

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 41 n° 4 – Décembre 1991

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 publie des contributions dans les domaines de l'Écologie, de la Biologie et de la Systématique dans les milieux marins, lagunaires et terrestres. Toutes les disciplines de l'Océanographie y sont représentées, y compris les aspects géologiques et physiques.

La revue est une publication trimestrielle; 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, Secrétaire de 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 publishes contributions in the fields of Ecology, Biology and Systematics with emphasis on marine, lagoonal and terrestrial milieus. All topics of Oceanography are considered including geological and physical aspects.

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, Associate 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*

A. ANGELIER (Toulouse), M. BACESCU (Bucarest), B. BATTAGLIA (Padoue), M. BLANC (Paris), F. BLANC (Marseille), A. BIANCHI (Marseille), J. BLONDEL (Montpellier), C.F. BOUDOURESQUE (Marseille), P. BOUGIS (Paris), P. CHARDY (Brest), C. COMBES (Perpignan), P. DRACH (Paris), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan), J. FOREST (Paris), L. FOULQUIER (Cadarach), R.N. GIBSON (Oban-Argyll), C. HEIP (Gent), R. HESSLER (La Jolla), A. IVANOFF (Paris), G. JACQUES (Banyuls-sur-Mer), W. KÜHNELT (Vienne), R. LABAT (Toulouse), M. LAMOTTE (Paris), L. LAUBIER (Paris), P. LUBET (Caen), R. MARGALEF (Barcelone), R.C. NEWELL (Plymouth), M. PAVANS de CECATTY (Lyon), J.M. PERÈS (Marseille), J. POCHON (Paris), S. POULET (Roscoff), P. REY (Toulouse), H. SAINT GIRONS (Paris), M. VACHON (Paris).

Publié avec le concours financier du Conseil Général des Pyrénées-Orientales

ABONNEMENTS/SUBSCRIPTIONS 1991

| | | |
|---|--------|-------------|
| Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i> | FRANCE | AUTRES PAYS |
| Adresser le paiement à l'ordre de / <i>Address payment to the order of:</i> | 610 F | 810 F |

Vie et Milieu, Laboratoire Arago, 66650 BANYULS-SUR-MER. 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 — F. 66650 BANYULS-SUR-MER

STRUCTURE DES PEUPELEMENTS DE SPONGIAIRES AUTOUR DE L'ÉGOUT DE CORTIOU (MARSEILLE, FRANCE)

*Structure of sponge communities around the sewage outfall at Cortiou
(Marseille, France)*

G. MURICY

Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, CNRS-UA41,
Rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille, France

Adresse actuelle : Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro,
Cidade Universitária, CCS, bloco A. 21941 Rio de Janeiro, Brasil

PORIFERA
POLLUTION
STRUCTURE DES PEUPELEMENTS
MÉDITERRANÉE
NORD-OCCIDENTALE

RÉSUMÉ – Nous avons étudié l'influence de la pollution de l'égout de Cortiou sur la structure spatiale et taxinomique des peuplements de Spongiaires des parois rocheuses verticales infralittorales en mode battu. Trois types de peuplements ont été reconnus, qui caractérisent des zones dites « très polluée », « modérément polluée » et « sub-normale ». Les principaux changements observés dans la structure des peuplements de Spongiaires en fonction de l'intensité de la pollution sont une réduction du nombre d'espèces, de la diversité spécifique et de l'équitabilité de ces peuplements (= « rajeunissement »). Les variations du recouvrement global par contre ne sont pas corrélées avec la distance de l'égout. La transition entre la zone sub-normale et la zone modérément polluée est une transition douce (« continuum »), tandis que la transition entre celle-ci et la zone très polluée est très brusque (catastrophique). Vingt espèces de Spongiaires ont montré des possibilités d'utilisation comme espèces indicatrices, spécialement *Cliona celata* Grant. La structure taxinomique et spatiale des peuplements, représentée par des méthodes graphiques telles que les spectres de diversité et les diagrammes de distribution d'abondance (indicateurs écologiques), fournit pourtant des indications plus fiables sur l'état du milieu que des espèces indicatrices utilisées isolément.

PORIFERA
POLLUTION
COMMUNITY STRUCTURE
MEDITERRANEAN SEA

ABSTRACT – The effects of the domestic and industrial pollution carried by the sewage outfall at Cortiou on the spatial and taxonomic structure of sponge communities on vertical infralittoral rocky shores were investigated by SCUBA. Three kinds of community structures were recognized, which characterize a « heavily polluted » zone, a « moderately polluted » zone and a « subnormal » zone. Pollution reduces the number of species, diversity and evenness but not the percentage cover of sponge communities. The spatial structure of the communities becomes homogeneous under increasing pollution levels. This changes represent a « rejuvenation » of the system. Transition between « subnormal » and « moderately polluted » zones is a gradual one, but between « moderately polluted » and « heavily polluted » zones it is much sharper. Twenty sponge species showed potential as indicator species, especially *Cliona celata* Grant. However, spatial and taxonomic structure of the communities, as represented by graphic methods like diversity spectra and abundance distribution diagrams (ecological indicators) seem to give a more reliable indication of the environmental state than indicator species considered alone.

INTRODUCTION

Le développement urbain et industriel des sociétés humaines dans ce siècle, allié à un manque de conscience écologique, est responsable d'une

augmentation exponentielle qualitative et quantitative de ce qu'on appelle « pollution marine », c'est-à-dire l'introduction dans la mer par l'homme de substances potentiellement délétères pour l'environnement et les ressources marines

(Gerlach, 1981). Dans la deuxième moitié du siècle, une prise de conscience à l'échelle mondiale a rendu l'homme de plus en plus intéressé à connaître et à contrôler les effets de la pollution sur les ressources vivantes. La preuve en est l'énorme quantité et variété de travaux consacrés à ce sujet publiés dans les dernières années (e.g., Pearson et Rosemberg, 1978; Gerlach, 1981; Bellan, 1985; Blandin, 1986), ainsi que la création de périodiques spécialisés sur ce thème.

Une des voies de recherche les plus importantes dans ce domaine est l'étude des effets de la pollution sur la structure des communautés et la biologie des organismes marins; cette approche essentiellement descriptive présente aussi des objectifs appliqués tels que la bioévaluation du milieu marin et la recherche d'indicateurs biologiques de pollution (au niveau des espèces et des ensembles plurispécifiques - Blandin, 1986; Soule, 1988). La plupart de ces études sont concentrées sur le benthos de substrat meuble (Pearson et Rosemberg, 1978; Bellan, 1985), mais il y en a aussi sur le benthos de substrat dur (Bellan-Santini, 1966, 1969; Belsher, 1979; Bellan-Santini *et al.*, 1980) et, à moindre échelle, sur le plancton (Arfi, 1983).

D'une manière générale ces travaux soulignent une réduction de la diversité spécifique des communautés soumises à des eaux polluées. Près de la source polluante, des espèces tolérantes prolifèrent, parfois augmentant considérablement la biomasse totale de la communauté; lorsque l'intensité de la pollution est très importante il y a apparition d'une zone presque totalement dépourvue de macroorganismes. Des discussions subsistent encore pour savoir si dans les sédiments il y a formation de zones concentriques caractérisées par des assemblages particuliers d'espèces (Bellan, 1985) ou si la transition est faite en continuum (Pearson et Rosemberg, 1978). On considère aussi que les organismes benthiques reflètent plus fidèlement la qualité de l'environnement que les planctontes. Du fait de leur manque de motilité, les benthontes sont forcément adaptés à l'environnement où ils vivent, et dans un endroit donné ils intègrent l'ensemble des variations des conditions du milieu au cours du temps. Cette accumulation d'information écologique fait que leur distribution, leur biologie et la structure des communautés sont des bons indicateurs biologiques (Reish, 1972; Pearson et Rosemberg, 1978; Bellan, 1985; Alcolado, 1984).

La plupart des travaux d'écologie benthique sont limités à l'étude de taxocènes (taxocène : ensemble des membres d'un taxon supraspécifique qui forment une communauté écologique naturelle, ou en d'autres termes, qui représentent un segment taxinomique d'une communauté ou association (Legendre et Legendre, 1984). Les taxocènes sont plus simples à étudier que les communautés

complètes, et en général représentent en quelque sorte un « modèle miniature » de celles-ci (Frontier, 1985). Ainsi sont fréquents les travaux concernant les effets de la pollution sur la faune annélienne (Bellan, 1980), les peuplements algaux (Belsher, 1979), les macro-échinodermes (Harmelin *et al.*, 1981), etc. Des espèces, des groupes d'espèces ou des rapports entre groupes d'espèces sont très souvent proposés comme indicateurs de pollution.

Les Eponges sont des animaux sessiles filtreurs (et donc très impliqués par la qualité de l'eau), avec une vaste distribution géographique et bathymétrique qui englobe pratiquement l'ensemble du domaine aquatique. Leur abondance et leur diversité souvent remarquables leur confèrent un rôle de premier plan dans beaucoup de biocénoses (Sarà et Vacelet, 1973). Ces qualités les rendent particulièrement appropriées pour la bioévaluation des milieux aquatiques comme proposé par Harrison (1974) et Alcolado (1984, 1985; Alcolado & Herrera, 1987). Les Spongiaires sont pourtant presque toujours oubliés dans ce contexte (Sarà et Vacelet, 1973; Harrison, 1974), en raison des difficultés taxinomiques et du faible nombre de spécialistes du groupe. Des études ont été faites sur les capacités des Eponges à accumuler des polluants tels que les hydrocarbures (Knutzen et Sortland, 1982; Sieben *et al.*, 1983) et les métaux lourds (Patel *et al.*, 1985; Verdenal, 1986). D'autres ont utilisé des cubes d'Eponges en régénération comme modèles indicateurs de pollution (Zahn *et al.*, 1975). La structure des peuplements de Spongiaires dans des eaux polluées reste pourtant très mal connue.

Des études sur les communautés benthiques en zones polluées montrent que les spongiaires sont parmi les animaux benthiques les plus sensibles à la pollution, avec une réduction notable du nombre d'espèces et d'individus (Bellan-Santini *et al.*, 1980). La notion la plus acceptée à ce sujet est que leur diversité est faible en eaux polluées (Sarà et Vacelet, 1973; Harrison, 1974). Cette hypothèse a été renforcée par des travaux récents sur ce sujet (Pansini et Pronzato, 1975; Muricy, 1989; Alcolado & Herrera, 1987). Si le degré de pollution est restreint on observe un nombre important d'individus de quelques espèces tolérantes (e.g., *Halichondria panicea*, *Hymeniacidon sanguinea*) (Sarà et Vacelet, 1973), mais il peut y avoir également une diminution générale du nombre d'individus (Pansini et Pronzato, 1975; Muricy, 1989). Ces résultats sont basés sur des observations semi-quantitatives ou sur des indices numériques synthétiques, considérés comme insuffisants pour décrire la structure des peuplements (Frontier, 1985; Legendre et Legendre 1984). L'état actuel des connaissances sur la structure des peuplements de Spongiaires en eaux polluées et sur leur possible utilisation pour la bioévaluation dépasse donc à peine un niveau

spéculatif. Une étude plus approfondie est nécessaire pour clarifier ces questions, et c'est ce que nous nous proposons de faire dans ce travail.

L'objectif de ce travail est d'analyser les changements structuraux subis par les peuplements de Spongiaires en fonction de la distance du débouché de l'égout de Cortiou (Marseille, France) et d'évaluer le potentiel d'utilisation des Spongiaires comme bio-indicateurs.

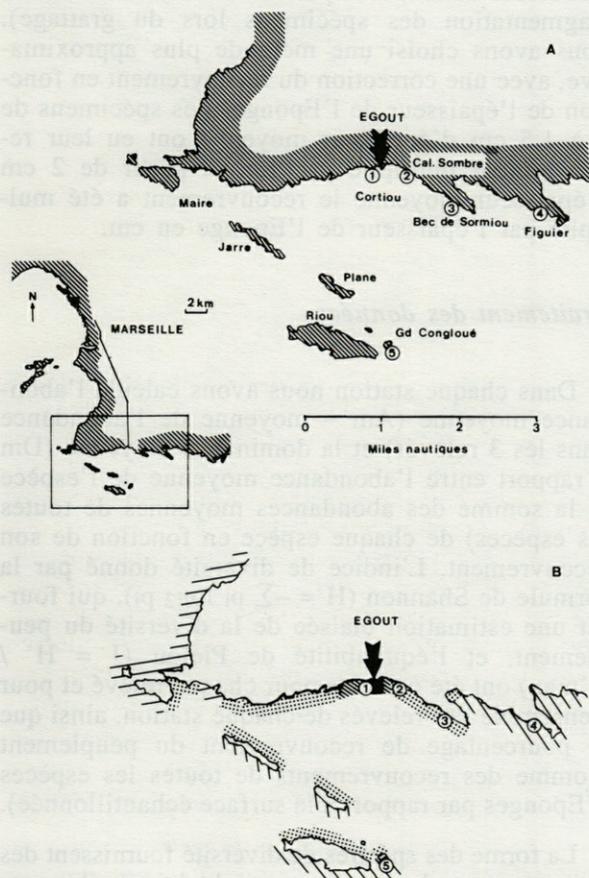


Fig. 1. - A, L'aire étudiée et localisation des stations de récolte. B, Diagramme schématisé des effets de la pollution sur le benthos des substrats rocheux de la côte Sud de Marseille (d'après plusieurs sources - voir texte). ■ zone de pollution maximale; ≡ zone très polluée; /// zone modérément polluée; ∴ zone subnormale à normale. Les chiffres encadrés représentent les 5 stations de prélèvement.

A, The study area and location of the collecting sites. B, Schematic diagram of the pollution effects on the hard bottom benthos at the South coast of Marseilles (from various authors - see text). ■ maximum pollution zone; ≡ heavily polluted zone; /// moderately polluted zone; ∴ subnormal to normal zone. Encircled numbers represent the 5 collecting sites.

AIRE ÉTUDIÉE

Les eaux usées déversées par l'égout de Cortiou correspondent à une population de plus de 1,5 mil-

lion d'équivalent-habitants, et le matériel d'origine industrielle équivaut à plus de 500 000 éq-hab. (Arfi, 1983); cette charge polluante arrive en mer dans le secteur de Cortiou (fig. 1A) avec un débit moyen de 400 m³ par jour (Verdenal, 1986). Elle comprend des polluants divers, dont l'apport moyen quotidien est de : détergents (Monaxol) - 4 à 5 T; phosphates (PO₄) - 5 à 6 T; azote total (N) - 15 à 20 T; chlorures 40 à 50 T; sulfates (SO₄) - 50 à 60 T; phénols - 30 kg; pesticides et organochlorés - 12,5 kg; zinc - 30 kg; nickel - 10 kg; manganèse - 200 kg; hydrocarbures - 1,5 T; matières décantables (2 h) - 1500 m³ (Verdenal, 1986). Cette immense charge polluante arrivait normalement en mer sans aucun traitement à l'exception d'un dégrillage éliminant environ 10 m³ de matières solides diverses par jour. Une usine d'épuration a été installée à Marseille fin 1987, mais elle est encore en phase d'implantation et fonctionne de façon intermittente; son action actuelle sur la pollution est donc faible (Bellan-Santini, comm.pers.). Malheureusement, on ne dispose pas d'assez de données sur ce sujet mais, malgré cela, on observe déjà une importante réduction de la quantité de matières solides (plastiques, etc.) dans le secteur, et la charge particulière a été apparemment aussi réduite.

Lors de leur arrivée en mer dans la calanque de Cortiou, ces eaux douces très polluées se mélangent avec l'eau de mer d'une façon hétérogène. La densité et la solubilité des différents polluants déterminent leur avenir en mer, ainsi que les facteurs hydrologiques (courants, turbulence) de la région concernée (Weindemann et Sendner, 1972). Verdenal (1986) divise les polluants de l'égout de Cortiou dans les catégories suivantes : matériaux à sédimentation rapide, matériaux légers, matériaux de surface et eaux dessalées. Le système local de courants a pour composant principal la dérive liguro-provençale, parallèle au rivage dans les couches superficielles (en direction Ouest), compensée en profondeur par un retrait des eaux plus denses en sens opposé (Castelbon, 1972). Ce schéma simple est considérablement modifié par la topographie locale et surtout par le régime de vents, dont les dominants sont ceux de Nord et Nord-Ouest (Mistral) et ceux de Sud et Sud-Est.

La dispersion de ces polluants a été intensivement étudiée au moyen de mesures dans les sédiments (Arnoux *et al.*, 1980a), dans les organismes (Arnoux *et al.*, 1980b) et dans la colonne d'eau (Arfi, 1983). Leurs effets sur les organismes marins ont été analysés au niveau du plancton (Arfi, 1983), du benthos de substrat meuble (Bellan, 1967; Bellan *et al.*, 1980) et du benthos de substrat dur (Bellan-Santini, 1966, 1969; Belsher, 1974, 1979; Leung Tack Kit, 1975; Bellan, 1980; Bitar, 1982). Les renseignements fournis par ces travaux (et par Bellan-Santini, comm. pers.) permettent de tracer une cartographie approximative de la pol-

lution sur les substrats rocheux dans le secteur (fig. 1B).

MÉTHODES

Choix et localisation des stations

Deux critères principaux ont guidé le choix des stations : la distance par rapport à l'égout et l'homogénéité physique des lieux. Sur la côte (fig. 1A) : station 1 (Cortiou) à environ 80 m à l'Ouest du débouché de l'égout; vers l'Est, station 2 (Calanque Sombre) à 400 m, station 3 (Bec de Sormiou) à 1800 m, et station 4 (Figuier) à 3800 m de l'égout, station 5 (Grand Congloué) à 4200 m au Sud de Cortiou, dans l'archipel de Riou. Cette répartition des stations permet l'étude des peuplements selon différents degrés d'exposition aux eaux polluées.

Le critère d'homogénéité est très important pour dégager les effets de la pollution des autres facteurs écologiques susceptibles de modifier la structure des peuplements à Spongiaires tels que l'éclairement, l'hydrodynamisme, la profondeur, l'exposition et la pente des parois (Boury-Esnault, 1971; Sarà et Vacelet, 1973). Les stations et les relevés ont été situés dans des endroits présentant les conditions suivantes : parois verticales à exposition Sud; profondeur entre -10 et -12 m; mode battu. L'échantillonnage a donc été fait dans la Biocénose des Algues Photophiles (Péres et Picard, 1964), qui, malgré sa dominance algale, possède à la profondeur étudiée un peuplement de Spongiaires assez riche.

Technique d'échantillonnage

Dans chaque station, 3 relevés de 900 cm², subdivisés en 3 quadrats de 300 cm², ont été effectués en avril, mai et juin 1989. La seule étude faite sur l'aire minimale spécifique (qualitative) d'un peuplement à Spongiaires propose une surface de 300 cm² par relevé (Pansini *et al.*, 1977); pour garantir un échantillonnage suffisant, nous avons choisi une surface 3 fois plus importante que celle proposée par Pansini *et al.* (loc.cit.), vu le caractère structural de notre étude.

Pour assurer le plus possible un échantillonnage aléatoire simple, la localisation des relevés de chaque station a été déterminée à l'aide d'une table de nombres au hasard. Après le repérage d'une paroi homogène dans les conditions précitées, les relevés ont été placés à différentes distances du bord gauche de la paroi. Ces distances ont été déterminées avant les plongées à l'aide de la table de nombres au hasard.

Les relevés ont été effectués en plongée par grattage intégral à l'aide d'un burin; le substrat a été cassé sur une épaisseur suffisante pour permet-

tre la récolte des Eponges perforantes. Le matériel récolté a été préservé au formol 10% et trié au laboratoire pour l'identification et la quantification des espèces. La biomasse serait le paramètre idéal pour évaluer l'importance des Spongiaires étant donnée la variabilité de la taille et des formes (encroutantes, massives, perforantes, dressées, etc.) des espèces. Du fait des difficultés techniques liées à la mesure de cette biomasse (problème des espèces perforantes et encroutantes, fragmentation des spécimens lors du grattage), nous avons choisi une méthode plus approximative, avec une correction du recouvrement en fonction de l'épaisseur de l'Eponge. Les spécimens de 1 à 1,5 cm d'épaisseur moyenne ont eu leur recouvrement multiplié par 1,5. A partir de 2 cm d'épaisseur moyenne le recouvrement a été multiplié par l'épaisseur de l'Eponge en cm.

Traitement des données

Dans chaque station nous avons calculé l'abondance moyenne (A_m - moyenne de l'abondance dans les 3 relevés) et la dominance moyenne (D_m - rapport entre l'abondance moyenne de l'espèce et la somme des abondances moyennes de toutes les espèces) de chaque espèce en fonction de son recouvrement. L'indice de diversité donné par la formule de Shannon ($H' = -\sum p_i \log_2 p_i$), qui fournit une estimation biaisée de la diversité du peuplement, et l'équitabilité de Pielou ($J = H' / H'_{\max}$) ont été calculés pour chaque relevé et pour l'ensemble des relevés de chaque station, ainsi que le pourcentage de recouvrement du peuplement (somme des recouvrements de toutes les espèces d'Eponges par rapport à la surface échantillonnée).

La forme des spectres de diversité fournissent des indications sur la structure spatiale des peuplements (Margalef, 1967, 1968; Pielou, 1975), et permettent une estimation de l'aire minimale d'échantillonnage (Pielou, 1975). Ces courbes ont été construites à partir des données brutes, arrondies à l'entier le plus proche. La diversité spécifique a été calculée à partir de la formule de Brillouin-Margalef $H = \frac{1}{N} \log_2 \frac{N!}{\pi N_i!}$ où N est le recouvrement total des

Eponges dans l'échantillon et N_i est le recouvrement de chaque espèce. Cette formule fournit la diversité exacte de l'échantillon (Pielou, 1975). Pour construire des courbes moyennes, plus lisses, nous avons établi un système de combinaisons qui permet d'avoir plusieurs valeurs du nombre d'espèces et de la diversité pour chaque unité de surface : 9 valeurs pour 300 cm² (les 9 quadrats individualisés), 9 valeurs pour 600 cm² (3 combinaisons de 2 quadrats dans 3 relevés), 3 valeurs pour 900 cm² (les 3 relevés individualisés), 3 valeurs pour 1800 cm² (3 combinaisons de 2 relevés) et une valeur pour 2700 cm² (les 3 relevés ensemble).

| ESPECES | Sta 1 | | Sta 2 | | Sta 3 | | Sta 4 | | Sta 5 | |
|---|--------|-------|--------|-------|--------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | Am | Dm | Am | Dm | Am | Dm | Am | Dm | Am | Dm |
| <i>Clathrina reticulum</i> (Schmidt) | | | | | | | 6,00 | 1,30 | 3,30 | 0,50 |
| <i>Clathrina cerebrum</i> (Haeckel) | | | | | 3,70 | 0,60 | 44,30 | 9,40 | 53,30 | 8,60 |
| <i>Clathrina contorta</i> (Bowerbank) | 1,70 | 0,20 | 2,30 | 0,30 | 0,30 | 0,01 | 2,00 | 0,40 | | |
| <i>Clathrina spinosa</i> (Lendenfeld) | | | | | 0,30 | 0,01 | | | 1,70 | 0,30 |
| <i>Clathrina cf. primordialis</i> (Haeckel) | | | | | | | 1,70 | 0,30 | | |
| <i>Clathrina sp. 1</i> | | | | | | | 0,30 | 0,10 | | |
| <i>Clathrina sp. 2</i> | | | | | | | | | 6,70 | 1,10 |
| <i>Ascandra falcata</i> Haeckel | | | | | | | 2,30 | 0,50 | | |
| <i>Sycon ciliatum</i> (Fabricius) | | | | | 2,70 | 0,40 | 0,70 | 0,10 | | |
| <i>Sycon sp.</i> | | | | | 6,70 | 1,00 | 3,30 | 0,70 | 2,00 | 0,30 |
| <i>Ute sp.</i> | | | | | 1,70 | 0,30 | | | | |
| <i>Leucosolenia sp.</i> | 7,30 | 1,00 | 0,30 | 0,01 | 0,70 | 0,10 | 0,70 | 0,10 | | |
| <i>Oscarella lobularis</i> Schmidt | 1,00 | 0,10 | | | 2,00 | 0,30 | 4,30 | 0,90 | 4,30 | 0,70 |
| <i>Plakina dilopha</i> Schulze | | | | | | | 0,70 | 0,10 | 1,30 | 0,20 |
| <i>Plakortis simplex</i> Schulze | | | | | | | 4,30 | 0,90 | | |
| <i>Corticium candelabrum</i> Schmidt | | | | | | | 3,30 | 0,70 | | |
| <i>Dercitus plicatus</i> (Schmidt) | | | 56,70 | 7,80 | 70,30 | 11,10 | 17,70 | 3,70 | 6,30 | 1,00 |
| <i>Geodia cydonium</i> (Jameson) | | | | | | | | | 10,30 | 1,70 |
| <i>Stelletta sp 1</i> | | | | | | | | | 1,00 | 0,20 |
| <i>Stelletta sp 2</i> | | | 1,00 | 0,10 | | | | | 0,70 | 0,10 |
| <i>Thrombus abyssi</i> (Carter) | | | | | 0,70 | 1,10 | | | | |
| <i>Chondrosia reniformis</i> Nardo | | | | | | | | | 33,30 | 5,40 |
| <i>Jaspis jonhstoni</i> (Schmidt) | | | | | 5,00 | 0,80 | | | 15,30 | 2,50 |
| <i>Jaspis sp.</i> | | | | | | | 1,00 | 0,20 | 2,30 | 0,40 |
| <i>Holoxea furtiva</i> Topsent | | | 51,30 | 7,10 | 2,00 | 0,30 | 9,70 | 2,00 | 18,30 | 3,00 |
| <i>Cliona carteri</i> (Ridley) | | | 5,00 | 0,70 | 50,00 | 7,90 | 9,30 | 2,00 | 11,30 | 1,80 |
| <i>Cliona celata</i> Grant | 443,00 | 63,00 | 231,00 | 32,00 | 105,00 | 16,60 | 18,00 | 3,80 | 31,00 | 5,00 |
| <i>Cliona janitrix</i> Topsent | | | | | | | 1,70 | 0,30 | | |
| <i>Cliona lobata</i> Hancock | 0,70 | 0,10 | | | 4,70 | 0,70 | 3,00 | 0,60 | | |
| <i>Cliona vastifica</i> Hancock | | | | | 50,80 | 7,00 | 50,70 | 8,00 | 5,70 | 1,20 |
| <i>Cliona vermifera</i> Hancock | 5,70 | 0,80 | | | 25,00 | 3,90 | 3,00 | 0,60 | 3,70 | 0,60 |
| <i>Cliona viridis</i> (Schmidt) | 11,70 | 1,60 | 78,00 | 10,80 | 103,00 | 16,30 | 84,00 | 17,80 | 79,70 | 12,90 |
| <i>Cliona sp.</i> | | | | | 5,00 | 0,80 | | | | |
| <i>Thoosa armata</i> Topsent | | | | | | | | | 1,00 | 0,20 |
| <i>Tethya citrina</i> Sarà et Melone | | | | | | | 1,40 | 0,70 | | |
| <i>Prosuberites epiphytium</i> (Lamarck) | 75,70 | 10,70 | 5,70 | 0,80 | 0,30 | 0,01 | | | | |
| <i>Raspaciona aculeata</i> (Jonhston) | 3,30 | 0,50 | | | | | 1,70 | 0,30 | 16,30 | 2,60 |
| <i>Rhabdermia minutula</i> (Carter) | | | 60,30 | 8,30 | 20,70 | 3,30 | 3,70 | 0,80 | 7,30 | 1,20 |
| <i>Lissodendoryx cavernosa</i> Topsent | | | 17,70 | 2,40 | 8,00 | 1,30 | 36,00 | 7,60 | 26,70 | 4,30 |
| <i>Lissodendoryx sp.</i> | | | 10,00 | 1,40 | | | 6,70 | 1,40 | | |
| <i>Myxilla macrosigma</i> Boury-Esnault | | | | | | | 1,30 | 0,30 | 2,00 | 0,30 |
| <i>Myxilla prouhoi</i> (Topsent) | | | 5,70 | 0,80 | 1,30 | 0,20 | 2,30 | 0,50 | 8,70 | 1,40 |
| <i>Myxilla rosacea</i> (Lieberkühn) | | | 20,30 | 2,80 | | | 9,00 | 1,90 | 26,70 | 4,30 |
| <i>Tedania anhelans</i> (Lieberkühn) | | | 7,70 | 1,10 | 3,30 | 0,50 | 8,00 | 1,30 | 3,70 | 0,60 |
| <i>Pytheas sigmata</i> (Topsent) | | | 4,70 | 0,60 | | | 2,70 | 0,60 | 10,00 | 1,60 |
| <i>Leptolabis luciensis</i> (Topsent) | | | 9,30 | 1,30 | 2,30 | 0,40 | 8,70 | 1,80 | 21,70 | 3,50 |
| <i>Hymedesmia peachi</i> Bowerbank | | | | | | | | | 0,30 | 0,01 |
| <i>Hymedesmia sp.</i> | | | | | | | | | 6,30 | 1,00 |
| <i>Acarus tortilis</i> Topsent | | | | | 3,00 | 0,50 | 4,70 | 1,00 | 1,70 | 0,30 |
| <i>Microcionia atrasangunea</i> Bowerbank | | | | | | | 3,30 | 0,70 | 1,00 | 0,20 |
| <i>Anchinoe fictitius</i> (Bowerbank) | | | 9,30 | 1,30 | | | | | | |
| <i>Mycale contarenii</i> (Martens) | | | | | 1,30 | 0,20 | | | | |
| <i>Mycale macilenta</i> (Bowerbank) | 16,70 | 2,40 | 8,30 | 1,10 | | | | | | |
| <i>Mycale massa</i> (Schmidt) | | | | | 9,00 | 1,40 | 2,30 | 0,50 | | |
| <i>Paresperella serrata</i> (Sarà et Siribelli) | | | | | | | 22,30 | 4,70 | 3,00 | 0,50 |
| <i>Crambe crambe</i> (Schmidt) | | | 9,00 | 1,20 | 70,70 | 11,10 | 10,00 | 2,10 | 17,30 | 2,80 |
| <i>Batzella inops</i> (Topsent) | | | | | 0,70 | 0,10 | 5,70 | 1,20 | 6,30 | 1,00 |
| <i>Scopalina lophyropoda</i> Schmidt | | | | | 19,00 | 3,00 | | | | |
| <i>Halichondria bowerbanki</i> Burton | | | 3,00 | 0,40 | | | 5,30 | 1,10 | 7,30 | 1,20 |
| <i>Topsentia genitrix</i> (Schmidt) | | | | | | | | | 1,70 | 0,30 |
| <i>Hymeniacion sanguinea</i> (Grant) | 123,00 | 17,60 | 0,70 | 0,10 | | | | | 1,70 | 0,30 |
| <i>Reniera cf cratera</i> (Schmidt) | | | 20,00 | 2,80 | 5,00 | 0,80 | 9,30 | 2,00 | 12,30 | 1,90 |
| <i>Reniera sp 1</i> | | | 1,70 | 0,20 | | | 2,00 | 0,40 | 4,00 | 0,60 |
| <i>Reniera sp 2</i> | | | 9,00 | 1,20 | 1,70 | 0,30 | 8,00 | 1,70 | 7,30 | 1,20 |
| <i>Haliclona subtilis</i> Griessinger | | | 15,30 | 2,10 | | | | | 0,70 | 0,10 |
| <i>Haliclona cf citrina</i> (Topsent) | | | 2,30 | 0,30 | | | | | | |
| <i>Haliclona sp.</i> | 2,30 | 0,30 | 1,30 | 0,20 | | | | | | |
| <i>Adocia cf. reptans</i> Griessinger | 2,30 | 0,30 | 1,30 | 0,20 | | | | | | |
| <i>Pellina fistulosa</i> (Bowerbank) | | | 0,30 | 0,01 | 5,70 | 0,90 | 4,00 | 0,80 | 3,70 | 0,60 |
| <i>Gellius angulatus</i> (Bowerbank) | 2,30 | 0,30 | 6,70 | 0,90 | | | 17,30 | 3,70 | 3,00 | 0,50 |
| <i>Dysidea fragilis</i> (Montagu) | 6,70 | 0,90 | 1,00 | 0,10 | | | | | 2,30 | 0,40 |
| <i>Cacospongia scalaris</i> Schmidt | | | | | 36,70 | 5,80 | 35,00 | 7,40 | 41,70 | 6,70 |
| <i>Spongia nilens</i> (Schmidt) | | | | | | | | | 11,70 | 1,90 |
| <i>Spongia virgulosa</i> (Schmidt) | | | 8,00 | 1,10 | 0,70 | 0,10 | 10,00 | 2,10 | 24,30 | 3,90 |
| <i>Ircinia variabilis</i> Schmidt | | | | | | | 7,70 | 1,60 | 3,30 | 0,50 |
| <i>Sarcotragus spinosula</i> Schmidt | | | | | | | 17,70 | 3,70 | 27,70 | 4,50 |
| <i>Aplysilla sulfurea</i> (Schulze) | | | 0,70 | 0,10 | | | 1,30 | 0,30 | 0,70 | 0,10 |
| <i>Pleraplysilla spinifera</i> (Schulze) | | | | | | | | | 1,30 | 0,20 |

Tabl. I. Abondance moyenne (Am) en cm² par relevé, et dominance (Dm) en pourcentage du recouvrement global, des espèces récoltées à chaque station. Mean abundance (Am) expressed as cm² at each relevé, and dominance (Dm) expressed as the percentage of the total cover of the sponge species collected at each site.

L'analyse de groupement hiérarchique («Cluster Analysis») permet de dégager les discontinuités de la structure des données le long d'un gradient en fonction de la similitude spécifique des échantillons; elle a été faite en utilisant l'algorithme d'agglomération suivant la variance (Lebart *et al.*, 1977) à partir d'une matrice de distances du Khi-2 calculée sur le recouvrement total des espèces.

Des analyses de la variance ont été faites pour vérifier si les modifications de la diversité spécifique, du nombre d'espèces et du recouvrement moyen global des peuplements étaient significatives. Les données utilisées pour ces analyses sont celles des 3 relevés de chaque station pris isolément (surfaces de 900 cm²). Lorsque l'analyse de la variance a conduit au rejet de l'hypothèse nulle $H_0: \mu_1 = \mu_2 = \mu_3 = \mu_4 = \mu_5$, un test de comparaisons multiples a été utilisé pour chercher quelles sont les moyennes significativement différentes. Nous avons utilisé le test H.S.D. de Tukey qui permet de fixer le risque α à un niveau choisi (Scherrer, 1984).

Les graphes de distribution d'abondances simplifient la comparaison de la structure des peuplements; ils ont été construits à chaque station de 2 façons: diagrammes rangs-fréquences en échelle log-log (log des rangs des espèces en ordre décroissant X log des fréquences des espèces) et diagrammes log-normaux en échelle log-linéaire (Legendre et Legendre, 1984). Ces diagrammes log-normaux portent en abscisse les classes géométriques de recouvrement formées par une progression géométrique de raison 2 (Classe 1 = 1 cm², Cl.2 = 2-3 cm², Cl.3 = 4-7 cm², Cl.4 = 8-15 cm², Cl.5 = 16-31 cm², etc.), et en ordonnée le nombre d'espèces de chaque classe. Ces diagrammes permettent aussi la sélection objective de groupes d'espèces indicatrices de pollution (Gray et Pearson, 1982; Pearson *et al.*, 1983), au moyen d'une analyse qualitative des espèces présentes dans les classes 5 et 6 des diagrammes log-normaux. Si on considère que les peuplements sont composés par 3 (ou plus) groupes d'espèces (espèces «rares», espèces «communes» et espèces «abondantes»), les classes 5 et 6 forment le groupe d'espèces communes. Les espèces rares (classes 1 à 4) sont normalement mal échantillonnées, et leur rareté est très difficile à expliquer. Les espèces plus abondantes (à partir de classe 7) sont en général des espèces opportunistes et présentent des fluctuations importantes d'effectifs, ce qui rend difficile l'interprétation des données. Ainsi on est conduit à analyser les variations d'abondance des espèces communes (classes 5 et 6) pour la recherche d'espèces indicatrices de pollution (Ugland et Gray, 1982; Gray et Pearson, 1982; Pearson *et al.*, 1983).

RÉSULTATS

Aspects qualitatifs

Au total, 79 espèces d'Eponges ont été trouvées (tabl. I), dont 60 identifiées au niveau spécifique. La classe Demospongiae présente 67 espèces et la classe Calcarea, 12. Les ordres les mieux représentés sont les Poecilosclerida (17 spp) et les Hadromerida (12 spp). Le genre *Cliona* (Hadromerida) est représenté par 8 espèces dont *C. celata*, *C. viridis* et *C. carteri* comptent parmi les plus abondantes de la région. D'autres espèces très communes sont *Crambe crambe*, *Lissodendoryx cavernosa* et *Leptolabis luciensis* (Poecilosclerida), *Cacospongia scalaris* et *Spongia virgultosa* (Dictyoceratida), *Reniera cf. cratera* (Haplosclerida), *Clathrina cerebrum* (Calcarea), *Dercitus plicatus* (Astrophorida) et *Holoxea furtiva* (Epipolasida).

Spectres de Diversité

Les spectres de diversité (fig. 2A) montrent 3 formes distinctes. A la station 1 la courbe est du type «rectangulaire», atteignant rapidement une asymptote aux environs de 600 cm². Le nombre d'espèces et la diversité y sont faibles. Aux stations 4 et 5 les courbes sont «diagonales», c'est-à-dire qu'elles subissent une augmentation graduelle sans stabilisation apparente dans la surface étudiée (mais avec un début de stabilisation au niveau de 900 cm²). Le nombre d'espèces et la diversité spécifique y sont élevés. Les stations 2 et 3 présentent des courbes de forme intermédiaire.

Analyse hiérarchique

L'analyse d'agglomération hiérarchique des relevés (fig. 2B) divise les échantillons en 3 groupes très nets: le groupe 1 comporte les relevés des stations d'eau propre (Sta. 4 et 5) et un relevé d'une station intermédiaire (relevé S1). Il est plus lointainement lié au groupe 2, qui réunit les autres relevés des stations intermédiaires (Sta. 2 et 3); le groupe 3 représente la station polluée (Sta. 1), très isolée des 2 autres. En général les groupes se forment d'abord par agrégation de relevés d'une même station (relevés B1-B2, S2-S3, F1-F2, C1-C2-C3, fig. 3B), ce qui reflète une homogénéité à l'intérieur de chaque station. Il y a 2 exceptions à cette règle: – les relevés de la station de référence au Grand Congloué (relevés G1, G2, G3) qui sont liés aux relevés du Figuier (nœuds 21, 23 et 26); ceci montre une similitude très forte entre les peuplements de ces 2 stations, ce qui suggère une qualité de l'eau équivalente; – le relevé

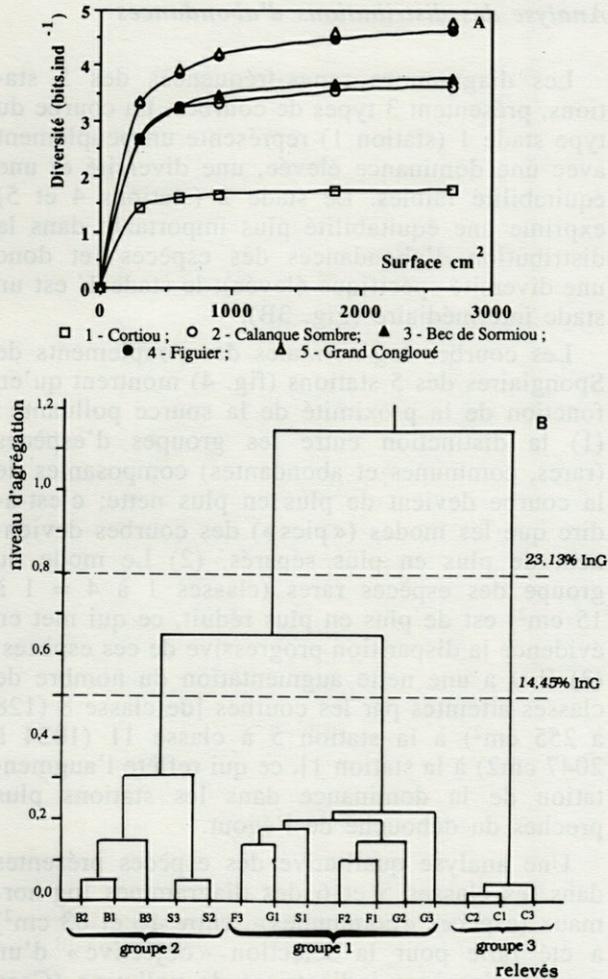


Fig. 2. - A, Spectres de diversité des peuplements de spongiaires des 5 stations de récolte. La diversité a été calculée par la formule de Brillouin - Margalef. B, Analyse d'agglomération hiérarchique des 15 relevés en utilisant l'algorithme d'agrégation suivant la variance à partir d'une matrice de distances du khi-2 (données brutes : recouvrement des espèces). Les relevés sont identifiés par une lettre (qui représente la station) et un chiffre pour distinguer les 3 relevés de chaque station. C - Cortiou (sta. 1), S - Calanque Sombre (sta. 2), B - Bec de Sormiou (sta. 3), F - Figuier (sta. 4), G - Grand Congloué (sta. 5). InG est la variance totale de l'ensemble des données (ici, InG = 3,46)

A, Diversity spectra of sponge communities at the 5 collecting sites. Diversity was calculated with the Brillouin - Margalef formula. B, Agglomerative hierarchical cluster analysis of the 15 relevés using the aggregation following the variance algorithm on a khi-2 distance matrix (primary data are species cover). Relevés are identified by a letter which represents the collecting site and by a number in order to distinguish the 3 relevés at each site. C - Cortiou (site 1), S - Calanque Sombre (site 2), B - Bec de Sormiou (site 3), F - Figuier (site 4), G - Grand Congloué (site 5). InG is the total variance of the data (here, InG = 3,46).

S1 de la station 2 (Calanque Sombre), situé au sein du groupe de relevés de la zone subnormale (groupe 1). La présence de ce relevé S1 parmi les

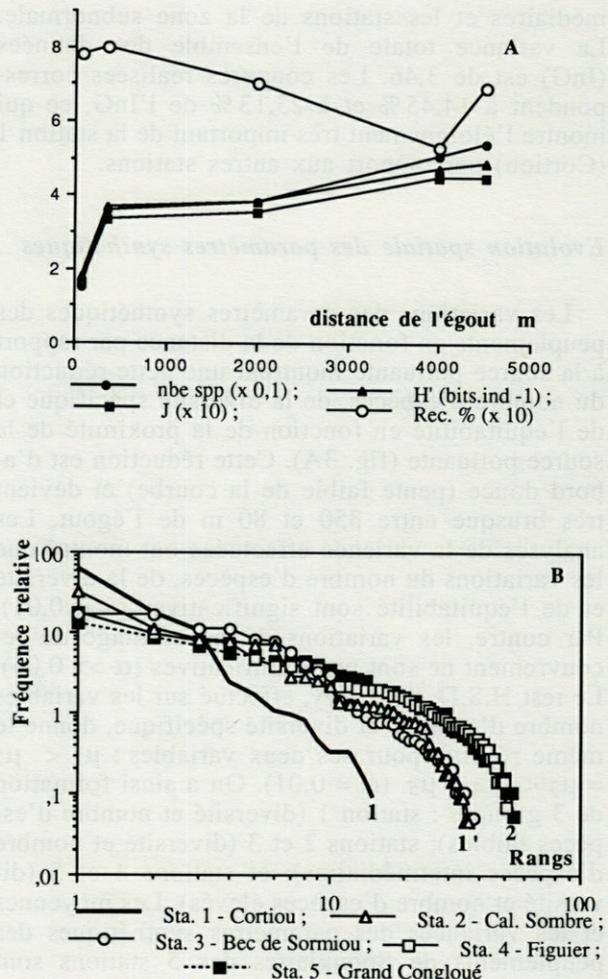


Fig. 3. - A, Variations des paramètres synthétiques des peuplements de Spongiaires en fonction de la distance de l'égout de Cortiou. Nbe spp = nombre d'espèces; H' = diversité de Shannon ($-\sum p_i \log_2 p_i$), en bits.ind⁻¹; J = équitabilité (H'/H' max); rec% = pourcentage de recouvrement (recouvrement total du peuplement de Spongiaires par rapport à la surface échantillonnée). B, Diagrammes rangs-fréquences des peuplements de spongiaires des 5 stations de récolte. Les espèces sont classées en ordre décroissant d'abondance, et la fréquence relative correspond à la dominance de chaque espèce à chacune des stations. Les chiffres 1, 1' et 2 se réfèrent aux différents stades de « succession ».

