ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 44 n° 3/4 – Sept. 1994

Périodique d'écologie - Publication trimestrielle

VIE ET MILIEU

Life and Environment

PÉRIODIQUE D'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE
JOURNAL OF GENERAL ECOLOGY

LABORATOIRE ARAGO — UNIVERSITÉ P. et M. CURIE

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

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

Un numéro à thème paraît chaque année.

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 Mme N. COINEAU, Exécutive Rédaction (Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France). Ils ne seront acceptés qu'après avoir été soumis à l'approbation scientifique de deux lecteurs dont les commentaires restent anonymes.

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

- Organisms, communities and ecosystems biology and ecology
- Trophic webs, energetics
- Benthic ecology
- Pollution
- Numerical ecology, modelling
- Evolutionary biology and phylogeny

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

The journal is quaterly. 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, Executive 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).

Publié avec le concours financier de l'Association Naturalia et Biologia et du Conseil Général des Pyrénées-Orientales

---

ABONNEMENTS/SUBSCRIPTIONS 1994

	FRANCE	AUTRES PAYS
Un an (4 numéros) / *Annual subscription (4 issues)*.....	660 F	870 F

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

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

VIE MILIEU, 1994, 44 (3/4) : 159-166

COMPARATIVE STUDY OF EFFECTS OF ORGANIC MATERIALS FROM TERRESTRIAL AND MARINE SOURCES ON THE GROWTH OF SUBANTARCTIC MARINE PELAGIC BACTERIA

D. DELILLE

Observatoire Océanologique de Banyuls, Université P. et M. Curie, U.R.A. CNRS117, Laboratoire Arago, 6665O Banyuls-sur-Mer, France

ANTARCTIQUE
BACTÉRIOPLANCTON
ZOOPLANCTON
GOÉMON GÉANT
MATIÈRE ORGANIQUE TERRESTRE

RÉSUMÉ – Les effets de divers matériaux organiques d'origine marine et terrestre sur les microflores bactériennes pélagiques subantarctiques ont été comparés dans des bacs expérimentaux de 3 m^3 remplis d'eau de mer. Le matériel terrestre est composé essentiellement de débris de la Rosacée *Acaena magellanica* (lam.) Vahl qui est dominante dans la zone subantarctique étudiée. Les sources marines correspondent d'une part au goémon géant *Macrocystis pyrifera* (C.A. Agardh) et au Copépode *Drepanopus pectinatus* (Brady, 1887). Le suivi bactériologique comprend une analyse quantitative des microflores totale et hétérotrophe ainsi qu'une estimation de la production bactérienne par incorporation de Thymidine tritiée. La plus forte stimulation de la croissance bactérienne est obtenue après addition de zooplancton fraichement tué, mais l'influence positive de l'ajout de goémon géant est toujours significative. L'absence totale d'effet induit par l'addition de matériel terrestre suggère que ce type de matériel pourrait n'avoir, au moins dans la zone côtière subantarctique étudiée, qu'un impact relativement limité sur les flux biogéniques.

ANTARCTICA
BACTERIOPLANKTON
ZOOPLANKTON
GIANT KELP
TERRESTRIAL ORGANIC MATTER

ABSTRACT – The effects of organic material from terrestrial and marine sources on the growth of subantarctic marine pelagic bacteria was compared in 3 m^3 batch experiments. The terrestrial source was mainly made up of the subantarctic dominating rosaceous suffruticose herb *Acaena magellanica* (Lam.) Vahl. The marine sources included giant kelp (*Macrocystis pyrifera* C.A. Agardh) and zooplankton (*Drepanopus pectinatus* Brady, 1887). The bacteriological survey included total and heterotrophic counts and estimation of bacterial production by the ^3H thymidine method. The main enhancement of bacterial growth was observed after addition of dead zooplankton, but the influence of giant kelp was always significant. The absence of any measurable effect of terrestrial material suggest that, in this particular subantarctic coastal area, terrestrial inputs may have a rather limited influence on the biogenic fluxes.

INTRODUCTION

Bacteria are capable of metabolising dissolved organic compounds released from living and detrital organic materials (Robertson *et al.* 1982, Kirchman *et al.* 1984). Bacteria also have enzymes for degrading particulate organic compounds and are capable of altering the physical composition of detritus (Rieper-Kirchner 1989, Hoppe *et al.* 1993). Recent reviews on marine microbes (Meyer-Reil 1984, Moriarty 1986, Cho & Azam 1988) have acknowledged that detrital decomposition is a microbially mediated process, but that surprisingly little is known about controls of microbial assemblages in nature. The aim of the present paper is to compare the effect of different sources of terrestrial and marine organic matter on natural subantarctic seawater microbial assemblages.

Reviewing recent reports of phytoplankton and bacterial abundance and production, Bird & Kalff (1984) and Cole *et al.* (1988) found significant correlations between bacterial and phytoplankton parameters suggesting the ubiquity of a functional relationship between bacteria and phytoplankton. Since the latter excrete the organic substrates essential for bacterial metabolism, it can be assumed that bacterial dynamics are essentially controlled

by phytoplankton dynamics. This model is probably valid in the oceans, however, in coastal areas, the situation is likely to be more complex due to the existence of important sources of non-phytoplanktonic substrates (Albrigh 1983, Ducklow & Kirchman 1983, Wright & Coffin 1983, Painchaud & Therriault 1989).

In the subantarctic marine environment the main non-phytoplanktonic sources of organic matter are relatively limited.

Drepanopus pectinatus Brady, specifically localised in the southern Indian Ocean (Hülsemann 1985), is the predominant herbivorous copepod species in the Morbihan Bay and represents more than 99 % of the zooplankton population in the summer period (Razouls & Razouls 1990). Thus this single copepod species makes up the bulk of the mesozooplankton biomass.

Penguins and other birds transfer nutritive materials from a large zone of the Southern ocean to some restricted terrestrial area. Consequently, large rookeries of seabirds produce substantial amounts of organic matter (Myrcha *et al.* 1985). Previous studies have demonstrated the impact of Antarctic ornithogenic soils on the surrounding seawater bacterioplankton (Delille 1987, 1990a, Fiala & Delille 1992).

A substantial proportion of the coastlines are occupied by highly productive giant kelp *Macrocystis pyrifera* C.A. Agardh forests (Belsher & Mouchot 1992). Both living and stranded macrophytes support a large part of the subantarctic coastal food webs (Bouvy *et al.* 1986, Bouvy & Delille 1988, Delille & Perret 1991).

Terrestrial coastal environment is dominated by the rosaceous suffruticose herb *Acaena magellanica* (Lam.) Vahl. Leaf senescence can begin early in summer (Walton 1976). All leaves die before winter and considerable decay occur (Hurst *et al.* 1985). Although leached materials accumulate in the litter layer, considerable amount of organic material reach the marine area (Platt 1979).

The present study was designed to compare the enhancing effects of organic material coming from different sources on marine pelagic bacterial abundance.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The study was carried out between January and July 1988 using water collected from Morbihan Bay, Kerguelen Archipelago (49° 20'S ; 70° 10'E). Located in the south-east of the Archipelago, the Bay (about 30 × 20 km), which is always free of ice, opens to the Indian Ocean through Royal Pass (12 km wide and 40 m deep). Batch experiments were carried out on-shore near the "Port aux Français" marine laboratory.

Experimental studies

Fresh kelp were always harvested in the same surface station located in a giant kelp *Macrocystis pyrifera* (L.) C.A. Agardh forest growing in front of the laboratory.

Zooplankton was collected at a depth of 50 m using a WP2 net (0.1 mm mesh size) which was vertically hauled from bottom to surface. Animals were killed by freezing.

For the January 1987 experiment, detritic terrestrial material was collected using a 0.1 mm mesh size net in a small stream flowing through a large *Acaena magellanica* field located approximately two kilometres to the west of the laboratory ("Anse du Pacha"). For the second terrestrial enrichment experiment (June 1987), living and senescent leaves of *Acaena magellanica* were harvested in the same location.

Batch experiments were carried out in 3 m^3 tanks (4 cylinders of 150 cm diameter and 170 cm depth) exposed to natural environmental conditions. The tanks (experiments and one control without artificial addition) were filled simultaneously with coastal seawater and incubated for 5 to 10 days at ambient temperature (ranging from 2°C in winter to 13°C in summer). Experiments commenced with an addition of a given quantity of organic nutrients (3 or 30 mg C l^{-1}) in the enriched tanks. Estimations of natural concentrations of the added nutrients are extremely difficult. Their distributions are very patchy and very strong gradients occur between coastal and offshore areas (Bouvy *et al.* 1986). The concentration generally used (3 mg C l^{-1}) try to simulate the enrichment in *Macrocystis* leaves visually observed in coastal area after a moderate storm. A stronger concentration (30 mg C l^{-1}) was chosen for the second terrestrial input experiment after the first tests showing that the used concentration had no measurable effects on seawater bacterial microflora.

Daily sampling allowed a regular survey of the bacterial microflora (3 replicate subsamples from each tank, taken 2 cm under the surface with a sterile glass pipette).

Determination of bacterial parameters

Total bacteria were determined by acridine orange direct counts (Hobbie *et al.* 1977). A minimum of 300 fluorescing cells with a clear outline and definite cell shape were counted as bacterial cells in ten randomly selected microscope fields.

After tenfold dilutions in sterile aged seawater, viable heterotrophic platable bacteria were counted using the spread plate method with 2216 E medium (Oppenheimer & ZoBell, 1952, Marine Agar DIFCO). Each dilution were plated in triplicate. After inoculation (0.2 ml) the plates were incubated at 12°C for 10 days. A large majority of the bacteria isolated from subantarctic seawater must be considered psychrotrophic and not truly psychrophilic strains (Delille & Perret 1989) ; in Antarctic and subantarctic seawater samples there was no significant difference between viable counts obtained after incubation at 4°C and 20°C (Delille *et al.* 1988, Delille 1992, Fiala & Delille 1992). Thus, the relatively high incubation temperature used in the present study had no significant effect on the data and allowed a substantial reduction of the incubation time.

The precision of the bacterial counts, based on ten replicates during two periods of the year (winter and summer), was 10 % for AODC and 15 % for viable heterotrophic platable bacteria.

The rate of uptake of tritiated thymidine was measured over the course of the experiments according to the procedure of Fuhrman and Azam (1982). The rate of uptake was determined in one hour incubations in the dark of triplicate aliquots at a final concentration of 10 nM methyl ^{3}H-thymidine. The one hour period was within the linear portion of the thymidine incorporation curve (unpublished data).

Estimation of organic carbon content

Organic content of the added material was evaluated on aliquots of terrestrial herbs, kelp and zooplankton. Carbon was oxidised (1 200°C) in an induction furnace equipped with an infra-red detector (LECO IR 212). The total organic carbon was estimated without washing on separate aliquots of dry material decalcified by a 12 hours treatment with 1M H_3PO_4 at 60 °C.

RESULTS

No lag times were observed in the increase in heterotrophic bacterial populations (Fig. 1 and 2). Increases in total bacteria appeared later and were always much smaller than viable count increases. The bacterial increase could be divided in two distinct phases. The first one showed a stimulation of the heterotrophic viable community while the total microflora showed little change. The second phase indicated a concomitant change of total and heterotrophic bacteria (this fast growth of bacterial microflora gave a direct counts/viable counts ratio close to 1). Similar patterns were observed in every experiment.

Effect of addition of marine materials

Strong enhancement of bacterial abundance (Fig. 1) and production (Table I) was observed after addition of giant kelp and dead zooplanktonic cells (*Drepanopus pectinatus*). Added zooplanktonic material could no longer be seen after the second day of incubation of the summer experiment (February 1987).

Effect of terrestrial macrophytes addition

Both detrital (first experiment, January 1987) and fresh (second experiment, June 1987) materials originating from *Acaena magellanica* had no significant effects on bacterial microflora during both the summer (January 1987) and fall (June 1987) experiments (Fig. 2, Table I). The early peak (first hours) of bacterial abundance observed during each experiment might be attributed to the survivance of bacteria originally present in the added material.

DISCUSSION

It has been demonstrated that the uptake of ^{3}H-thymidine is relatively specific for the bacterial assemblage (Davis, 1989). Its rate of incorporation is now employed routinely as an index of bacterial productivity (Fuhrman & Azam, 1982). However, the appropriate factor for converting moles of thymidine taken up by bacterial cells to the production of bacterial cells has been increasingly questioned in recent years (Moriarty 1984, Scavia & Laird 1987, Smits & Riemann 1988, Karl *et al.* 1991). For this reason our conclusions concerning bacterial productivity are based only on relative differences in the rate of uptake of ^{3}H-

Table I. – Changes in bacterial production during the first 72 hours for each experiment.

	Zooplk.	Kelp	*Acaena*
	June	*September*	*June*
	10^{-3} nmol ^{3}H thymidine l^{-1} h^{-1}		
To	1	2	1
To+72h	58	53	7

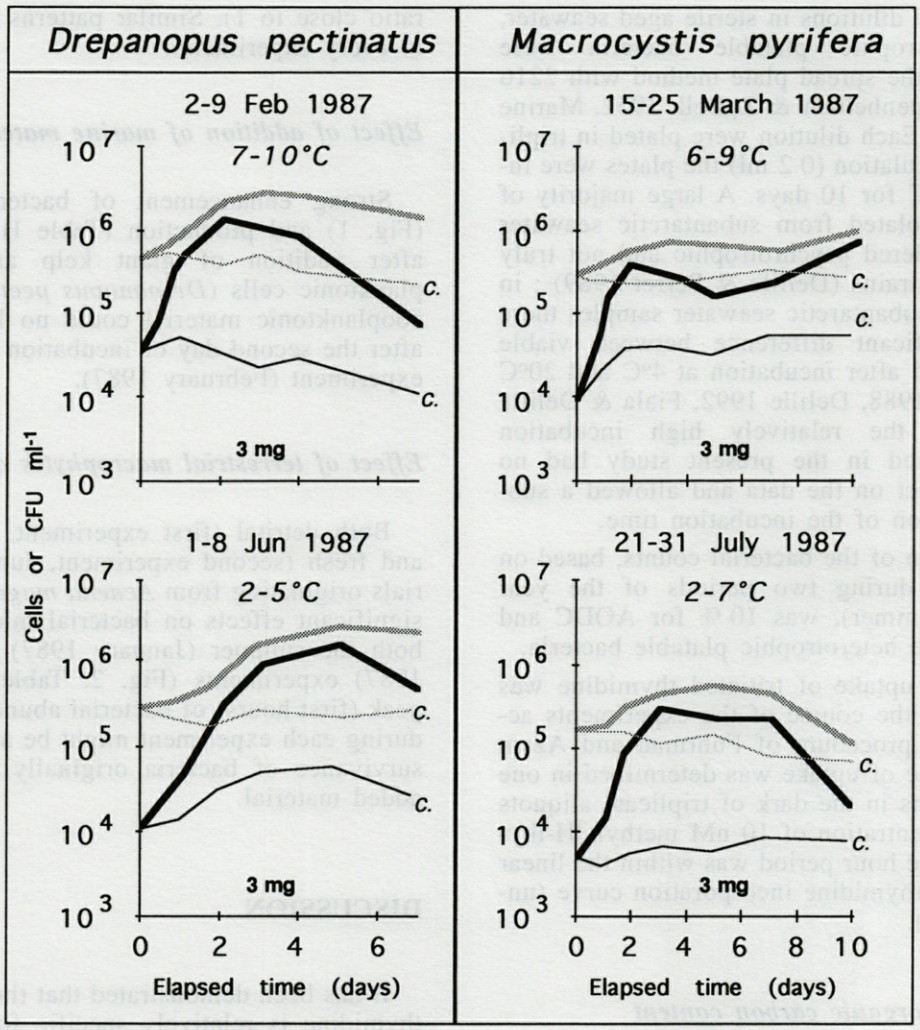


Fig. 1. – Comparison of time course of changes in total (dotted lines) and heterotrophic bacterial microflora (solid lines) after addition of zooplankton or kelp materials (c. = control, concentration of added material is expressed in mg organic C l^{-1}).

thymidine between bacterial microflora of each kind of enrichment.

Total direct counts reflect the actual bacterial abundance but their variations in time are less pronounced than the changes observed with heterotrophic bacteria. During growth periods the quantitative difference between direct and viable counts showed a marked decline. Similar findings related to the decreasing number of metabolically inactive cells present in the total bacterial microflora have been previously reported even in natural conditions (Bouvy *et al.* 1986, Delille *et al.* 1988) and are discussed elsewhere (Delille 1987, Delille & Bouvy 1989).

A definite seasonality in the species composition and abundance has been described for the bacterial microflora of coastal subantarctic seawater (Delille 1990b). The stucture of the seawater bacterial communities encountered at the beginning of each experiment may thus largely determine the nature of the microflora which develops following the addition of organic material (Delille & Vaillant 1990). Further, the presence of possible different starting levels of bacterivorous protozoa in the different treatments could have masked some short term responses in bacterioplankton abundances to enrichment. Nevertheless, even in winter, giant kelp and zooplankton additions always induced rapid and substantial bacterial increases. The observed absence of marked seasonality suggest that, as earlier reported (Delille *et al.* 1988, Delille & Perret 1989), temperature has only a slight influence on bacterial growth in subantarctic seawater.

It is generally assumed that most of the primary production in pelagic ecosystems is sustained by a continuous and rapid recycling of the growth-limiting inorganic nutrients and that bacteria are the major agents effecting the rapid remineralisa-

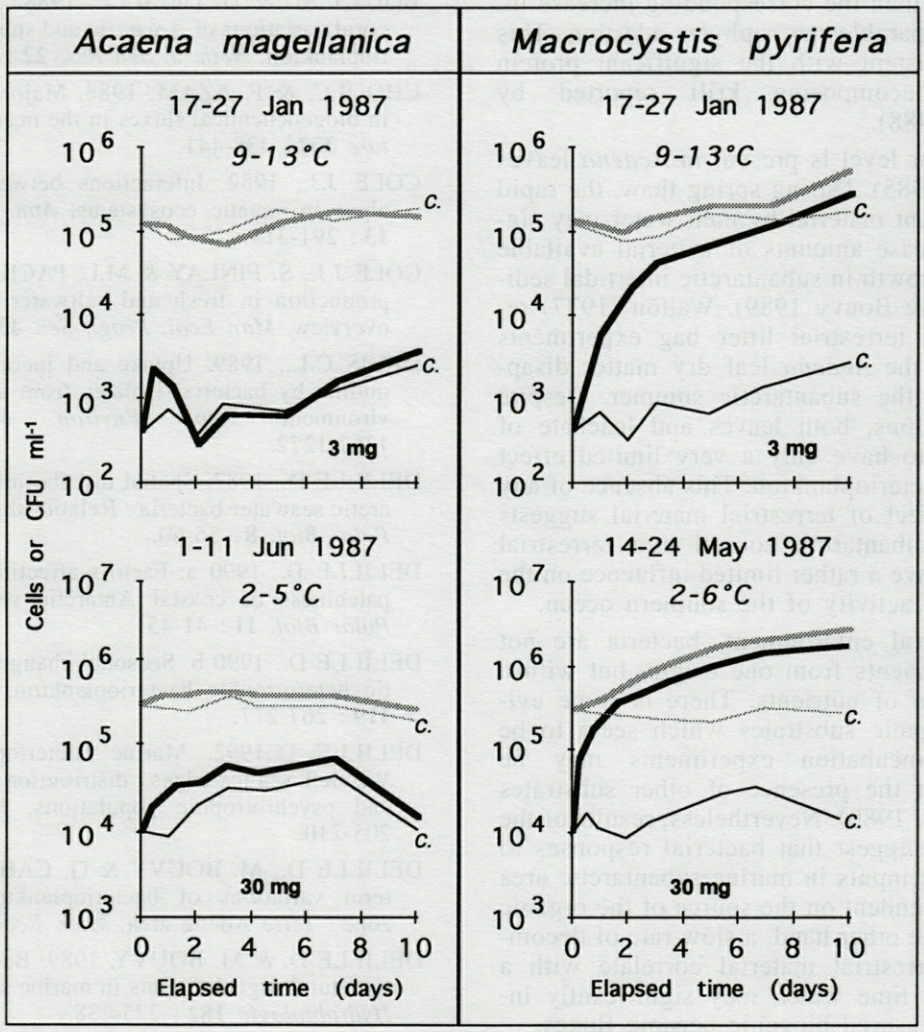


Fig. 2. – Comparison of time course of changes in total (dotted lines) and heterotrophic bacterial microflora (solid lines) after addition of detritic (January) or freshly harvested (June) terrestrial plant materials or marine kelp materials (c. = control, concentration of added material is expressed in mg organic C l^{-1}).

tion of nutrients (Lancelot & Billen 1984, Cole *et al.* 1988, Glibert *et al.* 1991, Fiala & Delille 1992). On the other hand, heterotrophic bacteria in the euphotic zone are largely reliant on phytoplankton for their energy supply, either through excretion of dissolved organic matter (Kuosa & Kivi 1989, Suttle *et al.* 1991) or by decomposition of dead phytoplankton cells (Riemann & Sondergaard 1986, Jumars *et al.* 1989, Van Boekel *et al.* 1992). However, it is likely that living phytoplanktonic cells may be resistant to microbial invasion and then to further decomposition (Cole 1982, Vaqué *et al.* 1989). The present investigation clearly reveals that natural bacterioplanktonic assemblages are able to utilise other sources of organic matter than phytoplanktonic materials.

Since the methods used were not suited to assessing the effects of grazing on the abundance of bacteria in the batches, the estimates probably underestimate growth rates. However, the study of Linley & Newell (1981) which examined the growth of bacterial microflora and microheterotrophic grazers on kelp debris in South Africa showed a lag time of 8 days before the effects of microheterotrophic grazing were detectable. The fact that logarithmic growths of bacteria were observed throughout the initial three day periods suggests that grazing may have been relatively low during these initial period and confirm the obvious activity of southern polar bacterial microflora previously reported (Delille *et al.* 1988, Delille & Vaillant 1990).

Although a low bacterial activity in fresh Antarctic krill tissue has been observed (Kelly *et al.* 1978, Turkiewicz *et al.* 1982) and that additionally, a very low concentration of chitinolytic bacteria ($\simeq$ 1 cell ml^{-1}) has been reported in the water column in the Southern Ocean (Herwig *et al.* 1988) addition of dead zooplankton induced an enhancement of bacterial abundance and pro-

duction larger than the corresponding increase induced by comparable macrophytes addition. This result is consistent with the significant protein loss from decomposing krill reported by Zdanowski (1988).

A high sugar level is present in *Acaena* leaves (Hurst *et al.* 1985). During spring thaw, the rapid leaching of plant material by melt water may significantly increase amounts of material available for bacterial growth in subantarctic intertidal sediment (Delille & Bouvy 1989). Walton (1977) reported that in terrestrial litter bag experiments over 90 % of the *Acaena* leaf dry matter disappeared during the subantarctic summer. Despite these observations, both leaves and leachate of *Acaena* seem to have only a very limited effect on seawater bacterioplankton. This absence of any measurable effect of terrestrial material suggests that, even in subantarctic coastal area, terrestrial inputs could have a rather limited influence on the bacteriological activity of the southern ocean.

In the natural environment, bacteria are not faced with nutrients from one origin, but with a broad spectrum of nutrients. There is some evidence that organic substrates which seem to be resistant in incubation experiments may be decomposed in the presence of other substrates (Jacobson *et al.* 1980). Nevertheless, results of the present study suggest that bacterial responses to natural organic inputs in marine subantarctic area are greatly dependent on the source of the organic material. On the other hand, a slow rate of decomposition of terrestrial material correlate with a long residence time which may significantly influence the measured biogenic oceanic fluxes.

ACKNOWLEDGEMENTS – This research was supported by the 'Terres Australes et Antarctiques Françaises'. I express my sincere thanks to E. Perret who took part in field operations and to A.J. Grehan for help in improving the English.

REFERENCES

ALBRIGHT L.J., 1983. Influence of river-ocean plumes upon bacterioplankton production of the Strait of Georgia, B.C. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **12** : 107-113.

BELSHER T. & M.C. MOUCHOT, 1992. Use of Satellite Imagery in Management of Giant Kelp Resources, Morbihan Gulf, Kerguelen Archipelago. *Oceanologica Acta* **15** : 297-307.

BIRD D.F. & J. KALFF, 1984. Empirical relationships between bacterial abundance and chlorophyll concentration in fresh and marine waters. *Canad. J. Fish. Aqu. Sci.* **41** : 1015-1023.

BOUVY M., M. LE ROMANCER & D. DELILLE, 1986. Significance of microheterotrophs in relation to the degradation process of sub-Antarctic kelp beds (*Macrocystis pyrifera*). *Polar Biol.* **5** : 249-253.

BOUVY M. & D. DELILLE, 1988. Spatial and temporal variations of Antarctic and sub-Antarctic bacterioplankton. *Neth. J. Sea Res.* **22** : 139-147.

CHO B.C. & F. AZAM, 1988. Major role of bacteria in biogeochemical fluxes in the ocean's interior. *Nature* **332** : 438-441.

COLE J.J., 1982. Interactions between bacteria and algae in aquatic ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **13** : 291-314.

COLE J.J., S. FINLAY & M.L. PACE, 1988. Bacterial production in fresh and saltwater : a cross-system overview. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **43** : 1-10.

DAVIS C.L., 1989. Uptake and incorporation of thymidine by bacterial isolates from an upwelling environment. *Appl. Environ. Microbiol.* **55** : 1267-1272.

DELILLE D., 1987. Spatial distribution of coastal Antarctic seawater bacteria : Relationship with avifauna. *Polar Biol.* **8** : 55-60.

DELILLE D., 1990 a. Factors affecting the horizontal patchiness of coastal Antarctic seawater bacteria. *Polar Biol.* **11** : 41-45.

DELILLE D., 1990 b. Seasonal changes of sub-Antarctic heterotrophic bacterioplankton. *Archiv Hydrob.* **119** : 267-277.

DELILLE D.,1992. Marine bacterioplankton at the Weddell Sea ice edges : distribution of psychrophilic and psychrotrophic populations. *Polar Biol.* **12** : 205-210.

DELILLE D., M. BOUVY & G. CAHET, 1988. Short term variations of bacterioplankton in Antarctic zone : Terre Adélie area. *Micr. Ecol.* **15** : 293-309.

DELILLE D. & M. BOUVY, 1989. Bacterial responses to natural organic inputs in marine subantarctic area. *Hydrobiologia* **182** : 225-238.

DELILLE D. & E. PERRET, 1989. Influence of temperature on the growth potential of Southern Polar marine bacteria. *Micr. Ecol.* **18** : 117-123.

DELILLE D. & N. VAILLANT, 1990. The Influence of crude oil on the growth of sub-Antarctic marine bacteria. *Antarc. Sci.* **2** : 123-127.

DELILLE D. & E. PERRET, 1991. The influence of giant kelp *Macrocystis pyrifera*, on the growth of subaAntarctic marine bacteria. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **153** : 227-239.

DUCKLOW H.W. & D.L. KIRCHMAN, 1983. Bacterial dynamics and distribution during a spring diatom bloom in the Hudson River plume, USA. *J. Plankt. Res.* **5** : 333-356.

FIALA M. & D. DELILLE, 1992. Variability and interactions of phytoplankton and bacterioplankton in the Antarctic neritic area. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **89** : 135-146.

FUHRMAN J.A. & F. AZAM, 1982. Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton in marine surface waters : evaluation and field results. *Mar. Biol.* **66** : 109-120.

GLIBERT P.M., C. GARSIDE, J.A. FUHRMAN & M.R. ROMAN, 1991. Time-dependent coupling of inorganic and organic nitrogen uptake and regeneration in the plume of the Chesapeake Bay estuary and

its regulation by large heterotrophs. *Limnol. Oceanogr.* **36** : 895-909.

HERWIG R.P., N.P. PELLERIN, R.L. IRGENS, J.S. MAKI & T.J. STALEY, 1988. Chitinolytic bacteria and chitin mineralization in the marine waters and sediments along the Antarctic Peninsula. *FEMS Microb. Ecol.* **53** : 101-112.

HOBBIE J.E., R.J. DALEY & S. JASPER, 1977. Use of nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.* **33** : 1225-1228.

HOPPE H.G., H. DUCKLOW & B. KARRASCH, 1993. Evidence for dependency of bacterial growth on enzymatic hydrolysis of particulate organic matter in the mesopelagic ocean. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **93** : 277-283.

HULSEMANN K., 1985. Two species of *Drepanopus* Brady (Copepoda, Calanoida) with discrete ranges in the southern hemisphere. *J. Plankt. Res.* **7** : 909-925.

