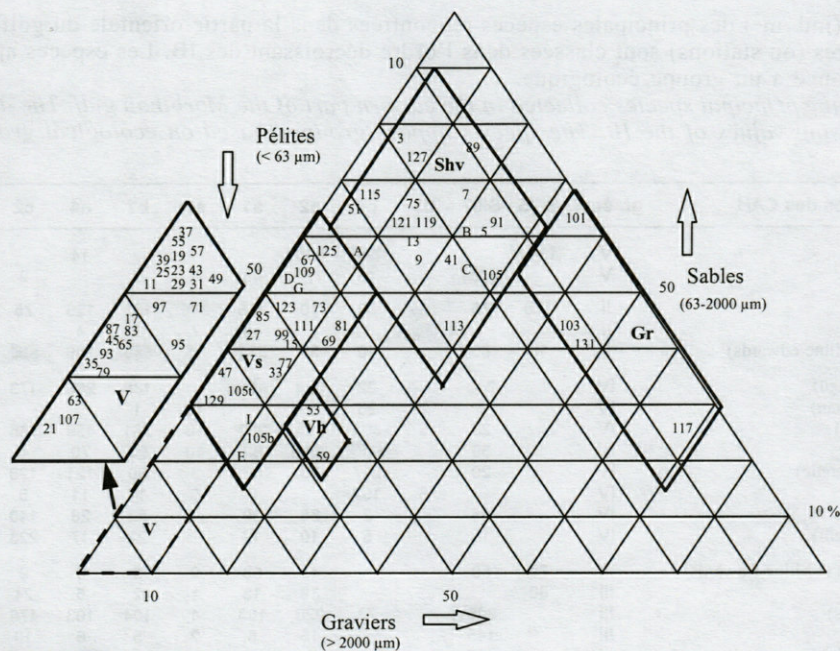


Fig. 2. – Diagramme ternaire de Shepard permettant de grouper les stations échantillonnées en 5 grands ensembles sédimentaires. V : vases, Vs : vases sableuses, Vh : vases hétérogènes, Shv : sables hétérogènes envasés, Gr : graviers. *Triangular diagram of Shepard allowing to group the stations in 5 sedimentary units. V : muds, Vs : sandy muds, Vh : heterogeneous muds, Shv : muddy heterogeneous sands, Gr : gravels.*

### Les vasières (V)

Les vasières (vases franches et vases hétérogènes) sont réparties dans la zone centrale. L'analyse de la CAH (Fig. 3a) montre qu'à une distance de 10 (distance euclidienne), 4 groupes sont identifiés et la station 11 reste isolée.

Le groupe 1 est composé de 9 stations. Trois d'entre elles (93, 95 et 97) sont situées entre Arz et Ilur, et les autres dans le platier au nord de l'île de Bailleron. Les espèces caractéristiques sont *Cirri-formia tentaculata* et *Melinna palmata*. La compacité du sédiment remarquée lors des prélèvements nous incite à nommer ce groupe vases compactes (Vc). Les valeurs de S, A et E y sont respectivement de 149 espèces, 4911 ind./m<sup>2</sup> et 0,71. Le groupe 2 est formé de 2 stations (53 et 59) localisées au cœur des vases compactes au nord de l'île de Bailleron, ce sont les vases hétérogènes (Vh). Leur peuplement est le plus riche en terme d'abondance (10135 ind./m<sup>2</sup>) de toute la zone d'étude. Par contre, la richesse spécifique est la plus faible par rapport aux peuplements des vases (93 espèces). Ceci veut dire que les espèces caractéristiques *Tharyx marioni* et les *Microdeutopus* spp. dominent largement, expliquant ainsi la plus faible valeur de l'équitabilité (0,64). Le groupe 3 groupe 8 stations dont une (45) est localisée à l'ouest de l'île de Bailleron. Les autres se situent dans le chenal des Truies, ce sont des vases molles (Vm) caractérisées par *Nephtys hombergii* et les *Cerastoderma* spp. L'abondance et la richesse spécifique sont les plus faibles par rapport à tous les peuplements des va-

ses, elles atteignent respectivement 93 espèces et 1326 ind./m<sup>2</sup> avec une équitabilité de 0,70.

Le groupe 4 est composé de 8 stations, 3 (25, 29 et 37) sont situées dans le chenal des Truies, une (107) à l'ouest d'Ilur et les autres dans la rivière de Sarzeau. La richesse spécifique (156 espèces) est la plus élevée par rapport à tous les peuplements des vases. Les valeurs de A et E sont respectivement de 5440 ind./m<sup>2</sup> et 0,63, et les espèces caractéristiques sont *Melinna palmata* et *Euclymene oerstedii*.

### Les vases sableuses (Vs)

Afin de comparer les stations de vases sableuses, une analyse comparable est menée pour ce type sédimentaire (Fig. 3b). Trois groupes bien cohérents sont apparus à la même distance (10) qu'au cas précédent :

Le groupe 1 comprend 3 stations situées au sud d'Arz, dans le chenal entre cette île et l'île aux Moines. C'est le site le plus aval. Les espèces caractérisant ce groupe sont *Abra alba* et *Nucula tur-gida*, et les valeurs de S, A et E sont respectivement de 123 espèces, 4794 ind./m<sup>2</sup> et 0,77.

Le groupe 2 est le plus important, il est constitué des 12 stations de platier au centre de la zone d'étude. Le peuplement correspondant à ce groupe est le plus riche par rapport aux autres peuplements des Vs, en terme d'abondance (6096 ind./m<sup>2</sup>) et aussi en terme de richesse spécifique (186 espèces). Par contre l'équitabilité y est la plus faible

Table II. – Densités (ind./m<sup>2</sup>) des principales espèces rencontrées dans la partie orientale du golfe du Morbihan. Les entités biosédimentaires (ou stations) sont classées dans l'ordre décroissant des IB. Les espèces apparaissent en fonction de leur appartenance à un groupe écologique.

Densities (ind./m<sup>2</sup>) of the principal species collected in the eastern part of the Morbihan gulf. The assemblages are placed along the decreasing values of the IB. The species appear grouped based on ecological groups.

espèces / groupes des CAH	gr. écol.	S.75	S.97	b3	c4	a2	a1	a3	b2	a4	c2	c1	c3	b1	c5
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius)	V	1340			707	318		1		14		12	2	1	9
Nematode spp.	V		4785		15	170	48		2		9	2	5	2	20
<i>Nephtys hombergii</i> (Savigny)	II	150	75	158	33	10	196	309	107	125	75	7	22	16	6
<i>Cyclope neritea</i> (Linné)	II			50			18	7	3	4					
<i>Marphysa bellii</i> (Audouin et Milne-edwards)	II	10	80		10	38	334	15	586	189	596	251	207	78	68
<i>Cirriformia tentaculata</i> (Montagu)	IV		340		22	308	666		138	266	173	45	37	33	21
<i>Streptosio shrubsolii</i> (Buchanan)	IV		5	2	23			78	1						
<i>Chaetozone setosa</i> (Malmgren)	IV	25	5		303	805	283	48	281	459	136	164	404	421	103
<i>Tharyx marioni</i> (Saint Joseph)	IV		30		5482	2885	62	10	93	70	4	7		2	48
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède)	IV		20		217	23	66	3	80	121	128	33	86	70	31
<i>Polydora caeca</i> (Oersted)	IV			5	152		6	0	14	11	5	25	20	12	4
<i>Caulerielia alata</i> (Keferstein)	IV		45		2	68	29		52	28	140	234	127	41	125
<i>Caulerielia bioculata</i> (Keferstein)	IV		15		5	10	12		22	17	223	128	4	2	35
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin et Milne-Edwards)	III	70	50			43	63	9	5	4	9	9	7	6	1
<i>Gammarella fucicola</i> (Leach)	III	60				38	13	1	2	5	24	21	1		95
<i>Notomastus latericeus</i> (M. Sars)	III		880		73	228	183	4	104	103	476	68	68	44	13
<i>Abra ovata</i> (Philippi)	III		145			15	8	2	5	6	10	1	18	28	
<i>Euclymene oerstedii</i> (Claparède)	III		175		35	3	114	21	380	483	335	21	275	254	43
<i>Melinna palmata</i> (Grube)	III	20	110	12	143	5	769	176	2006	1859	1104	161	650	205	21
<i>Apsedes latreilli</i> (Milne-Edwards)	III		5			260	75	4	24	8	780	227		2	19
<i>Crepidula fornicata</i> (Linné)	III			45	75	500	286	51	54	35	48	804	2		9
<i>Cyathura carinata</i> (Kr. er)	III				58		5	0	162	33	19	244			16
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu)	III		15			248	14	3	29	1	26	58	9	57	5
<i>Corophium</i> sp.	III		10			75	11		37	3	21	173	71	24	454
<i>Abra alba</i> (Wood)	III		50		2	5	15	8	49	75	50	12	109	674	5
<i>Scalibregma inflatum</i> (Rathke)	III								10	1	6	11	53	15	129
<i>Cerastoderma lamarcki</i> (Reeve)	III						1	48	1	1					
<i>Cerastoderma edule</i> (Linné)	III			35	2		38	81		1		51	3	7	
<i>Loripes lucinalis</i> (Lamarck)	I	130	10				15	1	6	16	5		1	7	
<i>Microdeutopus</i> sp.	I	90	430	3	5	1710	146	8	58	23	49	94	66	50	105
<i>Amphitoe rubricata</i> (Montagu)	I		50			98	96	5	23	6	41	6	1		1
<i>Megalomma vesiculosum</i> (Montagu)	I	50	20		3	138	59	3	17	6	20	4	7	13	5
<i>Microdeutopus anomalous</i> (Rathke)	I	30	35		7	395	46		6	1	4	15	22	14	24
<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin)	I		30	2	3	50	476	119	460	189	345	102	31	16	5
<i>Ampelisca brevicornis</i> (Da Costa)	I			12	5		12	78	50	30	5	3	26	55	1
<i>Gammarus locusta</i> (Linné)	I					313	1		0		1	2	1	7	1
<i>Aora typica</i> (Kr. er)	I		35			158	23	4	14	6	34	31	19	38	5
<i>Ampelisca tenuicornis</i> (Liljeborg)	I						15	10	177	295	56	56	996	407	75
<i>Clymenura clypeata</i> (Saint Joseph)	I						4		164	1	41	6	41	188	
<i>Phtisica marina</i> (Slabber)	I				3	145	48	0	85	20	84	96	141	63	44
<i>Terebellides stroemi</i> (M. Sars)	I		50		2	13	39	2	52	76	14	35	23	21	76
<i>Clymene modesta</i> (Quatrefages)	I								29	15	215	26	76	81	31
<i>Lanice conchilega</i> (Pallas)	I						13		1	1	183	1	35	7	
<i>Harpinia pectinata</i> (G.O. Sars)	I						12	6	40	93	99	8	42	158	6
<i>Pomatoceros triqueter</i> (Linné)	I					5	8	3	2	0	24	141	1		300
<i>Ampelisca diadema</i> (Da Costa)	I						8	2	47	119	5	108	152	102	10
<i>Golfingia elongata</i> (Keferstein)	I				10	28	1	14	10	63	107	11	4		8
<i>Caprella acanthifera</i> (Leach)	I											83			996
<i>Melita gladiosa</i> (Bate)	I								1	3	8	27	8	2	489
<i>Amphipholis squamata</i> (Chiaje)	I	20				30	34	37	6	9	16	49	20	5	313
<i>Janira maculosa</i> (Leach)	I									1		9			158
<i>Nucula nitidosa</i> (Winckworth)	I					3	6	16	14	63		1	65	482	5
<i>Photis longicaudata</i> (Bate et Westwood)	I									9	1		8	148	1
<i>Iphinoe</i> sp.	I	10		2		3	24	4	24	39	83	4	34	112	3

(0,62). Les espèces caractérisant ce groupe sont *Melinna palmata* et *Marphysa bellii*.

Le groupe 3 est composé des 4 stations de la rivièrre de Noyal (D, E, G et I), de deux stations du centre (27 et 33) et d'une station du secteur Arz-Ilur (99). Ce groupe est nettement différent des autres puisqu'il est complètement isolé dans la CAH. Le peuplement correspondant est le plus pauvre qualitativement (23 espèces) et quantitativement

(370 ind./m<sup>2</sup>) de toute la zone de l'étude, avec une équitabilité de 0,69. Dans ce groupe, les espèces caractéristiques sont *Nephtys hombergii* et *Cyclope neritea*.