A, Fluctuations of synthetic parameters of sponge communities as a function of distance from the Cortiou sewer outfall. Nbe spp = number of species; H' = Shannon's diversity ($-\sum p_i \log_2 p_i$), in bits.ind⁻¹; rec% = percentage cover (the sponge communities' total cover over the total sampling surface at each site). B, Rank-frequency diagrams of sponge communities at the 5 collecting sites. Species are ranked in decreasing order of abundance, and relative frequencies correspond to species dominance at each station. Numbers 1, 1' and 2 refer to sequential stages of « succession ».

relevés « d'eau propre » témoigne d'une part d'une relative hétérogénéité à la station 2, et d'autre part d'une certaine similitude entre les stations inter-

médianes et les stations de la zone subnormale. La variance totale de l'ensemble des données (InG) est de 3,46. Les coupures réalisées correspondent à 14,45 % et à 23,13 % de l'InG, ce qui montre l'éloignement très important de la station 1 (Cortiou) par rapport aux autres stations.

Evolution spatiale des paramètres synthétiques

Les variations des paramètres synthétiques des peuplements en fonction de la distance par rapport à la source polluante montrent une nette réduction du nombre d'espèces, de la diversité spécifique et de l'équitabilité en fonction de la proximité de la source polluante (fig. 3A). Cette réduction est d'abord douce (pente faible de la courbe) et devient très brusque entre 350 et 80 m de l'égout. Les analyses de la variance effectuées ont montré que les variations du nombre d'espèces, de la diversité et de l'équitabilité sont significatives ($\alpha < 0,01$). Par contre, les variations du pourcentage de recouvrement ne sont pas significatives ($\alpha \gg 0,05$). Le test H.S.D. de Tukey, effectué sur les variables nombre d'espèces et diversité spécifique, donne le même résultat pour ces deux variables : $\mu_1 < \mu_2 = \mu_3 < \mu_4 = \mu_5$. ($\alpha = 0,01$). On a ainsi formation de 3 groupes : station 1 (diversité et nombre d'espèces faibles); stations 2 et 3 (diversité et nombre d'espèces intermédiaires); et stations 4 et 5 (diversité et nombre d'espèces élevés). Les moyennes et les variances des paramètres synthétiques des peuplements de Spongiaires des 5 stations sont réunis dans le tableau II.

Tabl. II. Moyenne (\bar{x}) et variance (s^2) des paramètres synthétiques des peuplements de Spongiaires dans les 5 stations (calculés sur 3 relevés de 900 cm² chacun par station), et valeurs des totaux (T) pour la somme des 3 relevés.

Mean (\bar{x}) and variance (s^2) of synthetic parameters of sponge communities at the 5 collecting sites (3 relevés of 900 cm² each per site), and totals (T) for the sum of the 3 relevés.

| Stations | Sta. 1 | Sta. 2 | Sta. 3 | Sta. 4 | Sta. 5 | |
|-----------------------------|-----------|--------|--------|--------|--------|--------|
| Variables | | | | | | |
| nombre d'espèces | \bar{x} | 12 | 25,30 | 26 | 36,70 | 38 |
| | s^2 | 1 | 5,35 | 4 | 1,33 | 4,33 |
| | T | 15 | 32 | 36 | 51 | 54 |
| Pourcentage de recouvrement | \bar{x} | 0,78 | 0,80 | 0,70 | 0,53 | 0,69 |
| | s^2 | 0,025 | 0,062 | 0,053 | 0,088 | 0,037 |
| | T | 0,78 | 0,80 | 0,70 | 0,53 | 0,69 |
| Diversité H' | \bar{x} | 1,68 | 3,32 | 3,47 | 4,17 | 4,21 |
| | s^2 | 0,018 | 0,160 | 0,019 | 0,075 | 0,026 |
| | T | 1,78 | 3,68 | 3,84 | 4,73 | 4,90 |
| Equitabilité J | \bar{x} | 0,48 | 0,73 | 0,76 | 0,85 | 0,83 |
| | s^2 | 0,0027 | 0,0057 | 0,0025 | 0,0056 | 0,0002 |
| | T | 0,46 | 0,71 | 0,73 | 0,83 | 0,85 |

Analyse des distributions d'abondances

Les diagrammes rangs-fréquences des 5 stations, présentent 3 types de courbes. La courbe du type stade 1 (station 1) représente un peuplement avec une dominance élevée, une diversité et une équitabilité faibles. Le stade 2 (stations 4 et 5) exprime une équitabilité plus importante dans la distribution d'abondances des espèces (et donc une diversité spécifique élevée); le stade 1' est un stade intermédiaire (Fig. 3B).

Les courbes log-normales des peuplements de Spongiaires des 5 stations (fig. 4) montrent qu'en fonction de la proximité de la source polluante : (1) la distinction entre les groupes d'espèces (rares, communes et abondantes) composantes de la courbe devient de plus en plus nette; c'est-à-dire que les modes (« pics ») des courbes deviennent de plus en plus séparés. (2) Le mode du groupe des espèces rares (classes 1 à 4 = 1 à 15 cm²) est de plus en plus réduit, ce qui met en évidence la disparition progressive de ces espèces. (3) Il y a une nette augmentation du nombre de classes atteintes par les courbes [de classe 8 (128 à 255 cm²) à la station 5 à classe 11 (1024 à 2047 cm²) à la station 1], ce qui reflète l'augmentation de la dominance dans les stations plus proches du débouché de l'égout.

Une analyse qualitative des espèces présentes dans les classes 5 et 6 des diagrammes log-normaux (espèces « communes », entre 16 et 63 cm²) a été faite pour la sélection « objective » d'un groupe d'espèces indicatrices de pollution (Gray et Pearson, 1982; Pearson *et al.*, 1983) (tabl. III). Parmi les 35 espèces présentes dans ces 2 classes d'abondance, 15 n'ont pas montré de liaison entre leur abondance et l'intensité de la pollution (exemples fig. 5A). Ces espèces présentent 2 pics d'abondance, l'un dans des stations plus polluées et l'autre dans des stations moins polluées. Onze espèces ont leurs pics d'abondance dans les stations intermédiaires (fig. 5B et 6B), et 9 espèces ont une abondance maximale dans les extrêmes du gradient (fig. 5C et D). *A priori*, ces 20 espèces pourraient être considérées comme étant de possibles espèces indicatrices, soit d'eaux propres (*Batzella inops*, *Ircinia variabilis*, *Sarcotragus spinosula* et *Clathrina reticulum*), soit d'eaux modérément polluées (*Cliona viridis*, *Cliona carteri*, *Crambe crambe*, *Scopalina lophyropoda*, *Rhabdremia minutula*, etc.), soit d'eaux très polluées (*Cliona celata*, *Mycale macilenta*, *Prosuberites epiphytum*, *Dysidea fragilis*, *Leucosolenia sp.*). En particulier *Cliona celata*, l'espèce dominante à Cortiou, présente une corrélation négative très forte entre son abondance et le logarithme de la distance de la source polluante (fig. 6A).

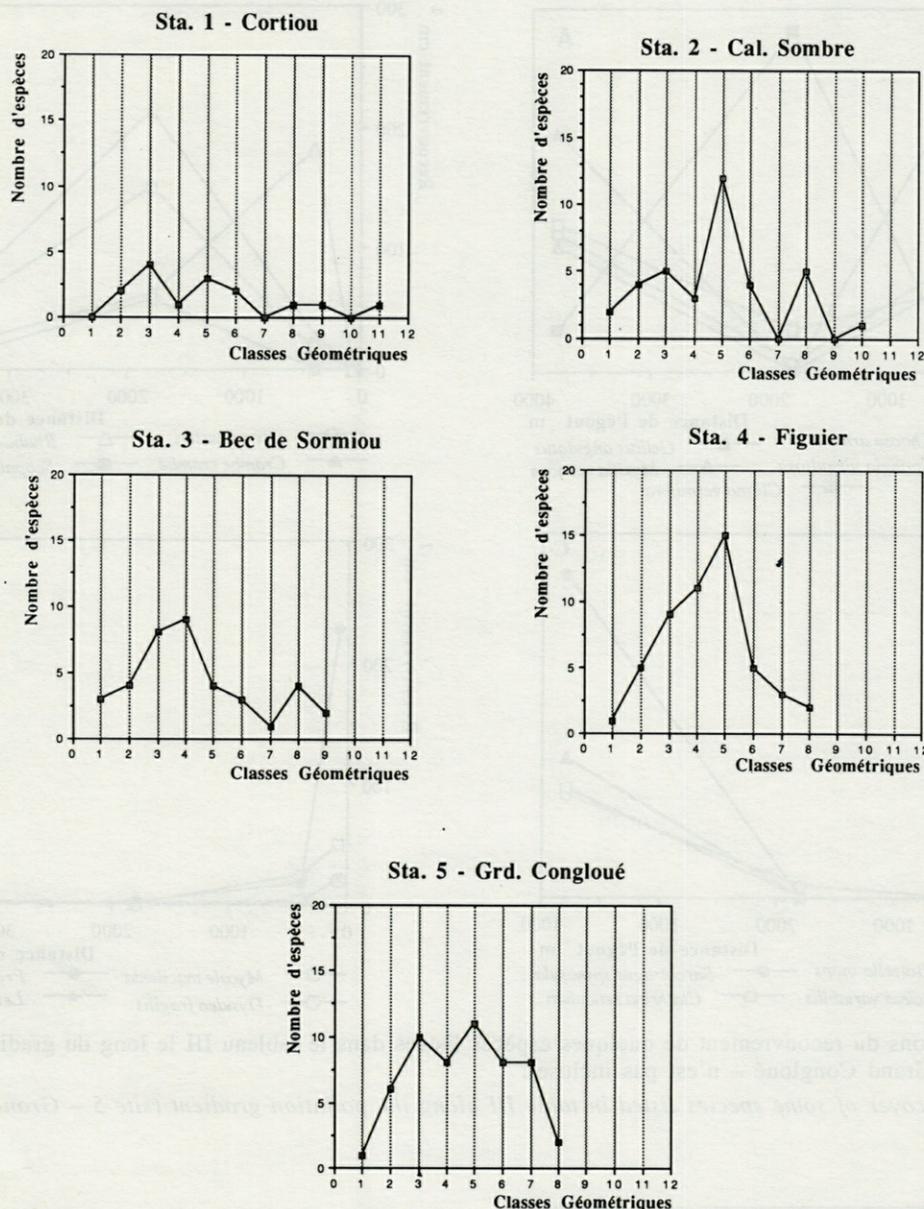


Fig. 4. — Diagrammes log-normaux des peuplements de Spongiaires des 5 stations de récolte représentés par le nombre d'espèces présentes dans chaque classe géométrique (raison 2) d'abondance (mesurée ici par le recouvrement absolu en cm^2). Classe 1 = 1 cm^2 ; Classe 2 = $2-3 \text{ cm}^2$; Classe 3 = $4-7 \text{ cm}^2$; Classe 4 = $8-15 \text{ cm}^2$, ..., cl. 11 = $1024-2047 \text{ cm}^2$.

Log-normal diagrams of sponge communities at the 5 collecting sites, represented as the number of species in each geometric ($\times 2$) abundance class (abundance is measured here by cover). Class 1 = 1 cm^2 ; Class 2 = $2-3 \text{ cm}^2$; Class 3 = $4-7 \text{ cm}^2$; Class 4 = $8-15 \text{ cm}^2$, Class 11 = $1024-2047 \text{ cm}^2$.

DISCUSSION

Les résultats obtenus dans ce travail suggèrent que le principal effet de la pollution de l'égout de Cortiou sur les peuplements de Spongiaires est une simplification de la structure taxinomique et spatiale de ces peuplements. Cette simplification est comparable à un «rajeunissement» des peuplements («rejuvenation» au sens de Frontier, 1985). Ceci est spécialement visible dans l'analyse

des spectres de diversité (fig. 2A) et des diagrammes rangs-fréquences (fig. 3B). Les spectres de diversité du type « diagonale » (fig. 2A, stations 4 et 5) représentent des peuplements complexes, très hiérarchisés spatialement, tandis qu'un spectre « rectangulaire » (fig. 2A, sta. 1) caractérise des peuplements simples, à structure spatiale homogène (Margalef, 1967, 1968). En effet, une des caractéristiques du peuplement à Cortiou est sa monotonie physionomique. Les diagrammes rangs-fréquences (fig. 3B) mettent en évidence la sim-

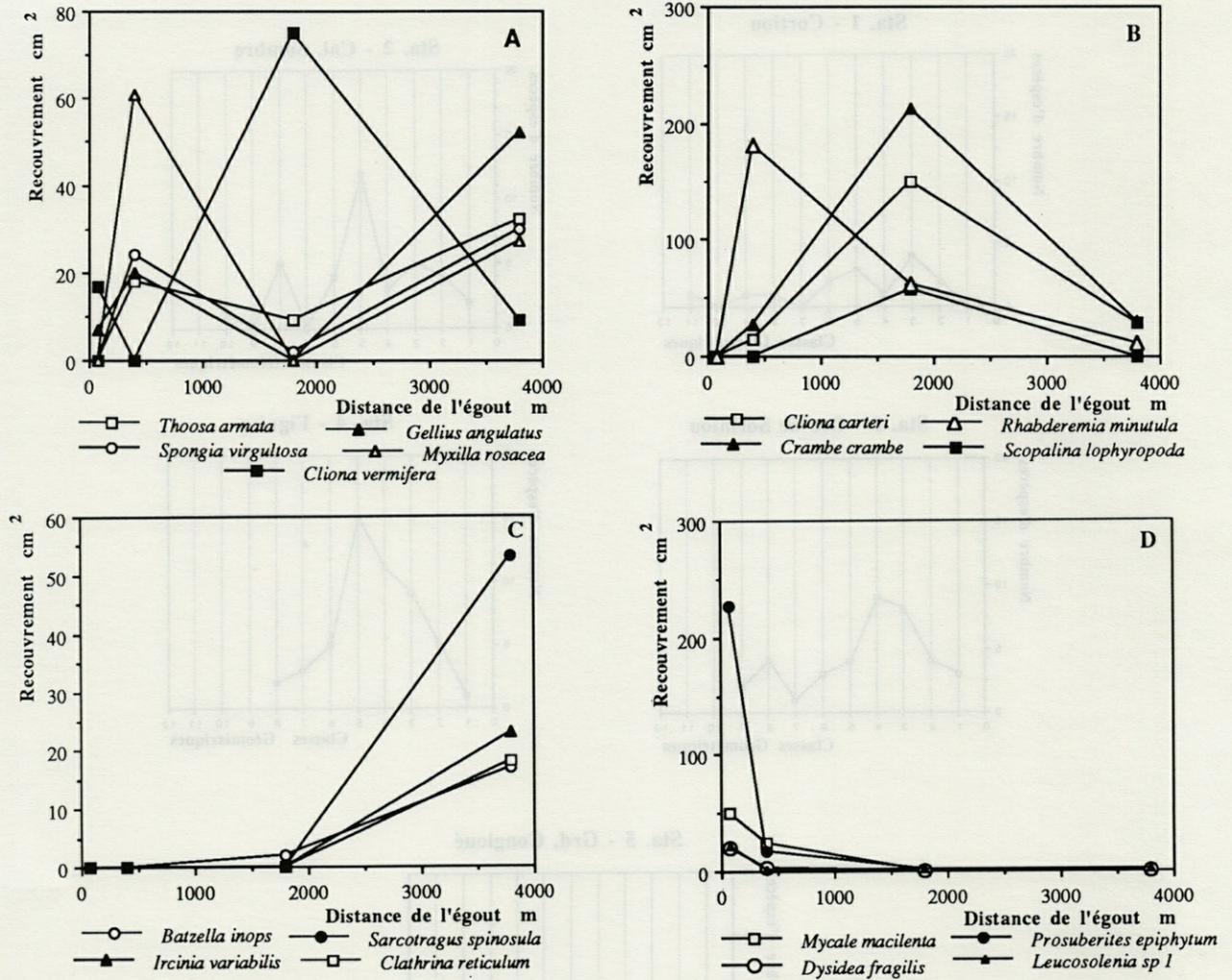


Fig. 5. – Variations du recouvrement de quelques espèces listées dans le tableau III le long du gradient de pollution (la station 5 – Grand Congloué – n'est pas incluse).

Fluctuations of cover of some species listed in table III along the pollution gradient (site 5 – Grand Congloué – is not considered).

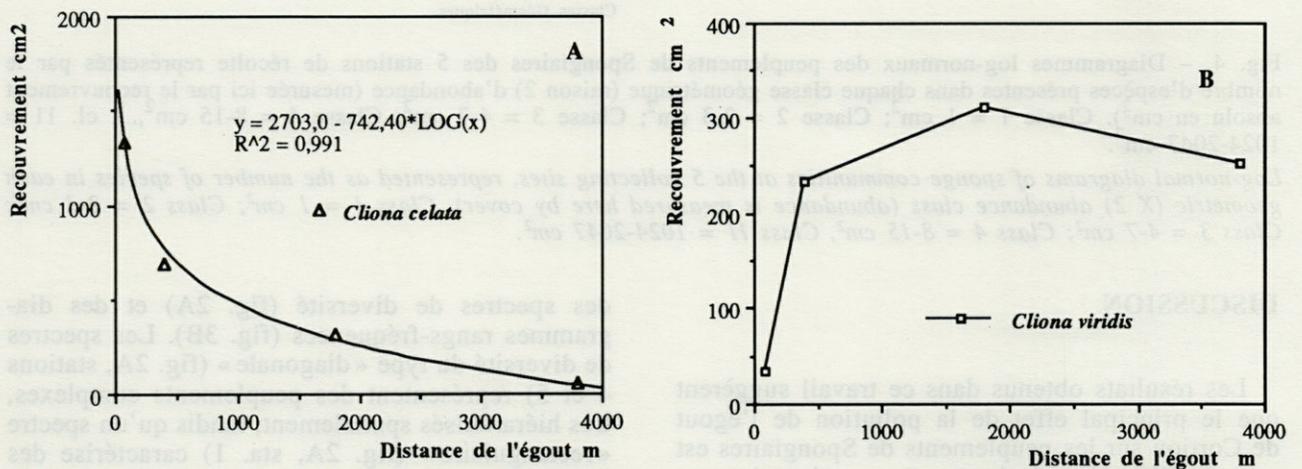


Fig. 6. – Variations du recouvrement de *Cliona celata* (A) et *Cliona viridis* (B) le long du gradient de pollution (la station 5 – Grand Congloué – n'est pas incluse).

Fluctuations of cover of *Cliona celata* (A) and *Cliona viridis* (B) along the pollution gradient (site 5 – Grand Congloué – is not represented).

plification des peuplements au niveau de leur structure taxinomique : le stade 1 (station 1) est caractéristique de peuplements en début de succession ou dans des eaux polluées (Frontier, 1985). La forme de la courbe témoigne de la dominance d'une ou deux espèces sur l'ensemble du peuplement. Le stade 2 par contre (stations 4 et 5) représente des peuplements mûrs, complexes, et reflète le développement d'un réseau complexe d'interactions et de l'augmentation du nombre de niches. La pente faible du début de la courbe met en évidence l'équitabilité de la distribution d'abondances entre les espèces. La pollution aurait ainsi pour effet d'inverser la succession « normale » des peuplements benthiques (Frontier, loc. cit.). Cette analogie entre « succession inverse » et influences humaines est soulignée aussi par Margalef (1968) au sujet de l'exploitation des ressources naturelles (e.g., dans l'agriculture). Les activités humaines semblent bloquer la succession des peuplements dans un stade pionnier ou « jeune », lequel n'est cependant pas identique à l'état pionnier d'une succession naturelle.

Il n'est donc pas étonnant que, parmi les 15 espèces d'Eponges des environs immédiats du débouché de l'égout, plus de la moitié (*Cliona celata*, *Cliona viridis*, *Prosuberites epiphytum*, *Hymeniacidon sanguinea*, *Mycale macilenta*, *Oscarella lobularis*, *Dysidea fragilis*, *Gellius angulatus*) soient des espèces connues des salissures biologiques ou « biofouling » (Sarà, 1974). Les espèces des salissures présentent une stratégie « r » (« pionnières », « opportunistes »), et sont caractérisées par des taux élevés de reproduction et par une faible spécialisation écologique (espèces euryèces). Lorsque ces espèces sont aussi tolérantes à des taux élevés de pollution, elles prolifèrent sur des surfaces étendues, créant ainsi des relations de dominance au sein du peuplement. Dans les écosystèmes non perturbés, par contre, le nombre de niches et les interactions inter- et intraspécifiques (prédation, compétition, etc.) augmentent avec le nombre d'espèces, le développement de boucles de rétro-action limite les effectifs des populations et les résultats sont une distribution plus équitable des abondances des espèces et une diversité spécifique élevée (Margalef, 1968). La plupart des espèces présentes dans ce type de peuplement sont à stratégie « K », c'est-à-dire plus spécialisées écologiquement, à durée de vie plus longue, avec une capacité de reproduction plus faible et plus compétitives à long terme (Pearson et Rosenberg, 1978).

La réduction du nombre d'espèces et de la diversité spécifique des peuplements de Spongiaires vis-à-vis de la pollution semble être un phénomène général, puisqu'on le retrouve aussi sur les côtes d'Italie (Pansini et Pronzato, 1975), du Brésil (Muricy, 1989) et de Cuba (Alcolado & Herrera, 1987). En effet, la diversité spécifique décroît

lorsque le peuplement subit des « stress » ou perturbations physiques importantes, tels que des éclaircissements, un hydrodynamisme ou un taux de sédimentation trop élevés, des réductions brusques de la salinité ou lorsque le substrat est trop instable (Alcolado, 1978, 1985). C'est d'ailleurs le cas tantôt pour les Spongiaires, tantôt pour d'autres taxa et pour l'ensemble de la communauté benthique (Bellan 1985). Dans ce contexte, la « pollution » n'est qu'un type particulier de perturbation du milieu.

Un autre aspect important dégagé par nos résultats est la distinction, dans toutes les analyses, de 3 types de peuplements : des peuplements complexes et diversifiés aux stations 4 et 5, des peuplements intermédiaires aux stations 2 et 3, et un peuplement simple et à faible diversité dans la station 1. Si l'on se réfère au schéma des zones définies par la plupart des études sur le benthos de substrat dur dans la région de Cortiou (Bellan-Santini, 1969, et comm. pers.; Arnoux et Bellan-Santini, 1972; Belsher, 1979; Bitar, 1982), on peut classer les environs immédiats de la calanque de Cortiou comme une « zone très polluée »; les stations 2 et 3 seraient dans une « zone modérément polluée » et les stations 4 et 5 dans une « zone subnormale à normale » (fig. 1B). Une zone « normale » *sensu stricto* semble ne plus exister dans la région, en raison de l'industrialisation et de l'urbanisation très développées sur les côtes de Méditerranée Nord-Occidentale. L'existence d'une zone azoïque dans la calanque de Cortiou (zone de pollution maximale) est très invraisemblable (Belsher, 1974, 1979; Leung Tack Kit, 1975).

On remarque aussi la similitude frappante entre les stations 2 et 3 dans presque toutes les analyses effectuées, malgré la distance qui les sépare (environ 1400 m). La transition entre les peuplements de la zone subnormale et de la zone polluée est plutôt douce, et la transition entre la zone polluée et la zone de pollution maximale est au contraire très brusque, « catastrophique ». Cette évolution catastrophique est en accord avec l'hypothèse présentée par Frontier (1985), selon qui la « maturité est longue à acquérir et rapide à perdre ». Cela justifie en partie l'utilisation des termes « jeune » et « mûr » pour caractériser les stades de succession des peuplements, et une évolution catastrophique semble être la règle plutôt que l'exception dans un cadre de « rajeunissement » d'un système écologique (Frontier, loc. cit.).

Les Eponges se nourrissent par filtration, et sont capables d'ingérer des particules organiques jusqu'à 50 µm de diamètre, y compris des bactéries (Claus *et al.*, 1967), et de la matière organique dissoute (Reiswig, 1971). Leur rôle trophique dans les écosystèmes benthiques est celui de détritivores *sensu lato* (Vacelet, 1978). On pourrait donc considérer que la pollution organique serait favorable au développement de certaines espèces en

augmentant la quantité de nourriture disponible, ce qui paraît être parfois le cas (Harrison, 1974). D'autre part les Spongiaires semblent être assez résistants à la pollution par les métaux lourds et par les hydrocarbures, qu'ils accumulent sans dommage apparent pour leur physiologie (Knutzen et Sortland, 1982; Sieben *et al.*, 1983; Patel *et al.*, 1985; Verdenal, 1986). Les détergents semblent être nuisibles pour les Eponges (Harrison, 1974). Ceux-ci se concentrent normalement à la surface de la mer du fait de leur caractère tensioactif, mais l'agitation des eaux crée une dilution non négligeable en profondeur dans la région (Arnoux et Bellan-Santini, 1972). Nous ne négligeons pas les possibles effets toxiques des détergents et d'autres substances toxiques sur les Eponges (e.g., phénols, pesticides), mais la sédimentation élevée associée aux rejets de l'égout apparaît comme un des principaux responsables de la simplification des peuplements de Spongiaires dans des eaux polluées (Verdenal, 1986).

La sédimentation est reconnue actuellement comme le principal ennemi des Eponges car elle bloque leur système aquifère, en empêchant les échanges nutritionnels et respiratoires avec le milieu (Sarà et Vacelet, 1973). Les rejets urbains comportent en général une importante charge particulaire, laquelle à Cortiou était de l'ordre de 83 T.d^{-1} (Arfi, 1983). Ces particules sédimentent à plus ou moins grande vitesse (c'est-à-dire plus ou moins près de la source) en fonction de leur taille, de leur densité, et de l'hydrodynamisme local (Weindemann et Sendner, 1972). La fraction la plus lourde de ces particules sédimente dans l'anse de Cortiou et ses environs immédiats (Verdenal, 1986). Cette « pluie de particules » très intense forme à la station 1 une couche de vase épaisse de 1 à 3 cm sur les substrats rocheux, y modifiant énormément la physiologie du peuplement. On y trouve même, malgré leur faible nombre, des espèces de substrat meuble réputées indicatrices de pollution, telles que la Polychète *Andouinia tentaculata* (Bellan, 1980). Entre environ 400 m et 2000 m de distance de l'égout, tout le long du Bec de Sormiou, cette pluie de particules devient graduellement moins forte, du fait de son caractère sporadique et de la taille plus faible des particules. Les Eponges apparemment sont peu sensibles à ce gradient doux, ce qui expliquerait la similitude structurelle entre les stations 2 et 3. Des différences relativement faibles entre ces 2 peuplements sont pourtant mises en évidence par les diagrammes log-normaux (fig. 4), ce qui suggère que des changements au niveau de la structure taxinomique accompagnent le gradient de pollution, même s'ils sont difficiles à détecter. Au Figuier et au Grand Congloué, la topographie de la côte et spécialement la distance de l'égout (3800 et 4200 m respectivement) rendent cette

pluie négligeable, et les peuplements présents ne semblent pas être modifiés par la pollution de l'égout de Cortiou.

Il faut d'autre part considérer le rôle des interactions biologiques au sein de la communauté benthique dans la structuration des peuplements de Spongiaires. Une façon de réduire la compétition pour le substrat est la répartition en strates, et les peuplements de Spongiaires les plus structurés spatialement présentent 4 strates : perforante, hypobionte, basale et épibionte (Sarà, 1970). Dans la zone subnormale, la communauté benthique spatialement très complexe permet l'établissement des Spongiaires dans ces 4 strates, rendant possible la présence d'un nombre d'espèces considérable et provoquant une diversité élevée. En plus, la strate arborescente fortement développée du macrobenthos crée un micro-environnement sciaphile très favorable aux Eponges. Dans la station 3 (Bec de Sormiou) et spécialement à la station 2 (Calanque Sombre), le substrat des parois verticales est recouvert pratiquement en totalité par une croûte d'algues calcaires, dont la vitalité est matérialisée par la formation de bourrelets relativement friables, non-consolidés (Leung Tack Kit, 1975). Les Oursins *Paracentrotus lividus* et *Arbacia lixula* sont très abondants. La strate arborescente du macrobenthos est très réduite, et cette réduction est probablement liée (au moins en partie) au brotage des algues molles par *Paracentrotus lividus*. Les Eponges épibiontes sont donc pratiquement absentes et il ne reste que les Clionides perforantes et quelques espèces de la strate basale (*Crambe crambe*, *Batzella inops*, *Spongia virgultosa*, *Sarcotragus spinosula*), qui peuvent être à leur tour consommées par *Arbacia lixula* (Harmelin *et al.*, 1981). La plupart des Eponges dans ces stations se protègent de la sédimentation et du fort éclaircissement en vivant sous les bourrelets non-consolidés des algues calcaires (strate hypobionte). Plus près du débouché de l'égout, à la station de Cortiou, la présence d'un peuplement macrophytobenthique relativement dense (Belsher, 1974, 1979) n'est pas suffisante pour permettre une stratification complexe du peuplement de Spongiaires. Les Corallinacées encroûtantes accusent un développement assez faible, ne formant pas de bourrelets, et l'on n'y observe pas de strate arborescente du macrobenthos. Ainsi, les 15 espèces d'Eponges trouvées à la station 1 se partagent entre la strate basale (11 spp) et la strate perforante (4 spp). Ces interactions entre les Spongiaires et les autres éléments de la communauté benthique sont un exemple très simplifié de la façon par laquelle un sous-système naturel (le taxocène « Spongiaires ») peut agir comme un modèle miniature du système principal (Frontier, 1985), dans ce cas la communauté benthique.

On remarque ainsi que la structure des peuplements de Spongiaires est bien reliée à l'intensité de la pollution, même si le principal facteur responsable de cette relation est un facteur physique (sédimentation). Des taux élevés de sédimentation existent dans la nature indépendamment de la pollution marine, mais celle-ci est très souvent associée à des taux de sédimentation importante (Gerlach, 1981). D'autre part, la structure spatiale et taxinomique de ce taxocène est profondément liée à la structure de l'ensemble de la communauté benthique, et constitue donc un bon indicateur écologique de l'état général de cette communauté.

Nous avons tenté d'utiliser dans ce travail la méthode objective de sélection d'espèces indicatrices de pollution proposée par Gray et Pearson (1982). D'après Ugland et Gray (1982), les distributions d'abondances d'un bon nombre de peuplements présentent une distribution log-normale parce que ces peuplements sont composés par 3 (ou plus) groupes chevauchés d'espèces, qui ont eux-mêmes une distribution log-normale ou binomiale. Avec les effets de la pollution, ces groupes deviendraient plus distincts, et les diagrammes log-normaux pourraient mettre ce fait en évidence. En plus, les espèces présentes dans les classes 5 et 6 de ces diagrammes seraient les premières à augmenter ou diminuer leurs abondances et seraient donc appropriées à des études de bioévaluation à plus petite échelle (Gray et Pearson, 1982; Pearson *et al.*, 1983). L'analyse des diagrammes log-normaux (fig. 4) permet effectivement l'observation nette des effets de la pollution sur les peuplements de Spongiaires, et l'on y peut remarquer, avec l'augmentation de la pollution, les mêmes changements que dans le modèle proposé par ces auteurs : les groupes composants de la courbe (« espèces rares », « espèces modérément communes » et « espèces abondantes ») deviennent de plus en plus distincts (apparition des pics sur la courbe); le mode du groupe des espèces rares (le plus proche de l'abscisse) diminue au fur et à mesure que ces espèces sont éliminées; et la courbe atteint des classes d'abondance de plus en plus élevées (de Classe 8 aux stations 4 et 5 à Classe 11 à la station 1), témoignant de l'abondance excessive des espèces dominantes. Cette méthode est donc efficace pour mettre en évidence des changements globaux de la structure taxinomique de ce type de peuplement, et semble être une des plus sensibles puisqu'elle a montré des différences structurelles entre les stations 2 et 3 qui n'ont pas été mises en évidence par les autres méthodes utilisées ici. L'analyse qualitative du groupe des espèces modérément communes (Classes 5 et 6) par contre, fournit des résultats difficiles à interpréter. Parmi les 35 espèces présentes dans ces classes d'abondance (Tabl. III), 15 présentent 2 pics d'abondance le long du gradient de pollution, l'un dans des eaux « propres » et l'autre dans des eaux plus polluées (exemples dans la

figure 5A). Onze autres espèces ont leurs pics d'abondance dans des stations intermédiaires, et pourraient en principe être considérées comme étant « caractéristiques d'eaux moyennement polluées ». Parmi ces 11 espèces, pourtant, il y en a 4 qui ne sont présentes qu'à une seule station, et d'autres ont des variations d'abondance très faibles (fig. 5B). Il y a aussi 9 espèces dont les pics d'abondance sont, soit dans les stations d'eau « propre » (fig. 5C), soit dans la station la plus polluée (fig. 5D). Ces espèces pourraient être appelées, respectivement, indicatrices d'eau propre et indicatrices de pollution, mais on remarque qu'au moins 2 parmi ces espèces ne sont représentées qu'à une seule station (*Ircinia variabilis* et *Clathrina reticulum*). Une de ces espèces, *Cliona celata* (Classe 6 à la station 4 et en classes supérieures dans les autres stations) a son abondance positivement corrélée avec la proximité de l'égout (fig. 6A). L'affinité de *C. celata* pour la pollution a déjà été observée

Tabl. III. Espèces présentes dans les classes 5 et 6 des diagrammes log-normaux le long du gradient de pollution (la station de référence – Grand Congloué – n'est pas représentée).

Species present on geometric abundance classes 5 and 6 of the log-normal diagrams along the pollution gradient (site 5 – Grand Congloué – is not considered).

| Station | Classe 5 (16-31 cm ²) | Classe 6 (32-63 cm ²) |
|---------|---|--|
| | <i>Leptolabis luciensis</i> <i>Myxilla rosacea</i> <i>Reniera cf. cratera</i> <i>Tedania anhelans</i> <i>Spongia virgultosa</i> <i>Cliona carteri</i> <i>Cliona vastifica</i> <i>Halichondria bowerbanki</i> | <i>Dercitus plicatus</i> <i>Cliona celata</i> <i>Gellius angulatus</i> <i>Sarcotragus spinosula</i> |
| 4 | <i>Thoosa armata</i> <i>Crambe crambe</i> <i>Batzella inops</i> <i>Reniera sp.2</i> <i>Ircinia variabilis</i> <i>Clathrina reticulum</i> <i>Holoxea furtiva</i> <i>Lissodendoryx carvermosa</i> | |
| 3 | <i>Lissodendoryx carvermosa</i> <i>Sycon sp.</i> <i>Pellina fistulosa</i> <i>Mycale massa</i> | <i>Rhabdermia minutula</i> <i>Scopalina lophyropoda</i> |
| 2 | <i>Leptolabis luciensis</i> <i>Gellius angulatus</i> <i>Tedania anhelans</i> <i>Spongia virgultosa</i> <i>Thoosa armata</i> <i>Myxilla prouhoi</i> <i>Crambe crambe</i> <i>Reniera sp.2</i> <i>Lissodendoryx sp.</i> <i>Mycale macilenta</i> <i>Prosuberites epiphytum</i> <i>Anchinoe fictitius</i> | <i>Lissodendoryx caverosa</i> <i>Myxilla rosacea</i> <i>Reniera cf. cratera</i> <i>Haliclona subtilis</i> |
| 1 | <i>Cliona vermifera</i> <i>Dysidea fragilis</i> <i>Leucosolenia sp.</i> | <i>Mycale macilenta</i> <i>Cliona viridis</i> |

par Vacelet et Verheij (comm. pers.). *Cliona viridis* est aussi considérée comme ayant des affinités pour la pollution (Vacelet et Verheij, comm. pers., Harmelin, 1981), mais dans notre analyse son abondance ne présente pas de liaison directe avec la proximité de l'égout (fig. 6B). L'abondance d'une autre Eponge du même genre, mais des Caraïbes, *C. delitrix*, augmente aussi dans des eaux polluées organiquement (Rose et Risk, 1985). Il semble que les *Cliona* sont en général sensibles à la pollution et préfèrent les eaux polluées, mais les autres espèces de ce genre étudiées dans ce travail ne montrent pas de corrélation entre leur abondance et le degré de pollution (fig. 5, A et B). Mise à part *Cliona celata*, dont l'affinité pour la pollution a été effectivement mise en évidence par cette méthode, les autres espèces du tableau III ne peuvent pas être suggérées comme espèces indicatrices. A la limite, ces espèces qui ont leur pic d'abondance dans les extrêmes du gradient (fig. 6) peuvent être suggérées comme ayant de bonnes possibilités d'être utilisées comme indicatrices, sous réserve d'études plus détaillées.

Il existe quelques différences fondamentales entre l'application de cette méthode objective de sélection d'espèces indicatrices dans la publication originale (Gray et Pearson, 1982) et dans notre étude. Tout d'abord, notre analyse a été faite dans un cadre de comparaison spatiale, tandis que Gray et Pearson ont proposé leur méthode à partir d'une étude temporelle. Dans un travail postérieur, Pearson *et al.* (1983) ont pourtant appliqué la méthode le long de gradients spatiaux de pollution avec de bons résultats. Une différence plus importante semble être la variable utilisée pour mesurer l'abondance des espèces : nombre d'individus par ces auteurs et « recouvrement corrigé » par nous. Le recouvrement corrigé s'approche beaucoup plus d'une mesure de biomasse que du nombre d'individus, et les variations importantes de taille parmi les Spongiaires empêchent n'importe quelle corrélation entre ces deux paramètres. Ainsi, par exemple, un individu de 20 cm² appartient à la classe 5 (16 à 31 cm²), de même que 10 individus de 2 cm². Cela peut changer complètement la position de chaque espèce dans cette classification, ce qui rend l'analyse difficile au niveau spécifique, mais au niveau global du peuplement les courbes log-normaux continuent à indiquer nettement l'influence de la pollution (Gray et Pearson, 1982, et Pearson *et al.*, 1983, pour une comparaison). Un dernier point est que cette méthode a été proposée et testée sur des communautés de substrat meuble, tandis que nous avons essayé de l'appliquer sur des substrats durs. Les variations locales d'abondance des espèces sont liées aux relations substrat-hydrodynamisme-éclairage-organismes, qui sont plus complexes en substrat solide qu'en substrat meuble (Bellan, 1984). Nous avons tenu compte le plus possible de ces relations dans le plan d'échantillonnage, au moyen d'une

restriction très forte des biotopes étudiés (*cf.* méthodes), mais les causes des variations locales d'abondance d'une espèce donnée dans un biotope « homogène » en substrat dur sont encore loin d'être bien connues. Un exemple est la formation de faciès dans une biocenose, dominés par une espèce isolée, tandis que les facteurs écologiques ne montrent pas de changements apparents (R. Plante, comm. pers.). L'autoécologie des espèces peut conduire à la formation d'agrégats en raison du comportement larvaire et d'interactions entre les espèces (Jackson, 1986). En plus, des synergismes entre les interactions biotiques et les facteurs abiotiques le long d'un gradient écologique peuvent déterminer la distribution des espèces d'une façon encore mal connue (Pielou, 1975). Leung Tack Kit (1975) et Bellan (1980) avaient déjà souligné la rareté relative d'espèces indicatrices sur les substrats durs par rapport aux substrats meubles. Il semble donc que la méthode de Gray et Pearson a de faibles possibilités d'être appliquée en substrats solides, au moins pour les groupes où le dénombrement d'individus est impossible ou écologiquement dépourvu de sens (e.g., Eponges, Coraux, macrophytobenthos). Ce problème mérite des études plus détaillées. On pourrait proposer un indice de pollution fondé sur le rapport entre le nombre (ou la dominance) d'espèces à stratégie r et de celles à stratégie K, mais la méconnaissance de la biologie des espèces chez les Spongiaires empêche totalement son utilisation pratique, au moins pour le moment.

En tout cas, il se dégage un consensus dans la littérature, selon lequel des indicateurs plurispécifiques sont préférables à des espèces indicatrices utilisées isolément (Blandin, 1986). Soule (1988) est encore plus incisive et affirme que « aucune espèce isolée ne peut être utilisée pour remplacer toutes les autres recherches en bioévaluation ». Dans l'état actuel de nos connaissances, l'étude comparative de la structure taxinomique et/ou spatiale des communautés ou taxocènes benthiques est la méthode la plus fiable pour la bioévaluation des milieux marins côtiers. Les indications fournies par les spectres de diversité et par l'étude des distributions d'abondances semblent être particulièrement intéressantes et applicables dans le cadre de la bioévaluation (Frontier, 1985; Blandin, 1986). Malgré cela, les bases théoriques concernant la structure des assemblages d'espèces sont encore fort modestes (Gray, 1985; Blandin, 1986), et des recherches sur les relations causales entre la pollution marine et les changements de la structure des communautés marines se font nécessaires et urgentes.

CONCLUSIONS

Dans le biotope étudié dans ce travail (parois verticales à environ - 10 m de profondeur en mode battu), les peuplements de Spongiaires d'eau « propre » de la région de Marseille sont très riches, avec un nombre d'espèces et une diversité spécifique élevés (plus de 50 spp., H' 4,8). L'effet principal de la pollution de l'égout de Cortiou sur ces peuplements est une simplification de leur structure ou « rajeunissement » : on passe des peuplements « mûrs », complexes et spatialement hiérarchisés des stations d'eau « propre » aux peuplements « jeunes », simples et spatialement monotones (homogènes) dans la calanque de Cortiou. Les espèces à stratégie K des peuplements complexes sont remplacées à Cortiou par des espèces à stratégie r (opportunistes), trouvées fréquemment dans les salissures biologiques ou « biofouling ». Parmi elles les plus abondantes sont *Cliona celata*, *Prosuberites epiphytum*, *Mycale macilenta* et *Hymeniacion sanguinea*. Parallèlement, il y a une forte réduction du nombre d'espèces, de la diversité spécifique et de l'équitabilité due à l'influence de la pollution. Par contre, le recouvrement global des peuplements ne subit pas d'altérations liées au degré de pollution.

La transition entre les peuplements complexes d'eau propre et les peuplements simples d'eau polluée ne semble pas se faire graduellement (continuum) mais plutôt d'une façon catastrophique : à partir de certains degrés de pollution, la diminution graduelle des paramètres synthétiques des peuplements (à l'exception du recouvrement) fait place à une chute drastique de ces paramètres, qui reflète les altérations brusques de la structure spatiale et taxinomique des peuplements.

Les modifications de la structure taxinomique des peuplements de Spongiaires en fonction de la pollution reflètent (dans le sens d'un modèle) celles d'autres taxocènes benthiques (Crustacés, Mollusques, zoobenthos, phytobenthos) et de la communauté benthique en général, étudiés dans la même région. Les peuplements de Spongiaires sont donc un bon modèle pour la bioévaluation des milieux côtiers, du moins aussi bon que ces autres compartiments du benthos.

La notion d'espèce indicatrice qui suffirait pour caractériser à elle seule l'état d'une communauté ou d'un écosystème ne semble pas être assez fiable, du moins pour les substrats solides. Dans l'état actuel de nos connaissances, c'est plutôt la structure spatiale et taxinomique des peuplements qui donne les indications les plus claires sur la qualité du milieu. L'analyse de ces structures (indicateurs écologiques) semble donc être préférable à l'utilisation d'espèces indicatrices pour la bioévaluation des milieux côtiers. Des recherches sur les relations de causalité entre les facteurs écolo-

giques et la structure des communautés dans des conditions naturelles et perturbées sont nécessaires pour fournir une base théorique plus importante aux études empiriques sur les effets de la pollution sur la vie marine.