HURST J.L., G.J.F. PUGH & D.W.H. WALTON, 1985. The effects of freeze-thaw cycles and leaching on the loss of soluble carbohydtrates from leaf material of two sub-Antarctic plants. *Polar Biol.* **4** : 27-31.

JACOBSON S.N., N.L. O'MARA, M. ALEXANDER, 1980. Evidence for cometabolism in sewage. *Appl. Environ. Microbiol.* **40** : 917-921.

JUMARS P.A., D.L. PERRY, J.A. BAROSS, M.J. PERRY & B.W. FROST, 1989. Closing the microbial loop : dissolved carbon pathway to heterotrophic bacteria from incomplete ingestion, digestion and absorption in animals. *Deep-Sea Res.* **36** : 483-495.

KARL D.M., O. HOLM-HANSEN, G.T. TAYLOR, G. TIEN & D.F. BIRD, 1991. Microbial biomass and productivity in the western Bransfield Strait, Antarctica during the 1986-87 summer. *Deep-Sea Res.* **89** : 1029-1055.

KELLY M.D., S. LUKASCHEWSKI & C.G. ANDERSON, 1978. Bacterial flora of Antarctic krill (*Euphausia superba)* and some of their enzymatic properties. *J. Food Sci.* **43** : 1196-1197.

KIRCHMAN D.L., L. MAZZELLA, R.S. ALBERTE & R. MITCHELL, 1984. Epiphytic bacterial production on *Zostera marina*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **15** : 117-123.

KUOSA H. & K. KIVI, 1989. Bacteria and heterotrophic flagellates in the pelagic carbon cycle in the northern Baltic Sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **53** : 93-100.

LANCELOT C. & G. BILLEN, 1984. Activity of heterotrophic bacteria and its coupling to primary production during the spring phytoplankton bloom in the southern bight of the north sea. *Limn. Oceanogr.* **29** : 721-730.

LINLEY E.A.S. & R.C. NEWELL, 1981. Microheterotrophic communities associated with the degradation of kelp debris. *Kieler Meeresf.* **5** : 345-355.

MEYER-REIL L.A., 1984. Bacterial biomass and heterotrophic activity in sediments and overlying waters. *In*, Hobbie J.E. & Williams P.J. Le B., eds. Heterotrophic activity in the sea., 523-546.

MORIARTY D.J.W., 1984. Measurements of bacterial growth rates in some marine systems using the incorporation of tritiated thymidine into DNA. *In*, Hobbie J.E. & Williams P.J.Le B., eds. Heterotrophic Activity in the Sea. Plenum Press, New York, 231-271.

MORIARTY D.J.W., 1986. Measurement of bacterial growth rates in aquatic systems from rates of nucleic acid synthesis. *Adv. Micr. Ecol.* **9** : 245-292.

MYRCHA A., S.J. PIETR & A. TATUR, 1985. The role of Pygoscelid penguin rookeries in nutrient cycles at Admiralty Bay, King George Island. *In*, Siegfried W.R., Condy P.R. & Laws R.M., eds. Antarctic nutrient cycles and food webs. Springer-Verlag, Berlin, 156-162.

OPPENHEIMER C.H. & C.E. ZOBELL, 1952. The growth and viability of sixty three species of marine bacteria as influenced by hydrostatic pressure. *J. Mar. Res.* **11** : 10-18.

PAINCHAUD J. & J.-C. THERRIAULT, 1989. Relationships between bacteria, phytoplankton and particulate organic carbon in the upper St.Lawrence estuary. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **56** : 301-311.

PLATT H.M., 1979. Sedimentation and the distribution of organic matter in a subantarctic marine bay. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* **9** : 51-63.

RAZOULS C. & Z. RAZOULS, 1990. Biological cycle of a population of sub-Antarctic copepod, *Drepanopus pectinatus* (Pseudocalanidae), Kerguelen Archipelago. *Polar Biol.* **10** 541-543.

RIEMANN B. & G.A. SONDERGAARD, 1986. Regulation of bacterial secondary production in two eutrophic lakes and in experimental enclosures. *J. Plankt. Res.* **8** : 519-536.

RIEPER-KIRCHNER M., 1989. Microbial degradation of North Sea macroalgae : field and laboratory studies. *Bot. Mar.* **32** : 241-252.

ROBERTSON A.I., A.L. MILLS & J.C. ZIEMAN, 1982. Microbial synthesis of detritus-like particles from dissolved organic carbon released by tropical seagrasses. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **7** : 279-285.

SCAVIA D. & G.A. LAIRD, 1987. Bacterioplankton in lake Michigan : Dynamics, controls, and significance to carbon flux. *Limnol. Oceanogr.* **32** : 1017-1033.

SMITS J.D. & B. RIEMANN, 1986. Calculation of cell production from ^{3}H thymidine incorporation with freshwater bacteria. *Appl. Environm. Microbiol.* **54** : 2213-2219.

SUTTLE C.A., A.M. CHAN & J.A. FUHRMAN, 1991. Dissolved free amino acids in the Sargasso Sea : uptake and respiration rates, turnover times, and concentrations. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **70** : 189-199.

TURKIEWICZ M., E. GALAS & H. KALINOWSKA, 1982. Microflora of Antarctic krill (*Euphausia superba). Acta Microbiol. Polonica* **31** : 175-184.

VAN BOEKEL V.H.M., F.C. HANSEN, R. RIEGMAN & R.P.M. BAK, 1992. Lysis-induced decline of a *Phaeocystis* spring bloom and coupling with the microbial foodweb. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **81** : 269-276.

VAQUÉ D., C.M. DUARTE & C. MARASSÉ, 1989. Phytoplankton colonization by bacteria : encounter probability as a limiting factor. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **54** : 137-140.

WALTON D.W.H., 1976. Dry matter production in *Aceana* (Rosaceae) on a sub-Antarctic island. *J. Ecol.* **64** : 399-415.

WALTON D.W.H., 1977. Studies on *Acaena* (Rosaceae). 2. Leaf production and senescence. *British Antarc. Surv. Bull.* **45** : 93-100.

WRIGHT R.T. & R.B. COFFIN, 1983. Planktonic bacteria in estuaries and coastal waters of northern Massachussets : spatial and temporal distribution. *Mar. Ecol. Progr. ser.* **11** : 205-216.

ZDANOWSKI M.K., 1988. Matter conversion in the course of krill (*Euphausia superba* Dana) decomposition in the Antarctic ecosystem. *Polsk. Arch. Hydrob.* **35** : 65-96.

Reçu le 29 mars 1994 ; received March 29, 1994
Accepté le 25 avril 1994 ; accepted April 25, 1994

VIE MILIEU, 1994, 44 (3/4) : 167-183

ÉLÉMENTS-TRACES DES ALGUES ET DES PHANÉROGAMES MARINES (ZOSTÈRES) DU CONTEXTE LAGUNO-MARIN D'ARCACHON

Recherche des influences de l'environnement pédologique sur le chimisme du peuplement végétal

Trace-elements of algae and marine-phanerogams (Zostera) of the Arcachon marine-lagoon

J.C. DUMON, Y. LAPAQUELLERIE, C. LATOUCHE

Institut de Géologie du Bassin d'Aquitaine, Université de Bordeaux I, 351 cours de la libération, 33405 Talence Cédex

ÉLÉMENTS-TRACES
MILIEU LAGUNO-MARIN
ALGUES
PHANÉROGAMES
PROLIFÉRATIONS ALGALES

RÉSUMÉ – Des Algues Chlorophycées, Phéophycées et Rhodophycées (9 genres au total) et deux espèces de Zostères, ont été récoltées, au Printemps et en Automne en contexte laguno-marin atlantique : le Bassin d'Arcachon. Les éléments mineurs et traces (22), ont été obtenus par Fluorescence X (= éléments totaux). Ce sont : 12 Lithophiles, 6 Chalcophiles, et 4 Sidérophiles. Les rapports éventuels entre composition chimique de la flore de la lagune, et de ses sédiments sont abordés. Ces concentrations sont comparées à celles des mêmes éléments dans le contexte pédologique particulier qui enserre la lagune, lui tenant d'ailleurs lieu de bassin versant. La texture sableuse, une pluviosité élevée (climat atlantique), et la qualité des litières végétales de ce contexte, y ont abouti à la formation de sols acides podzoliques. Leur aptitude à être lessivés et l'agressivité des acides fulviques (AF) et humiques (AH), caractéristiques de ce type de sol, y accentuent le processus. On peut ainsi concevoir que puissent être entraînés facilement vers les nappes divers cations, métalliques ou non, naturels, ou introduits par exemple par les fertilisants. Les nappes se mettant à terme en équilibre avec les eaux de la lagune, elles peuvent agir sur la composition de la biota. C'est pourquoi la composante pédologique a été prise en compte.

TRACE-ELEMENTS
MARINE-LAGOONAL CONTEXT
ALGAE
SEAWEEDS
ALGAL-BLOOM

Abstract – Green, Brown and Red Algae (9 kinds), and 2 *Zostera* species have been harvested, in Spring and Autumn, in the atlantic marine-lagoonal context of Arcachon Basin. Concentrations of 22 elements (minor & trace) were obtained by X-ray fluorescence, which gives the total element. These elements are : 12 lithophile, 6 chalcophile, and 4 siderophile ones. In the lagoon, possibilities of relations between mineral composition of its flora, sediments and surrounding podzolic soils are considered. This pedological context, which takes the place of its drainage basin, is the result of together, a sandy soil texture, the rainy atlantic climate, and the nature of plant litters which lead to acid soils : podzols. Their particular ability to be leached, joined to the aggressivity of fulvic (FA) and humic (HA) acids, a characteristic of such soils, increase the process. It is easy to imagine that some cations, of natural origin or not (fertilizers), metallic or not, may penetrate into phreatic waters. When in equilibrium with the lagoonal waters, this water is able to modify the normal composition of the biota, and e.g. may lead to eutrophication. It is why the pedologic aspect must, in this study, be taken into account.

INTRODUCTION

Comment juger de l'existence même et de l'intensité de la pollution éventuelle d'un milieu par des métaux lourds ou des éléments toxiques, par exemple, si l'on ignore ce que l'on peut appeler le « bruit de fond géochimique », ou bruit de fond **naturel** du contexte environnant le plus probablement impliqué.

C'est justement pour chercher à évaluer ce paramètre dans les sédiments des milieux littoraux du contexte aquitain que nous avons été conduits, dans l'une des étapes de cette étude, à suivre le comportement des **éléments majeurs** (Dumon et Lapaquellerie, 1991), puis d'un certain nombre d'**éléments-traces** présents dans la flore du Bassin d'Arcachon (44°39 de latitude N et 1°10 de longitude W).

Il s'agit d'une végétation algale banale (Parriaud 1975) et de Phanérogames marines, les Zostères. Ces dernières constituent l'essentiel, au plan biomasse. Elles ont d'ailleurs à ce titre fait l'objet de travaux spécifiques de Wasserman (1990).

Nous en tiendrons compte dans notre étude dans un but strictement comparatif.

Quant au choix du cadre géographique, plusieurs raisons l'ont motivé.

Il s'agit en premier lieu d'un contexte ostréicole important sur lequel l'impact d'éventuels polluants, de tous genres, ne peut être négligé. Pour ces raisons, cet aspect a déjà donné lieu à un certain nombre de travaux (Dumon 1972; Alzieu 1979; Alzieu *et al.*, 1982; Carruesco *et al.*, 1982; Carruesco *et al.*, 1986).

L'une des causes primordiales de pollution de ce milieu tient, au moins en partie, aux activités touristiques très importantes, mais cependant limitées à certaines périodes de l'année.

On voit tout l'intérêt qu'il y a à tenter d'apprécier leurs éventuelles incidences sur le milieu au sein duquel la flore évoquée tient une très large part.

Par ailleurs, ce vaste domaine laguno-marin (160 km^2) constitue un **modèle naturel exceptionnel au plan des contacts continent-océan,** question fondamentale qui n'a pas cessé de préoccuper les géochimistes des milieux sédimentaires.

Le Bassin d'Arcachon, à cet égard, bénéficie d'une situation particulière. Il constitue en effet l'**unique exutoire** vers l'océan, d'une vaste région forestière. Rappelons que les Landes de Gascogne, constituent le plus vaste massif forestier d'Europe. Il est peuplé de résineux (*Pinus maritima)* et de divers végétaux également acidiphiles, exploitant un substrat podzolique (Dumon, 1978; Dumon, 1981).

L'arrivée de **matières organiques dissoutes** issues de cette flore très spécifique du massif forestier doit être envisagée. Elle ne peut être sans incidences sur le comportement des éléments métalliques éventuellement présents dans le système laguno-marin, que ces métaux soient d'origine marine ou continentale. L'étendue du **pouvoir chélatant** des produits issus des résineux, est en effet en général bien connue. Dans le contexte aquitain notamment, divers travaux ont illustré l'exceptionnelle intensité de leur action sur des éléments métalliques pourtant réputés peu labiles, voire même insolubles : Juste 1965; Dumon *et al.*, 1973; Dumon 1975 a et b; Dumon 1981. L'incidence de tels produits sur la flore laguno-marine ne peut donc être négligée.

De plus, cette région constitue une vaste unité, d'une **exceptionnelle homogénéité.**

Cela est vrai aux plans physique, chimique, biologique et même climatique. C'est ce qui permet de la définir assez facilement et précisément, chose habituellement rare dans les milieux naturels.

La topographie, elle-même, de ce vaste ensemble forestier est telle, qu'elle garantit la quasi-impossibilité d'influences de contextes géologiques autres, de chimismes forcément différents. Le seul contexte à intervenir sur le « bassin versant » du dispositif lagunaire d'Arcachon, est celui des Sables éoliens des Landes.

De par une situation exceptionnelle qui en fait l'unique exutoire d'une vaste région forestière, le Bassin d'Arcachon constitue donc un passage obligé pour les produits dissous, plus ou moins directement issus de la forêt. Ceci peut donc faciliter certains contrôles des éléments transitant par le contexte landais, lors de leur cheminement vers l'Océan.

L'originalité de ce site tient en outre au fait que les matières particulaires n'ont ici guère leur place, en raison de l'importance et de la quasi-généralité du manteau végétal arboré, naturel ou implanté (généralisé depuis 1850), qui par là-même, limite toute action érosive, habituellement à l'origine des particules figurées charriées par les cours d'eau.

La pratique récente, bien qu'encore assez limitée, de la maïsiculture peut constituer un sujet d'intérêt supplémentaire de l'étude de cette zone, en raison de son éventuel impact sur un écosystème qui était parvenu à un certain état d'équilibre. Certaines substances dissoutes, par exemple issues des engrais, peuvent en effet à terme, parvenir dans le Bassin, et y prendre leur part dans l'élaboration des constituants chimiques de la flore naturelle, ou au sein des composés qui en favorisent la croissance.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les différents échantillons végétaux ont été prélevés à La Hume (Fig. 1), à marée basse, dans la zone intertidale.

Le site de La Hume a été choisi parce qu'à l'écart d'influences anthropiques, portuaires et balnéaires, trop directes, comme le serait par contre le port d'Arcachon.

Afin de saisir d'éventuels effets saisonniers naturels ou liés au tourisme – sur la composition

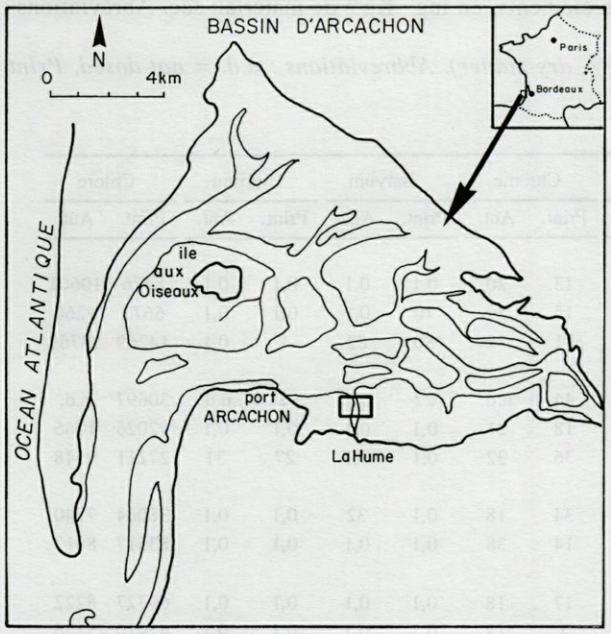


Fig. 1. – Algues et Zostères, localisation des prélèvements.

Algae and Zostera : samples location.

minérale des végétaux, l'échantillonnage a été effectué à deux périodes différentes : au printemps (mai 1987) et en automne (septembre).

Deux types de végétaux ont été récoltés :

— des **Algues** pluricellulaires, prélevées – dans l'ordre de leur émersion – algues vertes d'abord, puis algues brunes, et en dernier lieu, algues rouges.

On remarquera que les Sargasses, habituellement flottantes en pleine eau, sont ici « fixées » aux « pignots », perches verticales fixées sur le fond, en rapport avec l'ostréiculture.

— des **Phanérogames** marines photophiles que sont les Zostéracées, représentées en abondance dans le Bassin d'Arcachon par *Zostera marina* L. et surtout *Zostera noltii* Hornemann, qui constitue la forme la plus courante.

Qu'il s'agisse des Algues ou des Zostères, même si le nombre d'échantillons analysés demeure limité, en raison du caractère exploratoire de l'étude, **les prélèvements saisonniers ne peuvent bien sûr pas être effectués sur les mêmes appareils végétatifs.** Donc, le fait de ne pas trouver un élément donné, à telle ou telle saison, ou au contraire, celui de le trouver stable, par exemple, **montre indirectement que l'analyse reste très fiable,** même si les résultats n'ont pas bien entendu, la valeur que conférerait une étude véritablement statistique, nécessairement d'une autre ampleur.

Analyses

Elles ont été réalisées par spectrométrie de Fluorescence X. L'appareillage est du type séquentiel, automatisé par ordinateur. Pour chaque élément, le seuil de détection en Fluorescence X, en $mg \cdot Kg^{-1}$ de matériau sec, et l'écart-type, en %, figurent dans le Tableau I. Cela donne une idée de la précision des mesures.

La méthode utilisée pour l'analyse multi-élémentaire, résulte de l'application d'un modèle mathématique permettant d'éliminer les effets inter-éléments et les problèmes d'absorptions différentielles de la matrice.

La calibration externe est basée sur des standards synthétiques et internationaux : NBS W-1, GA, GLO, FK-N, DRN, BR.N, AN.G, SRM 1575 (Standard constitué par des pseudophylles de Pin) et SRM 1571 (Standard constitué à partir de la végétation « moyenne » de vergers).

RÉSULTATS

Ils figurent dans le Tableau II.

Eléments Lithophiles

1. Rubidium

Cet élément à la fois lithophile, donc fréquemment lié à l'oxygène (Goldschmidt, 1954; Fair-

Tabl. I. – Seuils de détection respectifs des éléments ($\mu g \cdot g^{-1}$ M.S) en Fluorescence X, et écarts-types relatifs (en %).

Respective Fluorescence X detection thresholds for trace-elements ($\mu g \cdot g^{-1}$, dry matter), and relative standard-deviations (in %).

Elements	Rb	Sr	Zr	Cr	Ba	Th	Cl	Br	Nb	Cs	U
Limite de détection (µg/g)	4	4	30	2	20	1	100	30	1	1	1
Ecart-type relatif en %	10	10	18	8	19	8	19	8	11	12	8
Elements	**Pb**	**Cu**	**Zn**	**Ga**	**As**	**S**	**Co**	**Ni**	**Sn**	**P**	
Limite de détection (µg/g)	4	4	2	1	2	30	1	2	1	80	
Ecart-type relatif en %	7	7	7	12	10	15	10	10	9	15	

Tabl. II. – Végétaux du Bassin d'Arcachon, Concentrations en éléments, en mg · Kg^{-1} de matériau sec. Abréviations : n.d. = non dosé ; Print. = Printemps ; Aut. = Automne.

The Arcachon-lagoon flora : element-concentrations : (mg · Kg^{-1}, dry-matter). Abbreviations : n.d. = not dosed, Print. = Spring ; Aut. = Autumn.

	Rubidium		Strontium		Zirconium		Chrome		Baryum		Thorium		Chlore	
	Print.	Aut.	Print.	Aut.	Print.	Aut.	Print.	Aut.	Print.	Aut.	Print.	Aut.	Print.	Aut.
Algues Chlorophycées														
Ulva sp.	66	70	673	890	5	20	13	20	0,1	0,1	0,1	0,1	8476	10601
Enteromorpha sp.	114	89	618	917	126	20	15	39	70	0,1	0,1	0,1	6672	9260
Bryopsis sp.	97	93	1753	1653	49	48	31	35	80	82	1	0,1	14269	13769
Algues Rhodophycées														
Aglaothamnion sp.	136	n.d.	530	n.d.	30	n.d.	44	n.d.	22	n.d.	2	n.d.	30697	n.d.
Gracilaria sp.	93	100	268	269	7	9	18	21	0,1	0,1	0,1	0,1	92026	1066
Polysiphonia sp.	174	166	286	269	13	10	36	32	0,1	0,1	27	31	27211	9548
Algues Pheophycées														
Fucus sp.	90	83	4143	3071	49	36	34	18	0,1	32	0,1	0,1	38064	7740
Sargassum sp.	89	90	2793	2701	35	45	14	38	0,1	0,1	0,1	0,1	83517	8013
Phanérogames sp.														
Zostera marina	76	69	676	620	15	17	17	18	0,1	0,1	0,1	0,1	69727	8222
Zostera noltii	70	74	1034	753	13	18	1	18	0,1	0,1	0,1	0,1	42910	5126

	Brome		Niobium		Césium		Uranium		Iode		Plomb		Cuivre	
	Print.	Aut.	Print.	Aut.	Print.	Aut.	Print.	Aut.	Print.	Aut.	Print.	Aut.	Print.	Aut.
Algues Chlorophycées														
Ulva sp.	2859	3763	18	19	3	0,1	4	1	161	n.d.	0,1	17	13	29
Enteromorpha sp.	1926	2552	33	26	0,1	0,1	4	2	111	n.d.	26	20	12	20
Bryopsis sp.	3576	3536	17	17	10	4	0,1	2	172	n.d.	24	23	10	15
Algues Rhodophycées														
Aglaothamnion sp.	27762	n.d.	23	n.d.	0,1	n.d.	0,1	n.d.	?	n.d.	38	n.d.	9	n.d.
Gracilaria sp.	3117	2751	17	19	0,1	0,1	2	0,1	128	n.d.	0,1	6	0,1	0,1
Polysiphonia sp.	119403	116786	17	20	4	4	1	0,1	254	n.d.	0,1	0,1	24	23
Algues Pheophycées														
Fucus sp.	4448	3578	17	19	0,1	8	12	12	268	n.d.	0,1	5	5	12
Sargassum sp.	1519	1518	16	15	0,1	0,1	8	0,1	82	n.d.	0,1	0,1	0,1	0,1
Phanérogames														
Zostera marina	1590	2739	19	16	0,1	2	2	0,1	101	n.d.	11	4	16	3
Zostera noltii	1317	2291	17	19	12	0,1	6	3	87	n.d.	8	22	18	9

	Zinc		Gallium		Arsenic		Soufre		Cobalt		Nickel		Phosphore	
	Print.	Aut.	Print.	Aut.	Print.	Aut.	Print.	Aut.	Print.	Aut.	Print.	Aut.	Print.	Aut.
Algues Chlorophycées														
Ulva sp.	57	75	3	1	0,1	5	86323	34474	0,1	0,1	19	19	1716	2853
Enteromorpha sp.	114	62	10	6	11	0,1	33464	91096	0,1	0,1	25	15	1388	2703
Bryopsis sp.	156	82	4	6	44	47	20011	19842	2	0,1	19	24	3017	2965
Algues Rhodophycées														
Aglaothamnion sp.	238	n.d.	13	n.d.	50	n.d.	24338	n.d.	0,1	n.d.	25	n.d.	4061	n.d.
Gracilaria sp.	90	72	0,1	2	38	4	41943	62997	0,1	0,1	14	12	3702	3802
Polysiphonia sp.	330	328	6	9	158	162	26939	25735	6	3	24	21	3400	3265
Algues Pheophycées														
Fucus sp.	370	147	2	4	110	123	30644	32185	9	0,1	27	24	2562	2477
Sargassum sp.	66	69	1	5	258	252	18537	18885	0,1	0,1	8	18	2606	2607
Phanérogames														
Zostera marina	207	79	1	1	0,1	0,1	12248	18054	0,1	0,1	17	11	5018	5333
Zostera noltii	463	200	7	5	0,1	0,1	15941	16906	17	0,1	21	22	7645	3888

bridge, 1972) et humophile (Szalay, 1964) qui appartient au groupe des cations dits de grandes dimensions, dont le type est le Potassium (Taylor, 1964) présente effectivement un chimisme voisin de celui de K, en raison de rayons ioniques comparables. Il peuvent donc *a priori* se remplacer mutuellement (Mosser 1980, Vinogradov, 1953).

Que ce soit chez les Algues ou chez les Zostères les concentrations observées sont très significativement supérieures au seuil de détection de l'appareil qui n'est pour cet élément que de 4 mg · Kg^{-1} M.S.

La concentration la plus faible est égale à 66 mg · Kg^{-1} M.S. **Aucun effet saisonnier ne paraît vraiment se manifester tant pour les Algues que pour les Phanérogames.**

Les concentrations demeurent en effet tout à fait comparables au printemps et en automne.

Le Rubidium se montre, dans cette flore laguno-saumâtre, beaucoup plus concentré que chez la Luzerne – souvent prise comme modèle de plante terrestre – qui n'en renferme que 5 mg · Kg^{-1} (M.S.) (Brooks and Kaplan, *in* Fairbridge, 1972).

Dans l'ensemble du règne végétal, la concentration en Rubidium est habituellement assez limitée, de l'ordre de 2 mg · Kg^{-1} de M.S. simplement.

En général, les sédiments argileux marins – ou diversement affectés par ce milieu – renferment davantage de Rb que les sédiments d'eau douce (Mosser, déjà cité).

Le Rubidium serait ainsi accumulé en échange de K chez *Ulva* notamment, et ceci *sans apparente toxicité* (Eppley, *in* Lewin, 1962).

Grâce aux expérimentations en laboratoire, on sait que chez les plantes terrestres – relativement au substrat – *K et Rb sont prélevés dans le même rapport* si ce substrat est par exemple constitué d'un mélange de résine et de sable. La compétition de ces deux cations est connue en ce qui concerne leur prélèvement par les végétaux (Fried *et al.*, 1959).

D'après Vinogradov (1953), chez des plantes marines telles que les Laminaires (*Laminaria flexicaulis* Le Jolis), qui renferment du Rb, jusqu'à 300 mg · Kg^{-1} de *matière fraîche*, le Rubidium y serait sous forme d'iodure de Rubidium (RbI).

Selon des travaux plus anciens (1931), antérieurs à Vinogradov, mais cités par lui, sur des côtes sableuses, chez des plantes à fleurs telles que : *Salicornia, Suaeda, Zostera,* et *Ruppia,* on trouve aussi du Rubidium.

Egalement de longue date, Wilson and Fieldes (1942) ont, en Nouvelle Zélande, trouvé 130 mg · Kg^{-1} M.S., de Rubidium chez *Macrocystis pyrifera,* le Kelp géant.

Le matériau végétal que nous avons étudié à Arcachon en renferme donc dans les mêmes proportions puisque les concentrations observées se situent entre 66 et 174 mg · Kg^{-1} M.S.

Le maximum est observé chez *Polysiphonia sp.,* ce qui est d'ailleurs souvent le cas, nous le verrons, pour d'autres éléments, *le Brome notamment.*

Toujours selon Vinogradov, les concentrations en Rb demeurent proches chez des végétaux pourtant aussi différents que : *Zostera sp.* ou *Ruppia sp.*, et des Algues du genre *Fucus sp.* C'est exactement ce que nous observons à Arcachon, où Zostères et *Fucus sp.* renferment entre 70 et 90 mg · kg^{-1} M.S. Rappelons que l'eau de mer en contient 65 mg · l^{-1} (Riley and Chester, 1971).

En ce qui concerne l'environnement pédologique immédiat du Bassin d'Arcachon (Dumon, 1986), la moyenne en Rb pour les sols des Landes s'établit à 21 mg · Kg^{-1} (sol sec), ce qui est faible en comparaison de la croûte terrestre dont le minimum est de 90 mg · Kg^{-1}, et le maximum de 120.

Pour l'environnement plus large que constitue le bassin versant de la Garonne (Dumon et Lapaquellerie, à paraître), si le minimum est de 21 mg · Kg^{-1}, le maximum atteint 180 mg · kg^{-1} de M.S.