#### Les sables hétérogènes envasés (Shv) et les graviers (Gr)

Les sables hétérogènes envasés et les graviers sont incorporés ensemble dans l'analyse. La CAH

Table III. – Correspondances des groupes de stations définis grâce aux CAH et des entités biosédimentaires.  
Correspondences between groups of stations defined by the CAH and different sedimentary assemblages.

groupes des CAH	stations	entités biosédimentaires	localisations
a1	(97),95,93,49,63, 57, 55, 43, 31	Vc à <i>Melinna palmata-Cirriiformia tentaculata</i>	île de Bailleron
a2	59, 53	Vh à <i>Tharyx marioni</i>	île de Bailleron
a3	45, 35, 87, 39, 25, 21, 19, 17	Vm à <i>Nephtys hombergii</i>	chenal des Truies
a4	71, 83, 79, 65, 107, 37, 23, 29	V à <i>Melinna palmata-Euclimene oerstedii</i>	rivière de Sarzeau
b1	129, 125, 123	Vs à <i>Abra alba-Nucula turgida</i>	sud d'Arz
b2	105t, 105b, 109, 69, 77, 81, 67, 47, 15, 85, 73, 111	Vs à <i>Melinna palmata-Marphysa bellii</i>	zone centrale
b3	33, 27, I, G, E, D, 99	Vs à <i>Nephtys hombergii-Cyclope neritea</i>	rivière de Noyal
c1	105, 91, 89, 51, 5	Shv à <i>Crepidula fornicata</i>	zone centrale
c2	7, 41, 13, 9, 3	Shv à <i>Melinna palmata-Apseudes latreilli</i>	chenal de Boédé
c3	127, 121, 115, 113	Shv à <i>Ampelisca tenuicornis</i>	sud d'Arz
c4	(75), C, B, A	Shv à <i>Tharyx marioni-Capitella capitata</i>	rivière de Noyal
c5	131, 119, 117, 103, 101	Gr à <i>Caprella acanthifera</i>	sud d'Arz
	75	Shv à <i>Capitella capitata</i>	zone centrale
	97	V à <i>Nematode spp.</i>	sud d'Arz

effectuée sur cet ensemble (Fig. 3c) distinguée, à une distance de 10, 5 groupes de stations :

Le groupe 1 contient 5 stations ; une localisée dans le chenal de Boédé (5), une à l'ouest de Bailleron (51) et les autres entre Arz et Ilur. La valeur de A est la plus faible des 5 groupes définis (4594 ind./m<sup>2</sup>). Par contre, celle de S est la plus élevée (163 espèces). Alors que la valeur de l'équitabilité est relativement moyenne (0,71). *Crepidula fornicata* est l'espèce caractéristique de ce groupe.

Le groupe 2 est composé de 4 stations situées dans le chenal de Boédé et une appartenant à la région centrale de la zone d'étude (41). La station 3 correspond plus, en terme de granulométrie, à un sable fin envasé. Les espèces caractéristiques de ce groupe sont *Melinna palmata* et *Apseudes latreilli* et les valeurs des paramètres synthétiques descriptifs S, A et E sont respectivement 130 espèces, 6569 ind./m<sup>2</sup> et 0,69.

Le groupe 3 est composé de 4 stations situées au sud d'Arz, il correspond plus à des sables fins envasés, quoique la station 113 est bien un sable hétérogène envasé. Dans ce groupe, l'Amphipode *Ampelisca tenuicornis* est l'espèce caractéristique. Si les valeurs de S (141 espèces) et de A (4972 ind./m<sup>2</sup>) sont relativement moyennes, celle de E (0,74) est la plus élevée par rapport aux autres groupes.

Le groupe 4 est composé de 4 stations. Les stations A, B et C, situées dans la rivière de Noyal, sont bien regroupées par l'analyse, bien que la station A corresponde plus à un sable fin envasé

proche d'une vase sableuse. Dans ce groupe, la richesse spécifique (65 espèces) ainsi que l'équitabilité (0,45) sont les plus faibles, et l'abondance (7580 ind./m<sup>2</sup>) est la plus élevée dans les 5 groupes définis. Ceci montre que les espèces caractéristiques *Tharyx marioni* et *Capitella capitata* dominant largement leur peuplement.

Le groupe 5 correspond aux 4 stations de graviers et une station de Shv (119), toutes situées au sud d'Arz. Les valeurs de S et de A sont respectivement de 154 espèces et 4879 ind./m<sup>2</sup>, et l'équitabilité (0,74) est la même que dans le groupe 3. *Caprella acanthifera* est caractéristique de ce groupe.

Concernant les deux stations complètement isolées par les CAH, l'analyse montre qu'à la station 97 le peuplement est plus riche en terme d'abondance (7695 contre 2150 ind./m<sup>2</sup> à la station 75) et aussi en terme de richesse spécifique (45 contre 22 espèces à la station 75). Alors que les valeurs de l'équitabilité sont à peu près les mêmes dans les deux stations (0,52).

#### Etat général de la dégradation des peuplements

La figure 5 indique géographiquement, et par entité reconnue, les états de dégradation (IB) illustrés sur la figure 4, ce qui met en évidence la dégradation croissante des peuplements des milieux agités à l'ouest, vers les milieux plus confinés à l'est. Au sud d'Arz, les graviers, les vases sableuses et les sables hétérogènes envasés sont dominés par les espèces sensibles (I) comme *Caprella acanthifera*

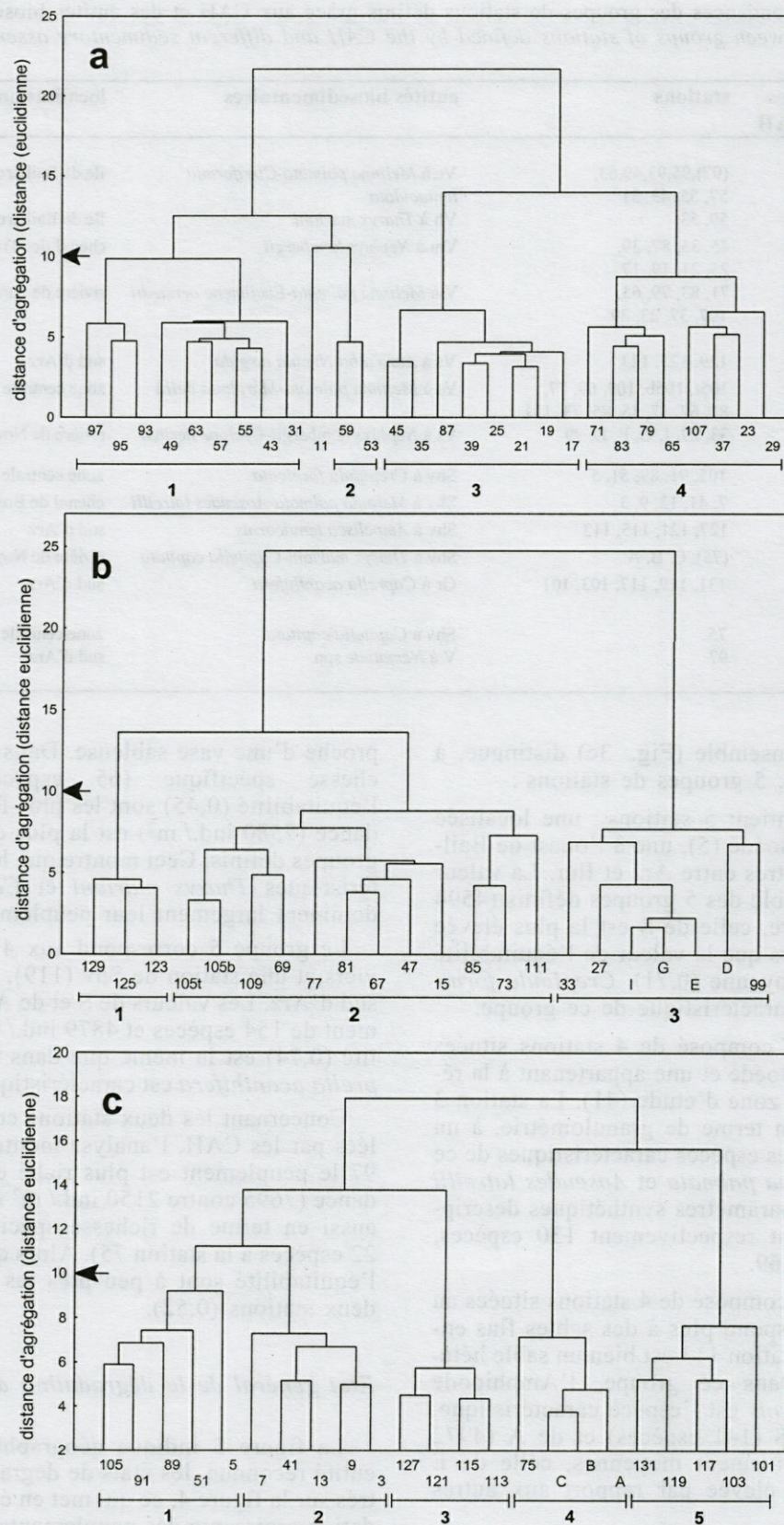


Fig. 3. – Classification Ascendante Hiérarchique établie sur les données biologiques des stations de : (a) vases, (b) vases sableuses et (c) sables hétérogènes envasés et graviers.  
 Ascending hierarchical clustering established on the biological data of the (a) muds, (b) sandy muds and (c) muddy heterogeneous sands and gravels.

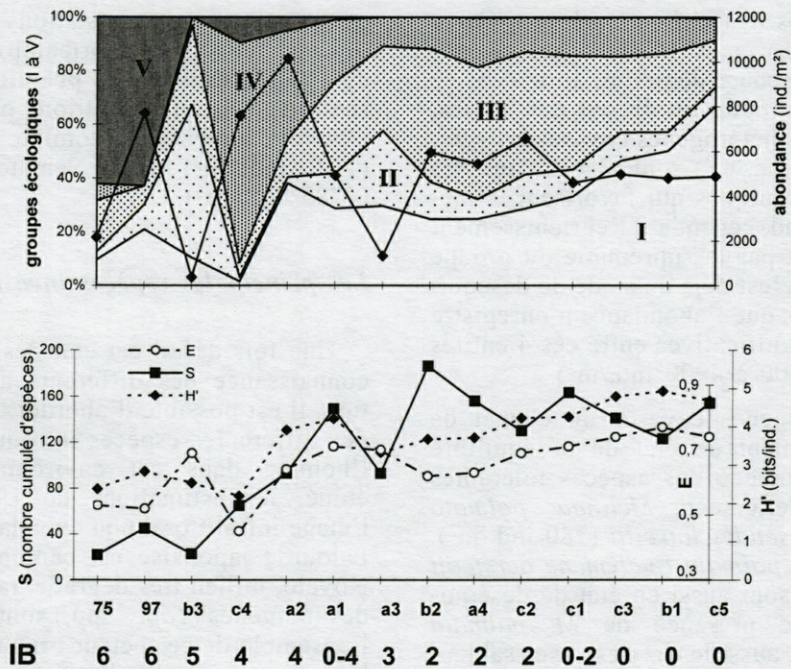


Fig. 4. – Abondance (courbe), pourcentages des groupes écologiques (I à V), indices biotiques (IB), richesse spécifique S (nombre cumulé des espèces), indice de Shannon-Wiener H' (bits/ind.) et équitabilité (E) des entités biosédimentaires dans la partie orientale du golfe du Morbihan en 1995.  
 Abundance (curve), percentages of the ecological groups (I to V), biotic indices (IB), specific richness S (cumulated number of species), Shannon-Wiener's index H' (bits/ind.) and equitability (E) of the assemblages in the eastern part of the Morbihan gulf in 1995.

