

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 48 n° 3 – Sept. 1998

Périodique d'écologie - Publication trimestrielle

VIE ET MILIEU

Life and Environment

PÉRIODIQUE D'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE JOURNAL OF GENERAL ECOLOGY

LABORATOIRE ARAGO — UNIVERSITÉ P. et M. CURIE

Vie et Milieu - Life and Environment publie des contributions concernant les divers aspects de l'écologie, la biologie et la systématique dans les milieux marins, lagunaires et terrestres :

- biologie et écologie des organismes, des populations et des écosystèmes
- réseaux trophiques, flux énergétiques
- écologie benthique
- pollution
- écologie numérique, modélisation
- évolution et phylogénie

Un numéro à thème paraît chaque année.

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

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

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

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

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

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

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

Membres du Comité scientifique international — *International advisory board*

B. BATTAGLIA (Padoue), F. BLANC (Marseille), A. BIANCHI (Marseille), J. BLONDEL (Montpellier), C.F. BOUDOURESQUE (Marseille), P. BOUGIS (Paris), P. CHARDY (Bordeaux), C. COMBES (Perpignan), A. DINET (Banyuls), L. FOULQUIER (Cadarach), R.N. GIBSON (Oban-Argyll), C. HEIP (Gent), R. HESSLER (La Jolla), G. JACQUES (Paris), R. LABAT (Toulouse), L. LAUBIER (Marseille), R. MARGALEF (Barcelone), R.C. NEWELL (Sydney), J. POCHON (Paris), S. POULET (Roscoff), D. THISTLE (Tallahassee)

ABONNEMENTS/SUBSCRIPTIONS 1998

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

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

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

Les abonnements partent du premier numéro de l'année / *subscriptions begin with the first calendar year*

Numéros séparés de l'année, volumes antérieurs, suppléments et faunes des Pyrénées-Orientales, collections complètes, disponibles / *Back Issues and volumes, supplements and Faunas of Pyrénées-Orientales, complete collections, available :*

VIE ET MILIEU — Laboratoire Arago — BP 44 — F. 66651 BANYULS-SUR-MER CEDEX

POLYASCOPHORUS, A NEW GENUS OF ANCORABOLIDAE (CRUSTACEA, COPEPODA), INCLUDING THE DESCRIPTION OF TWO NEW SPECIES AND THE RE-ALLOCATION OF CERATONOTUS GORBUNOVI

K.H. GEORGE

Fachbereich Biologie, Arbeitsgruppe Zoomorphologie, Carl von Ossietzky-Universität, 26111 Oldenburg, Germany
E-mail. : george@biologie.uni-oldenburg.de

COPEPODA
HARPACTICOIDA
ANCORABOLIDAE
POLYASCOPHORUS
PHYLOGÉNIE

RÉSUMÉ. – Deux espèces nouvelles de Copépodes Harpacticoides sont décrites. L'une provient de la Mer de Barents (Arctique), l'autre de la Mer de Weddell (Antarctique). *Polyascophorus martinezi* gen. et sp. n. et *P. schminkei* sp. n. appartiennent à la sous-famille des Ancorabolinae Sars, 1909 (Copepoda, Harpacticoida, Ancorabolidae). En effet, elles ont en commun les caractères apomorphiques suivants : perte de l'exp. A2, prolongation du basis P1, enp. P1 non-préhensile, et perte de la soie proximale externe sur l'exp. 3 P2-P4. Mais ces deux espèces diffèrent par de nombreux caractères communs de toutes les espèces connues d'Ancorabolinae ; un nouveau genre est donc créé. D'autre part, *Ceratonotus gorbunovi* (Smirnov, 1946) est transféré dans ce nouveau genre en raison de plusieurs caractères communs avec les deux nouvelles espèces décrites ici.

COPEPODA
HARPACTICOIDA
ANCORABOLIDAE
POLYASCOPHORUS
PHYLOGÉNIE

ABSTRACT. – Two new species of copepods are described, one from the Barents Sea (Arctic), and the other from the Weddell Sea (Antarctic). *Polyascophorus martinezi* gen. et sp. n. and *P. schminkei* sp. n. belong to the Ancorabolinae Sars, 1909 (Copepoda, Harpacticoida, Ancorabolidae), because they share the following apomorphic characters : loss of exp A2, prolongation of basis P1, enp P1 not prehensile, loss of first outer seta of exp 3 P2-P4. On the other hand, they differ in so many characters from all hitherto known taxa within Ancorabolinae that a new genus is established. *Ceratonotus gorbunovi* (Smirnov, 1946) is transferred into the new genus *Polyascophorus*, due to several characters it shares with the two new species described here.

INTRODUCTION

Ancorabolidae Sars, 1909 is one of the most peculiar taxa within the Harpacticoida. General body shape, high variability in body ornamentation, presence of dorsal, dorsolateral and/or lateral processes, peraeopods with extremely prolonged bases, all contribute to the bizarre appearance of the Ancorabolidae and especially the subfamily Ancorabolinae Sars, 1909. This exotic nature goes along with a certain rarity of Ancorabolidae in meiofaunal samples. To explain this rarity, most Ancorabolidae are said to be inhabitants primarily of muddy bottoms of the deep sea (see e.g. Lang 1948; Noodt 1971; Hicks & Coull 1983; Huys & Boxshall 1991). As demonstrated by George (1993), Ancorabolidae are not primarily deep sea inhabitants but can be found in several kinds of littoral, and sublittoral habitats, as well including

muddy and sandy substrates and even the phytal. This is evidenced in recent years by several records of Ancorabolidae from the northern and the southern hemisphere (e.g. Mielke 1985; 1987; Fiers 1988; Schizas & Shirley 1994; George, in press; George & Schminke a; George & Schminke b).

Polyascophorus gen. n. discovered in the Arctic and Antarctic fits the picture of a worldwide distribution even at the genus level. Like the genera *Ancorabolus* Norman, 1903 (George unpubl.), *Arthroposyllus* Sars, 1909 (George, in press), *Ceratonotus* Sars, 1909 (George & Schminke in press) and *Echinocletodes* Lang, 1936 (Dinet 1974) the new genus is represented in both hemispheres. Due to the increase of meiofaunal sampling, all mentioned genera, with the exception of *Echinocletodes*, have been discovered in the southern hemisphere in the past decade.

MATERIAL AND METHODS

Samples were taken by using the Giant Boxcorer and/or the Multicorer (Hain *et al.* 1987; Martínez pers. com.). The material was fixed immediately with formaline. Meiofauna was extracted by decantation and centrifugation. Specimens have been cleared up with W15 and glycerol. Drawings were made with the aid of a camera lucida on a Leitz-Dialux 20 EB compound microscope equipped with a phase contrast 100x objective.

The morphological terminology has been adopted from Huys & Boxshall (1991). The terminology related to systematics is used according to Ax (1984). Abbreviations used in the text: cphth: cephalothorax, A1: antennule, A2: antenna, md: mandible, mxl: maxillule, 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.

DESCRIPTIONS

Polyascopephorus gen. n.

Diagnosis: Ancorabolidae Sars, 1909, subfamily Ancorabolinae Sars, 1909. Body slender, covered dorsally with several tube pores. Rostrum very small, with several long spinules and 1 long tube pore, additionally with 2 bulbous hyaline appendages. Free thoracic somites dorsally with single tube pore each. At least somites bearing P2 to P4 dorsally with a pair of cuticular processes, bearing a sensillum at their tips. Telson broader than long, with anal operculum bearing small spinules and flanked by 2 sensilla. CR approximately 3 times longer than broad, bearing 7 setae and 1 to 2 tube pores. A1 female 4-segmented, with 1 aesthetasc on third and on last segment, 6-segmented and subchirocerous in male. Exp and enp P1 2-segmented. Exp2 with 5, enp2 with at most 2 setae. P2 to P4 with 3-segmented exs, enps 1- to 2-segmented or absent. Exp3 of P2 and P3 on outer subterminal margin with tube pore. Benp P5 reduced, with single seta accompanied by at least 1 tube pore. Outer basal seta inserting from a long digitiform process. Exp fused or not with benp, bearing 5 setae. Type species: *Polyascopephorus martinezi* gen. et sp. n.

Polyascopephorus martinezi gen. et sp. n.

Localities: Four females (holotype and 3 paratypes) and 1 male (allotype) were collected during leg ARK IX/4 of the Expedition "Arctic '93" of RV "Polarstern". Holotype, paratype 1 and allotype were found in material of station 27/025, collected on 21/08/1993 at 82°07,1'N/42°33,4'O at a depth of 529 m. Paratype 2

was found on 21/08/1993 at 82°01,4'N/43°34,2'O, at a depth of 286 m (station 27/027), and paratype 3 was collected on 20/08/1993 at 82°09,8'N/42°02,7'O, at a depth of 1,016 m (station 27/024). The type material has been transferred to 16 slides, using glycerol as embedding medium. The slides are labelled UNIO 1998.001/1 (holotype), UNIO 1998.002/1-4 (allotype), UNIO 1998.003/1-9 (paratype 1), UNIO 1998.004/1 (paratype 2), UNIO 1998.005/1 (paratype 3) and stored in the Collection of the AG Zoomorphologie, Carl von Ossietzky Universität, D-26111 Oldenburg, Germany.

Female

Body (Fig. 1A) long (approximately 530 µm, incl. CR) and slender. Rostrum (Fig. 1B) very small, with several long fine spinules, 2 sensilla and 1 long tube pore. Additionally with 2 hyaline bulbous appendages. Cphth as long as first 3 free thoracic somites, covered with several sensilla and bearing 4 pairs of tube pores. Anteriorly with a pair of long cuticular processes, each bearing a single sensillum at the tip. Cphth laterally at posterior end with a pair of long bifurcated cuticular processes, bearing a single sensillum at each tip, and with an additional sensillum at their bases. Free thoracic somites except last one dorsally and laterally with single tube pores, dorsally also with a pair of sensilla. Additionally with pairs of dorsolateral cuticular processes, which are successively smaller from first to fourth somite. Each process with a sensillum at its tip, and a second one at its base except last pair. Last thoracic somite with a pair of sensilla dorsally, first abdominal somite additionally with a pair of tube pores posteriorly. Both somites fused to form a GDS. P6 fused to form a single genital operculum (Fig. 1C). Next 2 abdominal somites with a pair of tube pores and a pair of dorsal sensilla posteriorly. Penultimate somite without sensilla but with a row of spinules posteriorly. Telson smaller than preceding somites, with spinule fringed anal operculum flanked by 2 sensilla arising from small knobs, ventrally with pair of tube pores at posterior margin (Fig. 1D).

CR approximately 3,5 times longer than broad, bearing one tube pore proximally and 7 setae (I-VII) altogether (Fig. 1D). Seta I (bipinnate) and II (bare) inserting laterally midlength of CR, III (bipinnate) inserting ventrally in a subterminal position, flanked by small spinules and accompanied by long tube pore. Tube pore itself is flanked by 3 strong spinules. Seta IV (bare), V (bipinnate) and VI (bare) inserting terminally. IV and VI small, IV approximately 3 times longer than VI. V longer than CR. VII biarticulated, inserting dorsally.

A1 (Fig. 2A) 4-segmented, first segment longest, covered with long slender spinules and distally with single bipinnate seta. Following

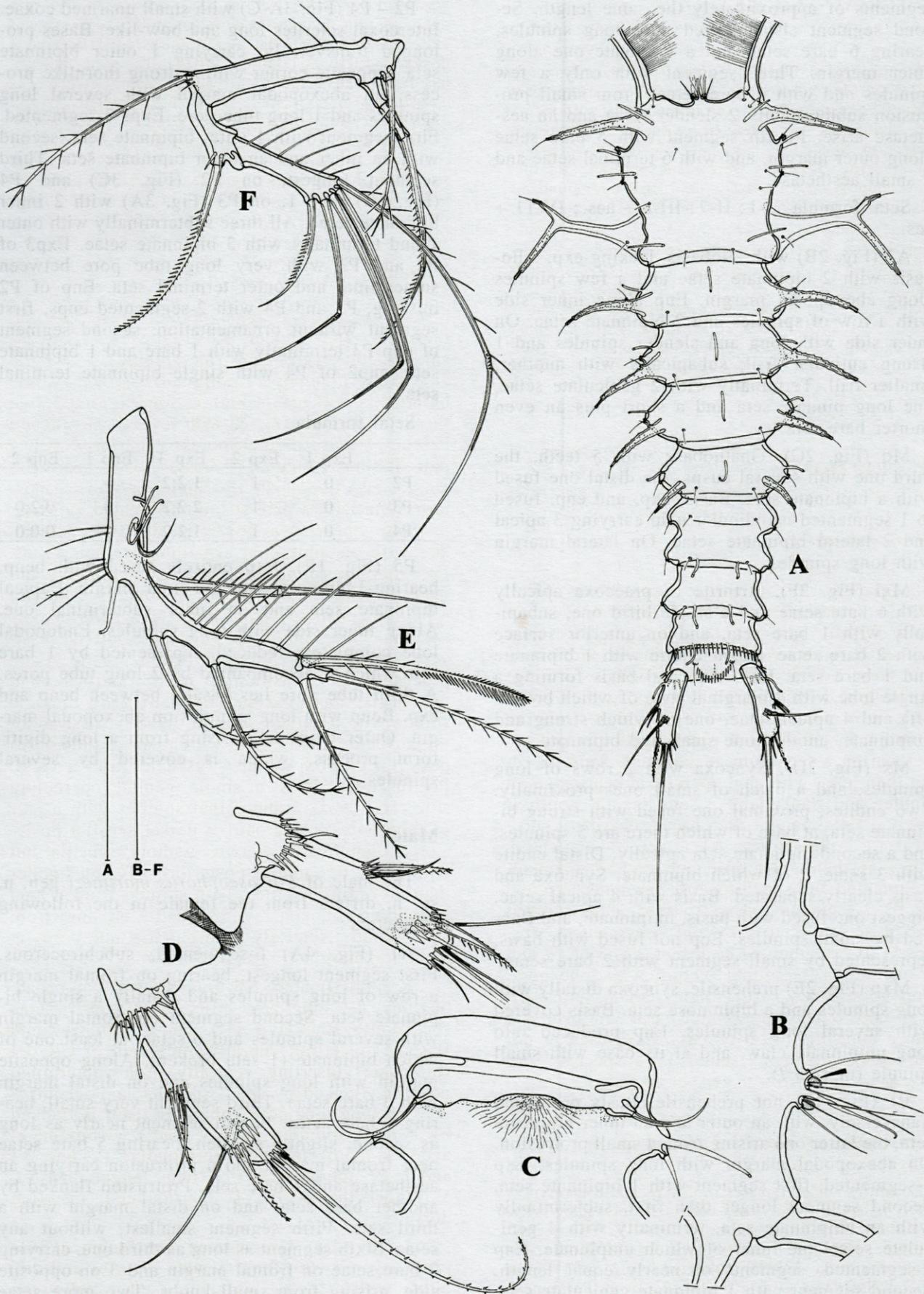


Fig. 1. - *Polyascophorus martinezi* gen. et sp. n., female. A, Habitus, dorsal; B, Rostrum, triangular arrow indicating bulb-like appendages; C, Genital field; D, CR, ventral; E, P5; F, P1. Scale bars: A, 100 μ m; B-F, 50 μ m.

segments of approximately the same length. Second segment also covered with long spinules, bearing 6 bare setae and a bipinnate one along outer margin. Third segment with only a few spinules and with 6 bare setae. From small protrusion subterminally 2 slender setae and an aesthetasc arise. Fourth segment with 5 bare setae along outer margin, and with 6 terminal setae and 1 small aesthetasc.

Setal formula : I-1 ; II-7 ; -III-8 + aes. ; IV-11 + aes.

A2 (Fig. 2B) with allobasis, lacking exp. Allobasis with 2 bipinnate setae and a few spinules along abexopodal margin. Enp along inner side with a row of spinules and 2 bipinnate setae. On inner side with long and slender spinules and 1 strong cuticular frill, subapically with another, smaller frill. Terminally with 2 geniculate setae, one long pinnate seta and a short plus an even shorter bare seta.

Md (Fig. 2C). Gnathobase with 5 teeth, the third one with several cusps, the distal one fused with a bipinnate seta. Basis, exp. and enp. fused to 1-segmented mandibular palp carrying 3 apical and 2 lateral bipinnate setae. On lateral margin with long spinules.

Mxl (Fig. 2F). Arthrite of praecoxa apically with 6 bare setae and a single bifid one, subapically with 1 bare seta, and on anterior surface with 2 bare setae. Coxal endite with 1 bipinnate and 1 bare seta. Enp, exp, and basis forming a single lobe with 4 marginal (two of which broken off) and 4 apical setae, one of which strong and unipinnate, another one small and bipinnate.

Mx (Fig. 2D). Syncoxa with 2 rows of long spinules, and a patch of small ones proximally. Two endites, proximal one fused with strong bipinnate seta, at base of which there are 5 spinules, and a second bipinnate seta apically. Distal endite with 3 setae, 2 of which bipinnate. Syncoxa and basis clearly separated. Basis with 4 apical setae, biggest one fused with basis, unipinnate, and flanked by small spinules. Enp not fused with basis, represented by small segment with 2 bare setae.

Mxp (Fig. 2E) prehensile, syncoxa distally with long spinules and a biplumose seta. Basis covered with several long spinules. Enp produced into long unipinnate claw, and at its base with small spinule (or seta ?).

P1 (Fig. 1F) not prehensile. Basis prolonged transversely, with an outer and an inner bipinnate seta, the latter one arising from a small protrusion. On abexopodal margin with long spinules. Exp 2-segmented, first segment with 1 bipinnate seta. Second segment longer than first, subterminally with an unipinnate seta, terminally with 4 geniculate setae, the inner of which unipinnate. Enp 2-segmented, segments of nearly equal length. Second segment with 1 bipinnate geniculate seta.

P2 - P4 (Fig. 3A-C) with small unarmed coxae. Intercoxal sclerites long and bow-like. Bases prolonged transversely, carrying 1 outer bipinnate seta. Opposite corner with a strong thornlike process, on abexopodal margin with several long spinules and 1 long tube pore. Exps 3-segmented. First segment with 1 outer bipinnate seta, second with an inner and an outer bipinnate seta. Third segment longest, on P2 (Fig. 3C) and P4 (Fig. 3B) with 1, on P3 (Fig. 3A) with 2 inner bipinnate setae. All three subterminally with outer 1 and terminally with 3 bipinnate setae. Exp3 of P2 and P3 with very long tube pore between subterminal and outer terminal seta. Enp of P2 missing, P3 and P4 with 2-segmented enps, first segment without ornamentation, second segment of enp P3 terminally with 1 bare and 1 bipinnate seta, enp2 of P4 with single bipinnate terminal seta.

Setal formula :

	Exp 1	Exp 2	Exp 3	Enp 1	Enp 2
P2	0	1	1;2;2	-	-
P3	0	1	2;2;2	0	0;2;0
P4	0	1	1;2;2	0	0;0;0

P5 (Fig. 1E). Exp entirely fused with benp, bearing 3 bipinnate setae on outer margin, 1 apical bipinnate seta and an inner subterminal one. Along inner side with long spinules. Endopodal lobe completely reduced, represented by 1 bare seta which is accompanied by 2 long tube pores. A third tube pore lies basally between benp and exp. Benp with long spinules on abexopodal margin. Outer basal seta arising from a long digitiform process, which is covered by several spinules.

Male

The male of *Polyascophorus martinezi* gen. n. sp. n. differs from the female in the following characters :

A1 (Fig. 4A) 6-segmented, subchirocerous. First segment longest, bearing on frontal margin a row of long spinules and distally a single bipinnate seta. Second segment on frontal margin with several spinules and 6 setae, at least one of which bipinnate (1 seta broken). Along opposite margin with long spinules and on distal margin with 3 bare setae. Third segment very small, bearing 6 bare setae. Fourth segment nearly as long as second, slightly swollen, bearing 5 bare setae near frontal margin and a protrusion carrying an aesthetasc and 1 bare seta. Protrusion flanked by another bare seta, and on distal margin with a third seta. Fifth segment smallest, without any setae. Sixth segment as long as third one, carrying 3 bare setae on frontal margin and 3 on opposite side, arising from small knobs. Two more setae

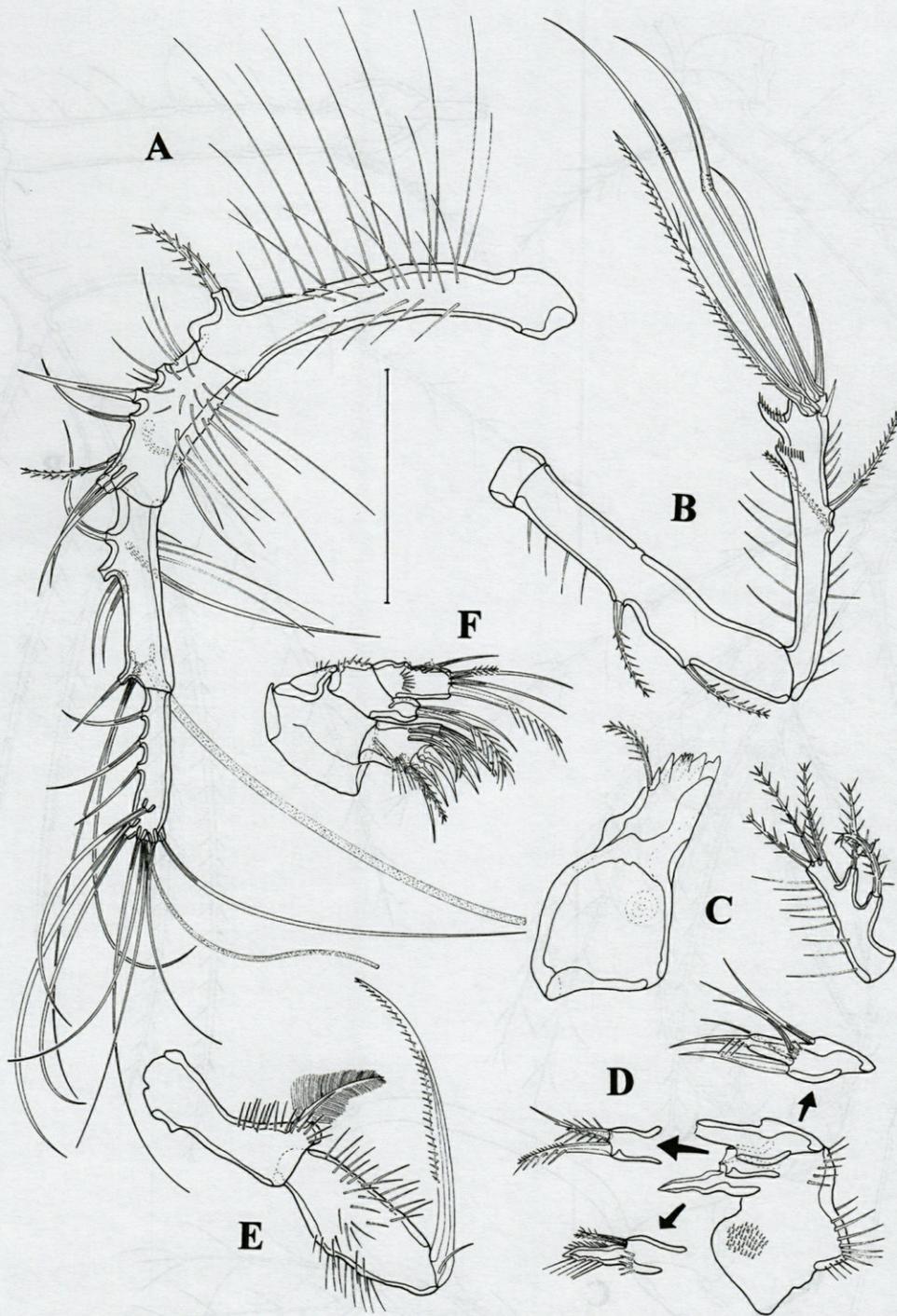


Fig. 2. - *Polyascophorus martinezi* gen. et sp. n., female. A, A1; B, A2; C, Md, split into gnathobase (left) and palp (right); D, Mx; E, Mxp; F, Mx1. Scale bar 50 μ m.

on middle of segment, and with 2 bare setae and a small aesthetasc terminally.

Setal formula : I-1; II-9; III-6; IV-8 + aes; V-0; VI-10 + aes.

P3 (Fig. 4B). Basis and exp like in female. Enp 3-segmented, first and third segment very small, of nearly same length. Second segment nearly four

times longer than first, distally on inner side with a pointed apophysis which is nearly twice as long as third segment. First and second segment without setae, third segment with 1 long and 1 short bipinnate seta.

P4 (Fig. 4C). Basis and exp like in female. Enp 2-segmented, carrying a long and a short bipinnate seta on distal segment.

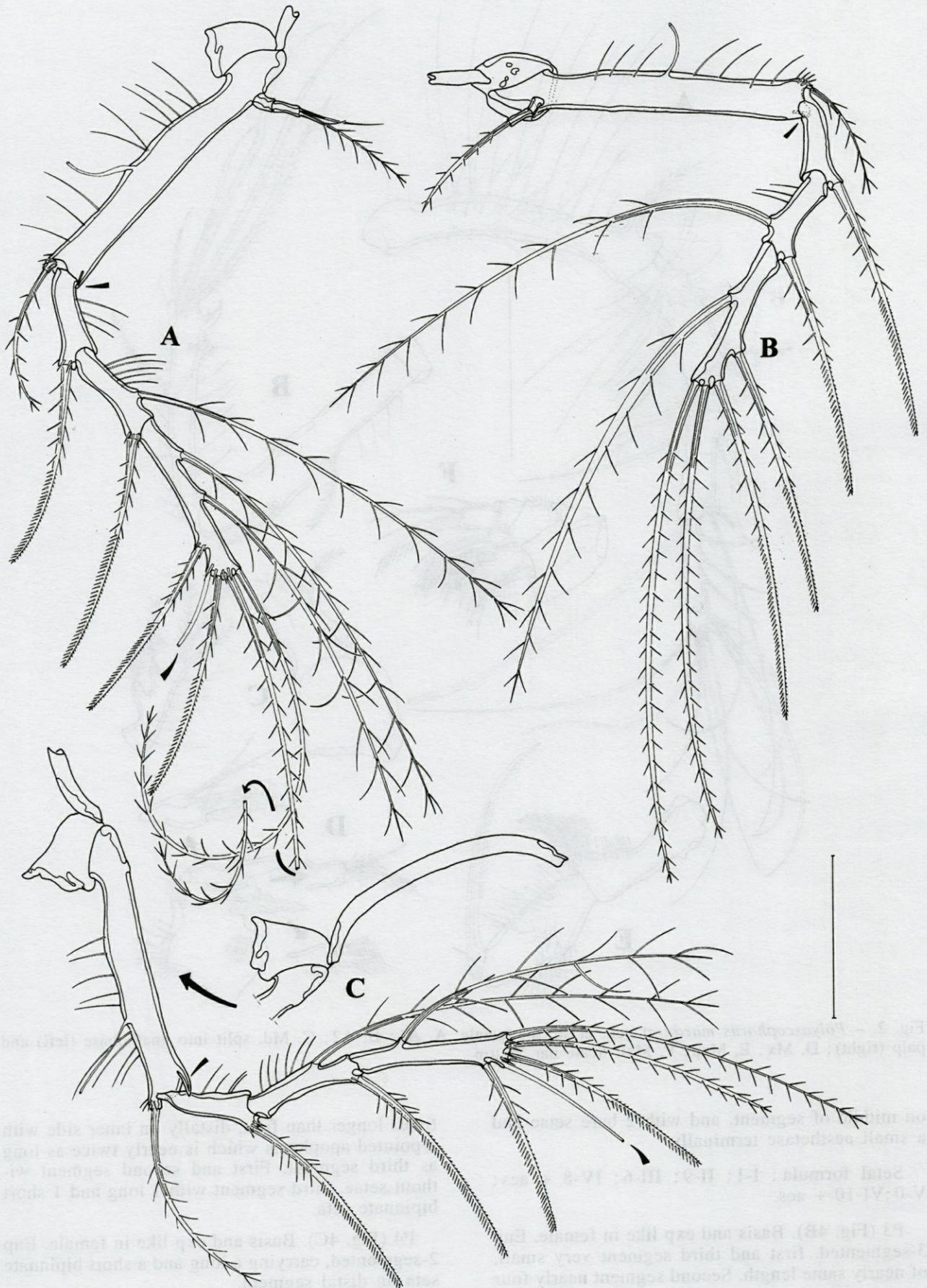


Fig. 3. - *Polyascopeorus martinezi* gen. et sp. n., female. A, P3; B, P4; C, P2. Triangular arrows indicating tube pores and thornlike processes. Scale bar 50 μ m.



Fig. 4. - *Polyascophorus martinezi* gen. et sp. n., male. A, A1; B, P3, triangular arrow indicating tube pore; C, P4. Scale bar 50 μ m.

Polyascopephorus schminkei sp. n.

Localities : The material (holotype, allotype, paratypes, 1 copepodid) was collected during ANT V/3 of RV "Polarstern" along the shelf ice of the eastern Weddell Sea (Antarctica) (Hain *et al.*, 1987). One female (holotype) was collected on 14/11/1986 at station 592, at 73°55,0'S/22°58,6'W, at a depth of 211 m. Two additional females (paratypes 1 and 2) and 1 copepodid were found in material from station 528, collected on 22/10/1986 at 72°28,1'S/17°20,6'W, at a depth of 300 m, and 1 badly damaged male (allotype) was collected on 31/10/1986 at station 553, at 74°02,4'S/24°22,7'W, at a depth of 376 m. A third female (paratype 3) was found on 25/10/1986 at station 539, at 74°06,1'S/24°39,7'W, at a depth of 541 m. The type material has been transferred to 15 slides, using glycerol as embedding medium. The slides are labelled UNIOI 1998.006/1 (holotype), UNIOI 1998.007/1-4 (allotype), UNIOI 1998.008/1-8 (paratype 1), UNIOI 1998.009/1 (paratype 2), UNIOI 1998/010/1 (paratype 3) and stored in the Collection of the AG Zoomorphologie, Carl von Ossietzky Universität, D-26111 Oldenburg, Germany.

Female

Body (Fig. 5A) long (approximately 520 µm, incl. CR) and slender. Rostrum (Fig. 6A) very small, with several long fine spinules, 2 sensilla, and 1 long tube pore and 2 hyaline bulbous appendages. Cphth as long as first 3 free thoracic somites, covered with several sensilla and bearing 4 pairs of tube pores. Cphth without cuticular processes. Posterior part of cphth slightly produced laterally, extensions bearing several long spinules and a sensillum apically. Free thoracic and abdominal somites except penultimate one and telson also with lateral extensions bearing long spinules and a sensillum apically. Free thoracic somites 1 to 5 each with single tube pore dorsally. First four thoracic somites also with a pair of dorsal and dorsolateral sensilla, fifth somite only with one pair of sensilla. First three thoracic somites each with 1 pair of dorsolateral cuticular processes, which are successively smaller in size from first to third somite. Each process bears a sensillum at its tip. First abdominal somite with a pair of tube pores, a pair of dorsal sensilla and a row of spinules along posterior margin. Fused with last thoracic somite to form a GDS. P6 fused to form a single genital operculum (Fig. 6C). Following abdominal somite posteriorly also with a pair of tube pores, dorsal sensilla and spinules. Penultimate somite lacking sensilla and tube pores, but with row of spinules along posterior margin. Telson (Fig. 5A, B) smaller than preceding somites, with spinule fringed anal operculum flanked by 2 sensilla arising from small knobs.

CR (Fig. 5B) approximately 3,5 times longer than broad, bearing one tube pore proximally and

altogether 7 setae (I-VII). Seta I (bipinnate) and II (bare) inserting laterally midlength of CR, III (bipinnate) inserting ventrally in a subterminal position, IV, V and VI (all bare) inserting terminally. IV and VI small, IV approximately twice as long as VI. V longer than CR. VII biarticulated, inserting dorsally in subterminal position, accompanied by several spinules.

A1 (Fig. 6A) 4-segmented, all segments of nearly equal length. First segment covered with long slender spinules and with a single bipinnate seta distally. Second segment also covered with long spinules, bearing 6(?) bare setae (1 seta broken off) and 2 bipinnate ones along outer margin. Third segment with 4 bare setae and a bipinnate one along outer margin and with 1 apical seta. Two slender setae and an aesthetasc arise from a terminal protrusion. Fourth segment with 3 setae along outer margin, one in the middle of the segment (unfortunately broken in Fig. 6A) and one on the opposite margin. Terminally with 6 setae and 1 small aesthetasc.

Setal formula : I-1 ; II-8 ; III-8 + aes. ; IV-11 + aes.

A2 (Fig. 5C) with allobasis, lacking exp. Allobasis with 2 bipinnate setae and a few spinules along abexopodal margin. Enp on inner side with a row of spinules and 2 bipinnate setae. Apically with strong cuticular frill, a smaller frill subapically. Terminally with 2 geniculate setae, one long unipinnate seta, and a short plus an even shorter bare seta.

Md (Fig. 6E). For technical difficulties gnathobase not observable. Basis, exp. and enp. fused to 1-segmented mandibular palp carrying 2 apical setae, one of which bare, the other bipinnate. Laterally with 2 bipinnate setae, and on opposite margin with a single bipinnate seta. On lateral margin and subapically with long spinules.

Mxl (Fig. 6D). Arthritis of praecoxa apically with 6 bare setae, subapically with a single bipinnate seta and on anterior surface with 2 bare setae. On opposite side with single bare seta. Coxal endite with 2 bare setae. Enp, exp, and basis forming a single lobe bearing 3 marginal bipinnate and 5 apical setae, two of which strong and unipinnate, the remaining ones bare and longer.

Mx (Fig. 6F). Syncoxa with several spinules and two endites. Proximal endite fused with a strong bipinnate seta, at base of which there are 4 spinules, and a second bare seta apically. Distal endite with 3 short setae, 2 of which unipinnate. Syncoxa and basis clearly separated. Basis with 4 apical setae, the biggest one unipinnate and fused with basis. Enp fused with basis, represented by 2 bare setae.

Mxp (Fig. 6B) prehensile, syncoxa distally with long spinules and a biplumose seta. Basis covered with several long spinules. Enp produced

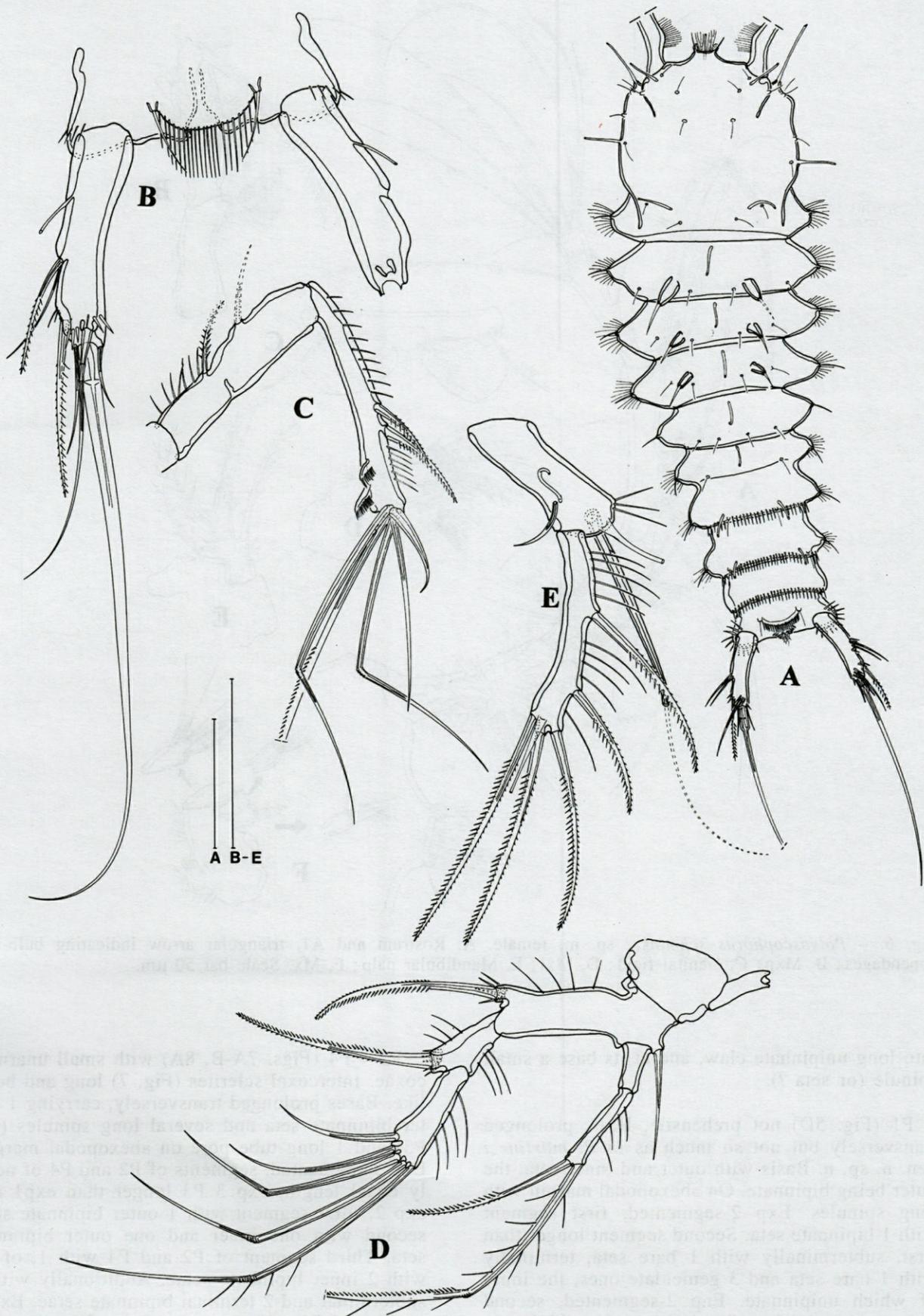


Fig. 5. - *Polyascophorus schminkei* sp. n., female. A, Habitus, dorsal; B, Telson and CR, dorsal; C, A2; D, P1; E, P5. Scale bars: A, 100 μ m; B-E, 50 μ m.

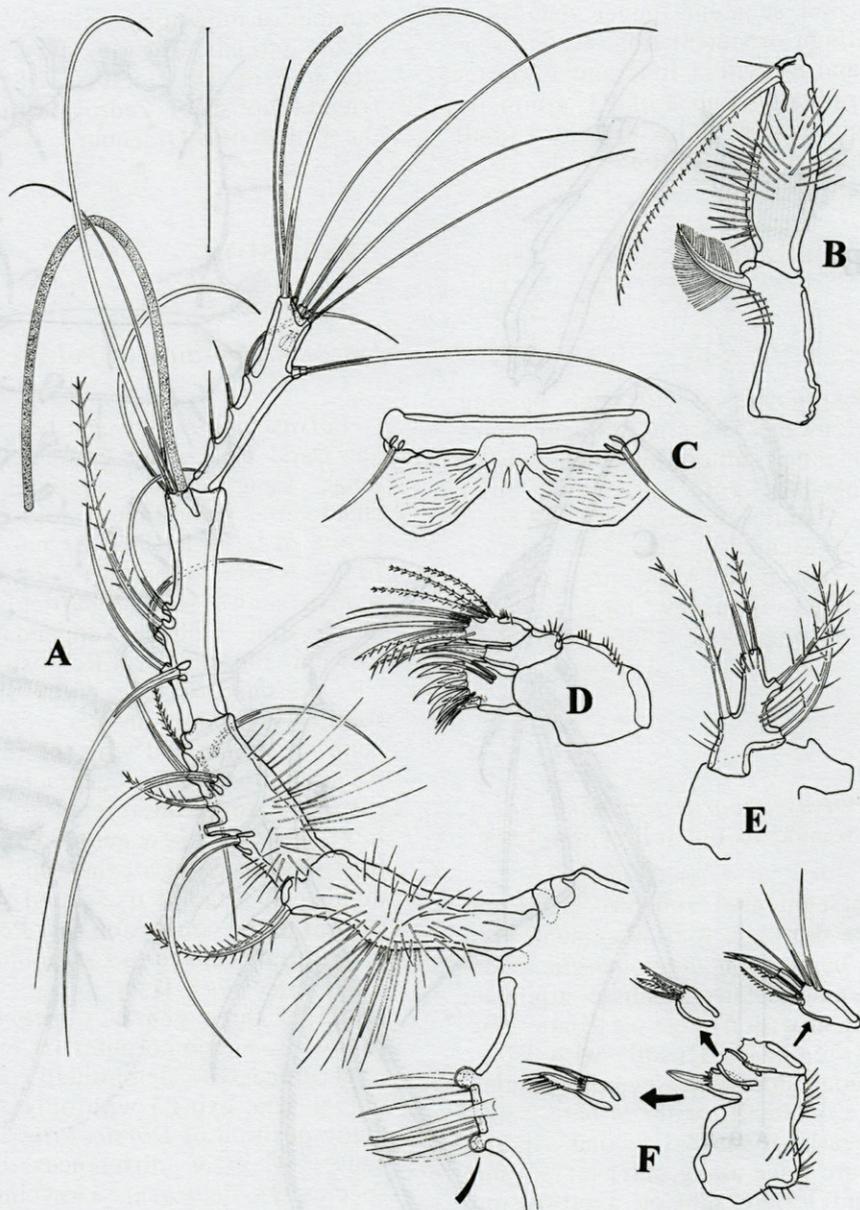


Fig. 6. - *Polyascophorus schminkei* sp. n., female. A, Rostrum and A1, triangular arrow indicating bulb-like appendages; B, Mxp; C, Genital field; D, Mxl; E, Mandibular palp; F, Mx. Scale bar 50 μ m.

into long unipinnate claw, and at its base a small spinule (or seta ?).

P1 (Fig. 5D) not prehensile. Basis prolonged transversely but not so much as in *P. martinezi* gen. n. sp. n. Basis with outer and inner seta, the outer being bipinnate. On abexopodal margin with long spinules. Exp 2-segmented, first segment with 1 bipinnate seta. Second segment longer than first, subterminally with 1 bare seta, terminally with 1 bare seta and 3 geniculate ones, the inner of which unipinnate. Enp 2-segmented, second segment longer than first, with a short bipinnate and a longer, bipinnate and geniculate seta.

P2 - P4 (Figs. 7A-B, 8A) with small unarmed coxae. Intercoxal sclerites (Fig. 7) long and bow-like. Bases prolonged transversely, carrying 1 outer bipinnate seta and several long spinules (P2, P3) and 1 long tube pore on abexopodal margin. Exp 3-segmented, segments of P2 and P4 of nearly equal length, exp 3 P3 longer than exp1 and exp 2. First segment with 1 outer bipinnate seta, second with one inner and one outer bipinnate seta. Third segment of P2 and P4 with 1, of P3 with 2 inner bipinnate setae. Additionally with 2 subterminal and 2 terminal bipinnate setae. Exp 3 of P2 and P3 with long tube pore between sub-terminal and outer terminal seta. Enp of P2-P4

2-segmented, second segment longer than first. First segment without ornamentation, second segment of enp P2 and P4 with 1 long and 1 shorter bipinnate seta terminally. Enp 2 of P3 terminally with 2 long bipinnate setae and with a third small bipinnate one, subterminally on outer side.

Setal formula :

	Exp 1	Exp 2	Exp 3	Enp 1	Enp 2
P2	0	1	1;2;2	0	0;2;0
P3	0	1	2;2;2	0	0;2;1
P4	0	1	1;2;2	0	0;2;0

P5 (Fig. 5E). Exp not fused with benp, bearing 2 bipinnate setae on outer margin, 2 apical bipinnate setae and an inner subterminal one. Subterminally with long tube pore, and along outer margin with long spinules. Endopodal lobe completely reduced, represented by 1 bare seta accompanied by 1 long tube pore. A second tube pore distally, accompanied by a few long spinules. Outer basal seta arising from a long digitiform bare process.

Male

The male of *Polyascophorus schminkei* sp. n. differs from the female in the following characters :

A1 (Fig. 8C) 6-segmented, subchirocerous, geniculation between third and fourth segment. First segment longest, bearing on outer margin a row of long spinules and distally a single bipinnate seta. Second segment with 6 setae on frontal margin, two of which bipinnate. Distally with 3 bare setae and on caudal side with several spinules. Third segment very small, with 6 bare setae. Fourth segment nearly as long as second, slightly swollen, with 7 bare setae along outer margin and one aesthetasc and 1 bare seta on a protrusion. Protrusion flanked by another bare seta. Fifth segment smallest, without ornamentation. Sixth segment as long as third one, carrying 1 bare seta on outer margin and 6 ones on opposite side, five of which arising from small knobs. Subterminally with 2 bare setae and a small aesthetasc.

Setal formula : I-1; II-9; III-6; IV-9 + aes; V-0; VI-9 + aes.

P3 (Fig. 8B) slightly damaged. Basis and exp like in female. Enp 3-segmented, first and third segment very small, nearly of equal length. Second segment nearly four times longer than first, distally on inner side with a pointed apophysis which is nearly 0,5 times longer than third segment. First and second segment without setae, setation of third segment unknown.

Etymology. The generic name is derived from the Greek termini "poly" (=many), "asc" (=tube), and "phorus" (=to bear), referring to the high

number of tube pores on body and swimming legs of the animals. The specific names are in dedication to Prof. Dr. Horst Kurt Schminke and to my friend, Dipl.-Biol. Pedro Martínez Arbizu (both at the Universität Oldenburg, Germany).

DISCUSSION

Systematic position of Polyascophorus gen. n.

Polyascophorus gen. n. belongs to Ancorabolinae Sars, 1909 since compared with Laophontodinae Lang, 1944 it shares the apomorphic characters of this taxon : loss of exp A2, prolongation of basis P1, enp P1 not prehensile, loss of first outer seta of exp 3 P2-P4. On the other hand, it also shows several particular characters, like the hyaline bulb-like appendages on the small rostrum, the size of CR, position of seta III on CR, presence of tube pores on cphth and body somites as well as on exp 3 of P2 and P3 and on benp P5. Compared with the remaining genera of Ancorabolinae, these characters (except size of rostrum) can be interpreted as autapomorphies (C in Fig. 9) of the new genus. Some other characters like the shortening of the enp P1 and the reduced number of setae of its second segment (A in Fig. 9) lead to the conclusion that *Polyascophorus* gen. n. is closely related to *Ceratonotus* Sars, 1909 and to *Dorsiceratus* Drzycimski, 1967. Within this group of three genera *Ceratonotus* presents the following autapomorphies (B in Fig. 9) : dorsolateral processes "dendroidal", allobasis A2 with only 1 seta, exp P5 with only 3 setae. The systematic position of *Dorsiceratus* is problematic, because of great differences between the two species, *D. octocornis* Drzycimski, 1967 and *D. triarticulatus* Coull, 1973. While *D. octocornis* shows great similarity with the above-mentioned genera, *D. triarticulatus* deviates from them in having a 3-segmented exp P1 and long CR.

Systematic position of Ceratonotus gorbunovi (Smirnov, 1946)

Since its description by Smirnov (1946), the systematic position of *Echinopsyllus gorbunovi* within Ancorabolinae Sars, 1909 has remained unclear. Smirnov himself found *E. gorbunovi* to show greatest affinities with *Echinopsyllus normani* Sars, 1909, and regarded them as congeners. Later Soyer (1964) when describing a new species of *Ceratonotus* Sars, 1909, transferred Smirnov's *Echinopsyllus gorbunovi* into this genus. However, in the light of the two new species described here both placements appear unsatisfactory.