2. Strontium

Alcalino-terreux lithophile, le Strontium, dont les propriétés chimiques ressemblent à celles du Calcium (Horr, 1959), se situe parmi les éléments les plus abondants de la lithosphère, avec : 450 mg · Kg^{-1} de matériau sec.

Il est toujours représenté dans le matériau végétal récolté à Arcachon, et très largement au-dessus du seuil de détection (4 mg · Kg^{-1} M.S. seulement).

Il varie en effet ici entre 268 et 4 143 mg · Kg^{-1} de M.S.

Ce sont les Algues brunes, *Fucus sp.*, et en second lieu *Sargassum sp.* qui en renferment le plus. Il ne semble pas qu'il y ait d'influence saisonnière, les concentrations en Strontium demeurant pratiquement du même ordre de grandeur, lors des récoltes de printemps et d'automne. La prééminence des Algues brunes quant au Sr est connue depuis longtemps dans la littérature (Haug and Smidsrod, 1967; Shaw 1960).

Le cycle biologique du Sr est, toujours selon Shaw (1960), en relation avec celui du Calcium, qui lui est chimiquement identique et qu'il accompagne tant chez les plantes que chez les animaux (Menzel and Heald, 1959), le Strontium naturel étant considéré comme non toxique.

Son cycle ressemble également à celui du Baryum. De fait, ici, il semble varier, selon les sai-

sons, dans le même sens que lui. Plus la concentration en Ba est élevée, plus il y a de Sr. Mais alors que Sr est, on l'a vu, toujours présent, ce n'est pas le cas du Baryum.

Le Strontium est réputé s'accumuler **dans les feuilles** (Horr, 1959).

Comme d'autres ions tels que : Mg^{2+}, Ca^{2+}, Be^{2+}, Mn^{2+}, Cd^{2+}, Co^{2+}, Zn^{2+}, Ni^{2+}, Pb^{2+} et Cu^{2+}, selon la littérature, il peut être chélaté par des phloroglucinols de poids moléculaire élevé, non dialysables.

Ces composés sont justement souvent rencontrés chez les Algues brunes, telles que *Ascophyllum nodosum* L., Le Jolis, et *Fucus vesiculosus* L. (Ragan *et al.*, 1979).

On remarquera que si l'on ne dispose pas ici de la même espèce de *Fucus*, que Ragan, c'est cependant chez les deux Algues brunes prélevées (*Sargassum sp.* et *Fucus sp.*) que se rencontrent les concentrations en Sr les plus élevées du matériau végétal, qu'il s'agisse d'Algues ou de Zostères. Cela apparaît donc conforme aux travaux évoqués ci-dessus.

Le rapport entre concentrations en Sr dans les Algues brunes et Sr dans les Algues vertes est un peu supérieur à 4. Toutefois, au sein des Algues vertes, *Bryopsis sp.* se distingue par des concentrations en Strontium particulièrement élevées : de l'ordre de 1 700 $mg \cdot kg^{-1}$ M.S., quelle que soit la saison.

Seules les Algues rouges apparaissent plutôt mal pourvues en Sr. La raison tient peut-être à une compétition entre Ca et Sr, au niveau des sites d'échange, comme cela se passe pour ces mêmes ions, dans d'autres milieux.

Ce fait est en effet connu de longue date en science du sol (Menzel, 1954 ; Menzel and Heald, 1959 ; Eide and Myklestad, 1980).

3. Zirconium

Bien que tous les végétaux renferment du Zirconium, on ne connaît pas vraiment son rôle dans le métabolisme des êtres vivants.

Cet élément lithophile est en tout cas connu comme très peu toxique pour la vie (Fairbridge 1972).

Dans le cadre de cette étude, le seuil de détection de Zr en fluorescence X est malheureusement des plus élevés (30 $mg \cdot Kg^{-1}$ M.S.).

Donc, beaucoup des concentrations observées étant inférieures à ce seuil, sont de ce fait peu significatives, et nous ne les considérerons que comme seulement indicatives.

C'est notamment le cas pour les Zostères, ceci quelle que soit la saison.

Pour les Algues, il semble que le printemps soit le plus favorable à la fixation de cet élément.

Seules les Algues brunes ne varient guère entre les deux saisons.

Chez les Algues vertes, surtout chez *Enteromorpha sp.*, les concentrations en Zirconium apparaissent particulièrement élevées, au printemps. On retiendra que **cela se manifeste assez souvent chez ce végétal pour d'autres éléments.**

La minéralisation en Zr du contexte sédimentaire ambiant est de l'ordre de 126 $mg \cdot Kg^{-1}$ de sédiment sec. Elle est, en cela, conforme à ce qui est considéré comme normal pour des sédiments pélitiques, i-e : 120 $mg \cdot Kg^{-1}$ (sédiment sec). C'est en tout cas inférieur à la concentration moyenne de la croûte : 220 $mg \cdot Kg^{-1}$ de M.S.

L'origine de ce Zr pourrait être recherchée ici dans les zircons dont la présence a été signalée dans le cortège de minéraux lourds du contexte sableux (Simon, 1974).

Par ailleurs, le Zirconium étant utilisé dans les peintures, une part de ce qui a été dosé peut aussi avoir cette origine, compte tenu de l'importance de la flotte de plaisance du Bassin d'Arcachon.

4. Chrome

Cet élément lithophile, présent dans l'eau de mer à la concentration de 5×10^{-5} $mg \cdot l^{-1}$, est ici toujours représenté. Les concentrations observées étant toujours largement supérieures au seuil de détection, sont significatives. L'exception vient de *Zostera noltii,* au printemps. Le maximum atteint 44 $mg \cdot Kg^{-1}$ de M.S. chez les Algues, qui se montrent enrichies, comparativement aux Zostères.

Le plus souvent, ce sont les végétaux récoltés en Automne qui sont les mieux pourvus, bien que la différence entre les deux saisons demeure limitée.

Les teneurs en Chrome rencontrées dans cette « flore lagunaire » demeurent de l'ordre de celles observées chez des végétaux terrestres, mais ayant cependant poussé sur des sols enrichis à la fois en Cr et en Ni, où ces éléments entraînaient d'ailleurs des phénomènes de toxicité (Soane and Saunder, 1959).

Ces concentrations se montrent par contre **nettement supérieures** à celles trouvées par Gryzhankova *et al.*, (1973), dans divers végétaux de la Mer du Japon, où le Chrome, chez *Ulva sp.* ne dépassait pas 3 $mg \cdot Kg^{-1}$ de M.S. et près de 8 chez *Zostera marina.*

Ici, la teneur en Chrome de ces mêmes végétaux, se situe en moyenne entre 13 et 18 $mg \cdot Kg^{-1}$ de M.S., c'est-à-dire des concentrations respectivement multipliées par 4 et par 2.

5. Baryum

Cet élément lithophile et humophile, dont l'eau de mer renferme 0,03 mg·l^{-1}, ne se rencontre dans les végétaux considérés ici, que LE PLUS SOUVENT AU-DESSOUS du seuil de détection (20 mg·Kg^{-1} M.S.).

Il est donc en général non dosable dans les végétaux du Bassin, sauf chez certaines Algues vertes.

Il est pourtant relativement élevé dans le contexte sédimentaire ambiant : 223 mg·Kg^{-1} de sédiment sec, à Gujan-Mestras, par exemple.

Il en va de même dans l'environnement pédologique : 95 et 640 mg·Kg^{-1} de sol sec dans les différents horizons des profils pédologiques les plus proches du Bassin d'Arcachon : Gujan-Mestras, Canauley, Montplaisir.

La moyenne en Ba de ces sols se situe autour de 278 mg·Kg^{-1} de sol sec. Celle des sols des Landes est de l'ordre de 229 mg·Kg^{-1} (Dumon, 1986). Plus généralement, les sols du Bassin d'Aquitaine, ne dépassent pas 288 mg·Kg^{-1}, ce niveau n'étant d'ailleurs que très rarement atteint.

Dans ces sols, le Baryum est surtout lié aux horizons (A), éluviaux, qui probablement renferment encore des débris végétaux issus des plantes supérieures qui en fixent en général 30 mg·Kg^{-1} M.S.

La source (primaire) du Baryum pourrait bien être ici, recherchée dans les micas. Les Biotites peuvent en effet en renfermer jusqu'à 6 %, les Muscovites, sont même susceptibles d'atteindre 9 %.

Baryum et Plomb ayant la même relation diadochique (Fairbridge, 1972), **pratiquement, seules les Algues qui renferment du Pb renferment aussi du Ba.**

En revanche, il n'en est cependant pas ainsi, en ce qui concerne **les Zostères chez qui le Baryum est absent**, alors qu'elles fixent du Plomb.

Quoi qu'il en soit, conformément à la littérature (Dissanayake, 1984), **seules les Algues vertes fixent Ba**, c'est en particulier le cas d'*Enteromorpha sp.* et de *Bryopsis sp.*

A l'exception de certaines Algues vertes, le Baryum, est donc très peu retenu par les végétaux vivant dans le Bassin, bien que le contexte environnant soit relativement enrichi en cet élément.

6. Thorium

Pratiquement, **seule l'Algue rouge *Polysiphonia sp.* se révèle apte à fixer cet élément lithophile,** et d'ailleurs un peu mieux semble-t-il en automne. Elle apparaît donc comme un véritable **concentrateur de cet élément**, en fixant au minimum 27 mg·Kg^{-1} M.S. alors que *tous les autres végétaux étudiés en sont quasi totalement dépourvus.*

Une autre Algue rouge : *Aglaothamnium sp.* en fixe, mais vraiment à un degré moindre : 2 mg·Kg^{-1} M.S. seulement.

Dans toutes les autres Algues le Thorium n'est pas dosable, ou simplement de l'ordre de la limite de détection.

Les Zostères n'en fixent pas, tout au moins au niveau des feuilles, seuls tissus que nous ayons étudiés, peut-être en va-t-il différemment pour les rhizomes ?

Selon Moore et Swami, in Fairbridge, 1972, le Thorium est capable, en solution, de former des ions complexes.

Parmi les agents susceptibles de donner avec lui des complexes solides, se trouve en particulier BrO^{3-}. Ce pourrait effectivement être le cas ici, car le coefficient de corrélation entre Br et Th est de 0,99, tant au printemps qu'en automne. Chez *Polysiphonia sp.* c'est particulièrement vrai, puisque cette Algue rouge renferme, *aux deux saisons étudiées*, **les concentrations en Brome les plus élevées de l'ensemble des végétaux pris en compte dans cette étude** (*Cf. infra*).

Ces concentrations sont en effet de l'ordre de 11 à 12 %, en Br, pour *Polysiphonia sp.* et 2,7 % pour *Aglaothamnium sp.*

Toutes les autres Algues, ainsi que les Phanérogames étudiées ici, ne dépassent en revanche jamais 0,4 % de Br.

L'origine primaire du Thorium pourrait bien être cherchée dans les minéraux lourds dans lesquels il est souvent associé à l'Uranium et au Zirconium. C'est en particulier vrai chez la Monazite, qui en constitue la source habituelle, et qui peut en renfermer de 2 à 12 %.

On rencontre ici de la Monazite dans les sables du contexte environnant. Elle est habituellement associée (Dumon, 1981) à l'Ilménite, au Grenat, à la Magnétite et au Zircon. Tous ces minéraux sont présents à Arcachon.

Notons que l'ion Thorium peut aussi être transporté sous forme de complexe colloïdal ou de chélate avec les anions organiques, ce qui peut ici prendre toute sa signification, eu égard au lessivage des matières organiques issues des litières forestières.

7. Chlore

Cet élément lithophile qui représente le plus souvent l'halogène cardinal des Algues, montre une très grande **disparité des concentrations** entre printemps et automne.

Les plus élevées sont presque toujours observées au printemps.

Chez les Rhodophycées, les Phéophycées et même les Zostères, le rapport est souvent de l'ordre de 10 entre les deux saisons.

Chez les Chlorophycées, cependant, la tendance est inversée, avec maximum de chlore en automne.

8. Brome

Cet halogène lithophile intervient dans la croûte terrestre pour 1,6 à 3 mg · Kg^{-1} de matériau sec.

Globalement, dans les végétaux étudiés ici, **le Brome vient le plus souvent au 3e rang, après Soufre et Chlore.**

Pour Lewin (1962), citant Vinogradov, le brome varie chez les Algues, jusqu'à 0,2 % du poids sec. C'est à peu près l'ordre de grandeur des concentrations **les plus basses** observées ici, chez les Algues, mais aussi chez les Zostères. Chez les Algues rouges, en particulier, Br peut cependant atteindre des concentrations extrêmement élevées.

Algues

Cet élément présente des **teneurs extrêmement variées**, selon la classe d'Algues à laquelle on s'adresse (de 1 500 mg · Kg^{-1} M.S., à 11,9 %).

Les Algues rouges, telles que *Aglaothamnion sp.* et surtout *Polysiphonia sp.*, **sont très enrichies en Brome.** Chez *Polysiphonia sp.* la teneur est multipliée par 4 par rapport à *Aglaothamnium sp.*, qui fait pourtant partie des mieux pourvues. Ceci est assez conforme aux observations de Gschwend *et al.*, (1985), sur les algues des mers tempérées.

Le rapport entre la concentration en Brome de *Polysiphonia sp.* et celle de l'Algue brune la moins bien pourvue, *Sargassum sp.*, est de l'ordre de 80, ce qui est donc considérable.

Polysiphonia sp. renferme en effet près de 12 % de Brome.

Selon Feldmann (1961) il ne s'agirait pas de Brome libre, mais de phénols bromés et aussi sulfonés. C'est également ce qu'indiquent Augier et Mastagli (1956), qui trouvent chez les Rhodomélacées (particulièrement riches en Brome, et auxquelles appartient précisément *Polysiphonia sp.*), couramment 2 % de Br, incluant les phénols bromurés.

La saison ne semble pas avoir d'influence déterminante sur les concentrations, certaines Algues sont même à cet égard d'une stabilité totale, c'est le cas de *Sargassum sp.* et de *Bryopsis sp.*

Zostères

A l'inverse des Algues, les deux espèces de Zostères, montrent une **augmentation notable (de l'ordre de 70 %) du Brome, en automne**. Cette variation est donc beaucoup plus élevée que pour n'importe laquelle des Algues étudiées ici.

De manière plus générale, les **concentrations en Brome** des Zostères demeurent tout à fait comparables à celles observées chez les Algues, à condition cependant, de ne considérer ni *Polysiphonia sp.*, ni *Aglaothamnion sp.* qui constituent de réelles exceptions, en raison de leurs concentrations particulièrement élevées.

9. Niobium

Egalement lithophile, cet élément est **toujours présent, à la fois chez les Algues et chez les Zostères.**

Il se situe dans la plage de concentrations suivantes : 15 à 33 mg · Kg^{-1} M.S. Celles-ci se trouvent très largement au-dessus du seuil de détection qui n'est que de 1 mg · Kg^{-1} M.S. pour cet élément.

Bien que présent aux deux saisons chez les Algues, et ce **sans gros écart de concentrations**, le Niobium peut paraître cependant préférentiellement fixé en automne.

De l'ensemble des végétaux analysés, Zostères comprises, c'est l'Algue verte *Enteromorpha sp.*, qui est la mieux pourvue.

Les Algues brunes, Sargasses surtout, sont au contraire les moins minéralisées.

10. Cesium

Cet élément lithophile est assez souvent absent, tant des Algues que des Zostères et il est donc difficile de lui trouver des variations cohérentes.

Toutefois, s'il est présent, tous végétaux confondus, c'est en général au printemps que les concentrations les plus élevées sont observées.

Les Chlorophycées présentent les concentrations les plus élevées des Algues. Les Algues rouges en sont dépourvues, sauf *Polysiphonia sp.* qui ne montre aucune variation saisonnière.

Chez les Phanérogames, c'est *Zostera noltii* qui est la mieux minéralisée, au printemps.

11. Uranium

Cet élément lithophile est normalement présent dans l'eau de mer à la concentration de $3 \cdot 10^{-3}$ mg · l^{-1}.

A Arcachon, le contexte pédologique renferme 3 mg · Kg^{-1}.M.S. d'Uranium. Ceci est, toutes proportions gardées, assez élevé par rapport au Bassin d'Aquitaine dans son ensemble, dont la teneur en Uranium des sols, n'excède pas le plus souvent 1 mg · Kg^{-1} (M.S.).

On observe que **les Algues rouges ne fixent pratiquement pas cet élément.** Les autres Algues

ainsi que les Zostères, paraissent le fixer, mais plutôt au printemps. Le maximum est observé chez les Algues brunes : chez *Fucus sp.*, avec 12 mg·Kg^{-1} M.S., quelle que soit la saison, et chez les Sargasses qui n'en renferment par contre pas du tout en automne. Les Chlorophycées, réputées concentrer cet élément de manière spectaculaire (facteur de concentration de l'ordre de $5 \cdot 10^3$), à partir de solutions même très diluées d'uranium (Dissanayake, 1984), ne semblent pourtant pas ici le concentrer particulièrement.

12. Iode

A Arcachon – où nous ne disposions que d'un seul prélèvement, au Printemps 1987 – l'Iode paraît bien représenté, mais surtout chez les Algues. Les termes les plus enrichis sont *Fucus sp.* et *Polysiphonia sp.* Chez les Zostères, c'est surtout *Zostera marina*, qui en fixe, mais sensiblement moins que les Algues.

Eléments Chalcophiles

13. Plomb

Bien que considéré comme non indispensable aux plantes (Walker *et al.*, 1977), ce métal lourd chalcophile, donc fréquemment associé au Soufre, est à Arcachon **toujours fixé par les Zostères**.

Si on compare ces concentrations à celles observées par Bond *et al.*, (1985) ou par Harris *et al.*, (1979) chez *Zostera muelleri*, récoltée dans 12 sites d'une baie du Sud de l'Australie, **les Zostères d'Arcachon présentent des teneurs en Pb relativement élevées,** se situant entre 4 et 22 mg·Kg^{-1} M.S. Celles d'Australie ne renferment en effet, en moyenne que 3 mg·Kg^{-1} M.S. Cependant, exception faite de *Zostera noltii*, chez qui le Plomb est élevé en automne, les concentrations en Plomb des Zostères, restent tout de même assez comparables à celles indiquées par Joshi *et al.*, (1987), pour diverses Angiospermes courantes de marais côtiers salinisés.

Par contre, **le plomb est très nettement moins absorbé par les Algues, ou même pas du tout.** C'est notamment le cas par ex. de *Sargassum sp.*. Ernst (*in* Huiskes *et al.*, 1987) a d'ailleurs fait la même constatation sur *Sargassum muticum.* D'après Everard and Denny (1985), pour les plantes marines s.l., l'absorption de Pb serait pour l'essentiel plus passive qu'active.

La fixation plus ou moins importante de Pb peut tenir à l'anatomie des tissus, et en particulier à des cuticules très peu épaisses, comme c'est le cas pour l'Angiosperme terrestre *Elodea canadensis,* chez qui le parenchyme est bi-assisial. Cette morphologie est justement celle des Algues Vertes que nous avons étudiées. Or, elles constituent précisément presque les seuls représentants des Algues à être pourvus en Plomb, et au même niveau que chez les Zostères. Toutefois, c'est l'Algue rouge *Aglaothamnium sp.* qui présente la concentration la plus élevée en Pb, avec près de 40 mg·Kg^{-1} M.S.

De la flore algale, presque seules les Algues vertes fixent donc du Pb, d'ailleurs en proportions voisines, et quelle que soit la saison.

La fixation préférentielle du Pb par les Chlorophycées est un fait observé *expérimentalement, assez anciennement,* par Genaud et Genevois (1930) et Camlong et Genevois (1931), précisément sur des Ulves et des Entéromorphes du Bassin d'Arcachon. Toujours selon Everard and Denny (1985), déjà cités, l'efficience des Chlorophycées pour fixer Pb serait maintenant bien connue. Ils citent par ailleurs le cas d'une Chromophyte qui est la Diatomée *Navicula,* associée dans un milieu enrichi en Pb, à des lentilles d'eau (Angiospermes). Malgré la faible part (**5 %** seulement) prise dans ce contexte par cette algue brune, elle s'y révèle pourtant capable de fixer **60 %** du plomb présent dans le milieu.

En ce qui concerne le Bassin d'Arcachon, on notera que le contexte pédologique environnant est assez mal pourvu en Pb : 5 mg·Kg^{-1} de sol sec seulement (Dumon, 1986). C'est là une concentration faible, les sols du Sud-Ouest aquitain pouvant renfermer jusqu'à 50 mg·Kg^{-1} de sol sec de Pb.

Les sédiments du Bassin, eux, renferment en moyenne 32 mg·Kg^{-1} de Pb. (R.N.O., Rapports 1979-1981). Selon Eide and Myklestad (1980), le plomb serait prélevé plus vite en été. Eide parle ainsi de : « little seasonal dependence ». Ceci peut sembler se vérifier plus ou moins dans le contexte arcachonnais. Une étude plus approfondie, avec un plus grand nombre d'échantillons serait indispensable pour s'en assurer.

A titre de comparaison avec les végétaux terrestres, nous citerons les travaux de Vlamis *et al.*, (1978) relatifs aux teneurs en métaux lourds d'une orge cultivée sur des sols *très fortement enrichis en déchets urbains* (apports de 225 tonnes·ha^{-1}). Les teneurs respectives en Pb, de ces apports étaient de 250 et 1 090 mg·Kg^{-1} de matériau sec. Cela ne s'est traduit, dans les deux cas, que par un prélèvement de Plomb de seulement 20 mg·Kg^{-1} (M.S.). Il est vrai que Suess and Dean (1985) considèrent que Pb n'est pas prélevé par les plantes supérieures, même cultivées sur milieu pourtant fortement enrichi, mais que par contre, c'est le feuillage qui éventuellement, reçoit le Plomb de l'atmosphère.

15. Cuivre

Parmi les Algues étudiées, ***Sargassum sp.* (Phéophycée) et *Gracilaria sp.* (Rhodophycée)**

sont les SEULES À NE PAS FIXER DU TOUT DE CUIVRE, tant au printemps qu'en automne. On notera que *Gracilaria sp.* est, de l'ensemble des Algues étudiées ici, celle qui est la plus enrichie en Manganèse (Dumon et Lapaquellerie, 1991). Or, selon les observations de Harrison *et al.*, (1983), l'aptitude à fixer l'élément humophile et chalcophile que constitue le Cu, tout au moins chez certaines plantes supérieures, se trouve *réduite en présence de Manganèse.* La raison tiendrait à une interaction entre ces deux éléments. Peut-être cela peut-il se réaliser également chez certaines algues ?

En ce qui concerne *Sargassum*, Ernst (*in* Huiskes *et al.*, 1987) a également observé que **chez *Sargassum muticum*, il n'y avait pas de fixation de Cuivre,** pas plus d'ailleurs que de Plomb (cf. supra). Sur d'autres prélèvements spécifiques de Sargasses, effectués cette fois durant l'année 1988, en 8 points distincts du Bassin d'Arcachon, nous avons nous-mêmes de nouveau constaté qu'*en dépit de la présence de Cuivre dans le contexte ambiant* – de manière assez inexplicable d'ailleurs (absence notamment de pratiques viticoles proches) – cet élément n'était pas pour autant fixé par ce genre de Phéophycée. Par ailleurs, si la concentration en Cuivre de *Polysiphonia sp.* reste constante, (ce qui se révèle également vrai pour l'autre élément *chalcophile* qu'est le Zinc), aux exceptions près indiquées, **les Algues récoltées fixent le Cuivre, et semble-t-il, davantage en Automne.** Peut-être doit-on voir là l'une des incidences – à l'égard d'un élément considéré précisément comme humophile – du lessivage des litières des sols, lixiviation consécutive aux pluies d'automne, et par suite à l'intervention de **produits organiques complexants** issus de cette lixiviation des débris végétaux.

Pour les Zostères, il en va par contre tout différemment car elles montrent toujours *une meilleure fixation de Cuivre au printemps.* Le rapport entre les deux saisons varie entre 2 et 5. Si cette proportion n'est pas la même chez les Angiospermes *halophiles* étudiées par Joshi *et al.*, (1987), dans un contexte côtier de climat d'ailleurs différent (Asie des moussons), par contre, les concentrations qui y sont observées restent du même ordre de grandeur. Des deux espèces représentées à Arcachon, c'est ***Zostera noltii* qui se révèle toujours la mieux pourvue en Cu.** Chez *Zostera marina*, les concentrations que nous avons observées demeurent comparables à celles trouvées par Lyngby (1989), dans une étude réalisée sur la même espèce, prélevée entre juillet et septembre, dans un fjord danois, mais en *contexte pollué.* Toutefois, certains maxima très élevés enregistrés chez les Zostères du Danemark : 65 mg · Kg^{-1} M.S., n'ont par contre jamais été atteints à Arcachon, où la teneur la plus forte n'excède pas 18 mg · Kg^{-1} M.S.

Prises globalement, les concentrations en Cu restent à peu près **du même ordre, chez les Algues et chez les Zostères.** Le maximum est observé chez *Ulva* : 29 m · Kg^{-1} M.S., mais on sait que cette Algue verte, responsable des « marées vertes » en Bretagne depuis 1968 (Brault *et al.*, 1988), est une Algue de pollution, très opportuniste, c'est-à-dire en général très tolérante. Justement, la tolérance au Cuivre, de certaines Chlorophycées est bien connue, puisque *Enteromorpha compressa* L., fait partie des Algues continuant de se développer sur des coques de navires, pourtant traitées aux anti-fouling à base de Cuivre (Reed and Darrig, 1983).

Si les Entéromorphes du Bassin d'Arcachon, se trouvent en effet parmi les végétaux de ce contexte les mieux pourvus en Cu, elles n'occupent toutefois que le 3e rang derrière *Ulva sp.* puis l'Algue rouge *Polysiphonia sp.*. L'ordre de grandeur des concentrations observées demeure cependant le même, soit entre 20 et 30 mg · Kg^{-1} M.S.

D'après El-Gohary *et al.*, (1983), les Algues vertes, microscopiques, tolèrent particulièrement bien le Cuivre au point de pouvoir être cultivées dans des bassins servant à épurer des eaux polluées (en Cuivre) y transitant. De plus, dans ce cas, les auteurs constatent un accroissement de la teneur en chlorophylle de ces Algues vertes. Le Cuivre apparaît donc là comme leur étant bénéfique.

De manière plus générale les concentrations en Cuivre observées restent malgré tout dans l'ensemble de l'ordre de 15 mg · Kg^{-1} M.S., concentration citée par Mason (1956) et par Brooks and Rumsby (1965), comme représentant l'abondance moyenne en Cuivre dans la biosphère marine. Selon Myklestad *et al.*, (1978), une Phéophycée telle qu'*Ascophyllum nodosum* L. Le Jolis, a cependant pu fixer du Cuivre jusqu'à 82 mg · Kg^{-1} M.S.

Pour comparer à des végétaux terrestres, tels que des plantes fourragères considérées toutefois comme carencées en éléments-traces, et notamment en Cuivre, qui en renferment au maximum 13 mg · Kg^{-1} M.S. (Robinson and Dever, 1956), la plupart des végétaux étudiés ici, peuvent être considérés comme « normalement » pourvus en cet élément.

De la même façon, il est intéressant de noter que de l'orge (*Hordeum vulgare.* L.cv. Atlas 57), cultivée sur des déchets urbains, enrichis en métaux lourds (600 mg · Kg^{-1} M.S.), ne prélève guère que 10 à 15 mg · Kg^{-1} M.S., de Cu (Vlamis *et al.*, 1978). Cette concentration paraît donc avoir une certaine généralité ! On retiendra, d'ailleurs toujours à propos de l'orge, que selon El-Shourbagy *et al.*, (1989), il y aurait chez cette Graminée une sorte d'antagonisme entre Cuivre et Chlorure de Na. Dans l'exemple cité, la présence de NaCl entraînerait donc chez l'Orge une protection contre des phénomènes de toxicité dûs à un excès de Cu.

Dans le contexte laguno-marin qui nous intéresse ici, il est évident que la présence de NaCl joue peut-être un rôle !

Par ailleurs, le contexte pédologique entourant le Bassin est, toutes proportions gardées, assez bien pourvu en Cuivre.