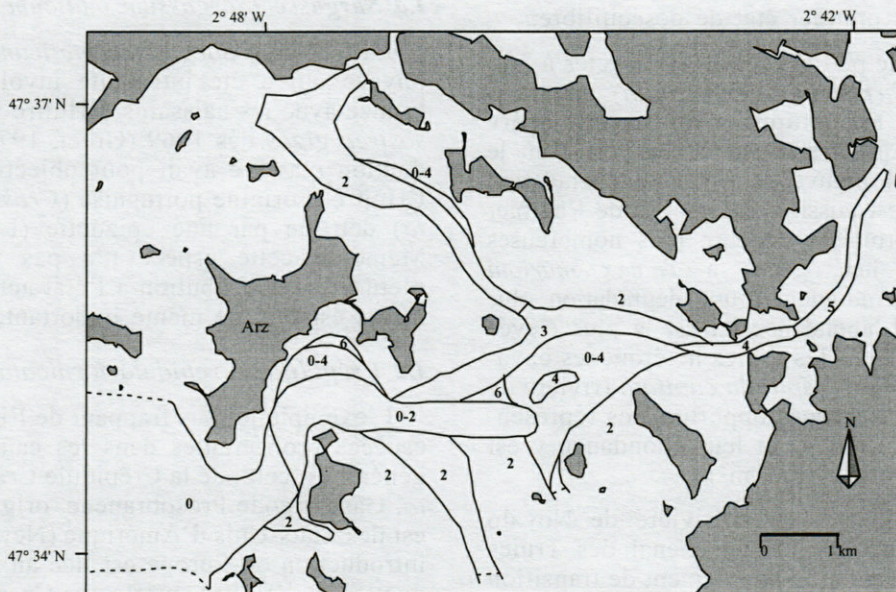


Fig. 5. – Carte générale des états de dégradation (indices biotiques) des peuplements de la macrofaune benthique dans la partie orientale du golfe du Morbihan en 1995.  
 General map of the states of degradation (biotic indices) of the benthic macrofauna assemblages in the eastern part of the Morbihan gulf in 1995.

et *Melita gladiosa* (respectivement 995 et 489 ind./m<sup>2</sup> dans les graviers), *Nucula nitidosa* (482 ind./m<sup>2</sup> dans les vases sableuses) et *Ampelisca*

*tenuicornis* (996 ind./m<sup>2</sup> dans les sables hétérogènes envasés). Ces espèces témoignent de bonnes conditions de santé (IB 0). Toutefois, la présence

d'espèces des groupes III (*Melinna palmata*, *Corophium* sp., *Abra alba*) et IV (*Chaetozone setosa*) laisse entrevoir une menace de perturbation dans ce secteur. Dans la continuité du chenal des Truies, vers l'aval, les sables hétérogènes envasés à *Crepidula fornicata* (804 ind./m<sup>2</sup>) sont placés dans des conditions hydrodynamiques qui favorisent le mélange des eaux de fond, cependant l'enrichissement en espèces se traduit par la suprématie du groupe des **tolérantes** (III), c'est déjà un stade de déséquilibre (IB 0-2). Notons que l'abondance n'enregistre pas de différences significatives entre ces 4 entités biosédimentaires (4600 à 4900 ind./m<sup>2</sup>).

Les sables hétérogènes envasés du chenal de Boédé sont globalement en état de déséquilibre (IB 2) avec la dominance des espèces tolérantes (III), dont essentiellement *Melinna palmata* (1104 ind./m<sup>2</sup>) et *Apseudes latreilli* (780 ind./m<sup>2</sup>). Les vases à *Melinna palmata*-*Euclymene oerstedii* (rivière de Sarzeau) sont aussi en état de déséquilibre, avec la forte présence de *M. palmata* (1859 ind./m<sup>2</sup>). C'est aussi le cas des vases sableuses à *M. palmata*-*Marphysa bellii* qui habitent l'ensemble des platiers de la baie de Sarzeau. Dans ce secteur, l'abondance de l'espèce caractéristique *M. palmata* peut dépasser les 2000 ind./m<sup>2</sup>. Par rapport au sud d'Arz (état normal), ces zones sont plus riches en nombre d'individus et aussi en nombre d'espèces, l'abondance y varie de 5500 à 6600 ind./m<sup>2</sup>, l'importance du groupe III signifie bien que c'est le premier état de déséquilibre.

Sur les vases de platiers (vases compactes à *Melinna palmata*-*Cirriformia tentaculata*) apparaissent les espèces **opportunistes du second ordre** (IV), mais sans qu'elles soient exclusives, d'où le double indice 0-4 preuve de l'état de dégradation bien marquée, c'est aussi le cas au bas de l'herbier d'Arz. Ces opportunistes, encore plus nombreuses dans les vases hétérogènes à *Tharyx marioni* (2885 ind./m<sup>2</sup>), témoignent d'une dégradation plus poussée (IB 4). L'abondance ici est la plus élevée (10135 ind./m<sup>2</sup>). Dans les sables hétérogènes envasés à *Tharyx marioni*-*Capitella capitata* (rivière de Noyal), ces deux espèces opportunistes représentent plus de 80 % (IB 4) et leur abondance y est aussi très élevée (7580 ind./m<sup>2</sup>).

Les vases sableuses de la rivière de Noyal (IB 5) et les vases molles du chenal des Truies (IB 3) correspondent à un peuplement de transition (écotone), dominé par une espèce **indifférente** (II) *Nephtys hombergii* avec respectivement 158 et 309 ind./m<sup>2</sup>. Le Gastéropode *Cyclope neritea*, espèce également indifférente, est bien présent dans les vases sableuses de la rivière de Noyal (50 ind./m<sup>2</sup>). Ce sont les peuplements les moins riches en abondance (respectivement 370 et 1326 ind./m<sup>2</sup>) et en richesse spécifique (respectivement 23 et 93 espèces).

Cette analyse des groupes écologiques isole complètement les stations 75 et 97. En effet, les

peuplements dans ces stations sont les plus dégradés de tout le bassin oriental du golfe. Le groupe des **opportunistes du premier ordre** (V) représente dans les deux stations plus de 60 % (IB 6). *Capitella capitata* domine à la station 75 (1340 ind./m<sup>2</sup>) et les Nématodes à la station 97 (4785 ind./m<sup>2</sup>).

### Les principales espèces invasives

Une fois défini cet état des lieux grâce à la reconnaissance des différents niveaux de dégradation, il est possible d'aborder l'importance relative des différentes espèces introduites récemment par l'homme dans cet environnement. Dans cette étude, les estimations de 1995 qui concernent l'étage infralittoral non exondable, montrent que la Palourde japonaise est cantonnée à la rivière de Noyal, milieu très dégradé, tandis que les Palourdes indigènes (*Tapes* spp.) sont bien présentes dans l'ensemble de ce secteur oriental du golfe du Morbihan, comme elles l'étaient précédemment (Glémarec 1964). Les données de 1997, qui concernent des profondeurs moindres (frange supérieure de l'infralittoral), viennent compléter les acquis de 1995 et préciser les interactions biotiques éventuelles (compétition, prédation...) entre les nouvelles espèces introduites et les espèces indigènes.

#### La Sargasse (*Sargassum muticum* Yendo)

La Sargasse *Sargassum muticum* est une Fuco-phycée qui a été introduite involontairement en France avec les naissains d'Huître japonaise *Crassostrea gigas* dès 1969 (Gruet, 1976). Cette introduction massive avait pour objectif de remplacer l'Huître d'origine portugaise (*Crassostrea angulata*) détruite par une épizootie (Le Roux 1997). Même si cette espèce n'a pas fait ici l'objet d'étude, sa contribution à l'état actuel des peuplements est tout de même importante à signaler.

#### La Crépidule (*Crepidula fornicata* Linné)

L'exemple le plus frappant de l'introduction des espèces proliférantes dans les eaux bretonnes en général est celui de la Crépidule *Crepidula fornicata*, Gastéropode Prosobranche, originaire des côtes est des Etats-Unis d'Amérique (New England). Son introduction en Europe est liée aux essais d'introduction de l'Huître américaine *Crassostrea virginica* en Grande Bretagne dans les années 1920 (Zibrowius 1994, Sauriau *et al.* 1997, Chauvaud 1998). La première apparition de la Crépidule dans le golfe du Morbihan se situe autour de 1975 (Afli & Glémarec 2000). En 1995, *Crepidula fornicata* recouvre pratiquement toute la zone d'étude et atteint de très fortes densités aux stations 89, D et 11 avec respectivement 3725, 1365 et 1275 ind./m<sup>2</sup>. Des densités moindres, mais qui restent tout de même très élevées (500 à 1000 ind./m<sup>2</sup>), sont cons-

tatées sur les vasières au nord des îles de Bailleron et de Tascon, dans la partie aval de la rivière de Noyal et le long de la rivière de Sarzeau (stations 77, 81, 65).

#### La cyclope néritée (*Cyclope neritea* Linné)

Le Gastéropode Nassaridé *Cyclope neritea* est signalé pour la première fois dans le golfe du Morbihan en mai 1984 (Le Roux *et al.* 1988). Depuis, il est observé régulièrement et l'aire qu'il colonisait initialement est aujourd'hui considérablement agrandie (Le Roux 1994). En 1995, ce Gastéropode colonise les vases sableuses de la rivière de Noyal avec des densités pouvant atteindre 100 ind./m<sup>2</sup>. Notons que dans ces secteurs l'abondance et la richesse spécifique de la macrofaune benthique sont les plus faibles de toutes les vases sableuses de la zone d'étude (23 espèces et 370 ind./m<sup>2</sup>). De même pour les vases molles du chenal des Truies, autre situation écotonale où la densité est relativement moins importante, elle ne dépasse 50 ind./m<sup>2</sup> qu'à la station 31. Enfin, pour les vases compactes, des densités de 35, 30 et 10 ind./m<sup>2</sup> sont enregistrées respectivement dans les stations 49, 47 et 63. Cette espèce indifférente (II) colonise donc des secteurs classés comme pollués (IB 4 et 5). Les autres secteurs, moins dégradés, ne sont pas atteints par cette espèce comme notamment les vases de Sarzeau, le sud d'Arz et le chenal de Boédé. La colonisation en cours de *Cyclope neritea* semble progressive mais lente (Afli 2000). Sur la figure 6, sont analysées les

variations spatiales des densités des espèces invasives. La cohabitation de *Crepidula fornicata* et de *Cyclope neritea* (Fig. 6a) ne semble pas évidente sauf peut être à la station 31 où les deux espèces sont très bien représentées. Par contre, *Cyclope neritea* semble pouvoir cohabiter avec la Palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* (Fig. 6b).

#### La Palourde japonaise (*Ruditapes philippinarum* Adams et Reeve)

La Palourde japonaise a été introduite dans le golfe du Morbihan il y a environ 20 ans (Laruelle *et al.* 1994). Dans la partie orientale, visitée en 1995, la Palourde japonaise n'a été trouvée qu'en rivière de Noyal où la densité atteint 35 ind./m<sup>2</sup> à la station D et 25 ind./m<sup>2</sup> à la station A. Par contre, les autres espèces de Palourdes indigènes *Tapes aureus*, *T. decussatus* et *Venerupis pullastra* sont bien présentes dans le chenal de Boédé, la partie aval de la rivière de Noyal et toute la vasière de la zone centrale limitée par les îles de Tascon, Péchit, Arz et Ilur. Leur densité moyenne est d'environ 38 ind./m<sup>2</sup>, avec un maximum de 125 ind./m<sup>2</sup> enregistré à la station 7. Il y a donc ségrégation spatiale entre les différentes espèces de Palourdes, introduite et indigènes. Dans les secteurs visités en 1997, les 3 espèces de Palourdes indigènes sont très rares et *R. philippinarum* est très abondante dans cette frange supérieure de l'infralittoral. Sa densité moyenne est de 132 ind./m<sup>2</sup> dans la strate A et peut atteindre un maximum de 848 ind./m<sup>2</sup>. Dans

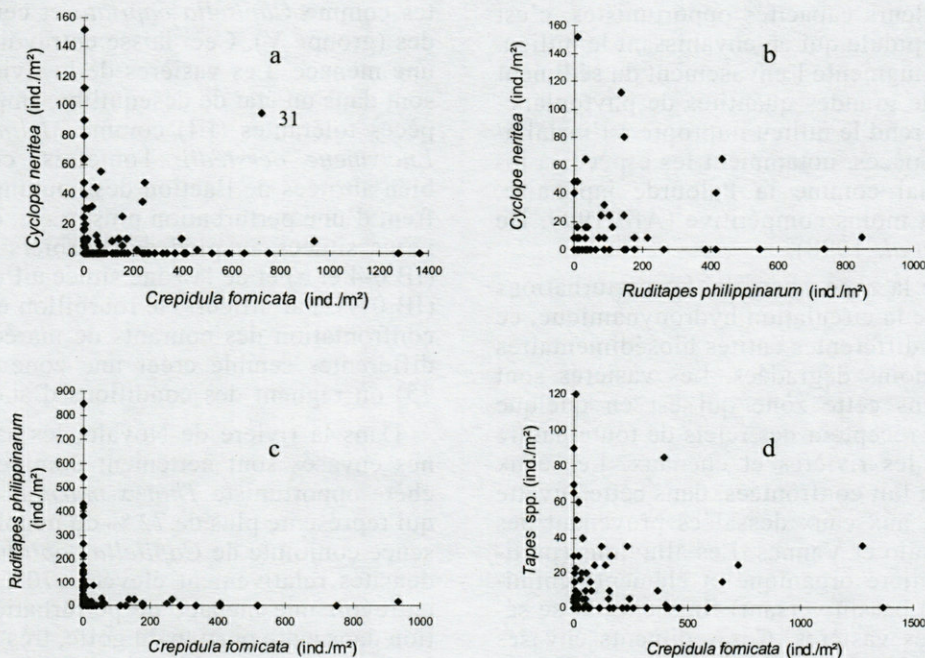


Fig. 6. – Cohabitation des espèces invasives et des Palourdes indigènes (*Tapes spp.*) ; a : *Cyclope neritea* / *Crepidula fornicata*, b : *Cyclope neritea* / *Ruditapes philippinarum*, c : *R. philippinarum* / *Crepidula fornicata*, d : *Tapes spp.* / *Crepidula fornicata*.