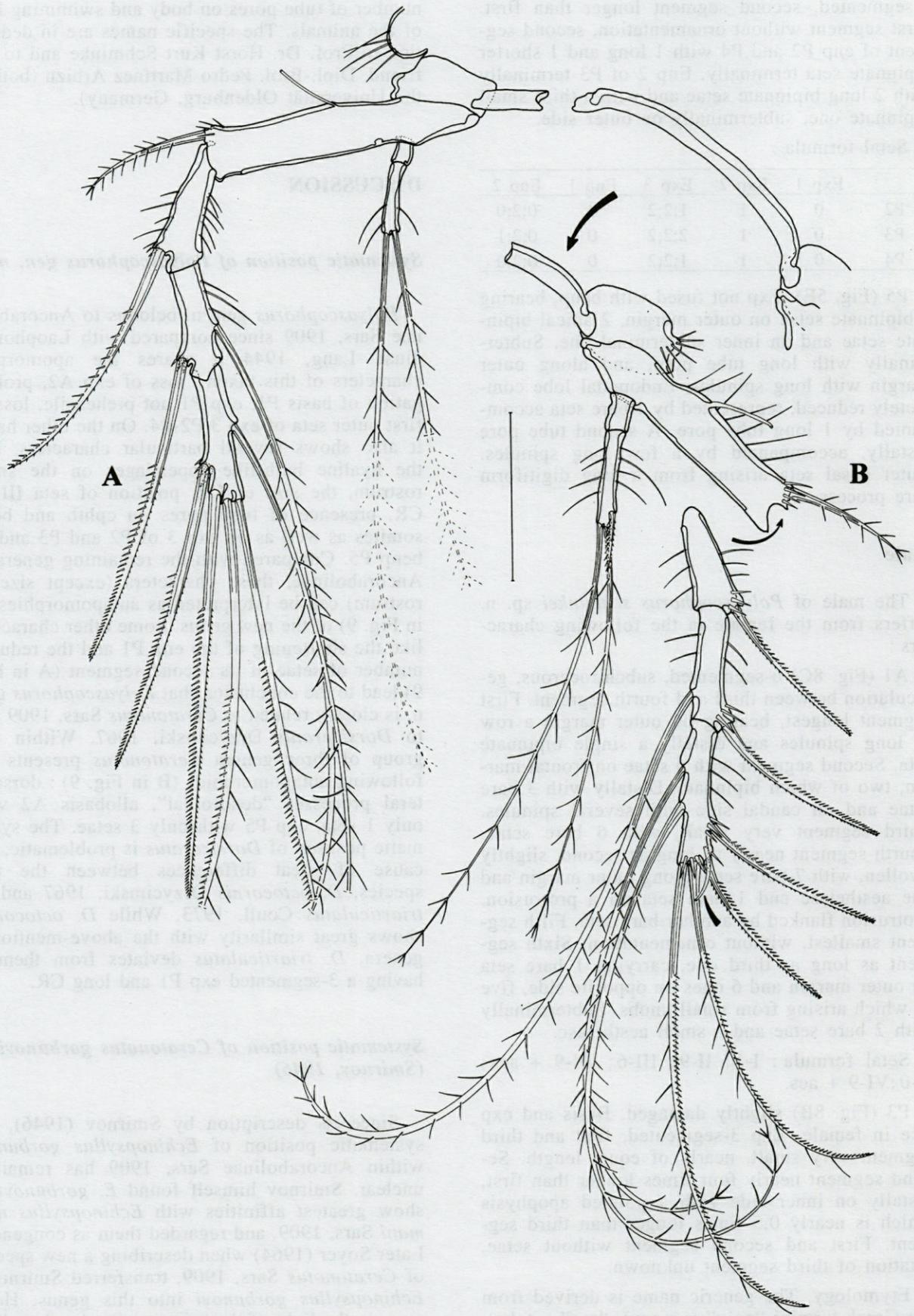


Fig. 7. — *Polyascophorus schminkei* sp. n., female. A, P4, setae completed according to counterpart; B, P3, triangular arrow indicating tube pore. Scale bar 50 μ m.

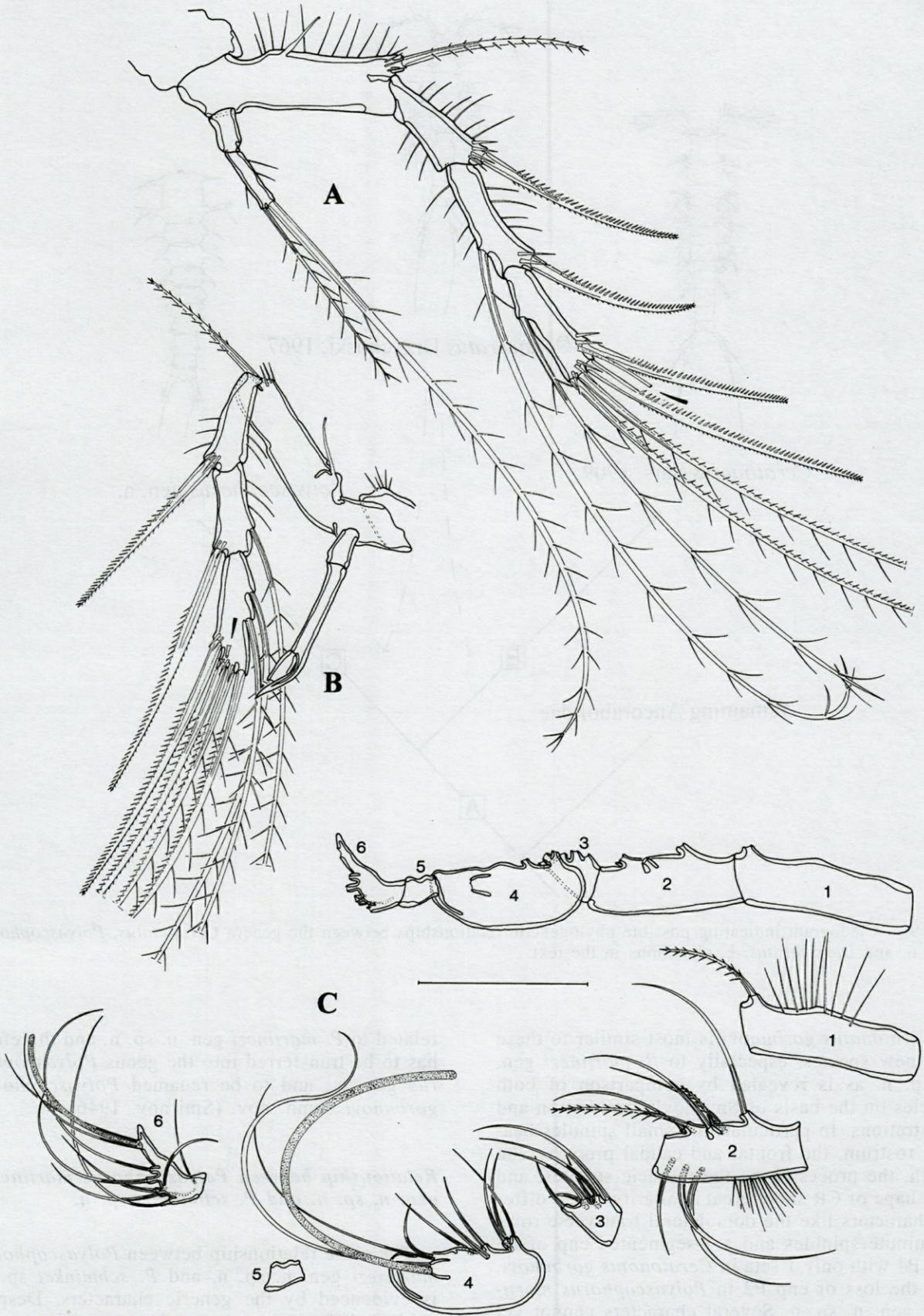


Fig. 8. - *Polyascophorus schminkei* sp. n. A, P2 female; B, P3 male; C, A1 male. Triangular arrows indicating tube pores. Scale bar 50 μ m.

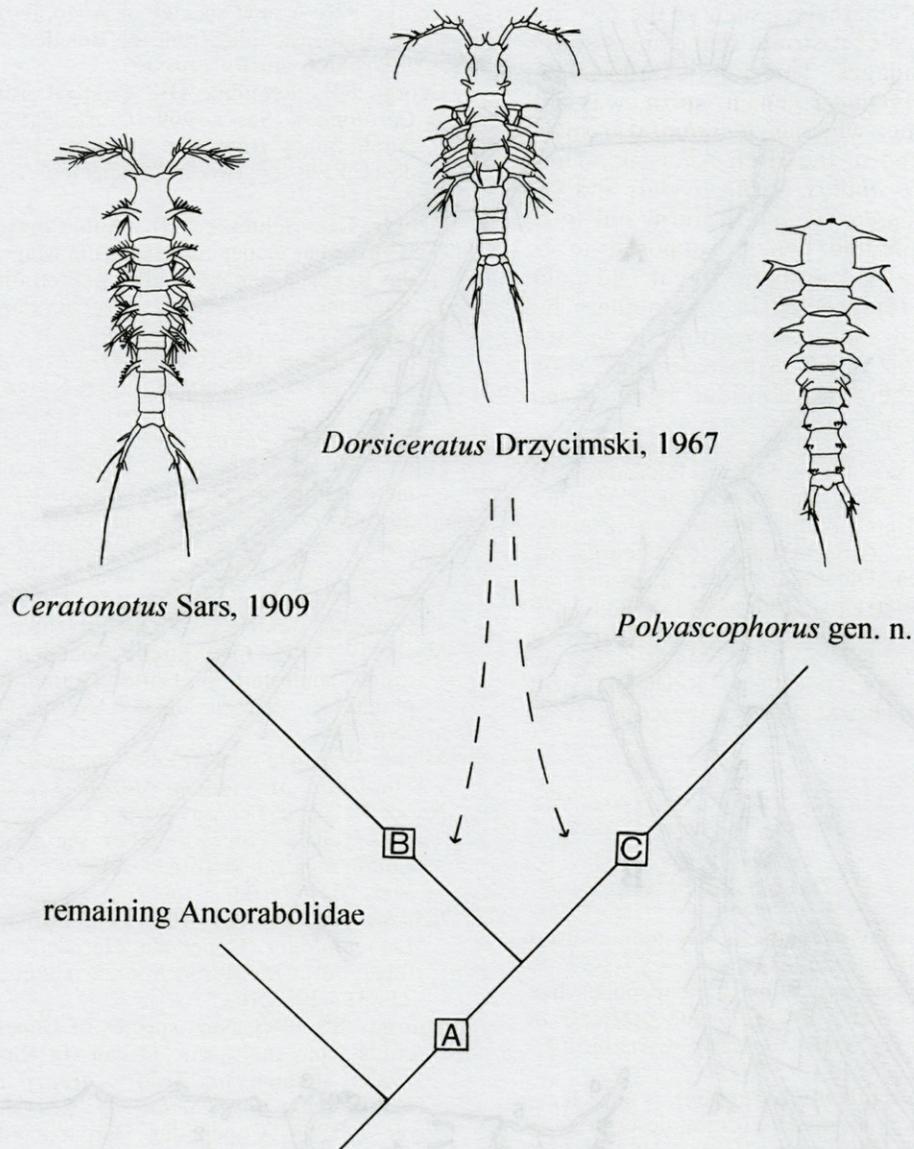


Fig. 9. – Cladogram indicating possible phylogenetic relationships between the genera *Ceratonotus*, *Polyascophorus* gen. n. and *Dorsiceratus*. Explanations in the text.

Ceratonotus gorbunovi is most similar to these two new species, especially to *P. martinezi* gen. n. sp. n. as is revealed by comparison of both species on the basis of Smirnov's description and illustrations. In particular, the small spinules-bearing rostrum, the frontal and caudal processes on cphth, the processes on the thoracic somites, and the shape of CR show great similarity. They differ in characters like the dorsolateral transverse rows of minute spinules and a 1-segmented enp of P3 and P4 with only 1 seta in *Ceratonotus gorbunovi*, and the loss of enp P2 in *Polyascophorus martinezi* gen. n. sp. n. Several characters cannot yet be verified because Smirnov's illustrations are not detailed enough. However, the above-mentioned similarities suggest that *C. gorbunovi* is closely

related to *P. martinezi* gen. n. sp. n. and therefore has to be transferred into the genus *Polyascophorus* gen. n., and to be renamed *Polyascophorus gorbunovi* comb. nov. (Smirnov, 1946).

Relationship between *Polyascophorus martinezi* gen. n. sp. n. and *P. schminkei* sp. n.

The close relationship between *Polyascophorus martinezi* gen. n. sp. n. and *P. schminkei* sp. n. is evidenced by the generic characters. Despite evident differences, e.g. in the ornamentation of cphth and thoracic somites, or like the presence of thornlike processes in the bases of P2 to P4 in *P. martinezi* gen. n. sp. n., the two species are

almost identical in characters such as the position of tube pores, shape of rostrum, shape and setation of CR, and appendages. This implies close relationship, yet *P. martinezi* gen. n. sp. n. was collected in the Arctic, whereas *P. schminkei* sp. n. has been discovered in the High Antarctic. Thus, together with *Ancorabolus*, *Arthroposyllus* and *Ceratonotus*, *Polyascophorus* gen. n. turns out to be the fourth ancoraboline genus, supposed to be distributed only in the northern boreal and polar regions, but also represented in the southern hemisphere. This and additional records of Ancorabolidae all over the world in past decades, show that the idea of the Ancorabolidae being a rare taxon is certainly not true.

ACKNOWLEDGMENTS – I would like to thank Prof. Dr. H.K. Schminke (Oldenburg) and Dipl.-Biol. P. Martínez A. (Oldenburg) for intensive discussions on ancoraboline phylogeny. Dr. H.-U. Dahms (Oldenburg) and Dipl.-Biol. E. Willen (Oldenburg) kindly provided material of the RV "Polarstern"-Cruise ANT-V/3 of 1986. P. Martínez A. made available material from RV "Polarstern"-Cruise ARK IX/4 of 1993. Many thanks are due to Mrs. A. Sievers (Oldenburg), for helping with the English and French text of the manuscript.

REFERENCES

- Ax P 1984. Das Phylogenetische System. Gustav Fischer Verlag Stuttgart : 1-349.
- Dinet A 1974. Espèces nouvelles des copépodes harpacticoides (Crustacea) des sédiments profonds de la dorsale de Walvis. *Arch. Zool. Exp. Gén.* 115 (4) : 549-577.
- Fiers F 1988. *Probosciphontodes* n. gen., a new genus of the family Ancorabolidae, with the description of two new species (Copepoda, Harpacticoida). *Bull. Inst. Royal Soc. Sci. Nat. Belgique* 58 : 75-83.
- George KH 1993. Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) aus Chile und der Antarktis unter besonderer Berücksichtigung der Ancorabolidae. Diplomarb. Fachbereich Biologie, Univ. Oldenburg : 1-128.
- George KH. A new species of Ancorabolidae (Copepoda, Harpacticoida) from the Beagle-Channel (Chile). *Hydrobiologia* (in press).
- George KH, Schminke HK. First records of the genus *Ceratonotus* Sars, 1909 (Crustacea, Copepoda, Ancorabolidae) from the Southern Hemisphere, with description of two new species. *Crustaceana* (in press a).
- George KH, Schminke HK. Sublittoral Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) from the Magellan Strait and the Beagle Channel (Chile) – Preliminary results of abundances and generic diversity. *Scientia Marina* (in press b).
- Hain S, Dahms HU, Gerdes D, Marschall HP 1987. Zoobenthos. In Schnack-Schiel S (ed.) The Winter Expedition of RV "Polarstern" to the Antarctic (ANT V/1-3). *Ber. Polarforsch.* 39 : 218-222.
- Hicks GRF & Coull BC 1983. The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods. *Oceanography and Marine Biology* (annual review) 21 : 67-175.
- Huys R & Boxshall GA 1991. Copepod Evolution. Ray Society Publishers, London, 159 : 1-468.
- Lang K 1948. Monographie der Harpacticiden. Hakan Ohlssons Boktryckeri, Lund, 1-1682.
- Mielke W 1985. Interstitielle Copepoda aus dem zentralen Landesteil von Chile : Cylindropsyllidae, Laophontidae, Ancorabolidae. *Microfauna Marina* 2 : 181-270.
- Mielke W 1987. Interstitielle Copepoda von Nord- und Süd-Chile. *Microfauna Marina* 3 : 309-361.
- Noodt W 1971. Ecology of the Copepoda. In Heeling, H.C. (ed.): Proceedings of the first International Conference on Meiofauna. *Smiths. Contrib. to Zoology* 76 : 97-102.
- Schizas NV, SHIRLEY TC 1994. Two new species of *Laophontodes* (Copepoda, Harpacticoida, Ancorabolidae) from McMurdo Sound, Antarctica. *Zool. Scr.* 23 (3) : 205-216.
- Smirnov SS 1946. New species of Copepoda-Harpacticoida from the Arctic Ocean (in Russian with English summary). *Trudy dreif. exped. glavs. ledokolskaja par. "Sedov"* 3 : 231-263.
- Soyer J 1964. Copépodes Harpacticoides de l'étage bathyal de la région de Banyuls-sur-Mer : IV. La sous-famille Ancorabolinae Lang. *Vie Milieu* 15 (2) : 329-340.

Reçu le 27 mars 1998; Received March 27, 1998
 Accepté le 14 mai 1998; Accepted May 14, 1998

VARIABILITÉ DES FACTEURS ABIOTIQUES DANS LES EAUX D'UNE LAGUNE MÉDITERRANÉENNE, L'ÉTANG DE CANET (P.-O., France)

Variability of abiotic characteristics in the water of a Mediterranean lagoon, the étang de Canet (Pyrénées-Orientales, France)

Michael WILKE

Laboratoire de Biologie Marine, Université de Perpignan, 52, avenue de Villeneuve, 66660 Perpignan, France

LAGUNE
SALINITÉ
OXYGÈNE
RÉDOX
EUTROPHISATION
FLUX
AZOTE
PHOSPHORE

RÉSUMÉ. – La lagune méditerranéenne de Canet a été étudiée entre octobre 1994 et septembre 1997. Plus de 180 séries d'observations sur le terrain, plus de 5 000 mesures de facteurs physico-chimiques de l'eau (température, pH, oxygène dissous, saturation en oxygène, salinité, conductivité, potentiel rédox, débit des affluents et niveau d'eau) et environ 500 analyses chimiques des principaux sels nutritifs ont été effectuées. Les paramètres physico-chimiques suivent un rythme saisonnier bien déterminé malgré des variations absolues extrêmement importantes et des différences interannuelles. En raison de la faible profondeur de la lagune, le plan d'eau réagit très rapidement aux influences climatiques. La lagune reçoit un apport important de sels nutritifs avec environ 160 tonnes d'azote et plus de 26 tonnes de phosphore chaque année, ce qui provoque des concentrations très élevées de ces éléments dans l'eau. Les échanges hydrauliques avec la mer sont presque entièrement contrôlés par l'homme, seule l'ouverture des vannes sur l'unique chenal de communication apporte de l'eau salée dans la lagune. L'action de l'homme influence ainsi très fortement la situation physico-chimique, chimique et biologique de la lagune dans un sens défavorable.

LAGOON
SALINITY
OXYGEN
REDOX
EUTROPHICATION
FLOW
NITROGEN
PHOSPHORUS

ABSTRACT. – The Mediterranean lagoon of Canet was studied between october 1994 and september 1997. Over 180 visits were made with over 5,000 measurements of physico-chemical parameters (temperature, pH, dissolved oxygen, oxygen saturation, salinity, conductivity, redox potential, affluent water flow and water level) and about 500 chemical analyses of the main nutrients. The physico-chemical parameters were found to follow a well-specified seasonal rhythm in spite of very large absolute variations and interannual differences. Because of the little depth of the lagoon, the water body reacts very rapidly to climate influences. The lagoon receives an important annual nutrient input of about 160 tons of nitrogen and more than 26 tons of phosphorus causing very high water concentrations of these elements. The exchange with the sea is nearly entirely controlled by man and only the opening of the sluices on the channel of communication provides the lagoon with salt water. In this way, man largely influences negatively the physico-chemical, chemical and biological environment of the lagoon.

INTRODUCTION

Les caractères hydrologiques et hydrobiologiques des milieux lagunaires méditerranéens présentent une extrême variabilité qui est fonction des conditions météorologiques et de l'intermittence des arrivées d'eau douce et d'eau salée. Cette grande variabilité entraîne des fluctuations importantes des communautés floristiques et fau-

nistiques. Outre ces variations naturelles, les lagunes connaissent de fortes perturbations hydrauliques, dues aux travaux d'aménagements, réalisés tant sur le plan d'eau lui-même que sur le bassin versant. Les modifications ainsi apportées remettent en cause le fonctionnement naturel du milieu.

L'Étang de Canet, la plus méridionale de la série des lagunes s'étendant sur la côte française méditerranéenne du golfe du Lion, a été longtemps considéré comme un « bon exemple de la-

gune de type méditerranéen» (Bruslé 1980), en raison de la grande amplitude des fluctuations des paramètres physico-chimiques et hydrobiologiques, liée à sa profondeur réduite (Petit & Gay 1968, 1969a, 1969b). Il a fait l'objet d'un grand nombre d'études biologiques qui ont surtout porté sur l'ichthyofaune (Hervé & Bruslé 1981, Marfin 1981, Roblin & Bruslé 1984, Mallawa 1987) ainsi que d'un nombre considérable d'études techniques et d'impact qui ont accompagné les aménagements hydrauliques sur la lagune et son bassin versant (BCEOM 1981, DDAF 1994, BRL 1995, SIEE 1995). Les conditions sédimentologiques qui règnent dans la lagune sont bien connues (Gadel 1968, Gadel *et al.* 1984). Un récent travail de synthèse a permis de recenser plus de 600 publications scientifiques et techniques concernant cet étang et son bassin versant (Wilke & Boutière 1997).

Malgré ce nombre d'études important, le fonctionnement hydraulique actuel de la lagune est encore mal connu, surtout après le changement de régime du chenal qui relie l'étang à la mer (Grau de la Basse), consécutif à la création d'un barrage muni de vannes en 1990. Ces vannes sont aujourd'hui presque toujours fermées. Les quelques mesures physico-chimiques qui accompagnaient les études ichthyologiques (notamment Hervé 1978) ont toutes été réalisées avant ces modifications et il est douteux qu'elles reflètent encore les conditions actuelles. Il n'existe pas de mesures chimiques plus récentes de la qualité de l'eau et du sédiment de la lagune et de ses affluents.

Ces lacunes dans les connaissances ont amené le Centre d'Etudes Hydrobiologiques à élaborer un programme d'étude dont les résultats de la première partie (octobre 1994 à septembre 1997) sont présentés ici. Cette partie du programme a consisté à mesurer les variations physiques, physico-chimiques et chimiques du milieu, l'amplitude de ces variations et à déterminer les sources et les quantités de sels nutritifs qui arrivent dans la lagune. Au total 180 séries d'observations sur le terrain ont été effectuées. Plus de 5 000 mesures physico-chimiques (couvrant la période dans son ensemble) et plus de 500 analyses chimiques (couvrant les années 1995 et 1996) ont été réalisées.

La deuxième partie du programme se poursuit actuellement. Ses résultats seront publiés ultérieurement. Elle a pour objectif la modélisation des processus qui déterminent l'évolution physico-chimique de la lagune. Cette modélisation servira de base à des propositions d'intervention pour assurer le bon fonctionnement de l'étang et pour diminuer le risque d'eutrophisation. L'élaboration d'un inventaire de l'étang selon les méthodes MedWet (Costa *et al.* 1996) est également en cours.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. *Présentation de la lagune* : L'étang de Canet se situe dans la plaine du Roussillon, à environ 10 km de Perpignan et 25 km de la frontière espagnole. A l'Est, l'étang est séparé de la mer par un cordon littoral qui atteint 500 m de large. Deux importantes stations balnéaires, Canet au Nord et Saint-Cyprien au Sud s'avancent jusqu'au bord de l'étang. A l'Ouest, s'étend une large zone agricole dont la viticulture constitue la principale activité. La lagune communique avec la mer grâce à un chenal (grau) fermé par un barrage et des vannes-martelières dont la manipulation est effectuée dans un but essentiellement hydraulique. Leur ouverture se fait presque exclusivement en fonction des fortes pluies et de l'évacuation rapide des crues.

L'étang de Canet présente une surface d'environ 520 ha. En période de sécheresse, plus de 50 % de sa surface est recouverte par moins de 20 cm d'eau. La profondeur maximale n'excède pas 1 m. En raison de cette faible profondeur et d'une faible pente des terrains riverains, la surface peut varier considérablement en fonction de la hauteur d'eau. Le volume moyen de l'étang a été estimé à environ 2 Mm³ (Schmittner 1996).

Pendant les 100 dernières années, la lagune a perdu environ la moitié de sa surface en raison des apports solides du principal affluent, le Réart. Pour ralentir ce comblement, qui laisse prévoir à terme la disparition du plan d'eau, il a été procédé au déplacement de l'embouchure de 1,5 km vers le Sud, donc en face du grau, avec l'espoir d'évacuer rapidement l'eau des crues et de réduire ainsi la sédimentation de matières solides.

Une importante pression anthropique (touristique et agricole) vient des rivages et du bassin versant. La population des deux villes balnéaires augmente considérablement pendant l'été, passant de 14 500 à 126 000 habitants (DDAF 1994). Les rejets de 19 stations d'épuration, 12 caves coopératives et plus de 130 caves privées se déversent dans la lagune à partir du bassin versant (BRL 1995). L'étang de Canet appartient au Conservatoire du Littoral qui en a délégué la gestion à la Municipalité de Canet.

2. *Les données climatologiques de la région* : L'étang de Canet est situé dans la zone de climat nord-méditerranéen, caractérisée par des hivers doux et des étés chauds, une pluviosité annuelle relativement faible ainsi qu'une sécheresse et un ensoleillement estivaux intenses. La température moyenne annuelle est de 15,4 °C, l'insolation d'environ 2 600 h/an et la pluviométrie annuelle d'environ 600 mm. Le mois le plus humide est généralement octobre avec 80 à 110 mm de pluie, le mois le plus sec juillet avec 15 à 30 mm. Les perturbations automnales peuvent apporter plus de 50 % de la pluie annuelle avec des intensités fortes, mais de courte durée. Les vents dominants sont la Tramontane (Nord-Ouest à Nord), généralement très sèche et provoquant des ensoleillements hivernaux remarquables et un fort brassage des eaux, et le vent marin ou Marinade (Est-Sud-Est à Sud), souvent accompagné d'une houle importante et pouvant apporter de fortes précipitations. Entre 1950 et 1980, on a relevé en moyenne 131 j venteux avec des vitesses dépassant 16 m/s et des vitesses maximales de la Tramontane, proches de 200 km/h (Ascensio 1984).

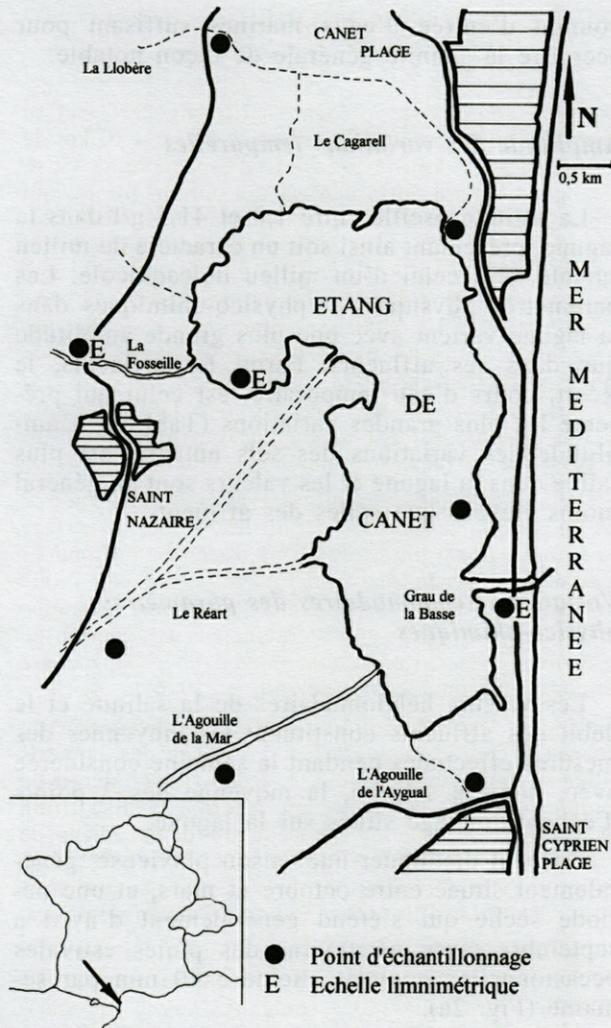


Fig. 1. — La lagune de Canet : situation géographique, points d'échantillonnage et emplacements des échelles limnimétriques.

The lagoon of Canet : geographical situation, sampling points, sites of water level scales.

3. *Les affluents* : Du nord au sud les affluents de la lagune sont : la Llobère, la Fosseille, le Réart, l'Agouille de la Mar, l'Agouille d'en Ferran et l'Agouille de l'Aygal (Fig. 1).

L'Agouille de la Mar est un canal creusé il y a environ 700 ans afin de drainer un bassin agricole d'une superficie de 64 km² et long de 16 km. Outre les eaux de drainage et de quelques ruisseaux secondaires, le canal reçoit les rejets de 7 stations d'épuration, de 3 caves coopératives et de 37 caves privées (DDAF 1994). L'Agouille de la Mar fonctionne d'une façon permanente. D'importants travaux de recalibrage ont été entamés en 1994.

Le Réart prend sa source dans le massif des Aspres et draine un bassin versant de 157 km² sur une longueur d'environ 30 km. Bien que son lit soit régulièrement à sec pendant l'été, il peut avoir des débits de pointe atteignant plusieurs centaines de m³/s pendant les fortes pluies automnales. Le Réart a fait l'objet d'aménage-

ments importants pour lutter contre les inondations dans le bassin versant et limiter le comblement de la lagune. Il est actuellement calibré pour un débit maximal de 500 m³/s à l'embouchure. Il reçoit les eaux résiduaires de 12 stations d'épuration, de 8 caves coopératives et de 84 caves privées (BRL 1995), mais le cours d'eau étant à sec pendant la période estivale, ces eaux s'infiltrèrent alors souvent dans le sol sans atteindre la lagune.

La Fosseille qui fonctionne d'une manière permanente est le canal de drainage d'un bassin versant de 21 km² et d'une longueur d'environ 9 km. Outre les eaux de drainage, elle reçoit les eaux pluviales de 3 villes ainsi que les rejets d'une station d'épuration et de plusieurs caves viticoles.

Les autres affluents : Plusieurs canaux de drainage et d'irrigation arrivent dans la lagune. Les plus importants se trouvent au nord de la Fosseille (La Llobère) et au sud de l'Agouille de la Mar (L'Agouille de l'Aygal et L'Agouille d'En Ferran). La Llobère draine un bassin versant d'environ 18 km² sur une longueur de 8 km et ne reçoit aucun rejet. Elle se sépare après passage d'une route départementale en plusieurs canaux qui traversent la zone humide de El Cagarell. A partir de là, le canal est appelé « Cagarell ». L'Agouille de l'Aygal et l'Agouille d'En Ferran se branchent sur un canal très pollué (Canal d'Ene) et drainent une partie de la station balnéaire de Saint-Cyprien Plage. Toutes ces canaux présentent un caractère nettement saisonnier marqué par un assèchement estival.

4. *Les prélèvements* ont été effectués avec un préleveur à main, à 10 m du bord et à une profondeur de 20 cm sous la surface. L'emplacement des points d'échantillonnage est indiqué dans la figure 1. L'échantillonnage a été effectué toujours à la même heure pour éliminer les variations diurnes dans la comparaison des résultats. Quelques prospections en bateau ont complété les prélèvements exécutés près des bords.

Les paramètres physico-chimiques (température, pH, potentiel d'oxydoréduction, conductivité, salinité, oxygène dissous) sont mesurés *in situ*. Les analyses chimiques sont faites le jour même en laboratoire afin d'éviter les perturbations de l'échantillon liées à la conservation.

La fréquence d'échantillonnage est au moins hebdomadaire et elle a pu s'élever jusqu'à 5 fois par semaine lors des fortes pluies (généralement octobre à février).

Les sels nutritifs : nitrates, nitrites, azote ammoniacal et phosphates sont dosés dans les eaux de la lagune et de ses affluents, les autres dosages (fer, silice, cuivre et sulfure) ont été faits uniquement dans les eaux de la lagune.

5. *Méthodes d'analyse* :

— Analyse des paramètres physiques : la hauteur d'eau de l'étang est mesurée sur 3 échelles limnimétriques : une est placée au grau, les 2 autres près de l'embouchure de la Fosseille, une côté étang, l'autre sur le canal à environ 1 km à l'intérieur des terres (Fig. 1). Le débit des affluents est calculé à partir de plusieurs mesures de vitesse qui sont déterminées à l'aide d'un flotteur en PVC et du temps nécessaire pour qu'il se déplace de 5 m. La vitesse moyenne du courant est multipliée par la profondeur et la largeur moyenne à cet endroit. Les mesures de pluviosité ont été fournies par la Commission des Réseaux Météorologiques du Conseil Général des Pyrénées-Orientales.

— Analyse des paramètres physico-chimiques : la température, le pH, le potentiel d'oxydoréduction (rédox), la conductivité (température de référence : 25 °C), la salinité et l'oxygène dissous ont été mesurés sur le terrain à l'aide d'appareils électroniques portables. L'étalonnage de ces appareils est effectué mensuellement avec des solutions standardisées («HANNA Instruments»). L'oxymètre est étalonné à l'air et contrôlé avec une solution zéro-oxygène. La saturation en oxygène est calculée à l'aide de tables standards et corrigée pour la salinité et la température de l'échantillon.

— Analyse des paramètres chimiques : les sels nutritifs et les autres paramètres chimiques sont dosés au spectrophotomètre (HACH 2000) avec les méthodes standardisées (précision : $\pm 1,5\%$). Les données sont corrigées, si nécessaire, pour la salinité de l'échantillon (Aminot & Chausseped 1983).

— Les moyennes mensuelles : les variations mensuelles des paramètres physico-chimiques sont analysées à partir des moyennes de l'ensemble des résultats obtenus pendant toute la période d'observation, classées en tranches mensuelles. L'année de la mesure n'est pas prise en considération, car l'objectif est de déterminer si les caractéristiques de la lagune et de ses affluents suivent un rythme mensuel, indépendant de l'année de mesure. Pour chaque mois, environ 35 à 60 analyses sont prises en considération pour l'étang et entre 15 et 40 mesures pour chacun des divers affluents.

RÉSULTATS

Variations spatiales

Les variations spatiales des divers paramètres physico-chimiques ne font pas spécialement l'objet de la présente étude. Cependant quelques séries de mesures instantanées ont pu être effectuées sur le plan d'eau de Canet, laissant apparaître une relative homogénéité de ses caractères physico-chimiques. Seule la zone située à proximité du grau et les zones situées près des embouchures des affluents montrent des valeurs qui diffèrent légèrement de celles de l'ensemble de la lagune, mais aucun véritable gradient n'apparaît.

Parmi les 3 points d'échantillonnage situés dans la lagune, le point placé au nord de la lagune, est sous influence continentale, celui au voisinage du grau sous influence marine. Le point d'échantillonnage situé au nord du grau, s'est révélé être très représentatif de l'ensemble de la lagune.

Outre les résultats obtenus à la suite de ces prospections du plan d'eau, nous avons pu constater qu'une augmentation de la salinité au niveau du grau, due à une faible houle franchissant le barrage, ne se traduit par aucune augmentation de la salinité dans la lagune. Seules les fortes tempêtes de vent d'Est avec une houle importante, mais sans fortes pluies, ainsi que l'ouverture des vannes, sous certaines conditions, provoquent un

courant d'entrée d'eaux marines suffisant pour accroître la salinité générale de façon notable.

Amplitude des variations temporelles

La salinité oscille entre 1,0 et 41,5 g/l dans la lagune, présentant ainsi soit un caractère de milieu sursalé, soit celui d'un milieu dulçaquicole. Les paramètres physiques et physico-chimiques dans la lagune varient avec une plus grande amplitude que dans ses affluents. Parmi les affluents, le Réart, cours d'eau temporaire, est celui qui présente les plus grandes variations (Tabl. I). L'amplitude des variations des sels nutritifs est plus faible dans la lagune et les valeurs sont en général moins élevées que celles des affluents.

Variations hebdomadaires des paramètres physico-chimiques

Les valeurs hebdomadaires de la salinité et le débit des affluents constituent les moyennes des mesures effectuées pendant la semaine considérée avec, pour la salinité, la moyenne des 3 points d'échantillonnage situés sur la lagune.

On peut distinguer une saison pluvieuse, généralement située entre octobre et mars, et une période sèche qui s'étend généralement d'avril à septembre, avec néanmoins des pluies estivales occasionnelles pouvant atteindre 40 mm par semaine (Fig. 2a).

Généralement, les débits varient beaucoup en hiver, alors que les conditions sont plus stables en été. Pendant l'hiver, de fortes crues peuvent se produire brusquement, suivies par des décrues presque aussi rapides (Fig. 2b).

La salinité de l'étang (Fig. 2c) a été faible entre octobre 1994 et juin 1995. Des salinités plus importantes ont été constatées pendant l'été 1995 après l'ouverture du grau. La saison hivernale 1995/96 est caractérisée par des fluctuations importantes. Elle est suivie par une phase plus calme, avec une salinité légèrement ascendante pendant l'été 1996. Les conditions durant l'hiver 1997 ont été à nouveau plus variables que l'été, mais moins que l'hiver précédent. L'augmentation importante de la salinité en mai 1997 est due à l'ouverture prolongée du grau, qui a provoqué des entrées marines importantes. La salinité est restée ensuite à un niveau assez élevé, comparable à celui de l'été 1995.

Il apparaît une bonne corrélation entre l'augmentation de la pluviosité, l'accroissement des débits des affluents et la diminution de la salinité de l'étang, surtout pour les 3 périodes pluvieuses de l'hiver 95/96, mais aussi pour la forte pluie de janvier 1997.

Tabl. I. – Amplitude des variations de l'ensemble des paramètres mesurés pendant toute la période d'étude (octobre 1994 à septembre 1997).

Absolute variations of all parameters measured during the whole study period (October 1994 to September 1997).

Variable mesurée	Etang	Agouille	Réart	Fosseille
Débit des affluents, m ³ /s		0,10 - 10,5	0,00 - 25,0	0,02 - 4,00
Niveau d'Eau, m	0,10 - 0,95			0,05 - 0,75
Salinité, g/l	1,0 - 41,5			0,1 - 3,1
Conductivité, μ S/cm	1.500 - 63.100	240 - 1.200	190 - 1.800	160 - 5.400
Température de l'eau, °C	1,3 - 29,7	5,4 - 28,0	3,0 - 29,5	3,3 - 26,7
pH	6,8 - 9,5	7,2 - 8,2	7,5 - 9,5	7,3 - 8,3
Oxygène dissous, mg/l	0,0 - 18,0	0,5 - 10,3	0,1 - 15,5	0,6 - 14,6
Saturation, %	0 - 200	5 - 110	1 - 170	6 - 140
Potentiel rédox, mV	-350 - 200	030 - 200	000 - 180	030 - 190
Nitrates, mg NO ₃ /l	0,30 - 4,70	0,90 - 14,60	0,40 - 5,00	0,90 - 10,60
Nitrites, mg NO ₂ /l	0,002 - 0,410	0,195 - 2,390	0,005 - 0,620	0,030 - 1,225
Ammonium, mg NH ₄ /l	0,01 - 1,40	0,40 - 10,90	0,01 - 0,80	0,10 - 12,50
Azote inorganique, mg N/l	0,32 - 2,30	2,60 - 9,50	1,00 - 4,70	0,80 - 6,60
Phosphates, mg PO ₄ /l	0,14 - 4,85	0,73 - 5,20	0,36 - 4,30	0,22 - 7,25
Fer, mg Fe/l	0,16 - 1,18			
Silice, mg Si/l	1,05 - 2,00			
Cuivre, mg Cu/l	0,01 - 0,25			
Sulfure, mg S/l	0,009 - 0,028			

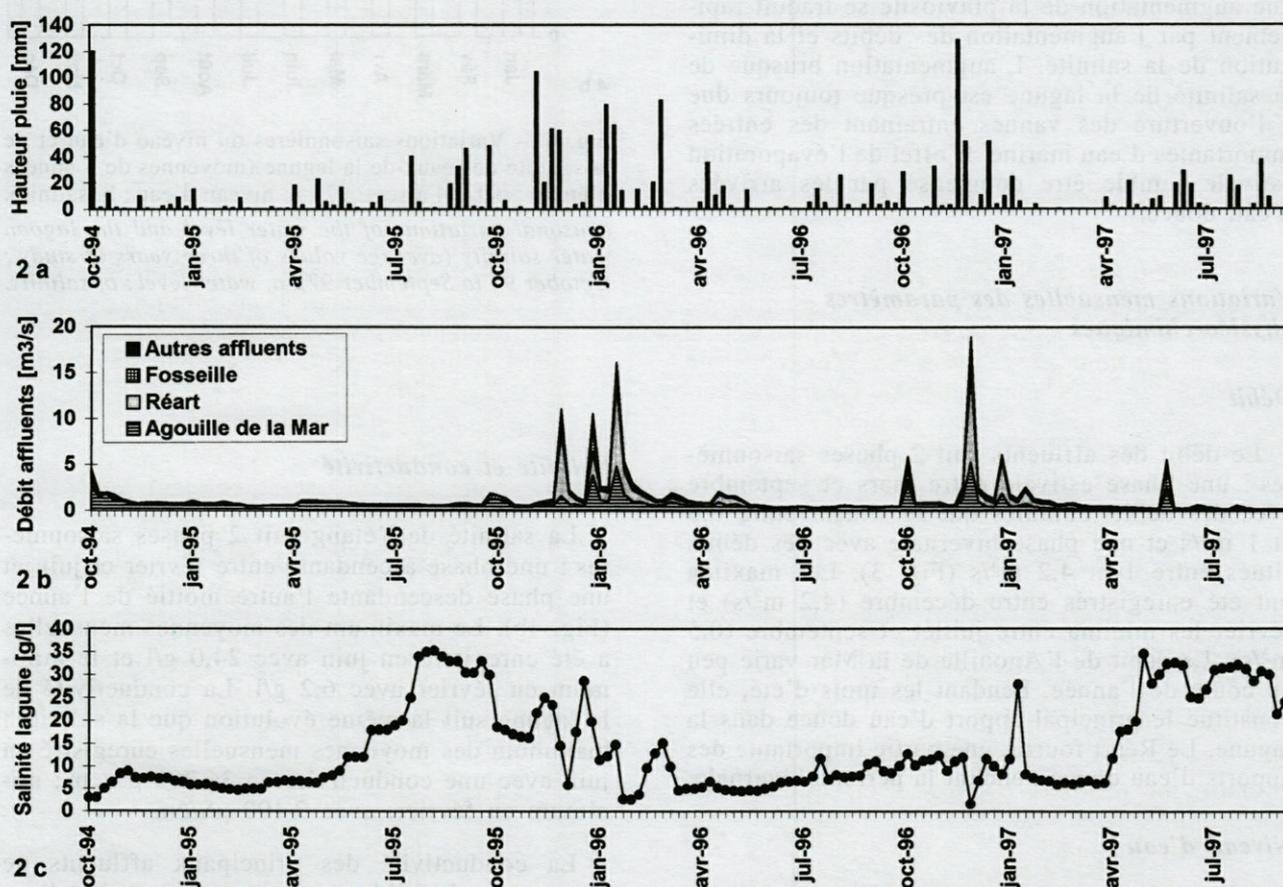


Fig. 2. – Variations des moyennes hebdomadaires de 3 paramètres physico-chimiques pour l'ensemble de la période d'étude (octobre 1994 à septembre 1997). a, pluviométrie; b, débit des affluents de la lagune; c, salinité des eaux de la lagune.

Average weekly variations of three physico-chemical parameters for the whole study period (October 1994 to September 1997). a, rainfall; b, lagoon affluents water flow; c, salinity of the lagoon water.

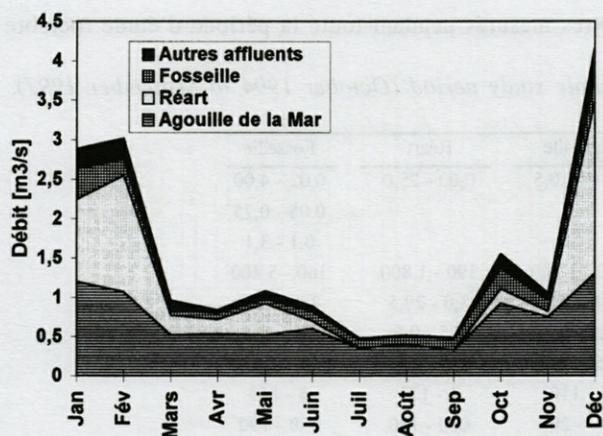


Fig. 3. - Variations saisonnières du débit des affluents (moyennes de 3 années d'étude : oct. 94 à sept. 97).

Seasonal variations of the affluent water flow (average values of three years of study : October 94 to September 97).

En général, les pluies d'hiver affectent le débit des affluents et la salinité de la lagune beaucoup plus que les pluies d'été. La réaction du milieu à une augmentation de la pluviosité se traduit rapidement par l'augmentation des débits et la diminution de la salinité. L'augmentation brusque de la salinité de la lagune est presque toujours due à l'ouverture des vannes entraînant des entrées importantes d'eau marine. L'effet de l'évaporation estivale semble être compensé par les arrivées d'eau douce.

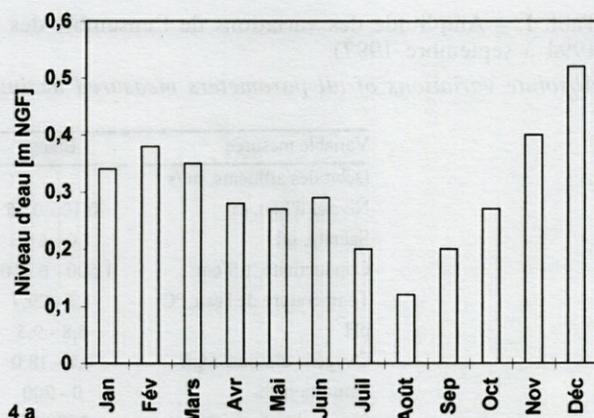
Variations mensuelles des paramètres physico-chimiques

Débit

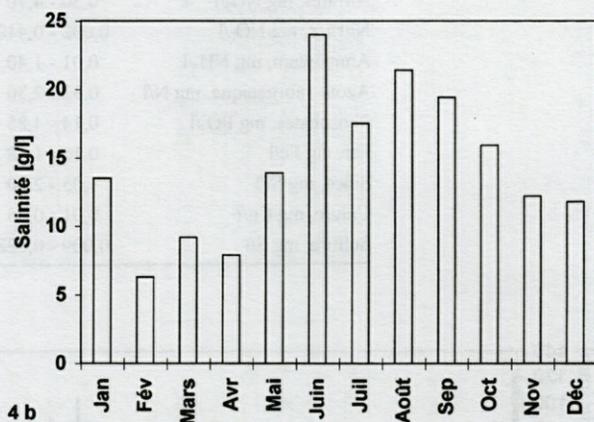
Le débit des affluents suit 2 phases saisonnières : une phase estivale entre mars et septembre avec des débits cumulés qui se situent entre 0,5 et 1 m³/s et une phase hivernale avec des débits situés entre 1 et 4,2 m³/s (Fig. 3). Les maxima ont été enregistrés en décembre (4,2 m³/s) et février les minima entre juillet et septembre (0,5 m³/s). Le débit de l'Agouille de la Mar varie peu au cours de l'année. Pendant les mois d'été, elle constitue le principal apport d'eau douce dans la lagune. Le Réart fournit une partie importante des apports d'eau douce pendant la période hivernale.