REMERCIEMENTS - Je remercie très vivement M^{me}. N. Boury-Esnault et M. J. Vacelet, qui ont dirigé ce travail. J'exprime également mes remerciements à M. J.G. Harmelin, M. R. Plante, M. J. P. Reys, M. J. Le Campion, M^{me}. D. Bellan-Santini et M. G. Bellan pour leur aide compétente et amicale. Ce travail a été réalisé avec le concours de la CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brésil).

BIBLIOGRAPHIE

- ALCOLADO P.M., 1978. Ecological structure of the sponge fauna in a reef profile of Cuba. Coll.Intern.CNRS, 291 (Biologie des Spongiaires) : 297-302.
- ALCOLADO P.M., 1984. Utilidad de algunos indices ecologicos estructurales en el estudio de comunidades marinas de Cuba. *Ciencias Biologicas* 11 : 61-77.
- ALCOLADO P.M., 1985. Estructura ecologica de las comunidades de esponjas en Punta del Este, Cuba. *Rep. Invest. Inst. Ocean. Acad. Sci. Cuba* 38 : 1-65
- ALCOLADO P.M. & A. HERRERA, 1987. Efectos de la contaminacion sobre las comunidades de esponjas en el litoral de la Habana, Cuba. *Rep. Invest. Inst. Ocean. Acad. Sci. Cuba* 68 : 1-23.
- ARFI R., 1983. Dynamique structurelle et fonctionnelle du plancton en aires perturbées (secteur de Cortiou - darses de Fos). Traitement des données. Thèse Doct., Univ. Aix-Marseille II : 357 p.
- ARNOUX A. et D. Bellan-Santini, 1972. Relations entre la pollution du secteur de Cortiou par les détergents anioniques et les modifications des peuplements de *Cystoseira stricta*. *Téthys* 4 (3) : 583-586.
- ARNOUX A., A. Blanc, A. Jorajuria, J.L. Monod et J. Tatossian, 1980a. Etat actuel de la pollution sur les fonds du secteur de Cortiou (Marseille). *Ves. Journées Etud. Pollutions, Cagliari, C.I.E.S.M.* : 459-470.
- ARNOUX A., J. Tatossian, J.L. Monod et A. Blanc, 1980b. Etude des teneurs en métaux lourds et composés organochlorés dans des organismes marins prélevés dans le secteur de Cortiou (Marseille). *Ves. Journées Etud. Pollutions, Cagliari, C.I.E.S.M.* : 471-482.
- BELLAN G., 1967. Pollution et peuplements benthiques sur substrats meubles dans la région de Marseille. Première partie. Le secteur de Cortiou. *Rev. Intern. Océanogr. Méd.* 6-7 : 53-87.
- BELLAN G., 1980. Annélides polychètes des substrats solides de trois milieux pollués sur les côtes de Provence (France) : Cortiou, Golfe de Fos, Vieux-Port de Marseille. *Téthys* 9 (3) : 267-278.

- BELLAN G., 1984. Indicateurs et indices biologiques dans le domaine marin. *Bull.Ecol.* **15** (1) : 13-20.
- BELLAN G., 1985. Effets of pollution and man-made modifications on marine benthic communities in the Mediterranean : a review. In : *Mediterranean Marine Ecosystems*, éd. M. Anapoulos et V. Kiortsis, Plenum Publishing Corporation : 163-194.
- BELLAN G., JORAJURIA-OLIVARI, A. et PICARD, J., 1980. Le peuplement des substrats meubles dans le couloir d'écoulement des eaux usées de la ville de Marseille. *Ves. Journées Etud. Pollutions, Cagliari, C.I.E.S.M.* : 649-650.
- BELLAN-SANTINI D., 1966. Influence des eaux polluées sur la flore et la faune marines benthiques dans la région marseillaise. *Sc.Techn.Municip.* **61** : 285-289.
- BELLAN-SANTINI D., 1969. Contribution à l'étude des peuplements infralittoraux sur substrat rocheux (étude qualitative et quantitative de la frange supérieure). *Rec.Trav.Sta.Mar.Endoume* **63** (47) : 1-294.
- BELLAN-SANTINI D., J.G. HARMELIN et J.S. HONG, 1980. Influence d'un gradient de pollution à dominance industrielle sur la faune des fonds de concrétionnement de type coralligène. *Ves. Journées Etud. Pollutions, Cagliari, C.I.E.S.M.* : 771-778.
- BELSHER T., 1974. Présence d'un peuplement macrophytobenthique dense au débouché en mer de l'égout de Cortiou (région de Marseille, France). *Rapp.Comm.Intern.Mer Médit.* **23** (2) : 91-92.
- BELSHER T., 1979. Analyse des répercussions du rejet en mer du grand collecteur de Marseille sur la fraction algale des peuplements photophiles de l'infralittoral supérieur. *Téthys* **9** (1) : 1-16.
- BITAR G., 1982. Influence d'un grand émissaire urbain sur la distribution du zoobenthos de substrat dur dans la région de Marseille (Méditerranée nord-occidentale). *Téthys* **10** (3) : 200-210.
- BLANDIN P., 1986. Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bull.Ecol.* **17** (4) : 215-257.
- BOURY-ESNAULT N., 1971. Spongiaires de la zone rocheuse littorale de Banyuls-sur-Mer. 1 - Ecologie et répartition. *Vie Milieu* **22** (1), sér. B : 159-192.
- CASTELBON C., 1972. Etude de la circulation des masses d'eau dans le golfe de Marseille. *Téthys* **4** (2) : 269-312.
- CLAUS G., P. MADRI et S. KUNEN, 1967. Removal of microbial pollutants from waste effluents by the redbear sponge. *Nature* **216** (5116) : 712-714.
- FRONTIER S., 1985. Diversity and structure in aquatic ecosystems. *Oceanogr.Mar.Biol. Ann.Rev.* **23** : 253-312.
- GERLACH S.A., 1981. *Marine Pollution : Diagnosis and therapy*. Springer-Verlag, Berlin : 259 pp.
- GRAY J.S., 1985. Ecological theory and marine pollution monitoring. *Mar.Poll.Bull.* **16** (6) : 224-227.
- GRAY J.S. et T.H. PEARSON, 1982. Objective selection of sensitive species indicative of pollution-induced changes in benthic communities. I - Comparative methodology. *Mar.Ecol.Progr.Ser.* **9** : 111-119
- HARMELIN J.G., C BOUCHON et J.S. HONG, 1981. Impact de la pollution sur la distribution des échinodermes des substrats durs en Provence (Méditerranée nord-occidentale). *Téthys* **10** (1) : 13-36.
- HARRISON F.W., 1974. Sponges (Porifera : Spongillidae). In : *Pollution Ecology of Freshwater Invertebrates*. Academic Press, New York : 29-66
- JACKSON J.B.C., 1986. Modes of dispersal of clonal benthic invertebrates : consequences for species' distributions and genetic structure of local populations. *Bull.Mar.Sci.* **39** (2) : 588-606.
- KNUTZEN J. et B. SORTLAND, 1982. Polycyclic aromatic hydrocarbons (PAH) in some algae and invertebrates from moderately polluted parts of the coast of Norway. *Water Res.* **16** : 421-428.
- LEBARTL., A. MORINEAU et N. TABARD, 1977. *Techniques de la distribution statistique. Méthodes et logiciels pour l'analyse des grands tableaux*. Dunod Ed., Paris : 351 pp.
- LEGENDRE L. et P. LEGENDRE, 1984. *Ecologie numérique. 1 - Le traitement multiple des données écologiques*. Collection d'Ecologie, vol. 12. Masson et Cie., Ed., Paris : 260 pp.
- LEUNG TACK KIT D., 1975. Etude de la faune marine de substrat rocheux dans la zone de rejet des eaux résiduaires de la ville de Marseille (France). *Téthys* **7** (2-3) : 191-212.
- MARGALEF R., 1967. Some concepts relative to the organization of plankton. *Oceanogr. Mar.Biol. Ann. Rev.* **5** : 257-289.
- MARGALEF R., 1968. *Perspectives in ecological theory*. The University of Chicago Press, Chicago : 111 p.
- MURICY G., 1989. Sponges as pollution-biomonitoring at Arraial do Cabo, southeastern Brazil. *Rev.Bras.Biol.* **49** (2) : 347-354.
- PANSINI M. et R. PRONZATO, 1975. Analisi preliminare sulla distribuzione dei poriferi in aree sottoposte a differenti tipi di inquinamento. *Boll.Mus.Ist.Biol.Univ. Genova* **43** : 21-32.
- PANSINI M., R. PRONZATO et E. LEONE, 1977. Area minima in un popolamento di poriferi infralittorali. *Atti Congr.Soc.Ital.Biol.Mar.* **9** : 331-335.
- PATEL B., M.C. BALANI et S. PATEL, 1985. Sponges 'sentinel' of heavy metals. *Sci.Tot. Environ.* **41** : 143-152.
- PEARSON T.H. et R. ROSEMBERG, 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr.Mar.Biol. Ann.Rev.* **16** : 229-311.
- PEARSON T.H., J.S. GRAY et P.J. JOHANESSEN, 1983. Objective selection of sensitive species indicative of pollution-induced changes in benthic communities. 2 - Data analyses. *Mar.Ecol.Progr.Ser.* **12** : 237-255.
- PERÈS J.M. et J. PICARD, 1964. *Nouveau manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée*. *Rec.Trav.Sta.Mar.Endoume* **31** (47) : 1-137.
- PIELOU E.C., 1975. *Ecological diversity*. Wiley and Sons, New York : 165 pp.
- REISH D.J., 1972. The use of marine invertebrates as indicators of varying degrees of marine pollution. In : *Marine Pollution and Sea Life*, éd. M. Ruivo.

- F.A.O. Fishing News (Books) Ltd., London : 203-207.
- REISWIG H.M., 1971. Particle feeding in natural populations of three marine demosponges. *Biol.Bull.* **141** (3) : 568-591.
- ROSE C.S. et M.J. RISK, 1985. Increase in *Cliona* Delitrix Infestation of *Montastrea cavernosa* heads on an organically polluted portion of the Grand Cayman fringing reef. *Mar.Ecol.* **6** (4) : 345-363.
- SARA M., 1970. Competition and cooperation in sponge populations. In : *The Biology of the Porifera*, W.G. Fry.(ed.) Symp.Zool.Soc.London **25** : 273-284.
- SARA M., 1974. Spongiaires. In : *Catalogue des principales salissures marines*, Comité Intern. Perm. Rech. Préserv. Matériaux en Milieu Marin.**5** : 1-42.
- SARÀ M. et J. VACELET, 1973. Ecologie des Démospouges. In : *Traité de Zoologie*, éd. P.P. Grassé. **3** (1) : Spongiaires. Masson et Cie., Ed., Paris : 462-576.
- SCHERRER B., 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin, Ed., Québec : 850 p.
- SIEBEN B., N. BIHARI, B. KURELEC et R.K. ZAHN, 1983. Polycyclic aromatic hydrocarbon levels in waters and sponges of the northern Adriatic. *Rapp.Comm.int. Mer Médit.***28** (7) : 133-134.
- SOULE D.F., 1988. Marine organisms as indicators : reality or wishful thinking? In : *Marine Organisms as Indicators*, édité par D.F. Soule et G.S. Kleppel. Springer-Verlag, New York : 1-11.
- UGLAND K.I. et J.S. GRAY, 1982. Lognormal distributions and the concept of community equilibrium. *Oikos* **39** : 171-178.
- VACELET J., 1978. La place des spongiaires dans les écosystèmes trophiques marins. Coll.Intern.C.N.R.S., **291** (Biologie des Spongiaires) : 259 - 270.
- VERDENAL B., 1986. Spongiculture en Méditerranée nord-occidentale : aspects cultureux, molysmologiques et économiques. Thèse Doct. ès Sci., Univ. Aix-Marseille II : 161 pp.
- WEINDEMANN H. et H. SENDNER, 1972. Dilution and dispersal of pollutants by physical processes. In : *Marine Pollution and Sea Life*, édité par M. Ruivo. F.A.O. Fishing News (Books) Ltd., London : 115-121.
- ZAHN G., W.E. G. MÜLLER, B. KURELEC, M. RIJAVEC et R.K. ZAHN, 1975. Regenerating sponge cubes as a model in the impact evaluation of intermittent city and factory waste pollution. *Sci. Tot.Environ.* **4** : 299-309.

Reçu le 31 mai 1990; received May 31, 1990
Accepté le 5 février 1991; accepted February 5, 1991

INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON
CLIMATE CHANGE AND
NORTHERN FISH POPULATIONS

October 13-16, 1992
Victoria, British Columbia, Canada

FIRST ANNOUNCEMENT AND CALL FOR PAPERS

**COORDINATING
COMMITTEE**

V. Alexander (U.S.A.)
W. Aron (U.S.A.)
R.J. Beamish (Canada)
J.S. Campbell (Canada)
M. Chadwick (Canada)
J.C. Davis (Canada)
J. Ito (Japan)
S. Karnicki (Poland)
D. Koshinsky (Canada)
P.H. LeBlond (Canada)
H. Loeng (Norway)
D.A. McCaughran (U.S.A.)
W.D. McKone (Canada)
N.P. Novikov (USSR)
S. Pennoyer (U.S.A.)
H.A. Regier (Canada)
B.J. Rothschild (U.S.A.)
T. Sheng (China)
M. Sinclair (Canada)
M.P. Sissenwine (U.S.A.)
J.H. Steele (U.S.A.)
S.A. Studenetsky (USSR)
A. Thompson (Canada)
W.S. Wooster (U.S.A.)

OBJECTIVE

This symposium will promote an exchange of information relating to the effect of climate change on fisheries in aquatic ecosystems in northern latitudes.

TOPICS

- Evidence for changes in climate and the resulting effects in freshwater and marine environments.
- Effects of climate on fish populations.
- Economic impacts of climate change on fisheries
- Preparing for climate change.

PUBLICATION

Proceedings will be published in the Special Publication series of the Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.

CALL FOR PAPERS

All interested persons are invited to provide summaries of their papers, not to exceed 250 words, to the Symposium Secretary (address below) by **February 15, 1992**. The Organizing Committee will select papers for oral presentation and for a poster session.

For additional information, please contact the Symposium Secretary, Department of Fisheries and Oceans, Pacific Biological Station, Nanaimo, B.C., Canada V9R 5K6 or members of the Coordinating Committee.

Telephone : (604) 756-7260 Rapidfax : (604) 756-7053

POLARITÉ ET LATÉRALITÉ DES PLAQUES ÉPIDERMIQUES PALLÉALES CHEZ L'ADULTE DU CIRRIPEDE VERRUCOMORPHE BATHYAL *VERRUCA TRISULCATA*

*Polarity and laterality of the palleal plates in the deep-sea adult
of the verrucomorph cirripedia, Verruca trisulcata*

P. CALS, J. CALS-USCIATI

Université Pierre et Marie Curie, Ontogénie et Evolution des Arthropodes,
12 rue Cuvier, 7500T Paris, France

VERRUCA
ÉPIGÉNÈSE
SENESTRALITÉ
PLAQUES PALLÉALES
SYMÉTRIE AXIALE EN MIROIR
MUTATIONS D'HOMÉOSE
BATHYAL

RÉSUMÉ – De nouvelles données, concernant les différentes plaques tégumentaires chez *Verruca trisulcata*, ont été obtenues par l'étude de cette espèce au microscope électronique à balayage. L'intérêt du polymorphisme de latéralité, connu depuis Darwin chez *V. stroemia*, est ainsi réactualisé. La calcification caractéristique des plaques primaires cypridiennes est maintenue jusqu'au stade adulte. Ce fait permet de déterminer le moment d'apparition de l'asymétrie et de la senestralité et de le situer à la fin du stade cypris. Le phénomène le plus étonnant est l'existence d'une symétrie approximative bipolaire, avec un axe transversal intermédiaire, comparable à la symétrie «en miroir» des mutants dicéphalique et krüppel de la *Drosophile*. La symétrie en miroir de *Verruca* affecte toute la longueur de l'animal, comme chez les mutants dicéphaliques, mais elle n'est probablement pas d'origine maternelle. Par ailleurs, sa réalisation épigénétique apparaît au cours de stades ontogénétiques métamorphiques et non pas chez l'embryon, comme chez les mutants krüppel de la *Drosophile*.

VERRUCA
EPIGENESIS
SINISTRALITY
PALLEAL PLATES
« MIRROR »-AXIAL SYMMETRY
MUTATIONS OF HOMEOSIS
DEEP-SEA

ABSTRACT – We have obtained, by the use of scanning electron microscopy, new data on the superficial pattern of integumental plates in *Verruca trisulcata*. The interest of dextral-sinistral polymorphism, known since Darwin for *V. stroemia*, is in this way renewed. The characteristic calcification of the cypridian primordial valves is always persisting in the adult stage, so that we are able to determine the time of the appearance of asymmetry and sinistrality at the end of the cypris stage. More astonishing is the existence of an approximate bipolar symmetry, with an intermediate transversal axis, different from the pattern of mirror-image of dicephalic and krüppel mutants of *Drosophila*. The *Verruca* mirror-image affects the whole length of the animal as in dicephalic mutants; it is probably not of maternal origin but an epigenetic realisation which appears in metamorphic stages of ontogenesis and not in the embryo as in krüppel mutants of *Drosophila*.

INTRODUCTION

Chez les Crustacés, les dissymétries peuvent être limitées aux pinces (hétérochélie des Décapodes), étendues à l'ensemble des métamères présentant parfois une torsion abdominale (Anomoures, avec les Bernard-l'Hermites), ou n'intéresser que les plaques de l'enveloppe constituée par la carapace (Cirripèdes Verrucomorphes). Ce dernier cas représente l'essentiel des variations structurales qui sont exposées dans ce travail.

Les polymorphismes de dissymétrie s'observent soit chez les stades successifs d'un même individu, soit parmi les populations d'une même espèce, ou encore, entre différents taxons (espèce, genre, famille). Chez les *Verruca*, le polymorphisme de latéralité se réalise au niveau des individus d'une même espèce. Malgré les possibilités d'analyses expérimentales et génétiques, aucun travail moderne, analogue à l'analyse de la senestralité de *Lymnaea peregra* (Freeman et Lundelius, 1982), n'est entrepris. L'existence de formes dextres et senestres parmi les *Verruca stroemia* de nos côtes

n'a apparemment pas retenu l'attention des expérimentateurs. Cependant, il s'agit d'une forme bien connue à Roscoff (Prenant et Teissier, 1923), où les installations de la Station biologique ont permis, depuis Y. Delage, l'obtention des cycles de développement métamorphiques complets, parfois extrêmement complexes, de Cirripèdes libres et parasites. La méconnaissance apparente de ce cas particulier de polymorphisme est d'autant plus étonnante qu'il est bien établi et représenté par une iconographie exemplaire par Charles Darwin (1854).

Le travail exposé dans cette note a pris naissance grâce aux matériaux récoltés par le navire océanographique *Thalassa*, matériaux provenant des fonds benthiques profonds du Golfe de Gascogne, au large de la Bretagne, lors d'une mission exploratoire dirigée par Louis Cabioch.

Les premières études morphologiques, réalisées au microscope électronique à balayage dans le service d'Accueil CNRS - Paris VI, nous ont directement confrontés au problème du polymorphisme de latéralité, le premier et le second individus observés étant respectivement dextre et senestre. La très grande précision de l'observation des structures des plaques palléales ainsi obtenue s'est révélée déterminante pour la réalisation d'un travail satisfaisant aux besoins actuels d'une connaissance moderne des Cirripèdes (Newman et Ross, 1971).

En dernière analyse, la description des plaques externes calcifiées concerne des morphogénèses distinctes et complémentaires de territoires épidermiques. Nous chercherons à montrer dans quelle mesure ces résultats peuvent être rapprochés des données actuelles se rapportant au polymorphisme superficiel de la cuticule des Arthropodes, surtout étudié chez la *Drosophile* (Garcia-Bellido, 1985; Gehring, 1985; Nüsslein-Volhard et Wieschaus, 1980; Postlethwait et Schneiderman, 1969).

I. POSITIONNEMENT DES AIRES CALCIFIÉES PALLÉALES

En fonction des modalités de mues et d'exuviation, les Cirripèdes libres présentent deux types cuticulaires : des structures souples qui sont abandonnées à chaque mue et des plaques calcifiées qui subsistent sur leur lieu de formation; chez ces dernières, l'addition d'une nouvelle strate concentrique, à chaque stade, se traduit par la présence d'un nombre de plus en plus grand de stries d'accroissement. A l'une des extrémités des plaques se trouve une aire ovale ou elliptique, appelée «primordial valve» par Darwin (1851, p. 22; 1854, p. 129), que nous nommerons plaque (ou valve) primaire.

Le mode de formation des plaques a été particulièrement bien établi chez un Pédonculé, *Scalpellum scalpellum* par Broch (1912, 1927). Darwin a remarqué que la calcification différente et incomplète de l'exosquelette épidermique, au niveau des plaques primaires, permet l'observation du réseau polygonal avec les limites particulièrement épaisses des cellules (1854, pl. XXX, fig. 3a).

Pour un positionnement strict et dans une aire topographique définie par des limites nettes, l'épiderme des Arthropodes peut présenter des ensembles de cellules groupées en disque, en anneau ou en ligne (droite ou incurvée). C'est le cas, chez les Insectes, des cellules épidermiques des larves de *Drosophila* et de *Ceratitis* (Cals-Usciati, 1972 a et b) et, chez les Crustacés, des grandes soies ou mégasètes (Cals et Cals-Usciati, 1986). Ces modalités se retrouvent dans les plaques épidermiques des Cirripèdes, au niveau desquelles les plaques primaires sont ellipsoïdales et les stries, rectilignes ou curvilignes (Fig. 1; Pl. I C et D).

Les repères d'orientation

Darwin établit comment, par une dissection simple, les rapports entre anatomie interne et plaques externes permettent de reconnaître les régions palléales antérieure et postérieure (1854, p. 3 à 8). Dans ce même travail, l'auteur met en évidence le fait fondamental, à l'origine de très nombreuses recherches sur les métamorphoses de fixation, à savoir la succession de deux types de larves : une larve planctonique crustacéenne, le nauplius (Müller, 1774 et 1776), suivie de la larve cypris qui, au début libre, se fixera ensuite sur un substrat (Burmeister, 1834; Spence-Bate, 1851). La rotation somatique antéro-postérieure qui change l'orientation de l'animal est une donnée classique (e.g. Schemain, Borradaile *et al.*, 1961).

La région antérieure de la carapace peut être déterminée soit par la position de la tête (et des antennules) cypridienne, soit par celle de l'adulte, qui a une position totalement inverse. Dans son dessin d'une forme dextre, Darwin (loc. cit.) se réfère à l'organisation cypridienne («the right hand scutum and tergum fixed, Pl. XXI, Fig. 1d»), la tête de l'adulte correspondant aux régions postérieures de la carapace (rostre, scutums); ceci se trouve parfaitement justifié par le fait que la carapace ne subit pas la rotation des métamères, qu'elle enveloppe avec leurs appendices. Le scutum postérieur sera donc identifié par l'attache du muscle adducteur, muscle unique chez les Lepodomorphes (Pédonculés) et les Verrucomorphes (Operculés) ou par sa proximité avec la région céphalique comprenant les pièces buccales. Les 6 paires de thoracopodes ont, en outre, les rames

cirriformes recourbées vers le scutum, les formes de ces rames étant différentes de l'avant vers l'arrière; enfin, vers le tergum, se trouvent les filaments caudaux et le tube pénien.

Une remarque essentielle s'impose : deux systèmes tégumentaires, celui des replis palléaux, avec leurs plaques, et celui des métamères thoraciques, différent non seulement par l'induration de leur squelette mais aussi par les processus de mor-

phogenèse qui peuvent affecter leurs caractères de polarité et de symétrie.

La carène et le rostre

Ces deux pièces participent toujours à la constitution des plaques pariétales. Le premier élément de dissymétrie qui se manifestera chez toutes les

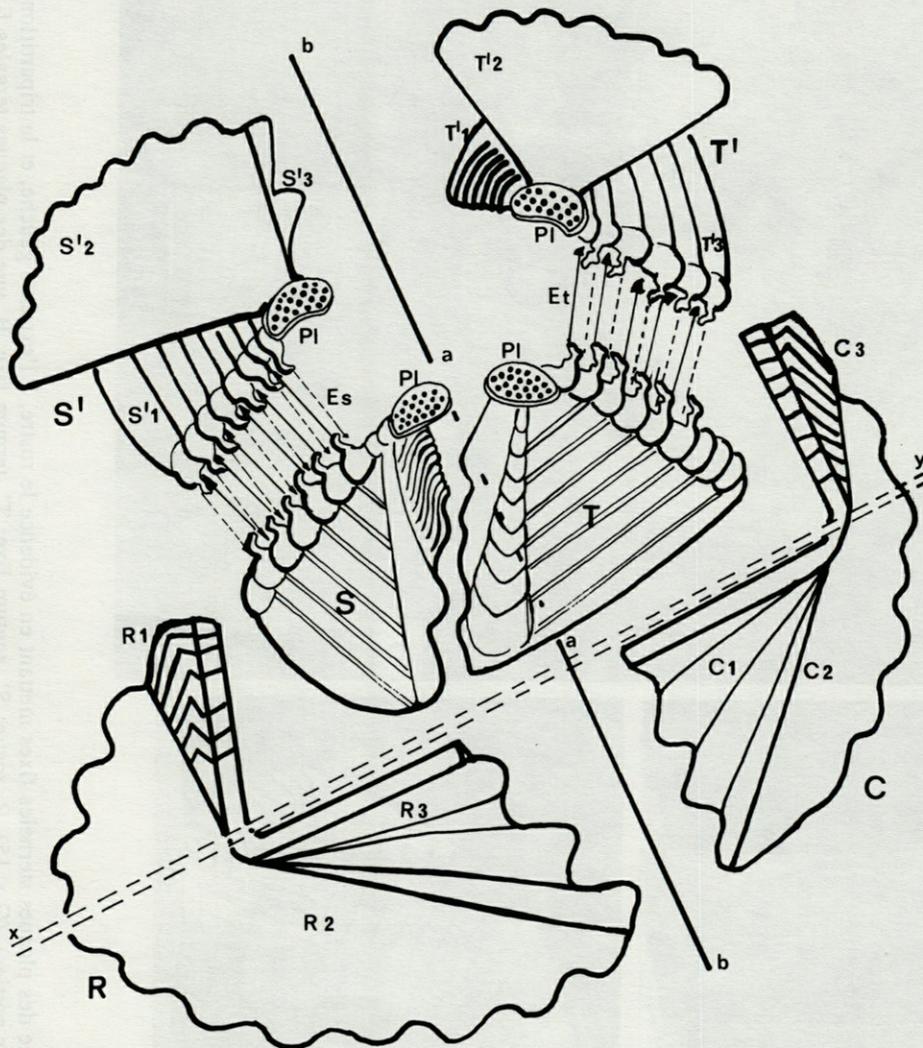
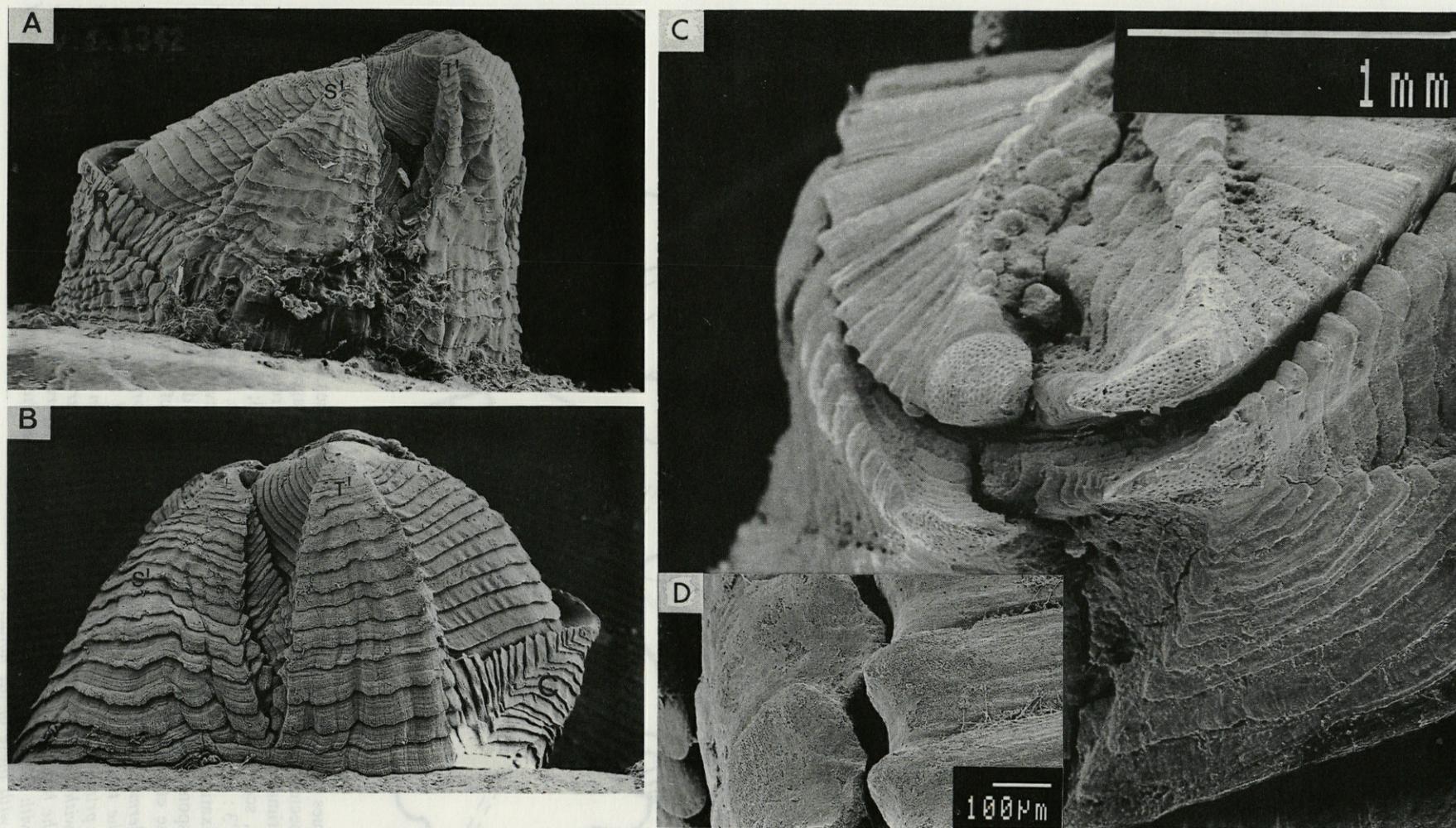


Fig. 1. — Schéma des plaques épidermiques des Cirripèdes Verrucomorphes. ab, axe de symétrie bipolaire; C, carène (postérieure) avec ses 3 secteurs : C1, C2, C3; Es, éléments d'engrenage interscutaux; Et, éléments d'engrenage intertergaux; Pl, plaques primaires («primordial valves» de Darwin); R, rostre (antérieur) et ses 3 secteurs : R1, R2, R3; S, scutum mobile; S', scutum fixe et ses 3 secteurs : S'1, S'2, S'3; T, tergum mobile; T', tergum fixe et ses trois secteurs : T'1, T'2, T'3; xy, axe de la charnière des plaques mobiles. Note : l'ouverture operculaire étant dirigée vers le haut (la base de fixation vers le bas) et les scutum vers l'observateur, la gauche et la droite de ce dernier définissent les côtés correspondants du Cirripède. La chiralité est établie d'après la latéralité du scutum et du tergum fixes; ici, ils sont à gauche et l'individu schématisé est donc senestre (cf. texte § II).

Relationship between epidermal palleal plates of Cirripedian Verrucomorphs. ab, bipolar axis of symmetry; C, (Posterior part) carina with the three (C1, C2, C3) sectors; Es, interscutal coaptation; Et, intertergal coaptation; Pl, primary plates (Darwin's «primordial valves»); R, (Anterior part) Rostrum with three sectors : R1, R2, R3; S, movable scutum; S', fixed scutum with three sectors S'1, S'2, S'3; T, movable tergum; T', fixed tergum with three sectors : T'1, T'2, T'3; xy, axis of the hinge of the movable operculum. Note : (Darwin, 1854, p. 8) «When a sessile Cirripede is held in the position... with the basis downwards and scuta towards the beholder, then the right and left sides of the Cirripede correspond with these of the holder».



Pl. I. – *Verruca trisulcata dextre*. A, vue des plaques sternales fixes mettant en évidence le rostre, à l'extrême gauche, et la tripartition du scutum fixe (se rapporter à la figure 2 pour les légendes des trois parties). (G x 15). R, rostre; S', scutum fixe; T', tergum fixe. B, vue des plaques tergaux fixes. Tendence à une symétrie bipolaire des scutums et tergum fixes par rapport à un axe transversal. (se rapporter à la figure 2). (G x 20). C, carène; S', scutum fixe; T', *Verruca species* adulte tergum fixe. C, vue des 4 valves primaires tergo-scutales. D, détail de l'engrenage caréno-tergal.

Right handed Verruca trisulcata. A, view of the fixed sternal plate. Emphasized rostrum at the left and tripartition of the fixed scutum (cf. legends of figure 2). (M x 15) R, rostrum; S', fixed scutum; T', fixed tergum. B, fixed tergal plates quasi bipolar symmetry of the fixed tergum and scutum with transversal axis (cf. figure 2) (M x 20). C, carina; S', fixed scutum; T', fixed tergum. Adult *Verruca* sp. C, view of the four tergo-scutales primordial valves. D, detail of the movable coaptation between carina and tergum.

formes, dextres et senestres, est révélé par le fait qu'une face (droite ou gauche) est entièrement caréno-rostrale, avec une coaptation entre les deux pièces. Si *a* est le point supérieur de coaptation et *b* le point inférieur (Fig. 1), on peut définir un axe *ab* par rapport auquel on note une symétrie bipolaire, certes approximative, mais néanmoins curieuse et exceptionnelle. Le rostre et la carène présentent chacun trois secteurs, respectivement R1, R2, R3 et C1, C2, C3 (Fig. 1). La coaptation se situe entre R3 et C1; ces secteurs montrent une symétrie imparfaite par rapport à l'axe transversal *ab*. La sinuosité de la coaptation est un élément de dissymétrie.

La quasi symétrie réside dans le fait qu'à chaque sous-secteur de R3 correspond un sous-secteur de C1 et que ces sous-secteurs rayonnent en divergeant à partir d'une même zone apicale. Ces points, situés sur l'axe de la charnière *xy* (Fig. 1), sont approximativement symétriques par rapport à *ab*. En outre, la symétrie apparente entre les deux observations réalisées au microscope électronique à balayage, l'une avec le « coin » rostral à gauche de la photographie (Pl. I, A), l'autre avec le « coin » carénal à droite de la photographie (Pl. I, B), se révèle par une certaine ressemblance entre le secteur R1 (à l'extrême gauche, Fig. 1) et le secteur C3 (à l'extrême droite, Fig. 1).

Cette impression de symétrie est accentuée par certaines équivalences entre les pièces fixées, scutale et tergale, dont nous allons aborder l'étude.

Les pièces scuto-tergales et l'opercule

Entre les bords occlusifs, qui séparent l'ensemble fixe (S' + T', Fig. 1), et l'ensemble mobile, ou operculaire (S + T, Fig. 1), est ménagée l'ouverture, capable de s'agrandir pour laisser sortir le corps de l'animal.

4 alignements d'engrenage interscutaux et intertergaux (respectivement Es et Et, Fig. 1) assurent le verrouillage et le déverrouillage de l'opercule (ensemble scuto-tergal mobile). Le détail des éléments d'engrenage comporte des structures complexes, qui ne semblent pas avoir été interprétées jusqu'ici. Les possibilités du M.E.B. ont été exploitées pour que la base de l'individu soit orientée de diverses façons, l'engrenage étant observé sous différents angles, jusqu'à obtenir le détail de cette structure (Pl. I, D). Exagéré très schématiquement (Fig. 1), ce détail met en évidence que chaque élément verrouilleur-déverrouilleur présente une avancée avec un creux supérieur et une bosse inférieure (Pl. I, D). L'ensemble réalise un engrenage mutuel, représenté par 2 systèmes de flèches (Fig. 1, Es et Et), rappelant le fonctionnement d'une fermeture « Eclair », laquelle fonctionne, cependant, sans curseur et doit comporter, d'une part, un tassement de la char-

nière pour que les éléments se verrouillent et, d'autre part, un écartement pour qu'ils se dégagent afin de permettre la mobilité de l'opercule.

Les autres structures de l'opercule ne sont pas nouvelles. Nous avons conservé les symboles et les légendes de Darwin (1854) pour les explications de la figure 1. A l'apex des deux scutum et des deux tergum sont figurées les aires elliptiques perforées correspondant aux plaques primaires (Fig. 1; Pl. I, C), qui se sont formées sous les valves de la carapace de la larve cypris. Leur étude sera reprise plus loin pour déterminer l'époque d'apparition des dissymétries palléales.

Avant l'utilisation du microscope électronique à balayage, performant dans ce cas, plus par la mise en évidence des reliefs et par son pouvoir de séparation que par les grossissements, plutôt faibles, la subdivision du scutum et du tergum en 3 parties (respectivement S'1, S'2, S'3 et T'1, T'2, T'3, Fig. 1 et 2) n'avait pu être établie. Si les aires S'3 et T'1 sont dissymétriques car elles correspondent à la zone de coaptation, une symétrie partielle d'ordre bipolaire par rapport à l'axe *ab* est à nouveau notée, S'2 étant semblable à T'2 et S'1 à T'3 (fig. 2). Nous n'examinerons pas tous les points structuraux qui relèvent d'une redéfinition systématique. Nous insisterons néanmoins sur la particularité de l'aire T'1 qui se trouve en haut et en avant chez les formes senestres (partie gauche du tergum - Pl. I, A et B; fig. 2, B) et au niveau de laquelle se retrouvent, pour les scutum et tergum fixes, des éléments de symétrie partielle s'ajoutant aux symétries déjà rencontrées pour la carène et pour le rostre.

II. LES FORMES DEXTRES ET LES FORMES SENESTRES

Verruca trisulcata

En comparant les 2 individus de la planche II, il ne faut pas penser être en présence de 2 espèces différentes, la première avec un scutum operculaire plus petit que le tergum mobile (Pl. II, A et B), la seconde avec un scutum mobile plus grand que le tergum de l'opercule (Pl. II, C et D). En fait, le scutum de l'ensemble operculaire est toujours plus petit; en le soulevant avec une lame, on trouve les muscles adducteurs soit à gauche (Pl. II, A et B), soit à droite (Pl. II, C et D). La tête cypridienne étant à l'opposé de ces muscles, l'individu représenté, par les photographies A et B est senestre et l'individu représenté par les photographies C et D est dextre.

Le scutum est plus petit et plus pointu que le tergum, qui est plutôt quadrangulaire. Les aires S'1, S'2, S'3, T'1, T'2, T'3 sont identiques dans

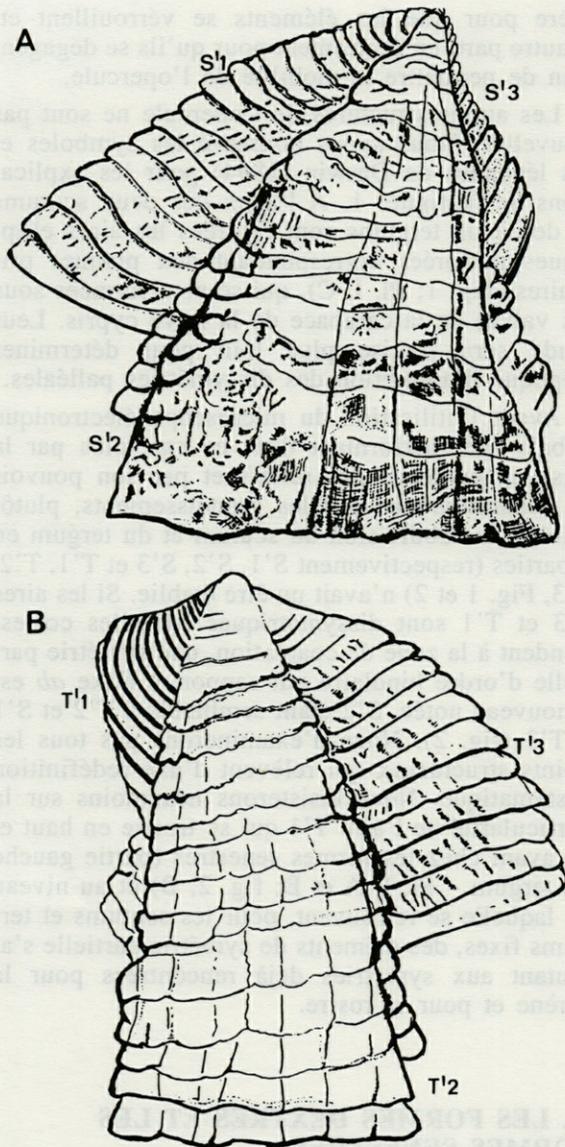


Fig. 2. — *Verruca trisulcata*. Tripartition du scutum fixe (A = S'1, S'2, S'3) et du tergum fixe (B = T'1, T'2, T'3) d'un individu dextre. La partie gauche du scutum fixe (S'1) est presque symétrique de la partie droite du tergum fixe (T'3) par rapport à un axe transversal.

Verruca trisulcata. Right handed specimen with tripartition of the fixed scutum (A = S'1, S'2, S'3) and of the fixed tergum (B = T'1, T'2, T'3). The left part of the fixed scutum (T'3) are quasi-symmetrical in relation with a transversal axis.

les deux cas, notamment les aires T'1, caractérisées par les arcs de cercle concentriques, éléments dirigés vers la bouche de l'adulte et qui sont les meilleurs repères d'orientation permettant de contrôler que les photographies de la planche I représentent bien 2 individus senestres examinés sous des angles différents.

Un détail du scutum mobile est également déterminant. La « strie articulaire » supérieure présente des sillons plus fins que partout ailleurs

avec, en outre, un angle terminal; on l'observe nettement sur la gauche d'un individu senestre (Pl. II, A), détaillé et toujours à gauche, modifié dans son apparence par un léger changement d'orientation du porte objet du microscope électronique à balayage (Pl. II, B; même individu que II, A).

Autres espèces

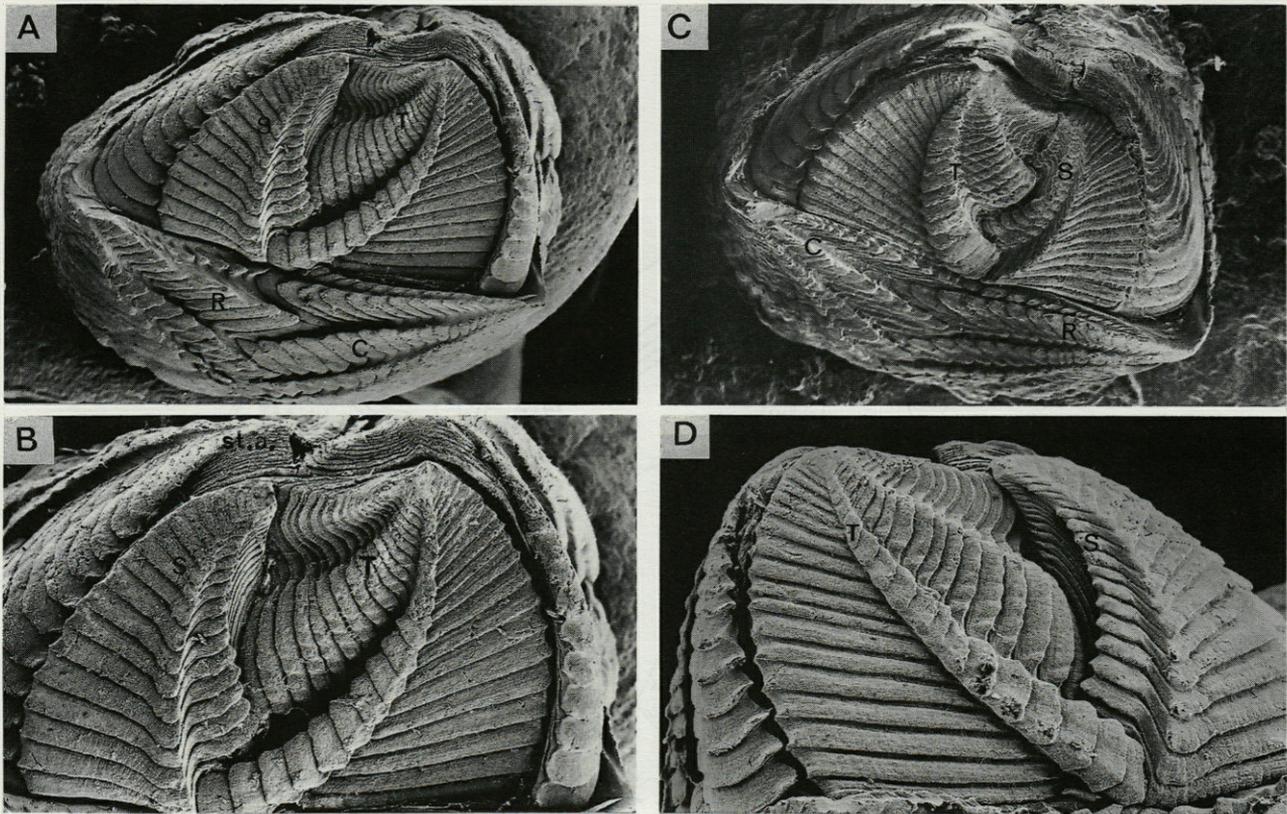
Le seul ouvrage comportant, dans l'introduction, une définition des formes dextres et senestres reste celui de Darwin (1854, p. 8 : « When a sessile Cirripede is held in the position... with the basis downwards and scuta towards the beholder, then the right and left sides of the Cirripede correspond with those of the holder »).