Cohabitation of invasive species and indigenous clams (*Tapes spp.*) ; a : *Cyclope neritea* / *Crepidula fornicata*, b : *Cyclope neritea* / *Ruditapes philippinarum*, c : *R. philippinarum* / *Crepidula fornicata*, d : *Tapes spp.* / *Crepidula fornicata*.

les autres strates B, C, D et E, les densités moyennes sont respectivement de 8, 48, 64 et 84 ind./m<sup>2</sup>. Dans ces secteurs, il semble qu'il y ait une forte compétition spatiale entre la Palourde japonaise et la Crépidule (Fig. 6c). Par contre, la figure 6d, réalisée à partir des données de 1995, semble exclure cette compétition entre les 3 Palourdes indigènes (*Tapes* spp.) et *Crepidula fornicata*.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

Dans ce secteur du golfe du Morbihan, le couvert végétal des herbiers de *Zostères* d'affinité froide a été modifié depuis les années 60, en réponse au réchauffement général (Afli 1999, Afli & Glémarec 2000) et le niveau des platiers a baissé d'environ 1,50 m par rapport à ce qu'il était en 1925. Le matériel sédimentaire s'est donc déplacé des platiers vers les chenaux qui se sont comblés progressivement. Actuellement les dragages effectués par les pêcheurs de Palourde japonaise remettent en suspension les particules sédimentaires fines provenant du continent et du bassin versant ; celles-ci sont entraînées par les courants et déposées dans la partie orientale de ce golfe, là où l'hydrodynamisme est affaibli. Il en résulte un envasement croissant et des remaniements incessants du matériel en suspension de cette zone. Les espèces invasives, dans cette dynamique, semblent profiter pleinement de leurs capacités opportunistes, c'est le cas de la Crépidule qui en envahissant le milieu, non seulement augmente l'envasement du sédiment et consomme de grandes quantités de phytoplancton, mais aussi rend le milieu impropre à l'installation d'autres espèces, notamment les espèces à intérêt commercial comme la Palourde japonaise, plus sensible et moins compétitive (Afli 1999, De Montaudouin *et al.* 1998).

Au centre de la zone orientale, les perturbations sont fonction de la circulation hydrodynamique, ce qui fait que les différentes entités biosédimentaires sont plus ou moins dégradées. Les vasières sont concentrées dans cette zone qui est en quelque sorte un milieu récepteur des rejets de toute nature acheminés par les rivières et chenaux. Les eaux marines sont en fait confrontées, dans cette cuvette de décantation, aux eaux dessalées provenant des rivières de Noyal et Vannes. Les alluvions (particules fines, matière organique et éléments chimiques drainés du bassin versant) finissent par se sédimenter sur ces vasières. Ces sédiments envasés absorbent l'abondante matière organique (Glémarec 1964, Rice *et al.* 1986, Le Bris 1988) et deviennent rapidement anoxiques puisque la pénétration de l'oxygène dans les vases est très lente, et dépend de l'activité (bioturbation et bioirrigation) de certains benthontes (Wijsman *et al.* 1999, Olivier *et al.* 1995).

Dans le chenal des Truies, récepteur direct des eaux provenant de la rivière de Noyal et du chenal de Boédé, les vases molles sont nettement affectées. Elles hébergent des peuplements à *Nephtys hombergii* caractéristiques des milieux pollués (IB 3). Cette espèce est associée du groupe III (tolérantes) comme *Cerastoderma lamarcki*, *C. edule*, *Melinna palmata*, etc. Les faibles valeurs de la richesse spécifique (93 espèces) et de l'abondance (1326 ind./m<sup>2</sup>) confirment le caractère écotonal de ce milieu qui semble supporter des hypoxies ou anoxies passagères notamment en été.

Par rapport à ces vases molles, les vases plus compactes au nord de Bailleron sont moins affectées (IB 0-4). Ces peuplements sont dominés par *Cirriformia tentaculata*, *Chaetozone setosa*, *Melinna palmata*, *Marphysa bellii*, etc. Les valeurs plus élevées de la richesse spécifique (149 espèces) et de l'abondance (4911 ind./m<sup>2</sup>) laissent penser que ces communautés sont enrichies par les apports de matière organique.

Dans les vases hétérogènes, des espèces opportunistes des milieux pollués du groupe IV dominant (IB 4), il s'agit essentiellement des Cirratulidés *Tharyx marioni*, et avec un degré moindre, de *Chaetozone setosa*. Leur présence dans ce secteur, qui représente près de 50 % de l'effectif total, semble être liée à la présence de *Crepidula fornicata*. La richesse spécifique est affaiblie (93 espèces) et l'abondance est, par contre, élevée (10135 ind./m<sup>2</sup>), ce qui traduit la prolifération des espèces opportunistes comme *Capitella capitata* et certains Nématodes (groupe V). Ceci laisse entrevoir pour l'avenir une menace. Les vasières de la rivière de Sarzeau sont dans un état de déséquilibre imposé par les espèces tolérantes (III) comme *Melinna palmata* et *Euclymene oerstedii*. Toutefois, certaines zones bien abritées de l'action des courants marins souffrent d'une perturbation plus grave, c'est le cas des vases situées au pied des herbiers en baie d'Arz (IB 0-4 et 6) et de la zone située à l'ouest de Boédé (IB 0-4). Par ailleurs, le tourbillon engendré par la confrontation des courants de marée de directions différentes semble créer une zone calme (station 75) où règnent des conditions d'anoxie (IB 6).

Dans la rivière de Noyal, les sables hétérogènes envasés sont nettement dominés par la Polychète opportuniste *Tharyx marioni* (5482 ind./m<sup>2</sup>) qui représente plus de 72 % du peuplement. La présence conjointe de *Capitella capitata* (V) avec des densités relativement élevées (707 ind./m<sup>2</sup>) laisse entrevoir une menace de perturbation et de pollution dans cette portion du golfe, très confrontée aux impacts des activités agricoles et industriels pratiquées dans le bassin versant (Bellan 1967). L'arrivée de *Capitella capitata* est donc le témoin d'une pollution croissante dans le bassin oriental du golfe (Bellan 1967, Pearson & Rosenberg 1978), et son installation au débouché de la rivière de Noyal dans un secteur où les courants ne sont



pas négligeables, témoigne de l'importance des niveaux de dégradation dans ce secteur. Cette population est susceptible d'étendre son aire de répartition à partir des quelques noyaux localisés. Plus en amont, dans les vases sableuses cette situation est accentuée à cause de la présence des espèces indifférentes à l'excès de matière organique (II), comme *Nephtys hombergii* (158 ind./m<sup>2</sup>) et *Cyclope neritea* (50 ind./m<sup>2</sup>) qui représentent ensemble plus de 56 % du peuplement. L'attribution d'un IB 5, synonyme d'une situation écotonale, est justifiée par les faibles valeurs de l'abondance (370 ind./m<sup>2</sup>) et de la richesse spécifique (23 espèces). Plus loin, les sables hétérogènes envasés du chenal de Boédé et les vases sableuses aux accores des chenaux sont relativement moins dégradés (IB 2). Cet état de déséquilibre est imposé par les espèces du groupe III qui représentent plus de 40 % du peuplement. Parmi tous les peuplements de la zone de l'étude, ceux du sud d'Arz sont les plus sains (IB 0). En terme de groupes écologiques, celui des espèces sensibles (I) est le mieux représenté sans domination nette d'une ou de quelques espèces, puisque l'équitabilité est supérieure à 0,74. Les eaux plus fraîches provenant du large offrent certainement des conditions de vie meilleures que dans les zones plus en amont.

Afli & Glémarec (2000) ont étudié l'évolution temporelle de la macrofaune benthique dans cette même partie du golfe du Morbihan et ont montré qu'elle est largement touchée par les actions anthropiques et que ses peuplements se sont dégradés progressivement. Un tel scénario, construit sur l'accroissement de l'abondance et de la richesse spécifique, ne semble pas toujours marqué par la disparition des premières espèces installées. Les valeurs élevées des paramètres d'abondance et de richesse spécifique traduit bien ce phénomène de stimulation, le premier signe de l'eutrophisation générale qui affecte les eaux côtières de nos jours. Ce mécanisme général de dégradation des peuplements est accentué par l'action des Crépidules qui, par le biais des excréments de fécès et pseudofécès, apportent leur part à cette modification du milieu sédimentaire (Coum 1979, Sauriau *et al.* 1997). Ce Gastéropode a la possibilité d'envahir pratiquement tous les types de sédiments, des vases aux graviers et il semble avoir une forte résistance à tous les types de perturbation ainsi qu'aux efflorescences produites par certaines algues lors de blooms phytoplanctoniques (Hily 1989, Chauvaud 1998). Le seul facteur limitant pour cette espèce serait le manque ou l'insuffisance de substrats de fixation, ou un hydrodynamisme trop élevé (Chauvaud 1998) pour le développement des colonies d'adultes. Dans le cas où il n'y a pas suffisamment de substrats, les jeunes viennent se fixer sur la coquille des adultes puis deviennent à leur tour, peu

de temps après, un substrat de fixation pour d'autres jeunes, et la chaîne peut atteindre plusieurs individus. Ce phénomène est très fréquent surtout dans les sédiments vaseux (vases et vases sableuses) où le manque de substrat de fixation est évident. L'accumulation de coquilles mortes de Crépidules, de plus en plus abondantes dans le golfe du Morbihan, et d'autres Mollusques constituent aussi des substrats de fixation pour cette espèce proliférante. Ceci signifie que ce facteur limitant qu'est le manque de substrat de fixation est aujourd'hui amoindri et que la dissémination de cette espèce se réalise grâce à la multitude de substrats d'origine biogène. La Crépidule envahit actuellement le golfe de façon inexorable et le seul facteur limitant quant à son installation est sans doute la force du courant. Les adultes sont installés sous forme de petits noyaux très denses sur les platiers envasés autour de Bailleron, ces « récifs » isolés constitués de nouveaux milieux de fixation pour l'espèce et seront amenés à se réunir peu à peu afin de constituer de véritables bancs continus. Les jeunes sont dispersés par les courants dans les chenaux où ils connaissent vraisemblablement des problèmes de survie.

Dans le cas de fortes densités macrofauniques, les facteurs biotiques peuvent être évoqués car dans ces conditions, la compétition inter- mais aussi intra-spécifique apparaît, c'est un facteur dont il faut tenir compte, ceci à n'importe quelle étape de dégradation. C'est l'exemple de la compétition entre la Crépidule et certaines autres espèces nouvellement installées dans le bassin oriental du golfe, comme la Palourde japonaise et la Cyclope néritée. La menace de la Crépidule est donc réelle, étant donné que les espèces à intérêt commercial comme la Palourde japonaise seront parmi les premières à souffrir de cette compétition pour la ressource (nourriture et espace disponibles). La compétition entre les deux espèces est clairement démontrée lorsqu'elles cohabitent. L'explosion démographique de la Palourde japonaise a été aussi brutale qu'imprévue (Berthou *et al.* 1997). Aujourd'hui le développement de la Crépidule vient contrarier celui de la Palourde japonaise, comme bien d'autres espèces étant donné la modification des fonds par la Crépidule. De tels phénomènes invasifs ne peuvent s'expliquer que par une baisse générale de la qualité du milieu, préjudiciable aux espèces indigènes, mais plus facile à supporter par certaines espèces introduites plus tolérantes, si ce n'est opportunistes.