Niveau d'eau

Le maximum du niveau d'eau est atteint en décembre avec +0,52 m NGF, le minimum en août avec +0,12 m NGF. Entre août et décembre, le niveau augmente d'une manière relativement régulière, puis décroît (Fig. 4a).



4 a



4 b

Fig. 4. - Variations saisonnières du niveau d'eau et de la salinité des eaux de la lagune (moyennes de 3 années d'étude : oct. 94 à sept. 97). a, niveau d'eau ; b, salinité.

Seasonal variations of the water level and the lagoon water salinity (average values of three years of study : October 94 to September 97). a, water level ; b, salinity.

Salinité et conductivité

La salinité de l'étang suit 2 phases saisonnières : une phase ascendante entre février et juin et une phase descendante l'autre moitié de l'année (Fig. 4b). Le maximum des moyennes mensuelles a été enregistré en juin avec 24,0 g/l et le minimum en février avec 6,2 g/l. La conductivité de la lagune suit la même évolution que la salinité : maximum des moyennes mensuelles enregistré en juin avec une conductivité de 36 700 μS/cm ; minimum en février, avec 9 400 μS/cm.

La conductivité des principaux affluents ne montre que de faibles variations d'un mois à l'autre. Pour l'Agouille de la Mar, la conductivité varie entre 800 et 900 μS/cm, celle du Réart oscille autour de 500 μS/cm et celle de la Fosselle autour de 900 μS/cm.

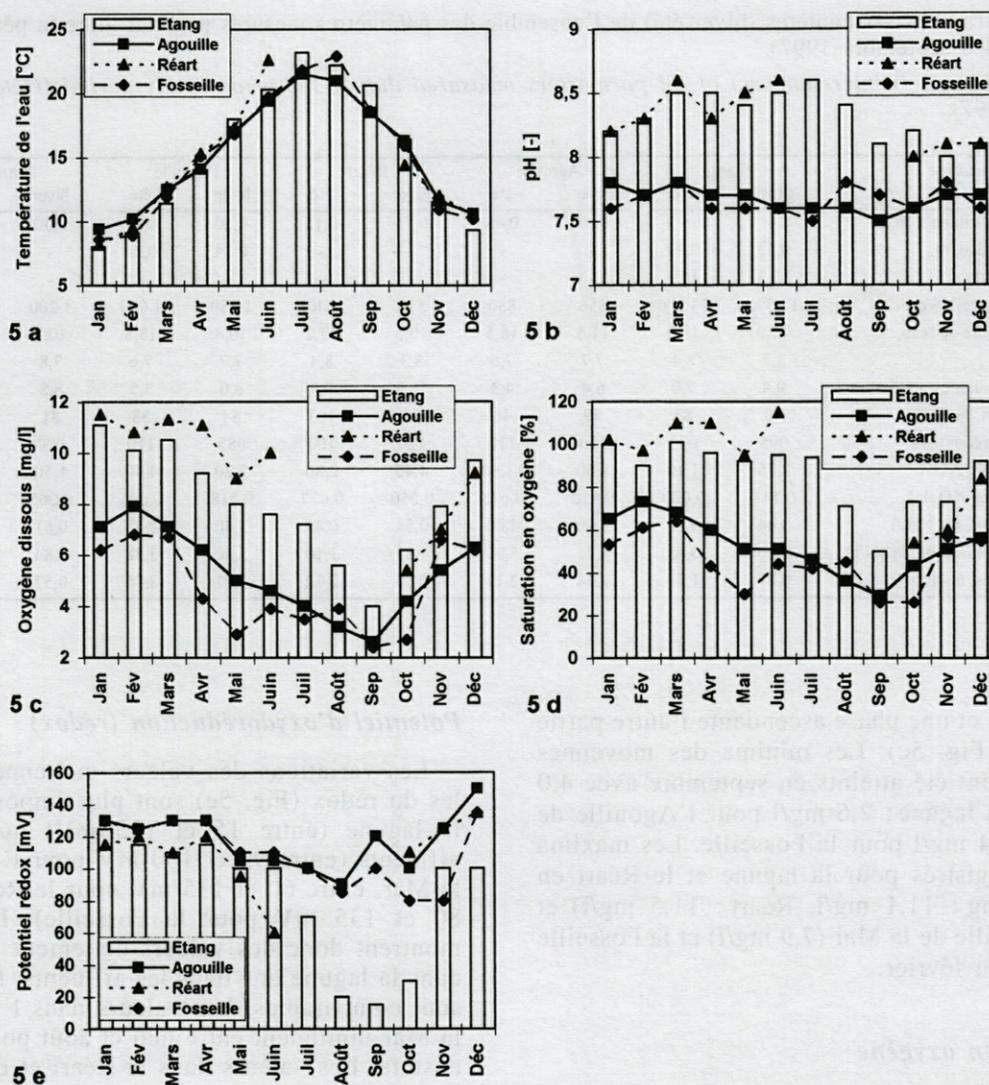


Fig. 5. – Variations saisonnières de plusieurs paramètres physico-chimiques des eaux de la lagune et de ses affluents (moyennes de 3 années d'étude : octobre 94 à septembre 97) : a, température de l'eau ; b, pH ; c, oxygène dissous ; d, saturation en oxygène ; e, potentiel rédox.

Seasonal variations of several physico-chemical factors in the water of the lagoon and its affluents (average values of three years of study : october 94 to september 97). a, water temperature ; b, pH ; c, dissolved oxygen ; d, oxygen saturation ; e, redox potential.

Température de l'eau

Deux phases dans l'évolution de la température de l'eau peuvent être distinguées : la phase croissante se situe entre janvier et juillet et la phase décroissante pendant le reste de l'année (Fig. 5a). Entre les températures des affluents et celles de la lagune il n'y a que de très faibles différences. Le maximum des moyennes mensuelles a été enregistré pour la lagune en juillet avec 23,2 °C, le minimum en janvier avec 8,0 °C.

pH

Les variations saisonnières du pH (Fig. 5b) sont moins significatives que celles des autres paramè-

tres. Les valeurs moyennes dans l'Agouille de la Mar et la Fosseille varient seulement de 0,3 unités au cours de l'année. Dans la lagune, 2 phases peuvent être distinguées : la phase ascendante se situe entre novembre et juillet, la phase décroissante pendant le reste de l'année. Le minimum des moyennes mensuelles a été enregistré en novembre avec un pH de 8,0 et le maximum en juillet avec une valeur de 8,6.

Oxygène dissous

Les teneurs en oxygène dissous suivent 2 phases très distinctes, tant pour la lagune que pour ses affluents : une phase descendante entre janvier

Tabl. II. – Variations saisonnières (hiver-été) de l'ensemble des paramètres mesurés pendant toute la période d'étude (octobre 1994 à septembre 1997).

Seasonal variations (winter-summer) of all parameters measured during the whole study period (October 1994 to September 1997).

Variable mesurée	Etang		Agouille		Réart		Fosseille		Autres	
	hiver	été	hiver	été	hiver	été	hiver	été	hiver	été
Débit des affluents, m ³ /s	-	-	0,90	0,48	0,75	0,12	0,20	0,12	0,30	0,06
Niveau d'Eau, m	0,38	0,23	-	-	-	-	0,34	0,24	-	-
Salinité, g/l	11,3	16,1	-	-	-	-	-	-	-	-
Conductivité, µS/cm	17.000	24.300	850	880	510	640	1.180	1.060	1.200	2.600
Température de l'eau, °C	10,9	19,5	11,5	18,5	10,6	17,2	10,8	18,8	10,8	17,7
pH	8,2	8,4	7,7	7,6	8,3	8,4	7,7	7,6	7,8	7,9
Oxygène dissous, mg/l	9,4	7,0	6,4	4,3	10,2	9,8	6,0	3,5	8,8	7,5
Saturation, %	90	83	59	46	93	103	54	38	81	79
Potentiel rédox, mV	095	070	130	110	120	100	085	110	090	020
Nitrates, mg NO ₃ /l	2,75	1,10	8,50	11,90	4,40	2,80	2,20	4,40	1,50	1,30
Nitrites, mg NO ₂ /l	0,141	0,080	0,550	0,616	0,250	0,077	0,518	0,606	0,065	0,045
Ammonium, mg NH ₄ /l	0,44	0,23	3,40	4,00	0,58	0,45	3,40	2,83	0,61	0,35
Azote inorganique, mg N/l	1,26	0,63	4,75	5,90	1,53	1,10	3,30	3,38	0,84	0,58
Phosphates, mg PO ₄ /l	0,87	1,41	2,34	2,11	0,59	2,12	2,92	3,95	0,57	1,40

et septembre et une phase ascendante l'autre partie de l'année (Fig. 5c). Les minima des moyennes mensuelles ont été atteints en septembre avec 4,0 mg/l pour la lagune ; 2,6 mg/l pour l'Agouille de la Mar et 2,4 mg/l pour la Fosseille. Les maxima ont été enregistrés pour la lagune et le Réart en janvier (étang : 11,1 mg/l, Réart : 11,5 mg/l) et pour l'Agouille de la Mar (7,9 mg/l) et la Fosseille (6,8 mg/l) en février.

Saturation en oxygène

Les taux de saturation en oxygène suivent un rythme mensuel comparable à celui de la concentration en oxygène (Fig. 5d). Pour l'Agouille de la Mar, on peut distinguer une phase descendante entre février et septembre et une phase ascendante entre septembre et février. Les valeurs enregistrées se situent entre 29 et 73 % de saturation. La Fosseille montre une évolution moins linéaire avec des minima entre avril et octobre (septembre et octobre : 26 %) et des maxima de novembre à mars (mars : 64 %). Le Réart a un taux de saturation qui varie de 95 à 118 % entre janvier et juin. Il ne coule plus jusqu'en septembre et montre un taux minimum en octobre avec une saturation de 54 % qui remonte ensuite.

L'évolution dans les eaux de la lagune est différente. Entre décembre et juillet la saturation de l'eau en oxygène se trouve comprise entre 90 et 100 %. Entre août et novembre les valeurs se situent entre 50 et 73 %. Mais entre juillet et septembre, la saturation en oxygène diminue d'environ 20 % chaque mois, pour arriver à un minimum de 50 % en septembre.

Potentiel d'oxydoréduction (rédox)

Les variations des valeurs moyennes mensuelles du rédox (Fig. 5e) sont plus importantes pour la lagune (entre 15 et 125 mV) que pour ses affluents (entre 90 et 130 mV pour l'Agouille de la Mar, entre 60 et 135 mV pour le Réart et entre 80 et 135 mV pour la Fosseille). Les minima montrent donc des valeurs nettement plus faibles dans la lagune que dans les affluents. Les maxima sont comparables. Les valeurs dans l'Agouille de la Mar diminuent entre mai et août pour remonter ensuite. Les valeurs dans le Réart et dans la Fosseille montrent les mêmes caractéristiques, mais chutent plus brusquement pour le Réart entre avril et juin et restent, pour la Fosseille, à un niveau bas jusqu'à novembre avant de remonter.

L'évolution observée pour la lagune se fait en 2 phases, une première avec des valeurs relativement élevées entre novembre et juin (100 à 125 mV), avec une légère diminution entre janvier et juin. La 2^e phase se situe en été, où le rédox chute entre juin et juillet de 30 mV, entre juillet et août de 50 mV avant d'arriver à un minimum en septembre (15 mV). En octobre, les valeurs remontent légèrement de 15 mV avant de monter brusquement entre octobre et novembre de 70 mV.

La phase ascendante des valeurs du rédox pour chaque affluent débute, comme pour la lagune, en octobre.

Variations saisonnières (Tabl. II)

En fonction des saisons pluviales et du débit des affluents nous avons caractérisé 2 périodes dans l'évolution lagunaire : une saison estivale

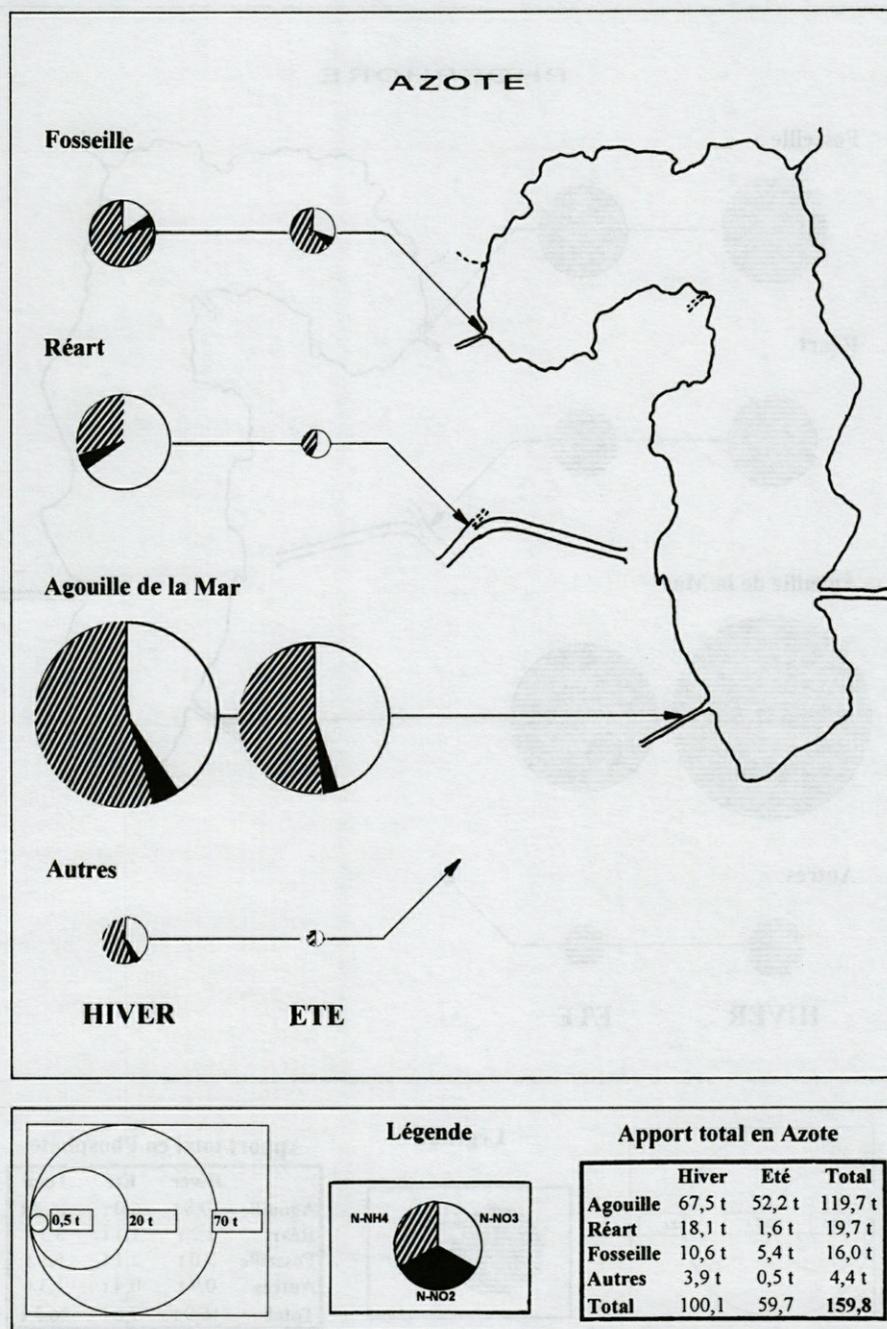


Fig. 6. – Flux saisonniers des sels nutritifs azotés (nitrates, nitrites, azote ammoniacal) : moyennes de 1995 et 1996.
Seasonal nutrient inputs of nitrogen flows (nitrates, nitrites, ammonia) : average values of 1995 and 1996.

entre avril et septembre et une saison hivernale entre octobre et mars.

Flux en sels nutritifs

Pour connaître l'effet des apports par les affluents sur la lagune, il est important de connaître les flux des sels nutritifs. Les concentrations moyennes doivent alors être multipliées par les débits moyens des cours d'eau pour les deux saisons considérées. Les résultats pour l'apport en

azote sont portés dans la figure 6 et pour l'apport en phosphore dans la figure 7.

Flux azotés

L'azote a été dosé séparément sous ses 3 formes : nitrates, nitrites et azote ammoniacal. Nous appellerons ici « azote total » la somme de ces 3 composantes anorganiques.

Pour chaque entrée, le flux hivernal est plus important que le flux estival (Fig. 6). Cette dif-

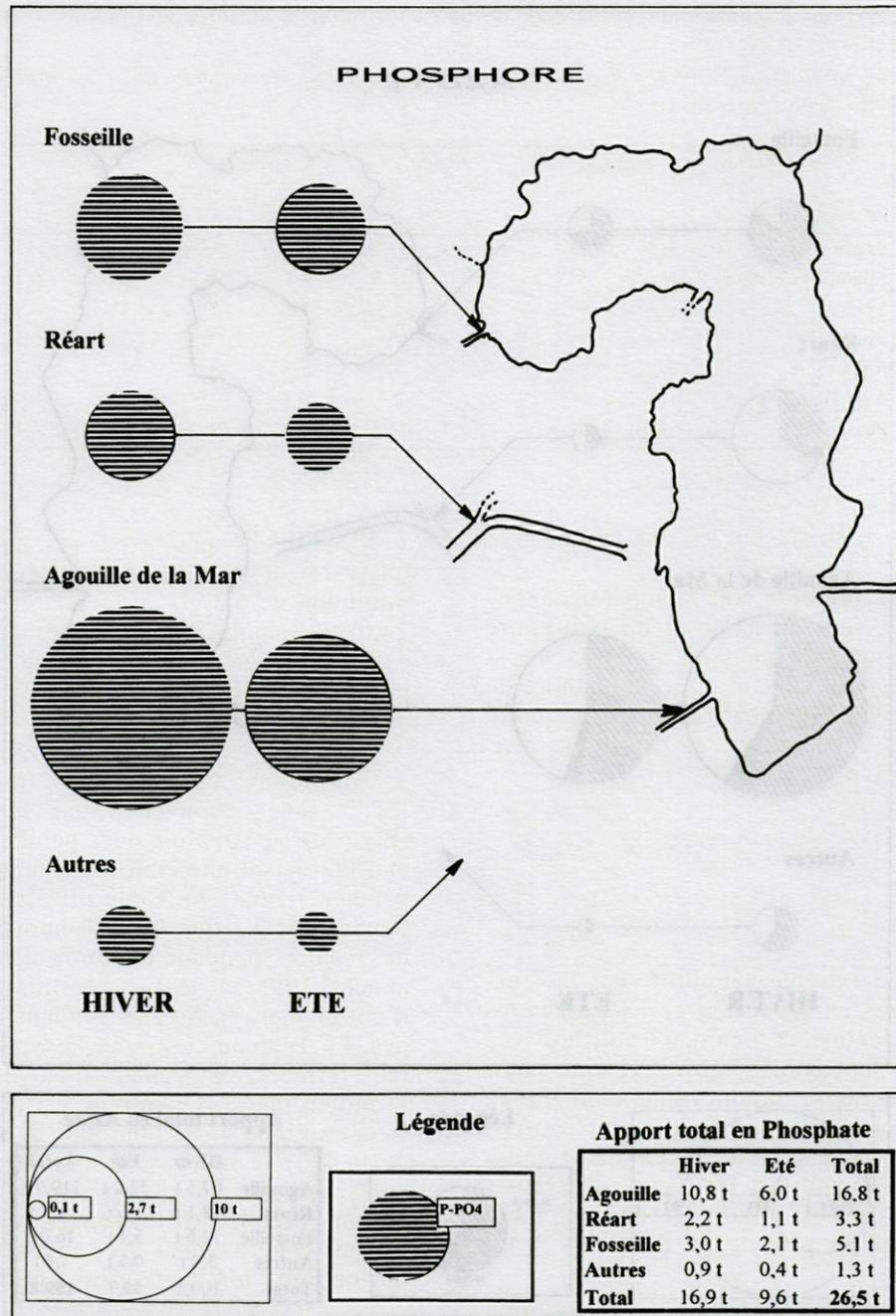


Fig. 7. – Flux saisonniers des sels nutritifs phosphorés (phosphates) : moyennes de 1995 et 1996.
 Seasonal nutrient inputs : phosphorus flows (phosphates) : average values of 1995 and 1996.

férence est plus marquée pour les affluents temporaires que pour ceux qui sont permanents. Pour le Réart, la plus grande partie de l'azote arrive sous forme de nitrates, les autres entrées sont dominées par la forme réduite de l'azote ammoniacal. Au total, environ 160 tonnes d'azote inorganique arrivent dans la lagune chaque année, dont 120 t par l'Agouille de la Mar. Environ 100 t d'azote arrivent entre octobre et mars et environ 60 t entre avril et septembre.

Flux phosphorés

Environ 17 t de phosphore arrivent dans la lagune pendant l'hiver et 9,6 t pendant l'été (Fig. 7). L'Agouille de la Mar, avec 16,8 t de phosphore par an en apporte la plus grande partie, suivie par la Fosseille, le Réart et les autres affluents. Le total des flux est d'environ 26,5 t de phosphore par an, ce qui représente environ 80 t de phosphates.

Tabl. III. – Comparaison des pourcentages de flux de nutriments selon la surface des bassins versants et les débits des affluents par rapport à l'ensemble de la lagune (en %).

Comparison of nutrient flow percentages depending on the surfaces of the catchment areas and the affluent water flow in relation to the whole lagoon (in %).

Paramètre étudié	Affluents :		Réart		Fosseille		Autres	
	Saison :							
	hiver	été	hiver	été	hiver	été	hiver	été
Bassin Versant	23,5	23,5	57,5	57,5	8,0	8,0	11,0	11,0
Apport en eau douce	41,9	68,8	34,9	12,5	9,3	12,5	13,9	6,2
Nitrates	64,6	89,3	27,8	3,8	3,8	6,0	3,8	0,9
Nitrites	61,5	82,1	23,1	2,0	12,8	15,4	2,6	0,5
Ammonium	70,2	86,3	9,9	1,8	15,8	11,2	4,1	0,7
Azote inorganique	67,4	87,4	18,1	2,7	10,6	9,0	3,9	0,9
Phosphates	63,9	62,5	13,0	11,5	17,8	21,9	5,3	4,1

Synthèse

Le tableau III présente une comparaison des pourcentages des flux en azote et en phosphore apportés par chaque affluent en fonction de la surface de leur bassin versant et de la quantité de leurs apports en eau douce par rapport à la totalité des apports en sels nutritifs et en eau douce arrivant dans la lagune.

DISCUSSION

En dépit d'une extrême variabilité des facteurs physico-chimiques en rapport avec les caractères abiotiques de la lagune, et bien que les différences interannuelles soient considérables, chaque paramètre mesuré fluctue selon un rythme annuel bien visible. L'existence d'une période estivale (avril à septembre) et d'une période hivernale (octobre à mars) est bien démontrée. Les valeurs extrêmes sont atteintes aux mois d'août et de septembre ainsi que pendant la période de décembre à février.

Il existe deux études antérieures sur la salinité effectuées en 1976/77 et entre 1984 et 1986. Hervé (1978) a en effet déterminé deux phases dans l'évolution de la salinité de la lagune. Pour cet auteur, la phase d'accroissement s'étend de mai à août, et atteint un maximum de 28,9 g/l en août, la phase décroissante de septembre à avril, avec un minimum de 7,1 g/l en février. L'amplitude était alors de 21,8 g/l et la valeur moyenne annuelle de 18,3 g/l. Mallawa (1987) a étudié les salinités pendant deux périodes de pêche (octobre à mai 1984/85 et 1985/86) et a observé pendant la première saison des maxima compris entre 21 et 26 g/l et des minima voisins de 10 g/l. Les valeurs étaient plus élevées pendant la deuxième saison avec un maximum de 28 g/l et un minimum de 14 g/l.

Notre étude apporte des résultats différents. La phase ascendante de la salinité se situe entre un minimum de 6,3 g/l en février et un maximum de 24,0 g/l en juin. La moyenne annuelle sur 3 ans est de 14,4 g/l. La lagune a donc été nettement plus dessalée entre 1994 et 1997 que pendant les périodes antérieures.

Considérant l'évolution de la salinité pendant les 3 années couvertes par la présente étude (Fig. 2c), il apparaît que, pendant les étés 1995 et 1997, la salinité était nettement plus élevée que pendant l'été 1996. Cette différence est essentiellement due à l'intervention humaine. L'ouverture des vannes pendant les mois de mai et juin des années 1995 et 1997 a permis à l'eau de mer d'entrer dans la lagune pendant plusieurs semaines. En 1996 au contraire, les vannes sont demeurées fermées, empêchant ainsi les échanges avec le milieu marin. La salinité est donc restée basse. Ceci explique aussi pourquoi le maximum annuel de la salinité n'a pas été atteint à la fin de l'été après une période d'évaporation maximale, mais en juin (Fig. 4b). Si les vannes sont ouvertes, elles le sont généralement à ce moment de l'année ce qui entraîne une hausse brutale de la salinité.

Il n'existe aucune étude antérieure sur l'apport en sels nutritifs. Les seuls chiffres avancés dans des études d'impact, de calibrage ou de construction de nouvelles stations d'épuration, s'appuient sur des calculs de rendement théorique des stations d'épuration. Les auteurs (SIEE 1995) arrivent à une estimation d'un apport par les stations d'épuration du bassin versant comprise, pour l'azote, entre 117 et 128 t/an et entre 51 et 66 t/an pour le phosphore. 38 à 43 % de l'azote et 43 à 56 % du phosphore proviendraient de l'Agouille de la Mar. En ce qui concerne l'agriculture, l'apport annuel par le lessivage des sols et par les canaux de drainage a été estimé à 10 t d'azote par an et à 0,5 t de phosphore (DDAF 1994).

La présente étude révèle des valeurs plus élevées pour l'azote (160 t/an) et des valeurs plus faibles pour le phosphore (26,5 t/an). La part de l'Agouille de la Mar dans l'ensemble des apports par le bassin versant est nettement plus importante que celle calculée antérieurement. Avec seulement 23,5 % de la surface du bassin versant, elle assure en hiver 41,9 % du débit et transporte 67,4 % du flux azoté et 63,9 % du flux phosphoré. En été, son débit représente 68,8 % des apports en eau douce dans la lagune et elle transporte alors 87,4 % de l'azote et 62,5 % du phosphore.

Les concentrations en sels nutritifs dans l'étang de Canet sont nettement plus élevées que celles des deux lagunes voisines, étudiées parallèlement : l'étang de Salses-Leucate (Wilke 1997) et l'étang de La Palme (en préparation). On peut constater que les concentrations en azote de l'étang de Canet sont environ 5 fois plus importantes que celles mesurées dans l'étang de Bages Sigean (Dusserre 1997) et comparables à celles obtenues sur l'étang de Campagnol (Dusserre 1997). Les teneurs en phosphates de l'étang de Canet sont environ 10 fois supérieures à celles de l'étang de Bages Sigean et 5 fois supérieures à celles de l'étang de Campagnol. Seules les concentrations observées dans les étangs palavasiens (Raoul 1990), connus pour leur niveau d'eutrophication important, sont comparables aux concentrations mesurées dans l'étang de Canet.

Il est intéressant de souligner que la forme de l'azote dans les affluents est fonction du degré de l'oxygénation de l'eau. Par le Réart, bien oxygéné, l'azote entre dans la lagune surtout sous la forme oxydée de nitrates, l'Agouille de la Mar et la Fosseille, mal oxygénées, apportent l'azote surtout sous la forme réduite d'azote ammoniacal.

Il semble que les variations des paramètres physico-chimiques et physiques de ces affluents se trouvent amplifiées dans les eaux de la lagune de Canet alors que les variations chimiques se trouvent atténuées, probablement par des processus de sédimentation, de dilution et de minéralisation.

Contrairement aux autres lagunes de la région, l'étang de Canet reçoit un apport en azote et en phosphore qui est moins important pendant la saison estivale que durant l'hiver. Cette particularité peut s'expliquer par plusieurs spécificités de cette lagune. Les deux grandes stations balnéaires situées à proximité de la lagune ne rejettent pas leurs eaux résiduaires dans la lagune, mais dans la mer. L'augmentation de la population en été n'a donc aucun effet direct sur la qualité de l'eau de la lagune. Un autre élément d'explication de ce phénomène est le régime temporaire de plusieurs de ses affluents. Le plus important d'entre eux, le Réart ne coule plus pendant une

grande partie de l'été. Il n'apporte donc pas de sels nutritifs dans la lagune à cette période.

Les activités viticoles sont maximales en automne, tout comme le lessivage des sols qui contribue à l'augmentation des quantités de sels nutritifs dans la lagune après les fortes pluies automnales et hivernales.

Il est possible que cette particularité saisonnière dans les apports en sels nutritifs explique aussi la relative rareté des crises dystrophiques dans l'étang de Canet. Contrairement à ce qu'on peut attendre vu les concentrations en sels nutritifs très élevées dans l'eau, seules deux crises importantes ont été décrites dans la littérature. La première a eu lieu en août 1949 avec des teneurs en H₂S dans l'eau atteignant entre 1,12 et 7,14 mg/l (Sénez 1951). La seconde s'est produite pendant l'été 1986 avec une anoxie générale de l'étang et la disparition de la quasi-totalité de sa flore et sa faune aquatique (Bodiou *et al.* 1988).

CONCLUSION

L'étang de Canet est une lagune méditerranéenne qui est entrée dans la phase finale de son évolution. A terme, le plan d'eau va totalement disparaître. Les effets des phénomènes hydrométéorologiques se font sentir d'une façon de plus en plus brutale au fur et à mesure que l'épaisseur de la lame d'eau diminue. La forte amplitude des fluctuations des paramètres abiotiques fragilise le milieu. Les conditions de vie dans la lagune deviennent de plus en plus défavorables, le nombre d'espèces ainsi que leur densité diminue considérablement (Boutière & Wilke 1997).

En même temps, la lagune reçoit chaque année des flux de sels nutritifs très importants. Malgré les efforts faits au niveau des stations d'épuration, la situation ne semble pas s'améliorer. D'autres mesures, telles que la dérivation vers l'étang en 1997 d'un canal très pollué (le Canal d'Elne) qui n'y parvenait pas auparavant, et le calibrage excessif des affluents, jouent contre l'amélioration de la situation.

Si rien n'est entrepris au niveau des bassins versants, la pollution en provenance des stations d'épuration et les changements hydrauliques qui entraînent de plus en plus d'eau douce à une vitesse de plus en plus rapide dans la lagune, condamneront l'étang de Canet à ne jamais retrouver une qualité d'eau suffisante pour assurer son bon fonctionnement biologique. Les activités humaines exercées sur le milieu, comme la pêche, seront remises en cause. Seule une concertation des divers acteurs avec l'objectif clair d'assurer la protection du milieu, permettrait d'arrêter la dégradation de cette lagune.

REMERCIEMENTS – Je tiens à remercier très vivement M. le Pr J. Bruslé, directeur du Laboratoire de Biologie Marine à l'Université de Perpignan pour m'avoir accueilli dans son laboratoire. Mes plus grands remerciements vont également à M. H. Boutière, maître de Conférences à l'Université P. et M. Curie (Paris VI) qui a su me passionner pour le milieu lagunaire et qui m'a beaucoup aidé dans la réalisation de ce travail. Je tiens à remercier également l'Ambassade de France en Allemagne et l'Office Allemand d'Echanges Universitaires (DAAD) pour leur soutien financier.

BIBLIOGRAPHIE

- Ascensio E 1984. Aspects climatologiques des départements de la région Languedoc-Roussillon. Ministère des Transports, Direction Météorologie, Monographies, 4, Boulogne, 94 p.
- Aminot A, Chaussepied M 1983. Manuel des analyses chimiques en milieu marin. Centre National pour l'Exploitation des Océans, Brest, 396 p.
- BCEOM 1981. Etude de faisabilité technique et financière sur l'aménagement global de l'étang de Canet. Rapport pour le ministère de l'Environnement & S.M.N.L.R., Paris, 138 p.
- Bodiou JY, Amouroux JM, Centelles J, Tito de Morais L 1988. Biologie et croissance des juvéniles de Soleidae dans l'étang de Canet-Saint-Nazaire (P.O.). Rapport G.I.S. A.R.M., Univ. Paris VI, Banyuls-sur-Mer, 36 p.
- Boutière H, Wilke M 1997. Habitats aquatiques de l'étang de Canet en 1996. Rapport Centre d'Etudes Hydrobiologiques pour le Conservatoire du Littoral, Perpignan, 43 p.
- BRL 1995. Etude d'Environnement du Bassin du Réart. Rapport pour le Syndic. Intercomm. Réart Inférieur, Perpignan, 69 p. + annexes.
- Bruslé J 1980. Les étangs littoraux du Roussillon. Situation actuelle, problèmes d'aménagement et perspectives d'avenir. Bull. Off. Nat. Chasse, No. Sp. : 39-47.
- Costa LT, Farinha JC, Hecker N, Tomàs Vives P 1996. Mediterranean wetland inventory : A reference manual. MedWet, Instituto da Conservação da Natureza et Wetlands International, Lisboa, 111 p.
- DDAF 1994. Etude d'Impact de l'aménagement hydraulique de l'Agouille de la Mar. DDAF & Syndic. Intercomm. Agouille de la Mar, Perpignan, 131 p. + annexes.
- Dusserre K 1997. Bilan d'une année de suivi de la qualité trophique des étangs du Narbonnais. Document de travail, Agence Méditerranéenne de l'Environnement, Narbonne, 27 p.
- Gadel F 1968. Sur un exemple d'évolution lagunaire. Etang de Saint-Nazaire (Roussillon). *Vie Milieu* 19 (2) : 291-322.
- Gadel F, Buscail R, Monaco A 1984. Aspects sédimentologiques et géochimiques de quelques lagunes du Languedoc-Roussillon (Golfe du Lion). *Vie Milieu* 34 (4) : 161-172.
- Hervé P 1978. Ichtyofaunes comparées de deux étangs littoraux du Roussillon : Canet-Saint-Nazaire et Salses-Leucate. Thèse 3^e cycle, Univ. Paris VI, 253 p.
- Hervé P & Bruslé J 1981. L'étang de Canet-Saint-Nazaire (P.O.) : Ecologie générale et ichtyofaune. *Vie Milieu* 31 (1) : 17-25.
- Mallawa A 1987. Dynamique des stocks exploités et halieutique de l'anguille européenne (*A. anguilla* L. 1758) des lagunes du Narbonnais et du Roussillon (Bages-Sigean et Canet-Saint-Nazaire), Golfe du Lion. Thèse 3^e cycle, Univ. Perpignan, 406 p.
- Marfin JP 1981. Biologie de l'Athérine : *Atherina boyeri*, Risso, 1810 (Poisson-Téléostéen) dans trois milieux saumâtres du Roussillon (Leucate-Canet-Bourdigou). Thèse 3^e cycle, Univ. de Paris VI, 240 p.
- Petit G, Gay FJ 1968. Fluctuations d'une lagune, l'étang de Canet ou de Saint-Nazaire (Pyrénées-Orientales). *Ann. Soc. Hort. Nat. Hérault* 108 (4) : 207-214.
- Petit G, Gay FJ 1969a. Fluctuations d'une lagune, l'étang de Canet ou de Saint-Nazaire (Pyrénées-Orientales). *Ann. Soc. Hort. Nat. Hérault* 109 (2) : 14-21.
- Petit G & Gay FJ 1969b : Fluctuations d'une lagune, l'étang de Canet ou de Saint-Nazaire (Pyrénées-Orientales). *Ann. Soc. Hort. Nat. Hérault* 109 (2) : 78-88.
- Raoul S 1990. Le phosphore dans les sédiments des étangs palavasiens. Rapport I.U.T. Perpignan pour le CEMAGREF de Montpellier, Perpignan, 26 p. + annexes.
- Roblin C, Bruslé J 1984. Le régime alimentaire des alevins et juvéniles de loup (*Dicentrarchus labrax*) des lagunes littorales du Golfe du Lion (Etangs Roussillonnais, France). *Vie Milieu* 34 (4) : 195-207.
- Schmittner KE 1996. Scénarios de comblement de l'étang de Canet-St-Nazaire. Rapport de l'Université de Perpignan pour le Centre d'Etudes de Projets à l'Univ. de Montpellier I, Perpignan, 10 p. + annexes.
- Senez J 1951. Problèmes écologiques concernant les bactéries des sédiments marins. *Vie Milieu* 2 (1) : 5-43.
- SIEE, 1995. Construction d'une nouvelle station d'épuration communale – Etude préalable d'environnement. Société d'Ingénierie pour l'Eau et l'Environnement pour la Commune d'Elne, Montpellier, 79 p. + annexes.
- Wilke M 1997. Etude des phénomènes d'eutrophisation dans plusieurs lagunes du Languedoc-Roussillon : effets des facteurs abiotiques. Dipl. Univ. Rech. Sci., Univ. Perpignan, 162 p.
- Wilke M, Boutière H 1997. Cent ans de recherches, de travaux et de projets sur l'étang de Canet, ses rives et son bassin versant. Rap. Centre d'Etudes Hydrobiologiques pour le Conservatoire du Littoral, Perpignan, 151 p.

Reçu le 10 décembre 1997; Received December 10, 1997
 Accepté le 19 février 1998; Accepted February 19, 1998

STRUCTURE ET MISE EN PLACE DES PEUPELEMENTS MACROPHYTIQUES DE SUBSTRATS DURS D'UNE TABLE CONCHYLICOLE DE L'ÉTANG DE THAU (HÉRAULT, FRANCE)

Structure and establishment of macrophyte stands on hard substrata breeding table in the Thau Lagoon (Hérault, France)

N. LAMY*, M. LAURET**, O. GUELORGET*

* Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, UMR 5556, Université de Montpellier II, place Eugène-Bataillon, 34095 Montpellier cedex 05, France

** Laboratoire de Biologie Végétale, Université de Montpellier II, place Eugène-Bataillon, 34095 Montpellier cedex 05, France

MACROPHYTOFOULING
TABLE CONCHYLICOLE
CONFINEMENT
COMPÉTITIONS INTERSPÉCIFIQUES
ÉTANG DE THAU

RÉSUMÉ. – Cette étude qualitative et quantitative concerne les peuplements macrophytiques qui colonisent les substrats durs d'une table conchylicole de l'étang de Thau (France, Hérault). Les résultats montrent un développement opportuniste du macrophytofouling, notamment sur le plan temporel. Cependant, au sein de la table apparaît une certaine organisation bathymétrique, caractérisée par une variation entre les peuplements superficiels, et profonds, et une organisation horizontale qui est marquée par une variation entre les zones centrale et périphérique. Cette organisation est sous l'influence prédominante de l'hydrodynamisme, de la profondeur et des compétitions interspécifiques.

MACROPHYTOFOULING
OYSTER CULTURE
CONFINEMENT
INTERSPECIFIC COMPETITIONS
THAU LAGOON

ABSTRACT. – The present study deals with the settling of macrophytic populations on the hard substrates of an oyster breeding table in the "étang de Thau" (France, Hérault). The colonization was followed over a 19 month period through the quantitative and qualitative study of the biofouling collected on plates suspended inside the table. There is an opportunistic development of the populations in time. The results show furthermore, that there is an existing bathymetric organization inside the table, characterized by a variation between populations in the surface and on the bottom, and a variation between central and peripheral zones. This biological organization is under control of the hydrodynamism, the depth and interspecific competitions.

INTRODUCTION

Les résultats présentés ici visent à mettre en évidence l'organisation biologique d'une table conchylicole, à l'aide de l'étude des peuplements macrophytiques. Ce travail s'intègre dans le programme pluridisciplinaire OXYTHAU-PNOC (coordonné par l'IFREMER) dont l'objectif est la compréhension du fonctionnement des secteurs conchylicoles de l'étang de Thau (Hérault, France). Ces zones d'élevage couvrent environ 1/5 de la surface totale de l'étang (c'est-à-dire 1 500 ha), avec 2 800 tables. Nous présentons ici les résultats concernant les macroalgues d'une table conchylicole.

Le macrophytobenthos de substrat dur de l'étang de Thau a été très peu étudié jusqu'à présent. La raison principale est que les sédiments

naturels de l'étang sont de type meuble (essentiellement vaseux ou sablo-vaseux) et que les substrats durs sont rares. Des études précises des peuplements phytobenthiques de substrat meuble de l'étang ont été réalisées par Dubois et Lauret (1991), Gerbal (1994), Gerbal et Verlaque (1995). L'essor de la conchyliculture de Thau a permis, entre les parcs, le développement d'un peuplement à *Gracilaria bursa-pastoris*, *Gracilaria sp.* et *Sargassum muticum*, riche en espèces (Gerbal 1994; Gerbal et Verlaque 1995), dont certaines sont exotiques, introduites avec le naissain d'Huîtres, telle *S. muticum* (Boudouresque *et al.* 1985; Ben Maiz 1986; Ben Maiz *et al.* 1988; Verlaque 1994; Gerbal 1994). Mais les substrats durs induits par les élevages eux-mêmes (structures fixes, telles cordes, piliers, et valves des coquillages, concernant aussi bien les Huîtres en élevage que les coquilles vides naturellement accumulées sur les

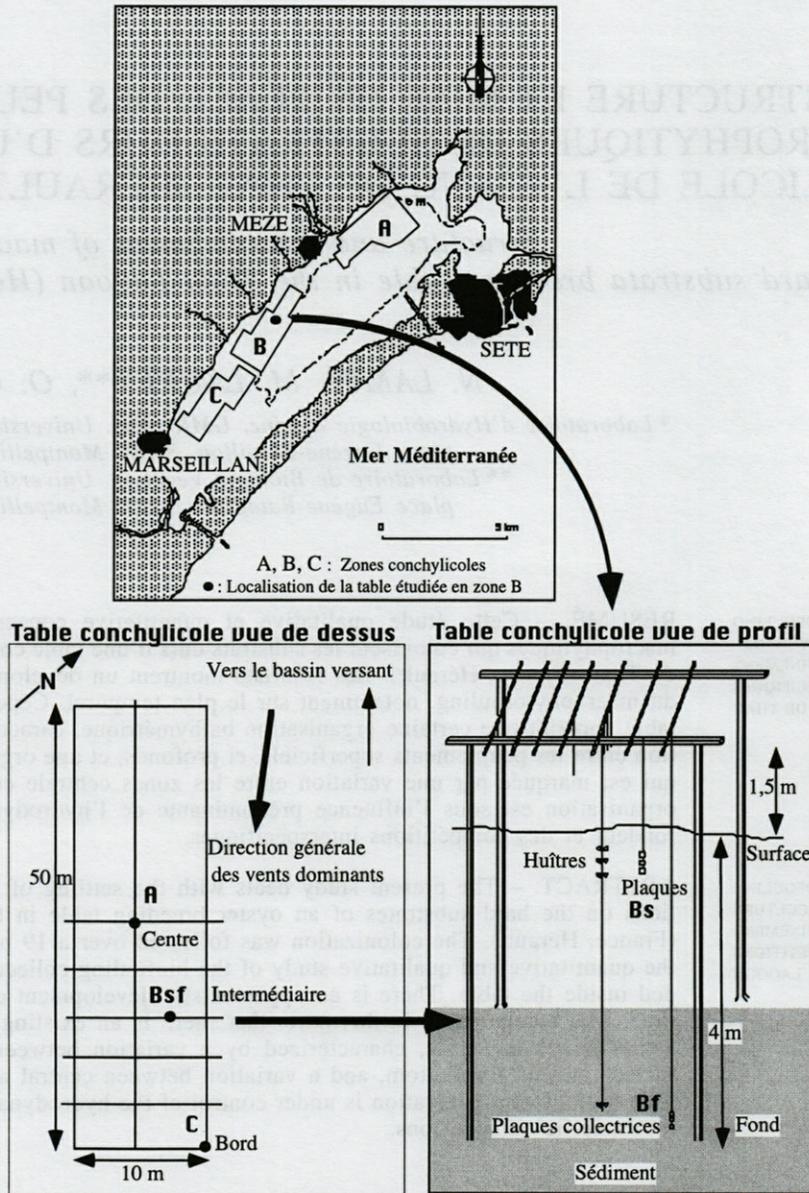


Fig. 1. – Présentation de l'étang de Thau et localisation de la table conchylicole et des stations d'étude.
Thau lagoon and situation of study stations.

sédiments meubles superficiels) ont également favorisé l'expansion du biofouling (ou salissure biologique). De nombreuses questions se posaient. Ainsi, l'écosystème « Table conchylicole » (Mazouni 1995) influe-t-il sur le recrutement, la fixation et la dynamique des macroalgues du biofouling? Nous présentons ici la liste des espèces qui se sont installées sur des collecteurs immergés à différentes stations et profondeurs d'une table conchylicole et leur répartition. Les données issues de cette étude, et celles concernant la macrofaune invertébrée (Lamy 1996), forment un support pour tenter de comprendre le développement spatio-temporel du fouling des élevages de l'étang de Thau.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Echantillonnage : Les peuplements macrophytiques de substrat dur sont étudiés par colonisation de surfaces collectrices vierges (Flassch et Girin 1971 ; Castric-Fey 1974 ; Guelorget *et al.* 1977), immergées à la même date, et suivies sur une période de 19 mois, d'avril 1992 à novembre 1993 (correspondant à la durée générale d'immersion des huîtres qui est de l'ordre de 18 mois pour atteindre la taille commerciale).

Les collecteurs sont des plaques carrées en fibrociment inerte mesurant 15 cm de côté, soit 0,045 m² en prenant les 2 faces, c'est-à-dire la surface minimale à partir de laquelle on est assuré de recenser la quasi-totalité des espèces (Lamy 1992, 1996). Quatre séries de

15 plaques collectrices sont immergées et suspendues en quatre stations d'une table conchylicole choisie à l'intérieur de la zone conchylicole B de l'étang de Thau (Fig. 1), dans un secteur sélectionné pour le programme pluridisciplinaire OXYTHAU.

La table, chargée en jeunes Huîtres immergées depuis 4 mois (hiver 1992), avec un fouling réduit, mesure 50 m sur 10 m. Les stations de collecte sont disposées selon 2 radiales (Fig. 1). La première radiale, horizontale, à environ 50 cm sous la surface, orientée WNW-ESE dans le sens approximatif des vents dominants, comporte 3 stations, au centre (A), en position intermédiaire (Bs) et au bord de la table (C). La seconde radiale, verticale, située à l'aplomb de la station Bs, comporte également une station (Bf) située approximativement à mi-hauteur, entre le fond et les dernières Huîtres suspendues.

Quatre prélèvements mensuels, sur une période de 19 mois (15 mois d'étude excluant août et octobre 1992 et 1993, en raison de problèmes techniques), sont effectués et traités au laboratoire, les espèces présentes sont identifiées, la richesse et la diversité spécifiques sont évaluées. La biomasse spécifique (ou générique) est déterminée après passage à l'étuve, à 70 °C, jusqu'à stabilisation du poids (perte en eau).

Traitement des données : Plusieurs méthodes sont choisies. L'indice de diversité de Shannon, qui fournit des indications sur la stabilité du milieu, et l'équitabilité, qui traduit la répartition plus ou moins équitable des espèces (Daget 1976; Amanieu *et al.* 1977, 1980), ont été calculés à partir des biomasses (Amanieu *et al.* 1980; Oshurkov 1992; Oshurkov et Ivanjushina 1994). Ces indices globaux permettent de comparer et de caractériser les peuplements végétaux à chaque station.

La recherche des ressemblances entre les relevés (matrices de similarité) est réalisée à l'aide du coefficient de Jaccard (1900, 1908), appliqué sur les données de présence-absence des espèces, et des coefficients de similarité de Steinhaus (Motyca 1947) ou du χ^2 (Roux et Reyssac 1975) sur les données quantitatives. Ces coefficients ne tiennent pas compte de la double absence d'une espèce à deux stations, ou à 2 dates, comme indicatrice de ressemblance.

La classification des stations, des dates ou des espèces est réalisée grâce à un groupement flexible (Lance et William 1967), appliqué sur une matrice de similarité, qui tend à préserver les groupes d'objets les plus homogènes. Ces groupes sont ceux qui figurent sur les graphiques de l'analyse en coordonnées principales.