La moyenne des sols des Landes, (acception large de ce terme géographique, Dumon 1986) est en effet de 57 $mg \cdot kg^{-1}$ M.S. Elle ne s'écarte donc guère de la moyenne de la croûte terrestre qui se situe, selon les auteurs, entre 45 et 55 $mg \cdot Kg^{-1}$ de matériau sec. Une telle gamme de concentrations est par ailleurs tout à fait comparable, à celle observable en **sols viticoles** traités au sulfate de cuivre (bouillie bordelaise) durant au moins un demi-siècle, par exemple dans la région de Saint-Emilion. Les concentrations en Cuivre y sont en moyenne de l'ordre de 60 $mg \cdot Kg^{-1}$ de sol sec (Dumon et Lapaquellerie : *à paraître).*

Les sols sur alluvions de la Dordogne – dont le cours inférieur draine toute la partie septentrionale du vaste contexte viticole du bordelais – étudiés par les mêmes auteurs, montrent en moyenne, 49 $mg \cdot Kg^{-1}$ de sol sec.

Dans les deux cas évoqués, il s'agit de **moyennes** établies sur l'*ensemble* des horizons des profils pédologiques.

Si, par contre, l'on observe en détail la répartition dans le profil de ce Cuivre anthropique, on s'aperçoit que pour ces sols argilo-calcaires, ou argilo-sablo-calcaires, les concentrations de surface (0-20 cm) atteignent, ou dépassent même 200 $mg \cdot Kg^{-1}$ de sol sec, celles du niveau : 20-40 cm, moins de 90, et pour 40-60 cm : 59 $mg \cdot Kg^{-1}$. Dans ce cas évidemment, le Cuivre n'est pas très mobile dans les profils.

Il faut cependant souligner que ces sols de la zone viticole présentent un complexe argilo-humique (ou absorbant) digne de ce nom. Leurs potentialités de fixation des cations y sont donc très largement supérieures à celles des podzols qui environnent le Bassin. La raison tient en particulier à une texture surtout beaucoup plus équilibrée, et aussi plus fine (argile). Avec une moyenne de 60 $mg \cdot Kg^{-1}$ de sol sec, on voit que les sols viticoles sont cependant à peine mieux pourvus que le contexte pédologique podzolique arcachonnais.

Par ailleurs, les **sédiments du Bassin d'Arcachon eux-mêmes** renferment en moyenne 35 $mg \cdot kg^{-1}$ de sol sec, ce qui est loin d'être négligeable.

16. Zinc

A part l'Algue rouge *Polysiphonia sp.*, chez qui **la concentration en Zn est *constante*, et d'ailleurs très élevée, quelle que soit la saison,** dans l'ensemble, **c'est presque toujours au printemps que les Algues, mais aussi les Phanérogames se montrent le plus enrichies en cet élément chalcophile.** L'Algue verte *Ulva sp.* et à un degré moindre l'Algue brune *Sargassum sp.* font toutefois exception. Cette dernière – qui est probablement *Sargassum muticum* (comm. orale de I. Auby) – bien que la plus mal pourvue en Zinc de l'ensemble des Algues étudiées, se montre cependant très enrichie comparativement à *Sargassum muticum* étudiée en Hollande par Ernst (Huiskes *et al.*, 1987), et chez laquelle il n'a trouvé que 12 $mg \cdot Kg^{-1}$ M.S. On sait que dans l'eau de mer, le Zinc ne dépasse pas 0,01 $mg \cdot l^{-1}$.

Si à titre de comparaison, on se place cette fois sur le plan général, Salomons et Förstner (1984) citent pour des Algues, toujours récoltées en Hollande, des concentrations en Zinc de l'ordre de 220 à 250 $mg \cdot Kg^{-1}$ M.S. On voit donc que certains des genres d'Algues croissant à Arcachon entrent tout à fait dans cette gamme de concentrations.

Par ailleurs, on notera que les concentrations observables à Arcachon demeurent du même ordre de grandeur chez Algues et Phanérogames.

***Zostera noltii*, une fois encore, se révèle beaucoup mieux minéralisée que *Zostera marina*.**

Comparées aux plantes terrestres (Dixon and Wear, 1964 ; Joshi *et al.*, 1987), les Algues et les Phanérogames se montrent ici plutôt enrichies, voire même **très** enrichies en Zn, parfois d'un facteur 3 à 4, par ex. Il est vrai que si le contexte pédologique environnant le Bassin d'Arcachon est plutôt pauvre en Zn (16 $mg \cdot Kg^{-1}$ M.S., en moyenne ; carences en Zn observées sur le maïs cultivé dans les Landes), par contre, le sédiment, *non sableux*, du Bassin renferme 140 $mg \cdot Kg^{-1}$ (M.S.), de cet élément (R.N.O. Rapports : 1979-1981).

Comparées aux Zostères observées en Australie – mais il est vrai chez *Zostera Mulleri* – par Harris *et al.*, (1979), **les concentrations en Zn des Zostères du Bassin d'Arcachon sont très élevées** (parfois dans un rapport de 10).

Il en est d'ailleurs à peu près de même pour les Algues *Polysiphonia sp.* et *Sargassum sp.*, si on les compare à ces mêmes genres étudiés à Cuba (Ramirez *et al.*, 1985).

Les différentes plantes supérieures, *halophytes,* de marais salés étudiées par Joshi *et al.*, (1987), que ces auteurs considèrent pourtant comme *renfermant des teneurs exceptionnellement élevées en Zn,* se situent cependant le plus souvent très largement en dessous des teneurs atteintes à Arcachon, par les Zostères, en particulier par *Zostera noltii.*

17. Gallium

Cet **élément chalcophile,** isolé pour la première fois, en 1878, par Lecocq de Boisbaudran,

(*in* Michel et Bénard, 1964), à partir de la blende, et qui doit son nom au bordelais, région d'origine de ce chimiste, est présent dans l'eau de mer à la concentration de $3 \cdot 10^{-5}$ mg·l^{-1}. Il atteint de 15 à 17 mg·Kg^{-1} de matériau sec dans la croûte terrestre.

Voisin de l'Aluminium (même appartenance au groupe III, rayons ioniques et potentiels d'ionisation très proches), il est généralement concentré dans les minéraux alumineux, comme la bauxite ou le corindon. Les micas, muscovite et surtout phlogopite, en fournissent (Fairbridge 1972).

Le gallium fait aussi partie des éléments qui enrichissent les hydroxydes d'aluminium. Il peut se substituer à Al dans les argiles résultant de la destruction des silicates. Toujours d'après Fairbridge (1972) et Nicolini (1970) un enrichissement en gallium dans les sédiments va de pair avec un accroissement de la quantité de porphyrines qui se trouvent liées à des complexes organo-métalliques. Il se lie également souvent avec le Titane. Dans le contexte pédologique local, exclusivement sableux, il n'excède pas 5 mg·Kg^{-1} de sol sec.

Chez les Algues étudiées ici, ainsi d'ailleurs que chez les Zostères, nous n'avons pourtant pu noter aucune liaison, ni avec l'aluminium, ni avec le titane, les rapports entre les différents éléments considérés, variant entre des limites parfois très éloignées.

Bien que dans la flore laguno-marine d'Arcachon le maximum (13 mg·Kg^{-1} M.S.) ait été observé au printemps chez l'Algue rouge *Aglaothamnion sp.*, pour laquelle nous ne disposons pas d'échantillon d'automne, le plus souvent, c'est en automne qu'il se montre le plus élevé, chez les Algues, à l'exception d'*Enteromorpha sp.*

Chez les Zostères, c'est *Zostera noltii* qui est la mieux pourvue en gallium. *Zostera marina* ne présente que des concentrations non significatives, car inférieures au seuil de détection qui est de 1 mg·Kg^{-1} M.S.

18. Arsenic

Cet élément chalcophile, se rencontre normalement dissous dans l'eau de mer dans la fourchette de concentrations de 0,003 à 0,02 mg·l^{-1}.

Les sols podzoliques des Landes qui enserrent la lagune n'en renferment que 2 mg·Kg^{-1} M.S., ce qui est peu par rapport au contexte pédologique du Sud-Ouest où cet élément peut atteindre jusqu'à 14 mg·Kg^{-1} M.S.

Selon Vinogradov (1953), « tous les organismes marins, algues comprises, sont plus riches en As que les organismes terrestres ». **Cependant, les Zostères ne le fixent pas du tout, et ceci quelle que soit la saison.**

Chez les Algues, l'Algue rouge *Polysiphonia sp.*, toujours bien minéralisée, et surtout les Phéophycées, en renferment des concentrations élevées, jusqu'à 260 mg·Kg^{-1} M.S. pour ces dernières. Ceci représente un réel processus de concentration par l'appareil végétatif de ces Algues, qui a d'ailleurs fait l'objet d'une étude particulière (Dumon et Lapaquellerie, 1991).

19. Soufre

Il s'agit d'un élément chalcophile et biophile dont les concentrations habituelles sont de 885 mg·l^{-1} dans l'eau de mer et de 520 mg·Kg^{-1} M.S. dans la lithosphère. La « biosphère marine » (Fairbridge, 1972) en renferme 1 400 mg·Kg^{-1} M.S. Chez l'homme, la teneur moyenne est de l'ordre de 5 400 mg·Kg^{-1} M.S. Une plante terrestre comme la Luzerne par exemple, n'en contient que 1 040 mg·Kg^{-1} M.S.

On voit donc que **l'ensemble des végétaux d'Arcachon, tous genres confondus, se montrent infiniment plus enrichis.**

Eléments Sidérophiles

20. Cobalt

Bien que certaines Algues marines soient réputées concentrer cet élément de transition sidérophile à partir de l'eau de mer, avec des facteurs d'enrichissement de l'ordre de 2000, **le Cobalt se montre le plus souvent absent des végétaux du Bassin d'Arcachon.**

Toutefois, lorsqu'il est représenté, c'est seulement au printemps. L'Algue rouge *Polysiphonia sp.* fait exception, car elle est la seule à en renfermer aux deux saisons. De plus une fois encore, ce genre fait partie des végétaux les mieux minéralisés.

Le Cobalt demeure de toutes manières assez mal représenté chez les Algues. Toutefois sa concentration est toujours très largement supérieure à celles habituellement observées chez des plantes terrestres (fourrages), considérées, il est vrai, comme carencées, chez lesquelles le maximum observé n'atteint même pas 1 mg·Kg^{-1} M.S.

Par ailleurs c'est chez *Zostera noltii* que le Cobalt est le mieux fixé. *Zostera marina* n'en renferme pas.

Le contexte pédologique ambiant, sableux, de type podzolique, n'est de toutes manières pas enrichi en cet élément, avec moins de 1 mg·Kg^{-1} M.S., alors que certains sols, toutefois non exclusivement sableux du Sud-Ouest aquitain renferment 13 mg·Kg^{-1} M.S. (Dumon, 1986), et que la croûte terrestre atteint, selon les auteurs, 25 à 40 mg·Kg^{-1} M.S., en moyenne.

21. Nickel

Le Nickel (élément sidérophile, donc souvent lié au Fer, mais aussi humophile, rencontré dans l'eau de mer à la concentration de 0,002 mg · l^{-1}) est présent chez tous les végétaux, tant Algues que Phanérogames, qui ont fait l'objet de cette étude.

Une fois encore, comme cela a déjà été constaté pour plusieurs autres éléments, le Nickel se situe à un **niveau comparable chez les Algues et dans les herbiers de Zostères** : entre 10 et 30 mg · Kg^{-1} M.S.

Le plus souvent, il se montre à peine plus faible en automne qu'au printemps, sauf **chez l'Algue verte *Ulva sp.* et chez *Zostera noltii*, où il est constant** malgré le changement de saison.

En ce qui concerne plus précisément l'Algue rouge *Polysiphonia sp.* et l'Algue brune *Sargassum sp.*, les concentrations observées dans les Algues récoltées à Arcachon sont tout à fait du même ordre que celles trouvées en Absorption Atomique, chez les mêmes genres par Ramirez *et al.*, (1985) le long de la côte cubaine.

Chez les Phanérogames, *Zostera noltii* demeure mieux minéralisée que *Zostera marina.* Nous avons déjà observé cette tendance, qui se manifeste assez souvent pour d'autres éléments. Peut-être faut-il voir là un effet de l'exondation? Exondée longtemps, *Zostera noltii* est peut-être contrainte, pour survivre, de mieux exploiter le substrat minéral que ne le fait *Zostera marina.* Cette dernière étant toujours immergée (chenaux et flaques) peut continuer à n'exploiter chaque élément, que sous sa forme dissoute, le substrat peut n'être alors que très peu utilisé.

A Arcachon les sédiments de fond renferment en Nickel environ 32 mg · Kg^{-1} de sédiment sec. Cette valeur du bruit de fond géochimique repose sur l'étude de 90 échantillons de la surface des fonds, de texture non sableuse (R.N.O. 1979-1981).

22. Etain

A Arcachon, **seule** la Rhodophycée *Gracilaria sp.* en renferme 5 mg · Kg^{-1} M.S, et uniquement en automne. Cet élément n'est pas dosable dans les autres végétaux. Il semble donc qu'il n'y ait pas à craindre l'apparition de composés méthylés (Seidel *et al.*, 1980). De plus, les peintures antifouling des bateaux, renfermant cet élément sont désormais interdites.

23. Phosphore

Cet élément sidérophile et biophile est présent dans la lithosphère, à raison d'environ 1 200 mg · Kg^{-1} M.S. Chez les êtres vivants, et l'homme en particulier, sa concentration moyenne atteint 6 300 mg · Kg^{-1} M.S. Une plante terrestre comme la luzerne en renferme 7 000 mg · Kg^{-1} M.S.

A Arcachon, les éléments de la flore les mieux pourvus sont les Zostères : *Zostera noltii*, au printemps. Les concentrations observées sont assez voisines de celle citée pour la luzerne.

Les Algues rouges apparaissent ensuite comme les mieux pourvues, suivies des Phéophycées et finalement des Algues vertes. Prises dans leur ensemble, les teneurs en Phosphore sont moitié moindres de celles des Zostères.

CONCLUSIONS SUR LES ALGUES ET LES ZOSTÈRES D'ARCACHON

Au cours du développement, nous avons assez souvent évoqué les concentrations en éléments du contexte pédologique environnant le Bassin. Le Tableau III, dans un souci de synthèse, réunit donc ces concentrations. Il comporte en regard les fourchettes de teneurs observées chez les divers végétaux. Les limites de détection, ainsi que

Tabl. III. – Comparaison éléments-traces des végétaux du Bassin d'Arcachon-contexte pédologique correspondant (concentrations en mg · Kg^{-1} de matériau sec.)

Trace-elements in Arcachon-lagoon flora (algae & phanerogams) and in the soil-context : a comparison (Concentrations in mg · Kg–^{1}, dry matter).

Eléments	Rb	Sr	Zr	Cr	Ba	Th	Cl	Br	Nb	Cs	U
Limite de détection (µg/g)	4	4	30	2	20	1	100	30	1	1	1
SOLS LANDAIS en µg/g	21	36	56	15	229	4	*	86	8	*	3
ALGUES en µg/g	66-174	268-4143	5-126	13-44	22-82	1-31	1066-92026	1518-119403	15-33	3-10	1-12
ZOSTERES en µg/g	*69-76*	*620-1034*	*13-18*	*1-18*	*0*	*0*	*5126-69727*	*1317-2739*	*16-19*	*2-12*	*2-6*
Ecart-type relatif en %	*10*	*10*	*18*	*8*	*19*	*8*	*19*	*8*	*11*	*12*	*8*
Eléments	Pb	Cu	Zn	Ga	As	S	Co	Ni	Sn	P	*
Limite de détection (µg/g)	4	4	2	1	2	30	1	2	1	80	*
SOLS LANDAIS en µg/g	5	57	16	5	2	4	1	6	*	*	*
ALGUES en µg/g	5-38	5-29	57-330	1-13	5-258	18537-91096	2-9	8-25	5	1716-3802	*
ZOSTERES en µg/g	*4-22*	*3-18*	*79-463*	*1-7*	*0*	*12248-18054*	*0-17*	*11-22*	*0*	*5018-7645*	*
Ecart-type relatif en %	7	7	7	12	10	15	10	10	9	15	*

l'écart-type relatif, en %, pour chaque élément, y sont rappelées.

Par ailleurs, pour les différentes catégories d'éléments, il se dégage les points suivants :

1. Eléments Lithophiles

Rubidium : Dosage très significatif tant chez les Algues que chez les zostères. Aucun effet saisonnier n'a pu être noté. La concentration maximum est observable chez *Polysiphonia sp.*. Les végétaux du Bassin, bien qu'exploitant un substrat mal pourvu, sont plus riches (minimum 66 mg · Kg^{-1} M.S.) que les plantes terrestres (environ 2 mg · Kg^{-1} M.S.)

Strontium : Dosage toujours très significatif. Cet élément est très bien représenté chez les Algues brunes. Aucun effet saisonnier ne se manifeste.

Zirconium : Dosage NON significatif, donc seulement indicatif. Le Zirconium se fixe sur les Algues plutôt au printemps. Concentration assez constante chez les Algues brunes.

Chrome : Dosage très significatif. Les Algues sont sensiblement plus riches que les Zostères (assez souvent facteur 2). Les concentrations tendent à être plus élevées en automne, mais toutefois il y a peu de différences entre les deux saisons. Ces concentrations sont comparables à celles de plantes terrestres, mais pousssant toutefois sur des sols enrichis en Chrome et en Nickel. Elles sont supérieures à celles observées dans la mer du Japon, où l'on trouve par exemple : 3 mg · Kg^{-1} M.S. chez *Ulva* et 8 mg · Kg^{-1} M.S. chez *Zostera.*

Baryum : Dosage non très significatif, le plus souvent, car les concentrations sont trop faibles, trop proches du seuil de détection, voire même assez souvent nulles. Les environnements sédimentaire et pédologique sont pourtant ici plutôt riches en Baryum, élément que les végétaux étudiés ne paraissent pas fixer.

Certaines des données sont cependant, au contraire, tout à fait significatives : c'est le cas pour les Algues vertes *Bryopsis sp.* (toute l'année), *Enteromorpha sp.* et l'Algue rouge (au printemps seulement), ainsi que *Fucus sp.* (Phéophycée) en automne. *Les Algues qui renferment du Baryum, sont les mêmes que celles bien pourvues en Plomb.* On ne note par contre pas du tout de Baryum chez les Zostères.

Thorium : Seule *Polysiphonia sp.* en renferme, et d'ailleurs un peu plus en automne. On remarquera que c'est aussi cette Algue rouge qui – de tous les végétaux étudiés ici – est la plus riche en Brome (11 à 12 %). Il faut se rappeler que le Thorium est précisément l'un des éléments capables de se complexer avec le Brome. La corrélation entre les deux éléments est justement de 0,99.

Par contre, il n'y pas du tout de Thorium chez les Zostères, tout au moins au niveau des feuilles qui sont les seules parties végétatives que nous ayons analysées.

Chlore : Les concentrations sont le plus souvent largement plus élevées au printemps. Ceci est particulièrement vrai chez les Algues brunes et rouges, ainsi que chez les Zostères. Seules les Chlorophycées, tendent à présenter des concentrations plus élevées en automne.

Brome : Tous les végétaux étudiés ici en renferment, surtout les Algues, mais les zostères aussi.

Certaines Algues rouges sont très enrichies, jusqu'à 12 % de Brome chez *Polysiphonia sp.*. Aucun effet saisonnier net n'a pu être noté, sauf chez les zostères, plus enrichies en automne.

Niobium : Les dosages sont très significatifs, puisque les concentrations se situent entre 15 et 33 mg · Kg^{-1} M.S., alors que le seuil est seulement de 1 mg · Kg^{-1} M.S. Cet élément est toujours présent, aux deux saisons (bien qu'un peu plus élevé en automne). Tant chez les zostères que chez les Algues, les concentrations demeurent du même ordre.

Césium : Il est assez souvent absent. Dans le cas contraire, il est difficile de trouver à cet élément des variations cohérentes. Il est présent chez les Algues vertes, plutôt au printemps. La concentration maximale (tous végétaux confondus), n'est observée qu'au printemps chez *Zostera noltii.*

Uranium : Le maximum est observé chez les Algues brunes, où la concentration demeure d'ailleurs constante chez les *Fucus sp.*. L'Uranium est pratiquement absent des Algues rouges. Les zostères ne se distinguent pas des Algues.

Iode : Les Algues sont plus enrichies que les Zostères (d'un facteur 2 à 3). Il est à noter que, des deux Phanérogames, pour la première fois, c'est *Zostera marina* qui est la plus minéralisée.

2. Eléments Chalcophiles

Plomb : Conformément à un fait bien connu par ailleurs, il est très peu absorbé par les Algues, ou même pas du tout, à l'exception des Algues vertes. Il est vrai qu'ici, le contexte pédologique ambiant est mal pourvu : 5 mg · Kg^{-1} M.S., contre 50 mg · Kg^{-1} M.S dans l'ensemble des sols aquitains. Ce fait est sans doute à mettre en relation avec l'extrême pauvreté des sols sableux, propriété due à leur lixiviation (podzolisation). Quant au sédiment, il en renferme 32 mg · Kg^{-1} M.S.

Malgré cela, les Zostères se montrent cependant capables de concentrer le Plomb, de manière tout à fait comparable aux Algues vertes.

Cuivre : Toutes les plantes étudiées en fixent, sauf *Sargassum sp.* (Algue brune), et l'Algue rouge *Gracilaria sp.*. On notera que cette dernière représente par ailleurs l'Algue la plus riche en Manganèse. Or cet élément est réputé limiter l'absorption de Cuivre. Ici, ceci semble se produire, bien que le contexte pédologique soit bien pourvu en Cuivre. C'est *Ulva sp.* qui présente la concentration la plus élevée. Si *Polysiphonia sp.* est un peu moins enrichie, par contre sa concentration en Cuivre demeure pratiquement constante aux deux saisons. Par ailleurs, les concentrations observées sont de même amplitude chez les Algues et les Zostères. Les Zostères paraissent mieux fixer le Cuivre au printemps, les Algues plutôt en automne.

Zinc : Il est constant chez *Polysiphonia sp.*, quelle que soit la saison. C'est également chez ce genre que l'on trouve l'une des concentrations les plus élevées observables chez les Algues (le maximum est observé chez *Fucus sp.*). De toutes manières, chez Algues et Zostères, c'est toujours au printemps que les concentrations sont les plus élevées. Des deux genres de Zostères récoltées, c'est une fois encore *Zostera noltii* qui est la mieux minéralisée.

Gallium : Son seuil de détection, n'étant que de 2 $mg \cdot Kg^{-1}$ M.S., les dosages sont très significatifs, même si les concentrations ne sont cependant pas très élevées. Le maximum, 13 $mg \cdot Kg^{-1}$ M.S., est observé chez les Algues rouges.

Arsenic : Phéophycées et Rhodophycées le concentrent, et même en assez fortes proportions, surtout en ce qui concerne les Sargasses.

Les Zostères, dans le même contexte, ne fixent par contre pas du tout d'Arsenic.

Soufre : Aucun effet saisonnier net ne se manifeste en général. Certaines Algues, tant vertes que rouges, et l'ensemble des brunes, demeurent pratiquement sans variations sensibles entre les deux saisons.

Par contre, chez les Zostères, c'est en automne que le Soufre est fixé au maximum.

3. Eléments Sidérophiles

Cobalt : Il est le plus souvent absent de la flore algale. Lorsqu'il est présent, c'est au printemps, mais en concentrations de toutes façons très limitées. Il est présent, à cette même saison, chez les Zostères, où l'on trouve le maximum observable. C'est une fois encore *Zostera noltii* qui se montre la mieux minéralisée.

Nickel : Il offre des niveaux comparables chez Algues et Zostères. Les teneurs étant assez semblables aux deux saisons, le facteur saisonnier est donc sans influence. Des Zostères étudiées, c'est *Zostera noltii* qui le fixe le mieux.

Etain : Il n'est présent que chez une Rhodophycée, et seulement en automne.

Phosphore : Si tous les végétaux en renferment, parmi les Algues, ce sont les Rhodophycées qui se montrent les plus enrichies. Les Zostères sont très sensiblement plus riches (d'un facteur 2) que les Algues les mieux pourvues.

BIBLIOGRAPHIE

ALZIEU C., 1979. Présence de métaux lourds dans le Bassin d'Arcachon. Teneurs trouvées dans les huîtres. *In* : Ministère de l'Environnement (Rédacteur), Réseau National d'Observation de la Qualité du Milieu Marin. 1979.

ALZIEU C., M. HERAL, Y. THIBAUD, M.J. DARDIGNAC et M. FEUILLET, 1982. Influence des peintures antisalissures à base d'organostanniques sur la calcification de la coquille de l'huître *Crassostrea gigas*. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* **45** (2) : 101-116.

AUGIER J. et P. MASTAGLI, 1956. Sur un composé phénolique bromé extrait de l'algue rouge *Halopitys incurvus*. *C.R. Acad. Sc. Paris* **242** : 190-192.

BOND A.M., J.R. BRADBURY, H.A. HUDSON, J.S. GANHAM, PJ. HANNA and S. STROTHER, 1985. Kinetic studies of lead (II) uptake by the seagrass *Zostera muelleri* in water by radiotracing, atomic aborption spectrometry and electrochemical techniques. *Mar. chemist.* **16** : 1-9.

BRAULT D., X. BRIAND et P. GOLVEN, 1988. Les marées vertes. *In* : Valorisation des algues et autres végétaux aquatiques (VALVA). Colloque Bombannes, 16-19 Nov. 1982 R. Delepine, J. Gaillard, Ph. Morand édit. C.N.R.S./IFREMER. Publ. Fr. : 87-90.

BROOKS R.R. and RUMSBY M.G., 1965. The biogeochemistry of trace element uptake by some New-Zealand bivalves. *Limnol. Oceanogr.* **10** : 521-527

BROOKS R.R and I.R. KAPLAN, 1972. Biogeochemistry : 74-82 *in* Fairbridge (p. 76).

CAMLONG S. et L. GENEVOIS, 1931. Sur la constitution minérale des chlorophycées marines. II. Université de Bordeaux et Société Scientifique d'Arcachon. *Bull. station biol. Arcachon* **27** : 209-221.

CARRUESCO C., P.J. LABOURG, Y. LAPAQUELLERIE et D. PRUNIER, 1982. Impact of Zinc and Tin in the interstitial environment of a lagoon ecosystem : the Arcachon bay (France). Int. Symp. Utilisation of coastal ecosystems : Planning, Pollution and Productivity. Rio Grande, R.S. Brazil-Atlantica (Abs.), **5** (2) : 23-24.

CARRUESCO C., P.J. LABOURG, Y. LAPAQUELLERIE et D. PRUNIER, 1986. Impact des métaux lourds sur un environnement lagunaire : le Bassin d'Arcachon. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine*, Bordeaux **39** : 85-93.

DISSANAYAKE C.B., 1984. Metals in algal mats. A geochemical study from Sri-Lanka. *Chemic. Geol.* **47** (3/4) : 303-320.

DIXON J.B. and J.I. WEAR, 1964. X-ray spectrographic analysis of Zinc, Manganese, Iron, and Copper in plant tissue. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* **28** (6) : 744-746.

DUMON J.C., 1972. Résultats du fractionnement de la matière organique humifiée extraite de sédiments fluviatiles, lagunaires et marins. *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine*, Bordeaux **12** : 15-23, 2 fig., 2 tabl.

DUMON J.C., Y. LAPAQUELLERIE, C. LATOUCHE, 1973. Sur la présence et l'origine pédologique possible des ilménites de la zone du Pyla (Gironde). *C.R. Acad. Sci. Paris*, **276** : 889-892, 1 fig., 1 tabl.

DUMON J.C., 1975a. Action d'acides organiques divers sur un minéral titané. Comparaison de leur pouvoir d'extraction du titane avec celui d'acides minéraux. *Bull. Inst. Géol. Bassin Aquit.*, Bordeaux **17** : 95-100, 1 tabl.

DUMON J.C., 1975b. Solubilisation du titane du rutile sous l'action de l'acide oxalique. *Bull. Inst. Géol. Bassin Aquit.*, Bordeaux **18** : 13-17, 1 fig., 1 tabl.

DUMON J.C., 1978. Caractéristiques de quelques profils pédologiques de la Grande lande. *Bull. Inst. Géol. Bassin Aquit.*, Bordeaux **24** : 147-178, 22 fig., 15 tabl.

DUMON J.C., 1981. Comportement du Titane dans les phénomènes d'altération et de sédimentation sous différents climats. Esquisse d'un cycle biogéochimique. Thèse Doctorat d'Etat. Université de Bordeaux I, n° 718, 296 p., 50 tabl., 63 fig., 10 pl. photos, 23 p. d'annexes.

DUMON J.C., 1986. Environnement pédologique du Bassin d'Arcachon et des lacs landais : Eléments majeurs, mineurs et traces des podzols des Landes de Gascogne et du Médoc. Données préliminaires. *Bull. Inst. Géol. Bassin Aquit.*, Bordeaux **39** : 117-134, 7 fig., 5 tabl., h.t.