Ce travail a été réalisé grâce à l'aide de M Glémarec et J. Grall. Les prélèvements ont été effectués grâce à l'aide de R Mahéo et A Le Roux (Université de Rennes I) et P Berthou (IFREMER).

## BIBLIOGRAPHIE

- Afli A 1999. Variabilité temporelle des peuplements macrobenthiques de la partie orientale du golfe du Morbihan (Bretagne). Thèse Doct Univ Bretagne Occidentale, Brest 205 p.
- Afli A, Glémarec M 2000. Fluctuation à long-terme des peuplements macrobenthiques de la partie orientale du golfe du Morbihan (Bretagne, France). *Cah Biol Mar* 41 : 67-89.
- Bellan G 1967. Pollution et peuplements benthiques de substrats meubles dans la région de Marseille. 2<sup>e</sup> partie : l'ensemble portuaire marseillais. *Rev Int Océanogr Méd* 28 (8) : 51-95.
- Benzécrici JP, Alawieh FA, Amani N, Arbache C, Van Bellinghem M, Cabannes JP, Cheung YL, Cholakian V, Dehédin J, Desrousilles C, Féghali C, Gnardellis H, Gopalan T, Grouvêa VH, Grossetête C, Ibrahim C, Kraibani M, Maïza I, Mourad G, Skalli A, Teillard P, Thiam M 1984. La pratique de l'analyse des données. I - Analyse des correspondances et classification. Exposé élémentaire. 2<sup>e</sup> éd Dunod - Paris, 456 p.
- Berthou P, Mahé JC, Huet J, Noël P 1997. Evaluation du stock de palourdes du golfe du Morbihan. Rapport IFREMER, 23 p.
- Boulhic M, Tardy J 1986a. *Cyclope neritea* (Linné, 1758), Gastéropode Prosobranchie nouvellement implanté sur les côtes de Charente-Maritime ; éthologie, structure de la population. *Haliotis* 15 : 41-49.
- Boulhic M, J Tardy 1986b. Ponte, développement larvaire et éthologie des juvéniles de *Cyclope neritea* (Linné, 1758). *Haliotis* 15 : 51-58.
- Chassé C, Glémarec M 1976. Principes généraux de la classification des fonds pour la cartographie biosédimentaire. *J Rech Océanogr* 1 (3) : 1-12.
- Chauvaud L 1998. La coquille Saint-Jacques en rade de Brest : un modèle biologique d'études des réponses de la faune benthique aux fluctuations de l'environnement. Thèse Doct Univ Bretagne Occidentale, Brest 266 p.
- Coum A 1979. La production de crépidules *Crepidula fornicata* (L) en rade de Brest : écologie et dynamique. Thèse 3 cycle, Univ Bretagne Occidentale, Brest, 133 p.
- De Montaudouin X, Audemard C, Labourg JP 1998. Does the Slipper Limpet (*Crepidula fornicata*) impair oyster growth and zoobenthos biodiversity ? A revisited hypothesis. *J Exp Mar Biol Ecol* 235 (1) : 105-124.
- De Montaudouin X, Sauriau PG 1999. The proliferating Gastropoda *Crepidula fornicata* may stimulate macrozoobenthic diversity. *J Mar Biol Ass UK* 79 : 1069-1077.
- Glémarec M 1964. Bionomie benthique de la partie orientale du golfe du Morbihan. *Cah Biol Mar* 5 : 33-96.
- Grall J, Glémarec M 1997. Using biotic indices to estimate macrobenthic community perturbations in the Bay of Brest. *Estuar Coast Shelf Sci* 44 : 43-53.
- Gruet Y 1976. Présence de l'algue japonaise *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt sur la côte française de Normandie. *Bull Soc Sc Nat, Ouest Fr* 74 : 101-104.
- Hamon D, Blanchard M 1994. Etat de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata*) en baie de Saint-Brieuc. Rapport IFREMER-DEL, n° 94-14 : 29 p.
- Hily C 1984. Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hyper-trophiques de la rade de Brest. Thèse Doct Univ Bretagne Occidentale Brest 359 p.
- Hily C 1989. La mégafaune benthique des fonds meubles de la rade de Brest : pré-échantillonnage par vidéo sous-marine. *Cah Biol Mar* 30 : 433-454.
- Laruelle F, Guillou J, Paulet YM 1994. Reproductive pattern of clams, *Ruditapes decussatus* and *Ruditapes philippinarum* on intertidal flats in Brittany. *J Mar Biol Ass UK* 74 : 351-366.
- Le Bris H 1988. Fonctionnement des écosystèmes benthiques côtiers au contact d'estuaires : la rade de Lorient et la baie de Vilaine. Thèse Doct Univ Bretagne Occidentale, Brest, 317 p.
- Legendre L, Legendre P 1984. Ecologie numérique. Le traitement multiple des données écologiques. Masson, Paris 12 : 260 p.
- Le Roux A 1994. Sexualité et reproduction de *Cyclope neritea* (Mollusque Gastéropode) dans le golfe du Morbihan (Bretagne-Sud). *Haliotis* 23 : 51-59.
- Le Roux A 1997. La sargasse *Sargassum muticum* dans le golfe du Morbihan. In Dauvin JC Les Biocénoses Marines et Littorales Françaises des Côtes Atlantiques, Manche et Mer du Nord : Synthèse, Menaces et Perspectives. *Mus Hist Nat Paris* 229-242.
- Le Roux A, Mahéo R, Daguzan J 1988. Présence et particularités écologiques de *Cyclope neritea* (Linné, 1758) (Gastéropode Prosobranchie) dans le golfe du Morbihan. *Haliotis* 18 : 1-310.
- Marcos F, Janin JM, Le Saux JM 1995. Modélisation hydrodynamique du golfe du Morbihan. In Électricité de France, Direction des études et recherches, Service Applications de l'Électricité et Environnement EDF-DER : 120-135.
- Olivier MG, Desrosiers G, Caron A, Retiere C, Caillou A 1995. Réponses comportementales des polychètes *Nereis diversicolor* (O.F. Müller) et *Nereis virens* (Sars) aux stimuli d'ordre alimentaire : utilisation de la matière organique particulaire (algues et halophytes). *Can J Zool* 73 (12) : 2307-2317.
- Pearson TH, Rosenberg R 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr Mar Biol Ann rev* 16 : 229-311.
- Pielou EC 1966. Shannon's formula as a measure of specific diversity : its use and measure. *Am Nat* 100 : 463-465.
- Rice DL, Bianchi TS, Roper EH 1986. Experimental studies of sediment reworking and growth of *Scoloplos armiger* (Orbiniidae : Polychaeta). *Mar Ecol Prog Ser* 30 : 9-19.
- Sauriau PG 1989. *Cyclope neritea* (Linné, 1758) dans le bassin de Marennes-Oléron. Bilan des observations de 1984 à 1986. *Ann Soc Sc Nat Ch -M7* : 717-719.
- Sauriau PG 1991. Spread of *Cyclope neritea* (Mollusca : Gastropoda) along the north-eastern Atlantic coasts in relation to oyster culture and to climatic fluctuations. *Mar Biol* 109 : 299-309.
- Sauriau PG, Pichocki-Seyfried C, Walker P, De Montaudouin X, Palud C, & Heral M 1997. *Crepidula fornicata* L. (Mollusque, Gastéropode) en baie de Marennes-Oléron : cartographie des fonds par sonar à

- balayage latéral et estimation du stock. *Oceanol Acta* 21 (2) : 353-362.
- Shannon CE, Weaver W 1963. The mathematical theory of communication. Univ Illinois Press : Urbana, 117 p.
- Shepard FP 1954. Nomenclature based on sand-silt-clay ratios. *J Sed Petr* 24 : 151-158.
- Ward JH 1963. Hierarchical grouping to optimize and objective function. *J Am Stat Assoc* 58 p.
- Wijsman JWM, Herman PMJ, Gomoiu MT 1999. Spatial distribution in sediment characteristics and benthic activity on the northwestern Black Sea shelf. *Mar Ecol Prog Ser* 181 : 25-39.
- Zibrowius H 1994. Introduced invertebrates : exemples of success and nuisance in the European Atlantic and in the Mediterranean. In introduced species in European coastal waters (CF Boudouresque, F Briand, C Nolan eds), Luxembourg : European commission publication : 44-49 p.

*Reçu le 3 juillet 2000 ; received July 3, 2000*  
*Accepté le 1 décembre 2000 ; accepted December 1, 2000*



## DISTRIBUTION AND ECOLOGY OF THE GENUS *OPHRYOTROCHA* (POLYCHAETA: DORVILLEIDAE) IN ITALIAN HARBORS AND LAGOONS

R. SIMONINI

Dipartimento di Biologia Animale, Università degli Studi di Modena e Reggio Emilia,  
Via Campi 213/D, 41100 Modena, Italy  
simonini.roberto@unimo.it

OPHRYOTROCHA  
DISTRIBUTION  
ECOLOGY  
HARBORS  
BRACKISH ENVIRONMENTS

**ABSTRACT** – A series of field studies were conducted from March 1999 to October 2001 to investigate the distribution of the genus *Ophryotrocha* in Italian harbors and lagoons. In the localities examined to date, six species belonging to the genus *Ophryotrocha* have been found. In particular, *O. japonica* has been recorded for the first time along European and Mediterranean coastlines. There are considerable differences in the spatial and temporal distribution of these species. The species most commonly found were *O. labronica* and *O. japonica*. *O. puerilis* seems to be confined to the Ligurian and Tyrrhenian coastlines, while *O. hartmanni*, *O. macrovifera* and *O. robusta* are less widespread than the other species. *O. labronica* and *O. japonica* colonize brackish lagoons as well as harbor environments. Its wide distribution and some features of its biological cycle suggest that *O. japonica* may have been introduced as a result of maritime traffic and/or aquaculture. The consequences of seasonality on population dynamic and the links between environmental instability and life history features in some *Ophryotrocha* species are discussed.

OPHRYOTROCHA  
RÉPARTITION  
ÉCOLOGIE  
PORTS  
LAGUNES

**RÉSUMÉ** – L'échantillonnage du genre *Ophryotrocha* a été poursuivi de mars 1999 à octobre 2001 afin d'étudier sa distribution dans les ports et les lagunes d'Italie. Six espèces de ce genre ont été examinées à ce jour. *O. japonica* est signalée pour la première fois le long des côtes européennes et méditerranéennes. Des différences considérables existent dans la distribution spatiale et temporelle de chaque espèce. Les espèces les plus communes sont *O. labronica* et *O. japonica*. *O. puerilis* se limite aux côtes ligures et tyrrhéniennes. *O. hartmanni*, *O. macrovifera* et *O. robusta* sont moins largement réparties que les espèces précédentes. *O. japonica* et *O. labronica* colonisent aussi bien les ports que les lagunes. La large distribution et quelques caractéristiques du cycle biologique font penser que *O. japonica* a été introduite par les transports maritimes ou par l'aquaculture. Les conséquences de la saisonnalité sur la dynamique des populations et les relations entre l'instabilité du milieu et les caractéristiques des traits de vie des espèces de *Ophryotrocha* sont discutées.

### INTRODUCTION

The genus *Ophryotrocha* (Dorvilleidae: Eunicida: Polychaeta) was established in the 19th century for the species *Ophryotrocha puerilis* Claparède and Meczniow, 1869, collected on the bottom of the tanks of the Naples aquarium. Since then, about 50 species of *Ophryotrocha* have been reported, all less than 20 mm in length. One exception, *O. geryoncola* Esmark, 1878, lives in the branchial chambers of some species of crabs and can reach 140 mm (Wesenberg-Lund 1938, Mori & Belloni 1985, Pleijel & Eide 1996). The species belonging to this genus live in very diverse environments, from the inter-tidal zones to the ocean bottoms

(Parenti 1961, Hilbig & Blake 1991, Eibye-Jacobsen & Kristensen 1994).

The species most widely studied are those like *O. puerilis*, *O. diadema* Åkesson, 1976, and *O. labronica* La Greca and Bacci, 1962. They live in the fouling community of harbors. Their behavioural and reproductive characteristics and the ease with which they can be reared in the laboratory make them valid model organisms both for ecological and life-history studies and for researches into sex determination, sexual evolution and the ethological aspects of reproduction and mating (Zunarelli 1962, Åkesson 1973, 1975, 1976, 1982, 1984, Åkesson & Costlow 1978, Rolando 1982, Kegel & Pfannenstiel 1983 a, b, Sella 1985, 1988, 1990, 1991, Berglund 1986, 1990,

1991, Grothe & Pfannenstiel 1986, Premoli & Sella 1995, Premoli *et al.* 1996, Gambi *et al.* 1997, Prevedelli & Zunarelli Vandini 1998, Cassai & Prevedelli 1999, Sella & Ramella 1999, Paavo *et al.* 2000, Prevedelli & Simonini 2001, Dahlgren *et al.* 2001).