L'analyse en coordonnées principales des similarités (Ferraris 1983; Legendre et Legendre 1984; Aliaume 1990) visualise en espace réduit la structure spatiale ou temporelle des données. Celles-ci sont représentées sous la forme d'un nuage de points projetés sur des plans formés par des axes principaux. Une signification est donnée à ces axes.

Le calcul des indices de similarités, les groupements et l'analyse en coordonnées principales ont été réalisés par le progiciel «R» de Legendre et Vaudor. Ils concernent 13 espèces parmi les plus représentatives du macrobiofouling végétal (c'est-à-dire les plus fréquentes et/ou abondantes, ou encore présentant une signification écologique précise).

Tabl. I. – Liste des végétaux recensés sur les collecteurs immergés au sein d'une table conchylicole de l'étang de Thau.

Macrophytic species from biofouling on oysters in Thau lagoon.

ULVOPHYCEES

Bryopsis plumosa (Hudson) C. Agardh
Chaetomorpha linum (Müller) Kützing
Cladophora sp.p.
Codium fragile (Suringar) Hariot
Enteromorpha sp.p.
Ulva rigida C. Agardh

FUCOPHYCEES

Colpomenia sinuosa (Martens) Derbés & Solier
Cutleria multifida (Smith) Greville
Dictyota dichotoma (Hudson) Lamouroux
Dictyota linearis (Agardh) Greville
Ectocarpus confervoides (Roth) Le Jolis
Ectocarpus siliculosus (Dillwyn) Lyngbye
Hinckesia sp.p.
Sargassum muticum (Yendo) Fensholt
Scytosiphon lomentaria (Lyngbye) Link

RHODOPHYCEES

Ceramium flaccidum (Kützing) Ardisson
Ceramium secundatum Lyngbye
Chylocladia verticillata (Lighfoot) Bliding
Dasya hutchinsiae Harvey in Hooker
Gracilaria gracilis (Stackhouse) Steentoft *et al.*
Grateloupia doryphora (Montagne) Howe
Laurencia species (obtus?)
Lomentaria clavellosa (Turner) Gaillon
Lomentaria clavellosa (Turner) Gaillon var. *conferta* (Meneghini) Feldmann
Lomentaria firma (J. Agardh) Kylin
Lomentaria hakodatensis Yendo
Nitophyllum punctatum (Stackhouse) Greville
Osmundea truncata (Kützing) Nam & Maggs
Polysiphonia denudata (Dillwyn) Kützing
Polysiphonia flocculosa Kützing
Polysiphonia mottei Lauret
Polysiphonia sertularioides (Grateloup) J. Agardh
Pterothamnion plumula (Ellis) Nägeli

DIATOMÉES

Licmophora sp.
Navicula sp.

PHANEROGAMES (fixées)

Zostera noltii Hornemann

RÉSULTATS

Composition et diversité de la flore

A l'issue des 19 mois d'étude, 35 espèces algales et une phanérogame ont été déterminées (Tabl. I). La plupart des espèces citées appartiennent à des genres déjà signalés dans la littérature comme faisant partie d'un fouling (Gayral 1966; Bellan-Santini et Desrosiers 1976; Cheah et Chua 1979; Terry et Picken 1985; Medelgi 1988; Perra *et al.* 1990; Boudouresque et Ribera 1994).

Lors de notre expérience, la colonisation des collecteurs a débuté en avril, au cours d'une période où le recrutement des espèces printanières (tant animales que végétales) est favorisé. La séquence d'installation initiale de la flore fut alors la suivante : Diatomées coloniales (*Navicula*, *Licmophora*...), Fucophycées *Scytosiphon lomentaria*, *Hinckesia* sp., *Cutleria multifida*. Ces 3 der-

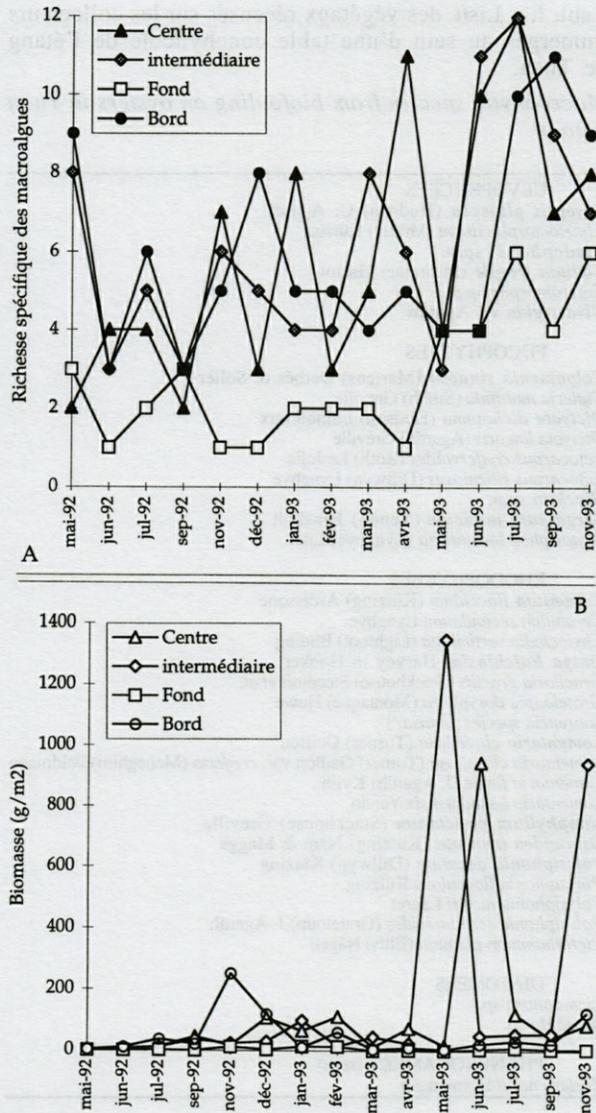


Fig. 2. – A. Richesse spécifique des macroalgues. B. Biomasse totale des macroalgues.

A. Specific richness of macroflora. B. Total biomass of macroflora.

nières espèces n'apparaissent plus après le 2^e mois d'immersion. Elles peuvent être considérées soit comme des pionnières, soit comme des espèces peu compétitives.

Les espèces les plus fréquemment rencontrées qui se fixent ensuite sont les Rhodophytes *Ceramium flaccidum*, *Dasya hutchinsiae*, *Osmundea truncata*, *Lomentaria hakodatensis*; les Fucophytes *Colpomenia sinuosa*, *Dictyota linearis*, *Sargassum muticum*; les Chlorophytes *Bryopsis plumosa* et les 3 espèces indéterminées de *Cladophora*. La communauté la mieux installée dans les eaux superficielles est composée des espèces suivantes : *Bryopsis plumosa*, *D. hutchinsiae*, *O. truncata*, *L. hakodatensis*. Dans les eaux du fond,

la communauté est essentiellement représentée par *D. hutchinsiae*.

La tendance générale de fixation conduit à des peuplements macrophytiques plus riches au cours des derniers mois d'immersion des collecteurs, avec un maximum de 12 espèces par collecteur (Fig. 2A). Le nombre et le degré croissant des épibioses dans le temps explique cette augmentation de la richesse spécifique (les épiphytes sont *Ceramium flaccidum*, *C. secundatum*, *Chaetomorpha linum*, *Colpomenia sinuosa*, *D. hutchinsiae*, *Dictyota linearis*, *Lomentaria firma*, *L. hakodatensis*, *Polysiphonia flocculosa*, *Ulva rigida*). La biomasse totale varie entre quelques grammes et 1,4 kg/m² (soit 6,2 g par collecteur). Les espèces dominantes (avec une biomasse supérieure à 1g/m²) sont identifiées en fonction de la station, du temps de colonisation (maturation du peuplement) et de la saison (Tabl. II). Les plus fortes variations de biomasse apparaissent en 1993, au printemps, au centre, et en novembre, à la station intermédiaire superficielle (Fig. 2B). Ceci s'explique par la dominance pondérale exercée respectivement par *Sargassum muticum* et *Codium fragile*, qui entraîne un déséquilibre dans le peuplement. Les biomasses maximales ont été mesurées au centre et en position intermédiaire de surface, c'est-à-dire aux stations les plus abritées de l'action abrasive des vagues et de la houle. Les espèces les plus vulnérables à l'arrachage (*Chyllocladia verticillata*, *Codium fragile*, *Colpomenia sinuosa*, *Nitophyllum punctatum*) et les algues habituellement rencontrées dans les stations en mode battu (*Bryopsis plumosa*) sont respectivement plus abondantes au centre et à la périphérie de la table. Pour l'ensemble des stations, les valeurs de la diversité sont faibles et varient entre 0 et 2,68 bits (Fig. 3A). Cependant, les biomasses sont généralement assez bien réparties entre les espèces, puisque les valeurs de l'équitabilité sont souvent supérieures à 0,5 (Fig. 3B). Les valeurs des paramètres (biomasses, Ish et E) les plus faibles ont été obtenues la première année de colonisation dans la station profonde. La profondeur de la table, impliquant l'atténuation de la lumière (même sur 4 m, les cordes et le fouling jouent un rôle d'écran, en particulier en été avec le développement des Sargasses et des Cladophores) et surtout la sédimentation croissante (biodéposition), a donc une influence sur la colonisation des surfaces par les macroalgues, qui est tardive. Seule *D. hutchinsiae*, recrutée en automne 1993, parvient à s'installer au fond, mais ses frondes couvertes de fines particules de vase apparaissent souvent en mauvais état. Aussi, le biotope « profond » n'est pas favorable au phytofouling. Cependant, l'envasement des plaques (et l'apport d'ammonium et de phosphates) a permis la germination, en mai 1993, d'une espèce macrophytobenthique pionnière, *Zostera noltii*.

Tabl. II. – Maxima saisonniers de biomasses spécifiques enregistrés dans les quatre stations.
Seasonal maxima of specific biomasses recorded in the four stations.

Bmax (g/m ²)	Macroalgues (espèces dominantes)	A	Bs	Bf	C
		Centre	Intermédiaire		Bordure
		surface	surface	fond	surface
Printemps 1992	<i>Colpomenia sinuosa</i>	3,85	0,42	0,03	0,4
	<i>Cutleria multifida</i>		0,72		10,4
	<i>Hincksia sp.p.</i>		1,71		1,08
	<i>Polysiphonia sp.p.</i>	2,22			
Été 1992	<i>Colpomenia sinuosa</i>		1,13		
	<i>Osmundea trunacata</i>		2,24		
	<i>Polysiphonia flocculosa</i>		5,62		18,6
Automne 1992	<i>Dasya hutchinsiae</i>	24,5	11,4	30,2	18,6
	<i>Lomentaria clavellosa</i>	3,81	2,24		
	<i>Osmundea trunacata</i>	6,22	16,6		134
	<i>Polysiphonia denutata</i>	21,6	1,16		9,82
	<i>Sargassum muticum</i>	2,59	0,16		105
Hiver 1992	<i>Bryopsis plumosa</i>	0,45	3,5		33,5
	<i>Codium fragile</i>		10,3		
	<i>Dasya hutchinsiae</i>	97,3	8,9	13,8	11,2
	<i>Lomentaria sp.p.</i>	4,99	1,6	0,08	0,96
	<i>Osmundea trunacata</i>	37,3	39,6		11
	<i>Sargassum muticum</i>	85	62,9		61,1
Printemps 1993	<i>Dasya hutchinsiae</i>	7,7		2,14	
	<i>Dictyota sp.p.</i>	8,79		0,05	1,63
	<i>Lomentaria hakodatensis</i>	42,2	1,16		0,09
	<i>Osmundea trunacata</i>	14,2	34,8		0,7
	<i>Sargassum muticum</i>	911	1312	4,35	17,2
Été 1993	<i>Cladophora sp.p.</i>	18,8	5,97	0,09	
	<i>Dasya hutchinsiae</i>	0,54	2,29	7,81	0,5
	<i>Lomentaria hakodatensis</i>	21,9	6,04	0,02	3,73
	<i>Osmundea trunacata</i>	6,48	8,54	0,05	0,25
	<i>Sargassum muticum</i>	41,1			0,49
Automne 1993	<i>Codium fragile</i>	24,3	937		
	<i>Dasya hutchinsiae</i>	3,86	4,34	3,72	10,4
	<i>Dictyota sp.p.</i>	14,2	43,9	0,3	7,98
	<i>Lomentaria hakodatensis</i>	8,26	0,52		2,76
	<i>Osmundea trunacata</i>	4,62	2,67	0,12	21,5
	<i>Sargassum muticum</i>	35,2			69,3

Organisation spatio-temporelle du peuplement macrophytobenthique

Du point de vue spatial (Fig. 4 A, B), l'analyse en coordonnées principales des stations montre que celles-ci sont totalement discriminées entre elles par 3 axes représentant 100 % de l'inertie totale des données (aucune information n'est perdue, ce qui est rare). Trois facteurs écologiques apparaissent donc prédominants.

L'axe 1 oppose de façon significative la « bordure » de la table ostréicole et le « fond » aux deux autres stations, plus confinées en raison de leur éloignement relatif par rapport au chenal inter-tables et du ralentissement centripète des courants horizontaux par le « rideau » de cordes d'élevage (Grenz 1989). En effet, d'après le rapport OXY-THAU (Anonyme 1995), le coefficient de freinage sous les tables est d'environ 67 ± 3 %.

L'axe 2 a tendance à séparer les espèces les plus « volumineuses » (*Sargassum muticum*, *Osmundea truncata*, *Nitophyllum punctatum*, *Ulva rigida*) de celles présentant une surface, un poids et un volume moindres (*Lomentaria hakodatensis*, les 4 espèces de *Polysiphonia*). Nous pouvons supposer ici l'influence de la compétition interspécifique pour l'occupation de l'espace. Par ex, la base fixatrice des *Codium fragile* (à maturité) peut recouvrir la totalité du substrat et empêcher la colonisation d'autres espèces. La compétition Algues-Ascidies est parfois illustrée par la dissymétrie de la colonisation des deux faces d'une même plaque, avec les *Ciona* sur l'une et les algues sur l'autre (Lamy 1992). Les sargasses, en constituant une canopée très dense et opaque, sont susceptibles d'empêcher le recrutement de certaines espèces à l'époque où celles-ci sont fertiles (Boudouresque et Ribera 1994). *Sargassum muticum* peut ainsi être considérée comme une « keys-

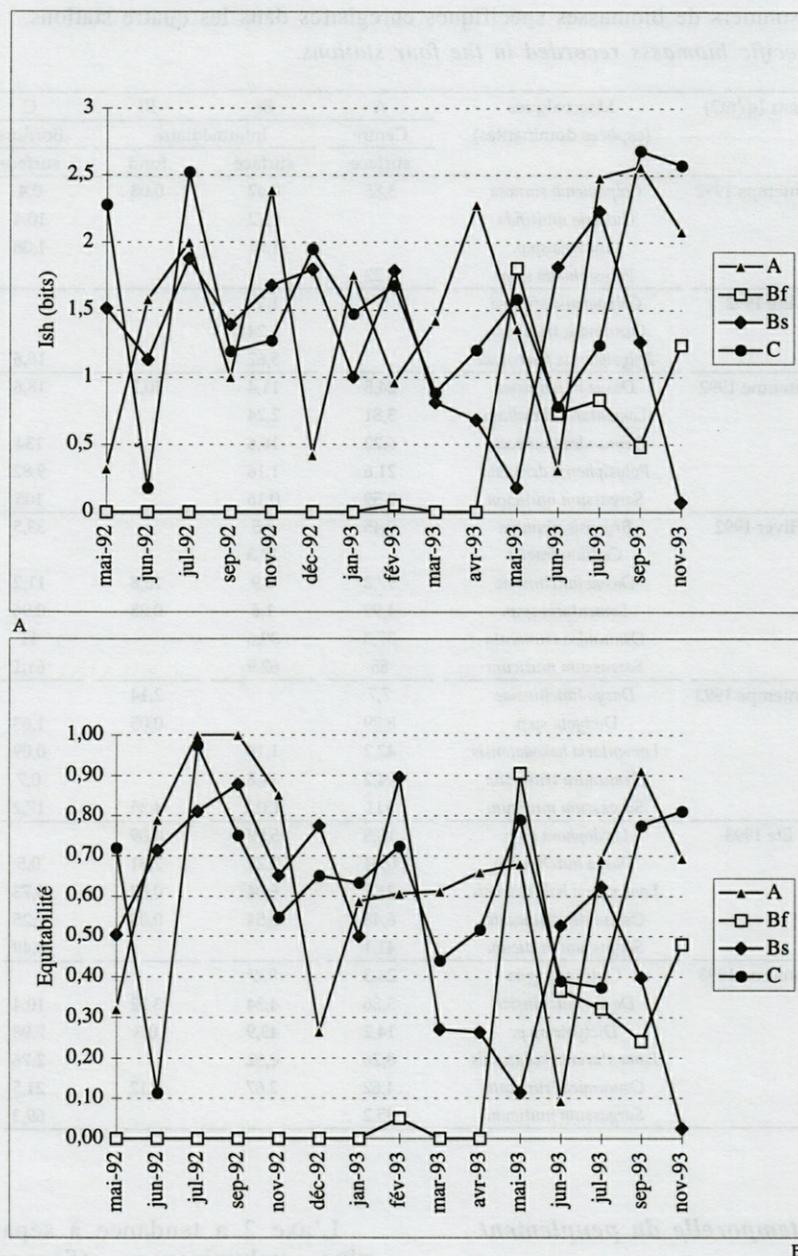


Fig. 3. – A, Indice de diversité de Shannon calculé avec les biomasses ; B, Equitabilité calculée avec les biomasses. A, Shannon diversity index calculated after biomass macroflora ; B, Equitability calculated after macroflora biomass.

tone species», une espèce « clé de voûte » (Rue-ness 1989 ; Verlaque 1994).

Sur l'axe 3 apparaît une forte corrélation négative avec *Dasya hutchinsiae*. Cette Algue rouge est la seule espèce assez régulièrement présente sur les collecteurs immergés au niveau du fond. Ce qui tend à montrer l'influence de la profondeur sur l'organisation spatiale des communautés algales.

Du point de vue temporel (Fig. 5) en terme qualitatif de présence-absence (Fig. 5 a, b, c et

d), l'analyse a mis en évidence une hétérogénéité de structure des peuplements, qui croît faiblement de la bordure au centre (2 à 3 discontinuités dans les eaux de surface), mais qui double en direction du fond (7 discontinuités). Les ruptures, ou discontinuités (traduites graphiquement par le « passage » d'un groupe à l'autre), correspondent aux départs ou aux arrivées des espèces. Elles sont particulièrement nombreuses au printemps et à l'automne, au moment des recrutements massifs des spores algales, en particulier en 1993, à la suite d'abondantes pluies (excès de 50 % par rap-

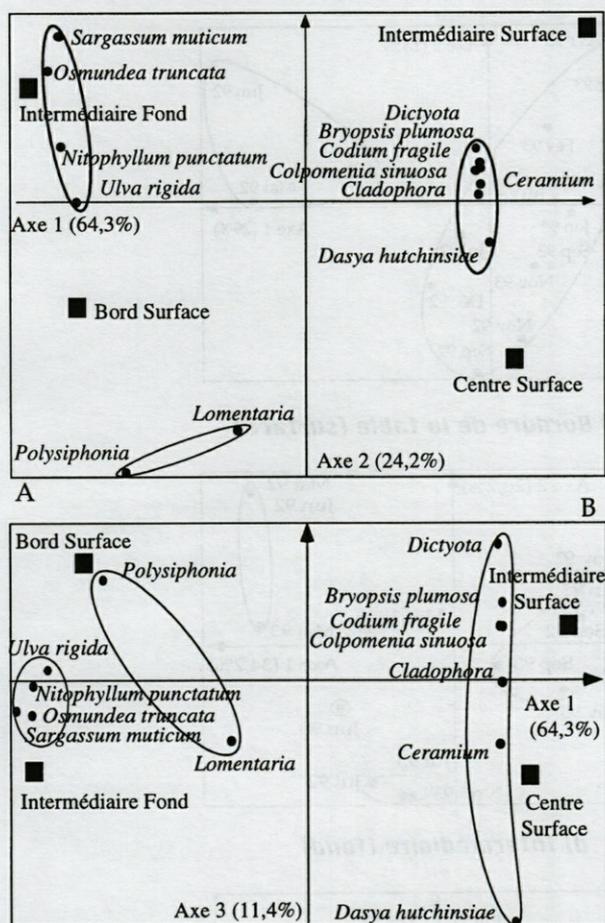


Fig. 4. – A, Ordination en coordonnées principales des 4 stations et des 13 taxons végétaux exprimées en terme de biomasse macrophytologique et montrant leur position dans le plan factoriel 1-2. B, Ordination en coordonnées principales des 4 stations et des 13 taxons végétaux exprimées en terme de biomasse macrophytologique et montrant leur position dans le plan factoriel 1-3.

A, Ordination of species and stations with macroflora biomasses (I-II). B, Ordination of species and stations with macroflora biomasses (I-III).

port à la moyenne de 1961 à 1990) et, consécutivement, d'un gain en sels nutritifs. Un axe de maturation très net apparaît au centre et, en dehors de mai 1993, en position intermédiaire de surface. Il n'existe pas en bordure et au fond. Ceci démontre l'existence d'un gradient de maturation au sein de la table ostréicole, induisant des peuplements immatures (juvéniles et/ou perturbés) à la périphérie et au fond, matures au centre. En terme quantitatif (Fig. 5 e, f), les discontinuités observées sont encore plus nombreuses et elles correspondent à des variations mensuelles de la biomasse qui s'expliquent par de nombreux facteurs.

Du point de vue bio-associatif (Fig. 6), l'analyse permet de déterminer les espèces co-occur-

rentes, ainsi que la communauté la mieux installée aux niveaux considérés de la table conchylicole. Les résultats confirment les observations réalisées à partir de la composition de la flore. Les espèces les mieux installées sont celles qui se fixent (Tabl. II) au printemps ou à l'automne. En surface, *Osmundea truncata*, *Sargassum muticum*, *Dasya hutchinsiae*, les trois espèces de *Lomentaria* et *Bryopsis plumosa* apparaissent corrélées positivement avec l'axe 1.

Au niveau du fond, *D. hutchinsiae*, recrutée en automne, est l'espèce la mieux installée, puisqu'elle présente les corrélations les plus fortes avec les axes 1 (positivement) et 3 (négativement). Elle ne caractérise pas la station profonde, car elle colonise aussi les niveaux superficiels, mais elle est l'algue qui tolérerait le mieux les contraintes environnementales liées à la profondeur (atténuation de la lumière, envasement).

DISCUSSION ET CONCLUSION

Du point de vue temporel, l'installation et l'abondance des macroalgues sur les substrats durs dépendent de nombreux facteurs : période(s) de recrutement, prédation (broutage ou ingestion des spores), âge des frondes et nature des surfaces pour les épibioses (Seed et Boaden 1977), mobilité des spores (Davis *et al.* 1989), compétition spatiale inter ou intra-spécifique (Santelices et Martinez 1988), cycle biologique, hydrodynamisme, paramètres physicochimiques (durée d'ensoleillement, pénétration lumineuse, oxygénation, température, concentration des éléments nutritifs...) (Lüning 1990; Gerbal et Verlaque 1995; Mazouni 1995), action abrasive des vagues et des courants, localisation de la table ostréicole. Tous ces facteurs interagissent entre eux et cela explique l'opportunisme observé dans le développement du macrophyto fouling, notamment sur le plan temporel.

Par contre, une certaine organisation apparaît dans l'espace d'une table conchylicole. Elle est surtout de nature bathymétrique, marquée par l'opposition entre les peuplements superficiels et profonds. Dans une moindre mesure, cette organisation est aussi horizontale, avec l'opposition des zones centrale et périphérique. Trois facteurs écologiques sont prédominants sur les autres. Ce sont l'hydrodynamisme, la profondeur (lumière et turbidité) et la compétition spatiale.

La liaison entre l'axe 1 et l'hydrodynamisme (Fig. 4) peut s'expliquer grâce au transport horizontal des spores algales et des éléments nutritifs par les courants, en accord avec la définition du confinement (Guelorget et Perthuisot 1983, 1992). En effet, le renouvellement de la masse d'eau joue

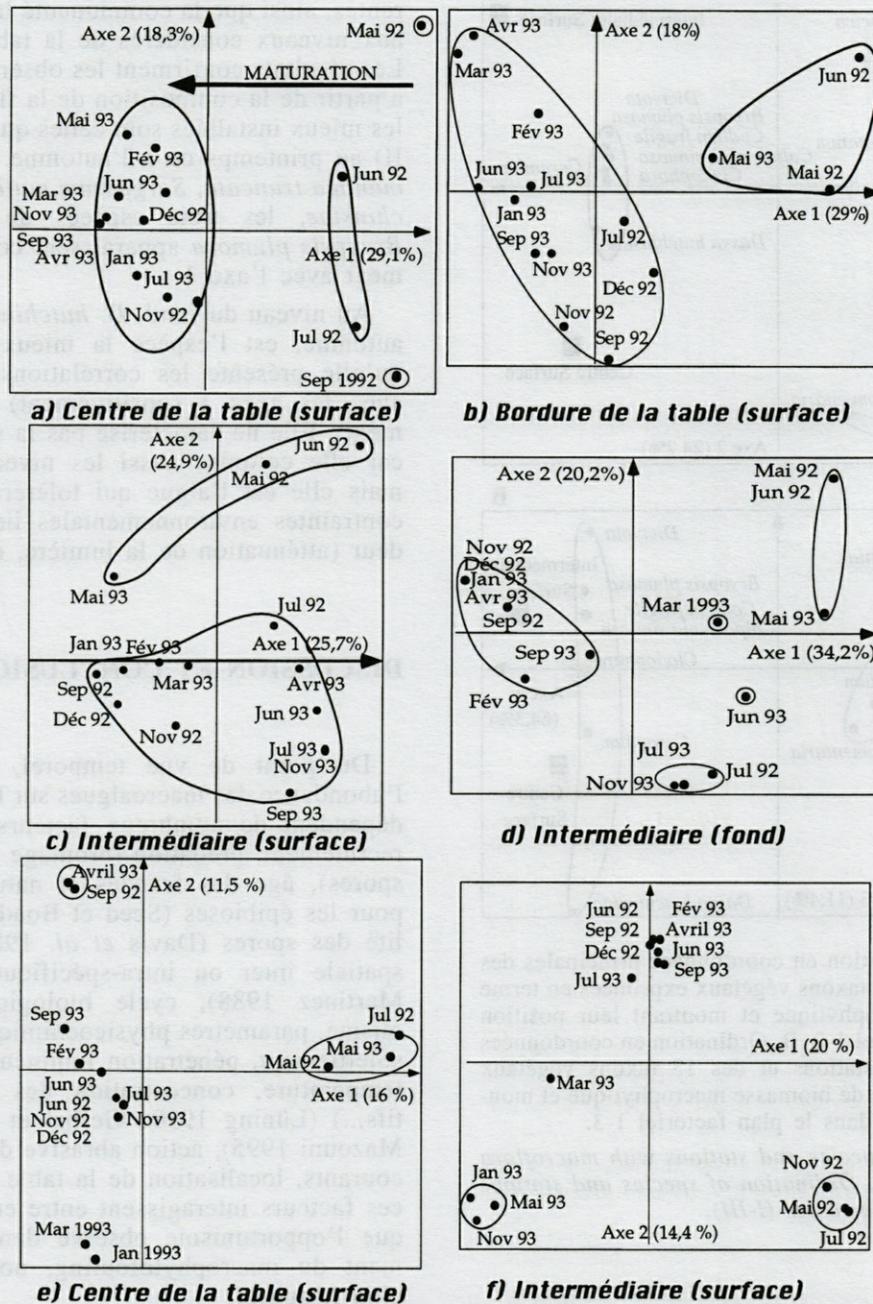


Fig. 5. – Ordination en coordonnées principales des mois, d'après les données qualitatives (a, b, c, d) et pondérales (e, f) des macroalgues, au seuil de dissimilarité de 0,7.

Temporal community structures with qualitative values (a, b, c, d) and macroflora biomasses (e, f) (dissimilarity 0,7).

un rôle primordial dans l'apport des sels nutritifs et des spores algales en tout point de la table. De fait, les spores d'origine extérieure aux tables, sont soumises à la prédation exercée par les suspensivores (Huîtres et épibiontes, telles les Ascidies *Ciona intestinalis*, *Ascidia mentula*) et les brouteurs (le Gastéropode *Akera bullata*, l'Oursin *Paracentrotus lividus*), qui croît depuis la bordure, en direction du centre de la table. Ensuite, l'ori-

gine des spores peut être intérieure à la table, une fois les macroalgues installées (elles ne l'étaient pas encore sur les jeunes Huîtres immergées en hiver), mais la colonisation algale est initiée dès le départ et suit une séquence chronologique. Au voisinage de la station du fond, les courants circulent sans entraves, mais les contraintes environnementales liées à la profondeur jouent sur l'abondance et la nature des spores, ainsi que des

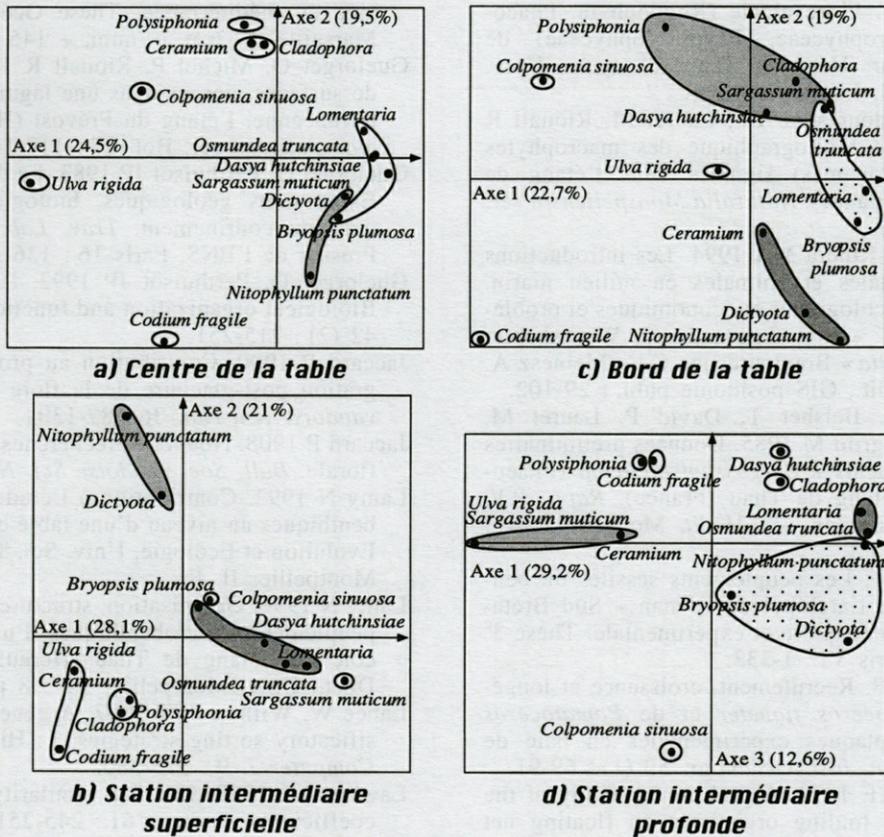


Fig. 6. – Analyse bio-associative des peuplements macrophytiques.
Bio-associative community structures at the stations.

éléments nutritifs. Ainsi, sur l'axe 3, apparaît une liaison avec la profondeur à cause de *Dasya hutchinsiae*, seule espèce dont la présence est notée régulièrement au fond. Il peut s'agir d'une tolérance plus grande vis-à-vis de l'atténuation de la lumière ou bien de la sédimentation essentiellement en matière organique, qui croissent en direction du fond.

L'association entre l'axe 2 et l'espace disponible peut être mise en évidence par l'opposition entre des groupes d'espèces de « volume » distinct.

En fait, le confinement, en prenant en compte l'hydrodynamisme et la profondeur est susceptible de jouer un rôle directeur pour les ressources trophiques et spatiales des macrophytes et, par là, dans la colonisation des substrats. Il peut être défini ici comme le temps de renouvellement des spores et des particules nutritives, en tous points de la table. Ce temps est plus court à la périphérie de la table, en raison du contact immédiat avec le chenal et/ou la lagune ouverte. Les peuplements y sont alors immatures (juvéniles et/ou perturbés). Au contraire, les peuplements plus « confinés » du centre apparaissent matures, en étant moins perturbés dans leur développement spatial et temporel.

REMERCIEMENTS – Ce travail s'intègre au programme OXYTHAU, sous la responsabilité de M. Jean-Marc Deslous-Paoli (IFREMER). Nous remercions MM. Bertrand Bibent et Yvan Vergne pour leur aide sur le terrain.

RÉFÉRENCES

- Aliaume C 1990. Ichthyofaune des herbiers à *Thalassia* du Grand Cul-de-Sac Marin en Guadeloupe. Thèse Biomath, Univ. Paris VII : 1-226.
- Amanieu M, Ferraris J, Guelorget O 1980. Structure des communautés et stratégies adaptatives en milieu lagunaire. *Océanis* 5 (5) : 833-861.
- Amanieu M, Guelorget O, Michel P 1977. Richesse et diversité de la macrofaune benthique d'une lagune littorale méditerranéenne. *Vie Milieu* 27 (1B) : 85-109.
- Anonyme 1995. Le bassin de Thau : relations milieu-ressources dans les secteurs conchylicoles. Importance des mécanismes d'échanges verticaux. 1991-1995. Rapport IFREMER, Sète, Fr., 22 p.
- Bellan-Santini D, Desrosiers G 1976. Distribution du benthos de substrat dur dans un golfe soumis à de multiples pollutions (golfe de Fos). III^e Journées Etud. Pollutions, Split, C.I.E.S.M. : 153-157.

- Ben Maiz N 1986. Flore algale (Rhodophyta, Phaeophyceae, Chlorophyceae, Bryopsidophyceae) de l'étang de Thau (Hérault). Thèse 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille II, Luminy : 1-354.
- Ben Maiz N, Boudouresque CF, Lauret M, Riouall R 1988. Inventaire bibliographique des macrophytes (algues, phanérogames) signalés dans l'étang de Thau (Hérault, France). *Naturalia Monspeliensis* sér. Bot. 52 : 74-84.
- Boudouresque CF, Ribera MA 1994. Les introductions d'espèces végétales et animales en milieu marin. Conséquences écologiques et économiques et problèmes législatifs. «First International Workshop on *Caulerpa taxifolia*» Boudouresque C.F., Meinesz A. & Gravez V. edit., GIS posidonie publ. : 29-102.
- Boudouresque CF, Belsher T, David P, Lauret M, Riouall R, Pellegrini M 1985. Données préliminaires sur les peuplements à *Sargassum muticum* (Phaeophyceae) de l'étang de Thau (France). *Rapp. P.V. Commis. intl. Explor. sci. Médit.* Monaco 29 (4) : 57-60.
- Castric-Fey A 1974. Les peuplements sessiles du benthos rocheux de l'archipel de Glénan - Sud Bretagne. Ecologie descriptive et expérimentale. Thèse 3^e cycle, Univ. Paris VI : 1-333.
- Castric-Fey A 1983. Recrutement, croissance et longévité de *Pomatoceros tiqueter* et de *Pomatoceros lamarckii* sur plaques expérimentales en baie de Concarneau. *Ann. Inst. Océanogr.* 59 (1) : 69-91.
- Cheah SH, Chua TE 1979. A preliminary study of the tropical marine fouling organisms on floating net cages. *Malays. Nat. J.* 33 (1) : 39-48.
- Daget J 1976. Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris, Fr., VIII + 172 p.
- Davis AR, Targett NM, McConnell OJ, Young CM 1989. Epibiosis of marine algae and benthic invertebrate : natural products chemistry and other mechanisms inhibiting settlement and overgrowth. *Bioorganic Marine Chemistry* 3 : 85-114.
- Dubois A, Lauret M 1991. Macroflore benthique. In Jouffre et Amanieu eds. *Rapp. synthèse ECOTHAU*. Lab. Hydrobiol. Marine et Continentale, Univ. Montpellier II : 115-118.
- Ferraris J 1983. Choix d'une mesure de proximité et d'une macrofaune benthique d'un étang saumâtre méditerranéen (étang du Prévost, France) et à la microflore de Montréal (Quebec). Thèse Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier : 1-280.
- Flassch JP, Girin M 1971. I. Les peuplements sessiles de substrats durs artificiels dans la région de Banyuls sur mer, 77 p. II - Les Annélides Polychètes, 146 p. III. Les kamptozoaires-bryozoaires, 44 p. Thèse 3^e cycle, Univ. Paris.
- Gayral P 1966. Les algues des côtes françaises (Manche et Atlantique). Notions fondamentales sur l'écologie, la biologie et la systématique des algues marines. Doin, Paris : 1-632.
- Germal M 1994. Analyse spatio-temporelle des peuplements phytobenthiques de substrat meuble de l'étang de Thau (Hérault, France). Thèse Doct., Univ. Aix-Marseille II, 241 p.
- Germal M, Verlaque M 1995. Macrophytobenthos de substrat meuble de l'étang de Thau (France, Méditerranée) et facteurs environnementaux associés. *Oceanologica Acta* 18 (5) : 557-571.
- Grenz C 1989. Quantification et destinée de la biodéposition en zones de production conchylicole intensive en méditerranée. Thèse Océanol., Univ. Aix-Marseille II : 6 p. n. num. + 145 p. + annexes.
- Guelorget O, Michel P, Riouall R 1977. Colonisation de surfaces vierges dans une lagune saumâtre méditerranéenne, l'étang du Prévost (Hérault). *Naturalia monspeliensa* sér. Bot. 27 : 117-149.
- Guelorget O, Perthuisot JP 1983. Le domaine paralique. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. *Trav. Lab. Géol. de l'ENS*. Presses de l'ENS, Paris 16 : 136 p.
- Guelorget O, Perthuisot JP 1992. Paralic ecosystems. Biological organization and functioning. *Vie Milieu* 42 (2) : 215-251.
- Jaccard P 1900. Contribution au problème de l'immigration post-glaciaire de la flore alpine. *Bull. Soc. vaudoise Sci. Nat.* 36 : 87-130.
- Jaccard P 1908. Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bull. Soc. vaudoise Sci. Nat.* 44 : 223-270.
- Lamy N 1992. Contribution à l'étude des peuplements benthiques au niveau d'une table conchylicole. DEA Evolution et Ecologie, Univ. Sci. Techn. Languedoc, Montpellier II, Fr.
- Lamy N 1996. Organisation, structure et dynamique des peuplements macrobenthiques d'une table conchylicole de l'étang de Thau (Hérault, France). Thèse Doct., Univ. Montpellier II, 298 p. + annexes.
- Lance W, William WT 1967. A general theory of classificatory sorting strategies. I : Hierarchical system. *Computer J.* 9 : 373-380.
- Lawlor, LR 1980. Overlap, similarity and competition coefficients. *Ecology* 61 : 245-251.
- Legendre L, Legendre P 1984. Ecologie numérique. 2^e édition. Coll. d'Ecologie, 13, Masson, Paris et Presses Univ. Laval, Quebec, VIII + 335 p.
- Lüning K 1990. Seaweeds. Their environment, biogeography and ecophysiology, Wiley & Son publ., New York : i-xii, 1-527.
- Mazouni N 1995. Influence des élevages ostréicoles sur le fonctionnement d'un écosystème lagunaire méditerranéen. Etude in situ de l'influence des filtreurs (coquillages et épibiontes) sur les flux de matières particulaire et dissoute. Thèse Doct., Univ. Aix-Marseille II, 168 p. + annexes.
- Medelgi A 1988. Influence de la densité d'élevage sur la croissance de l'huître creuse *Crassostrea gigas* (Thunberg) dans l'étang de Thau. Mém. I.N.A.T., section Halieutique, Univ. Tunis, 138 p.
- Motyca J 1947. O zadaniach i metodach badan geobotanicznych. Sur les buts et les méthodes des recherches géobotaniques. Ann. Univ. Marie Curie. Sklodowska Sect. C, suppl. I, viii + 168 p.
- Oshurkov VV 1992. Succession and climax in some fouling communities. *Biofouling* 6 : 1-12.
- Oshurkov VV, Ivanjushina EA 1994. Structure and distribution of some fouling communities of Bering Island (Commander islands). *Biofouling* 8 : 35-45.
- Perera M, Ballesteros M, Turon X 1990. Estudio de los organismos epibiontes en un cultivo de bivalvos marinos del delta del Ebro. *Cah. Biol. Mar.* 31 : 385-399.
- Roux M, Reyssac J 1975. Essai d'application au phytoplancton marin de méthodes statistiques utilisées en phytosociologie terrestre. *Ann. Inst. océanogr.* 51 : 89-97.
- Rueness SJ 1989. *Sargassum muticum* and other introduced Japanese macroalgae : biological pollution of European coasts. *Mar. Pollut. Bull.*, 20, 173-176.

- Santelices B, Martinez E 1988. Effects of filter-feeders and grazers on algal settlement and growth in mussel beds. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 118 : 281-306.
- Seed R, Boaden PJS 1977. Epifaunal ecology of intertidal algae. *In* : Biology of benthic organisms. Keegan B.F., Ceidigh P.O., Boaden J.P.S., Eds. Pergamon Press, Oxford : 541-548.
- Terry LA, Picken GB 1985. Algal fouling in the North Sea. *J. Phycol.* 21 suppl. : 14.
- Verlaque M 1994. Inventaire des plantes introduites en Méditerranée : origines et répercussions sur l'environnement et les activités humaines. *Oceanologica Acta* 17 (1) : 1-23.

Reçu le 9 juillet 1997; Received July 9, 1997
Accepté le 30 janvier 1998; Accepted January 30, 1998

IMPACT DE LA POLLUTION PÉTROLIÈRE SUR LES DENSITÉS DE LA MÉIOFAUNE DU LITTORAL DE BIZERTE (TUNISIE)

*Impact of oil pollution on the meiobenthic densities of the littoral
of Bizerta (Tunisia)*

H. BEYREM, P. AISSA

Laboratoire d'Ecobiologie animale, Faculté des Sciences de Bizerte, Zarzouna 7021 Bizerte, Tunisie

HYDROCARBURES
POLLUTION
MÉIOBENTHOS
NÉMATOFAUNE

RÉSUMÉ. – Les eaux rejetées en permanence par la raffinerie de Bizerte sont à l'origine d'une pollution pétrolière qui affecte les densités de la méiofaune du littoral. Des stations plus éloignées des sources polluantes servent de référence, les effectifs (387 à 1336 ind. 10 cm⁻²) chutent au niveau des stations polluées (17 à 203 ind. 10 cm⁻²). D'après la comparaison des effectifs moyens de Nématodes relevés dans le secteur étudié et divers calculs de corrélations, il s'avère que la nématofaune est plus résistante que les autres groupes méiofauniques mais qu'elle est néanmoins quantitativement touchée.

HYDROCARBON
POLLUTION
MEIOBENTHOS
NEMATOFUNA

ABSTRACT. – The permanent oil discharges from the refinery of Bizerta influence differently the meiobenthic densities of the littoral. Stations located far from the pollutant sources are used as reference zones. The densities which, in such zones, vary from 387 to 1336 ind. 10 cm⁻² decrease at polluted stations (17 to 203 ind. 10 cm⁻²). From the comparison of the mean numbers of nematodes obtained in the studied sector and several correlation calculations, it appears that the nematofauna is more resistant than the other meiofaunic groups, but is nevertheless quantitatively affected by a chronic oil pollution.

INTRODUCTION

Le développement des industries pétrolières et l'intensification du trafic des pétroliers à travers les mers et les océans ont été à l'origine, ces dernières années, de plusieurs accidents dont des marées noires plus ou moins catastrophiques. Plusieurs travaux ont été consacrés à l'effet de cette pollution accidentelle sur la méiofaune. Cependant la réponse de cette faunule semble très variable, dépendant tout à la fois des caractéristiques du milieu, de la concentration et de la nature exacte du polluant. C'est ainsi que de nombreux auteurs constatent une relative résistance de la nématofaune aux hydrocarbures ainsi qu'une recolonisation rapide du sédiment, après une pollution massive, par certaines espèces (Boucher 1979, 1980 et 1985, Bodin et Boucher 1979, Mornant *et al.* 1981, Elmgren *et al.* 1983). Par contre, Wormald (1976) observe à la suite d'une mini-marée noire, survenue à Hong Kong, une chute dramatique de la densité des Nématodes, ces derniers ne réapparaissant qu'un mois après la

contamination. La sensibilité des Copépodes à la pollution pétrolière semble plus nette; c'est ainsi que Wormald (1976) et Boucher (1980) notent leur haute mortalité initiale bien que Feder *et al.* (1976) signalent une prolifération de certaines espèces.

Il est à remarquer que les observations effectuées à la suite des naufrages des pétroliers restent généralement fragmentaires car ces pollutions accidentelles se produisent à l'improviste dans des endroits souvent difficilement accessibles. Rares sont les travaux qui s'intéressent à l'impact d'une pollution permanente, due aux rejets d'une raffinerie par exemple.

Au niveau du site choisi pour cette étude (Fig. 1), la raffinerie de Bizerte déverse en permanence dans la mer des eaux qui sont formées en grande partie d'eaux de mer pompées pour les travaux de lavage et le refroidissement des installations de raffinage et en plus petite quantité d'eaux douces résiduelles. Ces eaux sont donc susceptibles de constituer une source permanente de perturbations pour le milieu environnant.

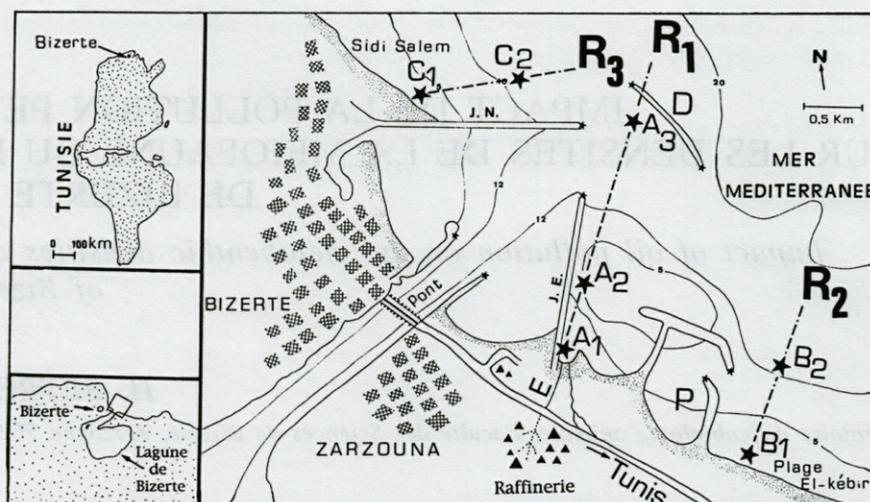


Fig. 1. – Localisation et bathymétrie des stations prospectées : A1, A2, A3, B1, B2, C1, C2. ▲ : Réservoirs d'hydrocarbures ; E : Emissaire en provenance de la raffinerie ; ★ : Phare ; J.N. : Jetée Nord ; J.E. : Jetée Est ; D : Digue anti-houle ; R1, R2, R3 : Radiale ; P : Port de pêche.

Localization and depth of the prospected stations : (A1, A2, A3, B1, B2, C1, C2. ▲ : Tank of hydrocarbons ; E : Refinery's emissary ★ : Beacon ; J.N. : North pier ; J.E. : East pier ; D : anti-swell Dike ; R1, R2, R3 : Radial ; P : Fishing harbour.