Darwin indique que le nombre d'individus dextres est équivalent à celui des individus senestres chez *V. stroemia* et que les spécimens dextres sont considérablement plus nombreux que les spécimens senestres chez *V. laevigata*. Par contre, cet auteur ne donne aucune indication au sujet de *V. prisca* et de *V. spengleri*.

Les cas de dextralité sont régulièrement signalés pour les récoltes du « Talisman » (Gravel, 1902). De nombreux individus ont été trouvés seulement pour l'espèce *V. striata*, avec approximativement autant d'individus gauches que d'individus droits. Chez 3 autres espèces, *V. radiata*, *V. trisulcata* et *V. recta* (= *linearis*), n'ont été récoltés que 2 individus, l'un senestre, l'autre dextre.

La drague à large ouverture dentée, utilisée à la Station biologique de Roscoff et sur le navire océanographique « Thalassa », est une très grande drague Boillot, à bord d'attaque modifié et à poche de juste doublée par un maillage en anneau. Elle a permis de récolter plus d'une dizaine de *V. recta* et plusieurs dizaines de *V. trisulcata*. Les deux « formes », droite et gauche, sont représentées en nombre égal chez ces espèces.

Les Cirripèdes ont été récoltés sur des débris de squelettes de coraux, de Mollusques et même sur un Gastéropode vivant, mais, surtout sur des petits galets (tillites) déposés à la fin des dernières glaciations (Auffret comm. pers.). Les tillites peuplées par des *Verruca* ont de 0,5 à 7 cm; certaines ont 3 mm d'épaisseur avec 2 faces planes, d'autres sont sphériques comme une noisette de 1 cm de diamètre, les plus longues sont digitiformes. Aucune particularité de substrat ne peut être associée à une des formes étudiées. Le mode de fixation de la larve, la nature du substrat ne peuvent, dans les conditions actuelles, être mises en cause.



Pl. II. A et B. – Forme senestre de *Verruca trisulcata*. Vue d'ensemble des plaques mobiles, de la carène et du rostre (A). (G x 15). Détail des plaques mobiles : scutale (à gauche) et tergale (à droite). (B) (G x 25). C et D = forme dextre de *Verruca trisulcata*. Vue d'ensemble des plaques mobiles, de la carène et du rostre (C) (G x 13). Détail des plaques mobiles : scutale (à droite) et tergale (à gauche) (D) (G x 30). C, carène; R, rostre; S, scutum mobile; st.a., stries articulaires; T, tergum mobile.

A & B. Left-handed specimen of *Verruca trisulcata*. General view of the movable plates with the carina and the rostrum (A) (M x 15). Details of the movable plates : scutum at the left, tergum at the right (B) (M x 25). C & D, right-handed specimen of *Verruca trisulcata*. General view of the movable plates with the carina and the rostrum (C) (M x 13). Details of the movable plates : scutum at the right, tergum at the left (D) (M x 30). C, carina; R, rostrum; S, movable scutum; St. a, articular striae, T, movable tergum.

III. MÉTAMORPHOSES. APPARITION DE LA DISSYMMÉTRIE

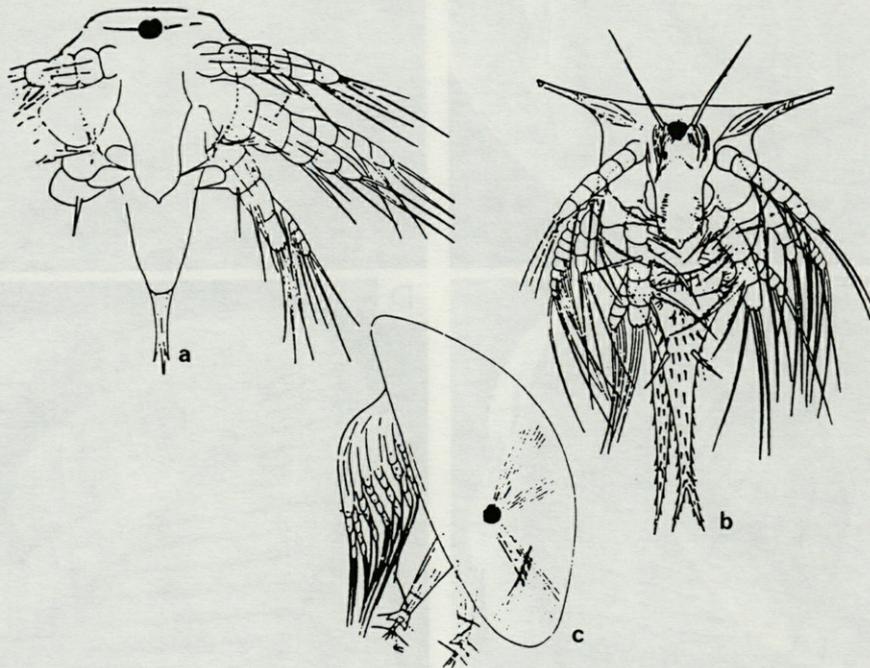
Les figures des premiers stades larvaires de *Verruca* sont reproduites dans cette note (fig. 3A). [Nous avons pu bénéficier de la collection personnelle de tirés-à-parts de Mr. Th. Monod. Par ailleurs, les thèses anciennes importantes, comme celle de Nilsson-Cantell (1921) se trouvent à la bibliothèque de la Station biologique de Roscoff]. Elles permettent de mieux saisir les transformations de symétrie qui accompagnent l'évolution ontogénique menant des formes larvaires planctoniques, symétriques, aux formes adultes benthiques, asymétriques. Deux phénomènes s'établissent lors de la morphogenèse imaginaire des *Verruca*, la réalisation d'une symétrie bipolaire axiale approximative et l'asymétrie dextre ou senestre.

La symétrie bipolaire de *Verruca* est comparable aux morphogenèses en miroir de la *Drosophile*, même si dans le premier cas le miroir est défor-

mant. Les notions de détermination de populations cellulaires en fonction de leur positionnement topographique (Postlethwait et Schneiderman, 1969), l'obtention de mutants avec des symétries en miroir (Nüsslein-Volhard et Wieschaus, 1980; Gehring, 1985), les effets de position marginale (Garcia-Bellido, 1968) peuvent être évoqués.

La dissymétrie gauche-droite au sein d'une même espèce implique des comparaisons avec le cas le plus classique, celui du gastéropode d'eau douce, *Limnaea peregra* Müller, 1774, découvert à la même époque que *Verruca stroemia* (O.F. Müller, 1776; appelé alors *Lepas stroemia*). La découverte du polymorphisme de dextralité semble avoir été faite plus tôt pour *Verruca* (Darwin, 1854) que pour les Limnées (Taylor, 1891; Nelson, 1901 a et b; Trechmann, 1906; Hutton, 1919) pour lesquelles existe une étude des variations à l'échelle mondiale (Hubendick, 1951). Les expériences génétiques ont également débuté relativement tôt (Hargrave, 1919; Boycott et Diver,

3A



3B

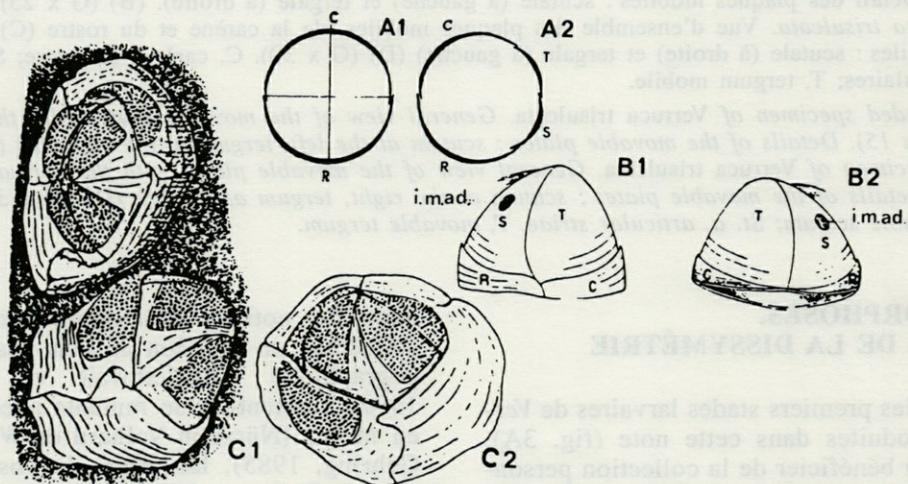


Fig. 3. — A, formes larvaires de *Verruca stroemia*, O.F. Müller, d'après Nilsson-Cantell (1921). a et b = larve Nauplius (respectivement stades I et II); c = larve Cypris. B, formation et persistance des valves primaires et de la dissymétrie caréno-rostrale. A, Diagrammes d'après Gruvel (1903); A1, base d'une *Verruca* très jeune symétrique; A2, *Verruca* adulte dissymétrique; B, *Verruca striata* d'après Gruvel (1902); B1, face droite avec une coaptation rostro-carénale; B2, face gauche du même stade où rostre et carène sont séparés; C (C1 & C2), formation des plaques primordiales chez *Verruca stroemia* (d'après Broch, 1927). Même légende que fig. 1. i.m. ad. = insertion du muscle adducteur.

A, larval stadiums (a & b = nauplius I & II, c = cypris from Nilsson-Cantell (1921) of *Verruca stroemia*, O.F. Müller. B, Formation and remaining of the primordial valves with appearance of the careno-rostral dissymetry. A, Gruvel's diagram (1903); A1, basis of a very young symmetrical *Verruca*; A2, old dissemetrical *Verruca*; B, *Verruca striata* (from Gruvel, 1902); B1, rostro-carenal coaptation in the right part; B2, separated rostrum and carina in the left side of the same animal; C (C1, C2), formation of the primordial valves in *Verruca stroemia* (from Broch, 1927). Same legends as in the figure 2, except i.m. ad = insertion of the adductor muscles.

1923; Boycott *et al.*, 1930; Diver *et al.*, 1925), pour trouver une solution quasi définitive (Sturtevant, 1923).

La seule étude expérimentale de *Verruca* se limite à l'élevage d'une espèce : *V. stroemia* pour l'étude du développement larvaire, *V. stroemia* étant la seule espèce reconnue au voisinage des laboratoires européens où elle a été étudiée, essentiellement en Angleterre et en Scandinavie (Broch, 1912, 1924; Nilsson-Cantell, 1921, 1978; Pyefinch, 1948; Runnström, 1925; Barnes, 1958).

L'ontogenèse comporte 6 stades naupliens totalement planctoniques, suivis par une larve cypris bivalve qui n'est planctonique que dans un premier temps avant de se fixer pour amorcer la métamorphose de fixation liée à une adaptation à la vie benthique (Bassindale, 1936).

La réalisation de la dissymétrie serait très tardive, succédant à de nombreuses phases où les individus ont une symétrie bilatérale. Les phénomènes essentiels doivent aboutir à la mise en place, médio-dorsalement, de l'ouverture palléale, à l'emplacement de la zone initialement occupée par la charnière des valves cypridiennes. Deux systèmes épidermiques distincts subissent des transformations complémentaires. Le système périphérique palléal ne présente pas de rotations connues, il sera dissymétrique. Les métamères somatiques centraux resteront symétriques, tout en subissant une rotation nécessaire pour que les appendices de l'adulte, en passant à travers la nouvelle ouverture palléale, puissent collecter les éléments nutritifs en suspension dans l'eau recouvrant l'animal.

L'ensemble ovocytaire de *Lymnaea peregra* présente également un système périphérique de 6 à 9 cellules folliculaires dont l'agencement identique chez les formes dextres et senestres n'influe d'aucune manière sur la chiralité, tout en déterminant la polarité et la dorso-ventralité de l'élément ovocytaire central (Ubbels *et al.*, 1969). Dans ce cas, la chiralité des œufs senestres peut être inversée si l'ooplasmé d'une forme dextre est injecté précocement, avant la formation du deuxième globule polaire (Freeman et Lundelius, 1982).

Comme *Lymnaea peregra*, les *Verruca* sont hermaphrodites, avec une possibilité d'autofécondation. Les variations des Lymnées sont locales, avec des proportions variables entre les nombres de chaque forme, le rapport des formes dextres sur les formes senestres n'étant égal à un que dans quelques croisements expérimentaux. Le polymorphisme de chiralité semble général chez des espèces de *Verruca* réparties dans le monde entier avec un rapport d'égalité entre les 2 formes restant à déterminer de façon stricte.

Les stades naupliens (Fig. 3A) sont parfaitement symétriques. Au premier stade la carapace

est plane et ne se remarque que par les cornes frontales et l'appendice caudal (Fig. 3A, a); c'est au 4^e stade qu'elle apparaît, nettement démarquée des métamères somatiques (Nilsson-Cantell, 1921). Ce n'est qu'au stade cypris que la carapace se replie selon la ligne médio-dorsale et forme la charnière d'un ensemble palléal bivalve.

Les premiers signes relatifs à l'apparition de l'asymétrie sont mis en évidence par Gruvel (1903, fig. 1) sous forme de 2 diagrammes suggérant que la jeune *Verruca* a d'abord une muraille constituée de 2 seules plaques – carène et rostre – présentant une double symétrie médio-sagittale et transversale, avec un axe *ab* idéal. Puis, la carène et le rostre perdent leur coaptation, d'un seul côté, en un point central où le scutum fixe et le tergum fixe participent à la formation de la paroi latérale (Fig. 3B, A₁ A₂). Ces diagrammes sont illustrés par deux vues latérales d'un spécimen montrant que, très tôt, le scutum mobile est plus petit que le tergum mobile (Gruvel 1902, fig. 18), (fig. 3B, B₁ B₂).

L'aspect des plaques calcaires en formation dans les valves primaires apparaît différent suivant les groupes de Cirripèdes. Ces plaques sont homogènes chez les Balanomorphes (Runnström, 1925), perforées chez les Lepadomorphes (Broch, 1927) et les Verrucomorphes (Runnström, 1926; Broch, 1927). Ce point de morphogenèse tégumentaire confirme la conclusion de Darwin, lequel considère *Verruca* comme appartenant à un groupe intermédiaire qui montre une convergence de forme avec les Balanes, mais dont les structures anatomiques, notamment le système musculaire, sont assez proches de celles des Lepadomorphes (Darwin, 1854; p. 129). Les affinités entre Lepadomorphes et Verrucomorphes se retrouvent donc également dans des processus de morphogenèse tégumentaire.

Entre des secteurs épidermiques adjacents strictement définis dans leur position et aux limites nettement marquées, des phénomènes très différents se produisent, comme dans les compartiments épidermiques de la *Drosophile* (Garcia-Bellido *et al.*, 1973). L'induration des plaques se manifeste soit par un simple brunissement, soit par une calcification. Dans les régions qui sont à la fois pigmentées et dépourvues de plaques, le réseau épidermique n'est pas apparent, alors qu'un réseau cellulaire hexagonal de grandes cellules (de « 1 à 2/6 000^{ème} de pouce de diamètre ») a été observé durant toute la période précédant la calcification (Darwin, 1854, pl. 30, fig. 3a). Ce fait se produit uniquement dans 5 plaques : la carène, les 2 scutums et les deux tergums (Darwin, 1854, p. 129). Les observations de Darwin concernent *Lepas*. Chez *Verruca* elles ont été corroborées uniquement chez l'espèce *V. stroemia* par Runnström (1926) et Broch (1927), (fig. 3B, C₁ & C₂).

Les performances du microscope électronique à balayage nous ont permis de visualiser ces plaques chez les adultes, suivant un axe d'observation passant par le point d'intersection des 4 valves scutales et tergaux (pl. I C). Ceci étant établi, il sera aisé de les rechercher chez d'autres espèces. Par contre, à notre connaissance, il ne semble pas exister d'observations antérieures similaires. Chez les individus de *V. trisulcata* légèrement érodés nous n'avons pu observer qu'une ou deux aires perforées abrasées. Cependant, chez une espèce non encore identifiée, *V. sp.* la conservation des 4 valves de formes différentes et complémentaires permet d'établir l'époque d'apparition d'une double dissymétrie, antéro-postérieure et gauche-droite.

Durant le développement, 2 phases se succèdent donc, au cours desquelles la symétrie des scutums et tergums fixes se modifie par rapport à l'axe transversal. Dans un premier temps, chez la larve cypris, ces 2 pièces sont asymétriques. Cette asymétrie persistera par la suite le long des lignes de coaptation alors que les régions latérales auront tendance à acquérir une symétrie en miroir par rapport à un axe transversal. Ce type de symétrie est extrêmement rare. Elle est surtout connue chez des mutants léthaux de la *Drosophile*, dicéphalique (Lohs-Schardin, 1982) et Krüppel (Nüsslein-Volhard et Wieschaus, 1980). D'après ces auteurs, les symétries en miroir ont une origine soit maternelle pré-zygotique, soit post-zygotique. Par ailleurs, elles intéressent une partie ou la totalité du corps.

Autant que l'étude préliminaire descriptive de ce genre le permet, on peut dire que les symétries en miroir de *Verruca* présentent une combinaison originale des caractères des mutants de segmentation de la *Drosophile*. Le type dicephalic montre une symétrie se rapportant aux deux extrémités; c'est le cas de *Verruca*. Il concerne une modification du génome maternel se manifestant, dans l'ovaire, par une bipolarisation anormale des cellules nourricières et l'existence d'un œuf dicéphalique portant un micropyle à chaque pôle (Lohs-Schardin, 1982). Par contre, la mutation krüppel, qui apporte au mutant une symétrie en miroir uniquement dans la région post-céphalique, a un déterminisme post-zygotique indépendant du génome maternel (Nüsslein-Volhard et Wieschaus, 1980).

La manifestation tardive de la symétrie transverse de *Verruca* pose le problème d'une épigénie à contrôle génétique post-mitotique. Sachant, d'une part, que l'initiation de la formation des valves suit la fixation de la cypris et, d'autre part, que l'obtention d'insectes à 2 abdomens est provoquée par une centrifugation des œufs (cas des Chironomes et des Orthoptères, rapprochés des mutants dicéphaliques par Lohs-Schardin, 1982) des modifications expérimentales de la polarité des cypris n'apparaissent pas impossibles.

Enfin les coaptations entre les marges adjacentes des territoires épidermiques des valves, notamment les engrenages inter-scutaux et inter-tergaux, posent le problème des influences réciproques de deux limites adjacentes. L'influence réciproque de cellules marginales de 3 souches cultivées conjointement *in vivo* (cellules de pattes sauvages, d'antennes homéotiques, d'antennes sauvages, Garcia-Bellido, 1968) a montré que les cellules homéotiques peuvent transformer les cellules sauvages voisines. Des influences marginales, dans des populations non clonales (Postlethwait et Schneiderman, 1969), pourraient être en cause dans les phénomènes de coaptation relativement simples de *Verruca*.

Les résultats des recherches similaires à celles de Postlethwait *et al.* (1969) ont étendu la notion de la détermination d'une population cellulaire, non pas en raison de son appartenance à une même ascendance clonale, mais en fonction de sa localisation dans un ensemble polyclonal. Le destin d'une population cellulaire dépend ainsi de sa position. Dans l'ensemble scuto-tergal cypridien, 4 sous-ensembles de position peuvent être désignés 1, 2, 3, 4, dans le sens de rotation des aiguilles d'une montre (fig. 4). Comment, à partir d'un ensemble palléal homogène de la cypris, les cellules se regroupent-elles pour former des ensembles autonomes? On peut envisager une différenciation génétique à la suite de laquelle des cellules, marquées génétiquement d'une manière identique, se regroupent entre elles (Garcia-Bellido et Lewis, 1976).

Les cellules d'un même quadrant operculaire verraient leur destinée morphogénétique déterminée par leur localisation topographique. Le schéma du destin des quadrants S, S'-T, T' (fig. 4) ne montre qu'une détermination partielle en fonction du positionnement. En effet, si les quadrants antérieurs (1, 2) donneront toujours des scutums et les quadrants postérieurs (3, 4) toujours des tergums, le même quadrant peut avoir des destinées différentes. Ainsi, le quadrant 1 pourrait donner T ou T', le quadrant 2, T' ou T, le quadrant 3, S ou S' et enfin le quadrant 4, S' ou S. Ce fait provient de la nature dextre (fig. 4, DT) ou senestre (Fig. 4, ST) des quadrants 1, 2, 3, 4 qui divisent le sommet du manteau de la cypris.

La richesse des problèmes taxonomiques devrait pouvoir intéresser les morphogénéticiens.

D'une façon volontairement simplifiée, on peut distinguer trois systèmes à comparer : le complexe folliculo-ovocytaire de la Limnée, celui de la *Drosophile* et l'ensemble palléo-métamérique des *Verruca*.

Dans chacun des cas, des rapports entre les cellules peuvent déterminer une polarité, qui peut être limitée à un seul élément du système, ou qui peut se retrouver dans deux systèmes.

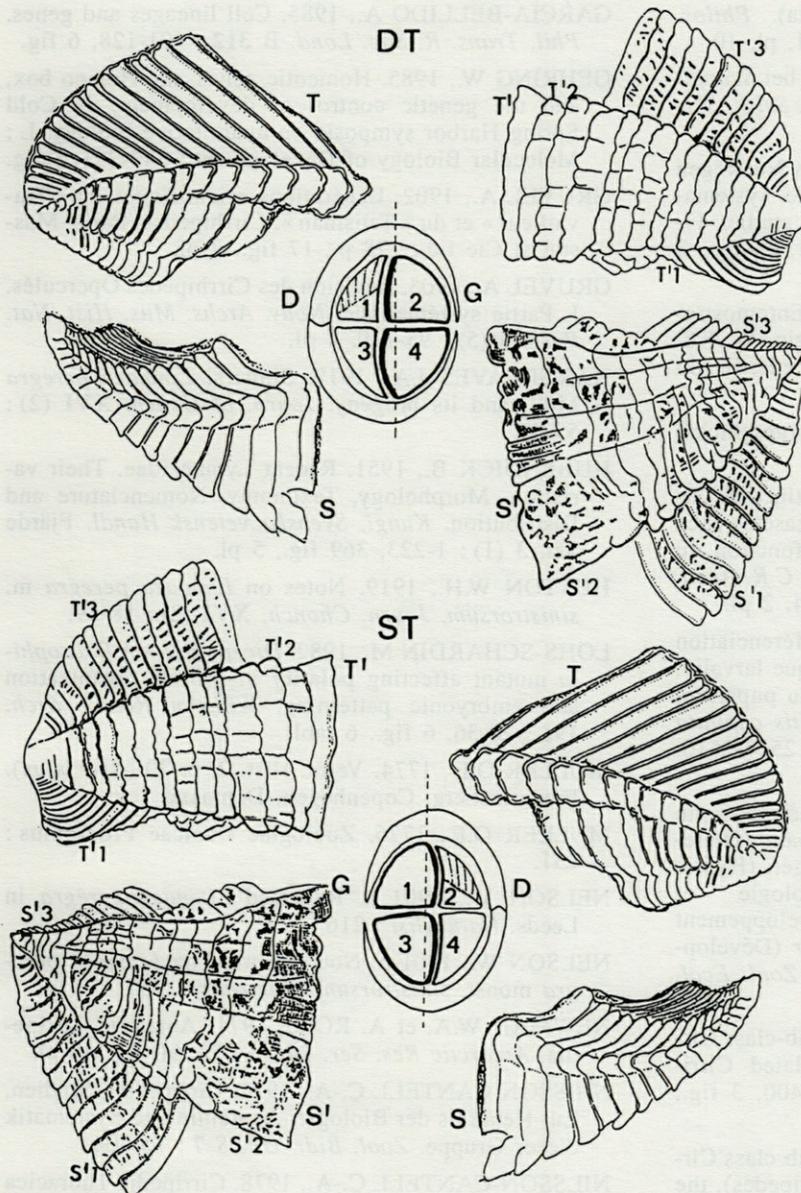


Fig. 4. — Origine des tergums et des scutums mobiles (T et S) et fixes (T' et S') à partir des différentes aires dorsales de la larve cypris (1, 2, 3, 4) chez les formes dextres (DT) et senestres (ST). D, côté droit; G, côté gauche; S, scutum mobile; S'1, S'2, S'3, secteurs des scutums fixes; T, tergum mobile, T'1, T'2, T'3, secteurs des tergums fixes.

Origin of the movable (T & S) and fixed (T' & S') tergum and scutum from the cypridian dorsal areas (1, 2, 3, 4) in right handed (DT) and left handed (ST) animals. D, right side; G, left side; S, movable scutum; S'1, S'2, S'3, areas of the fixed scutum; T, movable tergum; T'1, T'2, T'3, areas of the fixed tergum.

Tenant compte des variations expérimentales d'ordre embryologique réalisées chez la Limnée, de l'exploitation génétique des mutations de polarité et de segmentation de la *Drosophile*, il convient d'envisager les modalités expérimentales, calquées sur les précédents modèles ou originales, qui permettront l'étude des *Verruca*.

Les faits essentiels établis concernent la persistance possible des plaques post-cypridiennes dissymétriques chez l'adulte, la confirmation de l'époque de mise en place de la latéralité après la fixation cypridienne.

REMERCIEMENTS — Les auteurs expriment leurs vifs remerciements à M. L. Cabioch, qui leur a fourni le matériel et à Mme D. Guillaumin, qui a réalisé les photographies au microscope électronique à balayage JEOL JSM 840A du Service d'Accueil CNRS — Université Pierre et Marie Curie.

BIBLIOGRAPHIE

- BARNES H., 1958. The growth rate of *Verruca stroemia* (O. Müller). *J. mar. biol. Ass. U.K.* **37** : 427-433; 2 fig.
- BASSINDALE R., 1936. The developmental stages of three English barnacles: *Balanus balanoides* (L.), *Chtamalus stellatus* (Poli) and *Verruca stroemia* (O.F. Müller). *Proc. zool. soc. Lond.* **106** : 57-74.
- BORRADAILE L.A., L.E.S. EASTHAM, F.A. POTTS et J.T. SAUNDERS, 1961. *The Invertebrata*. Fourth ed. revised by G.A. Kerkut, Cambridge Univ. Press, 820 p., 523 + 11 fig.
- BOYCOTT A.E. et C. DIVER, 1923. On the inheritance of sinistrality in *Limnaea peregra*. *Proceed. Roy. Soc. Lond. B* **95** (666) : 207-213.
- BOYCOTT A.E., C. DIVER, S.L. GARSTANG et F.M. TURNER, 1930. The inheritance of sinistrality in

- Limnaea peregra* (Mollusca, Pulmonata). *Philos. Transac. Roy. Soc. Lond. B* **219**: 51-131, pl. 10.
- BROCH H., 1912. Die Plattenentwicklung bei *Scapulum strömii* M. Sars. *Kl. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* **4**: 1-14, 7 fig.
- BROCH H., 1924. Cirripedia Thoracica von Norwegen und dem Norwegischen Nordmeer. Eine systematische und biologisch-tiergeographische studie. *Vidensk. Skr. I. Mat.-Naturv. Kl.* **17**: 5-121, 35 fig., 3 pl.
- BROCH H., 1927. Ordnung der Crustacea Entomostraca: Cirripedia. In *Handbuch der Zoologie*. W. Kükenthal, 1926-1927, W. de Gruyter & C^o eds, Berlin und Leipzig, 503-552, fig. 463-519.
- BURMEISTER H., 1834. Beiträge zur Naturgeschichte der Rankenfüßer. Berlin.
- CALS Ph. et J. CALS-USCIATI, 1986. Distinction des diverses catégories fonctionnelles de mégasètes chez *Thermosbaena mirabilis* (Crustacé), en fonction du concept de compartimentation cellulaire. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 303, Sér. III, n^o11: 459-464, 2 pl.
- CALS-USCIATI J., 1972 a. Existence et différenciation précoce d'une lignée cellulaire épidermique larvaire, correspondant à la fente de déhiscence du puparium des Diptères Cyclorhaphes, chez *Ceratitis capitata* Wiedemann. *C.R. Acad. Sc. Paris D* **274**: 2507-2510, 1 pl.
- CALS-USCIATI J., 1972 b. Les relations hôte-parasite dans le couple *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptera, Trypetidae) et *Opius concolor* Szepliget (Hymenoptera, Braconidae). I. Morphologie et organogenèse de *Ceratitis capitata* (Développement larvaire et nymphal) et d'*Opius concolor* (Développement embryonnaire et larvaire). *Ann. Zool. Ecol. anim.* **4** (4): 427-481, fig. 5 tabl., 7 pl.
- DARWIN Ch., 1851. A Monograph on the sub-class Cirripedia. 1. The Lepadidae or Pedunculated Cirripedes. *Ray. Soc. Publs*, London. **21**, 1-400, 3 fig., 10 pl.
- DARWIN Ch., 1854. A Monograph on the sub-class Cirripedia. 2. The Balanidae (or sessile Cirripedes), the Verrucidae, etc. *Ray. Soc. publs*, London **25**: 1-684, 7 fig., 30 pl.
- DIVER C., A.E. BOYCOTT et S. GARSTANG, 1925. The inheritance of inverse symmetry in *Limnaea peregra*. *Journ. Genetics* **XV** (2): 113-200, 6 tabl., 1 pl.
- FREEMAN G. et J.W. LUNDELIUS, 1982. The developmental genetics of dextrality and sinistrality in the gastropod *Limnaea peregra*. *Wilhelm Roux's Arch. Dev. Biol.* **191**: 69-83, 8 Fig., 9 tabl.
- GARCIA-BELLIDO A., 1968. Cell affinities in antennal homoeotic mutants of *Drosophila melanogaster*. *Genetics* **59**: 487-499, 10 fig., 2 tabl.
- GARCIA-BELLIDO A., R. RIPOLL et G. MORATA, 1973. Developmental compartmentalisation in the wing disc of *Drosophila*. *Nature New Biol.* **245**: 251-253.
- GARCIA-BELLIDO A. et E.B. LEWIS, 1976. Autonomous cellular differentiation of homoeotic bithorax mutants of *Drosophila melanogaster*. *Develop. Biol.* **48**: 400-410, 4 fig., 1 tabl.
- GARCIA-BELLIDO A., 1985. Cell lineages and genes. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* **312**: 101-128, 6 fig.
- GEHRING W., 1985. Homeotic genes, the Homeo box, and the genetic control of development. In *Cold Spring Harbor symposia on quantitative biology, L: Molecular Biology of Development*: 243-251, 8 fig.
- GRUVEL A., 1902. Expéditions scientifiques du « Travailleur » et du « Talisman ». Cirrhipèdes. Paris, Masson et Cie Ed., 178 p., 17 fig., 7 pl.
- GRUVEL A., 1903. Révision des Cirrhipèdes Operculés. I. Partie systématique. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris* **4** (5): 95-170, 4 pl.
- HARGREAVES J.A., 1919. Sinistral *Limnaea peregra* Müll. and its progeny. *Journ. of Conch.* **XVI** (2): 55-57.
- HUBENDICK B., 1951. Recent Lymnaeidae. Their variation, Morphology, Taxonomy, Nomenclature and Distribution. *Kungl. Svenska vetensk. Handl. Fjärde Ser.* **3** (1): 1-223, 369 fig., 5 pl.
- HUTTON W.H., 1919. Notes on *Limnaea peregra* m. *sinistrorsum*. *Journ. Conch.* **XVI** (2): 58-59.
- LOHS-SCHARDIN M., 1982. *Dicephalic* – A *Drosophila* mutant affecting polarity in follicle organization and embryonic patterning. *Wilhelm Roux's Arch.* **191**: 28-36, 6 fig., 6 tabl.
- MULLER O.F., 1774. Verm. Hist. 2, p. 30 (*Buccinum*). Frederiksberg, Copenhagen, Denmark.
- MULLER O.F., 1776. Zoologiae Danicae Prodrromus: 251.
- NELSON W., 1901 a. Reversed *Limnaea peregra* in Leeds. *Naturalist*: 216
- NELSON W., 1901 b. Note on breeding *Limnaea peregra* monst. *sinistrorsum*. *Naturalist*: 355
- NEWMAN W.A. et A. ROSS, 1971. Antarctic Cirripedia. *Antarctic Res. Ser.* **14**: 1-257, 90 fig. 48 pl.
- NILSSON-CANTELL C.-A., 1921. Cirripeden-Studien. Zur Kenntnis der Biologie, Anatomie und Systematik dieser Gruppe. *Zool. Bidr. UPPS* **7**: 75-404.
- NILSSON-CANTELL C.-A., 1978. Cirripedia Thoracica and Acrothoracica. *Marine Invertebrates of Scandinavia* **5**: 1-133, 66 fig., 18 tabl., 26 map.
- NUSSLEIN-VOLHARD C. et E. WIESCHAUS, 1980. Mutations affecting segment number and polarity in *Drosophila*. *Nature (London)* **287**: 795-801, 5 fig.
- POSTLETHWAIT J.H. et H.A. SCHNEIDERMAN, 1969. A clonal analysis of determination in *Antennapedia*, a homoeotic mutant of *Drosophila melanogaster*. *Proc. Natl. Acad. Sc. USA* **64** (1): 176-183, 4 fig., 1 tabl.
- PRENANT M. et G. TESSIER, 1923. Notes sur les Cirripèdes Operculés de la région de Roscoff. *Bull. Soc. zool. Fr.* **XLVIII**: 170-178.
- PYEFINCH K.A., 1948. Methods of identification of the larvae of *Balanus balanoides* (L.), *B. crenatus* (BRUG.) and *Verruca stroemia* O.F. Müller. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **27** (2): 450-463.
- RUNNSTROM S., 1925. Zur Biologie und Entwicklung *Balanus balanoides* (Linné). Bergens Museums Aarbok 1924-25. Naturvidenskabelig Raekke. Bergen. **5**: 1-40, 22 fig.

- RUNNSTROM S., 1926. Über die Plattenentwicklung von *Verruca stroemia* O.F. Müller. Bergens Museums Aarbok 1926 : Naturvidenskabelig Raekke. Bergen.
- SPENCE-BATE C., 1851. On the development of the Cirripedia. *Ann. Magaz. Natur. Hist.* **VIII** 2d ser. : 324-332, 3 pl.
- STURTEVANT A.H., 1923. Inheritance of Direction of Coiling in *Limnaea*. *Science* New ser. **LVIII** : 269-270.
- TAYLOR J.W., 1891. The variation of *Limnaea peregra* (Müll.). *Journ. of Conch.* **VI** : 284-306.
- TRECHMANN C.T., 1906. *Limnaea peregra* monst. *sinistrorsum*, in Durham. *Naturalist* : 113-114.
- UBBELS G.A., J.J. BEZEM et C.P. RAVEN, 1969. Analysis of follicle cell patterns in dextral and sinistral *Limnaea peregra*. *J. Embryol. exp. Morph.* **21** (3) : 445-466, 7 fig., 4 tabl.

Reçu le 30 novembre 1990; received November 30, 1990
Accepté le 28 mars 1991; accepted March 28, 1991

BRINE SHRIMP *ARTEMIA* PARASITIZED BY *FLAMINGOLEPIS LIGULOIDES* (CESTODA, HYMENOLEPIDIDAE) CYSTICERCIDS IN SPANISH MEDITERRANEAN SALTERNS

Quantitative aspects

F. AMAT⁽¹⁾, M. P. ILLESCAS⁽²⁾, J. FERNANDEZ⁽³⁾

⁽¹⁾ Instituto de Acuicultura de Torre de la Sal – CSIC, 12595 Ribera de Cabanes, Castellon, Spain

⁽²⁾ Instituto «Lopez-Neyra». de Parasitologia – CSIC, Granada, Spain

⁽³⁾ Ciencia de la Computacion, Facultad de Ciencias Universidad de Granada, Granada, Spain

ARTEMIA
FLAMINGOLEPIS LIGULOIDES
CESTODA
CYSTICERCIDS
IMPLANTATION
EFFECTS INDUCED IN THE HOST

ABSTRACT – This is the first report on the presence in Spanish Mediterranean salterns of wild brine shrimp *Artemia* populations with individuals bearing an hemocoelous parasitism caused by *Flamingolepis liguloides* (syn : *F. dolguschini*) cysticercoïdes (Cestoda, Hymenolepididae). A close survey of these populations in a saltern at Santa Pola (Alicante, Spain) was performed for three years. Data obtained allow us to quantify the prevalence of this parasitism, establishing a mean intensity of about 1.26 cysticercoïdes per parasitized specimen. Intensities for the presence of one or more cysticercoïdes (6 maximum) per parasitized *Artemia* individual mathematically fit a negative binomial distribution. Selective implantation of cysticercoïdes in several anatomical brine shrimp areas and a drastic effect on reproductive capability were verified.

ARTEMIA
FLAMINGOLEPIS DOLGUSCHINI
CESTODA
CYSTICERCOIDES
IMPLANTATION
EFFECTS INDUITS SUR L'HOTE

RÉSUMÉ – La présence d'une population d'*Artemia* (Crustacé Anostracé) parasitée par des cysticercoïdes d'un Hymenolepididae *Flamingolepis liguloides* (syn : *F. dolguschini*) est signalée pour la première fois dans les salins du littoral méditerranéen espagnol. L'infestation parasitaire a été suivie pendant trois années dans les salines de Santa Pola (Alicante, Espagne). Les résultats obtenus ont permis d'évaluer la prévalence de ce parasitisme qui présente une intensité moyenne de 1,26 cysticercoïdes par *Artemia* et des intensités d'infestation d'un ou plus cysticercoïdes (6 au maximum) par Crustacé. La distribution de ces intensités permet un ajustement à une loi binomiale négative. La localisation sélective des cysticercoïdes dans le corps des individus parasités, ainsi qu'une réduction sensible de la capacité reproductive de l'hôte sont observées.

INTRODUCTION

The great availability of literature on the brine shrimp *Artemia* (Branchiopoda, Anostraca) mainly arises from the important role that this crustacean has achieved in mariculture. However, a recent bibliography (McCourt and Lavens, 1986) contains relatively few references on parasitism involving *Artemia* as intermediate or final host.

The first available references on cestode parasitism in *Artemia* (Heldt, 1926; Young, 1952) described the presence of cysticercoïdes and larvae of cestodes (Hymenolepididae) in wild populations from Tunisia and California, respectively. Mak-

simova (1973, 1974, 1976) and Jarecka (1984) stated the important role of several branchiopods (*Artemia*, *Branchinella*, *Branchinecta*) as intermediate hosts in the propagation of early forms of hymenolepidids until their final hosts, usually water birds like gulls, flamingos, avocets and grebes.

Codreanu and Codreanu-Balcescu (1978) reported wild *Artemia* populations parasitized in the lake Tekirghiol (Rumania), while Gabrion and McDonald (1980) and Gabrion *et al.* (1982) showed the presence of cysticercoïdes from different cestode species parasitizing the brine shrimp at Salin de Giraud, south of Etang du Vaccarès, in the Camargue (France).

During an ecological research program on the *Artemia* populations from La Mata lagoon (Torrevieja, Alicante), the presence of cysticercoids in the hemocoel of wild brine shrimp was observed for the first time in two different salinas of the Spanish Mediterranean shore: La Mata lagoon and Bonmati saltern (Santa Pola, Alicante). Later, this parasitism was found in Cotorrillos saltern (Mar Menor, Murcia) and also reported in a saltern from the southwest Spanish shore at Huelva (Martinez, 1989).

These findings justify the study of their incidence on the autochthonous *Artemia* populations, as well as the influence of the cysticercoids in several aspects of the lifespan of parasitized brine shrimp specimens.

MATERIALS AND METHODS

Our study was concentrated in the Bonmati saltern, because it appeared to have the highest prevalence of infected *Artemia* (parasitism observed 18 times from 29 May 1985 to 23 October 1987 versus only 4 times for the La Mata lagoon and one time for the Cotorrillos saltern). This saltern, exploited following the Mediterranean solar salt way (Amat, 1988), fills an old salt marsh south and southwest of Santa Pola, detached from the sea by a barrier beach (Orti Cabo *et al.* 1984). Sampling was accomplished usually in two ponds (evaporators) connected to the brine circuit lying beside «La Pedrera» pump station, between the national road Alicante-Cartagena (N-332) and the shore line. Because of the diverse brine management types common to this kind of saltworks, it was unusual to find the same salinity and brine shrimp populations in both ponds, even though sometimes brine flowed between them. Samples were taken from the pond holding denser populations. A 300 μm mesh hand net was used to scoop *Artemia* from the bank lying between the ponds, after recording the temperature and salinity.

Living samples were placed in plastic carboys filled with dilute original brine (1/3 to 1/2) in order to assure specimens survival during transfer to the laboratory. Before their examination, samples were sieved through a 0.5-1 mm mesh net in order to discard nauplii and early metanauplii, in which cysticercoids never appeared. The remaining specimens were narcotized with a few drops of chloroformed water (Lochhead and Lochhead, 1941; Amat 1980 a). A first selection was performed in order to separate parasitized from unparasitized shrimp, which allowed quantification of the percentage of infected shrimp (prevalence). A second selection among parasitized brine shrimp removed males and classified females as zygogenetic or parthenogenetic (Amat, 1983;

1985). These females were sized and classified according to their developmental stage (late metanauplii, juveniles and adults) and reproductive level: immature juvenile, active ovulating, full ovisac (oviparous or ovoviviparous offspring) and empty ovisac. Finally the cysticercoids present in every shrimp were counted and localization in the host was identified: head, thorax, ovisac (or penis) and abdomen.

A subsample of parasitized specimens from the 4 December 1986 sample was dissected in order to isolate 53 cysticercoids. They were fixed in 4% formalin for later taxonomic identification according to morphometric criteria (Maksimova, 1974; Gabrion and McDonald, 1980).

RESULTS

All the measurements given here are in micrometres. The cysticercoids show ovoid shape (Fig. 1 and 2A) attaining a length or main axis of 488.20 to 434.20 and a width or minor axis of 314.33 to 281.13. They are provided with a cercomer of a length about 800. The tegument is 13.50 thick, inside of which there is the scolex measuring 329.90 to 316.90 per 255.90 to 243.80, furnished with four oval suckers 163.40 to 152.30 length and 96.90 width. The rostellum sac attains 304.70 to 280.30 per 134 to 121.90 with the retracted rostellum inside, endowed with a circular strong musculature and a crown of 8 hooks measuring 185 to 174.50, curved and sharp in the distal tip about 110 length. All these characters agree

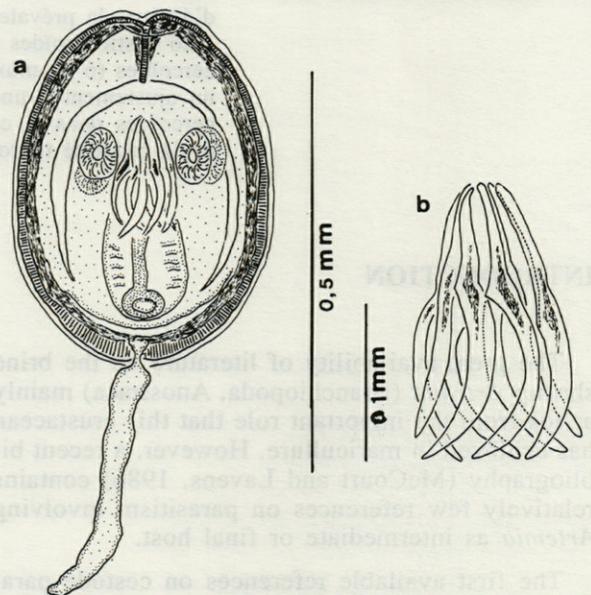


Fig. 1. — *Flamingolepis liguloides* (Gervais 1874) Spasski and Spasskaya 1957. a, cysticercoid; b, arrangement of rostellum hooks.