DUMON J.C., et Y. LAPAQUELLERIE, 1991. Constituants majeurs des Algues et Phanérogames marines du Bassin d'Arcachon (façade méridionale Atlantique de la France). *Vie Milieu* **41** (2/3) : 81-86.

DUMON J.C., et Y. LAPAQUELLERIE. Les éléments métalliques des divers grands types de sols du bassin versant de la Garonne. A paraître.

EIDE I. and S. MYKLESTAD, 1980. Long-term uptake and release of heavy metals by *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol (Phaeophycae) *in situ*. *Environ. Pol.* (Series A) **23** : 19-28.

EL-GOHARY A., S.A. SHEHATA and R.W. LASHEEN, 1983. Fate and effect of copper in algal pond. Heavy metals in the Environment. Internat Conf. Heidelberg **1** : 500-503.

EL-SHOURBAGY, A. WALLACE and W.L.BERRY, 1989. Some interacting effects of sodium chloride, excess Copper, low phosphorus and polyethylene glycol on barley. *Soil Science* **147** (6) : 432-435.

EPPLEY R.W., 1962. Major cations. Part I. : 255-266. *In* : LEWIN R.A. Physiology and Biochemistry of algae.

EVERARD M. and P. DENNY, 1985. Flux of lead in sumerged plants and its relevance to a freshwater system. *Aquatic Botany.* **21** : 181-193.

FAIRBRIDGE R.W.,1972. The Encyclopedia of geochemistry and Environmental Sciences. Encyclopedia of earth sciences series. vol. IV. A, 1 321 p. R.W. Fairbridge Ed. Van Nostrand Reinhold Company, New York, Cincinnati, Toronto, London, Melbourne.

FELDMANN J., 1961. Sur quelques problèmes biochimiques posés par l'étude cytologique des Algues rouges. Colloques internationaux du C.N.R.S. N° 103 : Chimie et physicochimie des principes immédiats tirés des algues. Dinard 20-25 Sept. 1960.

FRIED M., G. HAWKES and W.Z.MACKIE, 1959. Rubidium-Potassium in the soil plant system. *Soil Science Soc. Proceedings* **23** (5) : 360-362.

GENAUD P. et L.GENEVOIS, 1930. Sur la constitution minérale de quelques chlorophycées marines. Univ. Bordeaux Soc. Sci. d'Arcachon. *Bull. stat. biol. Arcachon* **27** : 21-28

GOLDSCHMIDT V.M., 1956. Geochemistry, London, Oxford, University Press. 730 p.

GRYZHANKOVA L.N., N.V. LAKTIONOVA,Ye.A. BOYCHENKO and A.V. KARYAKIN, 1973. Distribution of polyvalent metals in different types of algae. Oceanology of the Academy of Sciences of the USSR. **13** (4) : 502-505 (Traduction de *Okeanologia.* 611-614).

GSCHWEND P.M., J.K. MacFARLANE and K.A. NEWMAN, 1985. Volatile halogenated organic compounds released to seawater from temperate marine Macroalgae. *Science* **227** : 1033-1035.

HARRIS J.E., G.J. FABRIS, P.J. STATHAM and F. TAWFIK, 1979. Biogeochemistry of selected metals in Western Port, Victoria, and use of Intervertebrates as indicators with emphasis on *Mytilus edulis planulatus. Austr. J. Mar. Freshw. Res.* **30** : 159-178.

HARRISON S.J., N.W. LEPP and D.A. PHIPPS, 1983. Copper uptake by excised roots. III. Effect of Manganese on copper uptake. *Intern. J. Plant Physiol.* **109** (4) : 285-289.

HAUG A. and O. SMIDSROD, 1967. Strontium, Calcium and Magnesium in Brown Algae. *Nature* **215** : 1167-1168.

HORR C.A., 1959. A survey of analytical methods for the determination of Strontium in natural water. *Geological Survey water supply.* Paper 1496. A. United States Government Printing Office, Washington : 7 fig., 5 tabl. h.t.

HUISKES A.H.L., C.W.P.M. BLOM and J. ROZEMA, 1987. Vegetation between land and sea. Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht. Boston. Lancaster. Printed in the Netherlands.

JOSHI A.J.M., ENGERHART, M.WICKERN, and S.W. BRECKLE, 1987. Seasonal changes in the trace-metals insalt marsh Angiosperms. *J. Plant. Physiology.* **128** : 173-177.

JUSTE C., 1965. Contribution à l'étude de la dynamique de l'aluminium dans les sols acides du Sud-Ouest atlantique : application à leur mise en valeur. Thèse Ing. Doct., Nancyn n° 427, I.N.R.A., 1966, 143 p., 27 fig., 39 tabl.

LEWIN R.A., 1962. Physiology and Biochemistry of Algae. p. 929. Academic Press. 1962. New-York, London.

LYNGBY J.E., 1989. Biomonitoring and ecotoxicity studies of heavy metals leached from power plant cooling water systems. Heavy metals in the environment. Intern. Conf. Vol. 1, Geneva. Sept. 1989. p. 205-208.

MASON B., 1956. Principles of Geochemistry. New-York, John Wiley and Sons.

MENZEL R.G., 1954. Competitive uptake by plants of Potassium, Rubidium, Cesium, and Calcium, Strontium, Barium from soils. *Soil Science* **77** (6).

MENZEL R.G. and W.R. HEALD, 1959. Strontium and Calcium contents of crop plants in relation to exchangeable Strontium and Calcium of the soil. *Soil Sci. Soc. America Proceed.* **23** : 110-112.

MICHEL A. et J. BENARD, 1964. Gallium : p. 317-320, in Chimie Minérale-Généralités et études particulières des éléments. 730 p., 333 fig. et tableaux. Masson et Cie-Editeurs, Paris.

MOORE W.S. and S.K. SWAMI, 1972. Thorium : element and geochemistry. p. 1183-1188. *In* Fairbridge.

MOSSER C., 1980. Etude géochimique de quelques éléments-traces dans les argiles des altérations et des sédiments. Thèse d'Etat. n° 63. Strasbourg, 229 p.

MYKLESTAD S., I. EIDE and S.MELSOM, 1978. Exchange of heavy metals in *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. *In situ* by means of transplanting experiments. *Environm. pollut.* **16** : 277-284.

NICOLINI P., 1970. Gîtologie des concentrations minérales stratiformes. Gauthier-Villars Ed. Paris.

PARRIAUD H., 1975. Recherches phytoécologiques sur le Bassin d'Arcachon : les ceintures de végétation et leur relation avec les marées. *Le Botaniste*, Série **57** : 167-312, 10 Tabl.

RAGAN M.A, O. SMIDSROD and B. LARSEN, 1979. Chelation of divalent metal ions by brown algal polyphenols. *Mar. Chemist.* **7** : 265-271.

RAMIREZ M, A. ARECES and H. GONZALEZ, 1985. Trace-metal concentrations in seaweeds Cuban's shores *Heavy-metals.* Vol. 2. Athens, Sept. 1985, p. 271-273.

REED R.H. and S. DARRIG, 1983. Physiological responses of ship-fouling and non-fouling isolates of *Enteromorpha compressa* to copper. Heavy metals in the Envrironment. Internat Conf. Heidelberg Vol. 1 : 322-325.

RILEY and CHESTER, 1971. Introduction to marine chemistry. Academic Press. London and New-York.

ROBINSON W.O. and R.F.DEVER, 1956. Composition of soils, peats, and plants associated with cattle malnutrition. *Soil Science* **82** : 275-285.

R.N.O. (Réseau National d'Observation pour la Qualité du milieu marin). Recueil d'observations : Campagnes 1979-1980-1981. Point d'appui n° 16, Bassin d'Arcachon. Annuaires R.N.O. 172 p. 151 p. et 113 p. Ministère de l'Environnement du Cadre de vie.

SALOMONS W. and U. FÖRSTNER, 1984. Metals in the hydrocycle. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, New-York, Tokyo.

SEIDEL S.L., V.F. HODGE and E.D. GOLDBERG, 1980. Tin as an environmental pollutant. *Thalas. Jugosl* **16** : 2-4 : 209-223.

SHAW W.H.R., 1960. Studies in biogeochemistry-I. A biogeochemical periodic table. The data. – II. Discussion and references. *Geoch. Cosmochim. Acta*, London, **19** (3) : 196-215.

SIMON R., 1974. Etude minéralogique de quelques formations détritiques d'Aquitaine. Thèse Univ. Bordeaux I.

SOANE D. and D.H. SAUNDER, 1959. Nickel and Chromium toxicity of serpentine soils in Southern Rhodesia. *Soil Science* **88** : 322-330.

SUESS M.J. and R.B. DEAN, 1985. Health risks of heavy metals in sewage sludge applied to land. *Heavy metals.* Athens **1** : 333-335.

SZALAY A., 1964. Cation exchange properties of *humic acids* and their importance in the geochemical enrichment of $UO2^{++}$ and other cations. *Geoch. Cosmoch. Acta* : 1605-1614.

TAYLOR S.R., 1964. Abundance of chemical elements in the continental crust : a new table. *Geoch. Cosmoch. Acta* **28** : 1273-1285.

VINOGRADOV A.P., 1953. The elementary chemical composition of marine organisms. n° II. Memoir Sears Foundation for marine research. Yale University, New Haven, 674 p.

VLAMIS J., D.E. WILLIAMS, K. FONG, AND J.E. COREY, 1978. Metal uptake by barley from field plots fertilized with sludge. *Soil Science* **126** (1) : 49-55.

WALKER W.M., J.E. MILLER, and J.J. HASSETT, 1977. Effect of Lead and Cadmium, upon the Calcium, Magnesium, Potassium and Phosphorus concentration in young corn plants. *Soil Science* **124** (3) : 145-151.

WASSERMAN J.C., 1990. Les cycles du Zn, du Cu, du Fe et du Mn dans le Bassin d'Arcachon (Côte Atlantique française) : L'importance des herbiers à *Zostera noltii*. Hornemann. Thèse Doct. Univ. Bordeaux I. 263 p.

WILSON S.H. and M. FIELDES, 1942. Studies in spectrographic analysis. II. Minor elements in seaweed (*Macrocystis pyrifera*). *N.Z.J. Sci. Tech.* **23** B : 47.

Reçu le 3 janvier 1994 ; received January 3, 1994
Accepté le 4 mars 1994 ; accepted March 4, 1994

CHANGEMENTS À LONG TERME DANS LES ÉCOSYSTÈMES MARINS : MÉTHODES D'ANALYSE, ÉTUDES DE CAS ET COMPARAISONS INTER-SITES

LONG-TERM CHANGES IN MARINE ECOSYSTEMS : METHODS OF ANALYSIS, CASE STUDIES AND BETWEEN-SITE COMPARISONS

Colloque International
Arcachon, France
1-3 février 1995

Thème : Les écosystèmes marins possèdent une variabilité qui leur est propre. Dans le domaine côtier, leur dynamique est aussi influencée par les activités humaines. Une question cruciale se pose alors : comment séparer la variabilité naturelle des écosystèmes marins des changements d'origine anthropique ? L'objectif de ce colloque est de réunir sur cette question des spécialistes de l'écologie marine et de l'analyse numérique. Il s'agira en outre de mettre en valeur des séries chronologiques existantes insuffisamment exploitées et qui pourraient apporter des éléments de réponse par l'intermédiaire de comparaisons inter-sites. Les contributions viseront 1) à déterminer, au travers d'études de cas, l'influence respective des processus biologiques, du climat, et des facteurs anthropiques sur la dynamique à long terme des communautés biologiques marines, et 2) à identifier, par des méthodes statistiques, les tendances, les périodicités, et les facteurs explicatifs de cette dynamique.

Les contributions prendront en compte les aspects suivants :

- séries chronologiques (≥ 10 ans) portant sur les populations ou les communautés naturelles appartenant au plancton, au necton ou au benthos ; comparaisons de peuplements effectuées à intervalle de plusieurs décennies
- évolution à long terme des variables abiotiques (en particulier, les données climatologiques à l'échelle locale ou régionale) dans la mesure où celles-ci permettent d'expliquer l'évolution des écosystèmes étudiés
- milieux non perturbés, milieux perturbés par action anthropique, ou milieux modifiés naturellement, qu'ils soient côtiers ou océaniques
- études intra-sites ou comparaisons inter-sites
- méthodes et outils statistiques en privilégiant les liaisons entre numériciens et praticiens
- modèles explicatifs et, si possible, prédictifs.

Langue : anglais (de préférence) et français.

Colloque organisé à l'initiative du groupe « Séries à long terme » du Programme National d'Océanographie Côtière (PNOC), soutenu par l'IFREMER, l'INSU (CNRS) et par : Centre d'Océanographie et Biologie Marine, Université de Bordeaux I, Arcachon, France.

Adresse du Secrétariat Scientifique :

Dr. G. Bachelet, Dr. J. Castel, Laboratoire d'Océanographie Biologique, Centre d'Océanographie et de Biologie Marine, Université de Bordeaux I, 2 rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon, France. Téléphone : +33 56 83 10 22/Fax : +33 56 83 51 04

International Conference
Arcachon, France
1-3 February 1995

Topics : Marine ecosystems display intrinsic variability. For several decades, however, their dynamics has also been influenced by man's activities, especially in coastal areas. A crucial question thus arises both for scientists and environmental managers alike : how can the natural variability of marine ecosystems be distinguished from man-induced changes ? The objective of the present conference is to focus attention of both marine ecologists and statisticians on this special question. Moreover, this conference will provide an opportunity to valorize some chronological series which have been so far insufficiently analysed and which could be of interest for between-site comparisons. The contributions will aim (1) through case studies, to assess the respective influence of biological processes, climate, and anthropic factors on the long-term dynamics of marine communities, and (2) to identify, by appropriate statistical methods, the trends, periodicities, and factors explaining this dynamics.

Papers are invited to deal with the following topics :

- chronological series (≥ 10 years) of data on natural populations or communities from the plankton, nekton, or benthos ; alternatively, comparisons made at intervals of several decades
- long-term evolution of abiotic variables (e.g. climatic data at a local or regional scale) in so far as they may explain the evolution of the ecosystems under study
- undisturbed as well as man-disturbed or naturally-modified, coastal or oceanic environments
- within-site studies or between-site comparisons
- statistical methods and tools
- explanatory and, if possible, predictive models.

Language : English (preferably) and French.

This Conference is organized on the initiative of the "Long-term Series" Group within the French National Programme of Coastal Oceanography (PNOC), supported by IFREMER and INSU (CNRS), and by Centre d'Océanographie et Biologie Marine, Université de Bordeaux I, Arcachon, France.

Address of the Scientific Secretariat :

Dr. G. Bachelet, Dr. J. Castel, Laboratoire d'Océanographie Biologique, Centre d'Océanographie et de Biologie Marine, Université de Bordeaux I, 2 rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon, France. Telephone : +33 56 83 10 22 / Fax : +33 56 83 51 04

Organizing Committee :

Drs Guy Bachelet & Jacques Castel, CNRS, Arcachon
Dr. Jean-Claude Dauvin, MNHN, Paris
Dr. Frédéric Ibanez & Prof. Paul Nival, Université Paris 6 & Villefranche-sur-Mer

VIE MILIEU, 1994, 44 (3/4) : 185-190

MEIOBENTHOS IN THE SEDIMENTS OF SEAGRASS MEADOWS OF LAKSHADWEEP ATOLLS, ARABIAN SEA

Z.A. ANSARI, A.H. PARULEKAR

National Institute of Oceanography Dona Paula, Goa 403004, India

ABONDANCE
MÉIOFAUNE
PHANÉROGAMES MARINES
LAKSHADWEEP

RÉSUMÉ – L'abondance du méiobenthos de la communauté de Phanérogames marines *Thalassia hemprichii* des cinq atolls de Lakshadweep s'échelonne entre 554 et 1 351/10 cm². L'ensemble des taxons de l'épifaune et de l'endofaune se compose de quatre groupes majeurs. Les Nématodes et les Copépodes dépassent 70 % du nombre total des taxons. Des différences significatives de méiofaune totale et des groupes majeurs traités par ANOVA selon les stations et les habitats sont mises en évidence. Il existe une corrélation positive entre l'abondance méiofaunique et la biomasse macrophytique. 29 espèces de Copépodes Harpacticoïdes ont été dénombrées. La diversité des Copépodes benthiques est maximum dans les lagunes où la biomasse des macrophytes est plus élevée. La complexité des biotopes influence le peuplement de la méiofaune. Celle-ci est plus abondante que la macrofaune et sa contribution, dans la production benthique est aussi importante que celles des autres constituants les plus contributifs du benthos.

ABUNDANCE
MEIOFAUNA
SEAGRASS HABITAT
LAKSHADWEEP

ABSTRACT – Meiofaunal abundance of the seagrass, *Thalassia hemprichii* community in the five Lakshadweep atolls ranged from 554 – 1 351/10 cm². Total number of epifaunal and infaunal meiofauna taxa, were comprised of four dominant groups. Nematodes and copepods constituted over 70 % of the fauna numerically. Significant differences in total meiofauna and some major groups were noted by ANOVA, among sites and habitats. Meiofaunal abundance was positively correlated with macrophytic biomass. 29 species of harpacticoid copepod were recorded from the study sites. Benthic copepod diversity was maximum in those lagoons having higher macrophytic biomass. Influence of habitat complexity on meiofaunal assemblage was observed. Meiofauna were more abundant than macrofauna and their contribution in benthic production was similar to their larger counterparts.

INTRODUCTION

Seagrass habitats are conspicuous features of coastal and oceanic areas, the world over. Studies on the fauna of seagrass meadows have attracted research attention in recent years because of the rich production unique to such habitats (Wood *et al.*, 1969). However, little effort has been made to study the meiofauna components of this specialized ecosystem (Bell *et al.*, 1984 a). To understand the functional and structural role of meiofauna in seagrass ecosystem, the pattern of meiofaunal abundance and their interaction with larger forms should provide basis for further evaluation.

Apart from a report by Ansari (1984) nothing is known of the meiofauna of seagrass community of the oceanic atolls of lakshadweep in the Arabian sea. During a cruise of the *R.V. Gaveshani* in March and April 1987 to the Lakshadweep islands, sediment dwelling meiofauna of the seagrass community was studied. The present paper reports the meiofaunal density and harpacticoid copepod species diversity from five lagoons having varied seagrass vegetation. Spatial differences in meiofauna with respect to different sediment types and seagrass heterogeneity were also investigated.

MATERIALS AND METHODS

Study sites were located in the lagoons of Agatti, Bingaram, Kavaratti, Kalpeni and Kadmat of Lakshadweep sea (Fig. 1), which have stable sediment and luxuriant growth of seagrasses and algae dominated by *Thalassia hemprichii, Cymodocea sp., Halodule sp.* and *Halimeda sp.* (Jagtap, 1987). Five random sediment samples were collected from five predetermined locations in each lagoon using a corer of 4.5 cm diameter

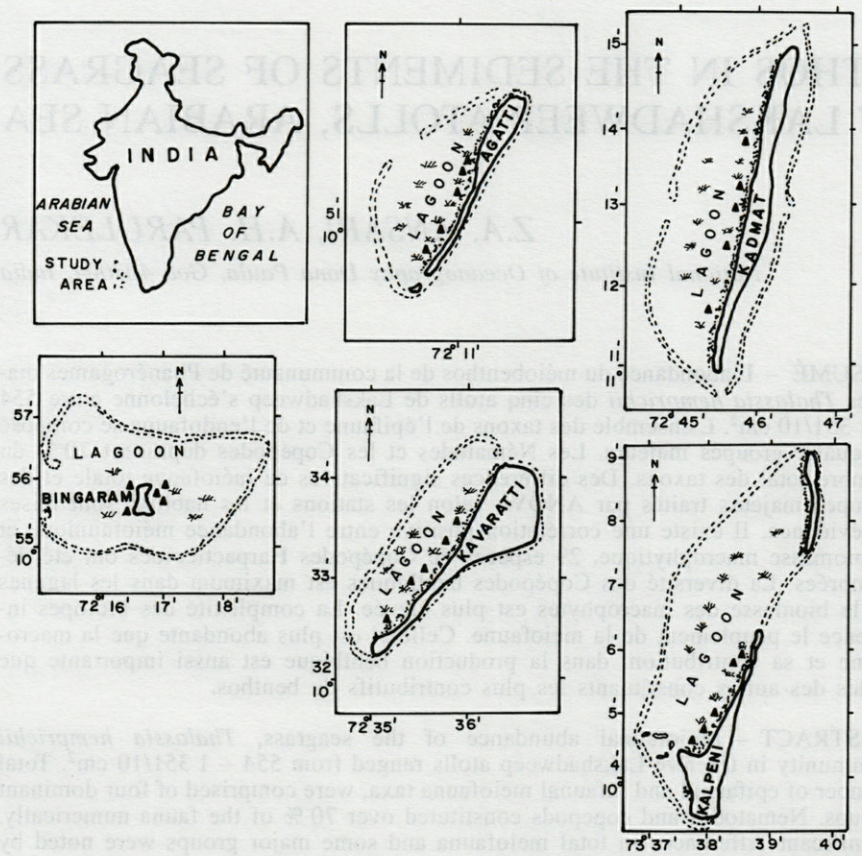


Fig. 1. – Map of the five atolls in the Lakshadweep sea showing the lagoon and the study stations (Δ).

driven to a depth of 5 cm as described by Bell *et al.* (1984 b) for faunal and sediment analysis. Samples for meiofauna were fixed in 5 % formalin-Rose Bengal solution pending analysis in the laboratory. To separate the fauna contained in, the sediment was passed through sieves of 0.5 mm and 0.062 mm mesh, the former to collect macrobenthos and the latter to meiobenthos. Animals were identified to major taxonomic categories and counted under binocular microscope. Harpacticoid copepods were identified to species. Sediment analysis was carried out on all samples and organic content estimated. Biomass of seagrass was estimated simultaneously by randomly placing three quadrants (25 cm^2 area). Seagrass blade of each quadrant was collected and wet weight taken.

To determine if significant differences in meiofaunal density existed between areas, a one way ANOVA was performed on the density data of all principal taxa after log transformation. Diversity was calculated for harpacticoid species using Margalef index (Margalef, 1968). Bray-Curtis similarity coefficient (Clifford and Stephenson, 1975), based on least percentage composition, was performed on harpacticoid species data to establish the degree of affinity between sites (lagoons).

RESULTS AND DISCUSSION

A high tidal range is characteristic of these islands resulting in a wide exposure of intertidal zone at low tide, the spring ranging from 0.3 to 2 m. The lagoons are westerly located on most of these islands and the atolls have north-south orientation. There are thick patches of seagrass bounded by adjacent patches of barren sand in the lagoons. At the time of sampling the sites in the lagoons had salinity ranging from 26 ppt at Kavaratti to 34 ppt at Kalpeni and water temperature from 22°C at Agatti to 30°C at Kadmat, depending on the time of sampling. Dissolved oxygen ranged from 3.5 ml/l at Agatti to 4.1 ml/l at Bingaram and pH from 7.2 at Kalpeni to 7.9 at Kadmat.

The lagoon sediment consisted of medium sand and silt derived from the fragmentation of coral lime, shells and foraminiferans. The mean grain size varied from 0.42 mm at Kalpeni to 0.74 mm at Kadmat. Sediment organic content varied from 3.9 % at Kadmat to 12.8 % at Agatti by weight, the value increasing with increased decomposing vegetation. Small scale pattern of variation occurred in macrophytic vegetation in broad sedi-

Table I. – Above, Sedimentary properties and macrophytic biomass at the study sites. Below, Abundance (No./10 cm²) and percentage contribution of major meiofaunal taxa in the seagrass meadows of five atolls of Lakshadweep. Values are mean (SD) of fifteen samples.

Site	Mean grain size (mm)	Sorting (ϕ)	Organics (% dry wt.)	Seagrass biomass (g wet wt./m²)
Agatti	0.62	1.2	12.8	895
Bingaram	0.63	0.7	4.8	560
Kavaratti	0.56	1.1	6.4	720
Kalpeni	0.42	0.6	8.3	770
Kadmat	0.74	0.8	3.9	405

Taxa	Agatti		Bingaram		Kavaratti		Kalpeni		Kadmat	
	Nos.	%	Nos.	%	Nos.	%	Nos.	%	Nos.	%
Nematoda	673±105	57.4	375±59	61.5	606±127	65.0	793±128	58.7	353±39	63.8
Harpacticoida	188±42	16.1	52±12	8.5	107±21	11.5	225±68	16.6	35±4	6.3
Polychaeta	142±28	12.1	23±8	3.8	25±7	2.7	150±23	11.1	41±7	7.4
Tubellaria	37±6	3.1	43±8	7.0	53±14	5.6	51±12	3.8	35±9	6.3
Ostracoda	12±4	1.0	35±6	5.8	67±12	7.2	53±6	4.0	16±3	2.8
Nauplii	44±9	3.8	23±4	3.8	38±7	4.1	18±5	1.3	28±9	5.1
Others	76±8	6.5	59±12	9.6	36±5	3.9	61±4	4.5	46±4	8.3
Total density	1172±214		610±118		932±194		1351±253		554±112	

Table II. – Analysis of variance of the distribution of major taxa among habitats and among sites. Data were transformed using log (n + 1) to stabilize variance. df, degree of freedom ; ms, mean square ; ns, non-significant.

Source of variation	df	Nematoda			Copepoda			Polychaeta			Turbellaria		
		ms	F ratio	p	ms	F ratio	p	ms	F ratio	p	ms	F ratio	p
Habitats	4	0.2484	39.42	**	0.1355	42.34	**	0.1307	25.13	**	0.1144	1.28	ns
Sites	14	0.0082	1.30	ns	0.0068	2.12	*	0.0079	1.51	ns	0.092	1.03	ns
Residual	56	0.0062			0.0032			0.0052			0.089		

* p <0.05; ** p <0.01

ment zone (Ansari *et al.*, 1991). The macrophytic biomass (wet weight) ranged from 405 g · m^{-2} (Kadmat) to 895 g · m^{-2} (Agatti) and the seagrass coverage varied with blade size ranging from 15 cm at Kadmat to 30 cm at Agatti and Kalpeni (Table I). The abundance of macrophytic vegetation varied significantly (ANOVA, $P < 0.05$) between habitats (lagoons).

The analysis of major taxa from sediment cores showed the dominance of nematodes and harpacticoid copepods (Table I), as is the case else where (Coull & Bell, 1979). Polychaetes, turbellarians ostracods and crustacean nauplii contributed the rest. The other group had oligochaete, gastrotrich and tardigrade. Rao and Misra (1983) reported the dominance of nematodes, copepods and annelids in the meiofauna of Lakshadweep. Moderately dense population inhabited the seagrass meadows and mean density ranged from 554/10 cm² at Kadmat to 1 351/10 cm² at Kalpeni. The composition and abundance of different groups varied in different lagoons, depending on the nature of substratum and macrophytic vegetation. Nematodes were more consistent (50-60 %) than other groups and showed high ratio with copepods. Significant differences were found in

the total density of meiofauna of the five lagoons when counts were subjected to ANOVA with logarithmic transformation. However, as the present data were collected only during March and April, these results are subject to seasonal variation in the abundance of the meiofauna. Comparatively low density was reported by Rao and Misra (1983) from the same area during December and January.

The dominant taxa varied in abundance at two spatial scale (habitat. site). The abundance of nematodes differed significantly among habitats, but very little at different locations within a given habitat (Table II). For harpacticoid copepods the abundance differed significantly, both among the different habitats and among different locations within a habitat. Polychaetes were also significantly different among habitats but were distributed fairly homogeneously within habitats. In contrast, turbellarians were homogeneous in distribution, both at the habitat and within habitat level.

Phillips and Fleeger (1985) have reported significant differences in abundance of nematodes and copepods, both among sites within habitats and among habitats in seagrass system.

The qualitative analysis of harpacticoid copepod is given in Table III. 29 species were identified from the five lagoons studied. Only two species, *Longipedia sp.* and *Laophonte cornuta* were observed in the samples of all stations while *Tisbe furcata, Amphiascoides subdebilis, Diosaccus monardi, Robertsonia propinqua, Mesochra pygmaea* and *Enhydrosoma sp.* were recorded from a single station. Out of seventeen species in Agatti eight dominant species constituted over 60 % of the population. Similarly eight species were most dominant at Kalpeni and five species at Kavaratti. However at Bingaram and Kadmat there was no clear dominance by any species. This is perhaps the feature of tropical oceanic lagoons where a number of species become abundant and co-dominate the community. However, it is subject to seasonal changes due to change in the environmental condition. The composition and abundance of genera and species of harpacticoids are similar to other tropical regions (Ansari & Parulekar, 1993).