Des prélèvements d'eau et de sédiments sont effectués le long de trois radiales côte-large dans le but de déterminer la nature exacte du polluant (organique et/ou thermique) et de circonscrire l'ampleur du phénomène (Fig. 1). Trois stations (A1, A2, A3) sont situées le long d'une première radiale rejet-large afin de mettre en évidence un éventuel gradient de pollution décroissant vers le large et lié à ces déversements. Deux autres radiales, plus éloignées de la zone de rejet, sont destinées à vérifier l'état de salubrité du reste du littoral. Deux stations (B1, B2) se trouvent sur la radiale R2 parallèle à la digue Est et deux autres (C1, C2) sur la radiale R3 parallèle à la jetée Nord. Il est à noter que la campagne de prospection a coïncidé avec une mini-marée noire, survenue dans le secteur le 15 juillet 1992 et consécutive à une décharge illégale d'hydrocarbures par un pétrolier, au voisinage immédiat des côtes de Bizerte.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Mesure des paramètres abiotiques. La technique utilisée pour doser les hydrocarbures dans l'eau et les sédiments est similaire à celle adoptée par Faraco *et al.* (1982) pour les eaux superficielles de la mer d'Alboran et du littoral algérien et à celle utilisée par Soussi (1981) pour les sédiments de la lagune de Bizerte. Les dosages sont uniquement réalisés à partir des 10 premiers cm du sédiment. Les hydrocarbures sont transférés dans le tétrachlorure de carbone et mesurés par spectrophotométrie à infra-rouge. Le spectre obtenu

présente 3 bandes d'absorption caractéristiques entre 2,5 et 3,5 μm correspondant aux composés aliphatiques à chaînes ramifiées et aux composés à chaînes linéaires.

La température, la salinité et la teneur en oxygène dissous dans l'eau sont mesurées *in situ*. L'épaisseur de la couche oxydée est évaluée par le changement de couleur du sédiment, la couche superficielle oxydée apparaissant plus claire que la couche réduite. Les caractéristiques granulométriques et notamment la médiane sont déterminées après tamisage d'une fraction de sédiment à travers une colonne de 12 tamis de mailles comprises entre 0,05 et 3,15 mm.

Techniques d'étude de la méiofaune. Pour chaque station, 2 échantillons de sédiment destinés à l'étude de la méiofaune sont prélevés manuellement pour les stations peu profondes ou par plongée autonome pour les autres, à l'aide de carottiers en plexiglass de 10 cm^2 de section (Gray 1971, Vitiello et Dinét 1979).

Les 18 premiers cm de sédiment sont conservés dans du formol à 5 % neutralisé à l'hexaméthylène tétramine. La méiofaune, colorée au rose bengale et extraite par la méthode de lévigation-tamisage (Vitiello et Dinét 1979), est retenue sur 3 tamis de mailles décroissantes égales à 160, 100 et 40 μm . L'utilisation d'un tamis de 40 μm de maille, qui permet d'éliminer les particules fines (De Bovée et Soyer 1974, Vitiello et Dinét 1979), occasionne une perte minimale des organismes ne dépassant pas 1 % de l'ensemble (Vitiello 1968). Le refus de chaque tamis est ensuite versé dans une cuve de Dollfus qui permet de compter aisément la méiofaune présente.

Cependant, la technique classique de lévigation-tamisage est parfois peu efficace pour extraire la totalité de la méiofaune d'un sédiment très riche en particules fines (fibres végétales, débris divers) comme celui des stations A1 et A3. L'application d'une autre technique basée sur une séquence de centrifugations dans des

Tabl. I. – Caractéristiques abiotiques des stations prospectées et des eaux rejetées par la raffinerie de Bizerte. *Abiotic characteristics of the prospected stations and the discharges from the refinery of Bizerta.*

Paramètres	Stations prospectées							
	Rejets	A1	A2	A3	B1	B2	C1	C2
Température (°C)	35	34	24,5	23,5	25	23	24,5	23,5
Teneur en oxygène dissous (mg/l)	4,2	4,3	6,2	6,5	6,1	6	6,2	6,2
Salinité (‰)	36,6	37,3	37,1	37,1	37,2	37,4	38	37,2
Teneur en hydrocarbures dans l'eau (mg/l)	21-142	14,4	3,04	5,41	3,06	1,12	2,81	2,48
Teneur en hydrocarbures sédimentaires (mg/l Sed. Sec)	-	4	0,07	0,94	0,15	0,04	0,05	0,09
Épaisseur de la couche oxydée du sédiment (cm)	-	1,5	6	2,5	15	10	14	6
Médiane (mm)	-	0,19	0,16	0,16	0,22	0,18	0,20	0,15
Profondeur (m)	-	0,2	4	12	0,5	10	0,5	13

solutions de densités croissantes (Heip 1974) s'avère nécessaire pour l'extraction des individus de la méiofaune avec un rendement de 99,44 % (Keller 1985).

Méthodes statistiques utilisées. En raison de la répartition contagieuse de la méiofaune (Vitiello 1968 ; Dinet 1979), l'analyse statistique est réalisée sur les données qui ont subi une transformation de type $y = \text{Log } x$ (Elliott 1977).

Le test de Student qui peut être appliqué après avoir vérifié l'homogénéité des variances par le test F (Schwartz 1983) permet de comparer les effectifs moyens de Nématodes des stations prises deux à deux.

Le test d'indépendance entre deux paramètres quantitatifs X et Y est basé sur le coefficient de corrélation r qui permet de révéler d'éventuelles relations entre certains facteurs du milieu.

RÉSULTATS

Caractéristiques abiotiques (Tabl. I)

Les eaux rejetées par la raffinerie de Bizerte se singularisent par leur température élevée, leur pauvreté en oxygène dissous, leur plus faible salinité et surtout par des teneurs en hydrocarbures très fluctuantes mais toujours conséquentes. Ces eaux sont donc susceptibles de constituer une source de pollution permanente pour le milieu environnant, les eaux polluées se caractérisant par leur pauvreté en oxygène dissous (Ramade 1982).

L'effet thermique des eaux de refroidissement se fait nettement sentir au niveau de la station A1, la plus proche de l'émissaire, mais s'estompe rapidement vers le large.

Par ailleurs, aucune station ne montre une teneur anormale en oxygène dissous à l'exception de la station A1 directement influencée par les rejets en provenance de la raffinerie.

La salinité des eaux à la sortie de l'émissaire dépend de leur charge journalière en eaux douces résiduelles mais celle-ci ne semble abaisser, au moment des prélèvements, que très légèrement l'halinité des eaux marines. Le paramètre halin ne peut donc être considéré comme une source permanente de perturbation pour le milieu.

Par contre, les teneurs des eaux en hydrocarbures paraissent fluctuantes et excessives dans tout le secteur de prospection en comparaison de la moyenne de $11,3 \mu\text{g. l}^{-1}$ relevée dans les eaux du littoral algérien (Faraco *et al.* 1982). Ces concentrations semblent plus ou moins liées à l'accident pétrolier du 15 juillet 1992.

Les teneurs sédimentaires en hydrocarbures sont elles aussi très variables dans l'espace. La station A1, directement soumise à l'action des eaux déversées par la raffinerie, montre la plus forte concentration en hydrocarbures (4 mg. g^{-1} séd. sec). Cependant, la teneur anormalement élevée enregistrée dans les sédiments de la station A3, située à plus d'un mille marin de l'émissaire, empêche d'observer un gradient décroissant de pollution vers le large et révèle l'existence d'une seconde source de pollution. Celle-ci est représentée par des apports accidentels et plus épisodiques en hydrocarbures, lesquels surviennent à hauteur de la digue Est, servant à l'accostage des pétroliers, lors des opérations de délestage (Fig. 1). Le long des deux autres radiales, les sédiments montrent des teneurs en hydrocarbures souvent plus faibles mais non négligeables en relation avec l'état de contamination des eaux et la mini-marée noire observée dans le secteur.

Le sédiment est nettement réduit le long de la première radiale, la plus agressée par la pollution pétrolière. L'épaisseur de la couche oxydée n'y dépasse 5 cm qu'au niveau de la station A2, plus faiblement soumise à l'action des 2 sources polluantes. Dans les sédiments moins réduits des 2 autres radiales, la couche oxydée, nettement plus épaisse, atteint une hauteur maximale de 15 cm au niveau de la station côtière B1.

La granulométrie varie très peu à l'échelle spatiale; les sédiments, nettement sableux et non envasés, apparaissent les plus fins au niveau de la station C2 et un peu plus grossiers au niveau des stations littorales B1 et C1.

Caractéristiques biotiques

Densités globales (Fig. 2)

La comparaison des effectifs moyens de la méiofaune permet de mettre en évidence une nette variation spatiale des densités. Ainsi, la station A1, qui subit en permanence l'influence des hydrocarbures rejetés par la raffinerie avec les eaux de refroidissement et de lavage (Tabl. I), apparaît

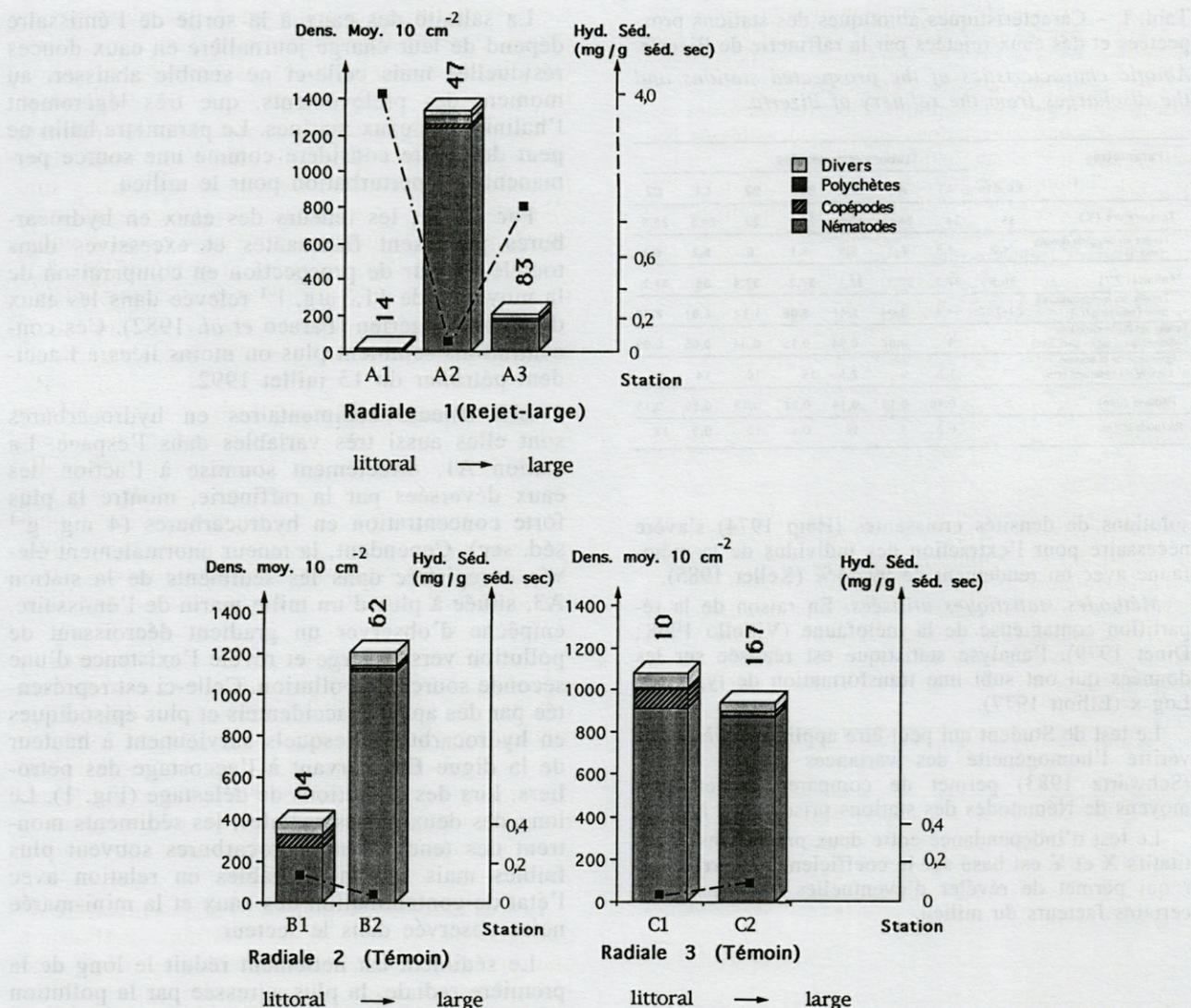


Fig. 2. - Variation spatiale des densités moyennes (ind. 10 cm⁻²) des différents groupes méiofauniques et des teneurs sédimentaires (mg. g⁻¹ séd. sec) en hydrocarbures (—). Les valeurs indiquées à la verticale correspondent au rapport Nématodes/Copépodes.

Spatial variation of mean densities of different meiobenthic groups and sediment hydrocarbon content (—). Dashed line corresponds to nematode/copepod ratios (N/C).

la plus pauvre en méiofaune (17 ind.10 cm⁻²). Les effectifs plus élevés, relevés aux niveaux des 2 autres stations littorales (B1 et C1), et respectivement égaux à 387 ind.10 cm⁻² et 1078 ind.10 cm⁻² confirment que l'ensemble de la méiofaune collectée à la station A1 est sérieusement affecté par la pollution.

Les stations du large (A3, B2 et C2), de profondeur comparable (Tabl. I), semblent plus riches en méiofaune que les stations côtières. Seule la station A3, lourdement chargée en hydrocarbures provenant des pétroliers et des eaux de lavage rejetées par la raffinerie, montre une certaine pauvreté en méiofaune (203 ind.10 cm⁻²). Les densités apparaissent au contraire plus importantes à la station C2 (905 ind.10 cm⁻²) et à la

station B2 (1205 ind.10 cm⁻²). Sur la radiale rejet-large, la plus affectée par la pollution, la station intermédiaire A2, soumise à une seule source de pollution (les eaux rejetées par la raffinerie), semble moins touchée; son relatif éloignement de l'émissaire explique que la densité y atteigne 1336 ind.10 cm⁻². Ainsi, l'effet de la première source de pollution semble s'estomper rapidement vers le large.

Abondance des groupes méiofauniques (Fig. 2)

Le nombre de taxons représentés est assez faible (Nématodes, Copépodes Harpacticoïdes et Polychètes). Les larves nauplii et les formes indéterminées qui sont regroupées dans la rubri-

Tabl. II. - En haut, comparaison des moyennes de Nématodes par le test t de Student. NS : différence non significative à $p < 5\%$; * : différence significative à $p < 5\%$; ** : différence très significative à $p < 1\%$, - : le test t ne peut être appliqué (hétérogénéité des variances). En bas, corrélations entre les densités de Nématodes et les caractéristiques abiotiques du milieu. NS : corrélation non significative; * : corrélation significative à $p < 5\%$; ** : corrélation très significative à $p < 1\%$; T° : Température de l'eau; Oxy : Teneur en oxygène dans l'eau de mer; Hyd. S : Teneur en hydrocarbures dans le sédiment; Epai. C. Oxy : Epaisseur de la couche oxydée du sédiment; Md : Médiane; Prof : Profondeur de l'eau; Hyd. E : teneur en hydrocarbures dans l'eau de mer; Sal : Salinité de l'eau.

Above, comparison of nematode mean densities by Student's test. NS : non significant difference at $p < 5\%$; * : significant difference at $p < 5\%$; ** : very significant difference at $p < 1\%$; - : the test can't be applied (heterogeneity of variances). Below, Correlations between nematode densities and abiotic characteristics of the milieu. NS : non significant correlation; * : significant correlation at $p < 5\%$; ** : very significant correlation at $p < 1\%$; T° : Water temperature; Oxy : Water oxygen content; Sal : Water salinity; Hyd. E : Water hydrocarbon content; Hyd. S : Sediment hydrocarbon content; Epai. C. Oxy : Thickness of oxidized sediment; Md : Median; Prof : Water depth.

F	A1	A2	A3	B1	B2	C1	C2
t							
A1		NS 69,81	* 680,9	* 953,4	NS 52,95	* 183,4	NS 12,8
A2	* 9,48		NS 9,75	NS 13,65	NS 1,32	NS 26,27	NS 5,45
A3	-	** 34,09		NS 1,40	NS 12,86	NS 3,71	NS 53,19
B1	-	** 26,57	** 19,72		NS 18,0	NS 5,19	NS 74,47
B2	* 9,23	NS 1,27	** 28,47	** 21,69		NS 3,46	NS 4,13
C1	-	* 4,70	** 43,56	** 32,68	NS 2,74		NS 14,33
C2	* 8,39	NS 2,75	** 12,22	* 8,74	NS 1,94	NS 0,61	

Paramètres du milieu	T°	Oxy.	Sal	Hyd. E.	Hyd. S.	Epai. C. Oxy	Md	Prof.
	(°c)	(mg/l)	(°/°)	(mg/l)	(mg/g de sed. sec)	(cm)	(mm)	(m)
Coefficient r avec les densités nématologiques	-0,89	0,82	0,19	-0,90	-0,96	0,75	-0,34	0,63
	**	**	NS	**	**	*	NS	NS

que divers ne constituent qu'environ 6 % de l'ensemble.

Les Nématodes prédominants dans les sables fins à moyens (Aissa 1991) constituent ici 89 % de l'ensemble des effectifs contre 4 % pour les Copépodes et 1,8 % seulement pour les Polychètes.

La bathymétrie semble influencer les effectifs des divers groupes méiofauniques. C'est ainsi qu'au niveau des radiales, plus éloignées de l'émissaire, les Polychètes sont toujours plus abondantes au niveau des stations profondes (B2 et C2) alors que les Copépodes sont plus nombreux au niveau des stations côtières (B1 et C1).

Cette répartition spatiale n'est pas observée au niveau de la radiale R1 (rejet-large), les densités étant directement touchées par les apports pétroliers.

Les Polychètes sont absentes dans le sédiment de la station A1 alors qu'elles sont rares dans les autres stations côtières (B1 et C1). Elles sont plus abondantes au niveau des stations du large, notamment les moins polluées, ce qui semble confirmer que leurs densités sont contrôlées à la fois par le degré de pollution et la bathymétrie.

Les densités nématologiques ne suivent pas, à l'échelle spatiale, un gradient bien déterminé. C'est ainsi qu'au niveau de la radiale témoin R3, la station côtière C1 apparaît plus riche en Nématodes que la station du large C2 alors qu'au niveau de la radiale témoin R2, la station profonde B2 est plus peuplée que la station littorale B1. Ces résultats qui coïncident avec ceux obtenus pour les dosages des hydrocarbures semblent indiquer que les Nématodes sont de bons indicateurs biologiques du niveau de pollution pétrolière (Fig. 2).

Les Nématodes, en raison de leur importance numérique dans les sédiments marins et de leur rôle capital dans l'écosystème benthique (Heip 1983, Heip *et al.* 1985, Aissa 1992), ont fait l'objet d'une étude plus détaillée. La comparaison des effectifs transformés de Nématodes, par le test t de Student, entre stations considérées deux à deux permet de vérifier statistiquement l'impact de la pollution pétrolière (Tabl. II).

Les densités de Nématodes paraissent suivre un gradient bathymétrique, les stations de bordure étant généralement plus pauvres du moins dans les limites de cette étude. Cependant, ce gradient est souvent perturbé par un autre, celui de pollution pétrolière notamment au niveau de la radiale rejet-large. C'est ainsi que la station A3, très polluée, est nettement moins peuplée que la station A2 moins profonde.

Les valeurs du rapport d'abondance Nématodes/Copépodes montrent dans cette étude que ce sont toujours les Nématodes qui dominant en nombre, les Copépodes étant toujours moins abondants au niveau des stations du large. Le ratio Nématodes/Copépodes ne permet donc pas de mettre en évidence un gradient de pollution (Fig. 2).

Relations entre les densités de Nématodes et les caractéristiques abiotiques du milieu (Tabl. III)

Les teneurs en hydrocarbures semblent constituer un des paramètres les plus déterminants pour les données faunistiques. C'est ainsi que les densités moyennes de Nématodes sont corrélées négativement et très significativement aux teneurs en hydrocarbures de l'eau de mer et du sédiment

ce qui confirme l'influence de la pollution pétrolière sur la nématofaune (Fig. 2).

Les sédiments des stations prospectées présentant sensiblement le même faciès, la médiane n'apparaît pas significativement corrélée, comme dans plusieurs travaux, aux densités de Nématodes (Platonova et Gal' Tsova 1976, Amjad et Gray 1983, Aissa 1991).

La teneur de l'eau en oxygène dissous, qui intervient dans la pénétration verticale des organismes susceptibles de se concentrer dans les horizons superficiels du sédiment en cas de forte réduction des couches profondes, apparaît aussi très significativement corrélée aux densités nématologiques, lesquelles sont alors corrélées positivement à l'épaisseur de la couche oxydée du sédiment.

La température de l'eau apparaît ici très significativement corrélée aux densités de Nématodes, les rejets d'eaux plus ou moins chaudes pouvant agir, à proximité de l'émissaire, sur le déplacement, le métabolisme, la croissance et la reproduction des Nématodes (Platt et Warwick 1983).

La salinité des eaux rejetées, très fluctuante suivant l'activité de la raffinerie, ne semble pas agir sur les densités de Nématodes, ces organismes étant souvent euryhalins (Platonova et Gal' Tsova 1976).

Dans le site étudié, manifestement chargé en hydrocarbures, les densités de Nématodes ne sont pas statistiquement corrélées à la profondeur, paramètre qui peut provoquer dans certains milieux non perturbés une décroissance significative des effectifs de Nématodes (Heip *et al.* 1985, Aissa 1991), le gradient bathymétrique étant perturbé par la pollution pétrolière notamment le long de la radiale rejet-large.

DISCUSSION

Les eaux de refroidissement et de lavage, déversées en mer par la raffinerie de Bizerte, constituent une source permanente de perturbations (thermique, chimique et organique) pour le milieu environnant. Leur température élevée, leur concentration plus faible en oxygène dissous et surtout leur forte teneur en hydrocarbures témoignent d'une importante charge polluante dont l'effet se fait ressentir dans tout le secteur prospecté en ce qui concerne les hydrocarbures en particulier.

La mesure de plusieurs paramètres abiotiques permet de constater que le site choisi présente la particularité d'être soumis à des apports d'hydrocarbures permanents mais quantitativement irréguliers par l'intermédiaire des eaux de lavage et de refroidissement rejetées par la raffinerie et en

même temps à des apports accidentels, plus épisodiques, survenant lors des opérations de délestage ou de déversements illégaux comme celui du 15 juillet 1992.

Les stations prospectées sont, selon leur position, plus ou moins touchées par ces deux sources distinctes de pollution. C'est ainsi qu'au niveau de la station A1, toute proche de l'émissaire, les eaux déversées par la raffinerie sont à l'origine d'une perturbation thermique, haline et chimique du milieu. Cependant, l'existence de la seconde source de perturbation au voisinage de la station A3 ne permet pas de visualiser un gradient de pollution décroissant vers le large.

Les fonds des stations A1 et A3 de la première radiale s'individualisent nettement par leur richesse en hydrocarbures et par la plus faible épaisseur de leur couche oxydée. Les sédiments des autres stations montrent aussi un certain enrichissement en hydrocarbures; ce qui prouve que le phénomène de pollution n'est pas, en raison de l'action dispersante des courants marins, limitée au secteur proche des rejets de la raffinerie.

Les concentrations en hydrocarbures des sédiments sont élevées et dépassent largement, à la station A1 la plus proche de l'émissaire, la teneur maximale de 1,49 mg. g⁻¹ de séd. sec relevée dans le secteur pollué de Fos/mer (Mille *et al.* 1982).

Les Copépodes semblent être les méiobenthons les plus touchés par la pollution sévissant dans le secteur; la comparaison de leurs effectifs relevés aux stations côtières (A1, B1 et C1), respectivement égaux à 1,64 et 92 ind.10 cm⁻², confirme qu'ils sont sérieusement affectés par les rejets d'eaux en provenance de la raffinerie et par l'état de réduction du sédiment à ce niveau. Ainsi, leurs densités sont, tous prélèvements confondus, positivement et très significativement corrélées à l'épaisseur de la couche oxydée du sédiment ($r = 0,94$). La plus grande sensibilité des Copépodes peut être attribuée à leur morphologie; les hydrocarbures liquides qui se fixent facilement sur la grande surface cuticulaire offerte par les appendices réduisent les échanges respiratoires et gênent les mouvements des pattes thoraciques et des pièces buccales (Mornant *et al.* 1981).

Bien qu'il soit difficile de comparer nos résultats aux données de la littérature en raison de la diversité des méthodes utilisées et des milieux prospectés, nous pouvons affirmer que les densités de Nématodes relevées dans le secteur de Bizerte sont faibles et seulement comparables aux effectifs observés dans des milieux perturbés (zone polluée de la lagune de Tunis: Vitiello et Aissa 1985; secteur proche de l'égout de Marseille, Keller 1985).

La confrontation des densités de Nématodes observées aux stations les plus polluées (A1 et A3) et aux stations les moins touchées par la

pollution étaye l'hypothèse d'une diminution des effectifs de Nématodes sous l'action de la pollution pétrolière, laquelle est confirmée par la corrélation négative et très significative ($r = -0,958$) observée entre les densités et les teneurs sédimentaires en hydrocarbures. Ainsi, les densités de Nématodes semblent contrôlées par la concentration du sédiment en hydrocarbures et donc par son degré de réduction, un sédiment apparaissant d'autant plus réduit qu'il est riche en hydrocarbures ($r = -0,880$). Il n'est donc pas étonnant que la densité des Nématodes soit positivement corrélée à l'épaisseur de la couche oxydée, strate qui héberge toujours la plus grande partie du peuplement ($r = 0,753$).

L'utilisation du rapport d'abondance Nématodes/Copépodes comme indicateur de pollution organique a été largement discutée. Ainsi, Rafaelli et Masson (1981), Amjad et Gray (1983), Shiells et Anderson (1985) notent que ce rapport est d'autant plus élevé que la pollution organique est plus intense. Par contre Marcotte et Coull (1974), Vidakovic (1983) et Keller (1985) soulignent que ce ratio est plus faible dans les stations polluées. Lamshead (1984) conclut que ce rapport doit être abandonné comme indice pratique d'évaluation de pollution car les peuplements de Nématodes et de Copépodes sont indépendamment et différemment touchés par les paramètres biotiques et abiotiques du milieu. Selon Coull *et al.* (1981), la réponse des populations méiofauniques aux facteurs de l'environnement est beaucoup trop complexe pour être représentée par un simple rapport. Si l'utilisation de ce rapport en cas de pollution par des rejets domestiques est actuellement très discutable, son application à la pollution pétrolière apparaît, d'après nos résultats, encore moins évidente.

CONCLUSION

Le secteur étudié présente la particularité d'être soumis à la fois à une pollution pétrolière permanente, causée par l'émissaire en provenance de la raffinerie de Bizerte, et à une pollution accidentelle plus épisodique, occasionnée par des opérations de délestage ou des déversements illégaux d'hydrocarbures.

Les Nématodes libres, dont la dominance est toujours supérieure à 80 % même dans les stations les plus polluées (A1 et A3), semblent à première vue plus résistants aux hydrocarbures que les autres taxons méiofauniques. Cependant, la comparaison des effectifs de Nématodes par le test *t* de Student permet de noter une variation spatiale de leurs densités en fonction du degré de pollution. Il est à noter que ces données quantitatives ne

suffisent pas à déterminer le réel degré de sensibilité des Nématodes à la pollution pétrolière car certaines espèces sont capables d'exploiter des situations extrêmes et de remplacer celles peuplant des milieux non perturbés (Wormald 1976, Vitiello et Aissa 1985). Bien qu'il ne soit pas aisé de dissocier dans le secteur voisin de l'émissaire, milieu soumis à diverses perturbations (thermique, chimique, organique...), la part respective de chaque agent polluant, les calculs de corrélations, qui révèlent la dépendance des densités nématologiques vis-à-vis de plusieurs caractéristiques écologiques du milieu, confirment que les teneurs des eaux et des sédiments en hydrocarbures, très significativement corrélées aux densités de Nématodes, sont les plus déterminantes dans la distribution des données quantitatives.

BIBLIOGRAPHIE

- Aissa P 1991. Ecologie des nématodes libres de la lagune de Bizerte - Dynamique et biocoenotique. Thèse doct. Etat, Fac. Sci. Tunis, 370 p.
- Aissa P 1992. Importance des nématodes libres dans le milieu aquatique. *Rev. Fac. Sci. Tunis.* 5(D) : 115-128.
- Amjad SH, Gray J 1983. Use of the nematode-copepod ratio as an index of organic pollution. *Mar. Pollut. Bull.* 14 (5) : 178-181.
- Bodin PH, Boucher D 1979. Evolution temporelle du méiobenthos et du microphytobenthos sur quelques plages touchées par la marée noire de l'amoco-Cadiz. Actes Coll. intern., Cent. Oc. Bretagne, Brest (France). In Amoco cadiz. Conséquence d'une pollution accidentelle par hydrocarbures, CNEXO, Paris, 1981 : 327-345.
- Boucher G 1979. Effet à long terme des hydrocarbures de l'Amoco-Cadiz sur la structure des communautés de nématodes libres des sables fins sublittoraux. Actes du coll. intern., Cent. oc. Bretagne, Brest (France). In Amoco cadiz. Conséquence d'une pollution accidentelle par hydrocarbures, CNEXO, Paris, 1981 : 539-549.
- Boucher G 1980. Impact of Amoco-Cadiz oil spill on intertidal and sublittoral meiofauna. *Mar. Poll. Bull.* 11 (4) : 95-101.
- Boucher G 1985. Long term monitoring of meiofauna densities after the Amoco Cadiz oil spill. *Mar. Pollut. Bull.* 16 (8) : 328-334.
- Bovée de F, Soyer J 1974. Cycle annuel quantitatif du méiobenthos des vases terrigènes côtières. Distribution verticale. *Vie Milieu* 24 (1B) : 147-157.
- Coull BC, Hicks GRF, Wells JBF 1981. Nematode-copepod ratios for monitoring pollution : a rebuttal. *Mar. Poll. Bull.* 12 : 378-381.
- Dinet A 1979. A quantitative survey of meiobenthos in the deep Norwegian sea. *Ambio, Spec. Rep.* 6 : 75-77.
- Elliott JM 1977. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Freshwater biological association, scientific publi.* 25 : 160 p.

- Elmgren R, Hansson S, Larsson U, Sundelin B, Boehm PD 1983. The «Tsesis» oil spill: Acute and long-term impact on the benthos. *Mar. Biol.* 73 : 51-65.
- Faraco F, Guerrero A, Jornet A 1982. Pollution par les hydrocarbures des eaux superficielles de la mer d'Alboran et du littoral Algérien. 4^e journées d'études sur la pollut. mar. en Médit. Cannes. C.I.E.S.M./C.O.I./P.N.U.E.
- Feder HM, Cheek LM, Planagan P, Jewitt SC, Johnston MH, Naidu AS, Norrell SA, Paul AJ, Scarborough A, Shaw D 1976. The sediment environment of port Valdez, Alaska: the effect of oil on this ecosystem. *Ecological Res. Ser. EPA-600/* (3) (76-86) : 332 p.
- Gray JS 1971. Samples size and sampling frequency in relation to the quantitative sampling of sans meiofauna. In Hulings Ed. *Smithson. Contr. Zool.* 76 : 191-197.
- Heip C 1974. A rapid method to evaluate nematode density. *Nematologica* 20 : 266-268.
- Heip C 1983. Le méiobenthos dans la chaîne alimentaire marine. *AS/Sci./Océan* (35) 29.
- Heip C, Vincx M, Vranken G 1985. The Ecology of marine nematodes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 23 : 399-489.
- Keller M 1985. Distribution quantitative de la méiofaune dans l'aire d'épandage de l'égout de Marseille. *Mar. Biol.* 89 : 293-302.
- Lambshhead PJD 1984. The nematode/copepod ratio, some anomalous results from the Firth of Clyde. *Mar. Poll. Bull.* 15 (7) : 256-259.
- Marcotte BM, Coull BC 1974. Pollution, diversity and meiobenthic communities in the north Adriatic (Bay of Piran, Yugoslavia). *Vie Milieu* 24 (2B) : 281-300.
- Mille G, Chen YY, Dou H 1982. Hydrocarbures présents dans des sédiments superficiels Méditerranéens (zone côtière Fos/mer - Monaco). 4^e Journées d'études sur la pollut. mar. en Médit. (Cannes). C.I.E.S.M./C.O.I./P.N.U.E.
- Mornant RJ, Goubault N, De Panafieu JB, Helliouet MN 1981. Effet de la pollution par hydrocarbures sur la méiofaune de la baie de Morlaix. Actes coll. intern., Cent. oc. Bretagne. Brest (France). In Amoco cadiz. Conséquence d'une pollution accidentelle par hydrocarbures, CNEXO, Paris, 1981 : 551-561.
- Platonova TA, Gal'Tsova VV 1976. Nematodes and their role in the meiobenthos. Nauka publishers, Leningrad. Translated from russian. Publ. for the Smithsonian Inst. Libr. and the nati. sci. found., Washington, D.C., by Amerind Publishing CO. pvt. Ltd, New delhi, 1985 : 366 p.
- Platt HM, Warwick RM 1983. Free-living marine nematodes, Part 1: British Enoplids. Linnean Society of London and the Estuarine and Brackish-water Science Association, Cambridge University Press : 307 p.
- Rafaelli DG, Mason CF 1981. Pollution monitoring with meiofauna using the ratio of nematodes to copepods. *Mar. Poll. Bull.* 12 : 158-163.
- Ramade F 1982. Eléments d'écologie, écologie appliquée «Action de l'Homme sur la biosphère». Mc Graw-Hill. : 452 p.
- Schwartz D 1983. Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes. Flammarion Médecine Science : 318 p.
- Shiells GM, Anderson KJ 1985. Pollution monitoring using the nematode/copepod ratio. A practical application. *Mar. Poll. Bull.* 16 (2) : 62-68.
- Soussi N 1981. Mécanisme de la sédimentation et évolution paléogéographique de la lagune de Bizerte (Tunisie) durant le quaternaire récent. Thèse 3^e cycle. Univ. Paul-Sabatier Toulouse : 229 p.
- Vidakovic J 1983. The influence of raw domestic sewage on density and distribution of meiofauna. *Mar. Poll. Bull.* 14 (3) : 84-88.
- Vitiello P 1968. Variation de la densité du microbenthos sur une aire restreinte. *Rec. Trav. St. Mar. End.* 43 : 261-270.
- Vitiello P, Aissa P 1985. Structure des peuplements de nématodes en milieu lagunaire pollué. 110^e congr. nat. Soc. Sav. Montpellier, 1985 Sci., fasc. 2 : 115-126.
- Vitiello P, Dinet A 1979. Définition et échantillonnage du méiobenthos. *Rapp. Comm. Int. Expl. Sci. Mer Médit.* 25/26 (4) : 279-283.
- Wormald AP, 1976. Effects of a spill of marine diesel oil on the meiofauna of a sandy beach at Picnic Bay Hong Kong. *Environn. Pollut.* 11 : 117-130.

Reçu le 5 janvier 1995; received January 5, 1995
 Accepté le 19 octobre 1995; accepted October 19, 1995

CONCLUSION

Le présent étude présente la particularité de être soumise à la fois à une pollution pétrolière par le déversement de l'hydrocarbure et à une pollution urbaine par les effluents de la station d'épuration. Les plus fortes concentrations de nématodes ont été observées dans les sédiments les plus proches du déversement de l'hydrocarbure.

Les Nématodes libres dans le sédiment ont été observés à une densité plus élevée dans les zones les plus proches de la station d'épuration que dans les zones les plus éloignées. Cependant, la composition des communautés de Nématodes par la station d'épuration n'est pas une fonction spatiale de leur densité en fonction du degré de pollution. Il est à noter que les données quantitatives de

SPACE-TIME VARIATIONS OF DEMERSAL FISH ASSEMBLAGES IN THE SOUTH-WESTERN ADRIATIC SEA

N. UNGARO, G. MARANO, A. VLORA, M. MARTINO

Laboratorio Provinciale di Biologia Marina, Molo Pizzoli (Porto), 70123 Bari, Italy

FISH ASSEMBLAGES
MULTIVARIATE ANALYSIS
SPACE-TIME EVOLUTION
SOUTH-WESTERN ADRIATIC SEA

ABSTRACT. – The authors analysed qualitative and quantitative data from trawl-surveys, carried out to estimate demersal resources distribution and abundance on South-Western Adriatic bottoms (Mediterranean Sea), in order to evaluate the differences in fish assemblages over time and space. In the mentioned area four seasonal trawl-surveys were carried out in 1991 and 1992 using a professional trawler (400 Hp), equipped with an “Italian” trawl net (36 mm stretched mesh at cod-end); twenty five fixed stations were sampled for each survey. Fish species qualitative (presence/absence) and quantitative (abundance index) data were performed by means of multivariate analysis (Cluster analysis, Multi-dimensional Scaling). The results show small differences in the fish assemblage distribution among the four surveys; few sampling stations seem to be affected by seasonal variations (stations between 0 and 50 m depth and at the lower limit of the photic zone). The fish assemblages referring to the remaining stations appear to be almost constant over time in relation to some constant parameters like depth, substratum etc.; the hypothesis is confirmed by the analysis of environmental published data related to the sampling area.

COMMUNAUTÉS DE POISSONS
ANALYSE MULTIVARIÉE
ÉVOLUTION SPATIO-TEMPORELLE
MER ADRIATIQUE DU SUD-OUEST

RÉSUMÉ. – Les données qualitatives et quantitatives relatives aux campagnes de pêche au chalut, effectuées en vue de l'évaluation des ressources démersales dans l'Adriatique sud-occidentale, permettent de suivre l'évolution spatio-temporelle des associations de Poissons dans le Sud-Ouest de la Mer Adriatique. Quatre campagnes saisonnières de pêche au chalut ont été effectuées entre 1991 et 1992 (2 au printemps et 2 à l'automne) dans cette zone, sur bateau professionnel (moteur 400 CV) équipé d'un filet de type italien (mailles étendues de 36 mm), 25 stations fixes ont été échantillonnées par campagne. Les données qualitatives sur les espèces de Poissons recueillies (présence/absence) et quantitatives (indices d'abondance) ont été traitées par deux techniques d'analyse multivariée « Cluster Analysis » et la « Multi-dimensional Scaling ». L'analyse des résultats a mis en évidence de faibles variations dans la distribution des associations de Poissons pendant les 4 campagnes; peu de stations semblent influencées par les différences saisonnières, presque toutes étant situées dans les premiers 50 m de profondeur ou aux limites de la zone photique. La distribution des associations de Poissons des autres stations semble quasi-constante dans le temps, laissant supposer que les paramètres les plus importants pour la distribution des espèces sont ceux qui restent constants pendant des temps courts, tels que la profondeur, le type de substrat, etc.; cette hypothèse a été confirmée par l'analyse comparative des données environnementales publiées relatives à la même zone.

INTRODUCTION

Researches about demersal fish assemblages have been developed during the last years in Italian seas; the analysed data mostly come from experimental trawl surveys (Bombace & Sarà 1972; Relini *et al.* 1986; Mura & Cau 1992; Vaccarella *et al.* 1992).

The sampler's characteristics (trawl net) and the sampling methodology (wide investigated area

for each haul, so that different communities can be superimposed) asked the researchers to be more careful about data interpretation, which often allowed only a qualitative description of species distribution, later associated to particular *facies* (Pérès & Picard 1964). The authors here use quali-quantitative data from trawl surveys carried out on South-Western Adriatic Sea bottoms; these data were processed according to different multivariate technics (Kruskal 1964; Legendre & Legendre 1987) in order to follow space-time

Table I. – Depth of sampling stations.

n° Station	Spring 1991	Autumn 1991	Spring 1992	Autumn 1992
	depth (m)	depth (m)	depth (m)	depth (m)
1	43	48	40	42
2	90	94	90	90
3	190	175	170	170
4	390	380	350	360
5	490	650	490	480
6	522	540	510	510
7	396	440	410	450
8	220	230	210	240
9	82	90	75	82
10	45	50	46	45
11	82	70	74	86
12	195	175	180	175
13	39	35	40	40
14	79	80	80	85
15	130	134	130	125
16	210	216	210	205
17	37	35	40	39
18	19	19	19	18
19	75	85	85	70
20	125	130	127	125
21	38	36	40	45
22	90	75	90	77
23	137	139	135	130
24	370	350	350	345
25	630	680	670	600

evolution of demersal fish assemblages within the investigated area. The same term «fish assemblage» is here used to describe all the fish species in a defined area irrespective of whether they interact or not (Wotton 1991).

MATERIAL AND METHODS

Investigated area: The sampling area was located on South-Western side of Adriatic Sea (Mediterranean basin), between Vieste (Gargano Promontory) and Cape of Otranto. The total surface is about 12100 km²; its 70% can be virtually trawled (rocky bottoms and/or war surplus make untrawlable the remaining area).

As for bottom sediments, the area was previously investigated by other authors (Pigorini 1968; Fabbri & Gallignani 1972; Veniale *et al.* 1977; Alfirevic 1981; Viel *et al.* 1986).

Sampling methodology: Between 1991 and 1992, 4 seasonal trawl surveys were carried out (Spring and Autumn 1991; Spring and Autumn 1992), using a professional trawler, with the main objective to evaluate the quali-quantitative distribution of demersal resources (to a fishery management purpose); the sampling gear was an "italian" trawl net (cod-end stretched mesh = 36 mm) (AA.VV., 1993).

For each survey 25 stations were sampled (systematic sampling scheme, proportioned to the extent of five depth strata) (Table. I), trying to keep unchanged the geographic co-ordinates during the full research period (Fig. 1). Each day haul lasted 2 hours. The sampled fish species were identified, counted and weighted. In order to perform the following statistical analysis, only strictly demersal species (Fisher *et al.* 1987), and species with recovery frequency higher than 50% (over four seasonal station samples) were considered; this last selection was necessary to avoid the influence of occasional species on data elaboration.

Biotic data analysis: The qualitative data (fish species presence/absence) and the quantitative ones (specimens/trawling hour, g/trawling hour) were processed

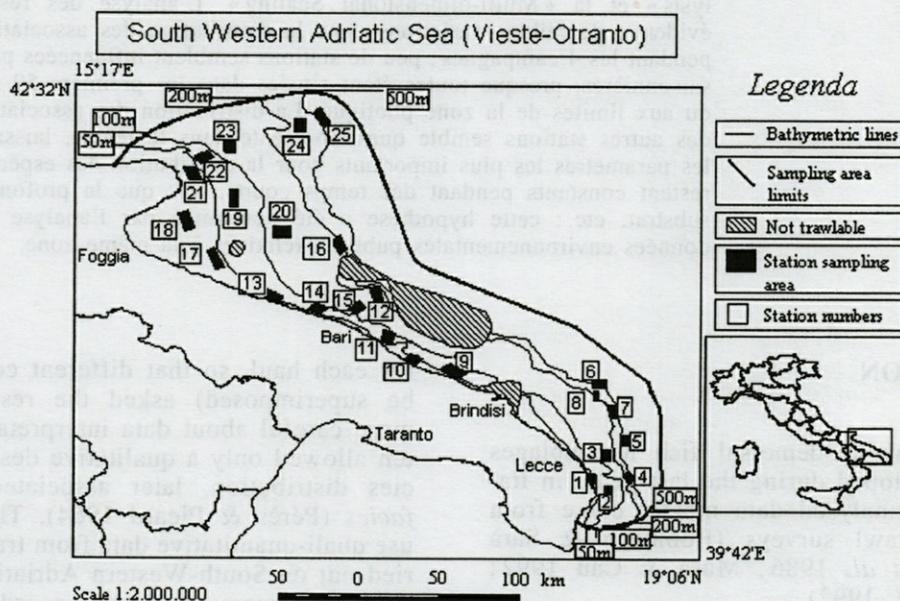


Fig. 1. – Investigated area and sampling stations.

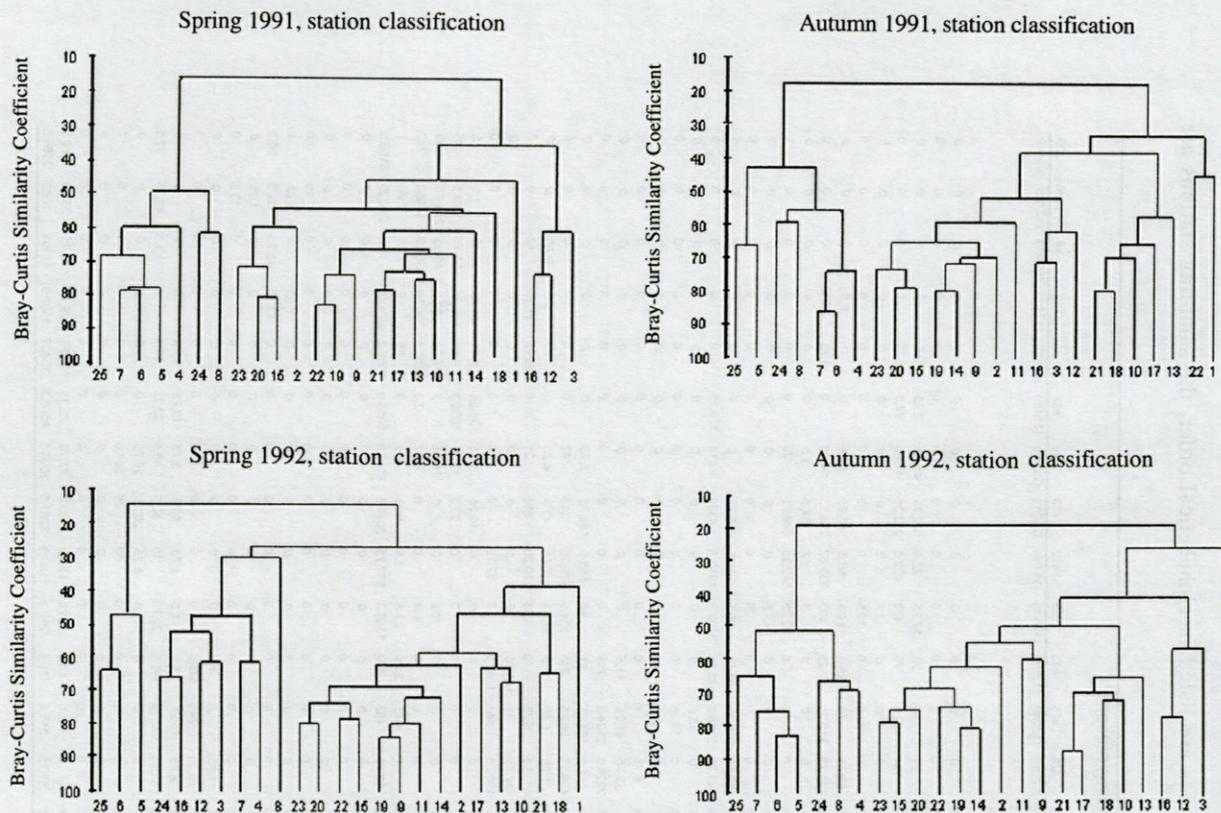


Fig. 2. - Clustering relative to four seasonal surveys.

by means of two multivariate analysis technics : cluster analysis and multi-dimensional scaling. These multivariate processing procedures also permit an arrangement both for sampling stations and species. PRIMER software (Carr 1996) was used as informatics support.

Abiotic data analysis : In order to evaluate the relation between fish assemblages and abiotic parameters of the investigated area, data about sampling stations depth and bottom sediment characteristics (rank values of grain sizes and mineral composition) were processed. Environmental data were superimposed and compared (Clarke & Ainsworth 1993) to the classification and ordination of station samples (abundance indexes).

Cluster analysis : Cluster analysis was performed to elaborate quantitative and qualitative data ; particularly the hierarchical agglomerative clustering (group average) was used. Basic data were double-root transformed to avoid the strong influence by the most dominant species (Clarke & Green 1988). The distance between the stations was estimated through the Bray-Curtis similarity coefficient in relation to quantitative data ; Jaccard similarity index was used to analyse qualitative data.