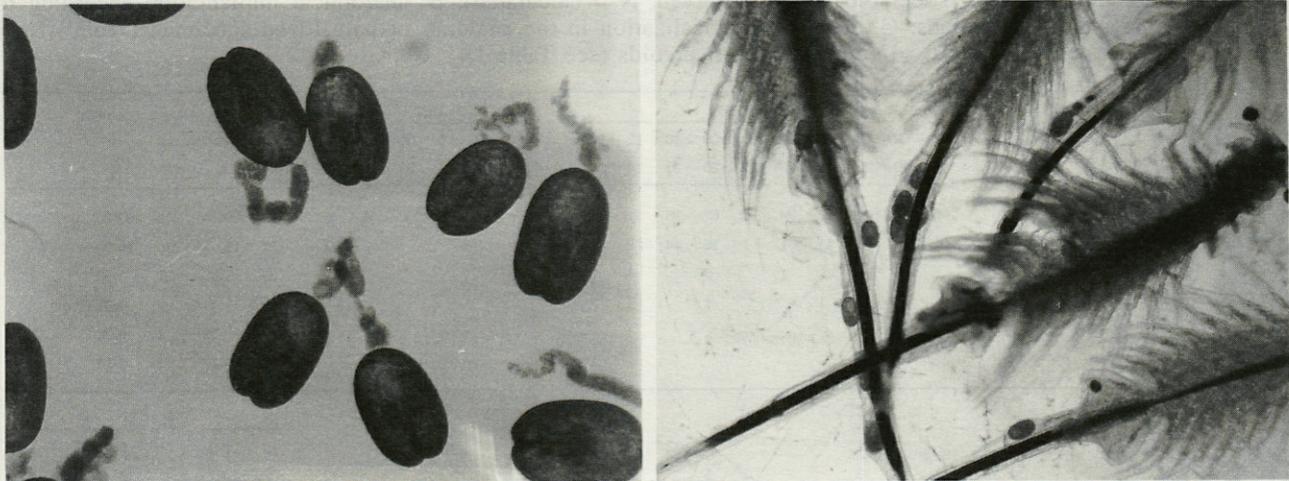


Fig. 2. - A : Cysticercoids appearance after dissection (50 x); B : Parasitized brine shrimp *Artemia* (10 x) displaying diverse cysticercoid implantation intensities.

with *Flamingolepis liguloides* (Gervais, 1874) Spasski and Spasskaya, 1954. Syn : *F. dolguschini* Gvosdev and Maksimova, 1968.

The numerical data obtained after the detailed survey of samples provided clear information on the parasitism prevalence in the brine shrimp populations and an accurate view of the cysticercoids localization inside the brine shrimp anatomy, as well as its biological implications. Therefore they allow us to describe several relationships worthy of discussion.

The data collected during three years are summarized in Table I. The total number of brine shrimp examined on each sampling date (A)

divided into the number of parasitized specimens (B) allow us to calculate the prevalence (C) and to quantify the total number of cysticercoids observed (D). The ratio D/B defines the mean intensity of parasitism (E). From the totals (A) and (C) are to be excluded the data obtained after the 25 June 1985 and 25 June 1986 samples because a certain mortality hindered a suitable evaluation of the relationships explained above; instead, it was possible to select several parasitized specimens worth to provide fitting data about the predominant location of cysticercoids in them. Table I also gives brine temperature and salinity data for each sampling date.

Table I. - Cysticercoids distribution in the different *Artemia* samples studied.

| Sample | 1985 | | | 1986 | | | | | | | | | | 1987 | | | | | | Total |
|------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|-------|------|----------|
| | 05 | 06 | 10 | 01 | 02 | 05 | 06 | 07 | 08 | 09 | 10 | 12 | 12 | 01 | 03 | 05 | 06 | 07 | 10 | |
| Parameters | 29 | 25 | 02 | 16 | 20 | 22 | 25 | 23 | 13 | 25 | 23 | 04 | 04 | 21 | 06 | 21 | 23 | 15 | 23 | |
| (A) | 126 | ? | 327 | 204 | 53 | 300 | ? | 565 | 2000 | 966 | 256 | 86 | 45 | 1353 | 1445 | 1015 | 1860 | 37 | 1366 | 12004(*) |
| (B) | 54 | 65 | 18 | 108 | 16 | 42 | 48 | 26 | 37 | 87 | 42 | 60 | 40 | 5 | 20 | 39 | 20 | 1 | 41 | 769 |
| (C) | 42.8 | ? | 5.5 | 52.9 | 30.2 | 14 | ? | 4.6 | 1.85 | 9 | 16.4 | 69.8 | 88.9 | 0.4 | 1.4 | 3.8 | 1.1 | 2.7 | 3 | 5.46(*) |
| (D) | 63 | 82 | 21 | 146 | 19 | 46 | 62 | 29 | 38 | 112 | 46 | 99 | 81 | 5 | 21 | 39 | 20 | 1 | 42 | 972 |
| (E) | 1.16 | 1.26 | 1.16 | 1.35 | 1.18 | 1.09 | 1.29 | 1.11 | 1.02 | 1.28 | 1.09 | 1.65 | 2.02 | 1 | 1.05 | 1 | 1 | 1 | 1.02 | 1.26 |
| S ‰ | 127 | | 119 | 60 | 132 | 130 | 142 | 102 | 128 | 132 | 92 | 90 | 90 | 105 | 110 | 100 | 196 | 108 | 134 | |
| T °C | 23 | | 26 | 10 | 20 | 22 | 28 | 28 | 34 | 24 | 22 | 18 | 18 | 9.50 | 20 | 24 | 29.50 | 34.80 | 23 | |

(*) Without 06.25.85 and 06.25.86 samples

(N) (R)

(A) : Number of *Artemia* specimens examined per sample
 (B) : Number of *Artemia* specimens bearing parasites
 (C) : Prevalence

(D) : Number of cysticercoids per sample
 (E) : Mean Intensity = (D) / (B)
 (N) : Normal females, (R) : Red females

Table II. - A, Intensity of cysticeroids (M = observed, N = calculated); B, anatomical implantation according to the size of parasitized specimens; C, density and localization in the anatomy of parasitized specimens. Total (B) = Number of specimens. Total (D) = Number of cysticeroids (see Table I).

| Number of cysticeroids | 1985 | | | 1986 | | | | | | | | 1987 | | | | | | TOTAL | | | | | | | | |
|------------------------|------|----|----|------|-----|----|----|----|----|----|-----|------|----|----|----|----|----|-------|----|-----|-------|-------|-------|-----|-----|-----|
| | 05 | 06 | 10 | 01 | 02 | 05 | 06 | 07 | 08 | 09 | 10 | 12 | 12 | 01 | 03 | 05 | 06 | 07 | 10 | (M) | % | (N) | % | | | |
| | 29 | 25 | 02 | 16 | 20 | 22 | 25 | 23 | 13 | 25 | 23 | 04 | 04 | 21 | 06 | 21 | 23 | 15 | 23 | | | | | | | |
| 1 | 47 | 54 | 15 | 75 | 13 | 38 | 36 | 24 | 36 | 67 | 38 | 31 | 16 | 5 | 19 | 39 | 20 | 1 | 40 | 614 | 79.84 | 618 | 80.20 | | | |
| 2 | 6 | 8 | 3 | 28 | 3 | 4 | 11 | 1 | 1 | 16 | 4 | 22 | 12 | 1 | | | | 1 | | 121 | 15.73 | 116 | 15.00 | | | |
| 3 | | 1 | | 5 | | | | 1 | | 3 | | 4 | 9 | | | | | | | 23 | 3.00 | 27 | 3.50 | | | |
| 4 | 1 | 1 | | | | | 1 | | | 1 | | 3 | 2 | | | | | | | 9 | 1.17 | 7 | 0.91 | | | |
| 5 | | 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 0.13 | 2 | 0.26 | | | |
| 6 | | | | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | 1 | 0.13 | 1 | 0.13 | | | |
| IIA | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Artemia size | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 4 - 5 mm | | | | | | 1 | | | | 2 | 2 | | | 3 | | | | | 4 | 12 | 1.55 | - | 9 | 2 | 1 | |
| 5 - 6 | 2 | | | | | 3 | | | 1 | 6 | | 2 | | 1 | | | | | 7 | 22 | 2.87 | - | 16 | 2 | 4 | |
| 6 - 7 | 6 | | 2 | | | | | | 6 | 4 | 4 | 1 | | | 1 | 5 | | | 11 | 40 | 5.22 | - | 27 | 5 | 8 | |
| 7 - 8 | 8 | | 1 | | 3 | 4 | | | 1 | 4 | 6 | 7 | 1 | | 1 | 10 | 1 | | 9 | 56 | 7.31 | - | 30 | 6 | 20 | |
| 8 - 9 | 6 | 6 | 5 | | 2 | 1 | 8 | | 3 | 3 | 10 | 9 | 11 | | 10 | 12 | 1 | | 1 | 88 | 11.50 | 6 | 37 | 11 | 34 | |
| 9 - 10 | 6 | 7 | 2 | | 3 | 7 | 7 | 2 | 5 | 5 | 19 | 11 | 30 | 14 | 1 | 5 | 2 | 8 | 1 | 4 | 139 | 18.15 | 3 | 43 | 14 | 79 |
| 10 - 11 | 7 | 18 | 6 | | 22 | 3 | 12 | 3 | 3 | 3 | 23 | 4 | 12 | 6 | | 3 | 2 | 8 | 4 | 139 | 18.15 | 4 | 33 | 10 | 92 | |
| 11 - 12 | 5 | 22 | 2 | | 57 | | 5 | 9 | 1 | 10 | 15 | 5 | 2 | 9 | | 4 | 2 | 1 | 1 | 149 | 19.45 | 4 | 29 | 4 | 112 | |
| 12 - 13 | 10 | 7 | | | 18 | 1 | 1 | 31 | | 1 | 2 | | 10 | | 4 | | | | 4 | 85 | 11.10 | - | 17 | 3 | 65 | |
| 13 - 14 | 2 | 4 | | | 6 | | 1 | 3 | 4 | 4 | | | 1 | 1 | | | | | | 26 | 3.13 | - | 6 | 1 | 19 | |
| 14 - 15 | 1 | 1 | | | | 1 | | | | 6 | | | | | | | | | | 9 | 1.05 | - | - | 1 | 8 | |
| 15 - 16 | | | | | | | | | | 2 | | | | | | | | | | 2 | 0.26 | - | 1 | - | 1 | |
| 16 - 17 | 1 | | | | | | | | | 1 | | | | | | | | | | 2 | 0.26 | - | - | 2 | - | |
| Total (B) | 54 | 65 | 18 | | 108 | 16 | 42 | 48 | 26 | 37 | 87 | 42 | 60 | 40 | 5 | 20 | 39 | 20 | 1 | 41 | 769 | 100 | 17 | 248 | 61 | 443 |
| IIB | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| HEAD | 2 | 1 | 1 | | 2 | | | 2 | 1 | 1 | 6 | 1 | 2 | 1 | | 1 | | | 1 | 22 | 2.26 | | | | | |
| THORAX | 31 | 21 | 10 | | 26 | 17 | 20 | 16 | 10 | 8 | 27 | 23 | 13 | 14 | | 1 | 15 | 9 | 5 | 1 | 25 | 292 | 30.05 | | | |
| OVISAC | 10 | 16 | 1 | | 2 | 2 | 3 | | 3 | 4 | 4 | 6 | 13 | 3 | | 2 | 2 | 1 | | 7 | 79 | 8.12 | | | | |
| ABDOMEN | 20 | 44 | 9 | | 116 | | 23 | 44 | 15 | 25 | 75 | 16 | 71 | 63 | | 2 | 3 | 29 | 15 | 9 | 579 | 59.57 | | | | |
| Total (D) | 63 | 82 | 21 | | 146 | 19 | 46 | 62 | 29 | 38 | 112 | 46 | 99 | 81 | 5 | 21 | 39 | 20 | 1 | 42 | | | | | | |
| IIC | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

The intensity of cysticeroids per parasitized specimen (Table IIA) indicates that its highest value is for the presence of only one cysticeroid, with a spectacular drop for intensities about 5-6 cysticeroids per specimen. These data are best fit to a negative binomial distribution with the equation :

$$P(x) = 1 + \frac{\mu^{-k}}{k} \frac{(k+x+1)!}{x!(k-1)!} \frac{\mu^x}{\mu+k}$$

where k = distribution parameter and P (x) = probability for the existence of x specimens in a simple unity (Elliot, 1983). Once the parameters are computed, the results of the theoretical distribution are calculated by means of :

$$\hat{k} = -\frac{\bar{x}^2}{S^2 - \bar{x}^2} = 0.1717$$

$$\hat{\mu} = \bar{x} = 0.081$$

for \bar{x} = sample mean and S^2 = sample variance. The values calculated can be checked with those observed (Table II A). Location of cysticeroids

in the parasitized *Artemia* specimens was primarily in the abdomen (60%) and thorax (30%), with much smaller percentages observed in the ovisac (8%) and head (2%) (Table II C and Fig. 3).

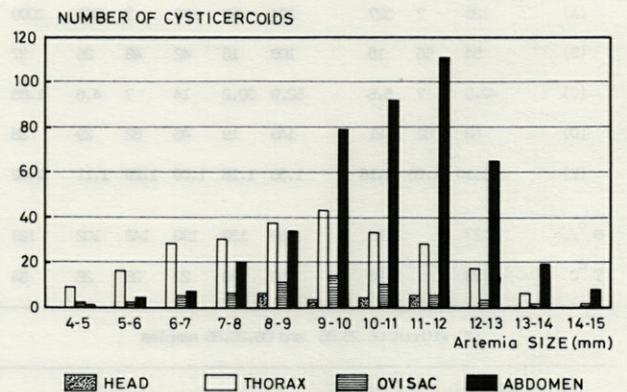


Fig. 3. - Quantitative distribution and location of cysticeroids, according to size to the parasitized *Artemia* specimens.

Table III. – Effect of cysticercoids presence on the reproductive capacity of *Artemia* specimens.

| | 1985 | | | 1986 | | | | | | | | 1987 | | | | | | | № | % | |
|--------------|------|----|----|------|----|----|----|----|----|----|----|------|----|----|----|----|----|----|-----|-------|-------|
| | 05 | 06 | 10 | 01 | 02 | 05 | 06 | 07 | 08 | 09 | 10 | 12 | 12 | 01 | 03 | 05 | 06 | 07 | | | 10 |
| | 29 | 25 | 02 | 16 | 20 | 22 | 25 | 23 | 13 | 25 | 23 | 04 | 04 | 21 | 06 | 21 | 23 | 15 | 23 | | |
| IMMATURE | 31 | 21 | 18 | | 13 | 18 | | 12 | 17 | 54 | 33 | 31 | 22 | 4 | 14 | 29 | 12 | | 31 | 359 | 47.30 |
| OVULATING | 3 | | | 4 | | | | | | | | 1 | | | | | | | | 8 | 1 |
| OVATE | 1 | 3 | | 78 | 3 | | | | 2 | 3 | 4 | 14 | | 2 | 1 | | | 1 | 1 | 113 | 15 |
| EMPTY UTERUS | 19 | 41 | | 26 | | 20 | 48 | 14 | 18 | 30 | 4 | 15 | 18 | | 9 | 8 | | 9 | 280 | 36.70 | |

3 ♂♂

4 ♂♂

The majority of specimens containing cysticercoids were in the 9-12 mm size range (56%) with lesser intensities in the 4-9 mm range and 12-17 mm range (Table II B). Cysticercoids were predominant in the thoraxes of specimens in the 4-9 mm range, but were predominant in the abdomen of specimens larger than 9 mm (Fig. 3) About 84% of the parasitized shrimps were either immature or had an empty ovisac (Table III). The immaturity was not a question of early age or development, given that the immature parasitized specimens achieved bigger sizes than those not parasitized displaying normal breeding activity.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Most samples showed parasitized shrimps displaying noteworthy characteristics compared to unparasitized ones: reddish colour, bigger size, weak ovarian activity, scarce oocytes in the ovaries as well as embryos or cysts in the ovisac, reduced offspring, etc. Usually red parasitized shrimps did not display reproductive vigor after attaining sizes in which unparasitized ones achieved full broad pouch. The biggest parasitized red females usually displayed a broad but empty ovisac. This circumstance alerted us to pay special attention to the two appearances among parasitized specimens, normal (N) and red (R), and they will be subject of different results and arguments in this research.

It should be noted that during this research period there were occasions in which *Artemia* populations were absent from the sampled ponds, while sometimes, with dense populations present, there were no infected specimens at all. These situations are not displayed in the reported data.

The prevalence value for parasitized specimens, 5.46%, was slightly higher than the 4.25% found by Gabrion *et al.* (1982) for *F. liguloides* and *Artemia* from La Camargue (France), but lower than 6.10% determined by Maksimova (1973) in the

lake Tengiz (URSS). The latter author reported different values, about 0.033% until 10-12%, according to sampling places, changeable presence and density of water birds (feeding areas, nesting areas) or different species of cestode, etc, always in *Artemia*, so the diverse prevalence values in the various studies are probably not significantly different.

The mean intensity achieved here was 1.26 cysticercoids per *Artemia*, with a maximum of 6 once only. Gabrion *et al.* (1982) found similar values, a mean of 1.20 and also a maximum of 8 once. Maksimova (1973) reported intensities between 1 and 4. Gabrion *et al.* (1982) suspected that brine shrimps bearing 5 or more cysticercoids could be committed to high mortality. This is possible, but our preliminary results, arising from living wild populations kept in the laboratory, do not show mortalities specially bound to cysticercoids presence, regardless of their density (Amat *et al.*, in press).

A turnover phenomenon among populations of different *Artemia* strains, common in all the Mediterranean salterns in which there is not an exclusive brine shrimp species or strain (Amat, 1981, 1983, 1985) was also evident in this saltern. The surveyed samples showed the presence of diploid zygogenetical populations, as well as diploid and tetraploid parthenogenetical ones (Amat, 1980 a, 1980 b, 1985). Perhaps this fact could mask any kind of cyclic cysticercoid emergence related to the different number of *Artemia* generations developed along the year (Gabrion *et al.*, 1982). The population turnover among different brine shrimp strains happens as an answer to changing climatic factors, mainly the temperature. Although it is sometimes possible to find pure populations for any one of those strains, wide overlapping periods among them are common. Concurrent zygogenetical and parthenogenetical diploid populations are present during the early months of the year (males reported in 22 June 1986 and 6 March 1987 samples) and parthenogenetic diploid and tetraploid during summer and autumn.

High prevalences and mean intensities found in 16 January 1986 and 4 December 1986 samples deserve special attention mainly because they arise from periods in which salinities and temperatures were lower than usual. More data will be required to determine whether low temperature and salinity increase the incidence of parasitism, either directly or through a relationship with the cestode life cycle.

The plentiful parasitosis which appeared in the 4 December 1986 sample provided a large availability of both normal (N) and red (R) *Artemia* specimens. Parasitism prevalence was 69.80% and 88.90% for (N) and (R), respectively, the highest mean intensities here reported, even significantly higher for red specimens (2.02) than normal ones (1.65).

The means of introduction of the cestode egg from the aquatic medium to the brine shrimp is not known. If entrance is via the alimentary tract, then the egg is probably not bigger than 50-60 μm , the maximum particle size that *Artemia* telopodites can filter properly.

There is also a lack of information on any special ability period for the egg entrance and implanting according to the crustacean metamorphic growth. From data in Table II B it is possible to see that cysticercoids were not found in *Artemia* specimens smaller than 4-5 mm size, when they pass the metanaupliar stage to become juvenile. Sizes endowed with higher parasitism intensity lay between 8 and 12 mm, namely 67% of observed parasitized specimens. Wild *Artemia* populations usually living in strong brines seldom provide individuals bigger than 13 mm total length, except for the tetraploid parthenogenetical strain. Mueller (1963) and Pearre (1976) showed that the presence of parasitism is related to an increase in the observed average size of individuals in the population.

Once inside the brine shrimp body, the cestode egg can settle in any of several anatomical areas, with densities about 30% in the thorax, specially in the base of the phyllopod, and 59% in the abdominal segments, commonly between the 4th and 6th. We suspect that the change in predominant location of cysticercoids with increasing size of brine shrimp is related to different rates of development of different anatomical areas. Metanauplii and juveniles achieve more thoracic development (specially the thoracopods or limbs, essential for food filtering, respiration and motion) earlier than the abdomen, which becomes more conspicuous in favor of reproductive activity later (testis and ovaries development). Cysticercoid implantation is more often in several thoracic areas of the shrimp anatomy until sizes are about 8-9 mm. From then on (Fig. 3) higher densities are found in the abdomen.

The presence of parasites can produce severe changes in the reproductive capabilities, including total inhibition of their intermediate or final host (Maema, 1986; Pearre, 1976). The parasite can settle in the host gonad itself inducing severe atrophy (Baudoin, 1975). Sometimes it can disturb normal gonadal activity through the emission of substances toxic or alien for the host, or by means of anomalies caused in the host hormonal systems (Hurd and Arma, 1987) that can induce sex changes, hermaphroditism, or the reproduction of the parasite's offspring instead of the host's (Van Duijn, 1973; Nappi, 1973; Noble and Noble 1982; Post, 1983).

There is no explanation available as yet for the unusual event arising from the 16 January 1986 sample in which 72% of the parasitized females displayed normal aspect and breeding activity. Perhaps this could be linked to the parasite biological cycle through a great abundance of parasite eggs in the brines, promoting a strong infection pressure in the *Artemia* population. Another explanation could be a specificity for parasitism on one of the *Artemia* strains present in this saltern along the year, e.g. the diploid parthenogenetic one, the most common.

Finally, it is possible to venture an explanation according to the behavior of the final host, which is unknown but is most likely one of the water bird species living there (Charadriiformes, Anseriformes, Lariformes) that feed largely on *Artemia*. It is widely demonstrated that intermediate hosts can develop abnormal or exciting behaviour, and shape or colour (Margalef, 1974; Moore, 1983, 1984; Helluy, 1983, 1984; Brown and Thompson, 1986), in order to attract the attention and the attainment of the suitable target host, a critical step in the life-cycle of parasites. These mechanisms (favorisation) increase the chances of being recruited by potential hosts for the infectious stages (Combes, 1980). Most samples surveyed here contained a lot of parasitized *Artemia* females displaying red colour. A close observation of these red parasitized shrimps showed a lot of minute refringent droplets spread inside the whole body, specially in the thoracopods. The droplets (presumably of lipidic nature, Goodwin, 1960) arrangement excludes an hemoglobin coloration origin, as is usual in *Artemia* hemolymph, mainly when living in strong brines with low oxygen content. This red colour makes brine shrimp very conspicuous in or near the brine surface. This behaviour could be helpful to the fulfillment of the parasite life-cycle. That sample displaying a great number of parasitized *Artemia* females endowed with normal shape and colour could be the consequence of a strong predatory pressure of birds on previously existing red specimens.

We have described here the prevalences and intensities of *F. liguloides* parasitism on brine

shrimp in one saltern. Further research is necessary to document physiological, biochemical and behavioral changes in parasitized individuals, to determine whether parasitism differentially affects different *Artemia* strains in this salina, and to elucidate the life cycle of the parasite and *Artemia*'s role in it.

ACKNOWLEDGEMENTS: We are grateful to M. Nieves Sanz for her help in the laboratory work; to Dr. F. Hontoria and to Dr. J.C. Navarro for their help in the field; to Dr. D. Bengtson, Dr. R. Margalef and Dr. C. Gabrion for critical reading of the manuscript. This study was supported by CAICYT 83/002 grant.

REFERENCES

- AMAT F., 1980 a. Differentiation in *Artemia* strains from Spain. In: The brine shrimp *Artemia*. vol. 1. Morphology, Genetics, Radiobiology, Toxicology. G. Persoone, P. Sorgeloos, O. Roels and E. Jaspers (Eds). Universa Press, Wetteren, Belgium, 19-39.
- AMAT F., 1980 b. Diferenciacion y distribucion de las poblaciones de *Artemia* en Espana. I. Analisis morfologico. Estudios alométricos referidos al crecimiento y a la forma. *Inv. Pesq.* **44**: 217-240.
- AMAT F., 1981. Zygogenetical and parthenogenetical *Artemia* in the Cadiz sea salterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **13**: 291-293.
- AMAT F., 1983. Diferenciacion y distribution de las poblaciones de *Artemia* en Espana. VI. Biogeografia. *Inv. pesq.* **47**: 231-240.
- AMAT F., 1985. Biologia de *Artemia*. Inf. Téc. Inst. *Inv. Pesq.* **126-127**: 59 p.
- AMAT F., 1988. Salterns in Spain. Their prospects for aquaculture. Atti del Convegno Internazionale «Conversione delle saline in acquaculture» Trapani (Italia), 9-11 Maggio: 195-210.
- AMAT F., A. GOZALBO, J.C. NAVARRO, F. HONTORIA, I. VARO, 1990. Some aspects of *Artemia* biology affected by cestode parasitism. *Hydrobiologia* (in press).
- BAUDOIN M., 1975. Host castration as a parasitic strategy. *Evolution* **29**: 335-352.
- BROWN A.F. and D.B.A. THOMPSON, 1986. Parasite manipulation of host behaviour: acanthocephalans and shrimps in the laboratory. *J. Biol. Education* **20**: 121-127.
- CODREANU R. and D. CODREANU-BALCESCU, 1978. The occurrence in *Artemia salina* L. (Crustacea, Anostraca) from Rumania of a peculiar cysticercoid larva belonging to avian hymenolepididae (Cestoda). Proc. IVth Int. Cong. Parasit. Warszawa. section B. 39 p.
- COMBES C., 1980. Les mécanismes de recrutement chez les métazoaires parasites et leur interprétation en termes de stratégies démographiques. *Vie Milieu* **30**: 55-63.
- ELLIOT J.M., 1983. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *Fresh-water Biol. Assoc. Scient. Publ.* n°25.
- GABRION C. and G. MacDONALD, 1980. *Artemia* sp. (Crustacea, Anostraca) hôte intermédiaire d'*Eurycestus avoceti* Clark, 1954 (Cestode, Cyclophyllide). *Ann. Parasitol. Hum. Comp.* **55**: 327-331.
- GABRION C., G. MacDONALD and V. BOY, 1982. Dynamique des populations larvaires du cestode *Flamingolepis liguloides* dans une population d'*Artemia* en Camargue. *Acta Oecologica. Oecol. Gener.* **3**: 273-293.
- GOODWIN T.W., 1960. Biochemistry of pigments. In: the physiology of Crustacea. vol. I. Metabolism and Growth. T.H. Waterman (Ed.) Academic Press, 101-135.
- HELDT H., 1926. Sur la présence d'un cysticercoides chez *Artemia salina* L. *Bull. Sta. oceanogr. Salammbô*: 3-8.
- HELLUY S., 1983. Relations hôtes-parasite du Trématode *Microphallus papillorobustus* (Rankin, 1940). II. Modifications du comportement des *Gammarus* hôtes intermédiaires et localisation des métacercaires. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.* **58**: 1-17.
- HELLUY S., 1984. Relations hôtes-parasite du Trématode *Microphallus papillorobustus* (Rankin, 1940). III. Facteurs impliqués dans les modifications du comportement des *Gammarus* hôtes intermédiaires et tests de prédation. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.* **59**: 41-56.
- HURD H. and C. ARMA, 1987. *Hymenolepis diminuta*: effect of infection upon the patency of the follicular epithelium in the intermediate host *Tenebrio molitor*. *J. Invert. Pathol.* **49**: 227-234.
- JARECKA L., 1984. Development of *Hymenolepis arctowski* Jarecka et Ostas, 1984 (Cestoda, Hymenolepididae) in the intermediate host *Branchinecta gaini* Daday (Branchiopoda) of the Antarctic. *Acta Parasitol. Pol.* **29**: 337-342.
- LOCHHEAD J.H. and M.S. LOCHHEAD, 1941. Studies on the blood and related tissues in *Artemia* (Crustacea, Anostraca). *J. Morph.* **68**: 593-632.
- MAEMA M., 1986. Experimental infection of *Tribolium confusum* (Coleoptera) by *Hymenolepis diminuta* (Cestoda): host fecundity during infection. *Parasitology* **92**: 405-412.
- MAKSIMOVA A.P., 1973. Branchiopoda as the intermediate hosts of Hymenolepididae. Materials Internat. Conf. Hymenolepididae. Materials Internat. Conf. Hymenolepididae, Warszawa 14-16 Sept. 1973: 82-85.
- MAKSIMOVA A.P., 1974. Branchiopods (Branchiopoda, Anostraca), intermediate hosts of cestodes Fam. Hymenolepididae. *Parazitologiya* **7**: 349-352.
- MAKSIMOVA A.P., 1976. A new cestode, *Fimbriarioides tadornae* sp. n. from *Tadorna tadorna* and its development in the intermediate host. *Parazitologiya* **10**: 16-24.
- MARGALEF R., 1974. Ecologia. Edit. Omega. Barcelona (Spain). 951 p.
- MARTINEZ A., 1989. Manejo de los elementos biológicos de una salina enfocados a la producción de *Ar-*

- temia y a la mejor calidad de la sal. Tesis, Univ. Sevilla. 355 p.
- McCOURT R.P. & P. LAVENS, 1985. The brine shrimp *Artemia* bibliography. D. Versichele, P. Lavens and P. Sorgeloos (Eds). *Artemia* Reference Center, 416 p.
- MOORE J., 1983. Parasitos que cambian el comportamiento de su patron. *Inves. Cie.* **94**: 58-65.
- MOORE J., 1984. Altered behavioral responses in intermediate hosts. An acanthocephalan parasite strategy. *Am. Nat.* **123**: 572-577.
- MUELLER J.F., 1963. Parasite induced weight gain in mice. In: some biochemical and immunological aspects of host-parasite relationships (Ed. T.C. Chang). *Ann. N.Y. Acad. Sci.*: 217-233.
- NAPPI A.J., 1973. Effects of parasitization by the nematode *Heterotylenchus autumnalis* on mating and oviposition in the host *Musca autumnalis*. *J. Parasitol.* **59**: 963-969.
- NOBLE E.R. and G.A. NOBLE, 1982. Parasitology: the biology of marine parasites. Lea and Febiger, 5th Ed., Philadelphia, USA. 522 p.
- ORTI CABO F., J. PUEYO, G. TRUC, 1984. Las salinas maritimas de Santa Pola (Alicante, Espana). Breve introduccion al estudio de un medio natural controlado de sedimentacion evaporitica somera. *Rev. Inv. Geol.* **38/39**: 9-29.
- PEARRE S., Jr., 1976. Gigantism and partial parasitic castration of chaetognata infected larval trematodes. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **56**: 503-513.
- POST G.W., 1983. Textbook of Fish Health. TFH Publications. Inc. Ltd. Hong Kong, 256 p.
- VAN DUIJN C., 1973. Diseases of Fishes. 3rd Edition, Iliffe Books, London, 372 p.
- YOUNG R.T., 1952. The larva of *Hymenolepis californicus* in the brine shrimp (*Artemia salina*). *J. Wash. Acad. Sci.* **42**: 385-388.
- Reçu le 16 août 1990; received August 16, 1990
 Accepté le 25 octobre 1990; accepted October 25, 1990

PYCNOCLAVELLA TAUREANENSIS N.SP. (ASCIDIACEA) FROM THE MEDITERRANEAN SEA

R. BRUNETTI

*Department of Biology, University of Padua, Via Loredan 10,
35131 Padova, Italy*

ASCIDIACEA
MEDITERRANEAN

ABSTRACT – *Pycnoclavella taureanensis* n.sp. from the Mediterranean Sea is described, figured and compared with the other species of the same genus.

ASCIDIES
MÉDITERRANÉE

RÉSUMÉ – *Pycnoclavella taureanensis* n.sp. de la Mer Méditerranée est décrit, figuré et comparé aux autres espèces du genre.

INTRODUCTION

At the present state of our knowledge the genus *Pycnoclavella* Garstang, 1891 presents only four described species (Table 1). The general shape of the zooid is similar to that of *Clavelina* but the genus is clearly defined by the type of asexual reproduction which occurs by abdominal constriction (Trason, 1963), the modality of incubation (in the oviduct) and the morphology of the larva (which does not possess the anterior process and otolith).

In the present paper a new species is described from material collected at Palmi (about 30 km north of Reggio Calabria) in the south Tyrrhenian Sea and at Banyuls-sur-Mer (the latter material was kindly provided by F. Lafargue).

DESCRIPTION OF THE SPECIES

Pycnoclavella taureanensis n. sp. (Plates I and II)

Table I. Comparison within *Pycnoclavella* species.

| | <i>P. aurilucens</i> Garstang, 1891 English Channel | <i>P. diminuta</i> (Kott, 1957) Australia | <i>P. minuta</i> Millar, 1953 Gold Coast | <i>P. stanleyi</i> Berrill & Abbott, 1949 California | <i>P. taureanensis</i> n. sp. Mediterranean |
|---|---|---|--|--|---|
| Zooid length (mm) | 5-6 | 10-20 | 4 | 10-20 | 8-11 |
| Thorax length fraction of zooid length | 1/4 | 1/4 | 1/6 | 1/4-1/6 | 1/4 |
| n. of rows of stigmata | 7-9 | 3 | 4 | up to 7 | up to 7 |
| Ciliated groove | circular | transverse slit | ? | circular | transverse slit |
| Tentacle arrangement | ? | in 3 rows | on a narrow space | in 3 rows | on a wide space |
| Stomach shape | squared | ovoid-rectangular | squared | globular | ovoid-rectangular |
| Stomach surface | 4-plicated | smooth-plicated | incomplete plications | smooth | 4-plicated |
| Post-stomach | present | ? | present | absent | present |
| Mid-intestine | vertical | ? | curved | curved | curved |
| Larva: n. of papillae | 3 | 3 | 2 | 3 | 3 |
| n. of ampullae | absent | ? | 8 | 16 | ≅ 14 |

Pycnoclavella aurilucens : Pérès, 1953

? *Clavelina nana* : Monniot, 1970

Examined materials

Palmi, on vertical rocks about 5-10 meters in depth. Several colonies (holotype) of the 12.V. 1980.

Banyuls-sur-Mer, on *Microcosmus* sp., 11.I.1988

Holotype : deposited in author's collection at the Department of Biology (University of Padua).

Derivatio nominis : from *Taureana*, ancient latin name of Palmi.

Colonies : Each zooid enclosed in separate test, joined basally by common test. The external layer of the test is firm, wrinkled, opaque, sand-encrusted and with epibionts, except for the soft, fragile, transparent terminal portion accomodating the thorax and the first part of the abdomen, which amounts to about 1/3 of the total length of the zooid.

In living specimens (Plate 2) the thoraxes are greenish-yellow or white. The zooids are very contractile and it is very difficult to have expanded animals.

Zooids : they are altogether 8-11 mm long, with the branchial sac being 2-3 mm long.

Branchial sac : both smooth-edged syphons are terminal at a short distance apart. Simple tentacles of several sizes are distributed on the posterior 2/3 of the syphon and are limited anteriorly by a ring of small atrial tentacles.

Dorsal tubercle near the globular neural complex. Ciliated groove as a simple transverse slit.

Five rows of stigmata, the first and the last dorsally divided in two : so there are 5 rows at the endostylar level and 7 at the dorsal one.

Muscles : about 30 large bands longitudinally arranged all around the thorax from the endostyle, peripharyngeal ring and intersyphonal line passing down into the abdomen where they divide into a large number of fibres. These fibres descend in parallel to the posterior end of the zooid, forming a resistant and opaque sheath which is responsible for the strong contraction of the animals when disturbed. It is interesting to note that also after several years of fixation with formol (5% in sea water) these fibres remain elastic.

Gut : oesophagus very long, stomach ovoid to square with four longitudinal folds. Post-stomach conical and vertical. Mid-intestine curved, followed by the ascending limb. Anal opening at the base of thorax.

Gonads : on the left side of the intestinal loop : one-three eggs with few testicular follicles.

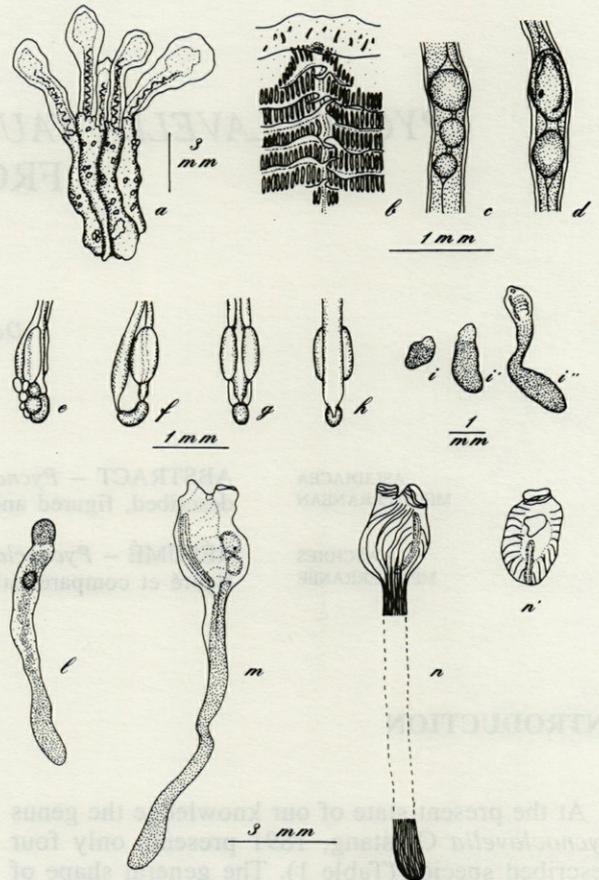


Plate I. *Pycnoclavella taureanensis* n. sp. a : colony; b : branchial sac; c and d : abdomens with eggs and embryos in the oviduct; e : intestinal loop with gonads; f, g, h : left, dorsal and ventral site respectively of the intestinal loop; i, i', i'' : developing zooids; l : regressing zooid, the apical body consists of fecal material, the dark body is an egg; m : zooid from Banyuls material with embryo and larva in the peribranchial chamber; n : muscle arrangement; n' : the same zooid seen from above.

Larvae : in the material collected at Palmi in mid-May developing embryos (two-three) were present in the oviduct. Mature tadpoles present three papillae, two dorsally and one ventrally, of the deeply invaginated type described by Trason (1963) in the larva of *P. stanleyi*, and about 14 ampullae. The larval body, including test, is about 0.7 mm long.

Ecology. In the material from Banyuls, collected in January, no embryos were found in the oviduct but in one zooid a mature tadpole and an egg were present in the peribranchial chamber. They were probably bloched there by the winter temperature and represent the last product of the end of the reproductive season.

Some regressing zooids were also found (Plate 1, 1).

Moreover in the colonies from Banyuls new developing zooids were more abundant than in the

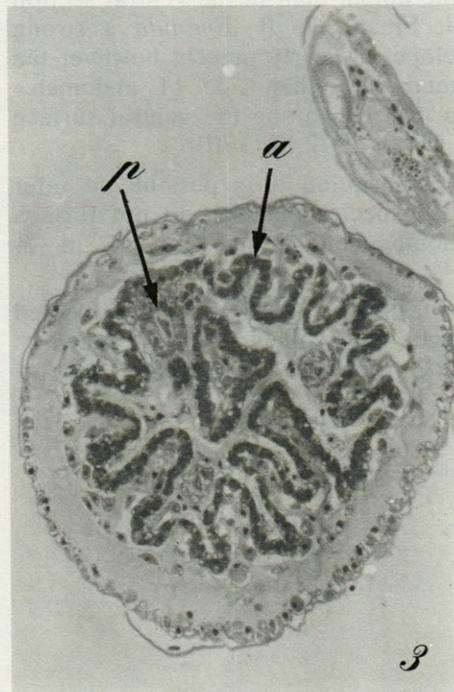
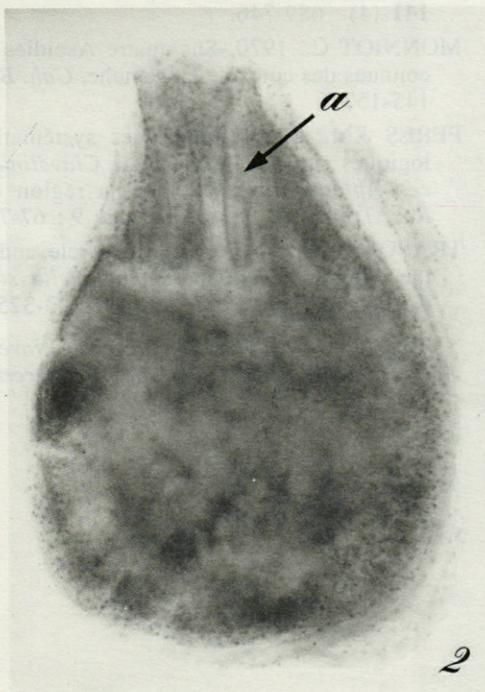


Plate II. *Pycnoclavella taureanensis* n. sp. 1 : living colony; 2 : tadpole; 3 : anterior transverse section of the same. a : ampulla; p : papilla.

material collected at Palmi in May. This could be an indication of an alternation between sexual and asexual reproduction.

DISCUSSION

The present species clearly differs from others of the genus (Table 1). In particular it differs from *P. aurilucens* in the shape of the ciliated groove, in the position of the mid-intestine and overall for the presence of ampullae in the larva.

Other differences of minor systematic relevance (because they could be due to environmental factors) are the distribution of pigmented cells which, in *P. taureanensis*, are not addensed in bands.

The strong muscular envelope of the present species is probably also a distinctive characteristic. In the description of *P. minuta* no mention of muscles was made (Millar, 1953) and this probably indicates that they are not well developed in this species. Similar considerations may be made on *P. stanleyi* and *P. aurilucens* for which Berrill (1947, 1950) and Berrill & Abbott (1949) only refer the presence of longitudinal muscles. In the latter species Garstang (1891, p. 55) notes that «longitudinal muscle-bundles are somewhat more numerous in the dorsal than in the ventral section of the body». Finally in *P. diminuta* a strong muscular envelope is clearly present however the muscles «extend on either side of abdomen» (Kott, 1957, p. 89) or «along the ventral surface of abdomen» (Kott, 1972, p. 170).

From these description it is possible to infer that in all these species muscles do not form a dense and homogeneous envelope as in *P. taureanensis*.

ACKNOWLEDGEMENTS – We are deeply indebted to Dr. F. Lafargue who collected and provided us with the material from Banyuls. Research support-

ted by grant n. 8500823.04 of the Italian CNR, "Biologia Naturalistica" Group.