In general, the diversity of copepod was high in those lagoons having dense growth of macrophytic vegetation (Table III). Accordingly maximum number of species were recorded at Kalpeni and minimum at Kadmat. Some of the species recorded in this study have been recorded earlier from Lakshadweep (Rao and Misra, 1983) and temperate regions (Novak, 1982). Two species namely, *Longipedia sp.* and *Metis jousseamei* have also been reported in the zooplankton samples of the lagoons of Agatti and Kalpeni (Achuthankutty *et al.*, 1989). This was possibly due to their diurnal migration. Benthic copepods have been observed to migrate in the water column of seagrass habitats (Bell *et al.*, 1984 b) and in the atolls of Lakshadweep, as a consequence of emergence and diurnal migration (Madhupratap *et al.*, 1991).

The percent similarity index presented in Table IV showed that the copepod assemblage of the five atolls was different. The affinity values were high for Agatti-Kalpeni and Bingaram-Kadmat, thus showing strong similarity in the occurrence of copepod species at these stations. Other stations showed diverse fauna as the affinity values were

Table III. – Density of harpacticoid copepod species recorded in the seagrass sediment of five lagoons.

Species	Agatti	Bingaram	Kavaratti	Kalpeni	Kadmat
Longipedia sp.	26	8	4	22	5
Hastigerella sp.	0	0	4	12	0
Ectinosoma melaniceps	12	7	0	9	0
Ectinosoma sp.	0	0	16	0	5
Arenosetella germanica	14	6	0	15	8
Halectinosoma sp.	0	0	5	7	0
Harpacticus sp.	12	0	4	0	0
Harpacticus gracilis	10	5	0	11	3
Tisbe furcata	0	8	0	5	0
Amphiascus provinqvus	0	0	0	8	3
Eudactilopus andrewi	16	6	0	12	0
Amphiascoides subdebilis	0	0	13	0	0
Paramphiascella robinsoni	7	3	0	25	2
Diosaccus monardi	0	0	0	10	0
Parastenhelia hornbelli	2	0	6	0	0
Parastenhelia sp.	0	3	9	0	6
Robertsonia propinqua	0	0	0	17	0
Robertsonia knoxi	12	4	0	28	4
Stenhelia sp.	0	4	12	0	0
Macrosetella gracilis	10	0	11	0	0
Metis jousseaumei	6	0	0	9	0
Ameira parvula	9	0	7	0	0
Nitocra affinis	24	8	0	12	0
Paramesochra sp.	8	3	0	7	3
Kaliopsyllus sp.	0	0	12	6	0
Mesochra pygmaea	12	0	0	0	0
Enhydrosoma sp.	0	0	5	0	0
Heterolaophonte sp.	3	0	3	0	0
Laophonte cornuta	10	4	4	7	3
Total No. individuals	193	64	107	222	42
Total species	17	12	14	18	10
Diversity	3.04	2.69	2.78	3.15	2.4

Table IV. – Matrix of percent similarity showing the affinity between stations, based on harpacticoid copepod species.

	Bingaram	Kavaratti	Kalpeni	Kadmat
Agatti	42	25	58	25
Bingaram	-	31	39	55
Kavaratti	-	-	25	22
Kalpeni	-	-	-	23

Table V. – Mean density (No/10 cm^2) of nematodes and harpacticoids recorded from other seagrass habitats.

Taxa	Density	Habitat	Reference
Nematoda	264-1074	Bay seagrass	Hopper & Meyers (1967)
	955-3906	Estuarine seagrass	Bell *et al.* (1984b)
	1000-4811	Estuarine seagrass	Tietjen (1969)
	462-941	Lagoon seagrass	Ansari (1984)
	353-793	Lagoon seagrass	Present study
Copepoda	47-478	Estuarine seagrass	Tietjen (1969)
	36.3-603.9	Estuarine seagrass	Bell *et al.* (1984b)
	232-365	Lagoon seagrass	Ansari (1984)
	35-225	Lagoon seagrass	Present study

low. This is indicative of varying degree of heterogeneity of seagrass system in the study area. Hicks (1980) also observed the influence of habitat complexity on phytal harpacticoid copepod assemblage. The density of meiofauna and diversity of copepod species in these isolated atolls show similarity with the coastal areas (Ingole *et al.*, 1990; Ansari & Parulekar, 1993) and suggest that these habitats can colonize rich meiofauna (as was inferred by Rao and Misra, 1983).

The seagrass habitats of Lakshadweep, when considering the macrofauna, had higher abundance of organisms in seagrass meadows having higher macrophytic biomass (Ansari *et al.*, 1991). A similar pattern was observed with regard to meiofaunal abundance. Novak (1982) and others have shown that the abundance and diversity of meiofauna in areas of macrophytic vegetation has a positive correlation with the complexity of the habitat. In seagrass system the complexity is dependent upon the intensity of the macrophytic growth that provides shelter and nourishment in the form of detritus and epiphytic algae. A significant and positive correlation ($r = 0.82$, $P < 0.05$) has been noticed between meiofaunal abundance and biomass of seagrass in this study. Sediment organic content was also found to be positively correlated with the total meiofaunal abundance. Similarly mean grain size indicated that finer particles and higher density of meiofauna in these atolls. However other environmental parameters did not show any correlation. This could be due to the fact that only limited number of samples were collected in a short time.

A comparison of densities of dominant meiofaunal taxa (nematodes, copepods) collected from sediments of seagrass beds of different geographical areas and habitats are given in Table V. The densities of nematodes observed in the present study are lower than those reported from the estuarine and coastal seagrass beds of subtropical and temperate zone (Tietjen, 1969; Bell *et al.*, 1984 a) but are similar to those reported from Minicoy, Ladshadweep (Ansari, 1984). In contrast the harpacticoid density was of similar magnitude in all habitats except Minicoy which had higher density. Comparative variations in abundance of meiofauna of geographically different habitats could be due to the habitat heterogeneity and sediment textural properties, although methodology can give rise to large discrepancies in total counts.

Table VI. – Comparison of biological parameters of macrofauna : meiofauna. a, macrofauna C values estimated from Parulekar *et al.* (1980) and meiofauna C values from Rudnick *et al.* (1985). b, production estimates were by multiplying a turnover of 10 for meiofauna (McIntyre, 1964) and 2.5 for macrofauna (McLachlan, 1977).

Parameters	Agatti	Bingaram	Kavaratti	Kalpeni	Kadmat
Density (m^{-2})	1:140	1:240	1:250	1:307	1:535
Biomass (g C m^{-2})[a]	14:1	8:1	7:1	4:1	5:1
Production (g C m^{-2})[b]	2.1:1	2:1	1.3:1	1:1	1:1

A comparison of the density of macro and meiofauna of the five lagoons indicated the meiofaunal dominance (Table VI). Due to smaller size the contribution of meiofauna towards biomass was less. However, in terms of standing crop production the contribution of meiofauna was almost equal to that of macrofauna, which reemphasize the importance of meiobenthos in the energetics of shallow areas (Gerlach, 1971).

CONCLUSION

The present study emphasize the need for quantitative meiofaunal estimates in the complex seagrass ecosystems. The isolated oceanic atolls of Lakshadweep can be as rich in meiofaunal abun-

dance as those of coastal waters. The distribution of copepods represent the diverse picture among the closely situated lagoons and suggest their adaptability in different environment situated geographically apart. The meiofaunal community structure in the tropical seagrass systems are governed by environmental heterogeneity of the habitat, sediment stability and its granulometric properties.

ACKNOWLEDGEMENTS – We thank Dr. B.N. Desai, Director, National Institute of Oceanography, Dona Paula, Goa for his interest in this study.

REFERENCES

ACHUTHANKUTTY C.T., S.R.S. NAIR, P. HARIDAS & M. MADHUPRATAP, 1989. Zooplankton composition of the Kalpeni and Agatti atolls, Lakshadweep Archipelago. *Indian J. Mar. Sci.* **18** : 151-154.

ANSARI Z.A., 1984. Benthic macro and meiofauna of seagrass (*Thalassia hemprichii*) bed at Minicoy. Lakshadweep. *Indian J. Mar. Sci.* **13** : 126-127.

ANSARI Z.A., C.U. RIVONKAR, P. REMANI & A.H. PARULEKAR, 1991. Seagrass habitat complexity and macroinvertebrate abundance in Lakshadweep coral reef lagoons, Arabian sea. *Coral Reef* **10** : 127-131.

ANSARI Z.A. & A.H. PARULEKAR, 1993. Environmental stability and seasonality of a harpacticoid copepod community. *Mar. Biol.* **115** : 279-286.

BELL S.S., K. WALTERS & J.C. KERN, 1984 a. Meiofauna from seagrass habitats : a review and prospectus for future research. *Estuaries* **7** : 331-338.

BELL S.S., J.C. KERN & K. WALTERS, 1984 b. Sampling for meiofauna taxa in seagrass system : Lesson from studies of a subtropical Florida estuary, USA. *In* : Biology of Benthic Marine Organisms, Thompson, M.F., R. Sarojini & R. Nagabhushanam eds., Oxford & IBH Publ. Co New Delhi : 240-246.

CLIFFORD H.T. & W. STEPHENSON, 1975. An Introduction to Numerical Classification. Academic Press, New York.

COULL B.C. & S.S. BELL, 1979. Perspective in marine meiofauna ecology. *In* : Ecological processes in coastal and marine system, Levington R.J. ed., Plenum Publishing Corporation : 189-216.

GERLACH S.A., 1971. On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecologia* (Berl.) **6** : 176-190.

HICKS G.R.F., 1980. Structure of phytal harpacticoid copepod assemblage and the influence of habitat complexity and turbidity. *J. Exp. mar. biol. Ecol.* **44** : 157-192.

HOPPER B.E. & S.P. MEYERS, 1967. Population studies on benthic nematodes within a subtropical seagrass community. *Mar. Biol.* **1** : 85-96.

INGOLE B.S., Z.A. ANSARI & A.H. PARULEKAR, 1990. Benthic harpacticoid copepod community of Saphala salt marsh along the west coast of India. *Indian J. Mar. Sci.* **19** : 217-220.

JAGTAP T.G., 1987. Distribution of algae, seagrass and coral communities from Lakshadweep island, eastern Arabian sea. *Indian J. Mar. Sci.* **16** : 256-280.

MADHUPRATAP M., C.T. ACHUTHANKUTTY & S.A. SREEKUMAR NAIR, 1991. Zooplankton of the lagoons of Laccadives : diel pattern and emergence. *J. Plankton. Res.* **13** : 947-958.

MARGALEF R., 1968. Perspectives in Ecological theory. University of Chicago Press, Chicago.

McINTYRE A.D., 1964. Meiobenthos of subtropical muds. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **44** : 665-674.

McLACHLAN A., 1977. Composition, distribution, abundance and biomass of the macrofauna and meiofauna of four sandy beaches. *Zool. Afr.* **12** : 279-306.

NOVAK R., 1982. Spatial and seasonal distribution of the meiofauna in the seagrass *Posidonia oceanica*. *Netherland J. Sea Res.* **16** : 380-388.

PARULEKAR A.H., V.K. DHARGALKAR & S.Y.S. SINGBAL, 1980. Benthic studies in Goa estuaries. Part II. Annual cycle of macrofauna distribution, production and trophic relation. *Indian J. Mar. Sci.* **9** : 189-200.

PHILLIPS S.E. & J.W. FLEEGER, 1985. Meiofauna meso scale variability in estuarine habitats. *Est. Coast. Shelf Sci.* **21** : 745-756.

RAO G.C. & A. MISRA, 1983. Meiofauna from Lakshadweep, Indian Ocean. *Cah. Biol. Mar.* **24** : 51-68.

RUDNICK D.T., R. ELMGREN & J.B. FRITHSEN, 1965. Meiofauna prominence and benthic seasonality in a coastal marine ecosystem. *Oecologia* (Berl.) **67** : 157-168.

TIETJEN J.H., 1969. The ecology of shallow water meiofauna in two New England estuaries. *Oecologia* (Berl.) **2** : 251-291.

WOOD E.J.F., W.E. ODUM & J.C. ZEIMANN, 1969. Influence of seagrass on the productivity of coastal lagoons. *In* : Coastal lagoons, a symposium, Castanares, A.A. & Phleger, B.F. eds., National Autonoma de Mexico, Ciudad Universitaria : 495.

Reçu le 10 novembre 1992; received November 10, 1992
Accepté le 14 février 1994; accepted February 14, 1994

VIE MILIEU, 1994, 44 (3/4) : 191-197

DATATION, PAR LE CARBONE-14, DES EAUX SOUTERRAINES PROFONDES DE LA PLAINE DU ROUSSILLON

Carbone-14 ages of deep groundwater in Roussillon plain

H. SALVAYRE [1], *P. OLIVE* [2]

[1] *I.U.T. de Perpignan, 66025 Perpignan, France*
[2] *Centre de Recherches Géodynamiques, Université P. et M. Curie, 74203 Thonon, France*

HYDROGÉOLOGIE
DATATION DES EAUX
RADIOCARBONE
GESTION DES EAUX

RÉSUMÉ – L'étude isotopique des eaux souterraines profondes et captives du Roussillon a permis de montrer que leur aire d'alimentation est située à environ 700 m d'altitude et que la vitesse moyenne des eaux est de l'ordre de 4 m par an sur les 40 km de leur écoulement vers la mer. Ceci permet de proposer une nouvelle conception du fonctionnement hydrologique de la région et d'en déduire une gestion ad-hoc.

HYDROGEOLOGY
DATING OF GROUNDWATER
RADIOCARBON
WATER MANAGEMENT

Abstract – The isotopic study of deep captive groundwaters from the Roussillon (SE France) demonstrated that the catching area has an altitude of about 700 m and the mean flow velocity is about 4 m per year for the 40 km transit of these waters down to the Mediterranean sea. These results are the basis of a new hydrological model for the whole area and proposals for a well suited water management.

1. OBJECTIF DE L'ÉTUDE

A l'extrémité orientale des Pyrénées, au pied des chaines cristallophylliennes et granitiques du Canigou, le bassin d'effondrement du Roussillon, comblé par les sédiments marins et fluvio-lacustres du Pliocène et recouvert par les alluvions du Quaternaire, constitue le système aquifère majeur de la région (Fig. 1).

Deux systèmes hydrologiques y sont localisés. En surface, une nappe libre alimentée par les cours d'eau de la plaine du Roussillon. En profondeur un aquifère décrit sous le nom de système multicouches du Roussillon (Salvayre *et al.* 1981) et dont le mode d'alimentation était mal connu. En effet, l'infiltration directe sur l'impluvium du Pliocène paraissait difficilement susceptible d'équilibrer le bilan hydrologique du système.

A l'issue de nombreuses années de recherches ; l'un de nous (H.S.) avait acquis la conviction qu'il pouvait s'agir d'eaux anciennes. Le problème était d'autant plus intéressant à élucider que ces eaux profondes sont utilisées par la majorité des agglomérations du Roussillon.

2. CONTEXTE HYDROGEOLOGIQUE

2.1. Stratigraphie et structure du réservoir

Deperet (1985) distingue dans les formations profondes du Pliocène du Roussillon trois niveaux : à la base, le Pliocène moyen, au-dessus le Pliocène d'eau douce, au sommet le Pliocène supérieur. Puis Bourcart (1945) propose les divisions suivantes avec de bas en haut : le Rhodanien, le Plaisancien marin, l'Astien marin, l'Astien lacustre. Suc (1976) attache ensuite au Pliocène moyen inférieur et supérieur toutes ces formations. Enfin Salvayre *et al.* (1981) reprennent les séries stratigraphiques et pétrographiques en suivant leur évolution spatiale au sein du réservoir, de la périphérie à la bordure Est du Roussillon.

2.2. Hydrogéologie

Les sédiments qui forment le réservoir sont constitués par des sables, des argiles plus ou

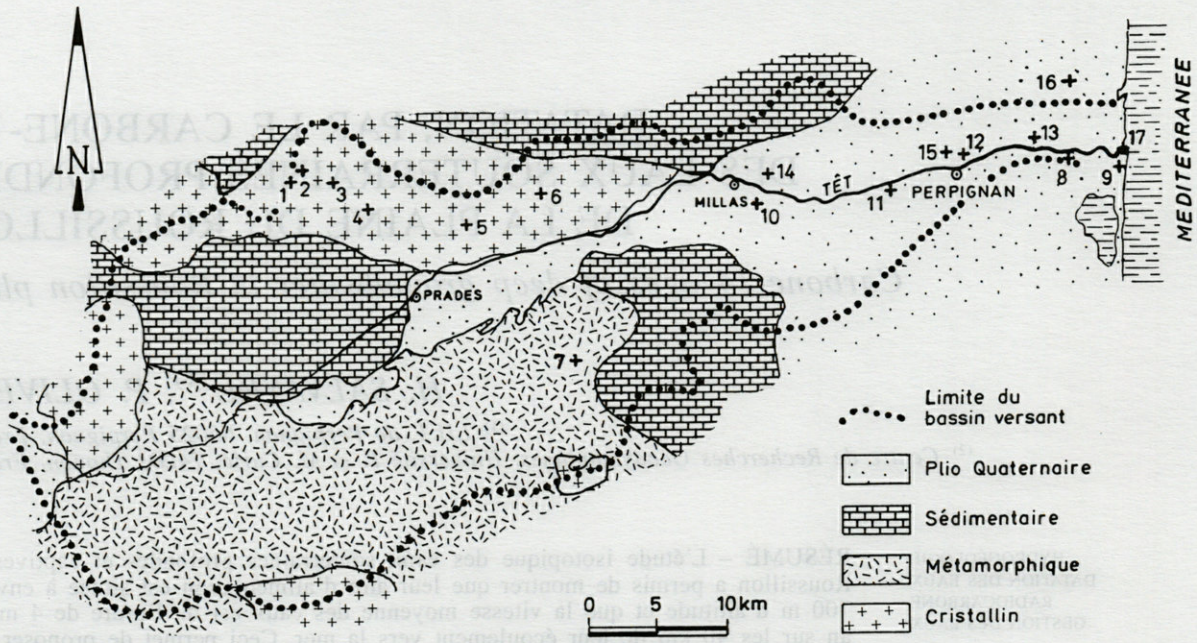


Fig. 1. – Carte géologique simplifiée du Roussillon et des zones bordières avec localisation des prélèvements d'eaux souterraines.

Synthetic geological map of Roussillon and peripheral zones with the localization of underground water samples.

moins sablonneuses, et des argiles déposées en stratification entrecroisée entrainant une grande hétérogénéité des perméabilités horizontale et verticale de 10^{-3} m · s^{-1} à 10^{-9} m · s^{-1}. Les écoulements se font vers l'Est avec un gradient de l'ordre de $3 \cdot 10^{-3}$. Le niveau piézomètrique est presque toujours supérieur à celui de la nappe libre du Quaternaire ce qui favorise l'alimentation de cette dernière. Suite à son exploitation depuis un siècle le niveau de la nappe du Pliocène s'abaisse régulièrement. Chimiquement, les eaux sont de type bicarbonaté calcique et les moins minéralisées se trouvent sur la bordure Ouest. Elles sont localement sulfatées lorsque les eaux qui alimentent la nappe proviennent des massifs schisteux du Silurien comme le bassin du Boulès et le massif des Aspres sur la rive droite de la Têt.

2.3. Situation des points d'eau prélevés

L'eau a été prélevée au niveau de cinq forages situés d'Ouest en Est sur 40 km de distance du massif granitique à la mer (Fig. 2, Tabl. I).

Il est impossible de corréler, sur ces ouvrages, les niveaux sablonneux aquifères qui servent de drains au sein du réservoir sédimentaire confirmant ainsi la notion de réservoir multicouches qui caractérise ce système hydrologique. Le passage du massif granitique au bassin sédimentaire sur la bordure Ouest se fait par une transgression des formations marines et fluvio-lacustres sur le massif, au-dessus de la faille d'effondrement de Millas à fort rejet qui limite le massif granitique à l'Est (Fig. 2). Cette situation met en contact le réservoir granitique fissuré, situé à l'ouest avec le réservoir du bassin sédimentaire situé à l'Est. En effet, des forages productifs ont été réalisés sur la bordure Sud du massif granitique. Les circulations profondes dans les fissures du granite doivent être à l'origine des sources thermales de Molitg, Vinça près de Prades.

3. PRÉLÈVEMENTS ET ANALYSES

Cinq prélèvements ont été réalisés le 27 mars 1991. Sur place ont été mesurés : la température de l'eau en °C, la conductivité exprimée en µS · cm^{-1} à 25°C, le pH et l'alcalinité en mé · l^{-1} par la méthode de Gran.

Des échantillons d'eaux ont été prélevés, les forages étant en exploitation, pour la mesure en laboratoire de la teneur en oxygène^{-18} de l'eau exprimée en delta pour ‰ de différence par rapport à l'étalon SMOW, de la teneur en tritium (^{3}H) de l'eau exprimée en unités tritium ou UT, de la teneur en carbone^{-13} du carbone minéral dissous (CMD) dans l'eau exprimée en delta pour ‰ de différence par rapport à l'étalon PDB et de leur teneur en carbone^{-14} du carbone minéral dissous dans l'eau exprimée en pourcents de carbone moderne (pcm).

Les résultats analytiques figurent sur le tableau I.

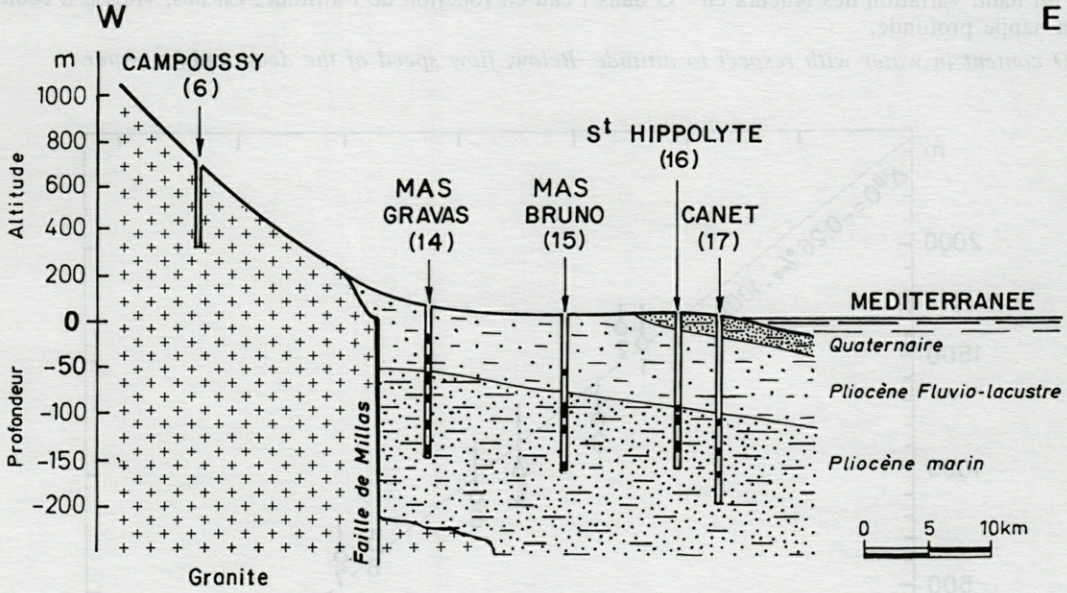


Fig. 2. – Coupe hydrogéologique à travers le Roussillon avec localisation des 5 forages.
Hydrogeological cross section of Roussillon with the position of five boreholes.

Tabl. I. – A, Données techniques concernant 5 forages dont l'implantation est reportée sur les figures 1 et 2. B, Résultats analytiques sur les eaux de 5 forages.
A, *Technical data for five bore holes. Positions are given in fig. 1 and 2. B, Analytical data for five bore holes.*

A

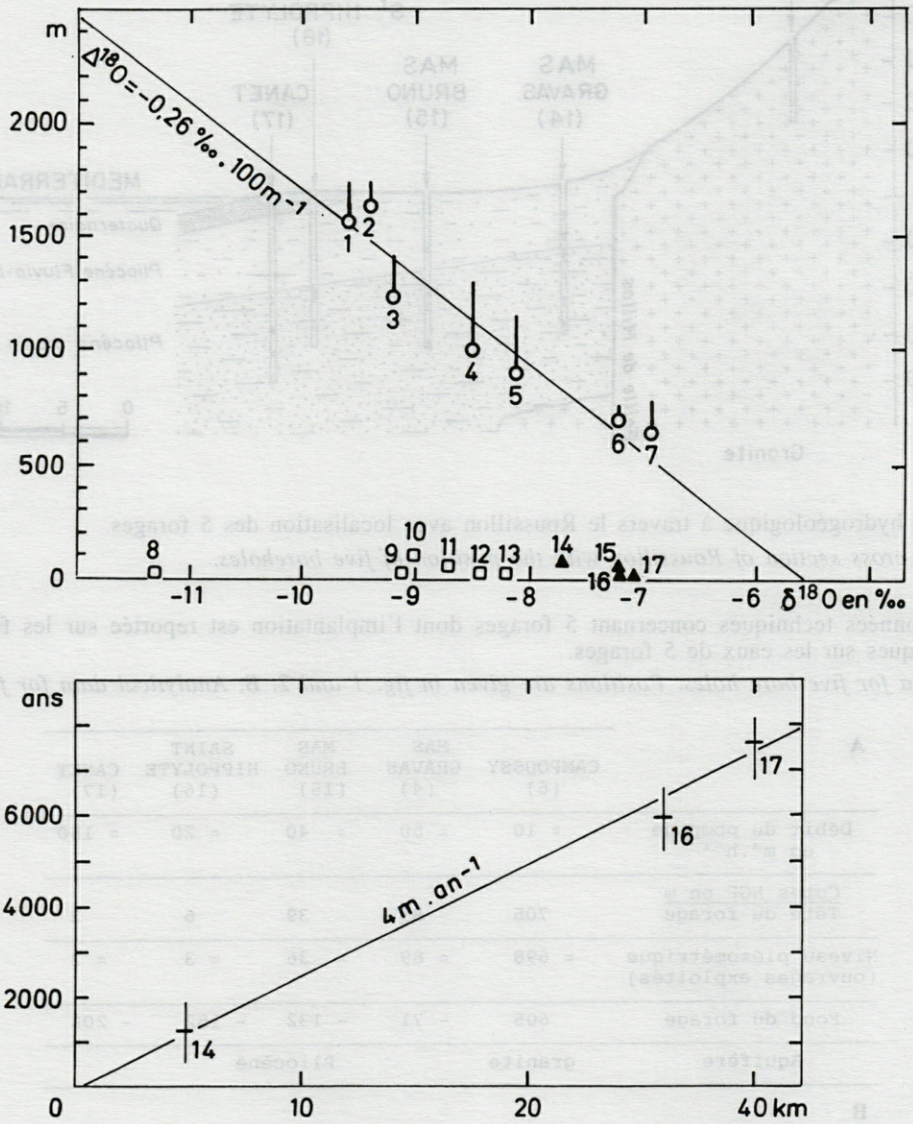
	CAMPOUSSY (6)	MAS GRAVAS (4)	MAS BRUNO (15)	SAINT HIPPOLYTE (16)	CANET (17)
Débit du pompage en $m^3.h^{-1}$	≈ 10	≈ 60	≈ 40	≈ 20	≈ 150
Cotes NGF en m / Tête du forage	705	89	39	6	2
Niveau piézométrique (ouvrages exploités)	≈ 698	≈ 89	≈ 36	≈ 3	≈ 2
Fond du forage	605	- 71	- 132	- 152	- 208
Aquifère	granite		Pliocène		

B

27.03.91	CAMPOUSSY (6)	MAS GRAVAS (14)	MAS BRUNO (15)	SAINT HIPPOLYTE (16)	CANET (17)
t à ± 0,1 °C	13,1	15,6	19,9	20,3	22,1
Cond. à 25°C en $\mu S.cm^{-1}$ à ± 2 %	189	299	440	445	489
pH à ± 0,02	5,90	7,95	7,10	7,50	7,50
Alcalinité en $mé.l^{-1}$ à ± 1 %	0,53	2,27	3,58	3,56	3,62
$\delta^{18}O$ vs SMOW à ± 0,1 °/··	- 7,2	- 7,7	- 7,2	- 7,2	- 7,1
^3H en UT	11,0±1,0	≤ 2	2,2 ± 0,8	≤ 2	≤ 2
$\delta^{13}C$ MD vs PDB à ± 0,1 °/··	- 18,2	- 12,7	- 12,0	- 12,1	- 11,8
$A^{14}C$ MD en pcm	86,77 ± 1,16	44,14 ± 1,13	67,45 ± 0,59	26,14 ± 0,42	21,45 ± 0,53

Fig. 3. – En haut, variation des teneurs en ^{18}O dans l'eau en fonction de l'altitude. En bas, vitesse d'écoulement des eaux de la nappe profonde.