Multi-dimensional scaling : Multi-dimensional scaling analysis (non-metric MDS) was performed to ordinate the station samples (Kruskal 1964). Even for MDS, the distance between stations (quantitative data) was estimated through the Bray-Curtis similarity coefficient.

RESULTS

The carried out selection on sampled fish species gave a list of 73 *taxa* (67 teleosteans and 6 selachians) over 100 total samples ; in table II are shown the species relative indexes (numbers and weights) over 25 station sites (averaged values according to 4 seasonal surveys). Qualitative data and abundance indexes were processed in order to evaluate the best representation (and discrimination) for the station groups. About clustering, abundance values (specimens/trawling hour) seem to be more efficient (allow a better separation among clusters) than biomass and presence/absence data, even though these latter gave superimposable results.

Cluster analysis applied to the four seasonal surveys gave the results shown on Fig. 2. Considering a similarity coefficient higher than 50%, the seasonal clusters reported in Table III were obtained.

The results referring to the samples ordination (multi-dimensional scaling) are shown on Fig. 3. The analysis of the rank similarity matrices across the station-season samples (Clarke & Warwick 1994) shows a significant difference among stations (weighted Spearman global $Rho = 0.798$; P

Table II. - (Suite).

Taxa	sampling stations																									
	a18 (19m)	a13 (38m)	a17 (38m)	a21 (40m)	a1 (43m)	a10 (46m)	a11 (78m)	a19 (79m)	a14 (81m)	a9 (82m)	a22 (83m)	a2 (91m)	a20 (127m)	a15 (130m)	a23 (135m)	a3 (176m)	a12 (181m)	a16 (210m)	a8 (225m)	a24 (354m)	a4 (370m)	a7 (424m)	a5 (520m)	a6 (627m)	a5 (654m)	
Teleostei																										
<i>Hymenocapellus italicus</i> Giglioli	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lepidopus caudatus</i> (Euphrasen)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lepidionomus boschi</i> (Risso)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lepidionomus whifflegonis</i> (Walt.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lepidogorgia cavillone</i> (Lac.)	3.75	5.25	5.25	5	6	16.75	2.5	31.5	10.75	13.75	15.18	57	84.5	34	13.25	3.5	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lepidogorgia dieuzélei</i> Audouin	9	31.25	26.5	18.75	43.25	128	8.5	191	41.25	119	2408.8	349.25	990.75	196.5	106.5	29.5	129	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lesueurigobius fresii</i> (Malm.)	2.5	6	52.5	22	0	0	0	0	0	0	0	0	73	74.75	46.5	0	25.75	118	0	2.5	0	0	0	0	0	0
<i>Lesueurigobius sueni</i> (Risso)	3.25	15.75	113.5	41.5	0	38.25	35.75	275.25	60.5	33.25	45	0	108.25	134.5	76.75	0	57.75	196.5	0	4.25	0	0	0	0	0	0
<i>Lophius budegassa</i> Spinola	9.25	12.5	17.25	19.75	0	2.5	0	13.25	28.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lophius piscatorius</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	3.25	2.75	8.5	5.75	14	7.5	5.5	11.75	5.5	2.75	8.75	0	0	1	0
<i>Macroramphosus scolopax</i> L.	0	1.25	0	0	0	7.5	0.75	0	2.25	2.25	1.25	3	9.5	2.5	8.5	3.25	2	1.75	2	0	1.5	1.75	0.5	0	0	0
<i>Merluccius merluccius</i> (L.)	0	353	0	0	1042.3	156.25	0	398.75	559.25	556	110.5	2651	192.5	294.5	313.25	2452	233.5	1990.8	5860.3	0	3737.8	2877.3	2978.8	0	0	0
<i>Microchirus variegatus</i> (Donovan)	138.3	78	288	476	27.5	394.3	461	500.5	337.3	634	674	705.8	582.3	395.8	586	1211	1076	1120	178.8	864.3	281.5	20	41.25	6.25	14	0
<i>Molva dypterygia macrophthalma</i> (Raf)	4388	5536	5643	13031	1554	14064	11444	14735	9398.8	20192	24541	24143	21740	17584	21745	36874	25655	40693	22450	61884	23359	5678.8	5135	1845	8284.3	0
<i>Monochirus hispidus</i> Raf.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mora moro</i> (Risso)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mullus barbatus</i> (L.)	123.5	488.3	185.5	3.25	67	132	0	1.25	41.25	55.5	46.75	0	0.75	0	0	4	0	5.5	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mullus surmuletus</i> (L.)	2343.8	4402.3	2813	12.5	1089.5	1222.8	0	41.75	650.5	2080	686.5	0	29.75	0	319.25	0	294.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nezumia sclerothynchus</i> (Val.)	6.75	0	0	14.25	41.75	3	0	0	0.5	0	21.5	0	0	0	13.75	5.25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Notacanthus bonapartei</i> Risso	131.25	0	0	447.5	1728	141	0	0	30.25	0	361.25	0	0	0	1214.8	413.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ophidion barbatum</i> L.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pagellus acarne</i> (Risso)	0	0	0	0	0	0	1	2	0	1.25	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pagellus bogaraveo</i> (Brunnich)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pagellus erythrinus</i> (L.)	0	0	0	0.75	0	2.75	0	0	0	0	102.5	0	0	0	4.75	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phycis blennoides</i> (Brunnich)	43.25	34	21	11	128	44	1.25	1.75	0.5	0	0	0	0	0	5.75	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	317.25	1917.8	843.5	547.25	4422.5	1330.3	78.75	55.75	28	0	0	0	8.25	12.5	12.75	5.75	28.5	14.25	77.5	45.75	145.5	86	66.25	39.5	13.25	
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	232.25	367.75	291.25	203.25	596	442.5	2875.5	4253.3	9081	7449.3	3111.5	2185.3	1612	

Table III. – Clusters with similarity values higher than 50 %.

CLUSTERS	SPRING '91	AUTUMN '91	SPRING '92	AUTUMN '92
	station numbers	station numbers	station numbers	station numbers
1	4-5-6-7-25	5-25	5	4-5-6-7-8-24-25
2	24-8	4-6-7-8-24	6-25	3-12-16
3	3-12-16	2-3-9-11-12-14-15-16-19-20-23	8	2-9-11-14-15-19-20-22-23
4	2-9-10-11-13-14-15-17-18-19-20-21-22-23	22	4-7	10-13-17-18-21
5	1	10-13-17-18-21	3-12-16-24	1
6		1	2-9-10-11-13-14-15-17-19-20-22-23	
7			21-18	
8			1	

= 0.2 %) but no difference among seasons (weighted Spearman global $Rho = 0.064$; $P = 0.2\%$). Last result allowed the processing of averaged abundance index values (according to the four seasonal surveys).

The classification (clustering) and the ordination (MDS) relative to the averaged data are shown on Fig. 4 and 5, where it is possible to define two clusters at 30% of similarity, four clusters at 50% of similarity, 12 clusters at 70% of similarity.

Later on, a species similarity matrix was drawn out to clustering fish species (Fig. 6) and to evaluate the relative importance of the single fish

species in the classification and ordination of station data. The five most important species to station cluster discrimination are listed in table IV.

Superimposition of abiotic parameters values, represented by depths, sediment grain sizes and mineral composition (Pigorini 1978; Fabbri & Gallignani 1972; Veniale *et al.* 1977; Viel *et al.* 1986) (Table V) on the station ordination, is illustrated in figure 7. The comparison between the biotic similarity matrix (Bray-Curtis similarity coefficient) and the abiotic dissimilarity matrix (ranked values of variables, euclidean distance) shows that the highest rank correlation coefficient is relative to the depth (weighted Spearman coef-

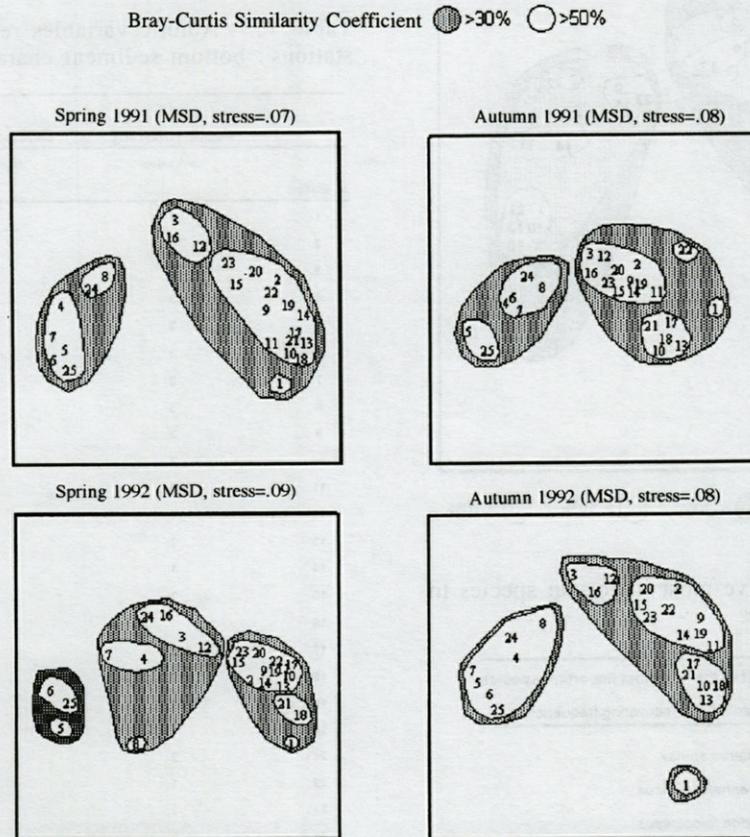


Fig. 3. – Multi-dimensional scaling relative to four seasonal surveys.

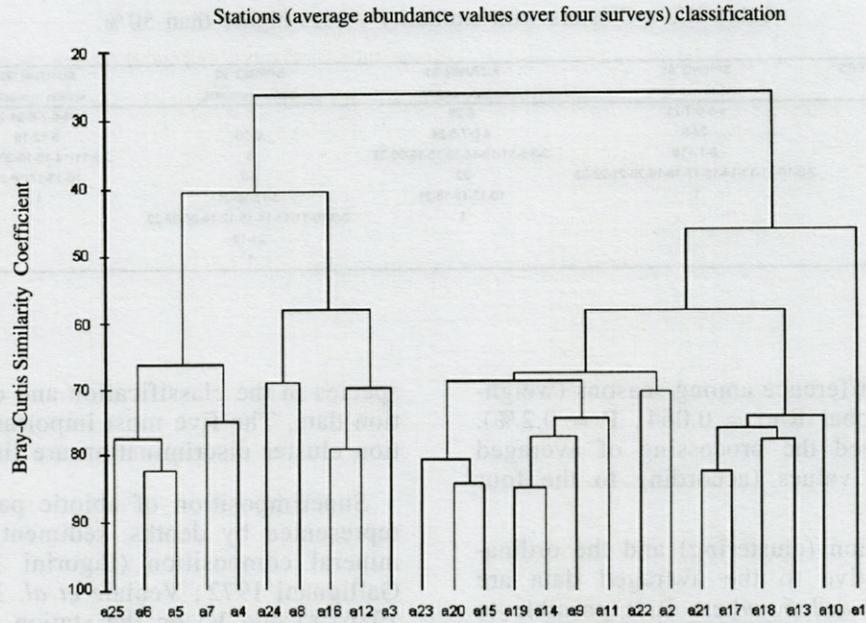
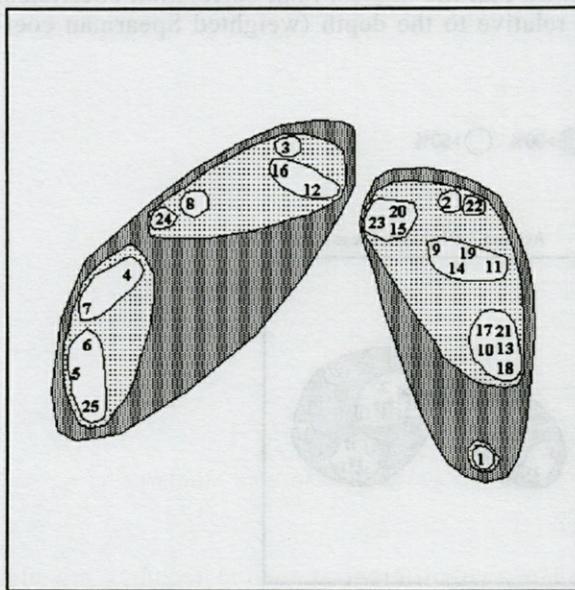


Fig. 4. - Clustering relative to 25 sampling stations (four surveys average abundance indexes).

Station (average abundance values over four surveys) ordination (MDS, stress = .06)



Bray-Curtis Similarity Coefficient: ● > 30% ◐ > 50% ○ > 70%

Table IV. - List of the five most important species to inter-stations dissimilarity.

Inter-stations dissimilarity: list of the five most important species (average dissimilarity contribution / recovering frequency)	
<i>Etmopterus spinax</i>	
<i>Hymenocephalus italicus</i>	
<i>Glossanodon leioglossus</i>	
<i>Lepidorhombus boscii</i>	
<i>Macroramphosus scolopax</i>	

Fig. 5. - Multi-dimensional scaling relative to 25 sampling stations (four survey average abundance indexes).

Table V. - Abiotic variables referring to 25 sampling stations : bottom sediment characteristics.

n° Station	Sediment Grain Size	Carbonatic Minerals	Quartz and Feldspar
	rank value	rank value	rank value
1	8	3	3
2	4	3	3
3	3	3	3
4	3	2	2
5	3	2	2
6	3	2	2
7	3	2	2
8	3	2	2
9	3	3	4
10	7	3	4
11	3	3	4
12	1	1	2
13	2	1	1
14	1	1	2
15	1	1	2
16	1	1	2
17	2	1	1
18	1	1	1
19	1	1	2
20	1	1	2
21	2	1	1
22	1	1	2
23	1	1	2
24	1	1	2
25	1	1	2

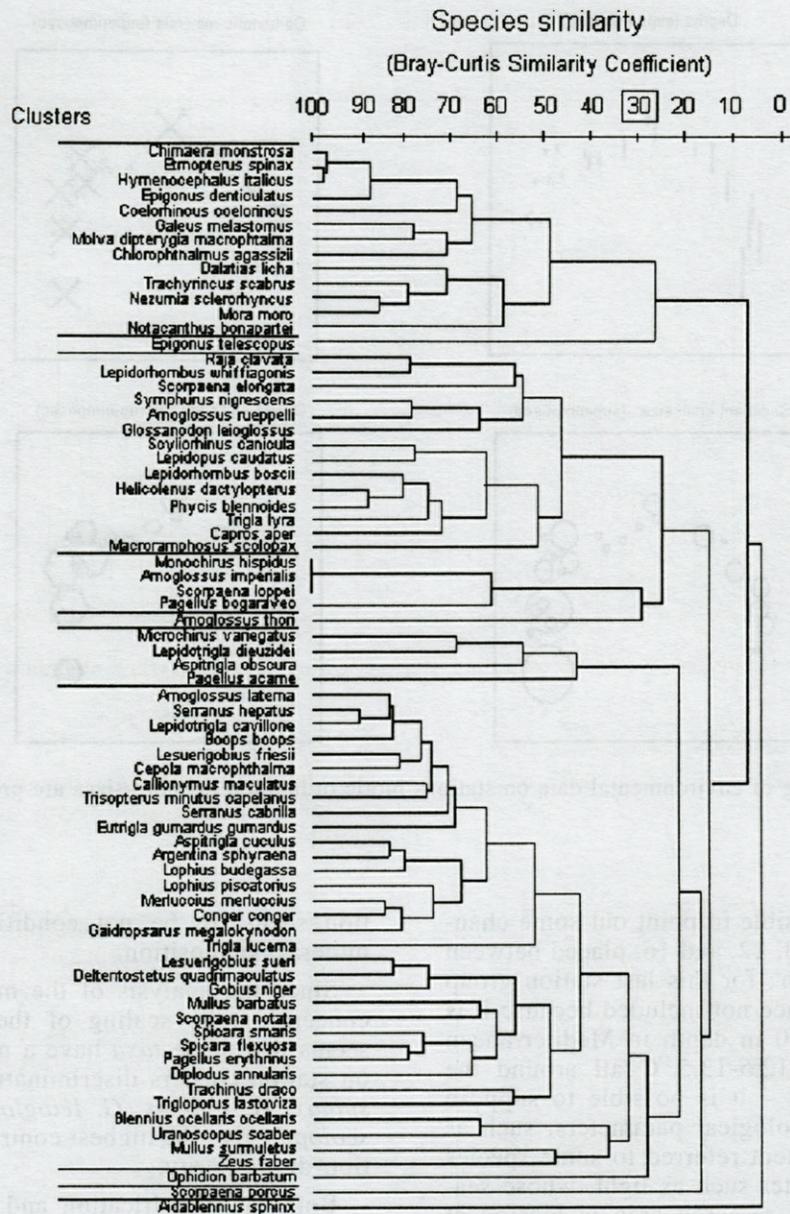


Fig. 6. – Clustering relative to species similarity (n° 73 taxa) : clusters at 30% of similarity.

ficient = 0.823). The combination between depth and sediment grain size give a rank correlation coefficient equal to 0.635.

DISCUSSION

The application of multivariate analysis (Cluster Analysis and MDS) on the data coming from trawl surveys in South-Western Adriatic Sea confirmed that fish species quantitative (particularly abundance indexes) data are suitable (Bianchi & Høisaeter 1992) for the description of space-time variations of demersal fish assemblages.

The two different statistical technics are also complementary because the first one allows a clearer difference among station groups (classification) but rarely the deduction of gradients which influence the same distribution, whereas Multi-dimensional Scaling (data ordination) can be useful to advance a hypothesis as a support of the classification.

If these methods are overall considered, the result analysis pointed out limited variations among 4 different surveys; the stations which seem to be under the influence of the seasons are : n° 1, 10, 13, 17, 18 and 21, placed within the first 50 m of depth and so more exposed to temperature variations, light and water turbidity (Mal-

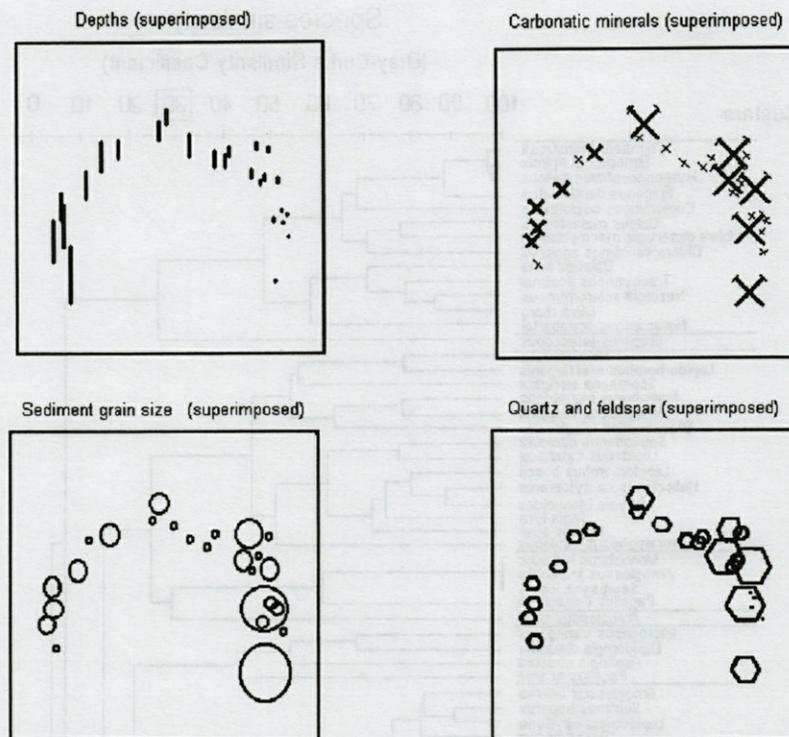


Fig. 7. – Superimposing of environmental data on stations biotic ordination (symbol sizes are proportional to variable values).

dura 1971). It is possible to point out some changes also for stations 3, 12, and 16, placed between 170 and 216 m depth; for this last station group – temperature influence not included because it is steady below 100-150 m depth in Mediterranean sea, with values $\cong 12.5-13.5^{\circ}\text{C}$ all around the year (Maldura 1971) – it is possible to suppose the importance of biological parameters, such as the seasonal recruitment referred to some species or an abiotic parameter such as light, whose seasonal variations (the research area is located at middle latitude, so it can be exposed to a well defined seasonal alternation) could play an important role at the lowest limit of the photic zone (theoretical lowest limit $\cong 200$ m depth).

The scaling of the other stations seems to be almost steady during the different surveys so it is possible to suppose that the most important parameters regulating the species distribution are constant in short times such as depth, substratum etc. (Gray 1974; Macpherson 1981). In fact, the analysis of species abundance data, averaged for each station (according to four surveys), processed together with environmental data, make it possible to remark the high correlation between the ordination of biological samples and the depth gradient, as other authors have already suggested (Gordon & Bergstad 1992); the correlation sample ordination – sediment grain size (Ungaro *et al.* 1995) is lower, whereas fish assemblage distribu-

tion seems to be not conditioned by sediment mineral composition.

Since the analysis of the mathematical results concerning the scaling of the species-points, it seems that some *taxa* have a more important role on station clusters discrimination; particularly *E. spinax*, *H. italicus*, *G. leioglossus*, *L. boscii*, *M. scolopax* give the highest contribution to inter-station dissimilarity.

Both the classification and the scaling of the averaged data (according to four seasonal surveys) have also allowed us to define two well defined clusters (similarity coefficient lesser than 30%) about the “classical” separation between the *phytal* zone and the *aphythal* zone according to depth (0-200 m and below 200 m, respectively) (Ghirardelli 1981); this last result, together with previous ones, can be helpful to have a «ground» knowledge in order to plan future research surveys in the same area.

REFERENCES

- AA VV 1993. Valutazione delle risorse demersali nell'Adriatico meridionale dal Promontorio del Gargano al Capo d'Otranto: relazione finale triennio '90-'93. Min. Mar. Merc. Roma: 150 p.

- Alfirevic S 1981. Contribution à la connaissance des caractéristiques bathymétriques et sédimentologiques de l'Adriatique. *FAO Fish. Rep.* 253 : 43-48.
- Bianchi G, Hoiæter T 1992. Relative merits of using numbers and biomass in fish community studies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 85 : 25-33.
- Bombace G, Sara' R 1972. La pesca a strascico sui fondali da - 500 a - 700 metri nel settore a sud-est di Pantelleria. *Min. Mar. Merc. Mem.* 33 : 63-77.
- Carr MR 1996. PRIMER user manual (Plymouth routines in multivariate ecological research) : 30 p.
- Clarke KR, Ainsworth M 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 42 : 205-219.
- Clarke KR, Green RH 1988. Statistical design and analysis for a «biological effects» study. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 46 : 213-226.
- Clarke KR, Warwick RM 1994. Similarity-based testing for community pattern : the 2-way layout with no replication. *Marine Biology* 118 : 167-176.
- Fabbi A, Gallignani P 1972. Ricerche geomorfologiche e sedimentologiche nell'Adriatico meridionale. *Giornale di Geologia* 38 (2) : 453-485.
- Fischer W, Bauchot ML, Schneider M 1987. Méditerranée et mer Noire. Zone de pêche 37. Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Vertébrés (Révision 1). Rome, FAO 2 : 761-1530.
- Ghirardelli E 1981. La vita nelle acque. Edited by UTET, Torino. Il nostro universo : 610 p.
- Gordon Jdm, Bergstad Oa 1992. Species composition of demersal fish in the Rockall trough, North-Eastern Atlantic, as determined by different trawls. *J. Mar. biol. Ass. U.K.* 72 : 213-230.
- Gray JS 1974. Animal-sediment relationships. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 12 : 223-261.
- Kruskal JB 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a non-metric hypothesis. *Psychometrika* 29 : 1-27.
- Legendre L, Legendre P 1987. Developments in numerical ecology. NATO ASI Series G : Ecological Sciences 14 : 585 p.
- Macpherson E 1981. Resource Partitioning in a Mediterranean Demersal Fish Community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 4 : 183-193.
- Maldura C 1971. Oceanografia biologica. Edited by Bulzoni, Roma : 225 p.
- Mura M, Cau A 1992. Osservazioni su alcune comunità di vertebrati e macroinvertebrati demersali mesobatiali del canale di Sardegna. *Oebalia Suppl.* XVII : 67-73.
- Pérès JM, Picard J 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume* 31 (47) : 1-137.
- Pigorini B 1968. Sources and dispersion of recent sediments of the Adriatic Sea. *Marine Geol.* 6 : 187-229.
- Relini G, Peirano A, Tunesi L 1986. Osservazioni sulle comunità dei fondi strascicabili del Mar Ligure Centro-Orientale. *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova* 52 (suppl.) : 139-161.
- Ungaro N, Marano G, Vaccarella R , 1995. Comparazione tra aree batiali strascicabili del basso Adriatico mediante l'utilizzo dell'analisi fattoriale delle corrispondenze. *Biol. Mar. Med.* 2(2) : 185-189.
- Vaccarella R, Marano G, Piccinetti-Manfrin G, Rizzi E, Ungaro N 1992. Nota su alcuni fondi strascicabili epi e mesobatiali dell'Adriatico pugliese. *Oebalia Suppl.* 17 : 109-116.
- Veniale F, Soggetti F, Santagostino C 1977. La distribuzione dei minerali argillosi nei sedimenti di ondo del Mare Adriatico : II - «Mesofossa» e «Fossa» centromeridionali. *Geol. Appl. Idrogeol.* 12(2) : 287-297.
- Viel M, Damiani V, Setti M 1986. Caratteristiche granulometriche e composizione mineralogica dei sedimenti della piattaforma pugliese. ENEA, Indagine amb. sistema marino costiero della regione Puglia : 127-147.
- Wotton RJ 1991. Ecology of teleost fishes. Edited by Chapman & Hall, London : 404 p.

Reçu le 22 novembre 1995; Received November 22, 1995
Accepté le 19 mars 1997; Accepted March 19, 1997

BIOLOGICAL OBSERVATIONS ON *SPHYRNA LEWINI* AND *S. TUDES* (CHONDRICHTHYES, SPHYRNIDAE) FROM NORTHERN BRAZIL

R. LESSA*, R.C. MENNI**, F. LUCENA***

* Departamento de Pesca, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, PE
and Conselho Nacional de Pesquisas (CNPq), Brasil

** Consejo Nacional de Investigaciones Científicas, Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata,
Argentina (Visiting scientist of the CNPq (Brasil) at the Departamento de Pesca, UFRPE

*** Departamento de Pesca, Universidade Federal Rural de Pernambuco Brazil

CHONDRICHTHYES
SPHYRNA LEWINI
SPHYRNA TUDES
REPRODUCTION
SHARK BIOLOGY
EQUATORIAL ATLANTIC

ABSTRACT. – We analyse aspects of the reproductive biology of *Sphyrna lewini* and *S. tudes* occurring in coastal waters (6-35 m depth) with a wide salinity range (20 to 34‰). Specimens were captured with gillnets by an artisanal fishery. Captures of *S. lewini*, which exhibit a high degree of sexual segregation, were composed mainly by juvenile specimens from 45 to 173 cm TL, including new born specimens. All females and 94.2 % of males were immature. *S. lewini* matures in Maranhao waters at smaller sizes than in other areas. *S. tudes* was obtained in near all stages of the sexual cycle. Total length as well as size and number of embryos are larger than in other areas. Pregnancy was observed practically throughout the year. Comparison of abundance patterns of *Sphyrna* species and other sharks in Maranhao waters with those from other areas points to a similar organization of coastal shark communities in different spots of the tropics.

CHONDRICHTIENS
SPHYRNA LEWINI
SPHYRNA TUDES
REPRODUCTION
BIOLOGIE DES REQUINS
ATLANTIQUE ÉQUATORIAL

RÉSUMÉ. – Quelques aspects de la reproduction de *Sphyrna lewini* et *Sphyrna tudes* des eaux cotières entre 6 et 35 m de profondeur où le taux de salinité varie de 20 à 34‰, sont présentés. Les spécimens ont été capturés par pêche artisanale au moyen de filets maillants dérivants. L'analyse des captures de *S. lewini* montre un degré élevé de ségrégation sexuelle et une gamme de longueur totale variant de 45 à 173 cm LT, y compris celle des jeunes à la naissance. Toutes les femelles et 94,2 % des mâles sont immatures. Sur la côte du Maranhao, *S. lewini* atteint la maturité sexuelle à une taille inférieure à celle qui est observée dans les autres sites. En ce qui concerne *S. tudes*, tous les stades de maturité sexuelle ont été observés. La longueur totale, la taille et le nombre d'embryons sont plus importants que dans les autres régions. Des femelles gravides ont été observées presque toute l'année. Si l'on compare les taux d'abondance des espèces du genre *Sphyrna* et des autres Requins de la côte du Maranhao avec ceux qui ont été calculés pour d'autres zones tropicales, on observe une organisation semblable des communautés.

INTRODUCTION

From 1986 to 1992 several papers were published on the reproductive biology of shallow water sharks occurring off Maranhao, in northern Brazil, aiming at a contribution to the knowledge of parameters important to the dynamics of these species (Lessa 1987; Lessa & Silva 1992; Silva & Lessa 1991). Other research in the area was directed to the management of fisheries (Stride 1992; Stride *et al.* 1992) or related to community ecology (Lessa 1986, Lessa & Menni 1994, Menni & Lessa in press). The assessment carried out by

the SUDENE (1983), pointed out an available biomass of sharks around 23,000 mt/year in coastal waters from 25 to 100 m depth. This was attributed to the littoral morphology, with a complex littoral line and several rivers which promote complex trophic webs.

Sharks of the family Sphyrnidae are rather common along the Brazilian coast, where six out of the eight known species are recorded (Sadovsky 1965). Lessa (1986) states that in Maranhao waters four species occur, namely *S. tiburo* (Linné, 1758), *S. lewini* (Griffith & Smith, 1834), *S. tudes* (Valenciennes, 1822) and *S. mokarran* (Rüppel, 1837), being 18 % of sharks landings.

Half of this figure corresponds to *S. tiburo*. Although this is the most abundant species of the genus in the area, *S. lewini* and *S. tudes* are the fifth and eighth species respectively in the abundance range among 22 chondrichthyans. These species were obtained in a Maranhao shallow water artisanal fishery directed to the capture of the carite, *Scomberomorus brasiliensis*. Stride *et al.* (1992), using three different nets, obtained captures where the daggenose shark *Isogomphodon oxyrinchus* (Müller & Henle, 1839) was the first and *S. tudes* the second most abundant species.

Gadig *et al.* (1991) stated that between June 1987 and December 1990, off from Amapá coast to Rio Grande do Norte, northward of our study area, 3,844 sharks were collected 546 of them (14%) were hammerheads: *S. media* (7 specimens), *S. lewini* (11 specimens), *S. mokarran* (44 specimens), *S. tudes* (79 specimens) and *S. tiburo* (450 specimens). The latter is the most abundant hammerhead in Maranhao waters as in the rest of the Brazilian coast.

Although *Sphyrna* species sympatrically occur off Maranhao, some degree of exclusion is evidenced in feeding differences (Lessa and Menni 1994). Moreover, while *S. tiburo* spent its entire cycle within the studied area (Silva and Lessa 1991; Lessa & Silva 1992), the other three species do not.

S. lewini is a placental viviparous species with a circumtropical distribution in tropical and warm temperate areas. Off the Atlantic coast of South America, it occurs from Colombia to Uruguay (Menni 1976; Compagno 1984). It is a coastal pelagic or semi-oceanic shark ranging from the coast to about 275 m depth entering estuaries and bays (Compagno 1984). Off Rio Grande do Sul, juveniles remain during their first year of life in the inshore area (Lessa and Vooren 1982).

Sadowky (1965) reported it from Cananeia, off the Sao Paulo state, and Carneiro & Vooren (1986) found it among 19 sharks and rays commercially captured at Rio Grande do Sul, in both cases from coastal areas. *S. lewini* is also listed among the pelagic sharks captured in the longline fisheries in the South Atlantic between 20-40°S and 39-57°W, together with *Prionace glauca*, *Isurus oxyrinchus*, *Lamna nasus*, *Carcharhinus longimanus*, *C. signatus*, *Alopias superciliosus* and *S. zygaena* (Mora *et al.* 1991). It is also captured in pelagic samples obtained with longline under 200 m depth, between 20 and 23°S together with 25 shark species and the pelagic stingray *Dasyatis violacea* (Sadowsky *et al.* 1986; Menni *et al.* 1995).

With a somewhat different accompanying fauna, *S. lewini* is hand-line captured in the pink-shrimp fishery off Sao Paulo (Tomás *et al.* 1991). These captures included species of *Carcharhinus* (main-

ly *C. plumbeus*) (see Menni & Lessa 1995) and *Galeocerdo cuvieri* (62.2% in weight), *S. lewini*, *S. zygaena* and *S. mokarran* (21%), *C. brevipinna* and *C. limbatus* (13.2%) and *I. oxyrinchus* (2.6%). Sphyrnid captures are larger in summer.

S. lewini has been reported from the coast of Pernambuco and neighbour states (Guedes 1989). Also from the wide area, including Maranhao, from Amapa to Rio Grande do Norte (Bezerra *et al.* 1991) and from the estuarine complex of Paranagua Bay (Barletta & Correa 1989). Off Maranhao the species is obtained between Ilha de Santana and Barra de Lencois, where it is captured with gillnets in shallow water bays. Sampling in the same area with "igarape" nets (closing a mangrove bay) also provides *S. lewini* (with *S. tiburo* and *S. tudes*) within a grand total of 132 species including both chondrichthyans and osteichthyans (Garrido Martins-Juras *et al.* 1987).

S. tudes is a small species inhabiting coastal waters in South America from Venezuela to Uruguay (Cervigon 1966; Compagno 1984; Menni *et al.* 1984). Sadowsky (1965) reported it as an abundant species in littoral waters off Cananeia. It is captured with gillnets during summer from Cabo de Maguari off Marajó Bay, where specimens measured between 57 and 120 cm and pregnant females were observed (Barthem 1985). Their stomach contents was restricted to catfish (Ariidae); ariid eggs were also reported as a major food item (Castro 1989).

The aim of this paper is to describe some biological traits of *S. lewini* and *S. tudes*, based on captures obtained by the artisanal fishery along the western coast of Maranhao.

MATERIAL AND METHODS

Samples from the area between Lencois and Tubarao Bays (Fig. 1) were obtained in intervals of about 15 days from June 1984 to december 1986 and on March 1988. A gillnet ("cacœira") 900 m long and 7.2 m high, with an 8 cm mesh between opposed knots, was used by the small sailing boat fleet at depths varying from 6 to 35 m. Salinity ranges from 20 to 34.41‰ (mean 27.52, N = 18) (Lessa 1986; Menni & Lessa in press). Samples included 101 specimens of *S. lewini* captured in 24 hauls and 79 specimens of *S. tudes* captured in 16 hauls.

The following data were obtained for each specimen: sex, total length (TL) in cm, total weight (TW) in g, gutted weight (GW) in g, and liver weight (LW) in g. For males the testes weight in g, epididymides width in cm, clasper condition (calcified or uncalcified) and presence or absence of liquid in the seminal vesicle were noted. Ovary condition (presence or absence of vitellogenic oocytes), presence of eggs or embryos in uteri, ovary weight and nidamental gland width were obtained for females. Grams (g) and cm were used in

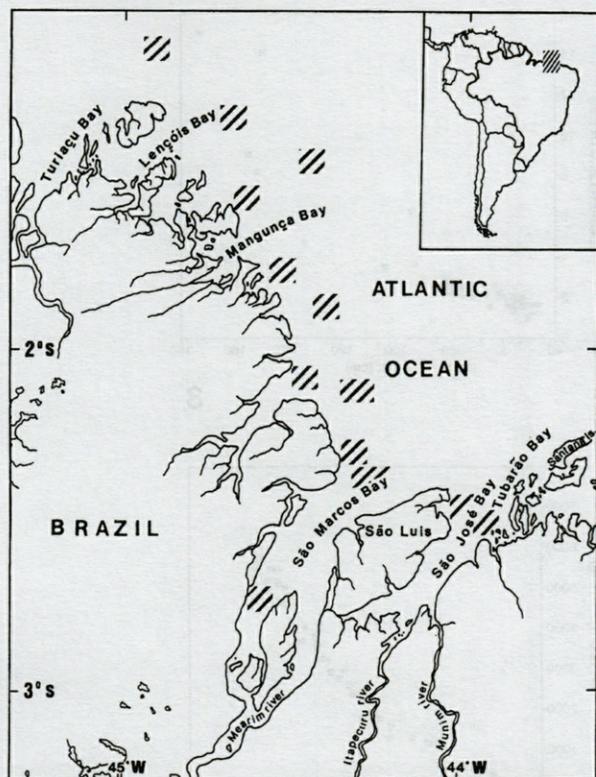


Fig. 1. - The studied area in the coast off Maranhão, Brazil. Fishing areas indicated by short diagonal lines.

calculation of equations in all cases, but large weights are given in kilograms (k) in the text. Measurements under 10 cm and weights under 100 g are given with a precision of 0.1. Calculation of the nutritive dependency index $[(\text{embryo weight}/(\text{egg diameter})^3) \times 1000]$ follows Otake (1990).

RESULTS

S. lewini

Fifty three males and 48 females were considered, the sexual ratio being 1.1. Total length ranged from 46 to 173 cm ($W = 400$ g to 1.3 k) for males and from 45 to 149 cm ($W = 400$ g to 13.0 k) for females. A high degree of sexual segregation was observed, 66.7% of the samples being composed of one sex.

The equation

$$GW = 4.78 \times 10^{-3} \times TL^{2.97},$$

with $r = 0.99$ and $N = 100$ describes the gutted weight-length regression for both sexes together. Within the examined size range differences among sexes were not significant (Fig. 2).

Captures were mainly composed by juveniles. Newborn individuals, juveniles of both sexes and

mature males were observed, but no mature females. Specimens from 45 to 58 cm TL composed 50.5% of the capture. Two males and 3 females showed umbilical scars. Only 3 mature males 94, 150 and 173 cm TL were obtained, being 2.9% of the total capture.

Twenty seven males showed uncalcified claspers. Size of the clasper increases in a linear form until 135 cm TL (Fig. 3). After this size the slope changed with total length increase. Instead the epididymides width shows a constant slope (Fig. 4), and they appear meandered since 151 cm TL. Content in the seminal vesicle was observed since 93 cm TL, but it may be present or not over this size. In only one case (173 cm TL) it was found plenty.

One specimen 94 cm TL ($TW = 3.7$ k) with a well calcified clasper, testes weighting 18.4 g, epididymides 1.2 cm width and with liquid in the seminal vesicle was considered mature. Some larger specimens were not. The next mature male measured 150 cm TL ($TW \geq 17.1$ k), had a well calcified clasper, testes weighting 54.0 g and epididymides width of 1.6 cm. Specimens 151 and 155 cm TL had testes with 15.0 and 29.5 g respectively but uncalcified claspers. The following mature male measured 173 cm, with 51.4 g testes, scrolled epididymides 2.1 cm width and seminal vesicle full.

The equation

$$LW = 1.1189 \times 10^{-3} \times TL^{2.5204},$$

with $r = 0.80$ for $N = 45$ describes the liver weight increase with length in males.

Forty six females have ovaries without noticeable oocytes. A granular ovary ($W = 3.0$ g) appeared in a female 89 cm TL. First evidence of ovarian development was found in the largest female (149 cm TL), with white oocytes < 1 mm (ovary weight without epigonal organ = 4.0 g). Nidamental glands (which in this species constitute a true seminal receptacle, Pratt 1993), showed a marked width variation related to immaturity of specimens.

The equation

$$LW = 1.2887 \times 10^{-2} \times TL^{1.9015},$$

with $r = 0.76$ for $N = 40$ describes the liver weight - total length relationship in females.

Sphyrna tudes

Samples were composed by 50 males ranging from 44 to 117 cm TL ($W = 400$ g to 8.3 k) and 28 females ranging from 38 to 129 cm TL ($W = 240$ g to 7.2 k). Sexual ratio was 1.7:1 significantly sided to males. Relationships between TL and gutted weight were different for each sex. For males the equation was

$$GW = 3.23 \times 10^{-3} \times TL^{3.05},$$

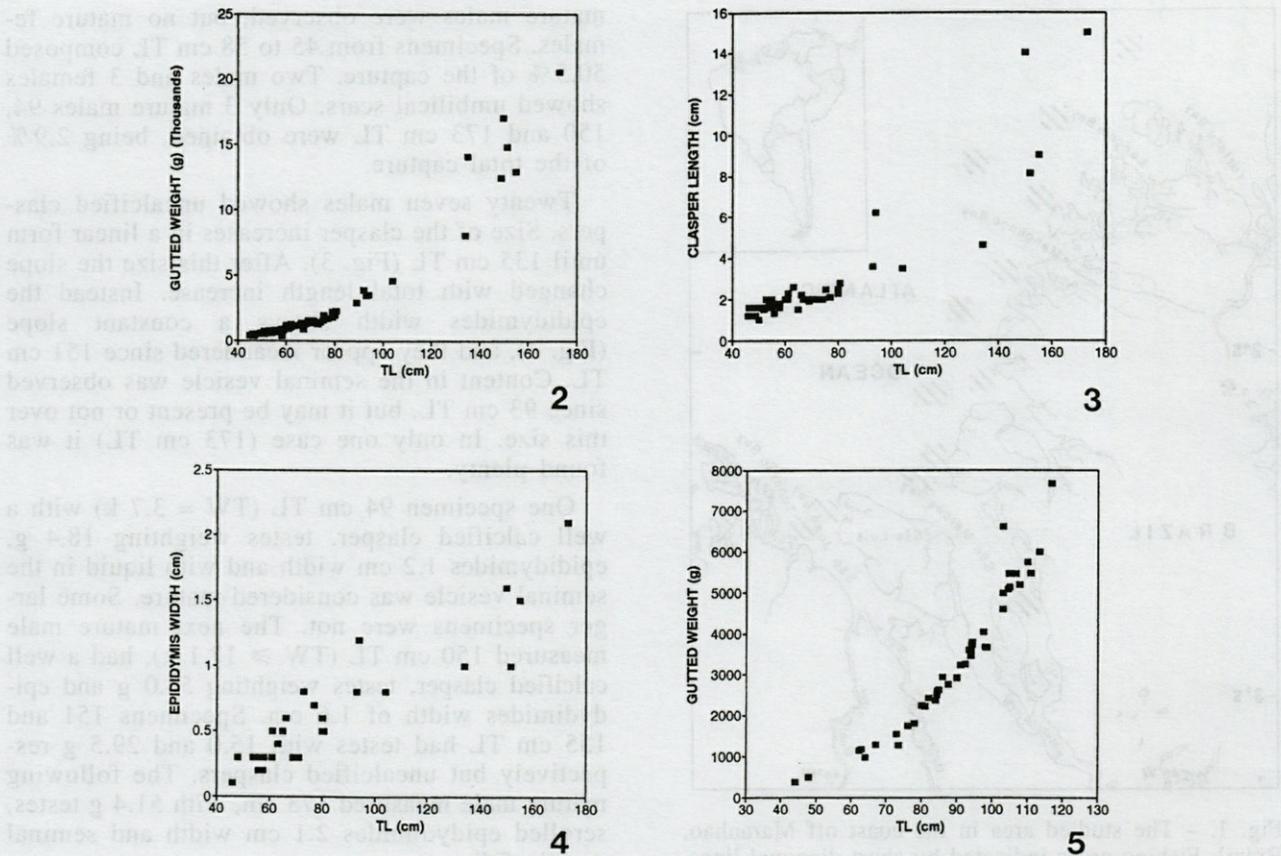


Fig. 2-5. – *S. lewini*, relationships between total length and gutted weight (2), clasper length (3), and epididymis width (4). *S. tudes*, Relationship between total length and gutted weight in males (5).

with $r = 0.99$ for $N = 44$ (Fig. 5).

For females the equation was $GW = 3.59 \times 10^{-3} \times TL^{3.058}$, with $r = 0.99$ for $N = 28$ (Fig. 6).

Until 90 cm TL ($N = 19$) most of males ($N = 16$, 84.2%) have uncalcified claspers and empty seminal vesicles. Over 90 cm TL, all specimens ($N = 25$) showed calcified claspers. The 3 stages in clasper development demonstrated by Stride *et al.* (1992) were observed here in spite of the lower number of specimens (Table I).

Testes weight ranged between 1.0 g (at 63 cm TL) and 67.0 g (at 117 cm TL) (Table II). Claspers measuring between 1.0 and 5.9 cm were always uncalcified; between 6.0 and 9.9 cm they were calcified or not (about 1.5 to 1 proportion), and from 10.0 to 13.4 cm they were always well calcified.

Width of epididymides is rather variable, though it increases regularly as specimens grows (Fig. 7). Until 90 cm TL width of epididymides ranged from 0.1 to 0.9 cm ($N = 18$, mean = 0.5 cm). Specimens with well calcified claspers since over 90 cm TL have epididymides ranging from 0.6 to 1.6 cm width ($N = 23$, mean 1.0 cm).

All specimens larger than 109 cm TL have epididymides over 1.0 cm width.

Presence of clear liquid in the seminal vesicle was observed at 80, 84 and 87 cm TL, but the characteristics of liquid changed since 90 cm TL, becoming opaque with white granulations and thick in some cases, agreeing with clasper development. Testes weight ranges from 1.0 to 67.0 g (Table II) being

Testes weight = $1.2678 \times 10^{-2} \times e^{0.0750 \times TL}$
with $r = 0.87$ for $N = 40$. If mean values of testes weight by length classes ($N = 10$) are utilized, the value of r increased to 0.93, being

$$\text{Testes weight} = 2.0692 \times 10^{-2} \times e^{0.0715 \times TL}$$

Total length – liver weight relationship is given by the equation

$$LW = 1.8809 \times e^{0.0433 \times TL}$$

with $r = 0.88$ for $N = 49$. The relatively low value of r is due to large variation of liver weight in mature specimens, already observed in *Carcharhinus porosus* and *S. tiburo* (Lessa 1986/87; Silva & Lessa 1991).

No macroscopic evidence of ovarian development was observed from 38 to 91 cm TL. Over

Table I. - *S. tudes*. Total length and clasper condition (N = 44).

Length classes (cm)	Clasper condition		Number of specimens
	% flexible	% rigid	
40 - 44	100	0	1
45 - 49	100	0	1
50 - 54	-	-	-
55 - 59	-	-	-
60 - 64	100	0	2
65 - 69	100	0	1
.....			
70 - 74	50	50	2
75 - 79	100	0	1
80 - 84	71	29	7
85 - 89	100	0	3
90 - 94	12	87	8
.....			
95 - 99	0	100	5
100 - 104	0	100	6
105 - 109	0	100	3
110 - 114	0	100	3
115 - 119	0	100	1

80 cm TL (W = 2.2 k) the ovary appears as a well defined organ (W = 2.2 g) with no vitellogenic oocytes. The nidamental gland is 0.4 cm width and the uteri threadlike. At 120 cm TL ovary weighted 46.0 g (Fig. 8). Larger ovary weights were noted in pregnant females.

Only one yellow oocyte (0.2 cm width) was observed at 85 cm TL (W = 3.5 k), with 60 whites (ovary weight 0.5 g, width 2.0 cm). Three vitellogenic oocytes (0.5 to 0.7 cm) were observed in a 91 cm TL female (W = 3.5 k), with ovary weighting 3.2 g, the nidamental width 0.9 cm and the uterus undeveloped weighting less than 1.0 g.