REFERENCES

- BERRILL N.J., 1947. The structure, tadpole and budding of the Ascidian *Pycnoclavella aurilucens* Garstang. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **27** (1): 245-251.
- BERRILL N.J., 1950. The Tunicata with an account of the British species. Ray Society, London, 354 p.
- BERRILL N.J. & D.P. ABBOTT, 1949. The structure of the Ascidian *Pycnoclavella stanleyi* n. sp., and the nature of its tadpole larva. *Canad. J. Research.* **27**: 43-49.
- GARSTANG M.A.W., 1891. Report on the Tunicata of Plymouth. *J. Mar. Biol. Ass.* **II**: 47-67.
- KOTT P., 1957. The ascidians of Australia. II. *Aplousobranchiata* Lahille: *Clavelinidae* Forbes & Hanly and *Polyclinidae* Verrill. *Aust. J. mar. Freshw. Res.* **8**: 64-110.
- KOTT P., 1972. The ascidians of South Australia. II. Eastern sector of the Great Australian Bight and Investigator Strait. *Trans. R. Soc. S. Aust.* **96**: 165-196.
- MILLAR R.H., 1953. On a collection of Ascidians from the Gold Coast. *Proc. Zool. Soc. Lond.* **123** (2): 277-325.
- MILLAR R.H., 1963. Australian Ascidians in the British Museum (Natural History). *Proc. Zool. Soc. Lond.* **141** (4): 689-746.
- MONNIOT C., 1970. Sur quatre Ascidiées rares ou mal connues des côtes de la Manche. *Cah. Biol. Mar.* **11**: 145-152.
- PERES J.M., 1953. Remarques systématiques et biologiques sur deux espèces de *Clavelinidae* (*Ascidia-acea Aplousobranchiata*) de la région de Marseille. *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume* **9**: 67-72.
- TRASON W.B., 1963. The life cycle and affinities of the colonial Ascidian *Pycnoclavella stanleyi*. *Univ. California Publ. Zool.* **65** (4): 283-325.

Reçu le 7 novembre 1988; received November 7, 1988
 Accepté le 13 décembre 1988; accepted December 13, 1988

STUDIES ON THE BIOCHEMICAL VARIABILITY OF TWO NATURAL CRAYFISH POPULATIONS IN THE INTERMOLT STAGE

A. ZEKHNINI, C. DESVILETTES, C. CHAISEMARTIN

Université de Limoges, Faculté des Sciences, Laboratoire de biologie des populations, Hydrobiologie,
87060 Limoges cédex, France

ASTACIDAE
ÉCREVISSSES
AUSTROPOTAMOBIOUS PALLIPES
PACIFASTACUS LENIUSCULUS
STADE C4 D'INTERMUE
COMPOSITION BIOCHIMIQUE

RÉSUMÉ – La composition en lipides, glucides, et protéines au stade physiologique d'équilibre de l'intermue chez les deux espèces d'Ecrevisses sauvages, *A. pallipes* et *P. leniusculus*, occupant le même biotope, diffèrent significativement. Les lipides totaux révèlent des phospholipides et triglycérides en très grandes quantités par rapport aux acides gras libres et au cholestérol. Des différences dans le sexe et l'espèce sont notées dans la teneur en lipides, glucides, protéines et les différents composants lipidiques. La teneur en lipides, glucides, et protéines au stade C4 d'intermue, chez les deux espèces d'Ecrevisses, connaît des variations significatives avec la taille.

ASTACIDAE
CRAYFISHES
AUSTROPOTAMOBIOUS PALLIPES
PACIFASTACUS LENIUSCULUS
C4 STAGE OF INTERMOLT
BIOCHEMICAL COMPOSITION

ABSTRACT – In two crayfish species, *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet, 1858) and *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852), living in the same biotope, the lipid, protein and carbohydrate composition was significantly different at the physiological balance stage of intermolt. Total lipids contained high rates of phospholipids and triglycerids in comparison with sterols and esterified sterols. Sex and species differences in lipid, protein and carbohydrate rates and in the different lipid components are observed. Lipids, proteins and carbohydrates in the «C4» stage of intermolt, in both species, showed significant variations with size.

INTRODUCTION

The recent focus on crayfish studies can easily be explained by new possibilities of crustacean farming, and also by restricted distribution of wild species in Europe.

If metabolism of biochemical components in *Decapoda* has been thoroughly studied (O'Connor and Gilbert, 1968; C. Chaisemartin, 1971, 1984) some questions are still unsolved.

In the Astacidae, the molt cycle (Chaisemartin, 1967), season and starvation (Chaisemartin, 1974) influence the metabolism of calcium, lipids and carbohydrates.

Therefore, we tried to compare the main metabolic components between *Austropotamobius pallipes* and *Pacifastacus leniusculus* at the physiological balance stage of intermolt. We also tried to analyse the change in components according to the size of crayfish.

STUDIED STREAMS AND METHODS

Both species of crayfish were caught in river Anglin, a little stream in Limousin (Middle West of France), 210 m above sea level.

The capture was done with a «Haveneau» fishing net. The length of each animal was routinely measured as the distance between the rostral apex and the telson. The fresh weight was also determined. We exposed the crayfish to 105°C during 4 hours to determine dry weight.

Lipids were extracted by chloroform methanol (2 : 1) according to Folch's method (Folch *et al.* 1957). Phospholipids were analysed by the colorimetric method (Barnes & Blackstock 1973) and triglycerids were estimated by the method of Bouletreau 1977. Protein concentrations were determined by using Lowry's method (Lowry *et al.* 1951) in which a sample of dry crayfish (0.1 g) is mixed with 1 ml of NaOH in

Table I. - Percentage of biochemical components as a function of dry weight (m = Tom). n : number of crayfish; m : mean; σm : standard deviation; T = t 0.05 = value of Student coefficient for p = 0.05 and (n-1) degree of freedom.

| | n | Carbohydrates | Lipids | Proteins |
|---|---|---------------|-------------|------------|
| | | m = Tom | m = Tom | m = Tom |
| <i>Austropotamobius pallipes</i> male | 5 | 17.85 = 3.2 | 47.85 = 9.8 | 05.27=1.2 |
| <i>Austropotamobius pallipes</i> female | 5 | 14.59 = 1.5 | 58.89 = 7.2 | 08.25=1.27 |
| <i>Pacifastacus leniusculus</i> male | 5 | 10.05 = 1.8 | 49.70 = 8.0 | 12.85=2.3 |
| <i>Pacifastacus leniusculus</i> female | 5 | 11.04 = 1.9 | 26.53 = 3.7 | 16.54=4.4 |

a potter; after a short centrifugation (5 min at 1000 g), absorbance is read at 620 nm. Total carbohydrates were analysed by the glucose-oxydase-peroxydase method (Chaisemartin 1971; Murat & Serfaty 1974). Sterols were identified according to

Moore & Baumann (1952) with a spectrophotometer.

The data of table I and II were presented as means. The confidence limits were calculated according to : C.L. = T 0.05 σm . σm is the standard deviation and T 0.05 the value of Student's coefficient for 0.05 probability and (n-1) degrees of freedom. The mean values were compared for significant differences using Student's t-test for small samples (n < 30).

RESULTS AND DISCUSSION

Table I shows the quantity of lipids, proteins and carbohydrates in the two wild species at the «C4» stage of intermolt (Drach & Tchernigovtzeff, 1967). The values in Figure 1 and 2 indicate that lipids are quantitatively the most important

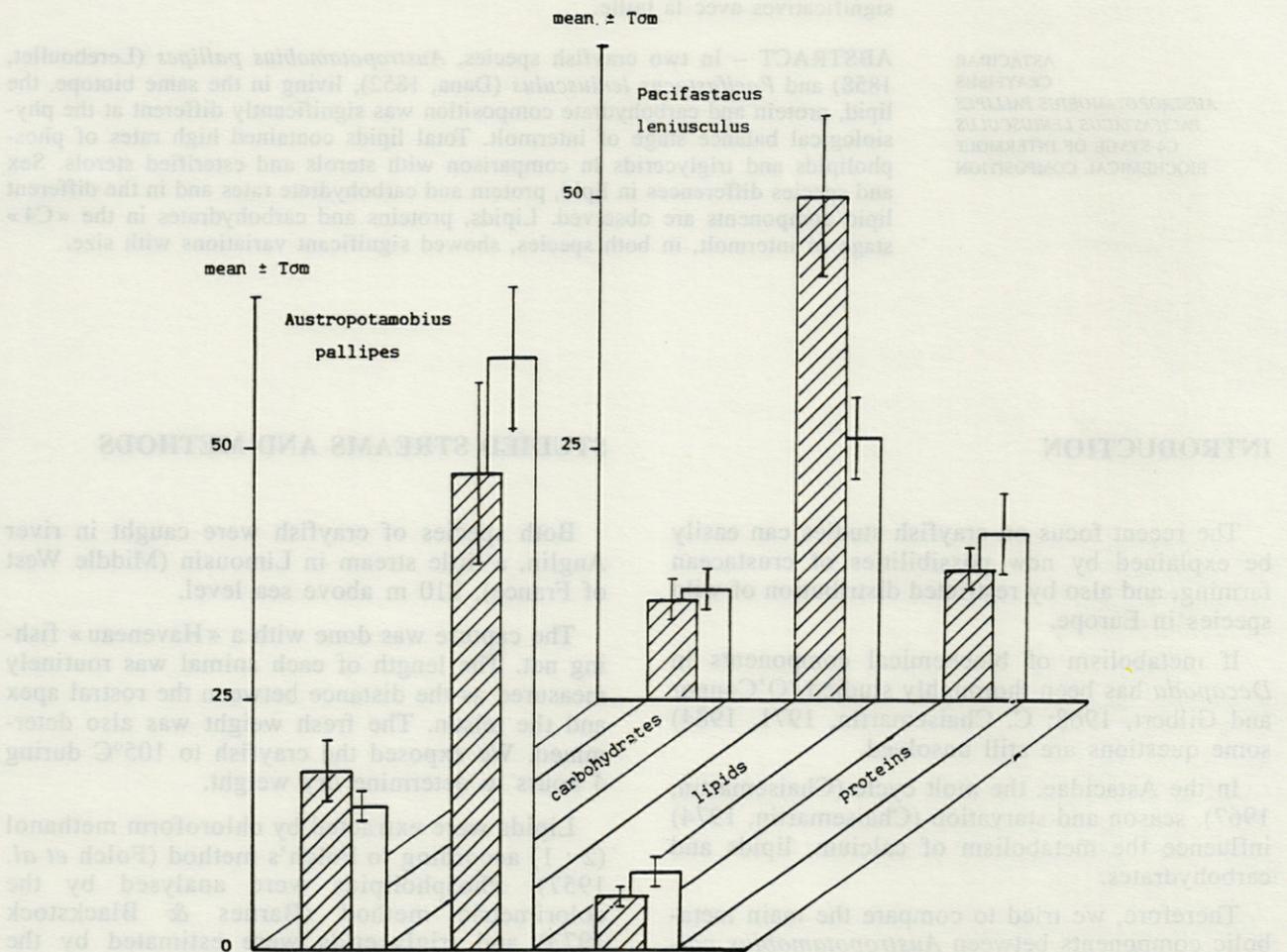


Fig. 1. - Percentage of major biochemical components in two crayfishes species. White : female; hatched part : male.

component. In *Artemia* (Nauplii larvae), percentages of biochemical parameters (according to dry weight) are divided up in the following way : (Barnes, 1973; Benyts *et al.* 1978).

- Carbohydrates : 6 %
- Fatty acids : 16 %
- Proteins : 50 %

In *Cancer pagurus*, Giese (1966) found 2.3 % lipids and 22.4

% proteins. Chaisemartin *et al.* (1984) reported that *A. pallipes* fed with a percentage varying from 2.5 % to 4 % of body weight/day, had the following composition :

- Carbohydrates : 11.9 to 17.8 %
- Lipids : 66.2 to 17.3 %
- Proteins : 10.4 to 15.1 %

These results, determined from the dry weight in stabulation conditions, are not very far from the ones found in wild animals.

Circulating biochemical components permit to distinguish crayfish populations. Thus Kabre & Chaisemartin (1987) discriminated two types of

crayfish according to their organic haemolymph content. *A. pallipes* from a polluted area and *Orconectes limosus* contain more glucides and less lipids and proteins. These authors have concluded to the existence of a specific pattern of organic constituents in the haemolymph for each population.

Carbohydrate, lipid and protein values show large variations (Fig. 1). These variations are connected with physiological differences in the two species studied. Similar observations were reported by Chaisemartin (1971) in three other species of crayfish.

Wild crayfish develop variable biochemical concentrations according to the season of measurements and the type of food (Kabre, 1983).

We found intraspecific variations in the percentage of total lipids (according to dry weight) in the two wild species. Males of *P. leniusculus* had a total lipid percentage twice that of the females, but the opposite situation was shown by *A. pallipes*.

In each species there were important differences in metabolic components according to size. Males of *A. pallipes* showed a high decrease of total lipids at a size of 60 mm, the same happened in females of *P. leniusculus* when they reached a size of 90 mm. On the other hand, figure 3 shows quite a linear increase of total lipids in *A. pallipes* females.

At the intermolt stage (C4) lipid categories were in different quantities depending on the sex. Phospholipids, structural material, showed very similar data in the species (Fig. 2). We observed

Table II. - Major lipids components (% of Total lipids). m = Tom; m = mean; om : standard deviation; T : t 0.05 = value of Student coefficient for p = 0.05 and (n⁻¹) degree of freedom.

| | | n | Phospholipids | | Triglycerids | | Sterols | | Esterified sterols | |
|----------------------------------|--------|---|---------------|------------------|--------------|------------------|---------|------------------|--------------------|------------------|
| | | | m | ±T _{om} | m | ±T _{om} | m | ±T _{om} | m | ±T _{om} |
| <i>Austropotamobius pallipes</i> | male | 5 | 40.0 | 11.5 | 37.0 | 10.0 | 9.0 | 11.2 | 1.60 | 10.8 |
| | female | 5 | 50.5 | 11.3 | 40.0 | 11.3 | 12 | 11.4 | 7.52 | 10.6 |
| <i>Pacifastacus leniusculus</i> | male | 5 | 50.5 | 10.0 | 29.3 | 12.6 | 5.97 | 10.5 | 3.90 | 11.5 |
| | female | 5 | 53.6 | 10.0 | 27.6 | 11.0 | 0.46 | 10.8 | 3.50 | 10.5 |

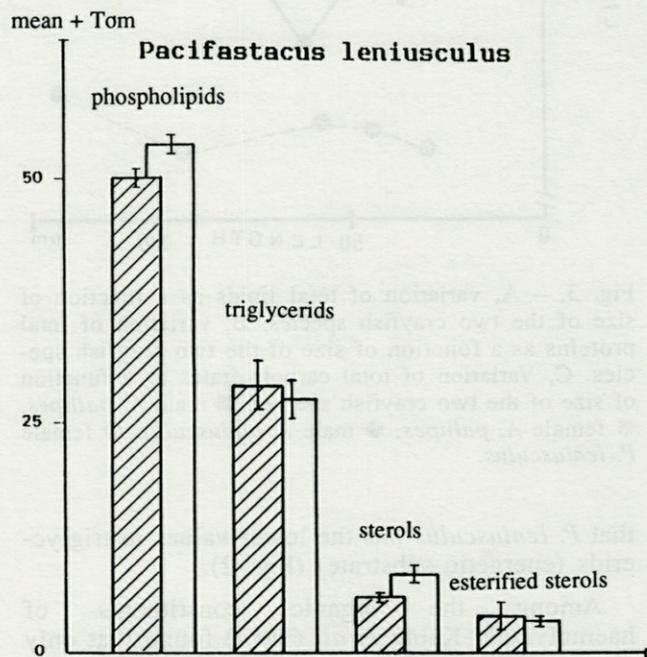
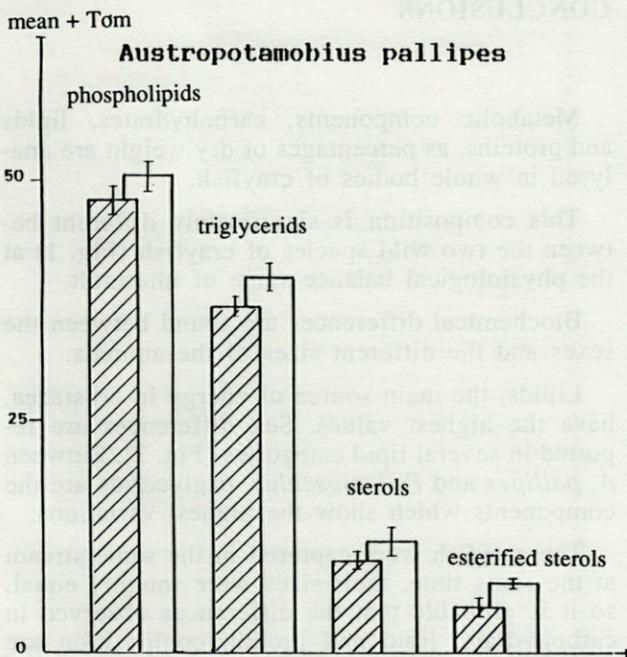


Fig. 2. - Major lipid components (% of total lipids). Hatched part : male; white : female.

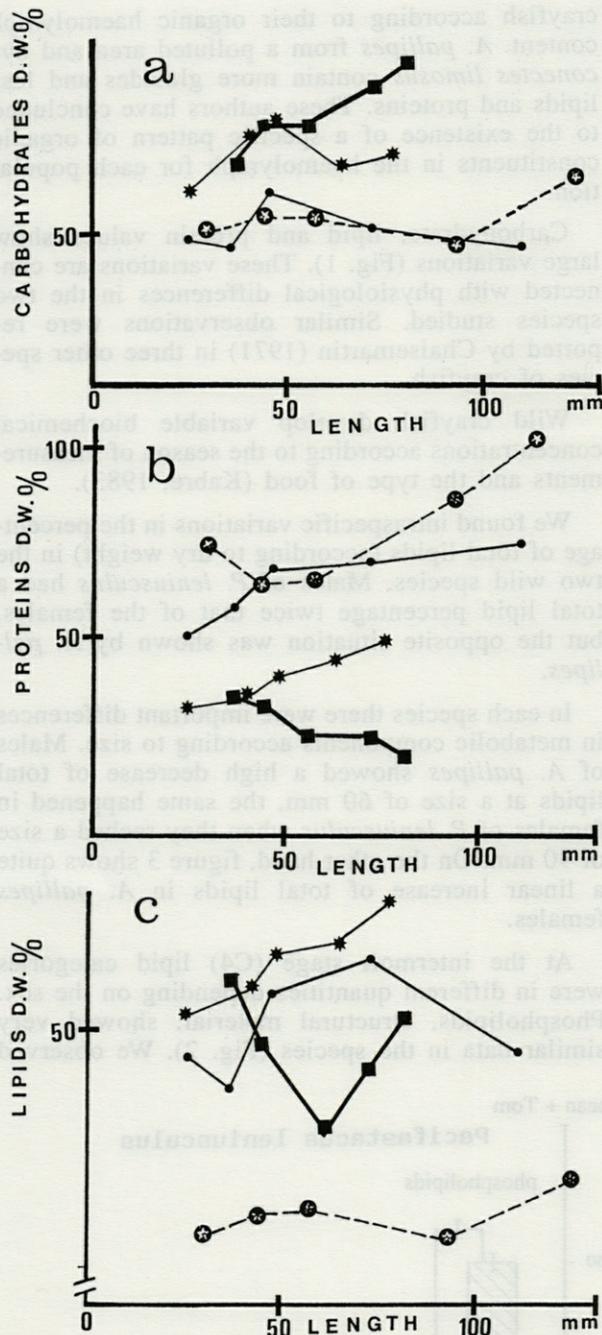


Fig. 3. — A, variation of total lipids as a function of size of the two crayfish species. B, variation of total proteins as a function of size of the two crayfish species. C, Variation of total carbohydrates as a function of size of the two crayfish species. ■ male *A. pallipes*, * female *A. pallipes*, ● male *P. leniusculus*, ⊙ female *P. leniusculus*.

that *P. leniusculus* has the lower values in triglycerids (energetic substrate) (Fig. 2).

Among the organic constituents of haemolymph, Kabre *et al.* (1987) found that only phospholipids and triglycerids can significantly differentiate healthy populations of *A. pallipes*

from populations parasited by *Thelohania contejeani* (microsporidian). In our study, two other components also distinguish populations: sterols and esterified sterols (Fig. 2).

Total carbohydrates showed virtually identical values in both sexes of a same species, with slightly higher amounts in *A. pallipes* (Fig. 1). Circulating carbohydrates increase under the influence of capture, anoxia, digestion, repetitive bleeding (Chaisemartin, 1971). According to Telford & Canard (1968), glucide increase is a stress response in invertebrates. In both species, total carbohydrates reach a maximum at a size of 50 mm (Fig. 3); above that limit these components become stabilized in *P. leniusculus* and raise in *A. pallipes* (Fig. 1).

Total proteins give, as a physiological « sign », an illustration of the disturbed state of a population (Chaisemartin, 1979; Kabre *et al.*, 1984). On the other hand, proteins do not give us possibilities of differentiating the population infected by *T. contejeani* (Kabre G., 1987). Table I and Fig. 1 indicate significant differences in protein data between the two species. As a function of the size, percentage of total proteins increases significantly during the intermolt, but not in the case of *A. pallipes* males. These show a decrease of total proteins (Fig. 3). Among metabolic components, total proteins are used at least as energetic substrate in Crustacea (C. Chaisemartin, 1971). It seems that *A. pallipes* use proteins as energetic substrate before carbohydrates and lipids (Fig. 1).

CONCLUSIONS

Metabolic components, carbohydrates, lipids and proteins, as percentages of dry weight are analysed in whole bodies of crayfish.

This composition is significantly different between the two wild species of crayfish (Fig. 1) at the physiological balance stage of intermolt.

Biochemical differences are found between the sexes and the different sizes of the animals.

Lipids, the main source of energy in crustacea, have the highest values. Sex differences are reported in several lipid categories (Fig. 3). Between *A. pallipes* and *P. leniusculus*, triglycerids are the components which show the highest variations.

The crayfish were captured in the same stream at the same time, their sizes were roughly equal, so it is probable that the differences observed in carbohydrate, lipid and protein composition are ascribable to some divergent as: Feeding behaviour, Metabolic activity, Genetic factors ...

REFERENCES

- BARNES H. and J. BLACKSTOCK, 1973. Estimation of lipids in marine animals and tissues: Detailed investigations of the sulfophosphovallin method for «total» lipids. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **12**: 103-118.
- BENYTS F.E., E. VOORDEN, E. VAN and P. SORGELLOS, 1976. Changes in the biochemical composition of the early larval stages of the brine shrimp, *Artemia salina*. Proc. 10th Europ. Mar. Biol. Symp. 1: 1-9 (Universal Press, Wetteren, Belgium).
- BOULETREAU M., 1977. Nutrition larvaire et exploitation de l'hôte chez un Hyménoptère endoparasite grégaire. *Pteromalus puparum* L. Influence de la densité de la population préimaginaire et conséquence sur les adultes. Thèse doct. Lyon: 1-234.
- CHAISEMARTIN C., 1967. Contribution à l'étude de l'économie calcique chez les Astacidae: Influence du milieu de vie. Thèse doct. Poitiers, n°AO 1220: 1-282.
- CHAISEMARTIN C., 1971. Mobilisation des réserves métaboliques chez les Astacidae: influence comparée de la stabulation à jeun et de certains états pathologiques. *C.R. Soc. Biol. Paris* **165** (3): 671-676.
- CHAISEMARTIN C., 1974. Absorption, accumulation, transfert et impact des sels métalliques chez les Astacidae. *C.R. Congr. Sc. Nat. Soc. Sav. Paris* **100** (2): 133-140.
- CHAISEMARTIN C., 1979. Effet du taux des protéines alimentaires sur différents « indices » physiologiques chez l'écrevisse *Austropotamobius pallipes* Le. In: P.J. Laurent (éd.), Freshwater Crayfish, 4. Papers 4th Int. crayfish Symp., Thonon, France.
- CHAISEMARTIN C., G. KABRE & J.C. BRETON, 1984. Niveaux comparés des composants métaboliques de deux populations d'écrevisses pallipèdes, *A. pallipes* (LER 1858). Mises en stabulation: effets du régime alimentaire et du jeûne (Decapoda, Astacidae). *Crustaceana* **47** (1): 17-28.
- COLLATZ K.G., 1969. Das Lipidspektrum des Flusskrebsses *Orconectes Limosus* und seine jahreszeitlichen Veränderungen. *Zeitschr. vergl. Physiol.* **65**: 274-290.
- DRACH P. & G. TCHERNIGOVITZEFF, 1967. Sur la méthode de détermination des stades d'intermue et son application générale aux Crustacés. *Vie Milieu* **18** (3A): 595-609.
- FOLCH J.M., M. LESS and G.H. STANLEY, 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J. Biol. Chem.* **226**: 497-509.
- KABRE G., 1983. Conséquences biochimiques de l'infestation microsporidienne à *Thelohania*: Situation initiale des composants et évolution du pool des acides gras tissulaires chez l'écrevisse hôte *Austropotamobius pallipes* (Le, 1858): Thèse doct. 3e cycle, Clermont-Ferrand, 115 p.
- KABRE G. and C. CHAISEMARTIN, 1987. Variation éco-biochimiques de l'hémolymphe chez quatre populations d'Ecrevisses dans une région minière. *Ann. Sc. Nat. Zool. Paris sér. 13*, **8**: 19-23.
- LOWRY O.M. et al., 1957. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* **193**: 265-275.
- MURAT J.C. and A. SARFATY, 1974. Simple enzymatic determination of polysaccharide (glycogen) content of animal tissue. *Clinical chem.* **20**: 1576-1577.
- O'CONNOR J.D. and L.I. GILBERT, 1968. Aspects of lipid metabolism in Crustacean. *American Zoologist* **8**: 529-539.
- TELFORD M. & G. CANARD, 1968. Crayfishes biochemistry. *J. Zool.* **46**: 819-834

Reçu le 27 juin 1990; received July 27, 1990
 Accepté le 18 avril 1991; accepted April 18, 1991

PROPORTION DES SEXES D'*EUTERPINA ACUTIFRONS* (DANA) (COPEPODA : HARPACTICOIDA) AU LABORATOIRE ET DANS DEUX POPULATIONS NATURELLES DE MILIEU TEMPÉRÉ (*)

*Sex ratio of Euterpina acutifrons (Dana) (Copepoda : Harpacticoida)
in laboratory cultures and in two natural temperate populations*

MARÍA DELIA VIÑAS

CONICET, Laboratoire de Zooplancton INIDEP, CC. 175, 7600 Mar Del Plata, Argentina

COPEPODA
EUTERPINA ACUTIFRONS
PROPORTION DES SEXES
MÂLES DIMORPHIQUES

RÉSUMÉ – Les fluctuations annuelles de l'abondance de trois types d'adultes d'*Euterpina acutifrons* dans deux populations de milieu tempéré, du golfe San Matias (Argentine) et du golfe de Marseille (France) sont étudiées. A San Matias, les petits mâles dominent les autres types d'adultes au cours de l'année de l'étude; à Marseille, la population est dominée par les femelles. Les grands mâles sont plus fréquents à Marseille qu'à San Matias, et leur période d'abondance maximale est différente dans les deux populations. Une série de croisements réalisés au laboratoire avec des animaux provenant du golfe de Marseille, montre que la descendance des grands mâles présente un pourcentage plus élevé de femelles que celle des petits mâles. Les observations dans le milieu naturel et au laboratoire permettent d'énoncer une hypothèse expliquant le rôle des mâles dimorphiques dans les populations naturelles et d'orienter les recherches futures à ce sujet.

COPEPODA
EUTERPINA ACUTIFRONS
SEX RATIO
DIMORPHIC MALES

ABSTRACT – Annual abundance fluctuations for the three types of adults of *Euterpina acutifrons* are analyzed herein, for two temperate populations, one at the San Matias Gulf (Argentina), the other of Marseille Gulf (France). At San Matias, small males predominated upon the rest of the adults; at Marseille, the population was female-dominated during practically all the year as reviewed. Large males were more frequent at Marseille than at San Matias and their period of higher abundance was different in both populations. A series of crossings carried out in the labs with animals coming from the Marseille Gulf allowed noting that the offspring of large males showed a higher percentage of females than that of small males. The observations as performed within the natural environment and in the labs allow putting forward a hypothesis directed to explain the role of dimorphic males within natural populations and to provide a direction for future studies.

INTRODUCTION

Par son incidence au niveau du taux net de reproduction, le sex ratio est l'un des principaux facteurs qui contrôlent la dynamique de populations des Copépodes (Gaudy et Guerin, 1977).

Plusieurs auteurs ont étudié les mécanismes génétiques et les facteurs épigénétiques pouvant intervenir dans la détermination du sexe chez les Crustacés, y compris les Copépodes. Une synthèse de tous ces travaux a été récemment produite par Ginsburger-Vogel et Charniaux Cotton (1982). Le dimorphisme chez les deux sexes de plusieurs es-

pèces de Copépodes a été rapporté par différents auteurs. Il existe aussi des espèces présentant un dimorphisme chez le mâle uniquement. On peut mentionner, entre autres, *Labidocera euchaeta*, *Canthocamptus minutus*, *Pontella meadii*, *Euterpina acutifrons*, *Pseudodiaptomus wrighti*, *Doropygus seclusus*, *Labidocera diandra*, *Pachypygus gibber*, *Pseudomyticola spinosus* (Sewell, 1912; Thalawitz, 1916; Fleminger, 1956; Haq, 1965; Johnson, 1964; Dudley, 1966; Fleminger, 1967; Hipeau-Jacquotte, 1978; Do *et al.*, 1984). Cependant, très peu de travaux ont été consacrés à l'étude des facteurs pouvant déterminer ce dimorphisme : Hipeau-Jacquotte (1984) sur *P. gibber*;

Do et Kajihara (1986), sur *P. spinosus*, et Haq (1972, 1973) concernant *E. acutifrons*.

Euterpina acutifrons est un Copépode Harpacticôïde pélagique plus abondant dans les régions côtières. Les 2 mâles sont facilement reconnaissables par leur morphologie différente : taille, nombre et implantation des soies de l'antenne I, etc. (Pl. I). Haq (1965) les appelle grand et petit mâle. Le métabolisme et le comportement reproductif sont aussi différents chez les ♂ dimorphiques (Moreira et Vernberg, 1968; Haq, 1973).

Les 2 types de ♂ ont été observés dans le plancton de plusieurs régions par différents auteurs : Chappuis (1936), Vernberg et Moreira (1974) et Moreira *et al.* (1982) au Brésil; Haq (1965, 1972 et 1973) en Méditerranée orientale et en Anglesey; Moreira et Vernberg (1968) et d'Apolito et Stancyk (1979) en Caroline du Nord et du Sud; Moreira et McNamara (1984) en Nouvelle Zélande.

Notre travail constitue la première mention de la présence de ♂ dimorphiques dans le plancton de la Mer Argentine (golfe San Matias) et de Méditerranée occidentale (golfe de Marseille). La relation entre les variations annuelles des pourcentages des sexes dans ces 2 populations est considérée et la température de l'eau en surface.

Parmi les facteurs pouvant agir sur le déterminisme sexuel, et notamment sur la production des ♂ dimorphiques, nous avons étudié, au laboratoire, l'influence du géniteur ♂ et de la température.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Milieu naturel

Les échantillons de plancton du golfe San Matias (40°47' - 42°13'LS et 62°50' - 63°48' LW) en Argentine, proviennent d'une station néritique, «Las Grutas» de faible profondeur (10 m au maximum), à 1500 m de la côte (MM Lasta et Zampatti leg.). Des prélèvements horizontaux à une profondeur de 1 m ont été réalisés tous les 15 j, pendant 1 an (avril/81-avril/82). Filet de 37 cm de diamètre d'ouverture, en soie de 70 µm de vide de maille, trainé à une vitesse de 2 nœuds pendant 10 minutes. Température de l'eau en surface relevée avec une précision de 0.1°C lors de chaque prélèvement. Golfe de Marseille : prélèvements tous les 10-15 j, de oct. 1984 à oct. 1985, en face du port de la Pointe Rouge, dans une zone très proche de la côte. Traits horizontaux à 5 m de profondeur, pendant 10 mn, avec un filet à plancton de 50 cm d'ouverture et de 56 µm de vide de maille. Filet trainé à une vitesse d'un nœud. Les données de température de l'eau en surface pendant la période d'étude, proviennent du Maré-

graphe (M. Quéllec). Les prélèvements ont été traités d'une façon similaire à San Matias et à Marseille : fixation immédiate au formol 4%; au laboratoire, reconnaissance morphologique des 3 types d'adultes selon le critère de Haq (1965). Animaux triés et comptés à la loupe binoculaire Wild M-5, nombre d'individus/m³ établi en tenant compte du volume d'eau filtrée, calculé selon la formule $\pi.r^2.l$, «l» étant la longueur du trait et «r» le rayon du filet utilisé.

Laboratoire

Des ♀ ovigères sauvages prélevées dans le golfe de Marseille ont été acclimatées graduellement à 3 températures différentes : 15, 18 et 21°C et nourries avec une culture monospécifique de *Phaeodactylum tricornutum* à une concentration de 20.10⁴ cellules.ml⁻¹ (méthode Viñas, 1985). Une fois acclimatées, ♀ mises individuellement dans des coupelles contenant 40 cc de milieu de culture. Nauplii du premier sac ovigère élevés jus-

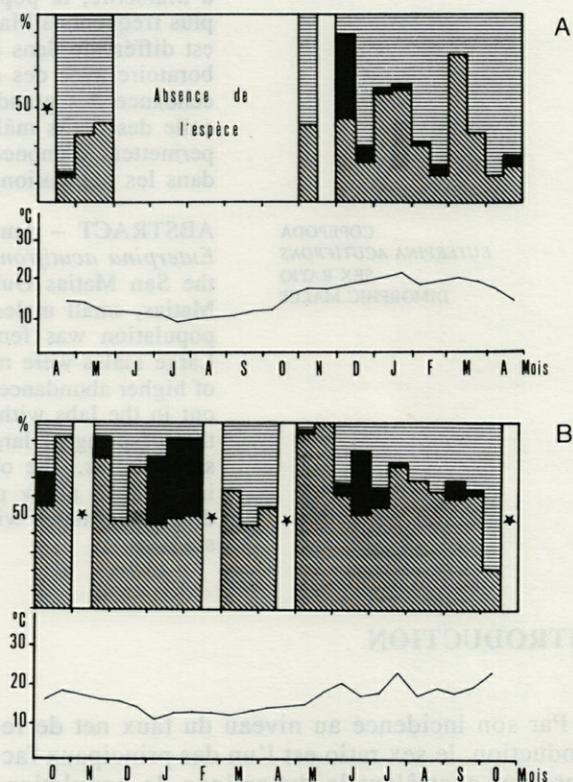


Fig. 1. - *E. acutifrons*. Abondance relative des adultes. A, golfe San Matias. B, golfe de Marseille. Noir : grands ♂, raies horizontales : ♀, raies obliques : petits ♂, étoile : absence de prélèvement.

E. acutifrons. Relative abundance of adults. A, San Matias Gulf. B, Marseille Gulf. Black : large ♂, horizontal lines : ♀, oblique lines : small ♂, star : sampling absence.

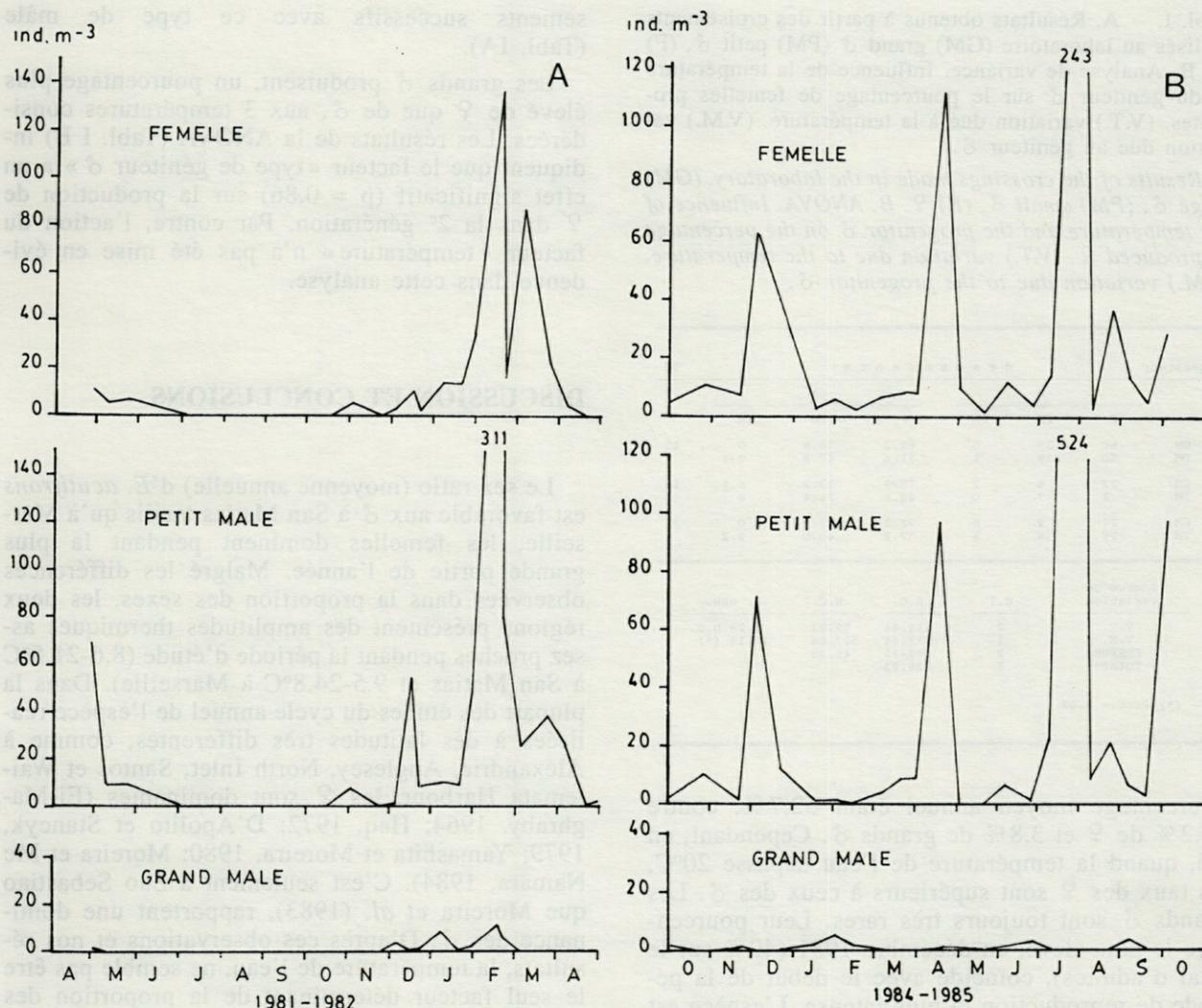


Fig. 2. — *E. acutifrons*. Nombre d'adultes par m³. A, golfe San Matias. B, golfe de Marseille.
E. acutifrons. Number of adults by m³. A, San Matias Gulf. B, Marseille Gulf.

qu'au stade copépodite IV où ils sont séparés par sexes. Une fois arrivés au stade adulte, pour chaque température, 10 ♀ vierges sont séparées et placées dans une coupelle contenant 150 cc de milieu de culture avec autant de petits ♂. Les ♂ proviennent du milieu naturel. Une fois apparus les premiers sacs ovigères sur chaque ♀, les ♂ ont été séparés car, il est à rappeler que, chez cette espèce, une seule fertilisation suffit pour toute la période reproductive de la femelle. Après l'apparition des premiers nauplii, les ♀ sont séparées dans une autre coupelle et nourries comme précédemment. Quand le nombre de nauplii atteint une centaine environ, dans le nouveau récipient, les ♀ sont transférées dans une autre coupelle. L'opération se repère tant que les femelles restent vivantes.

Une 3^e génération a été obtenue à 15°C, à partir de quelques femelles vierges de la progénie des grands ♂. Celles-ci ont été croisées, à leur tour, avec les 2 types de ♂.

La descendance de chaque type de croisement a été clairement identifiée et le développement des nauplii observé jusqu'au stade adulte. Les 3 formes d'adultes ont été identifiées et comptées.

Pour tester la signification de l'influence des facteurs «type de géniteur ♂» et «température» sur les pourcentages de ♀ obtenus dans les différents croisements, on a effectué une analyse de variance, modèle I. En tenant compte de la nature de la variable considérée (% de femelles), les données d'origine ont été transformées, au préalable, selon arc sens $\sqrt{\% \text{femelles} / 100}$ (Sokal et Rohlf, 1969).

RÉSULTATS

Milieu naturel

Dans le golfe San Matias, les petits ♂ ont presque toujours dominé les grands ♂ et les ♀, leur

Tabl. I. — A, Résultats obtenus à partir des croisements réalisés au laboratoire (GM) grand ♂ (PM) petit ♂, (F) ♀. B, Analyse de variance. Influence de la température et du géniteur ♂ sur le pourcentage de femelles produites. (V.T.) variation due à la température. (V.M.) variation due au géniteur ♂.

A, Results of the crossings made in the laboratory. (GM) large ♂, (PM) small ♂, (F) ♀. B, ANOVA. Influence of the temperature and the progenitor ♂ on the percentage of produced ♀. (V.T.) variation due to the temperature. (V.M.) variation due to the progenitor ♂.

| généiteur | | descendance | | | | | | TC |
|-----------|----|-------------|----|----|------|------|-----|----|
| | | N | | | % | | | |
| | | F | PM | GM | F | PM | GM | |
| GM | 60 | 35 | 0 | 0 | 63.2 | 36.8 | 0 | 15 |
| PM | 50 | 118 | 1 | 1 | 31.6 | 67.8 | 0.6 | |
| GM | 22 | 5 | 2 | 2 | 75.9 | 17.2 | 6.9 | 18 |
| PM | 2 | 7 | 0 | 0 | 28.6 | 71.4 | 0 | |
| GM | 24 | 9 | 0 | 0 | 72.7 | 27.3 | 0 | 21 |
| PM | 26 | 18 | 1 | 1 | 57.8 | 40.0 | 2.2 | |

| Source de variation | | d.l. | S.C. | M.C. | F. obs. |
|---------------------|--|------|--------|--------|-----------|
| V.T. | | 2 | 118.44 | 59.22 | 1.28 n.s. |
| V.M. | | 1 | 517.64 | 517.64 | 11.16 (*) |
| ERREUR | | 2 | 92.75 | 46.38 | |
| TOTAL | | 5 | 728.83 | | |

(*) Prob. = 0.09

pourcentage moyen annuel étant 52.7 %, contre 29.2 % de ♀ et 3.8 % de grands ♂. Cependant, en été, quand la température de l'eau dépasse 20°C, les taux des ♀ sont supérieurs à ceux des ♂. Les grands ♂ sont toujours très rares. Leur pourcentage le plus élevé, en décembre 1981 (40 % sur le total d'adultes), coïncide avec le début de la période de reproduction la plus intense. L'espèce est absente des prélèvements, de juin à octobre (Figs. 1 A et 2 A).

Dans le golfe de Marseille, les ♀ sont, en général, plus abondantes que les ♂ (pourcentage moyen de ♀ 55 % contre 45 % des ♂) sauf pendant quelques mois d'hiver. Cependant, la dominance des ♀ est plus marquée en été. Quant aux grands ♂, on peut considérer qu'ils sont plus nombreux à Marseille qu'à San Matias, d'après leurs pourcentages moyens annuels dans les 2 régions (9.20 % et 4.63 % respectivement). Ces dimorphes présentent 2 périodes d'abondance maximale à Marseille, en hiver et au début de l'été. L'espèce est présente toute l'année de notre étude, dans cette région (Figs. 1 B et 2 B).

Au laboratoire

L'apparition des grands ♂ très rares dans nos cultures n'est pas liée au type de géniteur ♂. Aucun grand mâle n'est produit dans la 3^e génération obtenue à 15°C, bien que l'on ait effectué 2 croi-

sements successifs avec ce type de mâle (Tabl. IA).