The checklist of the polychaetes reported for Italy shows five species belonging to the genus *Ophryotrocha* (Castelli *et al.* 1995). In addition to the deep-water species *O. geryoncola*, found on the Ligurian seabeds in association with the crab *Geryon longipes* there have been reports of *O. hartmanni* Huth, 1933, *O. labronica*, *O. macrovifera* nomen nudum (Åkesson 1973, 1975) and *O. puerilis* (see Mori & Belloni 1985, Castelli *et al.* 1995).

This paper integrates the previous information on the distribution and ecology of the genus *Ophryotrocha* in Italy with the data obtained from a series of field studies conducted in various Italian harbors and lagoons between March 1999 and October 2001.

## MATERIALS AND METHODS

Samples of fouling material were taken by scraping the wharves of harbors and lagoons with a sharp-edged net with a handle. Samples were collected at nine locations (the harbors of Genoa, La Spezia, Leghorn, Rimini and Ravenna; the lagoons of Orbetello, Venice and Mar Piccolo of Taranto) over a two-year period for a total of 24 surveys (Fig. 1), of which nine were conducted in the harbor of Ravenna. In the laboratory, the samples were transferred to small aquaria kept at 20-24°C. After a few hours, conditions at the bottom of the aquaria become anoxic, causing many of the animals to climb up the walls to reach the surface. With the aid of a lamp, the *Ophryotrocha* can be identified through the aquarium walls on account of their dark jaws, prior to being removed with a pipette. A laboratory culture was established for each species found at each locality, given that, in many cases, identification of the actual species of *Ophryotrocha* can only be achieved with live animals; not only do many of the morphological characteristics crucial to classification emerge more clearly in alive than in preserved specimens, but there are some sibling species that can only be recognised through the study of their biological cycle and reproductive characteristics and/or by comparing and crossing them with standard strains that have been previously classified. The identity of most species has been checked on live material by B. Åkesson, who maintains "the *Ophryotrocha* gene bank", cultures of 18 species, in his laboratory in Göteborg. The *Ophryotrocha* from polluted coastal areas adapted readily to the laboratory conditions (24°C; 12 h light/dark photoperiod; salinity, 30-32 psu; diet, frozen spinach). More details about laboratory rearing are reported in Prevedelli & Zunarelli Vandini (1998).

Some specimens were narcotised with MgCl<sub>2</sub>, observed under a stereomicroscope (Zeiss Stemi 2000-C) and photographed *in vivo* with a digital camera (Polaroid



Fig. 1. – Localities in which one or more species of *Ophryotrocha* were found (data from present study and previous investigation). 1) Genoa harbor; 2) La Spezia harbor; 3) Leghorn harbor; 4) Piombino harbor; 5) Orbetello lagoon; 6) Gulf of Naples; 7) Alghero harbor; 8) Mar Piccolo of Taranto; 9) Rimini harbor; 10) Ravenna harbor; 11) Venice lagoon.

DMC-Ie). Selected references relating to the description and distribution in Italy of all the *Ophryotrocha* hitherto reported along the Italian coastline are given, as well as a brief description of each species found during the 1999-2001 surveys.

## RESULTS AND DISCUSSION

The distribution of the genus *Ophryotrocha* along the Italian coastline, including bibliographic data, is shown in Fig. 1. The presence of each species in each of the examined localities is reported in Table I.

It appears that, in the harbor and brackish-water environments examined to date in Italy, there are six species belonging to the genus *Ophryotrocha*. The sampling carried out in this study discovered the presence of *O. puerilis*, *O. macrovifera* and *O. labronica*. A species morphologically very similar to *O. labronica* but with a few different features was also found and identified by Professor Bertil Åkesson of the University of Göteborg (Sweden) as *Ophryotrocha japonica* nomen nudum (Pleijel and Eide, 1996) (Fig. 2A-E).

Table I. List and distribution of *Ophryotrocha* species along the Italian coastline. 1) Genoa harbor; 2) La Spezia harbor; 3) Leghorn harbor; 4) Piombino harbor; 5) Orbetello lagoon; 6) Gulf of Naples; 7) Alghero harbor; 8) Mar Piccolo of Taranto; 9) Rimini harbor; 10) Ravenna harbor; 11) Venice lagoon (species not present: -; species present, historical data only: ○; present study only: •; both: \*).

Species	Location										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>O. puerilis</i>	*	-	○	-	-	○	•	-	-	-	-
<i>O. labronica</i>	*	•	*	○	•	○	-	•	•	•	*
<i>O. macrovifera</i>	○	-	-	-	-	-	-	-	-	-	•
<i>O. japonica</i>	-	•	•	-	•	-	-	•	-	•	•
<i>O. hartmanni</i>	-	-	○	○	-	-	-	-	-	-	-
<i>O. robusta</i>	○	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Total species per site	4	2	4	2	2	2	1	2	1	2	3

### Species found in this study

#### *Ophryotrocha puerilis*

This species was found only in the harbors of Genoa and Alghero. All the specimens belong to the Mediterranean sub-species *Ophryotrocha p. puerilis*. It is the largest species of *Ophryotrocha* found in this study (0.8-1.3 cm in length). The head is formed by a prostomium and metastomium, both clearly defined. The prostomium is characterised by a pair of dorsal antennae and ventral palps and two dorso-lateral eyes. The forceps of the adults are falciform. The parapodia present dorsal and ventral cirrii. *O. puerilis* is a protandrous hermaphrodite that lays its eggs (100-110 µm in diameter) in gelatinous masses with a soft, sticky surface (egg mass of other species reported here have membranous surfaces). It has 2n=8 chromosomes (Claparede & Mecznikow 1869, La Greca & Bacci 1962, Bortesi 1964, Åkesson 1973, 1975, 1984).

Previous studies reported its presence in the harbors of Genoa, Leghorn and Naples (La Greca & Bacci 1962, Bortesi 1964, Castelli *et al.* 1995; Premoli & Sella 1995, Åkesson pers comm, Sella pers comm).

#### *Ophryotrocha labronica*

*O. labronica* was collected in both harbor and brackish environments. It was found in Genoa, La Spezia, Leghorn, Orbetello, Taranto, Rimini, Ravenna and Venice. All the populations are inter-fertile and belong to the cosmopolitan sub-species *Ophryotrocha l. labronica*. The adults (4 mm in length) exhibit a triangular prostomium with a transverse strand of pigments that connects the two eyes, two very short antennae and no palps. The prostomium and metastomium are largely joined (Fig. 2D, E). The right branch of the forceps shows a double apical tooth. *O. labronica* was originally described as a protandrous hermaphroditic species, even though numerous gonochoric populations were subsequently reported. The females lay rigid, tubular masses of eggs (120 µm in diameter) and care for the brood (La Greca & Bacci 1962, Åkesson 1970 1972 a, b, 1973, 1975, 1984, Lanfranco & Rolando 1981). This species

heads the "labronica group" belonging to the genus *Ophryotrocha* and consisting of some sibling gonochoric species, most of them with 2n=6 chromosomes except for *O. robusta* nomen nudum (Åkesson, 1973b) and *O. rubra* nomen nudum (Plejel & Eide 1996) that have 2n=10 chromosomes (Åkesson 1972 a, b, 1973, 1975, 1984).

*O. labronica* was previously found in Genoa, Leghorn, Piombino, Naples and Venice (La Greca & Bacci 1962, Robotti 1979, Lanfranco & Rolando 1981, Rolando 1981, 1984, Cognetti 1982, Rolando & Giorda 1982, Castelli *et al.* 1995, Premoli & Sella 1995, Premoli *et al.* 1996, Prevedelli & Zunarelli, Vandini 1998, Åkesson pers comm, Sella, pers comm).

#### *Ophryotrocha macrovifera*

This species was found only in the fouling communities of the wharves in the Venice lagoon. It is a gonochoric species with 2n=6 chromosomes belonging to the "labronica group". It is distinguishable from *O. labronica* on account both of its larger eggs (170-180 µm in diameter) and, above all, of outcomes of its crossing with standard strains. It seems that there is considerable variability in the egg sizes of the different populations: the specimens collected in Venice lay eggs with a diameter of only 150 µm (Åkesson 1973b, 1984, Plejel & Eide 1996). Levinton (1983) reported egg diameters of 134 µm and 146 µm for two Florida populations.

The Italian checklist of polychaetes reports its presence along the central-northern Adriatic coast. It has also been reported in the harbor of Genoa (Castelli *et al.* 1995, Åkesson pers comm).

#### *Ophryotrocha japonica*

This species has been recorded for the first time along European and Mediterranean coastlines. It was collected in La Spezia, Leghorn, Orbetello, Taranto, Rimini, Ravenna and Chioggia. Population density was high in all the above localities. It has been previously reported only from some harbor environments along the Asiatic and American coastlines of the Pacific Ocean. The populations collected in this study are inter-fertile both be-

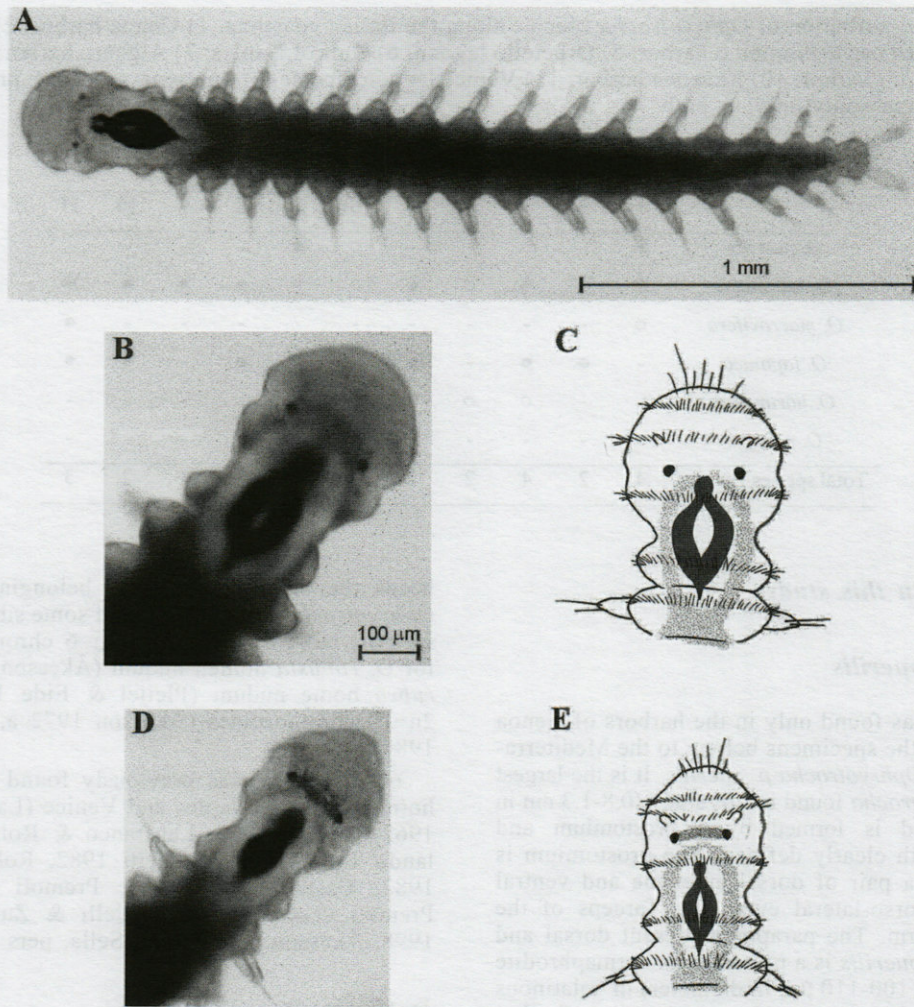


Fig. 2. – *Ophryotrocha japonica* and *O. labronica*. A, adult of *O. japonica*. B, C, head of *O. japonica*. D, E, head of *O. labronica*.

tween themselves and with the Pacific specimens (Åkesson pers comm). Like that of *O. labronica*, the head of *O. japonica* displays two short antennae and no palps, and the right branch of the forceps has a double apical tooth. The diploid chromosome number is  $2n=6$  chromosomes. *O. japonica* also has some peculiar features: the adults are frequently more than 5 mm in length and, in particular, have a roundish, enlarged head lacking the transverse strand of pigments between the two eyes that characterises *O. labronica* and *O. macrovifera* (Fig. 2A-C). *O. japonica* lays eggs (130-140 µm in diameter) in rigid, tubular or “spoon-shaped” masses. Both males and females share parental care of the developing embryos. One week after egg laying, at 24°C, the larvae of *O. japonica* hatch from the egg clusters with 2-3 setigers. *O. macrovifera* larvae hatch with 1-2 setigers; the larvae of other species reported in this study hatch without setigers.