At 95 cm TL (TW = 4.0 k) the ovary weight was 5.4 g, with 3 vitellogenic oocytes 0.6 to 0.9 cm diameter, plus many no vitellogenic ones. The nidamental gland width was 1.7 cm, and the uterus was still threadlike.

A female measuring 96 cm TL (W = 4.4 k) had an ovary 5.9 g with 8 vitellogenic oocytes from 0.5 to 0.8 cm width. At this size the uterus shows indications of development, being tubular but still slightly vascularized.

Relationships between total length and the nidamental width (Fig. 9) show two stages, a first one without increased width until about 85 cm TL, and a second one, from about 90 cm TL, with

Table II. - *S. tudes*. Mean values of testes weight (N = 40) by total length classes.

Length classes (cm)	Testes weight (g)	Number of specimens
60 - 64	1.0	1
65 - 69	1.0	1
70 - 74	1.2	1
75 - 79	5.0	1
80 - 84	12.3	5
85 - 89	10.3	3
90 - 94	17.8	9
95 - 99	21.9	5
100 - 104	29.7	6
105 - 109	32.1	4
110 - 114	40.3	3
115 - 119	67.0	1

variable widths between 0.3 and 2.5 cm (Stride *et al.* 1992).

The smaller pregnant female, captured in December, was 115 cm TL. She carried 6 embryos (3 each sex) in the left uterus and 5 (3 males, 2 females) in the right one (Table III). The largest embryo in this female measured 17 cm TL. The largest embryos observed were carried by a female 120 cm TL captured on July. The ovary was 6.0 cm width, with 60 small no vitellogenic oocytes 0.3 cm width and 6 vitellogenic ones 1.1 cm width. Each uterus weighted 128 g with a width of 11 cm. The right uterus contained 2 failed eggs weighing 7.0 and 6.3 g, plus 3 female and 1 male embryos. The left one contained an aborted egg 10.1 g and 3 male and 2 female embryos (Table III).

The largest pregnant female measuring 120 cm TL was captured in March. The uterus contained developing eggs with a mean size 4.4 cm and weights of 125 g (left uterus) and 150 g (right uterus) (Table III). Ovary of this specimen weighted 46.0 g with around 20 vitellogenic oocytes 0.2 cm width, 2 with 3.1 cm diameter and numerous smaller ones.

Assuming that uterine eggs must be of a similar size to ripe ovaric eggs, we obtained the nutritive dependency index as $[44.2/(4.37^{**})^3] \times 1000 = 529.66$ (* Mean of 9 embryos from a 120 cm TL female; ** mean of uterine eggs of a 120 cm TL female).

Females with ova or embryos in uteri as well as maturing ovaries were captured in December

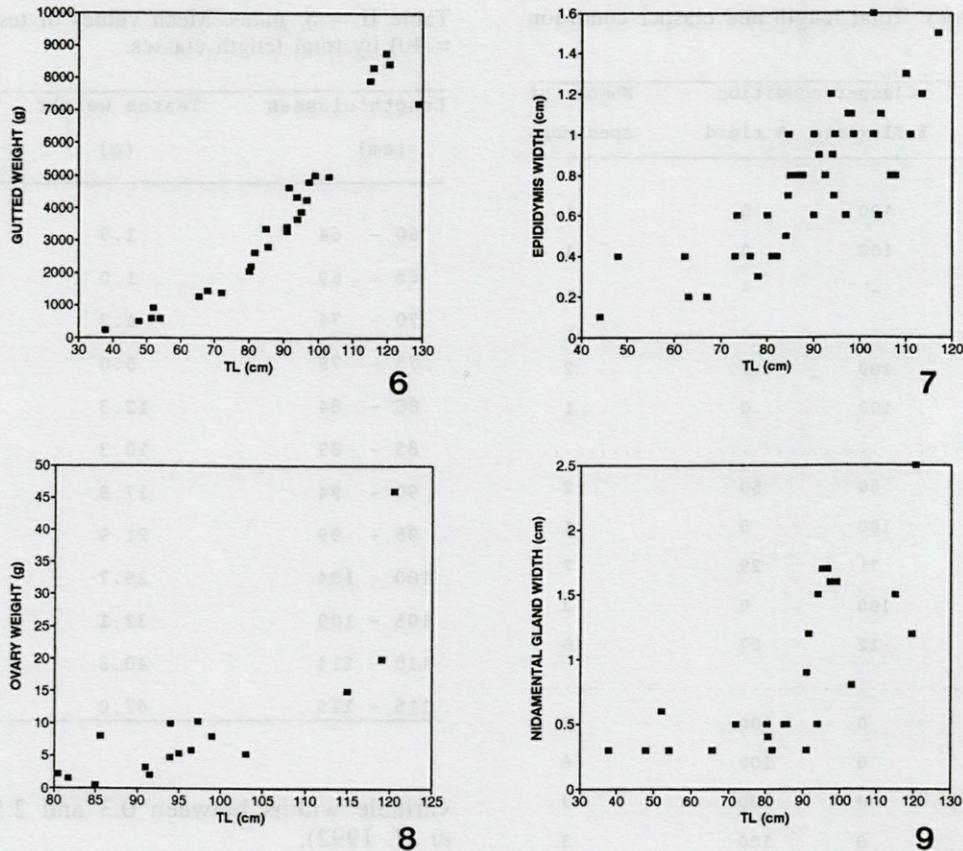


Fig. 6-9. – *S. tudes*, relationships between total length and gutted weight in females (6), epididymis width, N = 41 (7), ovary weight (8) and oviducal gland width, N = 24 (9).

1984 and April and July 1985, the former two dates within the rainy season.

Total length-liver weight relationship is given by the equation $LW = 0.8873 \times e^{0.05291L}$, with $r = 0.96$ for $N = 25$.

In both species the increase in liver weight involves two stages; the former with a slight increase, and a rapid growth after maturity onset.

DISCUSSION

Four hammerhead sharks make 18% of the total capture of the artisanal fishery at Maranhao (Lessa 1986). Most abundant is *S. tiburo*, which represents 10% (Silva & Lessa 1991; Lessa & Silva 1992).

The limited size range of *S. lewini* in the area (45-173 cm) is accompanied by a high degree of sexual segregation. Percentage of captures with only one sex is twice that observed in *Squalus acanthias* and *Schroedereichthys biviuis* in the

South Atlantic (Menni *et al.* 1979; Menni 1985, 1986). It appears from Stride *et al.* (1992) and the present data (see also Lessa & Menni 1994 and Menni & Lessa in press), that only a small part of a *S. lewini* population reaches the Maranhao coast. Klimley (1987) suggested that one of the causes of segregation in *S. lewini* would be feeding differences between sexes. Samples of the second half of 1984 showed a drastic sexual segregation not observed the following year. This agrees with the lack of a strong seasonality in the chondrichthyan community as a whole, though some aspects as presence of rare species and feeding seasonality are apparently loosely related to the rainy season. Community composition changes in different moments, as result of considerable in and outgoing of species. Permanent species changed in abundance, but appear organized in assemblages (clusters) with some temporal consistency. Particular combination of species (recurrent groups *sensu* Fager 1967; associations *sensu* Margalef 1977) consistently appear at different dates, but the replacing do not coincide with alternation of dry and rainy periods or other observable environmental regularity (Lessa & Menni 1994).

Table III. - *S. tudes*. feature of embryos (M : male, F : female).

Female 115 cm TL, W= 8,500 g			
LEFT UTERUS			
Sex	TL (cm)	TW (g)	W without vitellus (g)
M	14.2	16	15
M	14.5	16	15
M	15.2	15	14
F	13.6	20	15
F	14.6	18	15
F	15.0	17	15
RIGHT UTERUS			
M	14.3	16	15
M	14.4	17	15
M	15.5	18	17

Female 119.5 cm TL, TW= 9,200 g			
LEFT UTERUS			
Sex	TL (cm)	TW (g)	W without vitellus (g)
M	22.0	41.0	39.2
F	22.0	42.8	40.0
F	22.0	41.2	36.8
F	23.0	46.0	43.0
RIGHT UTERUS			
M	22.0	44.0	41.0
M	22.3	47.0	45.0
M	22.5	44.0	41.0
F	21.3	45.0	42.8
F	22.0	47.0	43.0

Stride *et al.* (1992) also observed low similarity between year occurrences and were unable to find seasonality patterns.

Sixteen hauls (66.7%) were composed by one sex against 8 with both sexes, with the same number of individuals of each sex; in the Gulf of Mexico, instead, males greatly outnumbered females (Branstetter 1981).

Maximum size of this species has been reported about 370-420 cm TL (Compagno 1984), 295 cm TL (male, Bass *et al.* 1975) 316 cm TL (female, Stevens & Lyle 1989) and 300 cm TL (Branstetter 1990). Our smaller specimen was a 45 cm TL female, slightly under the minimum (46.8 cm TL) reported by Stevens & Lyle (1989). It is also smaller than the smallest free swimming indivi-

duals recorded (Wakabashi & Iwamoto 1981) but agreeing with the known size at birth about 40-50 cm TL (Clarke 1971; Bass *et al.* 1975). In our samples, specimens between 47.6 and 55.6 cm TL still have umbilical scars.

Samples gathered at Maranhao are mainly composed by juveniles. This situation is also reported by Stride *et al.* (1992), in spite of the use of gillnets with larger mesh size (180-300 mm) (90 specimens, mean size 115.2 cm). This does not appear to be a sampling artifact; Hoff & Musick (1990) stated that as an adult, *S. lewini* occupies offshore waters more commonly than coastal waters (Clarke 1971, Klimley 1981, Branstetter 1987). Ninety one percent of the specimens examined by Stevens and Lyle (1989) were smaller than 150 cm TL and immature. All our females were in this stage as well as 94.3% of males.

No mature females were captured. Three mature males measured 94 cm TL (W = 3.7 k), 150 cm TL (W = 17 k) and 173 cm TL (W = 21.3 k). The largest immature male measured 155 cm TL (W = 3.6 k). Reported sizes of male first maturity are 145 to 165 cm TL (Bass *et al.* 1975) and 140 to 160 cm TL (Stevens & Lyle 1989). These authors cited the smallest mature specimen measuring 135 cm and the largest immature measuring 165 cm TL. Although mature specimens are few, it appears that maturity size of males at Maranhao are smaller than in other areas. Data for males (Stride *et al.* 1992) agree with current information, but data concerning females show different results. Available data do not allow the identification of the three steps in clasper development as observed for example in *Isogomphodon oxyrinchus*, *Carcharhinus porosus* (Lessa 1986; 1986/87) and *S. tiburo* (Silva & Lessa 1991).

Stride *et al.* (1992) examined *S. lewini* off the coast of Maranhao finding gravid females measuring 140 cm TL (6 embryos) and 190 cm TL (5 embryos). This is a considerable smaller size than reported by Compagno (1984, 212 cm TL) and Branstetter (1987, 250 cm TL). Litter sizes were also smaller at Maranhao, with 5 and 6 embryos, against 15 to 31 reported by Compagno (1984).

The available information shows that *S. lewini* reaches maturity at smaller sizes in Maranhao than in other areas, pointing to population differences in development along the distribution range. Lack of data about trophic condition of the environment at the time of fishing renders adventurous to advance an hypothesis based on local productivity (which is presumed high), or on food availability. In the latter case, it should be noted that both *S. tiburo* and *S. lewini* restricted themselves to a small part of the large number of apparently available preys.

Interpopulation size-reproductive differences are well known in *Squalus acanthias* (Ketchen

Table IV. – Reproductive stages in *S. tudes* from Maranhao and Trinidad. Measurements in cm, weights in K.

	Maranhao		Trinidad
	This paper	Stride et al. (1992)	Castro 1989
Total range males	44-117	43-122	[108] ¹
Total range females	37-129	45-132	-
> immature male	85	90	79
< mature male	~90	82	80
> immature female	91	~90 ²	92
First ovaric eggs at	80.5	-	86
Vitellogenic eggs			
appear at	85	104	98
> female without eggs	91	-	92
< gravid female	115	101	98.7
Maximum size nid. gland	2.5	2.3	3.0
Embryos size	13.6-23	8-34	23/30
Litter size	8-9	5-19 ³	5/12
Mother size	115-119	101-132	-
Pregnancy observed	March-July-Dec.	June-July/Oct-Nov./ Jan.-April	-
> free swimming			
juvenile	48 ⁴	32 - 33	32-33 ⁵
> male length/weight	117/8.2	-	121/8.7
> female length/weight	129/7.2	-	120/9.0

¹ Average size of adults. ² First maturity calculated at 92 cm (males) and 115 cm (females). ³ Significantly correlated with mother size. ⁴ With umbilical scars. ⁵ Size at birth 30 cm.

1972). Comparison of vital statistics of this species in the southwestern Atlantic (Menni 1985) shows that: – number of embryos by litter (3-14), is similar to the northeastern Pacific (2-13) and northeastern Atlantic (2-15), but the mean (7.03) is closer to the eastern Pacific (7.3; 6.2) than to the northeastern Atlantic (5.4). – Females minimum maturity length (70 cm, based on eggs or embryos presence) is smaller in this population than in other reported by Ketchen (1972; 74 to > 95 cm). – Maximum length of immature females is also smaller (74 against 80 to 114 cm). – Largest female (95 cm) was smaller than in other areas (108 to < 135 cm).

Along the Brazilian coast, differences in biological traits have been observed in several species. In *Rhizoprionodon lalandi*, while females mature at 49 cm off Maranhao, Ferreira (pers. comm.) mentioned 50-60 cm for Rio de Janeiro, and Compagno (1984) 54 cm. Moreover, 27 cm size embryos from Maranhao were developed enough to suggest a birth size about 30 cm. Compagno (1984) stated 33-34 cm for sizes at this stage and the figure for Rio de Janeiro is 34 cm.

It must be noted that water temperatures off Rio de Janeiro are between 15 and 18 °C against 27-30 °C at Maranhao (Menni & Lessa in press).

The largest male of *C. acronotus* obtained off Maranhao was smaller than that reported by Schwartz (1984) from North Carolina but the largest female (170 cm TL) was larger than that observed there (154 cm TL). Both male and female seem to mature at smaller sizes in Maranhao, where male maturity was observed at 78 cm TL against 110 cm TL off North Carolina, and the smaller pregnant female measured 110 cm TL against 120 cm TL.

Geographic variation in reproductive traits is known in populations of *S. tiburo* only separated by 3 latitudinal degrees (Parsons 1993). Differences were observed in size and age at maturation, time of fertilization, rate of embryonic development, size at birth, gestation period, incidence of infertility, and energetic investment in offspring. Differences in timing of reproductive events are related to latitudinal differences in seasonal temperature and photoperiod (Parson 1993). This au-

thor stated that variation in reproductive styles are not easily explained, and examined food limitation (see above), selective predation and temperature as possible factors, without reaching a conclusion. Answer to these questions surely will result from a detailed ecological analysis of zonal productivity related to fish populations and genetic approaches.

Previous work on *S. tudes* in Maranhao based in larger samples shows size ranges rather similar to those observed here, with a sexual ratio also sided to the males (2.44 :1). Calculated sizes of first maturity were 92 cm TL for males and 115 cm TL for females. The number of embryos were 5-19 for mother sizes between 101-132 cm TL) with an $r = 0.76$, $P < 0.05$) (Stride *et al.* 1992).

The most particular aspect of the biology of *S. tudes* in the Maranhao area is that, in spite of the low number of specimens, both sexes occur in near all stages of the sexual cycle. Instead, Castro (1989) reported that in spite of hundreds of golden hammerheads seen, gravid females were seldom collected during this surveys, or seen in the market. Reproductive stages of *S. tudes* from Maranhao show similar traits to those described for the same area (Stride *et al.* 1992) and for the Trinidad population (Castro 1989) (Table IV). Anyway, females in Maranhao are somewhat larger than in Trinidad (132 against 122 cm). Larger females were also observed in southern Brazil (Sadovsky 1965). Male sizes are quite similar. Slightly larger embryos were also observed (34 against 30 cm) and the number of embryos, which is correlated with mother size, is also largest (19 against 12) (Stride *et al.* 1992).

Stages of nidamental gland development are very similar in both our and Trinidad samples (Fig. 9; and Castro 1989, Fig. 4). Also, clasper development is rather similar, though full calcification is reached at larger sizes in Maranhao. While 98% of well calcified clasper in Trinidad were seen in males from 80 cm TL, that percentage is reached since 90 cm TL in Maranhao.

Pregnancy in Maranhao has been observed during almost the whole year, including January to April, June and July, and October, November and December (Stride *et al.* 1992, and original data). The nutritive dependency index has a value not far from the mean reported by Otake (1990) for a few placental species.

Off the Orinoco Delta, *S. tudes* and *C. porosus* are the most common sharks in coastal waters less than 40 m depth. Also common are *S. media* and *S. tiburo*, which are captured together. *S. lewini* and *S. mokarran* were caught occasionally (Castro 1989). Within the Maranhao chondrichthyan community, at similar depths, *C. porosus* and *S. tiburo* are the dominant sharks. Besides, *S. lewini* is

occasional and *S. mokarran* is rare (Lessa & Menni 1994; Menni & Lessa in press).

Sharks have been rarely studied from the scope of community ecology (Lessa & Menni 1994; Menni & Gosztanyi 1982; Muñoz Chápuli 1985a 1985b; Stride *et al.* 1992). A fossil chondrichthyan assemblage in tropical conditions from the Miocene of France (Bessedick 1984), is similar to the Maranhao community in the presence of *Aetobatus*, *Dasyatis*, and particularly the restricted distributed *Isogomphodon* (Lessa & Menni 1994). In the Maranhao community *Isogomphodon oxyrhynchus*, though not closely associated with the other species, has a constant presence and is an important part of the community in terms of weight. These aspects point to the possibility of a similar organization of shark communities in shallow coastal environments in the tropics.

ACKNOWLEDGMENTS – The authors deeply thanks C.E. Boeckmann, M. Menni and S.E. Gómez for technical help, and two anonymous referees for interesting constructive criticism.

REFERENCES

- Barletta M, Correa MFM 1989. Chondrofauna da complexo estuarino da Baía de paranagua e adyacencias, PR – Brasil. Levantamento e produtividade pesquera. Res. IV Reuniao Grup. Trab., Tamandaré : 24.
- Barthem RB 1985. Ocorrencia, distribuicao e biologia dos peixes da Baía de Marajo, estuario amazonico. *Bol. Mus. Paraense Emilio Goeldi*, Zool. 2 (1) : 49-69.
- Bass AJ, D'Aubrey JD, Kistanasamy N 1975. Sharks of the east coast of southern Africa. III. The families Carcharhinidae (excluding *Mustelus* and *Carcharhinus*) and Sphyrnidae. *Oceanogr. Res. Inst. (Durban), Invest. Rep.* 38 : 1-100.
- Bessedick N, Aguiler JP, Capetta H, Michaux J 1984. Le climat du Néogène dans le sud de la France, d'après l'analyse de faunes (Rongeurs, Sélaciens) et des flores polliniques. *Paléobiologie Continentale*, Montpellier 14 (2) : 181-190.
- Bezerra MA, Furtado Neto MAA, Gadig OFB 1991. Nota sobre algunos tubaroes da costa norte e nordeste do Brasil. *An. Acad. nordestina Zool.* 3 (3) : 301-314.
- Branstetter S 1981. Biological notes on the sharks of the north central Gulf of Mexico. *Contrib. Mar. Sci.*, 24 : 13-34.
- Branstetter S 1987. Age, growth and reproductive biology of the silky shark *Carcharhinus falciformis* and the scalloped hammerhead *Sphyrna lewini* from the northwestern Gulf of Mexico. *Environm. Biol. Fish.* 19 : 161-73.
- Branstetter S 1990. Early life-history implications of selected carcharhinoid and lamnoid sharks of the Northwestern Atlantic. In *Elasmobranchs as living resources: advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries*, Edited by

- Pratt H., SH Gruber & T Taniuchi. NOAA Tech. Rept. NMFS 90 : 17-28.
- Carneiro MH, Vooren CM 1986. Identificacao de caoas e arraia nos desembarques da pesca industrial em Rio Grande - RS. Res. II Reuniao Grup. Trab., Maranhao.
- Castro JI 1989. The biology of the golden hammerhead, *Sphyrna studes*, off Trinidad. *Environm. biol. fish.* 24 (1) : 3-11.
- Cervigon F 1966. Los peces marinos de Venezuela, I. Monog. Ner. 11, Fund. La Salle Cienc. nat., 436 p., Caracas.
- Clarke TA 1971. The ecology of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*, in Hawaii, 1971. *Pacific Sci.* 25 : 133-145.
- Compagno LJV 1984. FAO species catalogue. Sharks of the world. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 2. Carcharhiniformes. FAO Fish. Synop., 125 (4) Pt. 2 : 251-655.
- Fager EW 1967. Determinations and analysis of recurrent groups. *Ecology* 38 (4) : 586-595.
- Gadig OBF, Furtado Neto MAA, Bezerra MA 1991. Observacoes em tubaroes-martelo, *Sphyrna Rafinesque*, 1810 (Chondrichthyes, Sphyrnidae) do litoral norte/nordeste do Brasil. Res. II Symp. oceanogr. Inst. oceanogr. Univ. Sao Paulo : 10.
- Garrido Martins-Juras LA, Juras AA, Menezes NA 1987. Relacao preliminar dos peixes da Ilha de Sao Luis, Maranhao, Brasil. *Rev. bras. Zool.* 4 (2) : 105-113.
- Guedes D, Koike J, Vasconcelos Filho AL, Silva JSL 1989. Levantamento da ictiofauna de Pernambuco e estados vizinhos. Res. IV Reuniao Grupo Trab. Tub. y arraia, Tamandaré, Brasil : 13.
- Hoff TB, Musick JA 1990. Western North Atlantic shark fishery management problems and informational requirements. In Elasmobranchs as living resources : advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries, Edited by Pratt HL, SH Gruber & T Taniuchi. NOAA Tech. Rept. NMFS 90 : 455-472.
- Ketchen KS 1972. Size at maturity, fecundity, and embryonic growth of the spiny dogfish (*Squalus acanthias*) in British Columbian waters. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 29 : 1717-1723.
- Klimley AP 1981. Grouping behavior in the scalloped hammerhead. *Oceanus* 24 (4) : 65-71.
- Klimley AP 1987. The determinants of sexual segregation in the scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini*. *Environm. biol. Fishes* 18 (1) : 27-40.
- Lessa RP 1986. Levantamento faunístico dos elasmobrânquios (Pisces, Chondrichthyes) do litoral Ocidental do Estado do Maranhao. *Bol. Lab. Hidrobiol.* 7 : 27-34.
- Lessa RP 1987. Contribuicao ao conhecimento da biologia de *Carcharhinus porosus* Ranzani, 1839 (Pisces, Chondrichthyes) das reentrancias maranhenses. *Acta Amazonica* 16/17 : 73-86.
- Lessa RP, Menni RC. 1994. The chondrichthyan community of Maranhao : 138-172. In Proc. VI Conf. Indo-Pacific Fishes, Faculty of Fisheries, Kasetsart Univ., Bangkok.
- Lessa RP, Silva TC 1992. Fecundação e ciclo reprodutivo do cação-martelo *Sphyrna tiburo* (Linnaeus, 1758) do Norte do Brasil. *Rev. Bras. Biol.* 52 (4) : 533-545.
- Lessa RP & Vooren CM. 1982. Elasmobranch life cycles and the human factor in the coastal waters of South Brazil. *Atlantica* 5 (2) : 71 (summary).
- Margalef R 1977. Ecología. Eds. Omega, Spain, 951 p.
- Menni R 1976. Presencia de *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834) en el Uruguay (Chondrichthyes, Sphyrnidae). *St. Neotrop. fauna environm.* 11 (4) : 199-203.
- Menni RC 1985. Distribución y biología de *Squalus acanthias*, *Mustelus schmitti* y *Galeorhinus vitaminicus* en el Mar Argentino en Agosto-Setiembre de 1978 (Chondrichthyes). *Rev. Mus. La Plata (NS) Zool.* 13 (138) : 151-207.
- Menni RC 1986. Shark biology in Argentina : a review. In Indo-pacific fish biology. Edited by T. Uyeno et al. (eds) Ichth. Soc. Japan, Tokyo : 426-436.
- Menni RC, Hazin FHV, Lessa RP. 1995. Occurrence of the night shark *Carcharhinus signatus* and the pelagic stingray *Dasyatis violacea* off northeastern Brazil. *Neotropica* 41 (105-106) : 105-110.
- Menni RC, Lessa RP. The chondrichthyan community of Maranhao. II. Biology of species. *Acta Zool. Lilloana* (In press).
- Menni RC, Lessa RP. 1995. Occurrence of the sandbar shark, *Carcharhinus plumbeus* (Chondrichthyes, Carcharhinidae) off northeastern Brazil. *Chondros* 6 (1) : 1-3.
- Menni RC, Gosztonyi AE 1982. Benthic and semidemersal fish associations in the Argentine Sea. *Studies Neotrop. fauna environm.* 17 : 1-29.
- Menni RC, Gosztonyi AE, Lopez HL 1979. Sobre la ecología y biología de *Halaelurus bivius* (Chondrichthyes, Scyliorhinidae). *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat., Ecol.* 2 (3) : 71-88.
- Menni RC, Ringuet RA, Aramburu RH 1984. Peces marinos de la Argentina y Uruguay. Reseña historica. Clave de familias, generos y especies. Catálogo crítico, Ed. Hemisferio Sur, 359 p.
- Mora O, de Amorim AF, Fedelle L, Arfelli CA 1991. Estado actual de la pesca de tiburones pelágicos en el Uruguay y Brasil. Res. Encuentro Nac. Pesca e Acuic., Santos, S.P., Brasil : 26.
- Muñoz-Chapuli R 1985a. Análisis de las capturas de escualos pelágicos en el Atlántico nororiental (15°-40°N). *Inv. Pesq.* 49 (1) : 67-79.
- Muñoz-Chapuli R 1985b. Análisis de las capturas de escualos demersales en el Atlántico NE (27°-37° N) y el mar de Alborán (Mediterraneo occidental). *Inv. Pesq.* 49 (1) : 121-136.
- Parsons G. 1993. Geographic variation in reproduction between two populations of the bonnethead shark, *Sphyrna tiburo*. *Environm. biol. fish.* 38 : 25-35.
- Otake T 1990. Classification of reproductive modes in sharks with comments on female reproductive tissues and structures. In Elasmobranchs as living resources : advances in the biology, ecology, systematics, and the status of the fisheries, Edited by Pratt HL, SH Gruber, T Taniuchi. NOAA Tech. Rept. NMFS 90 : 111-130.
- Pratt HL 1993. The storage of spermatozoa in the oviducal glands of western North Atlantic sharks. *Environm. biol. fishes* 38 : 139-149.
- Sadowsky V 1965. The hammerhead sharks of the littoral zone of Sao Paulo, Brazil, with the description of a new species. *Bull. Mar. Sci.* 15 : 1-12.

- Sadowsky V, De Amorim AF, Arfelli CA, Gadig OBF. 1986. Composição da fauna de peixes cartilaginosos pelágicos do nordeste e sul do Brasil. Res. II Reuniao Grup. Trab., Maranhao.
- Schwartz FJ 1984. Occurrence, abundance, and biology of the blacknose shark, *Carcharhinus acronotus* in north Carolina. *Northeast Gulf Science* 7 (1) : 29-47.
- Silva TC, Lessa RP 1991. Sexual development of the bonnethead shark *Sphyrna tiburo* (Linnaeus, 1758) in northern Brazil (Maranhao). *Rev. Bras. Zool.* 51 (4) : 747-754.
- Stevens JD, Lyle JM 1989. Biology of three hammerhead sharks (*Eusphyra blochii*, *Sphyrna mokarran* and *S. lewini*) from northern Australia. *Austr. J. Mar. Freshwater Res.* 40 (2) :1-15.
- Stride RK 1992. Diagnostico da pesca artesanal marinha do Estado do Maranhao. Publ. Projeto Pesca Artesanal, Univ. Fed. Maranhao, 2 : 1-205.
- Stride RK, Da Silva Batista V, Raposo LAB 1992. Pesca experimental de tubarao com redes de emalhar no litoral maranhense. Publ. Projeto Pesca Artesanal, Univ. Fed. Maranhao, 3 : 1-160.
- SUDENE (Northeastern Development Authority) 1983. Avaliação do potencial de tubarao da Costa Nordeste do Brasil. Série Brasil, Estudos de Pesca, Recife, 10 : 31 p.
- Tomas ARG, Tutui SLS, Teixeira M, Marceniuk AP, Christol Dos Santos K. 1991. Cações pelágicos nos desembarques da pesca do camarao rosa do estado de Sao Paulo. Encontro Nac. Pesca e Aquic., Santos, S.P. : 33.
- Wakabayashi K, Iwamoto T 1981. Schooling of the scalloped hammerhead shark, *Sphyrna lewini*, in the Gulf of California. *Fish. Bull.* 79 (2) : 356-359.

Reçu le 5 octobre 1994; received October 5, 1994
Accepté le 7 décembre 1994; accepted December 7, 1994

DÉCOMPOSITION DE LA MATIÈRE ORGANIQUE DANS LE SOL DE DEUX ÉCOSYSTÈMES FORESTIERS (PARC NATUREL DE MONTSENY, ESPAGNE)

I. Abondance, biomasse et distribution des microarthropodes

*Decomposition of the organic matter in two forest ecosystems
(Natural Park of Montseny, Spain)*

I. Abundance, biomass and distribution of the soil microarthropods

P. ANDRES*, F. ATHIAS-BINCHE**

* CREA, Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Bellaterra, Barcelona, Espagne

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

MICROARTHROPODES
DÉCOMPOSITION
SOL
CHÊNAIE
HÊTRAIE
CLIMAT MÉDITERRANÉEN

RÉSUMÉ. – Cet article présente la première partie d'un travail concernant l'étude de l'importance des Acariens Oribates dans les réseaux trophiques du sol en chênaie et hêtraie méditerranéennes. Il porte sur l'évolution annuelle des abondances, des biomasses et de la distribution verticale de la mésofaune, classée par grands groupes taxonomiques ou trophiques. Le sol a été étudié à trois niveaux : litière fraîche (L), couche de fermentation (F) et horizon organique (S). L'évolution temporelle de l'apport de feuilles, leur rythme de décomposition, la capacité trophique du milieu, l'incidence saisonnière de la sécheresse et la structure physique du sol sont les facteurs qui déterminent la richesse et la distribution spatiale de la faune.

MICROARTHROPODS
DECOMPOSITION
SOIL
GREEN OAK WOOD
BEECH WOOD
MEDITERRANEAN CLIMATE

ABSTRACT. – This paper represents the first part of a larger work concerning the importance of the oribatid mites in the edaphic trophic chains of two forests (holm-oak and beech woods) under Mediterranean conditions. We offer here the data relating to annual changes of abundance, biomass and vertical distribution of the mesofauna sorted according taxonomic and trophic criteria. The soil was divided into three layers : fresh fallen leaves (L), fermentation layer (F) and organic horizon (S). Rate of leaf input, dynamics of decomposition, environmental trophic supply, physical structure of the soil and seasonal drought constitute the factors determining the richness and the spatial arrangement of the fauna.

INTRODUCTION

Les sous-systèmes édaphiques forestiers en climat tempéré hébergent l'une des communautés terrestres parmi les plus diversifiées. Du fait de la rareté des organismes autotrophes, la nécromasse apportée par la végétation constitue la principale entrée d'énergie du sous-système sol. La litière et les 2-3 premiers cm de l'horizon supérieur logent entre 80 et 95% de la mésofaune édaphique (Athias-Binche 1977 ; Petersen et Luxton 1982). Bien que la litière puisse être totalement décomposée par la seule action des enzymes microbiens (Arpin *et al.* 1980), la mésofaune exerce un effet catalytique sur l'activité des colonies microbiennes, soit par stimulation de leur taux de renouvellement (Macfadyen 1974, *in* Seas-

tedt and Crossley 1980), soit par réduction de leur activité en cas de surpâturage (Moore *et al.* 1985). À cet effet sur les colonies de décomposeurs primaires, il faut ajouter l'action directe de la trituration des feuilles mortes dont la conséquence est l'accroissement de la surface foliaire exposée aux attaques fongiques ou bactériennes (Wallwork 1970). De plus, l'apport de matières fécales, des cadavres et des mues auraient une importance décisive sur la structure physique des sols (Webb 1977 ; Ponge 1990). La modification des abondances, des biomasses ou de la démographie de chaque taxon et, en définitive, de la pyramide trophique ou de l'activité de la mésofaune, a des effets variables sur le bilan global de nutriments, qui vont depuis la stimulation de la minéralisation, jusqu'à leur immobilisation dans le profil du sol (Teuben et Roelofsma 1990).

Tabl. I. – Caractéristiques des sols des deux parcelles étudiées. pH mesuré dans l' eau. MO : matière organique; N : azote total; eg : éléments grossiers; s : sable; l : limon; a : argile.

Soil characteristics from the two studied plots. pH measured in water. MO : organic matter; N : total nitrogen; eg : coarse elements; s : sand; l : silt; a : clay.

Chênaie								
Profondeur (cm)	pH	%mo	%N	C/N	%eg	%s	%l	%a
0-5	5,31	16,6	0,5	20,0	69,8			
5-30	4,59	4,5	0,2	11,0	45,1	49	33	18,2
30-50	4,63	3,4	0,2	9,6	36,1	47	37	16,3
50-70	4,66	3,3	0,2	9,3	41,3	49	36	13,7

Hêtraie								
Profondeur (cm)	pH	%mo	%N	C/N	%eg	%s	%l	%a
0-5	5,6	27,4	0,8	19	13,0	77	8,0	14,0
5-30	4,9	6,4	0,2	16	8,2	81	8,7	11,8
30-50	4,9	3,6	0,1	15		75	9,4	12,8
50-70	5,1	2,3	0,1	14	25,0	78	7,9	11,8

Dans les écosystèmes méditerranéens, la densité et l'activité de la mésofaune et, par conséquent, son incidence sur les processus de dégradation, sont conditionnées par l'alternance des périodes sèches et humides plutôt que par les propriétés nutritionnelles du substrat. À grands traits, l'activité des microarthropodes est saisonnière et présente son minimum coïncidant avec le déficit hydrique estival. Parmi les taxa les plus abondants, les Collembolés sont incapables de survivre à l'état actif pendant l'été, qu'ils passent, soit à l'état d'œuf, soit en anhydrobiose (Poinsot-Balaguer et Sadaka 1985), tandis que le cycle de vie des Cryptostigmata est synchronisé aux oscillations annuelles de l'environnement, dont il dépend plutôt que des facteurs intrinsèques des populations, tels que les rapports inter et intraspécifiques (Asikidis et Stamou 1992).

Le présent travail, qui rassemble les résultats d'un échantillonnage annuel dans les sols d'une chênaie et d'une hêtraie, expose une image de l'évolution spatio-temporelle de la mésofaune dans le profil édaphique. Il constitue le premier d'une série de travaux concernant l'étude du rôle des Oribates dans les réseaux trophiques du sol.

DESCRIPTION DES PARCELLES D'ÉTUDE

Les prélèvements ont été réalisés dans 2 zones forestières du Parc Naturel du Montseny (Barcelona, Espagne), dans la cordillère pré-littorale Catalane. La parcelle de hêtraie, avec une pente générale de 8°, se trouve à une altitude de 1 170 m avec une orientation SW et sur un substrat de leucogranite. La végétation appartient à l'association de l'*Helleboro-Fagetum* (Bolòs 1983). Seul le Hêtre (*Fagus sylvatica*) est présent

et la strate herbacée n'est représentée que par *Anemone nemorosa*. Le profil du sol est du type ABC, de 50 cm de profondeur. En surface, on peut distinguer : (a) un horizon A₀₀ (0-5 cm) contenant des restes de feuilles de Hêtre bien identifiables, (b) un horizon A₀ (5-7 cm) coprogène, très actif biologiquement et riche en micéliums sur des feuilles dans un état de décomposition très avancé, et (c) un horizon A₁₁ (7-30 cm) sablonneux et riche en matière organique. L'humus est du type moder forestier.

La parcelle de chênaie se situe à 860 m, orientée au SE et avec une pente de 9°, sur un substrat schisteux. La végétation appartient à l'association du *Quercetum mediterraneo-montanum* (Braun-Blanquet in Bolòs 1983), avec une strate monospécifique de Chêne vert (*Quercus ilex ilex*). Le sol est du type ABC de profondeur variable (jusqu'à 60 cm). Les couches superficielles incluent : (a) un horizon 0 (1-3 cm) constitué par des feuilles de Chêne très finement morcelées, (b) un horizon A (0-10 cm) poreux, sablonneux, riche en racines fines et d'activité biologique moyenne et (c) un horizon 2B_w (13-50 cm) poreux, sablonneux-limoneux, apparemment non organique, contenant des micéliums et quelques racines minces. Les principales caractéristiques du sol des deux parcelles figurent au tableau I.

MÉTHODES

L'échantillonnage a duré un an, avec une périodicité de 15 jours dans chaque parcelle. Chaque échantillon était composé de 7 relevés pris au hasard dans 2 parcelles de 10 × 20 m² (l'une dans la hêtraie, l'autre dans la chênaie). Chaque relevé a été séparé en 3 couches, dont les 2 plus superficielles (L et F) intègrent l'horizon strictement organique A₀, la 3^e (S), la plus profonde, appartenant à horizon organo-minéral A₁. Ainsi, la couche L est composée par la litière de l'année, à peine altérée; la couche F correspond à la couche de fermentation et la couche S inclut les 10 premiers cm du sol au-dessous de la couche F. Les couches L et F de la hêtraie et la L de la chênaie ont été prélevées avec des cadres métalliques (10 × 10 cm²). Pour les autres couches, on a employé une sonde carrée (5 × 5 cm de côté et 10 cm de profondeur). À chaque prélèvement (à midi), on a noté la température entre les couches L et F et au centre de la couche S. La teneur en eau de chaque couche a été mesurée au laboratoire par la différence entre la masse humide et sèche (en étuve, à 50 °C) des échantillons.

L'état de décomposition de la litière des couches L et F a été estimé à partir des rapports C/N et E₄/E₆. Le rapport C/N de la fraction foliaire de la litière permet d'évaluer l'activité de nitrification de la totalité de la matière organique et non seulement ses formes hydrosolubles, comme le rapport E₄/E₆ ou rapport entre les dilutions aqueuses des acides humiques et fulviques à 465 et à 565 μm. L'absorption de lumière des substances humiques augmente avec le niveau de condensation (en poids moléculaire) de leurs structures cycliques (rapport entre le carbone contenu dans les groupes aromatiques et dans les chaînes aliphatiques avec le carbone total). De faibles valeurs indiquent une forte concentration en substances aromatiques (phase

de complexation d'après Stevenson 1982). Par contre, les rapports élevés sont dûs, soit à une plus grande concentration de produits aliphatiques, soit à un bas niveau de polymérisation (ce qui correspond à une phase d'altération plus précoce dans la chronologie de la formation de l'humus), soit à une forte proportion de substances préhumiques (tannins, phénols, etc.).

L'extraction des animaux a été réalisée en entonnoirs de Berlese-Tullgren; le tri est opéré sous loupe binoculaire au niveau des grands taxons et par groupes trophiques. On a groupé les taxons, selon leurs préférences alimentaires, d'après plusieurs auteurs (Weygoldt, 1969 in Wallwork 1976; Bachelier 1971 et 1978; Usher 1971; Richards 1974; Coineau 1974; Fletchmann 1975; Wallwork 1976; Demange 1979; Athias-Binche 1981; Athias-Binche et Saulnier 1986; Schaefer 1990; Gunn et Cherrett 1993) en : prédateurs (Pseudoscorpions, Araignées, Zéconidés, Gamases, Alicorhagidés, Rhagididés, Bdellidés, Labidostomes, Stigmatoidés, Raphignatoidés, Thrombidions, Chilopodes et larves de Coléoptères), décomposeurs et fungivores sensu lato (Isopodes, Epicridés, Uropodes – régime sous discussion : il s'agit d'animaux biolytiques –, Rhodacaridés, Nanorchestidés, Eupodidés, Tydeidés, Acaridés, Oribates, Diplopodes, Pauropodes, Protoures, Collembolles, Diploures, Psocoptères, Coléoptères et larves de Diptères) et phytophages (Symphytes, Tysanoptères et Hémiptères).

Les biomasses ont été obtenues par pesée directe des animaux les plus grands, libérés de leurs contenus intestinaux après 7 j à jeun. Pour les animaux les plus petits, on a estimé les biomasses à partir des valeurs recueillies dans la littérature (McBrayer et Reichle 1971; Lebrun 1965, Edward 1967 et Ghilarov, 1969 in Wallwork 1971, Athias-Binche et Saulnier 1986).

Les densités ont été exprimées soit par la moyenne arithmétique (en nombre d'animaux/m²) des 7 relevés de chaque échantillon, soit par celle de la totalité des relevés de l'année dans le cas des moyennes annuelles. La variabilité des densités le long de l'année a été calculée au moyen du coefficient de variation ($CV = 100s/x$, avec s l'écart-type; x la moyenne arithmétique) des densités moyennes des échantillons de l'année (21 dans la hêtraie, 23 dans la chênaie).

L'évolution de la distribution verticale de chaque groupe de la mésofaune a été quantifiée par l'indice de distribution verticale d'Usher (1971) : $M = \sum d_i n_i / N$, avec d_i la distance en cm depuis le centre de chacun des 3 niveaux jusqu'à la surface du niveau L; n_i la densité du groupe dans chaque niveau; N la densité totale du groupe dans le profil. Les valeurs de M correspondent donc à la profondeur (en cm) à laquelle se trouverait le centre du nuage théorique que décrirait chaque groupe dans l'espace.

RÉSULTATS

Le climat édaphique

La température des sols, aussi bien en surface (entre L et F) qu'au centre de la couche S suit un rythme saisonnier (Fig. 1). L'amplitude ther-

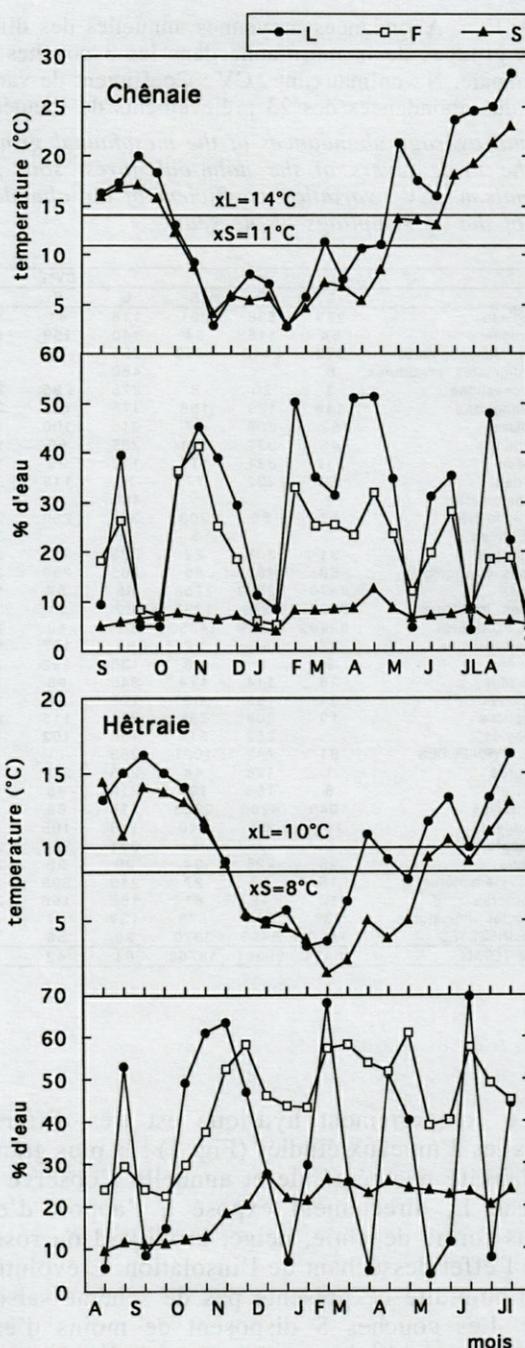


Fig. 1. – Température relevée à midi dans la litière (L) et dans la couche S et pourcentage d'eau dans les couches L, F et S, dans la chênaie et dans la hêtraie pendant la période d'échantillonnage. xL, xS : températures moyennes annuelles des couches L et S.

Midday temperature in L and S and water percentage in the three layers studied in the holm-oak forest and in the beech forest during the sampling period (xL, xS : mean annual temperature in L and S).

mique annuelle de la chênaie (36 °C et 20 °C pour F et pour S) est supérieure à celle de la hêtraie (26 °C et 15 °C pour F et pour S). Les gelées ont affecté les litières, mais pas les couches S.

Tabl. II. – Abondances moyennes annuelles des différents groupes de la mésofaune dans les 3 couches de la chênaie. N : animaux.m⁻². CV : Coefficient de variation des abondances des 23 prélèvements de l'année.

Annual average abundances of the mesofaunal groups in the three layers of the holm-oak forest soil. N : animals.m⁻². CV : variation coefficient of the abundances of the 23 samplings of the year.

	N			CV%		
	L	F	S	L	F	S
Uropodidae	279	538	201	118	81	189
Zerconidae	64	118	54	140	159	131
Autres Mésostigmates	392	2443	3960	259	72	61
Mésostigmates immatures	6			480		
Nanorchestidae	3	20	8	275	295	265
Alicorhagiidae	148	179	158	175	147	243
Eupodidae	52	208	57	215	100	199
Rhagidiidae	45	327	101	255	96	120
Tydeidae	212	831	173	112	95	149
Bdellidae	102	227	77	75	113	311
Labidostomidae	0			480		
Rhaphignatoidea	17	85	303	344	250	225
Trombididae			5			332
Astigmates	31	308	22	228	334	306
Hypopes d'astigmates	58	483	85	265	259	229
Oribates	4470	12086	7756	68	57	138
Oribates immatures	3070	5245	1390	60	64	365
TOTAL ACARIENS	8949	23096	14350	62	43	109
Pseudoscorpions	17	55	32	93	107	181
Araignées	9	8	16	136	222	173
Chilopodes	28	114	114	346	98	141
Diplopodes	34	168	69	128	82	124
Paupodes	19	208	258	368	115	243
Symphyles		252	579	480	102	61
TOTAL MYRIAPODES	81	742	1021	203	71	75
Protoures	1	128	44	265	211	145
Diploures	6	166	194	216	95	103
Collemboles	1040	4206	2283	115	62	69
Psocoptères	101	67	140	118	105	214
Tysanoptères	6	7	8	291	264	268
Orthezia	98	225	34	99	95	259
Autres Hémiptères	15	22	27	210	303	184
Coléoptères	12	42	61	163	166	273
Ptérygotes immatures	138	595	579	137	67	65
TOTAL INSECTES	1417	5459	3370	99	56	65
FAUNE TOTALE	10474	29361	18788	64	42	92

Le comportement hydrique est très différent dans les 3 niveaux étudiés (Fig. 1) : la plus grande variabilité nyctémérale et annuelle s'observe au niveau L, directement exposé à l'apport d'eau (sous forme de pluie, neige, brouillard ou rosée) et à l'effet desséchant de l'insolation. L'évolution de l'humidité ne présente pas de schéma saisonnier. Les couches S disposent de moins d'eau, mais la variabilité annuelle est moindre. Le comportement de la couche F est parallèle à celui de la L dans la chênaie, et à celui de la S dans la hêtraie.

Caractéristiques de la litière

Le poids sec de la couche L, constituée par les feuilles de l'année, est de 14,5 t.ha⁻¹ dans la chênaie et de 25,4 t. ha⁻¹ dans la hêtraie (Fig. 2).

Le rapport C/N de la fraction foliaire des litières reste stable toute l'année, avec une moyenne annuelle plus haute dans la couche L de la hêtraie (36,3) que dans celle de la chênaie (34,4).