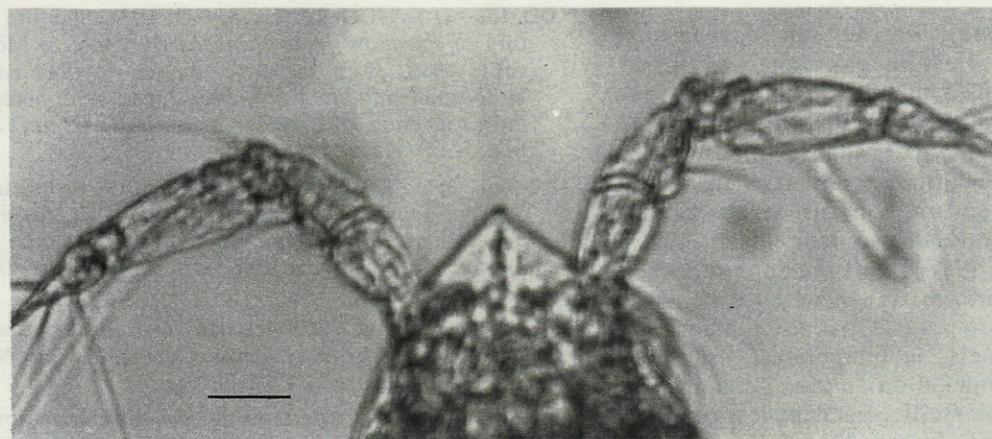
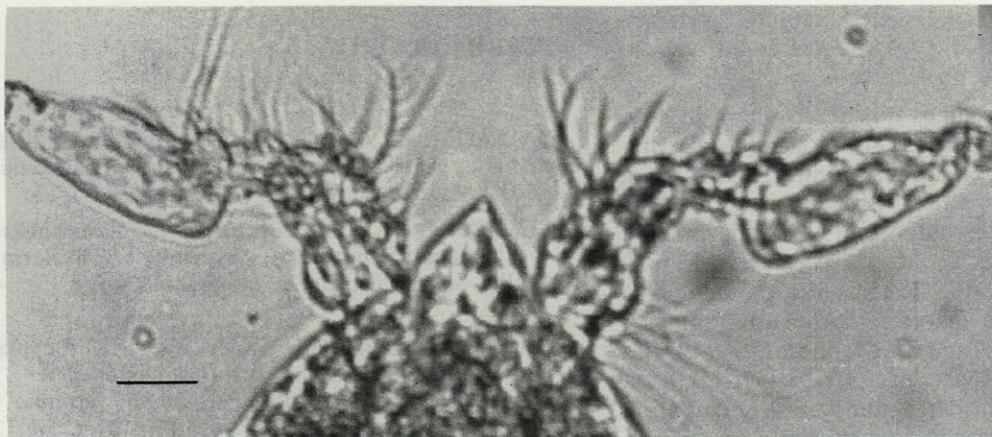
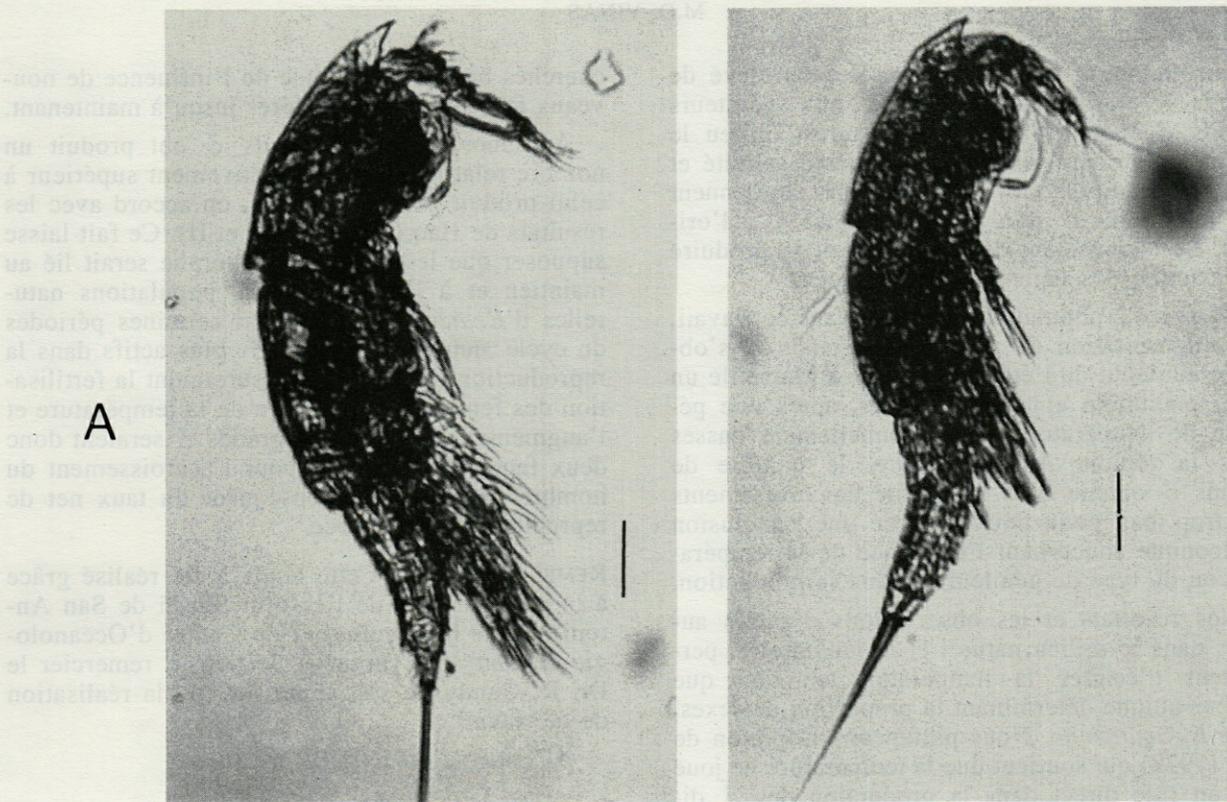
Les grands ♂ produisent, un pourcentage plus élevé de ♀ que de ♂, aux 3 températures considérées. Les résultats de la ANOVA (Tabl. I B) indiquent que le facteur « type de géniteur ♂ » a un effet significatif ($p = 0.86$) sur la production de ♀ dans la 2^e génération. Par contre, l'action du facteur « température » n'a pas été mise en évidence dans cette analyse.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Le sex ratio (moyenne annuelle) d'*E. acutifrons* est favorable aux ♂ à San Matias tandis qu'à Marseille, les femelles dominent pendant la plus grande partie de l'année. Malgré les différences observées dans la proportion des sexes, les deux régions présentent des amplitudes thermiques assez proches pendant la période d'étude (8.6-21.5°C à San Matias et 9.5-24.8°C à Marseille). Dans la plupart des études du cycle annuel de l'espèce réalisées à des latitudes très différentes, comme à Alexandrie, Anglesey, North Inlet, Santos et Waitemata Harbour, les ♀ sont dominantes (El-Maghraby, 1964; Haq, 1972; D'Apolito et Stancyk, 1979; Yamashita et Moreira, 1980; Moreira et Mc Namara, 1984). C'est seulement à Sao Sebastiao que Moreira *et al.* (1983), rapportent une dominance des ♂. D'après ces observations et nos résultats, la température de l'eau, ne semble pas être le seul facteur déterminant de la proportion des sexes chez *E. acutifrons*, dans le milieu naturel. Cependant, une légère augmentation du taux des ♀ s'observe dans les 2 régions, pendant les mois les plus chauds de l'année.

La présence de ♂ dimorphiques d'*E. acutifrons* dans le plancton des golfes San Matias (Argentine) et de Marseille (Méditerranée Ouest) est signalée pour la 1^{ère} fois, dans ce travail. On ne sait donc pas si les pourcentages trouvés peuvent varier d'une année à l'autre comme Haq (1972) l'a observé à Anglesey.

Quant aux facteurs pouvant avoir une influence sur le dimorphisme ♂, les opinions des différents auteurs sont parfois contradictoires. A ce sujet, les expériences de Moreira et Vernberg (1968), ont indiqué une meilleure adaptation des grands ♂ aux températures les plus élevées. Pourtant, Moreira *et al.* (1982) à Sao Sebastiao, et Moreira et Mc Namara (1984) à Waitemata Harbour ont observé que les grands ♂ présentent leur abondance maximale annuelle en hiver. Stancyk et Moreira (1988) ont réalisé des expériences de croisements similaires à celles que nous venons de décrire avec des animaux provenant de 2 populations de l'Etat de São Paulo : São Sebastiao et Santos. Leurs ré-



B

Pl. I. - *E. acutifrons*. ♂ dimorphiques. A, vue latérale. De gauche à droite : grand ♂ et petit ♂. Echelle : 63 μ m.

B, Antenne I. En haut, grand ♂; en bas, petit ♂. Echelle 15 μ m.

E. acutifrons. Dimorphic ♂. A, lateral view. Left, large ♂; right, small ♂. Scale : 63 μ m. B, antenna I. Upper, large ♂, lower, small ♂. Scale : 15 μ m.

sultats montrent que le nombre le plus élevé de grands ♂ produits correspond aux géniteurs grands ♂ récoltés au port de Santos, milieu le moins stable caractérisé par une basse salinité et une pollution plus élevée. Les auteurs soutiennent que les grands ♂ produits ont été des ♀ à l'origine. Le changement de sexe pourrait se produire par l'action des facteurs épigénétiques.

Dans les 2 populations étudiées dans ce travail, une augmentation du nombre de grands ♂ s'observe au début de l'été. Cependant, à Marseille un autre maximum apparaît en hiver, après une période de températures exceptionnellement basses dans la région. Au laboratoire, le nombre de grands ♂ obtenu dans la totalité des croisements est trop bas pour pouvoir tirer une conclusion quelconque concernant l'influence de la température ou du type de géniteur ♂ dans sa production.

Nos résultats et les observations d'autres auteurs dans le milieu naturel et le laboratoire, permettent d'écarter la température en tant que facteur unique déterminant la proportion de sexes, chez *E. acutifrons*. Nous partageons l'opinion de Haq (1972) qui soutient que la température ne joue pas un rôle direct dans la production des ♂ dimorphiques et que le sexe est déterminé génétiquement chez cette espèce, les facteurs du milieu pouvant déterminer l'expression des gènes responsables d'un sexe ou de l'autre.

L'expression des gènes qui déterminent le sexe chez les Copépodes semble être contrôlée par plusieurs facteurs épigénétiques (Egami, 1951; Haq, 1973). Pour certains auteurs, la température est un des facteurs les plus importants (Metzler, 1955; 1957; Battaglia, 1959; Monakov, 1965; Egloff, 1967; Gaudy *et al.*, 1982), mais il a été démontré que la photopériode (Moraitou-Apostolopoulou *et al.*, 1982), la nourriture (Paffenhöfer, 1970), les facteurs chimiques (Metzler, 1955, 1957; Igarashi, 1964), etc..., peuvent déterminer aussi la déviation de la proportion sexuelle vers les femelles ou vers les mâles.

Chez *E. acutifrons*, on ne sait pas encore comment les facteurs externes peuvent agir sur le déterminisme sexuel, à quel stade du développement se produit la différenciation sexuelle du point de vue génétique, quels sont les mécanismes génétiques ou épigénétiques concernés dans le dimorphisme ♂. Cependant, à partir de nos observations et de celles d'autres auteurs (Haq, 1972; Stancyk et Moreira, 1988), nous pouvons supposer l'existence d'une information génétique de base dont l'expression est régulée par les facteurs du milieu, parmi lesquels, la température est sûrement, incluse. L'augmentation du taux des femelles à San Matias et à Marseille, pendant les mois les plus chauds de l'année le suggèrerait. Pourtant, la production des grands ♂, ne semble pas avoir une liaison directe avec une gamme donnée de températures. Il serait très utile d'envisager des re-

cherches basées sur l'étude de l'influence de nouveaux facteurs non considérés jusqu'à maintenant.

Au laboratoire, les grands ♂ ont produit un nombre relatif de ♀ significativement supérieur à celui produit par les petits ♂, en accord avec les résultats de Haq (1973, tabl. I et II). Ce fait laisse supposer que le rôle de ce dimorphe serait lié au maintien et à l'expansion des populations naturelles d'*E. acutifrons*, pendant certaines périodes du cycle annuel. Les petits ♂, plus actifs dans la reproduction (Haq, 1973), assureraient la fertilisation des femelles. L'élévation de la température et l'augmentation du taux de grands ♂ seraient donc deux facteurs favorables pour l'accroissement du nombre de ♀ et, par conséquent du taux net de reproduction de l'espèce.

REMERCIEMENTS – Cette étude a été réalisée grâce à la collaboration de l'Institut Storni de San Antonio Oeste (Argentine) et du Centre d'Océanologie de Marseille (France). Je tiens à remercier le Dr. R. Gaudy de son appui lors de la réalisation de ce travail.

(*Contribution INIDEP n°716).

BIBLIOGRAPHIE

- BATTAGLIA B., 1959. Facteur thermique et différenciation saisonnière chez un Copépode Harpacticoides de la lagune de Venise. *Vie Milieu* 10 : 1-13.
- CHAPPUIS P.A., 1936. Brasilianische Ruderfubkrebse (Crustacean Copepoda), gessammelt von Herrn Dr. Otto Schubart 4. *Bull. Soc. Stunte Cluj*. 8 (3) : 450-461.
- D'APOLITO L.M. & S.E. STANCYK, 1979. Population dynamics of *Euterpina acutifrons* (Copepoda : Harpacticoida) from North Inlet, South Carolina, with reference to dimorphic males. *Mar. Biol.* 54 : 251-260.
- DO T.T., T. KAJIHARA & J.S. HO, 1984. The life history of *Pseudomyicola spinosus* (Raffaele & Monticelli, 1885) from the blue mussel, *Mytilus edulis galloprovincialis* in Tokyo Bay, Japan, with notes on the production of atypical male. *Bull. Ocean. Res. Inst. Univ. Tokyo* 17 : 1-65.
- DO T.T. & T. KAJIHARA, 1986. Studies on parasitic copepod fauna and biology of *Pseudomyicola spinosus*, associated with blue mussel, *Mytilus edulis galloprovincialis* in Japan *Bull. Ocean. Res. Inst. Univ. Tokyo* 23 : 1-63.
- DUDLEY P., 1966. Development and Systematics of some Pacific marine symbiotic Copepods. *Univ. Washington Publ. Biol.* 21 : 1-282.
- EGAMI N., 1951. A note on the sex-differentiation of the marine copepod *Tigriopus japonicus*. *Annot. Zool. J.P.N.* 24 : 131-136.
- EGLOFF D.A., 1967. Ecological aspects of sex-ratio and reproduction in experimental and field popula-

- tions of the marine copepod *Tigriopus californicus*. *Diss. Abstr. B* 27 (12) Part 1 : 460.
- EL-MAGHRABY A.M., 1964. The developmental stages and occurrence of the copepod *Euterpina acutifrons* Dana in the marine environment of Alexandria. *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser.* 13 (7) : 223-233.
- FLEMINGER A., 1956. Taxonomic and distributional studies on the epiplanktonic calanoid copepods (Crustacea) of the gulf of Mexico. Ph. D. Dissert, Harvard University, Cambridge, 317 pp.
- FLEMINGER A., 1967. Taxonomy, distribution and polymorphism in the *Labidocera jollae* group with remarks on evolution within the group (Copepoda Calanoida). *Proc. U.S. Nat. Mus.* 120 : 1-61.
- GAUDY R. & J.P. GUERIN, 1977. Dynamique des populations de *Tisbe holothuriae* (Crustacea : Copepoda) en élevage sur trois régimes artificiels différents. *Mar. Biol.* 39 : 137-145.
- GAUDY R., J.P. GUERIN & M. MORAITOU-APOSTOLOPOULOU, 1982. Effect of temperature and salinity on the population dynamics of *Tisbe holothuriae* Humes (Copepoda : Harpacticoida) fed on two different diets. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 57 : 257-271.
- GINSBURGER-VOGEL T. & H. CHARNIAUX-COTTON, 1982. Sex determination. In the Biology of Crustacea, Vol. 2 : Embriology, Morphology and Genetics, L.G. ABELE, Acc. Press, New York, 257-281.
- HAQ S.M., 1965. Development of the copepod *Euterpina acutifrons* with special reference to dimorphism in the male. *Proc. Zool. Soc. London* 144 : 175-201.
- HAQ S.M., 1972. Breeding of *Euterpina acutifrons*, a harpacticoid copepod, with special reference to dimorphic males. *Mar. Biol.* 15 : 221-235.
- HAQ S.M., 1973. Factors affecting production of dimorphic males in *Euterpina acutifrons*. *Mar. Biol.* 19 : 23-26.
- IGARASHI S., 1964. A possibility of cytoplasmic inheritance of the male dominance in *Trigriopus japonicus*. *Sci. Rep. Tohoku Univ.* 4 (30) : 77-84.
- JOHNSON M.W., 1964. On a new species of *Pseudodiaptomus* from the west coast of Mexico, Costa Rica and Ecuador (Copepoda). *Crustaceana* 7 : 33-41.
- HIPEAU-JACQUOTTE R., 1978. Existence de deux formes sexuelles mâles chez le Copépode ascidicole Notodelphyidae *Pachypygus gibber* (Thorell, 1859). *C.R. Acad. Sc. Paris, D* 287 : 253-256.
- HIPEAU-JACQUOTTE R., 1984. A new concept in the evolution of the copepod : *Pachypygus gibber* (Notodelphyidae), a species with two breeding males. *Crustaceana Suppl.* 7 : Studies on Copepoda II (Proc. First Int. Conf. on Copepoda, Amsterdam, 24-28 August 1981) : 60-67.
- METZLER S., 1955. Über die Beeinflussbarkeit des Geschlechtsverhältnisses bei *Cyclops viridis*. *Naturwissenschaften* 42 : 517-518.
- METZLER S., 1957. Über die Beeinflussbarkeit des Geschlechtsverhältnisses bei *Cyclops viridis* durch Aussenfaktoren. *Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. Physiol. Tiere* 67 : 81-110.
- MONAKOV A.V., 1965. Influence de la température sur le sex-ratio dans la descendance de *Macrocyclus albidus* (Copepoda, Crustacea). *Zoll. Zh.* 44 : 606-608.
- MORAITOU-APOSTOLOPOULOU M., G. VERRIOPOULOS & N. DIKAIKAKOU, 1982. Influence of light conditions on the offspring production and the sex ratio of *Tisbe holothuriae*, Humes (Copepoda, Harpacticoida). *Arch. Hydrobiol.* 96 (1) : 120-127.
- MOREIRA G. & J.C. McNAMARA, 1984. Annual variation in abundance of female and dimorphic male of *Euterpina acutifrons* (Dana) (Copepoda, Harpacticoida) from the Hauraki Gulf (New Zealand). *Crustaceana* 47 (3) : 282-284.
- MOREIRA G. & W.B. VERNBERG, 1968. Comparative thermal metabolic patterns in *Euterpina acutifrons* dimorphic males. *Mar. Biol.* 1 (4) : 282-284.
- MOREIRA G., C. YAMASHITA & J.C. McNAMARA, 1983. Seasonal variation in abundance of the developmental stages of *Euterpina acutifrons* (Copepoda : Harpacticoida) from the Sao Sebastiao Channel, Southern Brazil. *Mar. Biol.* 74 : 111-114.
- MOREIRA G., J.B. JILLET, W.B. VERNBERG & M. WEINRICH, 1982. The combined effects of temperature and salinity on the survival of *Euterpina acutifrons* (Dana) (Copepoda : Harpacticoida) from the New Zealand and Brazilian coasts. *J. Plank. Res.* 4 (1) : 85-91.
- PAFFENHOFER G.A., 1970. Cultivation of *Calanus helgolandicus* under controlled conditions. *Helv. Wiss. Meeresunters* 20 : 346-359.
- SEWELL R.B.S., 1912. Notes on the surface-living copepoda of the Bay of Bengal I & II. *Rec. Indian Mus. (N.S.)* 7 : 313-382.
- SOKAL R.R. & F.J. ROHLF, 1969. Biometry. Edited by Freeman and Co., San Francisco, 776 p.
- STANCYK C.S. & G. MOREIRA, 1988. Inheritance of male dimorphism in Brazilian populations of *Euterpina acutifrons* (Dana) (Copepoda : Harpacticoida). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 120 : 125-144.
- THALAWITZ S., 1916. Über Dimorphism des Manchen bei einem Subwasser Harpacticoiden. *Zool. Anz.* 46 : 238-240.
- VERNBERG W.B. & G. MOREIRA, 1974. Metabolic-temperature responses of the copepod *Euterpina acutifrons* (Dana) from Brazil. *Comp. Bioch. Physiol.* 49 (A) : 757-761.
- VIÑAS M.D., 1985. Etude in vitro et in situ (Golfe de Marseille et Golfe San Matias - Argentine) de la dynamique des populations d'*Euterpina acutifrons* (Dana) (Copepoda : Harpacticoida); essai d'estimation de sa production secondaire (Golfe de Marseille). Thèse 3^e cycle Oceanol. Univ. Aix Marseille II, 162 p.
- YAMASHITA C. & G. SOARES MOREIRA, 1980. Annual size variation in *Euterpina acutifrons* (Dana) (Copepoda, Harpacticoida) from the Sao Sebastiao Channel and off the Santos Coast, Brazil. *Bol. Fisiol. Anim. Univ. Sao Paulo* 5 : 29-43.

Reçu le 10 avril 1989; received April 10, 1989
 Accepté le 16 août 1990; accepted August 16, 1990

OBSERVATIONS CÉTOLOGIQUES EN MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE

Observations on cetaceans in the Western-Mediterranean

L. LAURENT

Laboratoire Reptiles et Amphibiens, Muséum National Histoire Naturelle,
25 rue Cuvier, 75005 Paris, France

CAMPAGNE
CÉTACÉS

RÉSUMÉ – 25 observations cétoologiques effectuées en Méditerranée occidentale sont rapportées. Cinq espèces ont été rencontrées : *Stenella coeruleoalba* (12), *Delphinus delphis* (7), *Tursiops truncatus* (2), *Globicephala* sp. (1), *Ziphiidae* sp. (1) et Dauphins indéterminés (2).

CETACEANS
EXPEDITION

ABSTRACT – An expedition was organized in July 1986 in the western part of the Mediterranean sea. The 25 observations of cetaceans of this trip are described. Five species were observed : *Stenella coeruleoalba* (12), *Delphinus delphis* (7), *Tursiops truncatus* (2), *Globicephala* sp. (1), *Ziphiidae* sp. (1) and undetermined dolphins (2).

I. INTRODUCTION

La Méditerranée occidentale abrite de nombreuses espèces de Cétacés dont l'écologie est encore fort mal connue. Leur étude nécessite en effet beaucoup de moyens logistiques, et la cétoologie doit se baser sur des informations d'échouages. Néanmoins, des données sur la répartition et l'éthologie des Cétacés méditerranéens ont pu être acquises grâce à des observations *in situ*, recueillies dans le cadre de stratégies d'échantillonnage différentes. On peut citer les signalisations éparses réalisées au cours de navigations de plaisance, commerciales ou militaires, par de très nombreux observateurs. La compilation de ce type de données a été étudiée par Duguay et Vallon (1977), Faenc (1982), Di Natale (1983 a, b, c, d, e), Di Natale and Mangano (1985), Giordano (1985), Raga *et al.* (1985) et Pilleri et Pilleri (1987). Les observations faites le long de transects par un à quatre observateurs constants, dans le bassin nord-occidental (Dinther, 1982; Giordano, 1983, 1984, 1986; Palazzoli, 1983; Viale et Bardin, 1983; Viale *et al.*, 1986) ou au cours d'un transit en Méditerranée centrale et orientale (Viale *et al.* 1988). Cet article présente les observations cétoologiques obtenues à bord d'un voilier lors d'un long transect aller et retour entre le Golfe du Lion et la Mer d'Alboran. D'un point de vue cétoologique la partie la plus occidentale de la Méditerranée est peu prospectée et très intéressante. On y trouve des

zones de haute production biologique suite à des phénomènes hydrologiques importants (Phillipe et Harang, 1982; Minas *et al.*, 1984; Millot, 1985; Taupier-Letage, 1988). A ce titre l'étude de cette zone permet d'obtenir des données sur la structure océanographique des aires d'alimentation des Cétacés (Gaskin, 1982). De plus, elle constitue une zone de passage obligatoire pour les éventuelles migrations des différentes espèces de Cétacés entre l'Atlantique et la Méditerranée. Ces observations cétoologiques s'inscrivaient dans une campagne d'étude des vertébrés Tétrapodes marins. Des données ornithologiques (Michelot et Laurent, 1988) et herpétologiques (Tortues marines) (Laurent, 1988), ont été en effet recueillies en relation avec celles sur les Cétacés.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette campagne a été menée par 4 personnes durant le mois de juillet 1986. La stratégie d'étude était de recueillir le maximum d'informations cétoologiques au cours d'une prospection soutenue de la surface marine pendant la clarté du jour, soit 15 à 16 h quotidiennement. Durant ces périodes d'observations, 50 milles environ étaient parcourus (Fig. 1). Les variations des conditions et des efforts d'observation (mauvais temps, manœuvres sur le pont, vitesse non constante) propres à cette

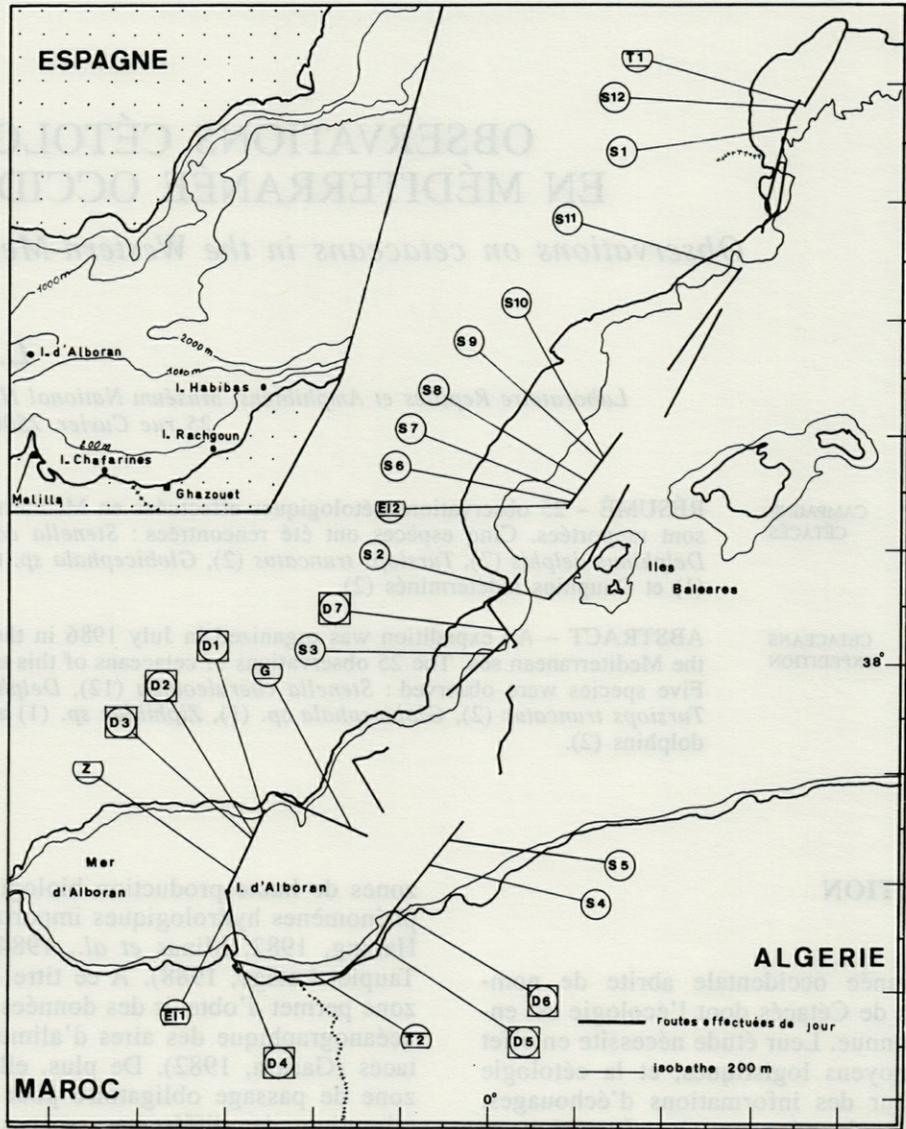


Fig. 1. - Localisation des observations (voir tableau I pour les symboles).

Localization of the records (see table I for the symbols)

stratégie, excluent tout calcul de densité de Cétacés. Seule l'abondance relative des espèces peut être considérée.

III. RÉSULTATS

Nous présentons nos observations selon une liste commentée des espèces rencontrées. Les descripteurs et les localisations des observations sont consignés dans le tableau I et la figure 1.

— Dauphin bleu et blanc, *Stenella coeruleoalba*

12 observations; 8 au nord des Baléares, 4 au sud. Certaines observations (S2 et S12) sont localisées sur des fonds de 100 m (Tabl. I).

— Dauphin commun, *Delphinus delphis*

Les 8 observations de cette espèce, dont celle dans un troupeau de *S. coeruleoalba* (S3, Tabl. I), sont toutes situées au sud des Baléares. 5 sont localisées en deçà de l'isobathe des 200 m, dont 2 (D4 et D5) dans des eaux très côtières (70 à 90 m de fond) qui correspondent à des comportements de chasse.

— Grand Dauphin, *Tursiops truncatus*

Première observation (T1) : les grands Dauphins pratiquaient une pêche en groupe par encerclement de leurs proies et cela sur différents points peu espacés.

Deuxième observation (T2) : 6 grands Dauphins suivaient un chalutier dans son sillage 150 à 200 m en arrière. Ils sondaient souvent par groupe de 2. En surface aucun Poisson ne flottait. Les

Tabl. I. Description des observations
Description of the records

| N° | symbole | date | heure | position | isobathe du lieu d'observation | état de la mer | espèces observées | nombre d'individus | comportements | direction des animaux | remarques |
|----|---------|---------|---------|--|--------------------------------------|--|--|-----------------------|--|--------------------------|---|
| 1 | T1 | 1.7.86 | 19 H 45 | L 42°50' N G 03°40' E | 90 m | calme | Tursiops truncatus | 6 | | | |
| 2 | S1 | 1.7.86 | 23 H 45 | L 42°40' N G 03°35' E | 90 m | belle | Stenella coeruleoalba | ≈ 6 | observés soudainement devant l'étrave | | observation de nuit |
| 3 | S2 | 4.7.86 | 19 H 15 | L 38°36' N G 00°40' E | 400 m | calme | Stenella coeruleoalba | ≈ 12 | déplacement-jeu. Vien- nent rapidement devant l'étrave | | |
| 4 | S3 | 5.7.86 | 9 H 15 | L 38°05' N G 00°00' | 400 m | pas de vent mais houle d'Est | Stenella coeruleoalba Delphinus delphis | ≈ 6 ≈ 1 | s'approchent de l'étrave puis s'éloignent rapi- dement | | association d'un Delphinus à une bande de Stenella |
| 5 | G1 | 7.7.86 | 6 H 50 | L 36°30' N G 01°35' W | 2000 m | agitée | Globicephala sp. | 2 | observés soudainement le long du bateau, l'ont suivis pendant 10 mn | | |
| 6 | D1 | 9.7.86 | 5 H 20 | L 36°37' N G 02°35' W | 200 m | calme | Delphinus delphis | ≈ 6 | viennent un moment devant l'étrave | | |
| 7 | D2 | 9.7.86 | 7 H 00 | L 30°28' N G 02°42' W | 1000 m | calme | Delphinus delphis | 8 | | | |
| 8 | D3 | 9.7.86 | 7 H 30 | L 36°25' N G 02°45' W | 1000 m | calme | Delphinus delphis | ≈ 40 | entourent l'avant du bateau. Au loin, nomb- reux Dauphins visibles | | |
| 9 | Z | 9.7.86 | 11 H 30 | L 36°06' N G 02°55' W | 1000 m | calme | Ziphiidae Sp. | 2 | se déplaçaient côte à côte selon un cap précis. Arrivés près du bateau, s'immer- gent et réapparaîs- sent plus loin. A notre approche, ils sondent. Caudale restée invi- sible | NE | |
| 10 | Ei1 | 12.7.86 | 9 H 35 | L 35°46' N G 03°00' W | 1000 m | peu agitée | Dauphins indéterminés | ≈ 10 | observations lointaines de Dauphins en dépla- cement rapide | W | |
| 11 | D4 | 18.7.86 | 6 H 45 | 4 milles au SE de Mellilla | 70 m | calme | Delphinus delphis | ≈ 15 | en déplacement-chas- se. Viennent à l'étrave du bateau pendant 1/4 d'heure | | Dauphins ac- compagnés de Puffins cen- drés (Calonectris diomedea) |
| 12 | T2 | 21.7.86 | 12 H 20 | 4 milles au NW de Ghazaouet | 80 m | calme | Tursiops truncatus | 6 | | | |
| 13 | D5 | 22.7.86 | 12 H 00 | à 10 milles au NW de l'île de Rachgoun et à 3 milles de la côte | 90 m | calme | Delphinus delphis | ≈ 40 | en chasse active. En- cerclément par groupe de bancs de petits pois- sons dont certains sont récupérés par des oi- seaux marins | | Oiseaux ma- rins : - Goélands ar- gentés -Goélands d'audoin -Puffins cen- drés |
| 14 | D6 | 24.7.86 | 6 H 00 | à 0,5 mille NE des Habibas | 80 m | houle | Delphinus delphis | 8 | viennent à l'étrave puis disparaissent | | |

| N° symbole | date | heure | position | isobathe du lieu d'observation | état de la mer | espèces observées | nombre d'individus | comportements | direction des animaux | remarques |
|------------|------|---------|----------|--------------------------------------|-------------------|----------------------|----------------------------------|---------------|---|---|
| 15 | S4 | 24.7.86 | 13 H 20 | L 36°10' N G 00°43' W | 2200 m | peu agitée | <i>Stenella coeruleoalba</i> | ≈ 10 | restent un moment devant l'étrave puis disparaissent | |
| 16 | S5 | 24.7.86 | 17 H 00 | L 36°25' N G 00°30' W | 2200 m | peu agitée | <i>Stenella coeruleoalba</i> | 1 | en déplacement | SW |
| 17 | D7 | 26.7.86 | 8 H 00 | L 38°18' N G 00°13' E | 150 m | peu agitée | <i>Delphinus delphis</i> | ≈ 15 | viennent devant l'étrave | |
| 18 | Ei2 | 28.7.86 | 4 H 30 | L 39°25' N G 00°55' E | 1000 m | calme | Dauphins indéterminés | 2 | | 28.7.86: 4 tortues <i>Caretta carre- ta</i> observées |
| 19 | S6 | 28.7.86 | 5 H 15 | L 39°26' N G 00°56' E | 1000 m | calme | <i>Stenella coeruleoalba</i> | 4 | | |
| 20 | S7 | 28.7.86 | 6 H 25 | L 39°30' N G 01°00' E | 1000 m | calme | <i>Stenella coeruleoalba</i> | 8 | | |
| 21 | S8 | 28.7.86 | 9 H 45 | L 39°38' N G 01°10' E | 1000 m | calme | <i>Stenella coeruleoalba</i> | 3 | en déplacement | W |
| 22 | S9 | 28.7.86 | 13 H 40 | L 39°48' N G 01°18' E | 1000 m | calme | <i>Stenella coeruleoalba</i> | ≈ 15 | en déplacement | SW |
| 23 | S10 | 28.7.86 | 15 H 00 | L 39°50' N G 01°20' E | 1000 m | calme | <i>Stenella coeruleoalba</i> | ≈ 20 | en déplacement plutôt lent. Certains Dauphins sautent hors de l'eau verticalement en fai- sant une vrille | WSW troupeau scindé en trois petits groupes |
| 24 | S11 | 29.7.86 | 18 H 45 | L 41°26' N G 02°55' E | 1000 m | calme | <i>Stenella coeruleoalba</i> | ≈ 12 | en déplacement | WSW |
| 25 | S12 | 30.7.86 | 17 H 35 | L 42°47' N G 03°32' E | 100 m | très agitée | <i>Stenella coeruleoalba</i> | 3 | sautent dans les vagues, viennent devant l'étrave | SSW |

Dauphins n'avaient aucune attitude de pêche en surface; ils descendaient sûrement sur le fond situé à 60-80 m, chasser devant l'ouverture du chalut. Parmi ces Dauphins se trouvaient 2 gros individus (mâles) dont les dorsales étaient assez caractéristiques. Au bout de 20 mn, le chalutier s'arrêta et remonta son filet. Les premières mailles du filet apparurent et les Dauphins s'en approchèrent alors à environ 4-5 m. Ils sondaient souvent. Le filet fut totalement remonté et seul un gros individu resta à l'arrière du chalutier récupérant de la nourriture jetée par les pêcheurs. Des Goélands leucophaée *Larus cachinnans*, des Goélands d'Audouin *Larus audouinii*, ainsi qu'un Puffin cendré *Calonectris diomedea*, participèrent à la récupération des déchets. A son départ, le chalutier fut suivi un certain temps par ce Dauphin.

— *Globicephala* sp.

Notre unique observation de 2 individus, est située dans le Sud du bassin. Dans le Nord-Est atlantique on peut rencontrer non seulement le Globicéphale noir, *Globicephala melas*, mais aussi le Globicéphale tropical, *G. macrorhynchus* (Nores et Perez, 1988). Ces 2 espèces sont très difficilement discernables en mer. Bien que le Globicéphale tropical n'ait jamais été signalé en Méditerranée, nous préférons, vu le lieu d'observation

proche de Gibraltar, nous limiter pour la détermination au nom de genre.

— *Ziphiidae* sp.

2 individus de 5 m de long environ, ont été observés. L'un avait une coloration beige, marbré de marron sur la partie antéro dorsale, l'autre était noir. A aucun moment nous avons observé leur tête ou leur caudale.

— Dauphins indéterminés

Les 2 observations concernaient des Dauphins de petite taille, *S. coeruleoalba* ou *D. delphis*.

IV. DISCUSSION

A. Les espèces rencontrées

— Dauphin bleu et blanc, *Stenella coeruleoalba*

La confusion entre cette espèce et le Dauphin commun a pu contribuer à sous estimer sa fréquence dans les échouages et les observations à la mer. C'est une espèce qui fréquente l'Atlantique du Nord-Est dans ses eaux tempérées et subtropicales. En Méditerranée elle est très fréquente dans

le bassin Nord occidental depuis les années 1970 (Viale 1980 b). Le nombre d'échouages recensés sur les côtes françaises est passé de 0 en 1971 à 4 en 1973, pour atteindre une dizaine en 1978 (Viale, 1980 b). Le long des côtes espagnoles de ce bassin elle a été considérée (par des données d'échouages) comme rare (Casinos et Vericad, 1976), puis moins rare (Casinos et Filella, 1977) et enfin commune (Duguy *et al.*, 1979). Dans le sud du bassin occidental (Déroit de Gibraltar, Mer d'Alboran) ce Dauphin n'a pas été noté par Aloncle (1964, 1967), Pilleri (1967) et Berthon et Berthon (1984), mais a été observé parfois en bande de plusieurs centaines (Busnel *et al.*, 1968; Pilleri et Knuckey *in* Casinos et Vericad, 1976). Il est signalé en Algérie (Gruvel, 1926) et est représenté dans les échouages sur les côtes occidentales de ce pays (Lloze, 1980) et en Espagne (Rey et Rey, 1979).

— Dauphin commun, *Delphinus delphis*

Cette espèce est abondante dans l'Atlantique du Nord-Est, des côtes sénégalaises jusqu'au sud de la Grande Bretagne (Collet, 1981) ainsi que dans le Déroit de Gibraltar et la Mer d'Alboran (Schmidt, 1923; Aloncle 1964, 1967; Pilleri, 1967; Casinos et Vericad, 1976; Berthon et Berthon, 1984; Bayed et Beaubrun, 1987). Ce Dauphin est souvent signalé en Algérie (Gruvel, 1926; Lloze, 1980). Son statut en Méditerranée Nord occidentale aurait évolué. Il y aurait eu une diminution importante de sa fréquence. Au niveau des côtes d'Espagne (données d'échouages), Casinos et Vericad (1976) le considèrent comme très commun. Aucun échouage ne fut pourtant enregistré entre 1973 et 1976 depuis la frontière française jusqu'à Alicante via les Baléares. Casinos et Filella (1977) proposent alors une modification de son statut. En Méditerranée française, cette espèce est en régression depuis 1950, en 1973 sa population était estimée à 100 000 pour le nord du bassin (Viale, 1980 a) bien que depuis 1970 le taux d'échouage soit constant, 1 à 2 par an sur les côtes françaises de Méditerranée (Viale, 1980 b; Duguy, 1984). Actuellement ce Dauphin est très rare dans cette zone (Viale et Bardin, 1983; Palazzoli, 1983; observations personnelles), mais est très commun en mer Ligurienne et Thyrienne tout le long de l'année (Di Natale, 1983 c). Viale (1977) propose l'hypothèse d'un mouvement saisonnier de la population occidentale qui passerait l'été dans le nord du bassin occidental et l'hiver dans le sud (avec absence dans cette zone en été). Le Dauphin commun est une espèce pélagique et dans l'Atlantique reste au-delà de l'isobathe des 200 m (Duguy et Robineau, 1980) bien qu'il se nourrisse dans cet océan dans des zones comprises entre les isobathes 100 et 200 m et occasionnellement en deçà de l'isobathe des 100 m en hiver (Collet, 1981). En Méditerranée il s'alimente aussi parfois dans des eaux côtières (Viale, 1977). L'ensemble de nos observations es-

tivales dans le sud du bassin occidental va à l'encontre d'une éventuelle migration. Si on considère la répartition des deux espèces d'écologie très proche (*D. delphis* et *S. coeruleoalba*), nos résultats confirment la rareté de *D. delphis* dans le nord du bassin occidental et montre une prépondérance de cette espèce sur *S. coeruleoalba* dans l'extrême sud. Cette situation avait été mise en évidence en Algérie occidentale par des données d'échouages (Lloze, 1980). Le bassin sud occidental pourrait constituer pour *D. delphis* une zone de vie permanente (comportements côtiers) en relation avec l'Atlantique, tandis que pour *S. coeruleoalba*, ce bassin ne serait qu'un lieu de transit migratoire ou de déplacement à partir du bassin Nord occidental.

— Grand Dauphin, *Tursiops truncatus*

Dans cette partie occidentale de la Méditerranée, le grand Dauphin est considéré comme commun le long des côtes d'Espagne (Pilleri, 1967; Casinos et Vericad, 1976; Duguy *et al.*, 1983), du Maroc (Aloncle, 1964, 1967; Berthon et Berthon, 1984; Bayed et Beaubrun, 1987) et d'Algérie occidentale (Lloze, 1980). C'est une espèce néritique et même très littorale (Viale, 1977), mais que l'on peut voir parfois au large sur des fonds supérieurs à 200 m (Dinther, 1982; Di Natale, 1983 a). D'un point de vue stratégie alimentaire, le grand Dauphin est un opportuniste, il n'hésite pas à tirer profit des activités humaines et à s'approcher alors des embarcations de pêche; aux Etats Unis, suivi de crevettiers, alimentation à partir des déchets de poissons rejetés à la mer depuis des bateaux (Leatherwood, 1975). En Méditerranée, Pilleri (1967) mentionne l'observation de deux grands Dauphins tournant autour d'un chalutier dont le chalut était sur le point d'être remonté. Viale (1977) cite de nombreux cas d'arrivées soudaines d'individus autour de chalutiers au moment où le chalut est remonté et des captures accidentelles dans les filets. Nos observations complètent ainsi les données sur le mode d'alimentation du grand Dauphin en méditerranée.

— *Ziphiidae* sp.

En Méditerranée le seul *Ziphiidae* rencontré fréquemment jusqu'à présent est *Ziphius cavirostris* (Bauer, 1978; Di Natale, 1987). C'est le plus commun des *Ziphiidae*, on le trouve dans tous les océans (très hautes latitudes exceptées) (Mitchell, 1975). C'est un animal associé aux eaux profondes, exceptionnellement néritique. Sa coloration évolue avec l'âge, de marron noir chez les jeunes, à marbré de clair chez les femelles âgées, jusqu'à totalement blanc chez les vieux mâles (Leatherwood *et al.*, 1982). Une seule autre espèce a été notée en Méditerranée, elle correspond à une seule observation d'un individu de *Mesoplodon densirostris* échoué en 1980 le long des côtes espagnoles (Casinos et Filella, 1981).