#### **Species of *Ophryotrocha* reported for Italy but not found in this study**

Previous studies had reported the presence of two species not found in the present study.

*Ophryotrocha hartmanni* was found only in Leghorn and Piombino harbors (Parenti 1961, 1962, Åkesson 1973, Cognetti 1982, Castelli *et al.* 1995).

*Ophryotrocha robusta* was found in different surveys in the harbor of Genoa (Åkesson 1973b, 1984, Rolando 1982, 1984, Sella pers comm).

#### **Distribution of *Ophryotrocha* in Italy**

In all the localities examined and in almost all the surveys carried out, one or more species of *Ophryotrocha* were found (Fig. 1, Table I). There are considerable differences in the distribution of each species. The species most commonly found is *O. labronica*, present in ten of the eleven localities considered. Surprisingly, *O. japonica* was found in eight of the nine localities sampled between 1999 and 2001, while *O. puerilis* seems to be confined to four harbors along the Ligurian and Tyrrhenian coastlines. The data obtained hitherto suggest that *O. hartmanni*, *O. macrovifera* and *O. robusta*, each reported in only one or two localities, are less widespread than the other species. Also, while *O.*



*puerilis*, *O. hartmanni* and *O. robusta* were found only in harbor environments, *O. labronica* and *O. japonica* were found in brackish habitats as well. *O. japonica* is always found together with *O. labronica*.

### **Introduction of *O. japonica* into the Mediterranean Sea**

Harbors and brackish waters are particularly exposed to the invasion of alloctonous species, which may be introduced mainly as a result of maritime traffic (ships' hulls, bilge waters and ballast) and aquaculture (Cognetti & Maltagliati 2000). Among the polychaetes, various alloctonous species such as the sabellid *Branchiommma luctuosus* and *Desdemona ornata*, the spirorbid *Spirorbis marioni* and *Pileolaria berkeleyana*, the spionid *Streblosoma hesslei* and the lumbrinerid *Lumbrineris inflata* have been reported in Italian harbors and lagoons (Giangrande *et al.* 1981, Zibrowius & Bianchi 1981, Lardicci & Castelli 1986).

*O. japonica* is morphologically a sibling species of *O. labronica*, a typical Mediterranean species, from which it differs markedly, however, on account of certain characteristics, such as maximum size, head pigmentation and some reproductive traits. It seems unlikely that *O. japonica* is a cosmopolitan species that escaped the attention of the previous investigators; all the species of *Ophryotrocha* previously reported along the Italian coastline were subjected to morphological and reproductive studies that would have enabled the two species to be identified quite easily (La Greca & Bacci 1962, Parenti 1962, Robotti 1979, Lanfranco & Rolando 1981, Rolando 1982, Premoli & Sella 1995, Prevedelli & Zunarelli Vandini 1998). The wide distribution of *O. japonica* in lagoons as well as in harbors, and certain features of its biological cycle, such as the relatively long period of development inside the egg mass, suggest that this species may have been introduced recently as a result of sea traffic and/or through the introduction of live animals for aquaculture such as seeds of mussels or fish.

### **Ecology of *Ophryotrocha* species**

In theory, all the species of *Ophryotrocha* considered in this study reproduce all year round, but considerable seasonal differences have been observed in relation to population densities among *O. labronica*, *O. puerilis* and *O. japonica*. The population densities of each species also appear to vary along the seasons; *O. labronica*, for example, is particularly abundant in summer and at the beginning of autumn, but rare during winter. The samplings carried out in the harbor of Genoa be-

tween 1999 and 2001 confirm that *O. labronica* and *O. puerilis* are sympatric, but, while the former is more abundant during the warm season, the latter occurs more frequently during the winter and spring months (Premoli & Sella 1995, Zunarelli Vandini pers comm). Seasonal variations in their respective densities were also observed for the populations of *O. labronica* and *O. japonica* in Ravenna harbor: *O. japonica* is more abundant during the cold season, *O. labronica* in the summer months, while in the autumn they are evenly balanced.

It is possible that this tendency to vicariousness is due to some sort of inter-specific competition between the different *Ophryotrocha* species. On the other hand, numerous studies have shown that variations in temperature can affect the characteristics of the life history, influencing the population growth rates of some small polychaetes with a semi-continuous iteroparous reproductive strategy (Åkesson 1976, Levin & Creed 1986, Chu & Levin 1989, Åkesson & Costlow 1978, 1991). Temperature also influences the biological cycle, life history and demography of a population of *O. labronica*, originally from the harbor of Genoa (Prevedelli & Simonini 2001). It is therefore likely that most of the differences in the density and distribution among the species of *Ophryotrocha* is due to their different sensitivity to the seasonal variations in temperature, which could influence the recruitment of populations throughout the year and their capability to colonize and to maintain themselves in such unpredictable environments.

Most information relating to the distribution of *Ophryotrocha* comes from localities in northern and central Italian coast. The differences in the geographical and temporal distribution of each species, and the new reports of *O. japonica*, indicate that the investigation should be extended to others Mediterranean harbors and brackish areas, not only to find new species but also to map the distribution of the hitherto reported species in greater detail. Yet, the analysis of the bibliographic data in conjunction with those emerging from the present surveys demonstrates that the genus *Ophryotrocha* is widespread in Italian harbors and polluted brackish waters. The species living in such anthropogenic stressed environments often adopt opportunistic strategies (Cognetti 1982, 1992). The estimated growth rates of *O. labronica* in the laboratory were equal to or greater than those of typically opportunistic species (Prevedelli & Simonini 2001). It is very probable that, in their natural environment, the species belonging to the genus *Ophryotrocha* also adopt an opportunistic strategy. Cognetti (1982, 1992) reported that, before 1975, in the harbor of Piombino, *O. labronica* and *O. hartmanni* colonised the most polluted zones characterised by high levels of metals and PCB, where other polychaete species, known as opportunistic, were

not present. After 1975, when environmental conditions improved, *O. hartmanni* disappeared and the population of *O. labronica* steadily declined. All the species of *Ophryotrocha* living in harbors and brackish habitats rapidly reach sexual maturity, have a relatively high fecundity, lay their eggs in tubular or gelatinous masses, exhibit parental care and develop directly. These features could enable them to tolerate the considerable variations induced in size and structure of their populations by the exposure to pollutants and by the environmental instability that characterise these habitats.

ACKNOWLEDGEMENTS – The author wish to thank D Prevedelli (Modena) for her support during these years. Many thanks to F Molinari, MA Todaro, M Mauri and AM Pagliai (Modena) and to G Sella (Turin) and B Åkesson (Göteborg) for their remarks and suggestions that greatly improved the manuscript. This work was supported by the Italian Ministero dell'Università e della Ricerca scientifica e tecnologica (MURST).

## REFERENCES

- Åkesson B 1970. Sexual conditions in a population of the polychaete *Ophryotrocha labronica* La Greca and Bacci from Naples. *Ophelia* 7: 167-176.
- Åkesson B 1972a. Incipient reproductive isolation between geographic populations of *Ophryotrocha labronica* (Polychaeta: Dorvilleidae). *Zool Scr* 1: 207-210.
- Åkesson B 1972b. Sex determination in *Ophryotrocha labronica* (Polychaeta: Dorvilleidae). In Fifth European Marine Biology Symposium, B. Battaglia ed, Piccin, Padova: 163-172.
- Åkesson B 1973. Reproduction and larval morphology of five *Ophryotrocha* species (Polychaeta, Dorvilleidae). *Zool Scr* 2: 145-155.
- Åkesson B 1975. Reproduction in the genus *Ophryotrocha* (Polychaeta, Dorvilleidae). *Pubbl Staz Zool Napoli* 39 Suppl: 377-398.
- Åkesson B 1976. Temperature and life cycle in *Ophryotrocha labronica* (Polychaeta, Dorvilleidae). *Ophelia* 15: 37-47.
- Åkesson B 1982. A life table study on three genetic strains of *Ophryotrocha diadema* (Polychaeta: Dorvilleidae). *Int J Invert Repr Dev* 5: 59-69.
- Åkesson B 1984. Speciation in the genus *Ophryotrocha* (Polychaeta, Dorvilleidae). In Polychaeta Reproduction, A Fisher & HD Pfannenstiel eds, Fortschritte der Zoologie 29, Gustav Fisher Verlag, Stuttgart, New York: 299-316.
- Åkesson B, Costlow JD 1978. Effects of temperature and salinity on the life cycle of *Ophryotrocha diadema* (Polychaeta, Dorvilleidae). *Ophelia* 17: 215-229.
- Åkesson B, Costlow JD 1991. Effects of constant and cyclic temperatures at different salinity levels on survival and reproduction in *Dinophilus gyrociliatus* (Polychaeta: Dinophilidae). *Bull Mar Sci* 48 (2): 485-499.
- Berglund A 1986. Sex change by a polychaete: effects of social and reproductive costs. *Ecology* 67: 837-845.
- Berglund A 1990. Sequential hermaphroditism and the size advantage hypothesis: an experimental test. *Anim Behav* 39: 426-433.
- Berglund A 1991. To change or not to change sex: a comparison between two *Ophryotrocha* species (Polychaeta). *Evol Ecol* 5: 128-135.
- Bortesi O 1964. Differenziamento citosessuale in ceppi mascolinizzanti e femminilizzati di *O. puerilis puerilis*. *Boll Zool* 31 (2): 1103-1109.
- Cassai C, Prevedelli D 1999. Fecundity and reproductive effort in *Ophryotrocha labronica* (Polychaeta: Dorvilleidae). *Mar Biol* 133: 489-494.
- Castelli A, Abbiati M, Badalamenti F, Bianchi CN, Cantone G, Gambi MC, Giangrande A, Gravina MF, Lanera P, Lardicci C, Somaschini A, Sordino P 1995. Annelida Polychaeta, Pogonophora, Echiura, Sipuncula. In A Minelli, S Ruffo, La Posta eds, Checklist delle specie della fauna italiana, 19. Calderini, Bologna.
- Chu JW, Levin LA 1989. Photoperiod and temperature regulation of growth and reproduction in *Streblospio benedicti* (Polychaeta: Spionidae). *Inv Repr Dev* 15: 131-142.
- Claparède E, Mecznikow E 1869. Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte der Chaetopoden. *Z wiss Zool* 16: 163-205.
- Cognetti G 1982. Adaptive strategy of brackish-water fauna in pure and polluted waters. *Mar Poll Bull* 13 (7): 247-250.
- Cognetti G 1992. Colonization of stressed coastal environments. *Mar Poll Bull* 24 (1): 12-14.
- Cognetti G, Maltagliati F 2000. Biodiversity and adaptive mechanism in brackish water fauna. *Mar Poll Bull* 40 (1): 7-14.
- Dahlgren TG, Åkesson B, Schander C, Halanych KM, Sundberg P 2001. Molecular phylogeny of the model annelid *Ophryotrocha*. *Biol Bull* 201 (2): 193-203.
- Eibye-Jacobsen D, Kristensen RM 1994. A new genus and species of Dorvilleidae (Annelida, Polychaeta) from Bermuda, with a phylogenetic analysis of Dorvilleidae, Iphitimidae and Dinophilidae. *Zool Scr* 23: 107-131.
- Gambi MC, Ramella L, Sella G, Protto P, Aldieri R 1997. Variation size in benthic polychaetes: systematic and ecological relationships. *J Mar Biol Ass UK* 77: 1045-1057.
- Giangrande A, Gambi MC, Fresi E 1981. Two species of Polychaetes new to the Mediterranean fauna. *Boll Zool* 48: 311-317.
- Grothe C, Pfannenstiel HD 1986. Cytophysiological study of neurosecretory of pheromonal influences on sexual development in *Ophryotrocha puerilis* (Polychaeta, Dorvilleidae). *Int J Invert Repr Dev* 10: 227-229.
- Hilbig B, Blake AJ 1991. Dorvilleidae (Annelida: Polychaeta) from the U.S. Atlantic slope and rise. Description of two new genera and 14 new species, with a generic revision of *Ophryotrocha*. *Zool Scr* 20: 147-183.
- Kegel B, Pfannenstiel HD 1983a. Evaluation of the pair-culture effect in *Ophryotrocha puerilis* (Polychaeta, Dorvilleidae). I. Pair-culture effect and the sex ratio. *Helg wiss Meer* 36: 205-213.
- Kegel B, Pfannenstiel HD 1983b. Evaluation of the pair-culture effect in *Ophryotrocha puerilis* (Poly-