Above, ^{18}O content in water with respect to altitude. Below, flow speed of the deep aquifer water.



4. ALTITUDE, AIRE D'ALIMENTATION PAR L'OXYGÈNE-18 (^{18}O)

Pour déterminer l'aire d'alimentation des eaux de l'aquifère du Pliocène, une campagne de prélèvements a été réalisée depuis le bord de la mer jusqu'à une altitude de 1 600 m (Tabl. II). La teneur en ^{18}O des eaux a été mesurée. En effet le fractionnement isotopique $^{18}O/^{16}O$ entre la vapeur (nuage) et l'eau (pluie) croît lorsque la température de l'air diminue. Comme celle-ci décroît en fonction de l'altitude, il est possible d'estimer l'altitude où l'eau de pluie s'est infiltrée (Siegenthaler et Oeschger, 1980).

On constate, sur le graphique altitude/^{18}O de la figure 3, un appauvrissement en ^{18}O en fonction de l'altitude de :

Variation en ^{18}O = – 0,26 ‰ par 100 m de dénivellation

Les échantillons 8 à 13 ont été prélevés dans l'aquifère libre des formations quaternaires de la plaine du Roussillon et présentent des teneurs comprises entre – 8 et – 9 ‰. La réalimentation de cette nappe superficielle proviendrait peu de l'apport direct des pluies locales dont la teneur en ^{18}O doit être de l'ordre de – 6 ‰, mais de la Têt suite aux précipitations affectant les massifs entre 900 et 1 400 m d'altitude où les teneurs dans les pluies sont comparables (Fig. 3).

Tabl. II. – Résultats analytiques de 17 points d'eaux dont l'implantation est reportée sur la figure 1.
Analytical data for 17 water data. Positions are given in fig. 1.

Local. Fig. 1	Nature, date et altitude NGF du prélèvement	$\delta^{18}O$ en °/..	^3H en UT
1	Source del Bon Cristia (29.07.92) 1570 m	- 9,6	
2	Source de la Jasse del Concourt (29.07.92) 1630 m	- 9,4	
3	Source du Cortal Marguarite (29.07.92) 1230 m	- 9,2	
4	Source du Cortal l'Est anhol (29.07.92) 1000 m	- 8,5	
5	Forage du Cortal Chandreu (29.07.92) 900 m	- 8,1	
6	Forage de Campoussy (27.03.91) 700 m	- 7,2	11,0 ± 1,0
7	Source de Font Teulère (30.07.92) 650 m	- 6,9	
8	Puits à Mas Magny (17.02.92) 10 m	- 11,3	8,7 ± 0,6
9	Puits à Canet (17.02.92) O m	- 9,1	≤ 2
10	Source à Millas (17.02.92) 100 m	- 9,0	14,4 ± 0,6
11	Puits à Soler (17.02.92) 70 m	- 8,7	13,6 ± 0,6
12	Puits à Perpignan (17.02.92) 15 m	- 8,4	12,8 ± 0,6
13	Puits à Villelongue (17.02.92) 10 m	- 8,2	13,4 ± 0,6
14	Forage de Mas Gravas 27.03.91) 89 m	- 7,7	≤ 2
15	Forage de Mas Bruno (27.03.91) 36 m	- 7,2	2,2 ± 0,8
16	Forage de Saint-Hippolyte (27.03.91) 3 m	- 7,2	≤ 2
17	Forage de Canet (27.03.91) 2 m	- 7,1	≤ 2

Quant aux eaux du Pliocène (échantillons 14 à 17), dont les valeurs sont comprises entre – 7 et – 8‰, elles proviennent de l'infiltration des pluies à une altitude moyenne comprise entre 600 et 800 m.

Rappelons que l'altitude moyenne du bassin versant de la Têt, dont les limites sont reportées sur la figure 1, est de 1 000 m et que l'altitude maximale est de 2 500 m (Delonca, 1946).

La réalimentation des eaux de la nappe du Quaternaire s'effectuerait essentiellement à partir de la Têt suite au ruissellement dans la haute vallée.

La réalimentation des eaux de la nappe du Pliocène s'effectuerait à partir des eaux infiltrées vers 700 m d'altitude sur les massifs bordiers et essentiellement le massif granitique à forte perméabilité de fissures.

5. DATATION DES EAUX PAR LE TRITIUM (^3H)

Les teneurs en tritium (Tabl. II) permettent de distinguer 3 types d'eaux.

Tout d'abord la teneur en ^3H des eaux des points 6, 8, 10 à 13 et 15, d'environ 12 UT, est tout à fait comparable à celle présente dans les eaux de pluie depuis 1980. L'âge moyen de ces eaux est donc de quelques années.

Par contre les eaux des forages de Mas Gravas (14), St-Hippolyte (16) et Canet (7) ne présentent pas de ^3H mesurable, c'est-à-dire ≤ 2 UT. Elles sont donc âgées de plus de 50 ans.

Enfin l'eau du forage de Mas Bruno (15) présente du ^3H mesurable : 2,2 UT. Il faut très probablement y voir un mélange entre des eaux anciennes sans ^3H et quelques pourcents d'eaux récentes (10 à 20 UT). Cet apport peut être rendu possible par l'existence dans le voisinage d'un ancien forage corrodé.

6. DATATION DES EAUX PAR LE RADIOCARBONE (^{14}C)

Le carbone minéral dissous (CMD) dans les eaux résulte de la dissolution du CO_2 présent dans le sol et dont l'activité en ^{14}C est de 100 pourcents de carbone moderne : $A^{14}CO_2$ # 100 pcm et la te-

Tabl. III. – Datation, par le ^{14}C, des eaux de 3 forages dont l'implantation est reportée sur les figures 1 et 2.
^{14}C dating of water from three bore holes. Positions are given in fig. 1 and 2.

	MAS GRAVAS (14)	ST-HIPPOLYTE (16)	CANET (17)
ALC en mé.l^{-1}	2,27	3,56	3,62
ACI en mé.l^{-1}	2,39	4,09	4,14
CMD en mmole.l^{-1}	2,33	3,82	3,88
A_o en pcm	51,29 ± 3,08	53,53 ± 3,21	53,35 ± 3,20
A_t en pcm	44,14 ± 1,13	26,14 ± 0,42	21,45 ± 0,50
t en années	1200 ± 700	5900 ± 600	7500 ± 700

neur en ^{13}C : δ^{13} CO_2 = – 24 ± 2 ‰ et des carbonates de la matrice calcaire du sol et de l'aquifère dont l'activité en ^{14}C est nulle : $A^{14}CAR$ = 0 pcm et la teneur en ^{13}C : δ^{13} CAR = 0 ± 2 ‰.

L'alcalinité (ALC) de l'eau reflète la quantité de carbonates dissous :

(ALC) # (HCO_3^-) + 2 (CO_3^{2-}) en mé · l^{-1}

et l'acidité (ACI) de l'eau celle du CO_2 dissous :

(ACI) # (HCO_3^-) + 2 (H_2CO_3) en mé · l^{-1}

comme le CMD comprend les espèces :

(CMD) = (H_2CO_3) + (HCO_3-) + (CO_3^{2-})

il en résulte que :

(CMD) = (ALC)/2 + (ACI)/2

Le détail des calculs du CMD et de l'ACI à partir de la température, du pH et de l'alcalinité est donné par Stumm et Morgan (1981, p. 174/175).

On peut alors écrire le bilan en ^{14}C :

$A^{14}CMD^*$(CMD) = $A^{14}CAR^*$(ALC)/2/ + $A^{14}CO_2^*$ (ACI)/2

Ce bilan se simplifie car $A^{14}CAR$ = O pcm et $A^{14}CO_2$ = 100 pcm

(1) $A^{14}CMD$ = Ao = 50*(ACI)/(CMD) en pcm

Cette activité initiale, A_o, va décroître au cours du temps avec la période de demi vie du ^{14}C égale à 5 730 ans.

Si bien que le temps de séjour t de l'eau souterraine, entre son infiltration où l'activité du CMD est A_o et le moment où elle est prélevée avec une activité résiduelle A_t, est de :

(2) t = 8267*Ln (A_o/A_t) en années

Sur le tableau III on a reporté les résultats obtenus sur les eaux des forages 14, 16 et 17 qui, rappelons-le, ne présentaient pas de ^3H mesurable.

On constate que le temps de transit moyen de l'eau, est d'environ 7 500 ans pour atteindre le bord de mer. Il en résulte que le taux de renouvellement des eaux de l'aquifère est de l'ordre de 1/7 500 ans # 10^{-4} · an^{-1} # 0,1 ‰ par an.

Dans ce modèle on suppose que la minéralisation carbonatée reste constante et que seule l'activité en ^{14}C du CMD décroît. C'est-à-dire que les échanges entre le CMD et l'encaissant calcaire sont négligeables. Ce qui est bien vérifié car pour les 3 eaux datées (Mas Gravas, St-Hippolyte et Canet) les rapports (ACI)/2 (CMD) et (ALK)/2 (CMD) qui représentent les proportions de CO_2 et de carbonates dissous dans le CMD sont comparables et proches de 0,5 :

(3) $CO_{2(g)} + H_2O_{(l)} + CaCO_{3(s)}$ <<>> $2\ HCO_3^- + 2\ Ca^{2+}$

De plus si l'on écrit le bilan en ^{13}C :

δ^{13} CMD* (CMD) = $\delta^{13}CAR^*$ (ALC)/2 + $\delta^{13}CO_2^*$ (ACI)/2

celui-ci devient avec $\delta^{13}CAR$ # 0 ‰ et $\delta^{13}CO_2$ # – 24 ‰ :

(4) $\delta^{13}CMD$ = – 12*(ACI)/(CMD) en ‰

Les valeurs ainsi calculées sont proches, à mieux que 1 ‰, des valeurs mesurées. Comme le fractionnement en ^{14}C est 2,3 fois plus élevé que pour le ^{13}C (Saliège et Fontes, 1984) il ne dépassera pas, dans ce cas, 2,3 ‰ soit 0,23 pcm en ^{14}C. On peut donc le négliger.

7. VITESSE MOYENNE D'ÉCOULEMENT DES EAUX

Sachant que les distances séparant les forages 14 et 16 et 16 et 17 sont respectivement de 21 et 4 km, on a reporté sur la figure 3 le diagramme temps de séjour/distance.

On peut en déduire une vitesse moyenne d'écoulement de l'ordre de 4 m par an.

8. CONCLUSIONS

Il faut bien voir que l'évaluation de l'altitude de l'aire d'alimentation des eaux de la nappe captive du Pliocène et de la vitesse moyenne d'écou-

lement ne repose actuellement que sur un tout petit nombre de mesures isotopiques.

Cette première campagne demandera, bien évidemment, à être poursuivie afin de préciser l'altitude de l'aire d'alimentation sur les massifs périphériques et les vitesses de circulation sur d'autres transects.

En effet cet aquifère multicouches est justement caractérisé par une grande variabilité des perméabilités verticale et horizontale de plusieurs ordres de grandeur.

Cependant sur la base des connaissances hydrogéologiques acquises depuis quelques décennies, ces premiers résultats d'oxygène-^{13} et de carbone-^{14} permettent de proposer le modèle suivant du fonctionnement hydrologique de la région.

A l'Ouest, au niveau des massifs montagneux dont l'altitude moyenne est de l'ordre de 700 m, une partie de l'excédent pluviométrique s'infiltre et s'écoule dans les formations argilo-sableuses d'âge Pliocène épaisses de 30 à 200 m du bassin subsident de la plaine du Roussillon. La continuité hydraulique entre les massifs granitiques et le Pliocène via les formations sédimentaires constitue un problème qui pourrait être résolu par la réalisation d'un forage sur la rive gauche de la Têt.

Dans la plaine, à déficit pluviométrique, ces eaux captives du système multicouches du Pliocène sont sub-artésiennes et alimenteraient en partie, par draînance per ascensum, les nappes du Quaternaire (nappe captive de 5 à 30 m puis nappe libre entre 0 et 5 m). Ainsi par ce mécanisme de remontée d'eaux profondes et anciennes (≈ 7 000 ans) s'expliquerait que dans une zone d'environ 5 à 10 km en bordure de la mer, jouant le rôle de barrage hydraulique, l'abondance des forages à 30 m fortement productifs et le fait que des fleuves comme la Têt pratiquement asséchés en été dans la plaine du Roussillon retrouvent un écoulement plusieurs km avant la mer. Une campagne isotopique (^{18}O et ^{3}H) dans cette zone bordière permettrait la validation de cette hypothèse. Un premier indice est constitué par une eau sans ^{3}H mesurable au puits n° 9 du Canet. L'autre partie de l'alimentation des nappes libres du Quaternaire proviendrait directement des eaux de la Têt suite aux pluies dans sa haute vallée.

Aussi la gestion des ressources en eau de la partie orientale du Roussillon, tant pour les besoins en eau des habitants que pour ceux de l'agriculture, doit tenir compte (1) du très faible taux de renouvellement (≈ 0,1 ‰) des eaux anciennes du Pliocène afin d'éviter une inversion du sens de l'écoulement actuellement per ascensum permettant alors une possible invasion du biseau salé et (2) de préserver la structure hydrogéologique constituée par les alluvions du Quaternaire, le seul réservoir que l'on puisse manipuler par réalimentation.

Et pourquoi ne pas proposer le Roussillon comme le premier « parc naturel hydrogéologique » en suivant la suggestion récente de de Marsily (1991) reprise par Collin et Margat (1991).

REMERCIEMENTS – Ce travail a pu être réalisé grâce à une aide financière du « Rotary International » et les auteurs remercient pour leurs commentaires J.J. COLLIN (BRGM), C. BENECH (DDAF) et C. SOLA (Hydrogéologue).

BIBLIOGRAPHIE

BOURCART J., 1945. Etude des sédiments pliocènes et quaternaires du Roussillon. *Bull. Service C.G.F.* **1** : 218-245.

COLLIN J.J., J. MARGAT, 1991. L'eau souterraine serait-elle indienne ? *S.R.E.T.I.E.* **36** : 5-7.

DELONCA E., 1946. La Têt et ses affluents. S.A.S.L.P.O., 262 p., t. 73, Perpignan.

DEPERET C., 1985. Description géologique du bassin tertiaire du Roussillon. Masson, Paris, 247 p.

MARSILY G. de, 1991. Création de parcs naturels hydrogéologiques. *S.R.E.T.I.E.* **34** : 5-7.

SALIEGE J.F., J.C. FONTES, 1984. Essai de détermination expérimentale du fractionnement des isotopes ^{13}C et ^{14}C du carbone au cours de processus naturels. *Intern. Jl. Appl. Radiat. Isot.* **35** (1) : 55-62.

SALVAYRE H., Ch. SOLA, 1981. Conceptions modernes de la structure géologique du réservoir multistrates des nappes captives du Roussillon (vallée de la Têt). 106e Cong. Nat. Soc. Sav., Perpignan, Sciences, III, 195-234.

SALVAYRE H., J.M. BERTRAND, Ed. DELONCA, Ch. SOLA, 1981. Données nouvelles sur la stratigraphie des formations géologiques de la plaine de la Salanque à l'issue de recherches hydrogéologiques. 106e Congr. Nat. Soc. Sav., Perpignan, Sciences, III, 235-247.

SIEGENTHALER U., H. OESCHGER, 1980. Correlation of ^{18}O in precipitation with temperature and altitude. *Nature* **285** : 314-317.

STUMM W., J.J. MORGAN, 1981. Aquatic chemistry, J. Wiley, 780 p.

SUC J.P., 1980. Contribution à la connaissance du Pliocène et du Pléistocène inférieur des régions méditerranéennes d'Europe occidentale par l'analyse palynologique des dépôts du Languedoc-Roussillon (Sud de la France) et de la Catalogne (Sud-Est de la France). Thèse, U.S.T.L., Montpellier, 260 p.

Reçu le 1er octobre 1993 ; received October 1, 1993
Accepté le 19 avril 1994 ; accepted April 19, 1994

lement de repos nettoiement que sur un tout petit nombre de mesures isotopiques.

Cette première campagne demandera, bien évidemment, à être poursuivie afin de préciser l'ampleur de l'aire d'alimentation sur les massifs périphériques et les vitesses de circulation sur d'autres transects.

En effet cet aquifère multicouches est justement caractérisé par une grande variabilité des perméabilités verticale et horizontale de plusieurs ordres de grandeur.

Cependant sur la base des connaissances hydrogéologiques acquises depuis quelques décennies, ces premiers résultats d'oxygène ^{18} et de carbone ^{14} permettent de proposer le modèle suivant du fonctionnement hydrologique de la région.

A l'Ouest, au niveau des massifs monogéniques dont l'altitude moyenne est de l'ordre de 700 m, une partie de l'excédent pluviométrique s'infiltre et s'écoule dans les formations argilo-sableuses d'âge Pliocène épaisses de 30 à 200 m du bassin subsidient de la plaine du Roussillon. La continuité hydraulique entre les massifs granitiques et le Pliocène via les formations sédimentaires constitue un problème qui pourrait être résolu par la réalisation d'un forage sur la rive gauche de la Têt.

Dans la plaine, à déficit pluviométrique, ces eaux captives du système multicouches du Pliocène sont sub-artésiennes et alimentaient en partie, par drainance par ascensum, les nappes du Quaternaire (nappe captive de 5 à 30 m puis nappe libre entre 0 et 5 m). Ainsi par ce mécanisme de remontée d'eaux profondes et anciennes (≈ 7 000 ans) s'expliquerait que dans une zone d'environ 5 à 10 km en bordure de la mer, jouant le rôle de barrage hydraulique, l'abondance des forages à 30 m fortement productifs et le fait que des fleuves comme la Têt pratiquement assèchés en été dans la plaine du Roussillon retrouvent un écoulement plusieurs km avant la mer. Une campagne isotopique (^{18}O et ^{2}H) dans cette zone bordière permettrait la validation de cette hypothèse. Un premier indice est constitué par une eau sans ^{3}H mesurable au puits n° 9 du Canet. L'autre partie de l'alimentation des nappes libres du Quaternaire proviendrait directement des eaux de la Têt suite aux pluies dans sa haute vallée.

Aussi la gestion des ressources en eau de la partie orientale du Roussillon, tant pour les besoins en eau des habitants que pour ceux de l'agriculture, doit tenir compte (1) du très faible taux de renouvellement (≈ 0,1 %) des eaux anciennes du Pliocène afin d'éviter une inversion du sens de l'écoulement actuellement par ascensum permettant alors une possible invasion du biseau salé et (2) de préserver la structure hydrogéologique constituée par les alluvions du Quaternaire, le seul réservoir que l'on puisse manipuler par réalimentation.

Et pourquoi ne pas proposer le Roussillon comme le premier « parc naturel hydrogéologique » en suivant la suggestion récente de de Marsily (1991) reprise par Collin et Margat (1991).

REMERCIEMENTS – Ce travail a pu être réalisé grâce à une aide financière du « Rotary International » et les auteurs remercient pour leurs communications J.J. COLLIN (BRGM), C. BERNCH (DDAE) et C. SOLA (Hydrogéologue).

BIBLIOGRAPHIE

BOURCART J., 1943. Etude des sédiments pliocènes et quaternaires du Roussillon. Bull. Service C.G.F. 1 : 218-243.

COLLIN J.J., J. MARGAT, 1991. L'eau souterraine serait-elle indienne ? S.R.A.F.E.E. 36 : 5-7.

DELONCAE, 1946. La Têt et ses affluents. S.A.S.L.P.O. 262 p., t. 73. Perpignan.

DEPERET C., 1895. Description géologique du bassin tertiaire du Roussillon. Masson, Paris. 247 p.

MARSILY G. de, 1991. Création de parcs naturels hydrogéologiques. S.R.A.F.E.E. 34 : 5-7.

SALLEGE J.E., J.C. FONTES, 1984. Essai de détermination expérimentale du fractionnement des isotopes ^{13}C et ^{14}C du carbone au cours de processus naturels. Interr. H. Appl. Radiat. Isot. 35 (1) : 55-62.

SALVAYRE H., Ch. SOLA, 1981. Conceptions modernes de la structure géologique du réservoir multicouches des nappes captives du Roussillon (vallée de la Têt). 106e Congr. Nat. Soc. Sav., Perpignan, Sciences, III, 195-224.

SALVAYRE H., J.M. BERTRAND, Ed. DELONCA, Ch. SOLA, 1981. Données nouvelles sur la stratigraphie des formations géologiques de la plaine de la Salanque à l'issue de recherches hydrogéologiques. 106e Congr. Nat. Soc. Sav., Perpignan, Sciences, III, 285-247.

SIEGENTHALER U., H. OESCHGER, 1980. Correlation of ^{18}O in precipitation with temperature and altitude. Nature 285 : 314-317.

STUMM W., J.J. MORGAN, 1981. Aquatic chemistry. J. Wiley, 780 p.

SUC J.P., 1980. Contribution à la connaissance du Pliocène et du Pleistocène inférieur des régions méditerranéennes d'Europe occidentale par l'analyse palynologique des dépôts du Languedoc-Roussillon (Sud de la France) et de la Catalogne (Sud-Est de la France). Thèse, U.S.T.L., Montpellier, 260 p.

Reçu le 1er octobre 1993 ; reçu révisé octobre 1993
Accepté le 19 avril 1994 ; accepted April 19, 1994

VIE MILIEU, 1994, 44 (3/4) : 199-201

EVOLUTION OF THE SHOOT DENSITY OF THE *POSIDONIA* SEAGRASS BED OF CALVI BAY (CORSICA)

M. SOULLARD [1,2], *I. BOURGE* [1], *J. FOGEL* [1], *D. LARDINOIS* [1], *T. MATHIEU* [1], *C. VEESCHKENS* [1], *D. BAY* [3], *P. DAUBY* [1] *and J.M. BOUQUEGNEAU* [1]

[1] *Laboratoire d'Océanologie, Université de Liège, B6-Sart Tilman, B-4000 Liège, Belgique*
[2] *Università di Corsica, Faculté des Sciences, Bât. 018, F-20250 Corte, Corse*
[3] *STARESO, BP 33, F-20260 Calvi, Corse*

POSIDONIA OCEANICA
DENSITÉ DE FAISCEAUX

RÉSUMÉ – La densité de faisceaux de *Posidonia oceanica* (L.) Delile a été étudiée dans la baie de Calvi par Bay en 1975 et 1977. Nous avons effectué les mêmes mesures dans le même herbier en 1991. Aucune régression n'a été mise en évidence. Au contraire, nous avons observé une augmentation de la densité des faisceaux à 10 mètres de profondeur.

POSIDONIA OCEANICA
SHOOT DENSITY

ABSTRACT – The density of seagrass shoots in the *Posidonia* bed of Calvi Bay was studied by Bay in 1975 and 1977. The present paper reports the shoot density of the same seagrass bed in 1991. No regression has been observed. On the contrary, an increase of shoot density has been observed at 10 metres depth.

INTRODUCTION

Posidonia oceanica (L.) Delile seagrass beds play an important role in building up and protecting the Mediterranean coast and they provide refuge, habitat and nourishment for many animal and plant species. Since two decades, several authors have noticed the regression of these meadows, which can correspond either to a recession of the whole community (especially in deeper areas) or to a decrease of the shoot density (Peres, 1984), in response to various human activities : urban and industrial sewage, mechanized fishing activities, yachting and dredging, rise of water turbidity, etc.

Between 1975 and 1977, one of us (D.B.) has extensively studied the structure and production of the *Posidonia* meadow in Calvi Bay (Bay, 1978, 1984). Since these works, many scuba diving were performed in that area without any notice of obvious decrease of the surface area of the bed; nevertheless, during the same period a quite complete disappearance of another marine plant, *Cystoseira balearica,* was observed by Hoffmann *et al.* (1988) who hypothesized an eutrophication effect. As no estimation of the *Posidonia* shoot density has been performed since 1977, we thought it was worth making a new estimation in order to follow the evolution of the bed during these last 15 years.

METHODS

In May 1991, we have performed countings on the same sites than those previously studied by Bay (1978), *i.e.* at 10 and 30 metres depth along a transect from the oceanographic station STARESO to the citadel of Calvi (see map on fig. 1, stations 1 and 2). Moreover, countings were also made at a distance of 50 m on both sides of station 1 on the 10 m isobath (stations 1' and ", fig. 1). The countings were performed following the same methodology than Bay's one : a metal circle (30 cm diameter) is randomly thrown down on the bed and the number of included seagrass shoots is recorded by a diver. Most of the countings were performed by three of us (I.B., D.L. & C.V.), and the reliability of their estimations has been tested against Bay's observations : the metal circle has been settled on two sites choosen for their respective low and high shoot density. The shoots have been successively counted by D.B., I.B., D.L. & C.V., afterwhat they were uprooted and counted in the laboratory. The results are shown in Table I A, from which it appears that the difference between the observations of respectively D.B., and the other three divers does not exceed ten percent of the average value. The observations are very accurate in less dense areas, but they are underesti-

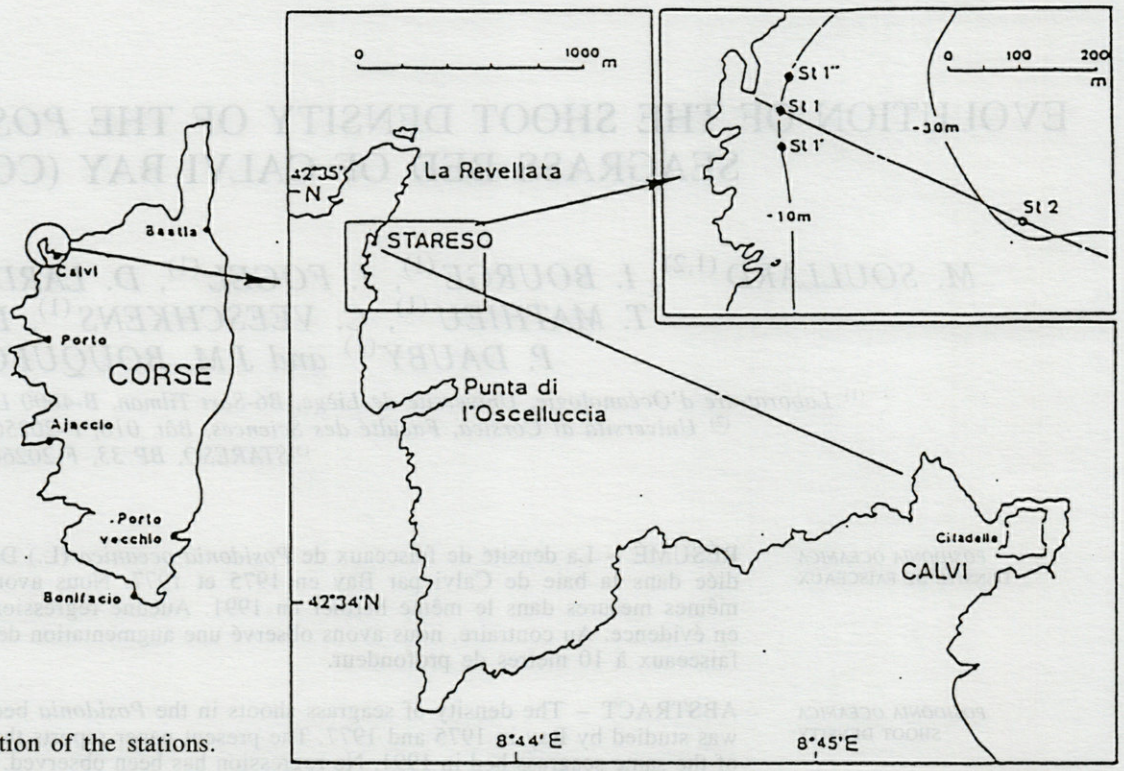


Fig. 1. – Location of the stations.

Table I. – A, Comparison between the shoot density estimations made by four different divers. B, Mean shoot number per m² at 10 m depth (May 1991). Location of the stations : see Fig. 1. n = number of counts ; m = mean density ; S.D. = standard deviation. C, Time variation of the shoot number per m² at 10 m depth. D, time variation of the shoot number per m² at 30 m depth.

Real number of shoots	Estimation by D.B	Estimation by I.B	Estimation by D.L.	Estimation by C.V.
20	18	21	20	19
46	41	42	41	40

A

B

Station	n	m	S.D.	P (t-test)	P(t-test)
1	32	500	142	0,935	
1'	32	503	150		0,060
1"	32	434	134	0,057	
1+1'+1"	96	481	143		

C

Year	n	m	S.D.	P(t-test)	P(t-test)	Ref.
1975	104	407	239	0,982		BAY,1984
1977	32	408	156		0,009	BAY,1984
1991	96	481	143	0,016		This work

D

Year	n	m	S.D.	P(t-test)	P(t-test)	Ref.
1975	39	223	95	0,039		BAY, 84
1977	32	174	101		0,010	BAY, 84
1991	32	168	75	0,788		This work

mated in most dense ones. However, that underestimation never exceeds 12 % of the actual value.