Tabl. III. – Abondances moyennes annuelles des différents groupes de la mésofaune dans les 3 niveaux du sol de la hêtraie. N : animaux.m⁻². CV : Coefficient de variation des densités des 21 prélèvements de l'année.

Annual average abundances of the mesofaunal groups in the three layers of the beech forest soil. N : animals.m⁻². CV : variation coefficient of the abundances of the 21 samplings of the year.

	N			CV%		
	L	F	S	L	F	S
Uropodidae	315	3283	1596	133	59	96
Epicriidae			6			317
Zerconidae	202	450	49	124	104	152
Autres Mésostigmates	239	1867	6521	126	49	43
Mésostigmates immatures	33	326	54	290	174	382
Pachygnathoidea		44	5		236	458
Nanorchestidae			3			458
Alicorhagiidae	40	296	275	291	187	166
Eupodidae	23	238	105	135	147	155
Rhagidiidae	2	99	118	458	113	158
Tydeidae	179	982	335	161	126	230
Bdellidae	35	246	91	166	134	325
Labidostomidae	2	93	211	251	91	69
Stigmatoidea		24	3		458	458
Rhaphignatoidea	3	159	197	269	256	312
Trombididae		5	34		222	168
Astigmates	45	768	117	290	120	193
Hypopes d'astigmates		311	52		209	263
Oribates	4166	24007	22675	97	47	37
Oribates immatures	2045	8664	2788	81	76	115
TOTAL ACARIENS	7329	41861	35235	83	41	36
Pseudoscorpions	95	444	80	128	62	202
Araignées	44	217	45	86	274	97
Isopodes	11	33	11	164	101	260
Chilopodes	18	524	370	167	66	42
Diplopodes	91	679	439	161	85	77
Paupodes	3	64	404	294	166	221
Symphyles	3	17	1512	458	136	72
TOTAL MYRIAPODES	115	1285	2725	135	65	60
Protoures	1	963	2331	458	100	61
Diploures	11	86	207	458	102	83
Collemboles	1013	10753	11306	135	84	56
Psocoptères	26	30	101	146	113	137
Tysanoptères	17	64	15	136	118	229
Coléoptères	21	110	94	111	60	107
Ptérygotes immatures	60	537	822	112	81	51
TOTAL INSECTES	1150	12543	14877	121	85	48
FAUNE TOTALE	8743	56383	52972	82	52	33

Dans les deux parcelles, le rapport E₄/E₆, présente les valeurs les plus basses en automne et au printemps (Fig. 2). La moyenne annuelle est plus haute en hêtraie (4,25) qu'en chênaie (2,94).

Mésofaune édaphique : abondance, biomasse, structure trophique

La densité annuelle moyenne de la mésofaune est de 58.623 ind.m⁻² avec un coefficient de variation annuel de 36 % dans la chênaie (Tabl. II) et de 118.098 ind.m⁻² dans la hêtraie, avec un coefficient de variation du 27 % (Tabl. III). Les abondances relatives des différents groupes de microarthropodes (Fig. 3; Tabl. II et III) indiquent que les taxons à tendance hygrophile (Protoures et Collemboles) sont mieux représentés dans la hêtraie que dans la chênaie. La valeur du rapport Oribates/Prostigmates est de 16,7 en hêtraie et de 10,3 en chênaie.

En ce qui concerne la distribution verticale, c'est la couche F qui est la plus peuplée dans les

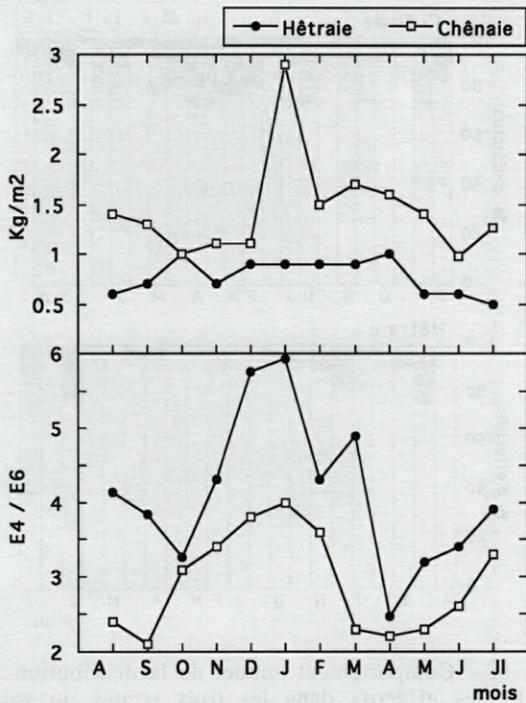


Fig. 2. - Poids sec (Kg/m²) et rapport E₄/E₆ dans la litière (L) de la chênaie et de la hêtraie.

Dry weight (in Kg/m²) and E₄/E₆ ratio in the leaf litter (L) of the holm-oak forest and beech forest plots.

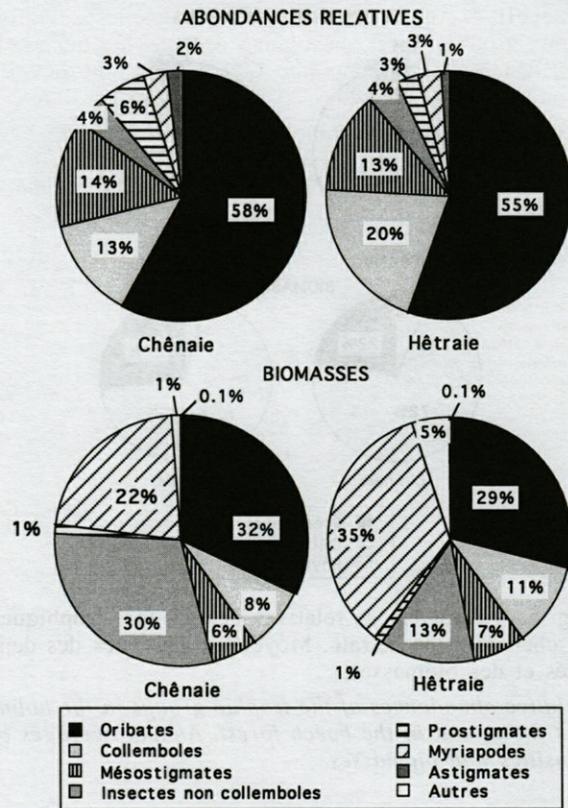


Fig. 3. - Abondances relatives (en moyenne annuelle) des effectifs et des biomasses de quelques groupes de la mésofaune dans la chênaie et dans la hêtraie.

Relative abundance (annual average) of individuals and relative biomasses of some groups of the mesofauna in the holm-oak forest and in the beech forest.

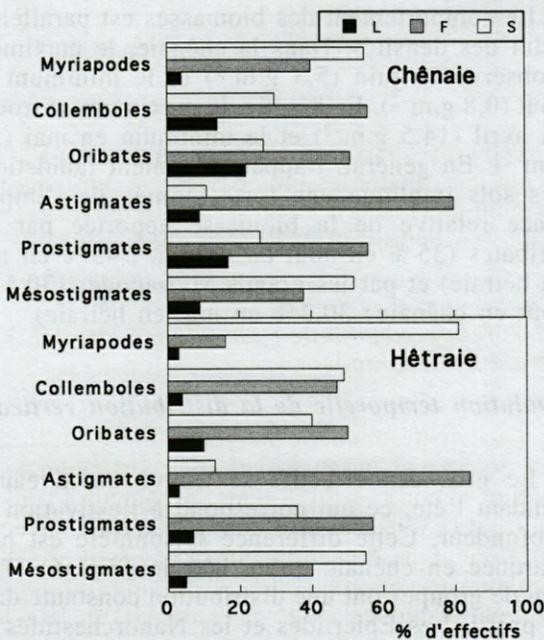


Fig. 4. - Pourcentage des effectifs de la mésofaune (moyenne annuelle) dans les trois couches de la chênaie et de la hêtraie.

Percentage of the mesofauna (annual average) in the three layers of the holm-oak forest and of the beech forest.

deux parcelles (50,1 % des effectifs de la chênaie et 47,7 % en hêtraie). Par contre, L ne contient que 17,9 % des effectifs en chênaie et 7,4 % en hêtraie (Fig. 4; Tabl. II et III).

La biomasse totale est de 4,1 g.m⁻² dans la chênaie et de 9,2 g.m⁻² dans la hêtraie, soit 2 fois plus. On note que, dans la chênaie, 15,5 % de la biomasse s'observe en L, 47,9 % en F et 36,7 % en S. En hêtraie, on note 6,5 % en L, 50 % en F et 43,4 % en S. En hêtraie, le gros de la biomasse correspond aux grands Myriapodes (Diplopedes 13,8 % et Chilopodes 18,3 %) qui se trouvent à la limite de la mésofaune. En chênaie, l'importance de la biomasse des Insectes est due surtout à la présence des larves de Coléoptères et de Diptères (Fig. 3).

Le pourcentage de prédateurs (Fig. 5) est similaire dans les 2 parcelles (5 %). Dans la chênaie, les larves de Coléoptères sont les prédateurs les plus abondants (45 %), suivis des Rhagididés (16 %). Dans la hêtraie, les premiers prédateurs sont les Chilopodes (15 %), suivis des larves de Coléoptères (12 %). Les Oribates constituent 62 % des décomposeurs en chênaie et 58 % en hêtraie.

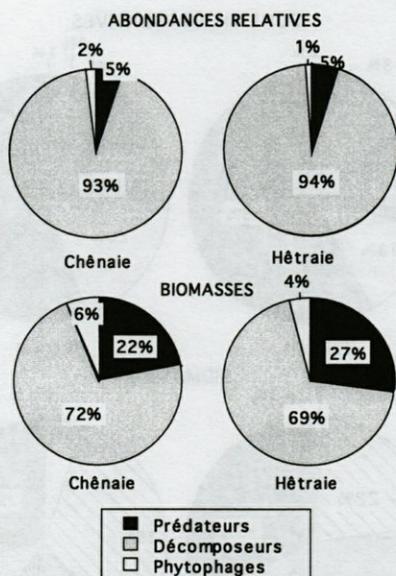


Fig. 5. – Abondances relatives des groupes trophiques en chênaie et en hêtraie. Moyennes annuelles des densités et des biomasses.

Relative abundances of the trophic groups in the holm-oak forest and in the beech forest. Annual averages of densities and biomasses.

Le 2^e groupe de décomposeurs sont les Collemboles (14 % en chênaie et 21 % en hêtraie). Quant aux phytophages, qui sont très peu représentés dans les deux parcelles, il s'agit essentiellement de Symphytes (94 % des phytophages en hêtraie et 71 % en chênaie).

Le rapport prédateurs/décomposeurs est 0,2 en chênaie et 0,1 en hêtraie. Le rapport biomasse des Diplopodes/biomasse des Chilopodes est légèrement plus élevé dans la hêtraie (0,8) que dans la chênaie (0,6).

Phénologie saisonnière des effectifs

Les densités les plus faibles s'observent en été (10.169 ind.m⁻² dans la chênaie et 65.493 ind.m⁻² dans la hêtraie), tandis que les plus hautes se notent en automne (95.264 ind.m⁻² dans la chênaie) ou au printemps (191.072 ind.m⁻² dans la hêtraie). Le reste du temps, les densités évoluent en dent de scie et montrent une plus grande stabilité en hêtraie (CV = 27 %) qu'en chênaie (CV = 36 %).

Les périodes de faible densité se caractérisent par la disparition d'une grande partie des groupes. Au mois d'août, 66 % des groupes recensés le long de l'année ont disparu de la chênaie et les Oribates représentent alors 82 % de la communauté. En même temps, 41 % des groupes ont disparu de la hêtraie et les Oribates dominent avec 52 %

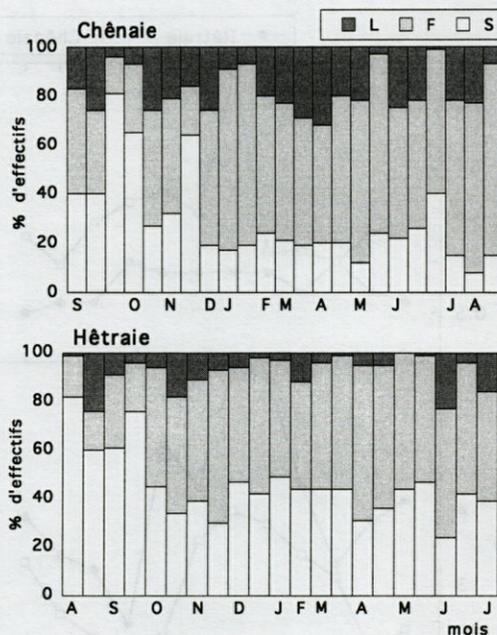


Fig. 6. – Comportement annuel de la distribution verticale des effectifs dans les trois strates du sol en chênaie et en hêtraie.

Vertical distribution of the mesofauna in the three soil layers in holm-oak and in beech forest. throughout the year.

des effectifs, suivis par les Collemboles (22 %) et les Mésostigmates (13 %).

Le comportement des biomasses est parallèle à celui des densités. Dans la chênaie, le maximum s'observe en juin (5,3 g.m⁻²) et le minimum en août (0,8 g.m⁻²). En hêtraie, le maximum se trouve en avril (14,5 g.m⁻²) et le minimum en mai (5,0 g.m⁻²). En général, l'appauvrissement faunistique des sols implique une forte montée de l'importance relative de la biomasse apportée par les Oribates (35 % en août en chênaie ; 45 % en mai en hêtraie) et par les grands Myriapodes (30,5 en août en chênaie ; 30,2 % en mai en hêtraie).

Evolution temporelle de la distribution verticale

Le gros des effectifs se trouve au niveau S pendant l'été, ce qui correspond à l'estivation en profondeur. Cette différence saisonnière est plus marquée en chênaie qu'en hêtraie (Fig. 6). Très peu de groupes ont une distribution constante dans le profil. Les Epicriidés et les Nanorchestidés de la hêtraie ne se déplacent jamais au dehors du niveau S ; les Labidostomes et les Mésostigmates immatures de la chênaie sont toujours logés dans le niveau L, et les Trombidions ne quittent pas le niveau S. En général, la valeur de l'indice d'Usher augmente à la fin de la période sèche et diminue avec les pluies d'automne (Fig. 7). Dans le cas

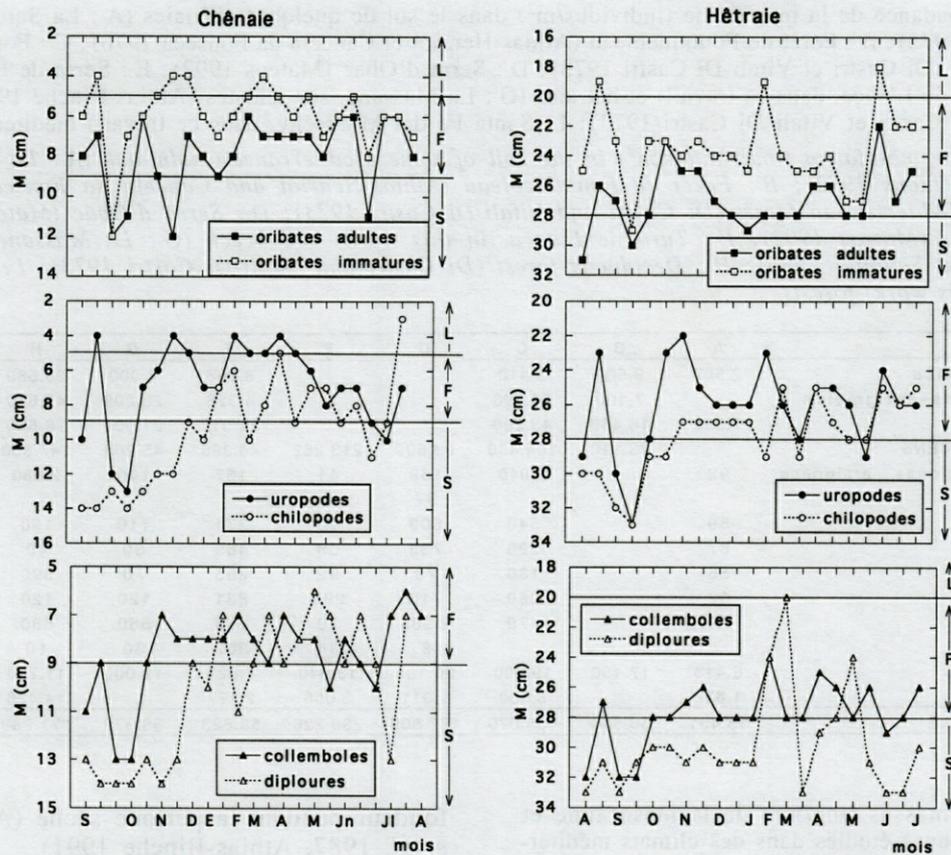


Fig. 7. – Indice de distribution verticale M d’Usher (en cm) pour quelques groupes d’arthropodes de la chênaie et de la hêtraie.

Usher’s M index of vertical distribution (in cm) for some groups of arthropods in the holm-oak and in the beech forests.

des Diploures, animaux qui vivent dans des milieux humides, la valeur de M reste élevée dans la hêtraie pendant presque toute l’année.

DISCUSSION

D’après la densité de sa mésafaune (Tabl. IV), la chênaie du Turo de Llança se place au centre du rang des valeurs citées par différents auteurs pour des forêts de climat méditerranéen, tandis que la hêtraie se rapproche des valeurs les plus hautes. On dispose de peu de données concernant la biomasse de la mésafaune édaphique des forêts tempérées (Tabl. V). On peut dire cependant que la biomasse de notre hêtraie est plus élevée que celle de la forêt de la Massane (hêtraie à sa limite sud de distribution et à 300 m d’altitude et où une partie de la nécromasse est exportée par le vent).

Tel qu’on peut l’espérer d’une forêt méditerranéenne, le climat édaphique est plus limitant pour la survie de la mésafaune dans la chênaie du Turo

de Llança que dans la hêtraie de Santa Fe. De fait, le rapport Oribates/Prostigmates, qui d’après Di Castri et Vitali-Di Castri (1973) indiquerait, quand il prend des valeurs élevées, un degré à son tour élevé d’humidité, est plus haut en hêtraie qu’en chênaie. Les différences fondamentales seraient donc, une plus grande amplitude thermique annuelle dans la chênaie et, surtout, une plus haute teneur en eau dans la couche organo-minérale du sol de la hêtraie. D’autre part, la litière en hêtraie, grâce à son épaisseur (jusqu’à 20 cm), offrirait plus de niches écologiques que celle de la chênaie, plus mince (Blair *et al.* 1994).

Quant aux ressources alimentaires, le rapport E4/E6, plus haut en hêtraie qu’en chênaie indiquerait, dans la litière de la première forêt, une plus grande concentration de substances non assimilables et très peu nutritives, qui ont peu d’intérêt pour les animaux (Edwards et Heath 1975, Stamou et Asikidis 1992). Le rapport entre la biomasse des Diploures et la biomasse des Chilopodes, indicatif du ralentissement du turn-over de la matière organique (Athias-Binche et Saulnier 1986), et qui est plus haut dans la hêtraie que dans la chênaie, confirmerait que la capacité d’hu-

Tabl. IV. – Abondance de la mésofaune (individus/m²) dans le sol de quelques chênaies (A : La Sainte-Baume, sur calcaire (Lions 1972); B : Forêt de Fontainebleau (Athias-Henriot et Cancela da Fonseca 1976); C : Forêt sclérophille méditerranéenne (Di Castri et Vitali-Di Castri 1973); D : Serra d'Obac (Mateos 1992); E : Serra de Prades (Mateos 1992); F : Turo de Llança, dans ce travail) et hêtraies (G : La Massane, sur schistes (Athias-Binche 1986); H : Forêt caducifoliée (Di Castri et Vitali-Di Castri 1973); I : Santa Fe del Montseny, dans ce travail) méditerranéennes.

Abundance of the mesofauna (individuals/m²) in the soil of some Mediterranean holm-oak (A : La Sainte-Baume, over limestone (Lions 1972); B : Forêt de Fontainebleau (Athias-Henriot and Cancela da Fonseca 1976); C : Sclerophilous Mediterranean forest (Di Castri and Vitali-Di Castri 1973); D : Serra d'Obac (Mateos 1992); E : Serra de Prades (Mateos 1992); F : Turo de Llança, in this work) and beech (G : La Massane, over schists (Athias-Binche et Saulnier 1986); H : Deciduous forest (Di Castri and Vitali-Di Castri 1973); I : Santa Fe del Montseny, in this work) forests.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
mésostigmates	2.567	9.560	9.410			8.055	4.000	25.580	14.941
prostigmates+astigmates		7.100	51.790			4.326	20.209	43.670	5.140
oribates	7.396	16.450	43.290			34.017	21.000	78.550	64.345
TOTAL ACARIENS		33.110	104.490	93.609	213.262	46.398	45.209	147.800	84.426
pseudoscorpions+ araignées	92		2.040	169	41	137	160	2.680	925
isopodes				37					55
diplopodes	59		540	609	10	271	110	190	1.209
paupodes	87		220	733	68	485	80	40	471
chilopodes	56		130	79	92	255	70	390	912
symphyles	62		280	715	295	831	120	120	1.532
protoures	70		470	2.585	20	173	550	580	3.295
diploures				8	34	367	80	10	304
collemboles	6.413	17.450	19.000	20.186	13.940	7.529	12.000	11.750	23.072
ptérigotes	1.629		8.900	1.911	2.056	2.177		14.420	1.897
FAUNE TOTALE	18.431	50.560	136.070	122.509	230.220	58.623	58.379	177.980	118.098

Tabl. V. – Biomasses (mg/m²) de la mésofaune et de quelques groupes étudiés dans des climats méditerranéens. A, Hêtraie de la Massane sur sol brun évolué (Athias-Binche 1982); B, Hêtraie de la Massane sur un ranker pauvre (Athias-Binche 1982); C, Hêtraie de Santa Fe del Montseny dans ce travail; D, Chênaie de Turo de Llança dans ce travail.

Biomasses (mg/m²) of the mesofauna and of some of the studied groups in different temperate forests. A, Hêtraie de la Massane over brown evolved soil (Athias-Binche 1982); B, Hêtraie de la Massane over a poor ranker (Athias-Binche 1982); C, Hêtraie de Santa Fe del Montseny in this work; D, Chênaie du Turo de Llança in this work.

	A	B	C	D
Gamases	194	63	210	136
Oribates	943	838	2.643	1.312
Astigmates	19	4	5	2
Collemboles	33	358	1.015	331
FAUNE TOTALE	2.46	1.514	9.165	4.116

mification de la litière de Hêtre est plus réduite que celle du Chêne, au sens de Duchaufour (1987).

Bien que les effectifs des différents taxons varient en fonction de rythmes internes (Schaefer 1990), on peut définir un cycle saisonnier qui affecte l'ensemble de la mésofaune, avec un minimum estival qui suit un schéma général en climat méditerranéen (Asikidis et Stamou 1992, Sgardelis *et al.* 1993) et qui serait dû d'une part à la forte mortalité des animaux sensibles à la sécheresse et, d'autre part, aux migrations en pro-

fondeur pendant la période sèche (Athias-Binche *et al.* 1987, Athias-Binche 1991).

Les facteurs qui déterminent la dynamique de la mésofaune varient le long du profil. Les couches L des deux forêts se caractérisent par une forte variabilité dépendante de la climatologie et de la discontinuité de l'offre trophique en nécromasse (Athias-Binche 1981).

Les couches F sont les plus adéquates pour le développement de la mésofaune. D'une part, elles jouissent d'une certaine stabilité climatique et, d'autre part, l'offre trophique sous forme de mycélium fongique est riche. Dans la hêtraie, la couche F présente une structure en « gâteau » composée par des restes de feuilles inclus dans une matrice fongique, dense et spongieuse qui jouit d'une forte capacité de rétention d'eau. La dynamique de la mésofaune coïncide, dans cette couche, avec le patron que suit le rapport E₄/E₆. Le climat plus humide de cette couche tamponnée par la litière, influe indirectement sur la mésofaune par la stimulation des populations fongiques et bactériennes, qui sont une ressource pour les décomposeurs microphytophages et jouent aussi sur la décomposition des feuilles en les transformant en matériel appétitif pour les décomposeurs détritivores et macrophytophages (Moore *et al.* 1988).

La couche S offre la plus grande stabilité climatique du profil. La matière organique s'y présente dans un état de décomposition avancé. La porosité est basse, ce qui limite la capacité physique de pénétration des individus de grande taille. A l'exception de quelques taxons qui n'apparais-

sent qu'en S (sporadiquement et toujours à faible densité), cette couche semble servir de refuge pour les animaux fuyant un stress hydrique des couches plus superficielles.

Les déplacements et la localisation des animaux ne sont pas aléatoires, puisqu'on observe des comportements différents pour chaque taxon. La famille des Rhodacaridae, Mésostigmatés de petite taille et de forme allongée ne se trouve qu'au niveau S. Au contraire, d'autres Mésostigmatés, de plus grande taille, n'ont pas de préférence marquée et leur distribution verticale pourrait dépendre de la morphologie des appendices. Les Uropodes, à forme arrondie, à cuticule épaisse et à pattes courtes, sont les moins mobiles (Bachelier 1978) avec les Zerconidés, qui ont une morphologie voisine. Athias-Henriot et Cancela da Fonseca (1976) proposent que, chez les Mésostigmatés, la différence de porosité entre les couches du sol est à l'origine de la stratification de la faune : seules les espèces les plus petites seraient capables de traverser ce filtre et d'atteindre les couches les plus profondes. Les grandes Gamasés du type *Pergamasus* sont condamnées à la litière superficielle. Cette forte stratification n'existerait pas dans des climats plus tempérés (Blandin *et al.* 1980, Wallwork 1976).

Pour Wallwork (1976), la stratification n'affecterait que les décomposeurs, tandis que les prédateurs se distribueraient le long du profil, attirés par une offre trophique satisfaisante, à savoir les populations de proies. Cependant, dans nos parcelles, la stratification joue sur tous les groupes trophiques, et le déplacement des abondances relatives serait la conséquence de la combinaison de deux facteurs : les migrations actives des animaux et la mortalité sélective par niveaux. Le poids relatif de ces facteurs est différent pour chaque taxon et dépend de ses caractéristiques physiques (type de cuticule et de dispositifs respiratoires, présence de systèmes hydrophobes, rapport surface/volume, morphologie de l'appareil reproducteur) et de son éthologie.

La petite taille et la fragilité des Prostigmatés suggèrent une extrême sensibilité aux conditions hydriques. À l'exception des Trombidions (d'assez grande taille), qui exhibent une nette préférence pour l'humus et des Labidostomes, prédateurs associés à la litière, la plupart des familles colonisent les trois niveaux étudiés. Si les animaux réalisent des migrations actives, celles-ci ne seraient pas assez efficaces pour garantir la survie en cas de sécheresse, et une stratégie basée sur des explosions démographiques ponctuelles associées à la disponibilité d'eau s'avère indispensable.

Les Astigmatés sont plutôt associés à la litière, aussi bien en forme active (essentiellement fongivore) qu'en phase hypope, forme de résistance

inactive ou propagule phorétique. Bachelier (1978) associe la présence de ces Acariens avec les processus de fermentation anaérobie, de sorte qu'une abondance élevée traduirait un blocage des phénomènes de décomposition. Pour Wallwork (1976), la présence de ce groupe est associée à des conditions de sécheresse, ce qui justifierait une plus grande présence du groupe dans la chênaie (2% des effectifs) que dans la hêtraie (1% des effectifs).

Les déplacements des Myriapodes vers la profondeur semblent corrélés aux variations d'humidité. À la base de ce comportement se trouvent les particularités des systèmes respiratoires de ces animaux ainsi que leurs besoins nutritionnels (Wallwork 1970 et 1971, Bachelier 1971, Demange 1979). La plupart des Myriapodes de nos parcelles sont des Chilopodes géophilomorphes, prédateurs très actifs et très allongés qui supportent relativement bien les excès d'humidité (Athias-Binche et Saulnier 1986) et qui résistent bien à la sécheresse car ils migrent facilement en profondeur.

Les Chilopodes lithobiomorphes, qui se protègent des excès d'eau en se réfugiant dans des endroits accessibles et bien drainés (Wallwork 1970), trouvent dans la couche F beaucoup de proies et un milieu qui convient bien à leur développement.

Par contre, les Pauropodes, décomposeurs de petite taille, très sténohygres et sténothermes, semblent incapables de se déplacer rapidement. Ils sont contraints à résider en permanence dans la couche S. Dans cette zone bien tamponnée, les densités sont stables, à part un seul pic qui a lieu pendant l'automne, au moment où les conditions deviennent optimales.

Les Symphyles restent toute l'année au niveau S en hêtraie. Dans la chênaie, ils peuplent la couche F, d'où ils se déplacent vers la S à la fin de l'été. Cette migration ponctuelle pourrait s'expliquer par une offre nutritionnelle favorable en surface, quoiqu'ils pourraient se nourrir dans les horizons minéraux grâce à la matière organique transportée par d'autres organismes (McBrayer et Reichle 1971).

Quant aux Collembolés, leur comportement viendrait de l'interaction entre des facteurs nutritionnels (van Amelsvoort *et al.* 1988, Puke in Bengtsson *et al.* 1988, Arpin *et al.* 1980) et climatologiques, spécialement l'humidité (Wallwork 1970, Joose 1970 et 1971). Les Collembolés de nos parcelles se déplacent constamment le long du profil et migrent en profondeur pendant les mois les plus secs.

Chez les Oribates, la réponse à l'humidité varie selon les espèces, qu'on peut ranger d'après trois catégories (Andrés 1990) : (a) espèces indépendantes du degré d'humidité, mais physiologique-

ment sensibles, qui parviennent à survivre grâce à leur adaptation à la vie en profondeur dans une ambiance tamponnée; (b) espèces à densité indépendante de l'humidité qui, pourtant, joue sur leur distribution verticale. Il s'agit de formes sensibles qui se voient affectées par certains niveaux de sécheresse et qui gardent une densité stable en migrant vers des endroits plus humides; les animaux qui restent confinés aux endroits plus secs se groupent en agrégats dont la distribution spatiale coïncide avec celle des points humides du sol. Cette stratégie n'est viable qu'en possession d'une structure locomotrice permettant des déplacements rapides; (c) espèces à densité et distribution verticale dépendantes de l'humidité; la sécheresse provoquerait une descente en profondeur qui affecterait principalement les individus à téguments plus minces, ou dans un stade de développement plus sédentaire ou ceux qui se trouvent dans les endroits les plus défavorables. La diminution des densités s'accompagne d'une augmentation du degré d'agrégation (Usher 1975, Binche-Athias 1978).

BIBLIOGRAPHIE

- Andrés P 1990. Descomposició de la materia orgánica en dos ecosistemas forestales del macizo del Montseny (Barcelona): papel de los ácaros oribátidos (Acarina, Oribatei). Tesis doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona, 237 p.
- Arpin P, Kilbrus J, Ponge JF, Vannier G 1980. Importance de la microflore et de la microfaune en milieu forestier. In *Actualités d'Ecologie Forestière*. Pesson (ed.) Gauthier-Villars, Paris : 87-135.
- Asikidis MD, Stamou G.P 1992. Phenological patterns of oribatid mites in an evergreen-sclerophyllous formation (Hortiatis, Greece). *Pedobiologia* 36 : 359-372.
- Athias-Binche F 1977. Données sur la niche écologique des Uropodides édaphiques (Acarina : Anactinotrichida). Exemple de la hêtraie de la Tillaie en forêt de Fontainebleau. *Ecol. Bull.* 25 : 36-44.
- Athias-Binche F 1981. Écologie des Uropodes édaphiques (Arachnides : Parasitifformes) de trois écosystèmes forestiers. 1. Introduction, matériel, biologie. *Vie Milieu* 31 (2) : 138-147.
- Athias-Binche F, Saulnier F 1986. Modalités de la cicatrization des écosystèmes méditerranéens après incendie : cas de certains arthropodes du sol. 2. Les Myriapodes édaphiques. *Vie milieu* 36 (3) : 191-204.
- Athias-Binche F, Briand J, Fons R, Sommer F 1987. Study of ecological influence of fire on fauna in Mediterranean ecosystems (soil and above-ground layer). Patterns of post-fire recovery. *Ecologia Mediterranea* 13 (4) : 135-154.
- Athias-Binche F 1991. Réponse de populations d'*Olo-discus minimus*, Acariens Uropodides édaphiques, à l'aridité estivale dans trois types d'écosystèmes méditerranéens. In *Time scales and water stress*. Proc. Int. Conf. Mediterranean Ecosystems, F. Di Castri, C. Floret, S. Rambal. & J. Roy (eds), IUBS, Paris : 676.
- Athias-Henriot C, Cancela da Fonseca JP 1976. Microarthropodes édaphiques de la Tillaie (Forêt de Fontainebleau). Composition et distribution spatio-temporelle d'un peuplement en placette à litière de hêtre pure (Acariens et Collemboles). *Rev. Ecol. Biol. Sol* 13 (2) : 315-329.
- Bachelier G 1971. La vie animale dans les sols. In *La vie dans les sols*, Pesson (ed.). Gauthier-Villars, Paris : 1-46.
- Bachelier G 1978. La faune des sols, son écologie et son action. ORSTOM, Paris : 72-233.
- Bengtsson G, Erlandsson A, Rundgren S 1988. Fungal odour attracts soil collembola. *Soil. Biol. Biochem.* 20 (1) : 25-30.
- Binche-Athias F 1978. Étude quantitative des Uropodes Édaphiques de la hêtraie de la Tillaie en forêt de Fontainebleau (Acariens, Anactinotriches). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 15 (1) : 67-88
- Blair JM, Parmelee R.W, Wyman RL 1994. A comparison of the forest floor invertebrate communities of four forest types in the northeastern U.S. *Pedobiologia* 38 : 146-160.
- Blandin P, Christophe T, Garay I, Geoffroy J 1980. Les Arachnides et Myriapodes prédateurs en forêt tempérée. In *Actualités d'écologie forestière*, Pesson (ed.), Gauthier-Villars, Paris : 477-506.
- Bolòs O 1983. La vegetació del Montseny. Diputació de Barcelona. Servei de Parcs Naturals, Barcelona, 170 p.
- Coineau Y 1974. Introduction à l'étude des microarthropodes du sol et de ses annexes. In *Documents pour l'enseignement pratique de l'écologie*, Doin, Paris : 76-108.
- Demange JM 1979. Les mille pattes, Boubée, Paris, 42-209.
- Di Castri F, Vitali-Di Castri V 1973. Soil fauna of mediterranean-climate regions. In *Mediterranean type ecosystems. Origin and structure*, Chapman & Hall, London : 445-477.
- Duchaufour P 1987. Edafología. Toray-Masson, S.A. Barcelona, 461 p.
- Edwards CA, Heath GW 1975. Studies in leaf litter breakdown. III. The influence of leaf age. *Pedobiologia* 15 : 348-354.
- Fletchmann CHW 1975. Elementos de acarología. Livraria Nobel, S.A. São Paulo, 344 p.
- Gunn A, Cherrett JM 1993. The exploitation of food resources by soil meso- and macro invertebrates. *Pedobiologia* 37 : 303-320.
- Joose ENG 1970. The formation and biological significance of aggregations in the distribution of collembola. *Neth. Zool.* 20 (3) : 229-314.
- Joose ENG 1971. Ecological aspects of aggregation in Collembola. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 8 (1) : 91-97.
- Lebrun PH 1965. Contribution à l'étude écologique des Oribates de la litière dans une forêt de Moyenne-Belgique. *Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.* Mem. 153, 96 p.
- Mateos E 1992. Colémbolos (*Collembola*, *Insecta*) edáficos de encinares de la Serra d'Obac y la Serra de Prades (Sierra Prelitoral Catalana). Efectos de los incendios forestales sobre estos artrópodos. Tesis doctoral, Universidad de Barcelona, 403 p.
- McBayer FJ, Reichle DE 1971. Trophic structure and feeding rates of forest soil invertebrate populations. *Oikos* 22 : 381-388.

- Moore JC, St. John TV, Coleman DC 1985. Ingestion of vesicular-arbuscular mycorrhizal hyphae and spores by soil microarthropods. *Ecology* 66 (6) : 1979-1981.
- Moore JC, Walter DE, Hunt HW 1988. Arthropod regulation of micro- and mesobiota in bellow - ground detrital food webs. *Ann. Rev. Entomol.* 33 : 419-439.
- Petersen H, Luxton M 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. In Quantitative ecology of microfungi and animals in soil and litter. *Oikos* 39 (3) : 287-376.
- Poinsot-Balaguer N, Sadaka N 1985. Distribution saisonnière et verticale d'une population d'*Onychurus zschokkei* Handschin (Collembole) dans une litière d'une forêt de Chêne vert (*Quercus ilex* Linné) de la région méditerranéenne française. *Ecologia Mediterranea* 12 (3-4) : 9-13.
- Ponge JF 1990. Ecological study of a forest humus by observing a small volume. I. Penetration of pine litter by mycorrhizal fungi. *Eur. J. For. Path.* 20 : 290-303.
- Richards BN 1974. Introduction to the soil ecosystem. Longman Group Limited (ed.). Essex 266 p.
- Schaefer M 1990. The soil fauna of a beech forest on limestone : trophic structure and energy budget. *Oecologia* 82 : 128-136.
- Seastedt TR, Crossley DA Jr. 1980. Effects of microarthropods on the seasonal dynamics of nutrients in forest litter. *Soil Biol. Biochem.* 12 : 337-342.
- Sgardelis SP, Sarkar S, Asikidis MD, Cancela da Fonseca JP, Stamou GP 1993. Phenological patterns of soil microarthropods from three climate regions. *Eur. J. Soil. Biol.* 29 (2) : 49-57.
- Stamou GP, Asikidis MD 1992. The effect of certain biotic factors on the demographic parameters of *Scheloribates cf. latipes* (Acari : Oribatida). *Pedobiologia* 36 : 351-358.
- Stevenson FJ 1982. Humus chemistry. Willey & sons, N. York, 443 p.
- Teuben A, Roelofsma TAPJ 1990. Dynamic interactions between functional groups of soil arthropods and microorganisms during decomposition of coniferous litter in microcosm experiments. *Biol. Fertil. Soils* 9 : 145-151.
- Usher MB 1971. Seasonal and vertical distribution of a population of soil arthropods : Mesostigmata. *Pedobiologia* 11 : 27-39.
- Usher MB 1975 Some properties of the aggregation of soil arthropods : Cryptostigmata. *Pedobiologia* 15 : 355-363.
- Van Amelsvoort PAM, Van Dongen M, Van der Werff PA 1988. The impact of collembola on humification and mineralization of soil organic matter. *Pedobiologia* 31 : 103-111.
- Wallwork JA 1970. Ecology of soil animals. McGraw-Hill, London, 283 p.
- Wallwork JA 1971. Some aspects of the energetics of soil mites. In Proc. 3rd. Int. Congress Acarology, Praga : 129-134.
- Wallwork JA 1976. The distribution and diversity of soil fauna. Academic press, London, 355 p.
- Webb DP 1977. Roles of soil arthropod feces in deciduous forest litter decomposition processes. Ph. dissertation, Univ. Georgia, 166 p.

Reçu le 6 octobre 1996 ; received October 6, 1996
Accepté le 12 février 1998 ; accepted February 12, 1998

ANALYSE D'OUVRAGE BOOK REVIEW

Spezielle Zoologie – Erster Teil : Einzeller und Wirbellose Tiere, 1996. (Editeurs : W. Westheide & R. Rieger). 909 pages, 1 167 figures. Gustav Fischer Verlag Stuttgart. DM 148.

Ce premier volume du précis de zoologie coordonné par Wilfried Westheide et Reinhard Rieger est l'œuvre de 25 auteurs qui présentent les unicellulaires et les invertébrés selon les principes de la systématique phylogénétique. Les éditeurs donnent d'entrée un bref aperçu des termes et concepts employés (p. ex. anagenèse, apomorphie, plésiomorphie, groupe externe, hiérarchie des caractères, monophylum, paraphylum). Ce choix amène les auteurs des différents chapitres à fournir au lecteur une ou plusieurs hypothèses sous forme d'arbres phylogénétiques. Ces hypothèses sont accompagnées des caractères dérivés (apomorphes) pouvant justifier chaque groupe proposé. Les liens avec la taxonomie traditionnelle sont illustrés par des schémas qui permettent de visualiser chaque groupement.

Les grands ensembles ainsi traités sont les eucaryotes unicellulaires (70 p.) et les métazoaires (à l'exception des vertébrés). Pour le premier des deux, qui est manifestement un paraphylum, les groupes décrits sont les Microspora, Archamoebae, Tetramastigota, Euglenozoa, Heterolobosa, Dictyostela, Protostela, Myxogastra, Chromista, Alveolata, Chlorophyta, Choanoflagellata, puis une quinzaine de groupements polyphylétiques

d'unicellulaires «incertae sedis» (dont les Amoebozoa, les Foraminifera, les Acantharea), et enfin les Ascetozoa et les Myxozoa.

La description des métazoaires est précédée d'une brève discussion des données néontologiques et paléontologiques formant la base des hypothèses sur l'origine de la pluricellularité. Les groupes traités sont les Parazoa (Porifera), Placozoa et «Mesozoa», puis les Eumetazoa diploblastiques (Cnidaria, Ctenophora) et triploblastiques, Bilateria (Spiralia, Articulata, Nematelmintheso Aschelminthes, Tentacula ou Lophophorata, Deuterostomia).

L'iconographie est excellente et permet au lecteur francophone averti (et muni d'un dictionnaire) de saisir l'essentiel de la présentation des divers groupes ; en plus des cladogrammes, elle comprend des dessins «portraits» ou semi-schématiques d'individus entiers, de coupes ou de reconstitutions, des photographies macroscopiques et microscopiques (prises de vue en microscopie électronique à transmission et à balayage).

Avec ses listes bibliographiques comprenant près de 1 000 références et son index de plus de 5 000 entrées, cet ouvrage est un outil de qualité ; il est vivement recommandé aux enseignants et aux chercheurs en zoologie (moins aux étudiants français n'ayant pas de solides connaissances en langue allemande).

S.v. Boletzky

ANALYSE D'OUVRAGE
BOOK REVIEW

d'universitaires «facettes occlus» (dont les Anne-
bores, les Forminiers, les Acrobates), et enfin
les Acrobates et les Myxozoa.

La description des radiolaires est précédée
d'une brève discussion des données géologiques,
pales et paléontologiques formant la base des
rapports sur l'origine de la pluricellularité.
Les groupes traités sont les Parozoa (Foriferes,
Plicozoa et Mesozoa), puis les Eumetazoa
diphloblastiques (Cnidaria, Ctenophora) et triphlo-
blastiques (Bilateria) (Spiralia, Vertebrata, Nema-
telminthes, Aschelminthes, Tardigrada ou Lopho-
plotea (Xenozoostoma)).

L'iconographie est excellente et permet au lec-
teur transposition avec un dictionnaire de la
part de l'essentiel de la présentation des
divers groupes; en plus des photographies, elle
comprend des dessins «pointillés» ou semi-ache-
vés d'individus caractéristiques de chaque ou de
reconstitutions des photographies microscopiques
et microscopiques prises de vue en microscopie
électronique à transmission et à balayage.

Avec ses listes bibliographiques complètes
près de 1 000 références et son index de plus de
2 000 entrées, cet ouvrage est un outil de qualité;
il est vivement recommandé aux enseignants et
aux chercheurs en zoologie (moins aux étudiants
français n'ayant pas de solides connaissances en
langue allemande).

S. V. Holzerky

Spezielle Zoologie - Tierer Teil: Einzellier und
Wurmliere (1998) (éditeurs: W. Wetzel,
de & R. Rieger), 900 pages, 1 167 figures,
Gustav Fischer Verlag Stuttgart, DM 148.

Ce premier volume du traité de zoologie édité
par Wilhelm Wetzel et Rainer Rieger
est l'œuvre de 25 auteurs qui présentent les uni-
cellulaires et les invertébrés selon les principes
de la systématique phylogénétique. Les données
données d'origine au lieu d'être des tables et
concepts employés (p. ex. anguilles, spongiaires,
physionomie, groupe externe, structure des carac-
tères morphologiques, etc.). Ce choix amène
les auteurs des différents chapitres à fournir au
lecteur une ou plusieurs hypothèses sous forme
d'arbres phylogénétiques. Ces hypothèses sont ac-
compagnées des caractères dérivés (apomorphies)
pouvant justifier chaque groupe proposé. Les liens
avec la taxonomie traditionnelle sont illustrés par
des schémas qui permettent de visualiser chaque
groupement.

Les groupes caractéristiques sont les an-
cêtres unicellulaires (70 p.) et les métazoaires
la l'exception des vertébrés. Pour le premier des
deux qui est principalement un parasitisme, les
groupes décrits sont les Microspora, Actinosporea,
Pactinomyxozoa, Euglenozoa, Heterolobos,
Dicystella, Forams, Myxozoa, Characina,
Alveolata, Ctenophora, Chordata, etc. Les
une quinzaine de groupements polyphylétiques

Directeur gérant de la publication : A. GUILLE

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

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

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

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

TEXTE

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

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

Chaque manuscrit comportera :

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

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

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

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

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

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

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

ILLUSTRATIONS

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

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

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

ÉPREUVES ET TIRÉS À PART

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

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

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

TEXT

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

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

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

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

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

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

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

Footnotes and acknowledgments should be as brief as possible.

ILLUSTRATIONS

Line drawings should be prepared with India ink on heavy tracing paper, bristol board, white drawing-cardboard or graph paper (blue grid). Letters and numbers on figures should be large enough to be easily readable after reduction; use letter transfer equipment. As far as possible, figures should be grouped in plates of $17 \times 24,35$ cm final size (generally the explanations are included in this frame); the width of a single column is 8.1 cm. Prepare figures using the "homologous rectangles" rule; indicate the number of the figure and the author's name with blue pencil on the back of the figure. Do not write explanations on the figure.

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

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

GALLEY-PROOFS AND REPRINTS

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

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

SOMMAIRE – SUMMARY

<i>Polyascophorus</i> , a new genus of Ancorabolidae (Crustacea, Copepoda), including the description of two new species and the reallocation of <i>Ceratonotus gorbunovi</i>	K.H. GEORGE	141
Variabilité des facteurs abiotiques dans les eaux d'une lagune méditerranéenne : l'étang de Canet (Pyrénées-Orientales, France)		
<i>Variability of abiotic characteristics in the water of a Mediterranean lagoon : l'étang de Canet (Pyrénées-Orientales, France)</i>	M. WILKE	157
Structure et mise en place des peuplements macrophytes de substrats durs d'une table conchylicole de l'étang de Thau (Hérault, France)		
<i>Structure and establishment of macrophyte stands on hard substrata breeding table in the Thau Lagoon (Hérault, France)</i>	N. LAMY, M. LAURET, O. GUELORGET	171
Impact de la pollution pétrolière sur les densités de la méiofaune du littoral de Bizerte (Tunisie)		
<i>Oil discharge impact on meiofauna density of Bizerte Littoral (Tunisia)</i>	H. BEYREM, P. AISSA	183
Space-time variations of demersal fish assemblages in the south-western Adriatic sea		
	N. UNGARO, G. MARANO, A. VLORA, M. MARTINO	191
Biological observations on <i>Sphyrna lewini</i> and <i>S. tudes</i> (Chondrichthyes, Sphyrnidae) from Northern Brazil		
	R. LESSA, C. MENNI, F. LUCENA	203
Décomposition de la matière organique dans le sol de deux écosystèmes forestiers (Parc naturel de Montseny, Espagne). I. Abondance, biomasse et distribution des microarthropodes		
<i>Decomposition of organic matter in two forest ecosystems (Natural Park of Montseny, Spain). I. Abundance, biomass and distribution of the soil microarthropods</i>	P. ANDRES, F. ATHIAS-BINCHE	215
Analyse d'ouvrage/Book review		227