B. Absence d'observation du Rorqual commun, *Balaenoptera physalus*

Il est intéressant de noter qu'aucune observation de cette espèce n'a été réalisée sur les 500 milles environ de prospection localisés dans le domaine océanique (isobathe 200 m), alors que quelques dizaines de milles au large des côtes françaises à l'est de Marseille permettent d'observer ces Rorquals avec une probabilité située entre 0,5 et 1 (même période, même type de conditions météorologiques) (observations personnelles). Cette situation peut conforter l'existence d'une structure océanographique très caractéristique pour l'aire d'alimentation méditerranéenne du seul Mysticète qui soit fréquent dans cette mer.

C. Richesse cétoologique

Au cours de ce transect aller retour, Golfe du Lion-Mer d'Alboran, deux espèces ont été rencontrées au nord des Baléares (10 observations) contre 5 au sud (15 obs.) (Fig. 1). Cette diversité spécifique de la partie sud occidentale de la Méditerranée doit être liée aux conditions hydrobiologiques qui la caractérisent.

D. Recherches futures

Les Cétacés constituent les éléments des derniers maillons de nombreux réseaux trophiques dans l'écosystème pélagique méditerranéen. Leurs rôles et leur importance dans l'écosystème sont actuellement peu connus. L'obtention de ces données est tributaire de la connaissance des tailles des populations et des facteurs qui conditionnent leur répartition. La compréhension de cette répartition spatio-temporelle nécessite des études de terrain tenant en considération, les conditions hydrologiques et hydrobiologiques très localisées du milieu et les comportements des cétacés observés.

REMERCIEMENTS — J'exprime toute ma gratitude aux coéquipières et au coéquipier de cette campagne : F. Jarret, I. Laurent et J.L. Michelot, sans qui cette étude n'aurait pu se réaliser. Je remercie le Référé anonyme pour les critiques du manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

- ALONCLE H., 1964. Premières observations sur les petits cétacés des côtes marocaines. *Bull. Inst. Pêches Marit. Maroc* 12 : 21-42.
- ALONCLE H., 1967. Deuxième note sur les petits cétacés de la baie Ibéro-marocaine. *Bull. Inst. Pêches Marit. Maroc* 15 : 33-44.
- BAUER V.K., 1978. Cuvier's Schhabelwal *Ziphius cavirostris*, Cuvier, 1823, imostlichen Mittelmeer. *Ann. Naturhistor. Mus. Wien* 81 : 267-272.
- BAYED A. et P. Ch. BEAUBRUN, 1987. Les mammifères marins du Maroc : inventaire préliminaire. *Mammalia* 51 (3) : 437-446.
- BERTHON D. et S. BERTHON, 1984. Compte rendu de l'expédition Balbuzard sur les côtes méditerranéennes du Maroc. *L'oiseau et R.F.O.* 54 : 201-213.
- BUSNEL R.G., G. PILLERI et F.C. FRASER, 1968. Notes concernant le Dauphin *Stenella styx*, Gray, 1846. *Mammalia* 32 (2) : 192-203.
- CASINOS A. et S. FILELLA, 1977. Les cétacés de la Méditerranée espagnole : état actuel de nos connaissances. *Rapp. C.I.E.S.M.* 24 (5) : 31-33.
- CASINOS A. et S. FILELLA, 1981. A specimen of *Mesoplodon densirostris* (Cetacea, Hyperooodontidae) stranded on the Spanish Mediterranean littoral. *Saûg. Mitt.* 4 : 61-67.
- CASINOS A. et J.R. VERICAD, 1976. The cetaceans of the Spanish coasts : a survey. *Mammalia* 40 (2) : 267-289.
- COLLET A., 1981. Biologie du Dauphin commun *Delphinus delphis* L. en Atlantique du nord est. Thèse Doct. 3^e cycle, Univ. Poitiers.
- DI NATALE A., 1983 a. Distribution of the Bottlenosed Dolphin, *Tursiops truncatus* (Montagu), in the Italian sea. *Rapp. C.I.E.S.M.* 28 (5) : 193-194.
- DI NATALE A., 1983 b. New information about the pilot Whale, *Globicephala melaena*, in the central Mediterranean Sea. *Rapp. C.I.E.S.M.* 28 (5) : 195-196.
- DI NATALE A., 1983 c. Distribution, frequency and biology of the common Dolphin, *Delphinus delphis* in the central Mediterranean Sea. *Rapp. C.I.E.S.M.* 28 (5) : 199-200.
- DI NATALE A., 1983 d. Striped Dolphin, *Stenella coeruleoalba* in the Central Mediterranean Sea. *Rapp. C.I.E.S.M.* 28 (5) : 201-202.
- DI NATALE A., 1983 e. Goosebeaked whale, *Ziphius cavirostris*, and Rough-toothed Dolphin *Steno bredanensis*, in the Italian Seas. *Rapp. C.I.E.S.M.* 28 (5) : 203-204.
- DI NATALE A., 1987. Baleines, Dauphins, Marsouins et phoques in Fischer, W.; M.L. Bauchot et M. Schneider, fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche; Méditerranée et Mer Noire. Volume II. Vertébrés, Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture, Rome : 1440-1472.
- DI NATALE A. et A. MANGANO, 1985. Large Whales in the central Mediterranean Sea : schools size. *Rapp. C.I.E.S.M.* 29 (8) : 157-158.
- DINTHER C., 1982. Distributions des grands pélagiques autour de la Corse. Campagne de prospections aériennes 1980. Science et Pêche, *Bull. Inst. Pêches marit.* 322 : 1-14.
- DUGUY R., 1984. Les Cétacés in Atlas des Mammifères sauvages de France. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères : 235-261.
- DUGUY R., A. CASINOS, A. DI NATALE, S. FILELLA, F. KTARI-CHAKROUN, R. LLOZE et D. MARCHESSAUX, 1983. Répartition et fréquence des

- Mammifères marins en Méditerranée. *Rapp. C.I.E.S.M.* **28** (5) : 223-230.
- DUGUY R., A. CASINOS et S. FILLELA, 1979. Note sur la biologie de *Stenella coeruleoalba* dans le bassin occidental de la Méditerranée. *Rapp. C.I.E.S.M.* **25/26** (10) : 137-139.
- DUGUY R. et D. ROBINEAU, 1982. Guide des mammifères marins d'Europe. Delachaux et Niestlé, Paris, 200 p.
- DUGUY R. et D. VALLON, 1977. Le Rorqual commun *Balaenoptera physalus* en Méditerranée occidentale : état actuel des observations. *Rapp. C.I.E.S.M.* **24** (5) : 21-24.
- FARENC P., 1982. Les Cétacés en Méditerranée. Thèse vétérinaire, Toulouse, 94 p.
- GASKIN D.E., 1982. The ecology of whales and dolphins. Edited by Heinemann, London and Exeter, New Hampshire : 459 p.
- GIORDANO A., 1983. Recensement et observations en milieu naturel de *Stenella coeruleoalba* dans la Méditerranée nord occidentale en conditions hivernales et printanières. *Rapp. C.I.E.S.M.* **28** (5) : 209-210.
- GIORDANO A., 1984. Ecoéthologie de *Stenella coeruleoalba* dans le bassin Liguro-Provençal. *J. Rech. Oceanogr.* **9** (3) : 123-127.
- GIORDANO A., 1985. Création d'un fichier « Cétacés de Méditerranée » et premiers résultats du traitement cartographique de leur répartition. *Rapp. C.I.E.S.M.* **29** (8) : 153-155.
- GIORDANO A., 1986. Nouvelles données sur *Balaenoptera physalus* en Méditerranée occidentale. *Rapp. C.I.E.S.M.* **30** (2) : 244.
- GRUVEL A., 1926. Les pêches maritimes en Algérie. Société d'Éditions Géographiques, Maritimes et Coloniales, Paris : 164 p.
- LAURENT L., 1988. Observations pélagiques de la Caouanne, *Caretta caretta* Linnaeus (*Cheloniidae*) en Méditerranée occidentale. *Bull. Soc. Herp. Fr.* **45** : 9-16.
- LEATHERWOOD S., 1975. Some observations of the feeding behavior of Bottle-Nosed Dolphins (*Tursiops truncatus*) in the northern Gulf of Mexico. *Mar. Fish. review* **37** (9) : 10-16.
- LEATHERWOOD S., R.R. REEVES, W.F. PERRIN and W.E. EWANS, 1982. Whales, dolphins and porpoises of the Eastern North Pacific and Adjacent Arctic waters. A guide to their identification. NOAA Technical Report NMFS Circular 444 : 245 p.
- LLOZE A., 1980. Les échouages des Cétacés sur la côte oranaise. *Bull. Soc. Géol. Archéol. Oran* : 47-50.
- MICHELOT J.L. et L. LAURENT, 1988. Observations estivales d'Oiseaux marins en Mer Méditerranée occidentale. *L'Oiseau et R.F.O.* **58** (1) : 18-27.
- MILLOT C., 1985. Some features of the Algerian current. *J. Geophys. Res.* **90** (4) : 7169-7176.
- MINAS H.J., B. COSTE et M. MINAS, 1984. Océanographie du détroit de Gibraltar et des parages annexes. *Le Courrier du CNRS* **57** : 10-17.
- MITCHELL E., 1975. Review of biology and fisheries for small Cetaceans. *J. Fish. Res. Board Can.* **32** (7) : 875-1242.
- NORES C. and C. PEREZ, 1988. Overlapping range between *Globicephala macrorhynchus* and *Globicephala melaena* in the northeastern Atlantic. *Mammalia* **52** (1) : 51-55.
- PALAZZOLI I., 1983. Note préliminaire : étude des Cétacés dans le bassin Liguro-provençal par observations directes à la mer. *Rapp. C.I.E.S.M.* **28** (5) : 217-218.
- PHILIPPE M. and L. HARANG, 1982. Surface temperature fronts in the Mediterranean sea from infrared satellite imagery in Hydrodynamics of semienclosed Seas, J.C.J. Nihoul Ed., Elsevier S.P.C. Amsterdam : 91-128.
- PILLERI G., 1967. Du comportement de quelques Cétacés en Méditerranée occidentale. *Vie Milieu* **18 A** : 355-373.
- PILLERI G. et O. PILLERI, 1987. Records of cetaceans in the Mediterranean Sea and north Atlantic Ocean in the period 1982-1986. Investigations on Cetacea, ed. G. Pilleri, **20** : 267-280.
- RAGA J.A., M.A. RADUAN y C. BLANCO, 1985. Contribucion al estudio de la distribucion de cetaceos en el Mediterraneo y Atlantico ibérico. *Miscellanea zoologica* **9** : 361-366.
- REY J.C. y J.M. REY, 1979. Cetaceos verados en la costa surmediterranea espanola, mar de Alboran, durante los anos 1975, 1976 y 1977. *Bol. R. Soc. Espanola Hist. Nat. (Biol)* **77** : 505-510.
- SCHMIDT J., 1923. Consumption of fish by porpoises. *Nature* **112** : 902.
- TAUPIER-LETAGE I., 1988. Biodynamique du bassin algérien. Estimation de la réponse biologique à certaines structures hydrodynamiques de moyenne échelle par télédétection (AVHRR et CZCS) et mesure *in situ*. Thèse Doct. Univ. spécialité Océanographie, Aix Marseille II : 119 p.
- VIALE D., 1977. Ecologie des Cétacés en Méditerranée nord occidentale; leur place dans l'écosystème; leur réaction à la pollution marine par les métaux. Thèse Doct. Etat, Univ. Paris VI : 310 p.
- VIALE D., 1980 a. Les modifications du peuplement de Cétacés de Méditerranée occidentale. Journées Etud. Systém. et Biogéogr. Médit. - Cagliari, C.I.E.S.M. (1980) : 39-44.
- VIALE D., 1980 b. Stratégies écologiques chez les Cétacés. In : Recherches d'écologie théorique, R. Barbault, P. Blandin et J.A. Meyer (Eds), Maloigne, Paris : 209-216.
- VIALE D. et J.P. BARDIN, 1983. Recensement de Cétacés par observation visuelle à partir d'un bateau de ligne entre les côtes françaises et corses. *Rapp. C.I.E.S.M.* **28** (5) : 215-216.
- VIALE D., C. MORIAZ, I. PALAZZOLI, A. VIALE et C. VIALE, 1986. Repérage aérien de Cétacés en mer Ligure. *Rapp. C.I.E.S.M.* **30** (2) : 245.
- VIALE D., J.N. DE CRESCENZO, I. ERLICH et A.M. ISETTI, 1988. Cétacés en Méditerranée orientale : campagnes cétoorient sur N/o le Suroit IFREMER, 1986. *Rapp. C.I.E.S.M.* **31** (2) : 289.

Reçu le 13 octobre 1989; received October 13, 1989
 Accepté le 26 octobre 1990; accepted October 26, 1990.

COMPLÉMENT À L'INVENTAIRE FAUNISTIQUE DES ASCIDIES DU BENTHOS ROCHEUX DE BANYULS-SUR-MER

*Complementary data on the ascidian fauna of rocky bottoms
off Banyuls-sur-Mer*

F. LAFARGUE et A. FIALA-MEDIONI

Université P. et M. Curie, Laboratoire Arago, UA 117 C.N.R.S., Banyuls-sur-Mer, France

ASCIDIES
INVENTAIRE
BENTHOS ROCHEUX

RÉSUMÉ – Une liste de 17 espèces d'Ascidies des côtes rocheuses de Banyuls-sur-Mer complète celle d'une publication antérieure (Fiala-Médioni, 1974). La localisation et la période de reproduction sont indiquées.

ASCIDIANS
ROCKY BOTTOMS
DATA

ABSTRACT – A list of 17 species of Ascidiaceans of the rocky shore of Banyuls-sur-Mer has been made to complete a previous work (Fiala-Médioni, 1974). Data specify their localization and their period of reproduction.

Ce travail complète la liste des Ascidies du benthos rocheux de Banyuls-sur-Mer (Fiala-Médioni, 1974). Il s'agit d'espèces le plus souvent rares, récemment décrites ou non. *Clavelina sabbadini* Brunetti est nouvelle pour la région de Banyuls et pour la France. D'autres espèces ont fait l'objet d'une mise à jour de nomenclature : changement de genre, établissement de nouvelles synonymies. La classification et la nomenclature adoptées sont celles de Berrill (1950). La liste des Didemnidae suit l'ordre évolutif présumé, les premières espèces étant considérées comme les plus primitives (Lafargue et Wahl, 1987).

Le nombre total d'espèces d'Ascidies récoltées dans les fonds rocheux de Banyuls-sur-Mer qui était de 54 en 1974 est actuellement de 65.

APLOUSOBRANCHES

Clavelinidae Forbes et Hanley, 1848

1. *Clavelina sabbadini* Brunetti, 1987

Clavelina sabbadini Brunetti, 1987 p. 105.

Ile Grosse dans la frange infralittorale; 1er m de profondeur. Rare. Immature en octobre

Polyclinidae Milne-Edwards, 1890

2. *Pseudodistoma crucigaster* Gaill, 1972

Pseudodistoma crucigaster Gaill, 1972 a p. 37; 1972 b, p. 300

Dans les 15 premiers m; Sphinx, Cap Béar (devant la grotte). Peu fréquent; larves en janvier.

3. *Polyclinella azemai* Harant, 1930

Polyclinella azemai Harant, 1930 a p. 418; Harant 1930 b p. 254; Harant 1930 b p. 254. Harant et Vernières p.77.

Rare; grotte du Cap Doune (sortie) près du zéro. Gonades et larves en juin.

4. *Aplidium lacteum* Huitfeldt, 1886 var. *morta-laense*

Brément, 1913, p. 1; Harant 1930 b p. 267; Harant et Vernières 1933 p. 84.

Rare, roches de Torrelles à 32 m de profondeur. Immature en août.

Didemnidae Verrill, 18715. *Lissoclinum perforatum* (Giard, 1872)

Leptoclinum perforatum Giard, 1872, p. 152; *Diplosoma pseudoleptoclinum* Von Drasche, 1883; *Lissoclinum argyllense* Millar, 1950 p. 389; pars *Lissoclinum pseudoleptoclinum* Harant, 1927 p. 221; Harant 1930 b p. 287-288; Harant et Vernières, 1933 p. 74 et p. 15, fig. 20; *Didemnum perforatum* Harant et Vernières, 1933 p. 69 et p. 67, fig. 77; *Lissoclinum pseudoleptoclinum* Pérès 1959, p. 303; Pérès, 1948, p. 60; Pérès, 1952, p. 41; *Lissoclinum argyllense* Lafargue, 1968, p. 422; 1975 c, p. 292; *Lissoclinum argyllense* Médioni, 1970 p. 45; Fiala-Médioni, 1974 p. 198; Lafargue et Wahl, 1987 p. 5; Fréquente dans les 40 1er m de profondeur. Cap Béar, Cap Oullestreil, le Sphinx, les Elmes, le port, l'île Grosse, Cap l'Abeille, les Lloses, Cap Rédéris. Gonades et larves toute l'année chez 80% des colonies.

6. *Diplosoma spongiforme* (Giard, 1872)

Astellium spongiforme Giard, 1872 p. 157; *Diplosoma spongiforme* Lahille, 1890 p. 123; *Diplosoma chamaeleon* Von Drasche, 1883 p. 40; *Lissoclinum cupuliferum* Kott 1952 p. 79; *Diplosoma cupuliferum* Lafargue, 1968 p. 413; *Diplosoma cupuliferum* Fiala-Médioni, 1974 p. 199; *Diplosoma spongiforme* Lafargue et Wahl, 1987 p. 8; Du Cap Béar au Cap Peyrefitte; entre 0 et 40 m. Gonades en février, et, d'avril à septembre; larves abondantes en juin et juillet.

7. *Polysyncraton haranti* Lafargue, 1975

Polysyncraton haranti Lafargue, 1975 a p. 154
pars *Lissoclinum batailloni* Harant, 1927 p. 221 (paratype)

pars *Lissoclinum batailloni* Pérès, 1959 p. 302

Polysyncraton haranti Lafargue et Wah, 1987 p. 9

Espèce de l'étage circalittoral. Rare, à partir de 35 m sur *Eunicella stricta*. Cap Rédéris, Roches de Toreilles. Larves en octobre, novembre.

8. *Didemnum drachi* Lafargue, 1975

Didemnum drachi Lafargue 1975 b p. 179; Lafargue et Wahl, 1987 p. 12; Vit à des profondeurs supérieures à 20 m. Roches de Toreilles, Cap Béar, Cap l'Abeille, Cap Rédéris. Larves en mai, juin, juillet, août.

9. *Didemnum peyrefittense* Brément, 1913

Didemnum (Leptoclinum) peyrefittensis Brément 1913 p. 1; *Didemnum peyrefittense* Harant, 1927 p. 218; 1930 p. 282; Harant et Vernières, 1933 p. 72; Lafargue et Wahl, 1987 p. 14.

Etage circalittoral (profondeur supérieure à 20 m)

Roches de Toreilles, Cap Béar, Cap l'Abeille, Cap Rédéris. Larves de mars à novembre.

10. *Didemnum commune* (Della Valle, 1877)

Leptoclinum commune Della Valle, 1877 p. 46; Von Drasche, 1883 p. 34; *Didemnum commune* Lafargue et Wahl, 1987 p. 14

Espèce sciaphile présente dans les hauts niveaux, près du zéro. Abondante dans les grottes et tunnels battus. Sphinx, Cap Béar, Cap Rédéris. Larves en avril, mai, juin, juillet, août.

11. *Didemnum granulosum* (von Drasche, 1883)

Leptoclinum granulosum Von Drasche, 1883 p. 35; *Didemnum granulosum* Lafargue et Wahl 1987 p. 14.

Port de Banyuls (0-6 m). Larves en mai.

12. *Didemnum coccineum* (Von Drasche, 1883)

Leptoclinum coccineum Von Drasche, 1883 p. 34; *Didemnum grassei* Harant 1930 b p. 278; *Didemnum podidoniae* Médioni, 1970 p. 32;

Didemnum coccineum Lafargue et Wahl, 1987 p. 16.

Cap l'Abeille (3-4 m); Sphinx (8-10 m); Cap Rédéris (20-25 m). Abondante d'avril à juillet sur souches de Posidonies; microcavités zone superficielle; fonds coralligènes. Zoïdes mûrs en mars avril. Larves mai, juin, juillet, août.

13. *Didemnum amourouxi* Lafargue, 1976

Didemnum amourouxi Lafargue, 1976 p. 268; Lafargue et Wahl 1987 p. 16

Coralligène 30 m. Cap l'Abeille. Gonades et larves en avril.

14. *Didemnum coriaceum* (von Drasche, 1883)

Leptoclinum coriaceum von Drasche, 1883 p. 35

Didemnum helgolandicum Michaelsen, 1921 p. 118; Fiala-Médioni 1974 p. 197.

Didemnum coriaceum Lafargue et Wahl, 1987 p. 16

Espèce fréquente du Cap Béar au Cap Rédéris. Testicules en avril, 25% des colonies avec go-

nades, 25 % avec des larves en mai. Ce pourcentage s'élève en juin, puis diminue de juillet à octobre.

15. *Didemnum maculosum* (Milne-Edwards, 1841)

Leptoclinum maculosum Milne Edwards, 1841 p. 297; *Didemnum candidum* Médioni, 1974 p. 197; *Didemnum maculosum* Lafargue et Wahl, 1987 p. 18.

Ubiquiste. Prédomine sur les vieux Bryozoaires recouvrant les *Eunicella stricta* sur les fonds rocheux entre 10 et 28 m, du Cap Béar au Cap Réderis. Janvier, février : quelques colonies avec gonades et larves; mars à octobre : la proportion des colonies mûres contenant des larves est plus élevée. Elle atteint son maximum au printemps (70 %); colonies immatures en novembre et décembre.

16. *Didemnum protectum* (Daumézou, 1908)

Leptoclinum protectum Daumézou, 1908 p. 286; *Didemnum protectum* Harant, 1927 p. 218; Harant et Vernières, 1933 p. 72; Lafargue et Wahl 1987 p. 18.

Roches de Toreilles à 32 m sur les Cystoseires. Gonades et larves en mars et mai.

PHLEBOBRANCHES

Cionidae Lahille, 1887

17. *Ciona edwardsi* (Roule, 1886)

Pleurociona edwardsi Roule, 1886 p. 240; pars Lahille, 1890 p. 271; pars Harant et Vernières, 1933 p. 52; pars Salfi, 1932 p. 320; Fiala-Médioni, 1974, p. 200; *Ciona edwardsi* Copello *et al.* 1981 p. 243.

Espèce du coralligène remontant dans les fissures de roche à l'île Grosse (10-40 m). Gonades mûres en septembre.

BIBLIOGRAPHIE

BERRILL N.J., 1950. The Tunicata with an account of the British species. Ray Society, London : 1-354.

BREMENT E., 1913. La présence en Méditerranée d'une variété de l'*Aplidium lacteum* Huitfeld, Synascidie arctique et sub-arctique. *Bull. Inst. océanogr. Monaco* 269 : 1-11.

BRUNETTI R., 1987. Species of *Clavelina* in the Mediterranean sea. *Ann. Inst. Oceanogr. Paris* 63 (2) : 101-118.

COPELLO M., L. DEVOS, F. LAFARGUE, 1981. *Ciona edwardsi* (Roule, 1886) espèce littorale de Méditerranée distincte de *Ciona intestinalis* Linné, 1767. *Vie Milieu* 31 (3-4) : 243-253.

DAUMEZON G., 1908. Contribution à l'étude des Synascidies du golfe de Marseille. *Bull. sci. France et Belgique* 42 (sér. 6) 2 : 269-432.

DELLA VALLE A., 1987. Contribuzioni alla storia naturale delle Ascidie composte del golfo di Napoli. *Napoli Tip. Comuni* : 1-48.

FIALA-MEDIONI A., 1974. Ascidies du benthos rocheux de Banyuls-sur-Mer. Inventaire faunistique et notes écologiques. *Vie Milieu* 24 (1B) : 193-207.

GAILL F., 1972 a. Répartition du genre *Pseudistoma* (Tuniciers) : description de deux espèces nouvelles. *Cah. Biol. mar.* 13 : 37-47.

GAILL F., 1972 b. Morphologie comparée de la glande pylorique chez quelques Aplousobranches (Tuniciers). *Arch. Zool. exp. gén.* 113 : 295-307.

GIARD A.M., 1872. Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies. *Archs. Zool. exp. gén.* 1 (sér. 1) : 501-704.

HARANT H., 1927. La faune ascidiologique de Banyuls et de Cette. *Ann. Inst. océanogr. Monaco* 4 : 209-251.

HARANT H., 1930 a. Une Synascidie nouvelle : *Polyclinella azemai* n. g. n. sp. *Bull. Soc. zool. France* : 418-425.

HARANT H., 1930 b. Contribution à l'histoire naturelle des Ascidies et de leurs parasites. *Ann. Inst. océanogr. Paris n.s.* 8 : 229-384.

HARANT H., P. VERNIERES, 1933. Tuniciers. *In* Faune de France, Lechevalier, Paris 27 : 1-99.

KOTT P., 1952. Observations on compound Ascidiens of the Plymouth area, with descriptions of two species. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 31 : 65-83.

LAFARGUE F., 1968. Les peuplements sessiles de l'archipel de Glénan. II. Les Didemnidae. Systématique. Ecologie. *Vie Milieu* 19 (2A) : 353-446.

LAFARGUE F., 1975 a. Révision taxonomique des Didemnidae des côtes de France. (Ascidies Composées). Les espèces de Banyuls-sur-Mer. Genre *Polysyncratoron*. *Vie Milieu* 25 (1A) : 133-164.

LAFARGUE F., 1975 b. Révision taxonomique des Didemnidae des côtes de France (Ascidies Composées). Description des espèces de Banyuls-sur-Mer. Genre *Didemnum*. Première partie : larves à trois ventouses. *Ann. Inst. océanogr. Paris* 51 (2) : 173-194.

LAFARGUE F., 1975 c. Révision taxonomique des Didemnidae des côtes de France (Ascidies Composées). Description des espèces de Banyuls-sur-Mer. Genre *Lissoclinum* et genre *Diplosoma*. *Vie Milieu* 25 (2A) : 289-309.

LAFARGUE F., 1976. Révision taxonomique des Didemnidae des côtes de France (Ascidies Composées). Les espèces de Banyuls-sur-Mer. Genre *Didemnum*. Deuxième partie : Larves à deux ventouses. *Ann. Inst. océanogr. Paris* 52 (2) : 259-281.

LAFARGUE F., W. WAHL, 1987. The Didemnid Ascidian Fauna of France. *Ann. Inst. océanogr. Paris* 63 (1) : 1-46.

LAHILLE F., 1890. Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. Lagarde et Sebillé, Toulouse, 330 p.

MEDIONI A., 1970. Ascidies du benthos rocheux de Banyuls-sur-Mer. Didemnidae (Ascidies Composées). *Vie Milieu* 21 (1A) : 25-48.

MICHAELSEN W., 1921. Die Botrylliden und Didemniden der Nordsee und der zur Ostsee führenden Meeresgebieten. *Wiss. Meer. Komm. wiss. Unters. deutsch. Meere* (Abt Helgoland) 14 : 97-124.

MILLAR R.H., 1950. *Lissoclinum argyllense* n. sp., a new ascidian from Scotland. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 29 : 289-292.

MILNE-EDWARDS H., 1841. Observations sur les Ascidies composées des côtes de la Manche. *Mém. Acad. Sci. Paris* 18 : 217-326.

PERES J.M., 1948. Notes sur deux espèces d'Ascidies du golfe de Marseille. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille* 8 (2/3) : 54-61.

PERES J.M., 1952. Ascidies de la roche littorale Corse. *Rec. Trav. Sta. mar. Endoume* 6 (2) : 35-43.

PERES J.M., 1959. Campagne de la « Calypso » en mer d'Alboran et dans la baie Ibero marocaine (1958). I. Ascidies. *Ann. Inst. océanogr. Paris* 37 (4) : 295-313.

ROULE L., 1886. Révision des espèces de Phallusiadées des côtes de Provence. *Rec. zool. Suisse* 3 : 209-259.

SALFI M., 1932. Gli ascidiacei del golfo di Napoli. *Pubbl. Staz. zool. Napoli* 11 : 293-360.

VON DRASCHE R., 1883. Die Synascidien der Bucht von Rovigno (Adria) Wien : 1-41.

Reçu le 26 septembre 1988; received September 26, 1988
 Accepté le 6 octobre 1988; accepted October 6, 1988

16. *Dicranum protectum* (Daudin, 1808)
 L'ascidiaceum protectum Daudin, 1808
 p. 280; *Dicranum protectum* Harant, 1937 p. 218
 Harant et Verrières, 1933 p. 72; Lafargue et Wahl
 1987 p. 13.
 Roches de Torilles à 32 m sur les Cystoseires.
 Gonades et larves en mars et mai.

PHÉROGARANQUES
 Clavelin Lafargue, 1987
 17. *Ciona edwardsi* (Roule, 1886)
 Phallusiadée Edwardsi Roule, 1886 p. 240; pars
 Lafargue, 1980 p. 271; pars Harant et Verrières,
 1933 p. 52; pars Salis, 1932 p. 320; Fiala-Médio-
 ni, 1974 p. 200; *Ciona edwardsi* Clavelin et al.
 1981 p. 243.
 Espèce de clavelin remontant dans les fa-
 ques de rochers à l'étiage (10-40 m). Gonades
 mâles en septembre.

BIBLIOGRAPHIE
 BERRILL N.J., 1950. The Tunicata with an account of
 the British species. Ray Society, London : 1-324.
 CLAVELIN E., 1917. La présence en Méditerranée
 d'une variété de l'*Apollonia lacunosa* Hentschel, Synas-
 cidie arctique et sub-arctique. *Bull. Inst. océanogr.*
 Monaco 209 : 1-11.
 BRUNETTI R., 1987. Species of Clavelin in the Me-
 diterranean sea. *Ann. Inst. océanogr.* Paris 63 (2) :
 101-118.

VIE ET MILIEU : Volume 41

TABLE DES MATIÈRES – Table of contents

| | |
|--|-----|
| F. AMAT, P.P. ILLESCAS, J. FERNANDEZ. Brine schrimp <i>Artemia</i> parasitized by <i>Flamingolepis liguloides</i> (Cestoda, Hymenolepididae) cysticercoïds in Spanish Mediterranean salterns. Quantitative aspects..... | 237 |
| TH. BALOPOULOS, E.J. PAPAGEORGIOU. Water masses and flow features in the North Euboikos Gulf (Eastern Mediterranean Sea) : an initial assessment..... | 169 |
| D. BELLAN-SANTINI, S. RUFFO. Un nouveau Talitridae de Corse : <i>Talorchestia ugoïinii</i> n. sp. (Crustacea Amphipoda) A new Talitridae of Corsica island : <i>Talorchestia ugoïinii</i> n. sp. (Crustacea, Amphipoda) ... | 189 |
| J.Y. BODIOU, P. ALBERT. Le Méïobenthos des sables fins infralittoraux de Banyuls-sur-Mer : données quantitatives <i>The meiobenthos of infralittoral fine sands off Banyuls-sur-Mer : quantitative data</i> | 11 |
| F. DE BOVEE. Identification des stades juvéniles de <i>Dorylaimopsis mediterranea</i> (Nematoda, Comesomatidae) <i>Identification of juvenile stages of Dorylaimopsis mediterranea (Nematoda, Comesomatidae)</i> | 87 |
| R. BRUNETTI, MP. MARIN, M. BRESSAN, M. ZORDAN & A. SOGGIA. Effects of the chelating agent Nitriolotriacetic acid (NTA) on the toxicity of metals (Cd, Cu, Zn and Pb) in the Sea Urchin <i>Paracentrotus lividus</i> Lmk | 39 |
| R. BRUNETTI. <i>Pycnoclavella taureanensis</i> n. sp. (Ascidacea) from the Mediterranean sea..... | 245 |
| H. CAGNIANT, X. ESPADALER & P. COLOMBEL. Biométrie et répartition de quelques populations d' <i>Aphaenogaster</i> (suprasp.) <i>Senilis</i> (hyménoptères formicidae) du Bassin méditerranéen Occidental et du Maroc. <i>Biometrical features and distribution of some population of Aphaenogaster (suprasp.) senilis (Hymenoptera, formicidae) from the Western Mediterranean area and Morocco</i> | 61 |
| P. CALS, J. CALS-USCIATI. Polarité et latéralité des plaques épidermiques palléales chez l'adulte du Cirripède Verrucomorphe Bathyal <i>Verruca trisulcata</i> Polarity and laterality of the pallean plates in the deep-sea adult of the Verrucomorph Cirripedia <i>Verruca</i> | 223 |
| R. CAPACCIONI-AZZATI. <i>Lumbrineris cingulata</i> (Polychaeta, Lumbrineridae) et <i>Scolecopsis mesnili</i> (Polychaeta, Spionidae) en Méditerranée <i>Lumbrineris cingulata (Polychaeta, Lumbrineridae) and Scolecopsis mesnili (Polychaeta, Spionidae) new species for the Mediterranean</i> | 55 |
| J.C. DUMON & Y. LAPAQUELLERIE. Constituants minéraux majeurs des Algues et Phanérogames marines du Bassin d'Arcachon (Façade Méridionale Atlantique de la France) <i>Major mineral constituents in algae and marine phanerogams of Arcachon Bay (Southern front of the French Atlantic)</i> | 1 |
| A. GALLISSIAN, L. BIGOT. Les communautés d'Oligochètes Lumbricidae et d'Arthropodes ripicoles des interfaces air-eau-sol de la retenue de Castillon (Haut Verdon, Alpes de Haute-Provence) <i>Riparian Oligochaeta and Arthropoda communities inhabiting air-water-soil interfaces of the Castillon Reservoir (upper Verdon, Alpes de Haute-Provence)</i> | 179 |

| | |
|--|-----|
| J.C. JOYEUX, J.L. BOUCHEREAU, J.A. TOMASINI. La reproduction de <i>Gobius niger</i> Linné, 1758 (Pisces, Gobiidae) dans la lagune de Mauguio – France : RGS, Fécondité, Ponte, Œufs et Larves. <i>Data about reproduction of Gobius niger Linné, 1758 (Pisces, Gobiidae) in Brackish Lagoon of Mauguio – France GSR, Fecundity, Spawning, Eggs and Larvae</i> | 97 |
| F. LAFARGUE, A. FIALA-MEDIONI. Complément à l'inventaire faunistique des Ascidies du benthos rocheux de Banyuls-sur-mer <i>Complementary data on the ascidian fauna of the rocky bottoms off Banyuls-sur-mer</i> | 271 |
| C. LARDICCI. Le peuplement de Polychètes d'un petit bassin saumâtre de l'île d'Elbe (Mer Méditerranée) <i>Polychaetes assemblages of a small brackish basin in Elba island (Mediterranean Sea)</i> | 195 |
| L. LAURENT. Observations céatologiques en Méditerranée Occidentale. <i>Records of cetaceans in the Western Mediterranean sea</i> | 263 |
| M. LEPETIT, S. LORANCHET, P. GILLET, J.M. MARION. Un logiciel de traitement des histogrammes de structure de population par la méthode des différences logarithmiques de Bhattacharya. <i>Program for analysis of population structure histograms using Bhattacharya's method of logarithmic differences</i> | 127 |
| T. LODE. Exploitation des milieux et organisation de l'espace chez deux Mustélides européens : la Fouine et le Putois <i>Environment exploitation and space organization of two european Mustelids : Stone Marten and Polecat</i> | 29 |
| J.Y. MARINARO. Croissance de la Sole de sable <i>Solea (Pegusa) theophilus</i> (Poissons-Soléides) sur la Côte du Roussillon (France). <i>Growth of sand sole Solea (Pegusa) theophilus (pisces-soleidae) from the coast of Roussillon (France)</i> | 141 |
| M. MARTOJA, M. TRUCHET. Etude histo-analytique de l'intoxication par l'argent chez deux Mollusques d'eau douce, <i>Dreissena polymorpha</i> et <i>Viviparus viviparus</i> <i>Histoanalytical study of silver intoxication in two freshwater mollusc, Dreissena polymorpha and Viviparus viviparus</i> | 21 |
| G. MURICY. Structure des peuplements de Spongiaires autour de l'égout de Cortiou (Marseille, France) <i>Structure of sponge communities around the sewage outfall at Cortiou (Marseilles, France)</i> | 205 |
| M. ONAINDIA, I. BENITO, M. DOMINGO. Study of a vegetation gradient in the dunes of North-Spain | 107 |
| G. PERGENT, C.F. BOUDOURESQUE, I. THELIN, M. MARCHADOUR, C. PERGENT-MARTINI. Map of benthic vegetation and sea-bottom types in the harbour at Banyuls-sur-mer (P.-O., France)..... | 165 |
| A.A. RAMOS, X. TURON, M. WAHL, B. BANAIKS, F. LAFARGUE. The littoral ascidians of the Spanish Mediterranean. II. Balearic Islands. Species collected by the R/V « Professeur Georges Petit » | 153 |
| C. RAZOULS, J. DURAND. Inventaire des Copépodes planctoniques Méditerranéens. <i>Survey of planktonic mediterranean copepods</i> | 73 |
| T. RIBES, M.P. GARCIA. Foraminifères des herbiers de Posidonies de la Méditerranée Occidentale <i>Foraminifera of the fields of Posidonia in the western Mediteranean</i> | 117 |
| X. RUIZ, G.A. LLORENTE. Seasonal variation of DDT and PCB accumulation in muscle of carp (<i>Cyprinus carpio</i>) and eels (<i>Anguilla anguilla</i>) from the Ebro Delta, Spain..... | 133 |
| M.D. VINAS. Proportion des sexes d' <i>Euterpina acutifrons</i> (Copepoda : Harpacticoida) au Laboratoire et dans deux populations naturelles de milieu tempéré. | |

Sex ratio of Euterpina acutifrons (copepoda : harpacticoida) in laboratory cultures and in two natural temperate populations 255

J.C. WASSERMAN, J.C. DUMON, C. LATOUCHE. Importance des Zostères (*Zostera noltii*) dans le bilan des métaux lourds du Bassin d'Arcachon
The importance of eelgrass (Zostera noltii) in the metal budget of the Arcachon Basin (French Atlantic Coast)..... 81

A. ZEKHNINI, C. CHAISEMARTIN. Structure démographique et éthologie alimentaire de l'Écrevisse Pallipède *Austropotamobius pallipes* dans quatre cours d'eau
Demographic structure and feeding ethology in the crayfish Austropotamobius pallipes of four rivers 45

A. ZEKHNINI, C. DESVILLETES, C. CHAISEMARTIN. Studies on the biochemical variability of two natural crayfish populations in the intermolt stage..... 249

Les référés suivants ont examiné les manuscrits publiés dans le tome 41. Le rédaction leur exprime sa reconnaissance pour leurs analyses critiques.

The following persons have reviewed manuscripts published in volume 41. Their constructive comments have been valuable for the authors and are greatly appreciated by the editorial board.

J. Arrignon, Compiègne; B. Battaglia, Padoue; P. Bjerregaard, Odense; L. Blanc-Vernet, Marseille; P. Bodin, Brest; G. Boucher, Paris; M. Boucher, Montpellier; E.L. Bousfield, Ottawa; F. Bovée de, Banyuls; J.C. Breton, Limoges; J.C.

Chaix, Marseille; F. Cinelli, Pise; M.B. Collins, Southampton; C. Combes, Perpignan; C. Deniel, Brest; J.-C. Duchêne, Banyuls-sur-mer; R. Duguy, La Rochelle; M. Francisco, Perpignan; C. Gabrion, Montpellier; S.G. George, Stirling; S. Guerlac, Kiel; R. Gibson, Oban Argyll; C. Grandtner, Québec; J.P. Quignard, Montpellier; J.-P. Labat, Villefranche-sur-mer; L. Laubier, Paris; C. Levi, Paris; J. Lévieux, Olivet; C. Monniot, Paris; R. Schneider, Kiel; L. Serve, Perpignan; J.A.M. Van den Biggelaar, Utrecht; L. Zaninetti, Genève.

| | | |
|-----|---|---|
| 252 | | of two natural crayfish populations |
| | J.C. WASSERMAN, J.C. DUMON, C. LATOUCHE, Importance des Zostères (Zostera noltii) dans le plan des mésons lourds du Bassin d'Arcachon | |
| 81 | | The importance of eelgrass (Zostera noltii) in the metal budget of the Arcachon Basin (French Atlantic Coast) |
| | A. ZEKHINI, C. CHAISEMARTIN, Structure démographique et éthologie alimentaire de l'Écrevisse Paléarctique Austropotamobius pallipes dans quatre cours d'eau | |
| 42 | | Demographic structure and feeding ecology in the crayfish Austropotamobius pallipes of four rivers |
| | A. ZEKHINI, C. DESVILLETES, C. CHAISEMARTIN, Studies on the biochemical variability of two natural crayfish populations in the intermolt stage | |
| 249 | | |

Chaix, Marseilles; F. Ciacelli, Pisa; M.R. Collins, Southampton; C. Combes, Perpignan; C. Daniel, Brest; J.-C. Dubéne, Bayonne-sur-mer; R. Duray, La Rochelle; M. Francina, Perpignan; C. Gaston, Montpellier; S.G. George, Stirling; S. Guéhen, Kiel; R. Gibson, Olan Atyll, C. Grandner, Québec; J.F. Guignard, Montpellier; J.-P. Labor, Villers-sur-mer; J. Lander, Paris; C. Lévi, Paris; J. Lévioux, Orléans; C. Mésnier, Paris; R. Schneider, Kiel; L. Sève, Perpignan; J.A.M. Van den Biggelaar, Utrecht; F. Zaninetti, Genève.

Les édités suivants ont examiné les manuscrits publiés dans le tome 41. La rédaction leur exprime sa reconnaissance pour leurs analyses critiques. The following persons have reviewed manuscripts published in volume 41. Their constructive comments have been valuable for the authors and are greatly appreciated by the editorial board. J. Arnaud, Compiegne; B. Battaglia, Padova; R. Bjarne, Odense; L. Blanc-Vernet, Marseille; R. Bodin, Brest; G. Boucher, Paris; M. Bousset, Montpellier; E.L. Boussfeld, Ottawa; F. Boyer de Bary, J.C. Breton, Limoges; J.C.

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

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

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

ÉPREUVES ET TIRÉS À PART

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

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

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

TEXT

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

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

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

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

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

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

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

Footnotes and acknowledgments should be as brief as possible.

ILLUSTRATIONS

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

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

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

GALLEY-PROOFS AND REPRINTS

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

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

SOMMAIRE – CONTENTS

| | | |
|--|--|-----|
| Structure des peuplements de Spongiaires autour de l'Egout de Cortiou (Marseille, France) <i>Structure of sponge communities around the sewage outfall at Cortiou (Marseilles, France)</i> | G. MURICY | 205 |
| Polarité et latéralité des plaques épidermiques palléales chez l'adulte du Cirripède Verrucomorphe Bathyal <i>Verruca trisulcata</i> <i>Polarity and laterality of the palleal plates in the deep-sea adult of the Verrucomorph Cirripedia Verruca trisulcata</i> | P. CALS et J. CALS-USCIATI | 223 |
| Brine shrimp <i>Artemia</i> parasitized by <i>Flamingolepis liguloides</i> (Cestoda, Hymenolepididae) cysticercoids in Spanish Mediterranean salterns. Quantitative aspects | F. AMAT, M.P. ILLESCAS, J. FERNANDEZ | 237 |
| <i>Pycnoclavella taureanensis</i> n. sp. (Ascidacea) from the Mediterranean sea | R. BRUNETTI | 245 |
| Studies on the biochemical variability of two natural crayfish populations in the intermolt stage | A. ZEKHNINI, C. DESVILETTES et C. CHAISEMARTIN | 249 |
| Proportion des sexes d' <i>Euterpina acutifrons</i> (copepoda : harpacticoida) au Laboratoire et dans deux populations naturelles de milieu tempéré <i>Sex ratio of Euterpina acutifrons (copepoda : harpacticoida) in laboratory cultures and in two natural temperate populations</i> | M.D. VINAS | 255 |
| Observations cétoologiques en Méditerranée Occidentale <i>Observations on cetaceans in the Western-Mediterranean</i> | L. LAURENT | 263 |
| Complément à l'inventaire faunistique des Ascidiées du benthos rocheux de Banyuls-sur-Mer <i>Complementary data on the ascidian fauna of the rocky bottoms off Banyuls-sur-Mer</i> | F. LAFARGUE et A. FIALA-MEDIONI | 271 |