- chaeta, Dorvilleidae). II. Conditions for the moult of the upper jaw. *Helg wiss Meer* 36: 215-222.
- La Greca M, Bacci G 1962. Una nuova specie di *Ophryotrocha* delle coste tirreniche (Annelida, Polychaeta). *Boll Zool* 29: 13-24.
- Lanfranco M, Rolando A 1981. Sexual races and reproductive isolation in *Ophryotrocha labronica* La Greca and Bacci (Annelida, Polychaeta). *Boll Zool* 48: 291-294.
- Lardicci C, Castelli A 1986. *Desdemona ornata* Banse, 1957 (Polychaeta, Sabellidae, Fabricinae); new record in the Mediterranean Sea. *Oebalia* 13: 195-201.
- Levin LA, Creed EL 1986. Effect of temperature and food availability on reproductive responses of *Streblospio benedicti* (Polychaeta: Spionidae) with planktotrophic or lecithotrophic development. *Mar Biol* 92: 103-113.
- Levinton JS 1983. The latitudinal compensation hypothesis: growth data and a model of latitudinal growth differentiation based upon energy budgets. I. Interspecific comparison of *Ophryotrocha* (Polychaeta: Dorvilleidae). *Biol Bull* 165: 686-698.
- Mori M, Belloni S 1985. Distribution, abundance and infestation of *Ophryotrocha geryonicola* (Annelida: Dorvilleidae) in *Gerion longipes* (Crustacea: Decapoda: Geryonidae) of Ligurian bathial bottoms. *Oebalia* 11: 277-287.
- Paavo B, Bailey-Brock J, Åkesson B 2000. Morphology and life history of *Ophryotrocha adherens* sp. nov. (Polychaeta: Dorvilleidae). *Sarsia* 85: 251-264.
- Parenti U 1961. *Ophryotrocha puerilis siberti*, *O. hartmanni* e *O. bacci* nelle acque di Roscoff. *Cah Biol Mar* 2: 437-445.
- Parenti U 1962. Variabilità sessuale di una nuova sottospecie di *Ophryotrocha hartmanni* del Mediterraneo. *Lincei- Rend Sc fis mat nat* 33: 78-84.
- Pleijel F, Eide R 1996. The phylogeny of *Ophryotrocha* (Dorvilleidae: Eunicida: Polychaeta). *J Nat Hist* 30: 647-659.
- Premoli MC, Sella G 1995. Sex economy in benthic polychaetes. *Ethol Ecol Evolut* 7: 27-48.
- Premoli MC, Sella G, Berra P 1996. Heritable variation of sex ratio in a polychaete worm. *J Evol Biol* 9: 845-854.
- Prevedelli D, Zunarelli Vandini R 1998. Effect of diet on reproductive characteristics of *Ophryotrocha labronica* (Polychaeta: Dorvilleidae). *Mar Biol* 132: 163-170.
- Prevedelli D, Simonini R 2001. Effects of temperature on demography of *Ophryotrocha labronica* (Polychaeta, Dorvilleidae). *Vie Milieu* 51 (4): 173-180.
- Robotti C 1979. Electrophoresis of proteins in three populations of *Ophryotrocha labronica*. *Experientia* 35: 596-597.
- Rolando A 1981. Early courtship and sexual differentiation in *Ophryotrocha labronica* La Greca and Bacci (Polychaeta Dorvilleidae). *Mon Zool Ital* 15: 53-61.
- Rolando A 1982. Sexual condition in a population of *Ophryotrocha robusta* (Annelida, Polychaeta) from Genova. *Atti Soc tosc Sci nat (B)*, 89: 145-152.
- Rolando A 1984. The sex induction hypothesis and reproductive behaviour in four gonochoristic species of the genus *Ophryotrocha* (Annelida Polychaeta). *Mon Zool Ital* 18: 287-299.
- Rolando A, Giorda R 1982. Male intersexes in *Ophryotrocha labronica* La Greca and Bacci (Polychaeta Dorvilleidae). *Mon Zool Ital* 16: 67-73.
- Sella G 1985. Reciprocal egg trading and brood care in a hermaphroditic polychaete worm. *Anim Behav* 33: 938-944.
- Sella G 1988. Reciprocation, reproductive success and safeguards against cheating in a hermaphroditic polychaete worm *Ophryotrocha diadema* Åkesson, 1976. *Biol Bull* 175: 212-217.
- Sella G 1990. Sex allocation in the simultaneous hermaphroditic polychaete worm *Ophryotrocha diadema*. *Ecology* 71: 27-32.
- Sella G 1991. Evolution of biparental care in the hermaphroditic polychaete worm *Ophryotrocha diadema*. *Evolution* 45: 63-68.
- Sella G, Ramella L 1999. Sexual conflict and mating system in the dorvilleid genus *Ophryotrocha* and the dinophilid genus *Dinophilus*. *Hydrobiologia* 402: 203-213.
- Wesenberg-Lund E 1938. *Ophryotrocha geryonicola* (Bidenkap) (= *Eteonopsis geryonicola* Bidenkap) re-found and redescribed. *Göteborgs K Vetensk- o VitterhSamh Hand Ser B* 6: 1-14.
- Zibrowius H, Bianchi CN 1981. *Spirorbis marioni* and *Pileolaria berkeleyana*, Spirorbidae exotiques dans le port de la Méditerranée Nord-occidentale. *Rapp Comm Int Mer Médit* 27: 163-164.
- Zunarelli R 1962. Il differenziamento citosessuale di tre specie di *Ophryotrocha*. *Boll Zool* 24 (2): 417-423.

Reçu le 28 novembre 2001; received November 28, 2001  
 Accepté le 22 janvier 2002; accepted January 22, 2002

Franssen, B., Swadlow, H. 2001. Effect of temperature on the sex ratio of the parasitoid *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae). *Entomol. exp. appl.* 101: 153-159.

Koehn, J. 1994. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 48: 140-152.

Koehn, J. 1995. Early control and sexual differentiation in parasitoid wasps. *Evolution* 49: 145-152.

Koehn, J. 1996. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 50: 145-152.

Koehn, J. 1997. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 51: 145-152.

Koehn, J. 1998. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 52: 145-152.

Koehn, J. 1999. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 53: 145-152.

Koehn, J. 2000. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 54: 145-152.

Koehn, J. 2001. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 55: 145-152.

Koehn, J. 2002. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 56: 145-152.

Koehn, J. 2003. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 57: 145-152.

Koehn, J. 2004. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 58: 145-152.

Koehn, J. 2005. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 59: 145-152.

Koehn, J. 2006. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 60: 145-152.

Koehn, J. 2007. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 61: 145-152.

Koehn, J. 2008. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 62: 145-152.

Koehn, J. 2009. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 63: 145-152.

Koehn, J. 2010. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 64: 145-152.

Koehn, J. 2011. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 65: 145-152.

Koehn, J. 2012. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 66: 145-152.

Koehn, J. 2013. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 67: 145-152.

Koehn, J. 2014. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 68: 145-152.

Koehn, J. 2015. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 69: 145-152.

Koehn, J. 2016. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 70: 145-152.

Koehn, J. 2017. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 71: 145-152.

Koehn, J. 2018. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 72: 145-152.

Koehn, J. 2019. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 73: 145-152.

Koehn, J. 2020. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 74: 145-152.

Koehn, J. 2021. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 75: 145-152.

Koehn, J. 2022. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 76: 145-152.

Franssen, B., Swadlow, H. 2001. Effect of temperature on the sex ratio of the parasitoid *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae). *Entomol. exp. appl.* 101: 153-159.

Koehn, J. 1994. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 48: 140-152.

Koehn, J. 1995. Early control and sexual differentiation in parasitoid wasps. *Evolution* 49: 145-152.

Koehn, J. 1996. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 50: 145-152.

Koehn, J. 1997. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 51: 145-152.

Koehn, J. 1998. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 52: 145-152.

Koehn, J. 1999. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 53: 145-152.

Koehn, J. 2000. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 54: 145-152.

Koehn, J. 2001. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 55: 145-152.

Koehn, J. 2002. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 56: 145-152.

Koehn, J. 2003. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 57: 145-152.

Koehn, J. 2004. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 58: 145-152.

Koehn, J. 2005. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 59: 145-152.

Koehn, J. 2006. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 60: 145-152.

Koehn, J. 2007. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 61: 145-152.

Koehn, J. 2008. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 62: 145-152.

Koehn, J. 2009. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 63: 145-152.

Koehn, J. 2010. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 64: 145-152.

Koehn, J. 2011. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 65: 145-152.

Koehn, J. 2012. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 66: 145-152.

Koehn, J. 2013. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 67: 145-152.

Koehn, J. 2014. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 68: 145-152.

Koehn, J. 2015. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 69: 145-152.

Koehn, J. 2016. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 70: 145-152.

Koehn, J. 2017. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 71: 145-152.

Koehn, J. 2018. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 72: 145-152.

Koehn, J. 2019. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 73: 145-152.

Koehn, J. 2020. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 74: 145-152.

Koehn, J. 2021. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 75: 145-152.

Koehn, J. 2022. The sex ratio of parasitoid wasps: an evolutionary perspective. *Evolution* 76: 145-152.

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<sup>er</sup> de l'article 40).

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

## INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

### TEXTE

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

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

Chaque manuscrit comportera :

- un résumé en français de 15 lignes maximum figurant en début d'article, suivi de sa traduction en anglais,
- des mots clés en français et anglais (6 au maximum) permettant un traitement rapide par des 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 :

Park GS, Park SY 2000. Long-term trends and temporal heterogeneity of water quality in tidally mixed estuarine waters. *Mar Poll Bull* 40 (12): 1201-1209.

Edvardsen B, Paasche E 1998. Bloom dynamics and physiology of *Prymnesium* and *Chrysochromulina*. In Anderson DM, Cembella AD & Hallegraeff GM eds, *The Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms*. Springer Verlag, Heidelberg: 193-208.

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

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

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

Regrouper les similis (photographies, lavis...) en planches. Employer une échelle graphique qui sera réduite avec la figure, et un lettrage par transfert. Tableaux et planches similis sont numérotés de 1 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:

Park GS, Park SY 2000. Long-term trends and temporal heterogeneity of water quality in tidally mixed estuarine waters. *Mar Poll Bull* 40 (12): 1201-1209.

Edvardsen B, Paasche E 1998. Bloom dynamics and physiology of *Prymnesium* and *Chrysochromulina*. In Anderson DM, Cembella AD & Hallegraeff GM eds, *The Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms*. Springer Verlag, Heidelberg: 193-208.

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

Footnotes and acknowledgments should be as brief as possible.

### ILLUSTRATIONS

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

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

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

### GALLEY-PROOFS AND REPRINTS

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

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

**SOMMAIRE – CONTENTS**

Alain GUILLE :1937-2001.	1
Taxonomic diversity of groundwater Harpacticoida (Copepoda, Crustacea) in Southern France. A contribution to characterise Hotspot Diversity Sites DANIELOPOL D.L., ROUCH R., BALTANAS A.	1
Analyse fonctionnelle de la mandibule de Copépodes pélagiques profonds de Méditerranée (au large de Malte) <i>Functional analysis of the mandible of deep pelagic copepoda from the Méditerranée (Malte region)</i> LAPERNAT P.E., RAZOULS C.	17
New phylogenetic aspects of Cristacoxidae Huys (Copepoda, Harpacticoida), including the description of a new genus from the Magellan Region GEORGE K.H.	31
Etat de santé de la macrofaune benthique et rôle des espèces invasives dans le golfe du Morbihan (Bretagne, France) <i>Health state of the benthic macrofauna and role of invasive species in the Morbihan Gulf (Brittany, France)</i> AFLI A., CHENIER F.	43
Distribution and ecology of the genus <i>Ophryotrocha</i> (Polychaeta : Dorvilleidae) in Italian harbors and lagoons SIMONINI R.	59