RESULTS AND DISCUSSION

Tables I B and C are presenting the results of the countings performed at 10 metres depth. The three sampled stations are quite similar even if station 1" is somewhat less dense that the order two ones (Table I B). Nevertheless, obtained values are 20 % higher than those recorded by Bay in 1975 and 1977 (Table I C).

On the contrary, the results obtained for 30 metres depth (Table I D) reveal a significant change in shoot density at that depth when comparing them with those of 1977. This observation suggests that these variations could be the result of a year-to-year variation of the activity of the meadow instead of the result of a long-term one.

From the statistical treatment of our results, we are tempted to conclude that the general trend of the seagrass bed of Calvi Bay, at 10 m depth, is a continuing increase at the shoot density point of view. Indeed, 15 years ago, the meadow was balancing between scattered and dense status, according to the classification of Giraud (1977 – "herbier clairsemé et dense"), but now it must be considered as a true dense one. However, it has been recently shown that the branching rate of the *Posidonia* shoots is high, implying a potential high turnover rate, with a mean two years virtual life span of the shoots (Boudouresque, personal communication). So the following questions arise, what is the actual signification of such an increase in the shoot density ? Is it the consequence of a continuous increase of the density of the shoots, or is this observation to be considered as an accidental one, resulting from both an unusual high branching rate and a low mortality rate of the shoots during the two previous years ? A continuing scheme of shoot density evaluations is planned for the next years to try and answer that question.

ACKNOWLEDGEMENTS – This work was supported by grants from the Belgian National Foundation for Scientific Research (FNRS n° 2 : 4508 : 88) and from the European Community (contract CEC/STEP-CT90-0063-c-CD)). We are grateful to Prof. C.F. Boudouresque and to Dr. P. Dubois & M. Warneau for critical review of the manuscript.

REFERENCES

BAY D., 1978. Etude *in situ* de la production primaire d'un herbier de posidonies (*Posidonia oceanica* (L.) Delile) de la Baie de Calvi – Corse. Thèse Doct. Univ. Liège.

BAY D., 1984. A field study of the growth dynamics and productivity of *Posidonia oceanica* (L.) Delile in Calvi Bay, Corsica. *Aquat. Bot.* **20** : 43-64.

HOFFMANN L., S. CLARISSE, X. DETIENNE, A. GOFFART, R. DENARD & V. DEMOULIN, 1988. Evolution of the populations of *Cystoseira balearica* (Phaeophyceae) and epiphytic Bangiophyceae in the Bay of Calvi (Corsica) in the last eight years. *Bull. Soc. roy. Sci. Lg.* **57** : 263-273.

GIRAUD G., 1977. Essai de classement des herbiers de *Posidonia oceanica* (Linné) Delile. *Bot. Mar.* **20** (8) : 487-491.

PERES J.M., 1984. La régression des herbiers à *Posidonia oceanica*. International Workshop on *Posidonia oceanica* Beds, Boudouresque C.F., Jeudy De Grissac A. et Olivier J. edit., GIS Posidonie publ., Fr., **1** : 445-454.

Reçu le 15 avril 1994; received April 15, 1994
Accepté le 10 mai 1994; accepted May 10, 1994

mated in most dense ones. However, that underestimation never exceeds 12 % of the actual value.

RESULTS AND DISCUSSION

Tables I B and C are presenting the results of the countings performed at 10 meters depth. The three sampled stations are quite similar even if station C is somewhat less dense that the order two ones (Table I B). Nevertheless, obtained values are 20 % higher than those recorded by Bay in 1975 and 1977 (Table I C).

On the contrary, the results obtained for 30 meters depth (Table I D) reveal a significant change in shoot density at that depth when comparing them with those of 1972. This observation suggests that these variations could be the result of a year-to-year variation of the activity of the meadow instead of the result of a long-term one.

From the statistical treatment of our results, we are tempted to conclude that the general trend of the seagrass bed of Calvi Bay, at 10 m depth, is a continuing increase at the shoot density point of view. Indeed, 15 years ago, the meadow was balancing between scattered and dense status, according to the classification of Giraud (1977 – "berbier clairsemé et dense"), but now it must be considered as a true dense one. However, it has been recently shown that the branching rate of the *Posidonia* shoots is high, implying a potential high turnover rate, with a mean two years virtual life span of the shoots (Boudouresque, personal communication). So the following questions arise, what is the actual signification of such an increase in the shoot density ? Is it the consequence of a continuous increase of the density of the shoots, or is this observation to be considered as an accidental one, resulting from both an unusual high branching rate and a low mortality rate of the shoots during the two previous years ? A continuing scheme of shoot density evaluations is planned for the next years to try and answer that question.

ACKNOWLEDGEMENTS – This work was supported by grants from the Belgian National Foundation for Scientific Research (FNRS n° 2 : 4508 : 88) and from the European Community (contract CBCSTEP-CT90-0063-c-CD). We are grateful to Prof. C.F. Boudouresque and to Dr P. Dubois & M. Warnau for critical review of the manuscript.

REFERENCES

BAY D., 1973. Étude in situ de la production primaire d'un herbier de posidonies (*Posidonia oceanica* (L.) Delile) de la Baie de Calvi – Corse. Thèse Doct. Univ. Liège.

BAY D., 1984. A field study of the growth dynamics and productivity of *Posidonia oceanica* (L.) Delile in Calvi Bay, Corsica. Aquat. Bot. 20 : 43-64.

HOFFMANN L., S. CLARISSE, X. DETTENNE, A. GOFFART, R. DENARD & V. DEMOULIN. 1988. Evolution of the populations of *Cystoseira balearica* (Phaeophyceae) and epiphytic Bangiophyceae in the Bay of Calvi (Corsica) in the last eight years. Bull. Soc. roy. Sci. Lg. 57 : 263-273.

GIRAUD G., 1977. Essai de classement des herbiers de *Posidonia oceanica* (Linné) Delile. Bot. Mar. 20 (8) : 487-491.

PERES J.M., 1984. La regression des herbiers à *Posidonia oceanica*. International Workshop on *Posidonia oceanica* Beds, Boudouresque C.F., Jeudy De Grissac A. et Olivier J. edit., GIS Posidonie publ., Fr. 1 : 445-454.

Reçu le 15 avril 1994 ; received April 15, 1994
Accepté le 10 mai 1994 ; accepted May 10, 1994

VIE MILIEU, 1994, 44 (3/4) : 203-210

ECOLOGY OF THE SNAKE *CORONELLA GIRONDICA* (REPTILIA : COLUBRIDAE) IN CENTRAL ITALY

U. AGRIMI (*), *L. LUISELLI* (**)

(*) *Laboratorio di Medicina Veterinaria, Istituto Superiore di Sanità, 299 viale Regina Elena, I-00161 Roma, Italy*
(**) *Department of Animal and Human Biology, University of Rome, "La Sapienza", I-00161 Roma, Italy*
Correspondence : via Olona 7, I-00198 Rome, Italy

CORONELLA GIRONDICA
COLUBRIDAE
REPTILIA
LONGUEUR CORPORELLE
ACTIVITÉ
RÉGIME ALIMENTAIRE
REPRODUCTION

RÉSUMÉ – Des observations dans la nature d'une population vivant au centre de l'Italie (province de Rome) permettent d'apporter des renseignements concernant certains aspects de l'écologie de *Coronella girondica*, Serpent très mal connu. Les mâles et les femelles atteignent une taille identique. La sex-ratio est proche de 1. L'activité annuelle s'étend du début d'avril à la fin de septembre avec deux maximums en juin (femelles) et en juillet (mâles). L'ensemble de l'activité annuelle est nettement unimodale (un pic à la fin du printemps), tandis que celle des autres Serpents sympatriques (genres *Hierophis, Elaphe, Natrix, Vipera)* est bimodale, avec des maximums au printemps et en automne. L'activité journalière est maximale au crépuscule et la nuit, tandis que les heures du jour se passent sous les pierres. Les Lézards constituent la principale source de nourriture en pourcentages de fréquence et de biomasse. Parmi les proies, les invertébrés fouisseurs ont été le plus souvent recensés. La fécondité est basse : les femelles déposent 1-4 ($\overline{X} \pm SD = 2{,}53 \pm 0{,}83$) œufs à la fin de juin ; l'éclosion a lieu environ un mois plus tard. La longueur de la femelle et le nombre d'œufs pondus sont faiblement corrélés. La plupart du temps, les femelles se reproduisent chaque année, mais quelques spécimens se reproduisent tous les deux ans.

CORONELLA GIRONDICA
COLUBRIDAE
REPTILIA
BODY SIZE
ACTIVITY
DIET
REPRODUCTION

ABSTRACT – Observations of a free-ranging population, living in central Italy (province of Rome), were used to document some aspects of the ecology of the very secretive snake *Coronella girondica*. Males and females attained similar body lengths. Sex ratio was close to 1 :1. Annual activity lasted from the beginning of April to the end of September, with peaks in June (females) and July (males). The annual activity pattern was clearly unimodal (one peak in late spring), while that of all the other sympatric snake species (gen. *Hierophis, Elaphe, Natrix* and *Vipera*) was bimodal, with peaks in spring and autumn. Daily activity peaked in the twilight and in the nocturnal hours, while daylight hours were spent under stones. Lizards were the major food item in terms of both percent frequency and biomass. Among the various prey species, fossorial invertebrates were frequently recorded. Fecundity was low : females laid 1-4 ($\overline{X} \pm SD = 2.53 \pm 0.83$) eggs at the end of June, hatching occurred about a month later. Female length and clutch size were slightly correlated. In most cases, females reproduced every year, but some specimens reproduced in alternate years.

INTRODUCTION

Two methods of reproduction (live bearing and oviparity) are known within many genera of squamate reptiles. The snake genus *Coronella* (Colubridae), composed of two species widely distributed in the old world, is one of such reproductively bimodal groups. It is composed by one live bearing (*Coronella austriaca*) and one oviparous (*C. girondica*) species. This latter species, however, has been suspected also of ovoviviparity (see Naulleau, 1984). The live bearing species was subject of detailed ecological studies during the past decades (e.g., Duguy, 1961 ; Spellerberg and Phelps, 1977 ; Goddard, 1984), so that its ecology is actually rather well known. On the other hand, the oviparous taxon (*C. girondica*), that is one of the most secretive western European snakes (Saint Girons, 1990), is known essentially from scarce and largely anecdotal information (Escarré and Vericad, 1981 ; Livet, 1979 ; Perez-Mellado, 1983 ; Pleguezuelos, 1986, 1989 ; Vericad and Escarré, 1976). Such scarce information is almost

completely useless for comparisons with available data on life-history of the other *Coronella* species. This appeared to us an important deficiency, because comparisons of closely related oviparous and viviparous taxa may shed light on general aspects of the evolution of life history traits, as, e.g., the selective forces that favored viviparity (Shine, 1987). In this paper, we collected data on a single population of *Coronella girondica* from central Italy (province of Rome) to provide a detailed information, useful for further comparative studies, on such a very secretive species.

MATERIALS AND METHODS

All the data presented in this paper came from free-living specimens of *Coronella girondica* captured in a study area located about 50 km north of Rome (Latium, central Italy). The study site (Rio Fiume Valley, 300 m a.s.l., Tolfa Mountains, province of Rome), characterized by wide pastures with discontinuous bushes of *Cytisus scoparius* and *Asphodelus* sp. at the borders of a *Quercus ilex* forest, was searched on average about two days per week between March 1990 and May 1992. The climate is typically Mediterranean, with mild and rainy winter and hot and dry summer (Giacomini, 1958).

Snakes were captured by hand. On capture, each snake was measured for total length (TL), sexed, palpated (i) to detect the presence of any food items in the gut, and (ii) to determine reproductive status, if female. Sex was easily determined by chromatic dimorphism between sexes and the tail structure (length and shape), and by Shaefer's method (1934). Snakes captured in the field were individually marked by scale-clipping and were immediately set free at the end of the operations.

The gut contents of freshly-captured snakes in the field were examined using two different methods : if a bolus was detected in the stomach, the snake was forced to regurgitate by palpation. Prey items were counted and identified to species or to the lowest taxon possible. After identification, the prey items were forced back into the stomach. Not all the snakes cooperated in reingesting a meal, tending to reject and disgorge the prey after interruption of their digestion. When the prey item was rejected by the snake, it was preserved in 70% alcohol. When fecal pellets were detected in the hind gut they were removed by palpation, using the methods described by Fitch (1987), Slip & Shine (1988), and Monney (1990). If stomach contents or fecal pellets were not felt on palpation, the specimen was assumed to be in an unfed condition. We considered active the specimens met above – or below-ground (but under sunwarmed "small" stones surely not representing regular shelters for the snakes. We made comparisons of monthly activity by maintaining a constant sampling intensity (70 field hours per month, e.g. 70 hours in March for 1990, 1991 and 1992 combined). Such a constant sampling intensity was necessary to ensure that numbers recorded were a true reflection of activity and not just a representation of sampling effort and thus enable comparisons between seasons.

Some aspects of female reproductive biology were studied by capturing gravid females in late June 1990. The gravid females were held captive. The eggs were laid in captivity and were incubated at ambient temperature (26-28°C), by maintaining them on vermiculite in small plastic containers with a relative humidity approximately 85%. The following parameters were checked : (i) TL of each female; (ii) clutch size of each female; (iii) TL of each newborn snake. We avoided sexing of offsprings, as sex determination of offsprings may be difficult in this species. All the specimens (both adult females and newborn snakes) were released at the capture point about 30 days after egg hatching. "Post-partum" mortality of pregnant females was determined by the same method described in Luiselli (1992) and in Capula *et al.* (1992).

Some snake specimens, found already dead in the field, were collected and preserved in 70% alcohol. Such specimens are actually deposited in the private collections of the authors.

Data were analyzed with SYSTAT (Wilkinson, 1988). All means given in this paper are followed by ± one standard deviation. Only two-tailed tests were used. The alpha level for all statistical tests was 0.05.

RESULTS

1. Body sizes and sex-ratio

During this research, we examined a sample of 84 different specimens. This sample comprised 42 males, 37 females and 5 specimens in which the sex was not identified. Sex-ratio of the sample studied (1.13 : 1; males : females) did not differ significantly from equality at χ^2 test. The males averaged 52.4 ± 7.89 cm. TL (range = 36.3 to 65.3 cm), almost the same as females ($\bar{X}$ = 50.8 ± 7.50 cm. TL range = 36.8 to 64.3 cm) (two tailed *t*-test, $t = 0.15$, $df = 77$, P = n.s.). TL distributions are given in Fig. 1. TL of the studied population was largely within the range already described for the species. The longest known specimen measured 86 cm in over-

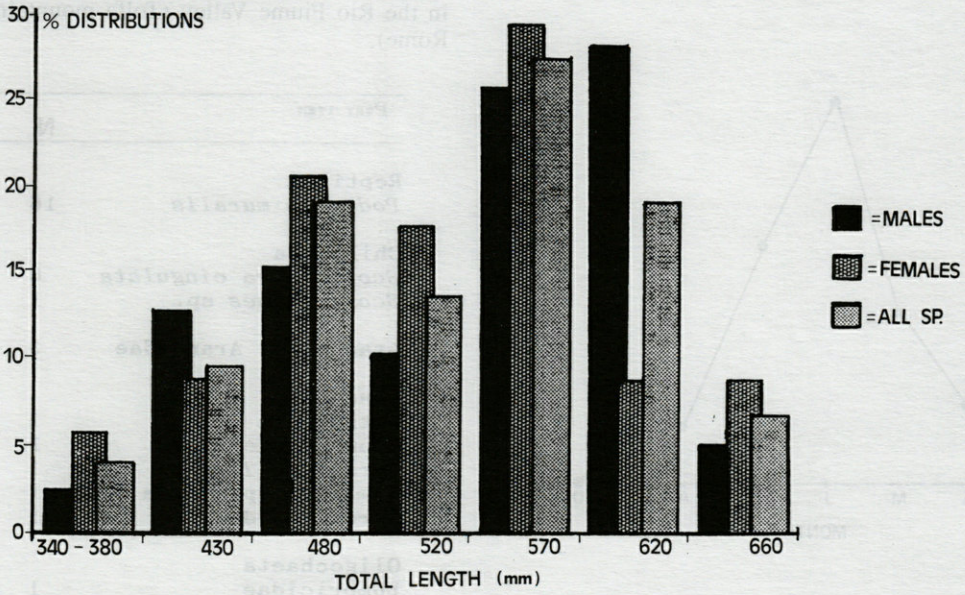


Fig. 1. – Body size (total length) percentage distribution of *Coronella girondica* at the study area. "All sp." indicates the total number of snakes examined, i.e. males + females for each size interval.

all length (Duguy, 1960), but the longest specimen captured by us measured only 65.3 cm.

2. *Activity cycles*

Our sampling demonstrated that *Coronella girondica* activity lasts on average from the early April to the end of September. Males become active about 15 days earlier than females. Mating occurred from the end of April to the end of May. The beginning of hibernation is nearly simultaneous in both sexes, but females retreated on average about 5 days before males. The number of snakes monthly captured is shown in Fig. 2A. Based on the figure, the cycle was unimodal, with one peak in late spring (June). There were notable differences in the activity peaks between sexes : the higher peak in female activity was detected in June, i.e. during the second phase of the gestation. The number of females found strongly decreased in July, this being probably due to (1) a drastic decrease of the time spent in the open by females because of the reduction of their basking necessities after the end of the gestation, and to (2) a lower number of free-ranging females present in the field after our removal for studying clutch parameters. Higher peak of male activity was in July, during the more intense feeding period for such a sex (Luiselli, Filippi & Rugiero, unpublished). Analyzing by χ^2 test the frequency of males and females observed in the field in each month – on the assumption that there should be equal numbers of males and females in each month –, no significant differences between sexes were found in September ($P > 0.05$), males being more active than females in April ($P < 0.05$) and July ($P < 0.001$), and less active in May ($P < 0.05$), June ($P < 0.01$) and August ($P < 0.05$) (Fig. 2B).

Daily behaviour did not vary significantly between months : snakes moving on surface were seen only in the twilight and, more rarely, after rainy periods, while most of the specimens spent daylight hours under flat stones exposed to the sun.

3. *Diet*

One hundred and two *C. girondica* were examined for diet data (84 different specimens, of which eight were recaptured 18 times in total). Twenty seven out of 102 (26.4 %) contained food in the stomach or in the hind gut. A total of 32 prey items was recorded (Table I).

The prey type most commonly recorded were wall lizards (*Podarcis muralis*), accounting for 50.0 % of the total number of food remains. The remainder of the diet was composed of arthropods (46.8 %) and one earthworm (3.12 %). Chilopods were found frequently in snake guts (21.8 %). We were not able to measure the precise biomass composition of the diet because analysis of fecal pellets did not allow determination of the biomass of some prey items. However, based on the "fresh mass" of the prey in the stomach, we can conclude that lizards represented at least 85 % of the total biomass ingested by snakes. Fossorial organisms (chilopods, earthworms, larvae of insects, etc.)

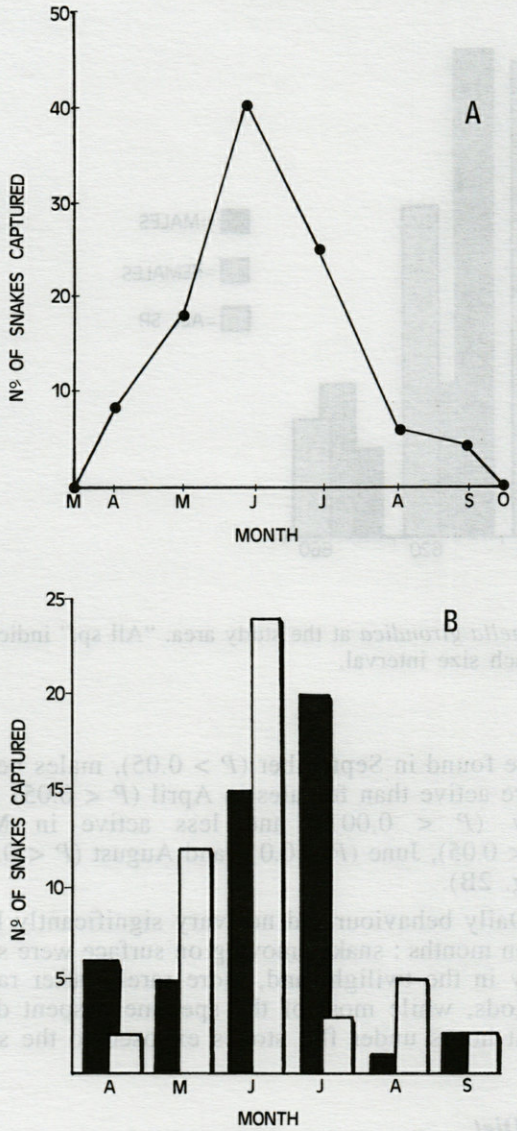


Fig. 2. – A, numbers of *Coronella girondica* captured each month at the study area. B, numbers of males (black columns) and females (white columns) captured each month at the study area. For the statistical details, see text.

were frequently recorded as prey for *Coronella girondica*. This may be correlated with the behaviour of the snake, which spends almost all daylight hours under stones, where it probably encounters its prey. The occurrence in the diet of a large proportion of active prey (lizards) might indicate that *Coronella girondica* specimens were feeding both above and below ground, although these prey could be caught below ground, e.g. while searching in small holes during twilight or night. These snakes did not prey upon geckos, although two species (*Hemidactylus turcicus* and *Tarentola mauritanica*) were frequently observed at the study site. This is surprising, because

Table I. – Summary of the diet of *Coronella girondica* in the Rio Fiume Valley (Tolfa mountains, province of Rome).

PREY ITEM	N	%
Reptilia		
Podarcis muralis	16	50.0
Chilopoda		
Scolopendra cingulata	6	18.7
Scolioplanes sp.	1	3.1
Arachnida Araneidae	3	9.4
Insecta		
Orthoptera	1	3.1
Geometridae *larva*	1	3.1
Carabidae *larva*	1	3.1
Tymarcha sp. *larva*	1	3.1
Curculionidae	1	3.1
Oligochaeta		
Lumbricidae	1	3.1
TOTAL	N = 32	

geckos are indicated as prey of *Coronella girondica* by Arnold and Burton (1978). These snakes did not feed on rodents, despite their relatively high density in the study area (Capizzi and Luiselli, unpublished data).

All lizards found in snake guts were ingested by the head, while no precise choice was observed for swallowing of invertebrates.

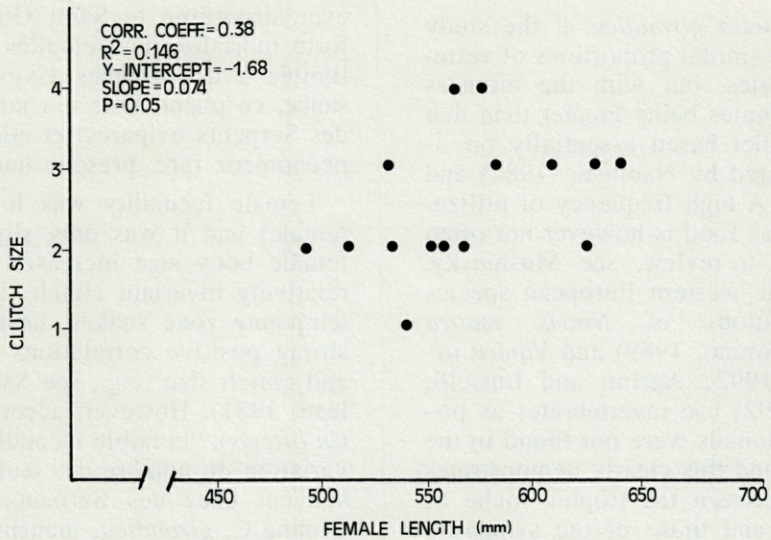
In captivity, such snakes fed primarily on lizards (*Podarcis muralis, P. sicula*, young *Lacerta viridis, Chalcides chalcides*). When lizards were not an option, they took invertebrates (Chilopoda and spiders). They did not feed on newborn mice. No ophidiophagy was observed, even when adult *Coronella girondica* were housed together with young vipers, *Vipera aspis*. This appears surprising, as ophidiophagy was sometimes observed in the congeneric *C. austriaca* (Naulleau, 1984).

We have only preliminary evidence with regard to the feeding cycles. However, on the basis of our observations carried out in large indoor enclosures, it seems that males usually feed through out the whole active period (even before mating), while the females do not feed during the final part of the gestation.

4. Reproduction

In our study area, female reproduction is seasonal and synchronous. Egg deposition occurred at the end of June, and egg hatching at mid August. Only oviparous females were observed in the study site. About 78% of adult females captured in late June were pregnant. The gravid

Fig. 3. – Relationship between female total length and clutch size in *Coronella girondica* at the study area.



females captured by us averaged 56.8 ± 4.28 cm TL (range = 49.6 to 64.3 cm, N = 15). Fecundity on average was lower than it was cited in literature, since the females studied by us laid 2.53 ± 0.83 eggs (range = 1 to 4), whereas the number of eggs per female reported by Naulleau (1984) was typically between six and nine, with a maximum of 16. Clutch size and female TL were slightly correlated ($P < 0.05$, see Fig. 3). Mean size of the eggs (22 × 15 mm, N = 38) and newborn lengths (14.9 cm TL; range = 12.4 to 19.2 cm, N = 31) were extremely similar to those quoted by Naulleau (1984) for French *Coronella girondica* specimens. Seven out of 38 eggs (18.42%) appeared to be abortive. There was no correlation between mean hatchling TL per litter and the TL of the mother ($P > 0.3$; Pearson correlation rank). Gravid female mortality after giving birth was 0% (N = 15).

DISCUSSION

1. Activity cycles

Our data showed that the annual activity cycle of *Coronella girondica* is clearly unimodal at the study area. Unimodal patterns were already observed in other snakes from temperate zone, as, e.g., *Crotalus mitchelli* (Moore, 1978) and *Tantilla coronata* (Semlitsch *et al.*, 1981). The presence of only one peak in the annual activity of *Coronella girondica* is relatively surprising (1) because unimodal patterns are more frequent in areas with cool summers rather than in Mediterranean areas with dry and hot summers, and (2) because the annual activity of the other terrestrial snakes inhabiting the study area (*Hierophis viridiflavus, Elaphe longissima, Elaphe quatuorlineata, Natrix natrix* and *Vipera aspis*) is bimodal, with peaks in spring and autumn (E. Filippi, in prep.). Timing of spring sexual activity, parturition and egg hatching of this species are however rather similar to those of the other sympatric oviparous snakes (e.g., *Hierophis viridiflavus* and *Elaphe longissima*).

The daily activity of *Coronella girondica* is remarkably different from that of the other sympatric snake species. On the one hand, both colubrid and viperid snakes from the study area are distinctly diurnal in springtime and in autumn, and nocturnal during summertime (for *Vipera aspis*, see also Luiselli and Agrimi, 1991), modifying their diel pattern of activity depending on the season, i.e. in function of the temperature conditions. On the other hand, *Coronella girondica* was found active above-ground in the twilight and in the nocturnal hours during the whole active period, and when environmental temperature was low (< 15°C). In this sense, our observations agree completely with those of Saint Girons & Saint Girons (1956), and Saint Girons (1971).

This daily activity pattern is almost identical in captive *Coronella girondica* housed in under constant experimental conditions in indoor (average ambient temperature: 25°C during light hours, 18°C during night; 12 out of 24 day hours being lighted) as well as in outdoor enclosures, suggesting that it is genetically determined, and that the response of such a snake to the light-dark cycle is endogenous and invariable. The same was not true for the other snake species from the study area, in which a variable response, depending on the environmental conditions (namely the external temperature), was found to occur (Luiselli & Rugiero, unpublished).

2. Diet

The diet of *Coronella girondica* at the study site was composed by similar proportions of vertebrates and invertebrates, but with the biomass contribution of vertebrates being greater than that of invertebrates. A diet based essentially on lizards was yet suggested by Naulleau (1984) and Saint Girons (1990). A high frequency of utilization of invertebrates as food is however not often seen in snakes (for a review, see Mushinsky, 1987), and among the western European species only some populations of *Natrix maura* (Pleguezuelos and Moreno, 1989) and *Vipera ursinii* (Baron 1990, 1992; Agrimi and Luiselli, 1992; Bea *et al.*, 1992) use invertebrates as primary prey. Small mammals were not found in the guts of this species, and this clearly demonstrates a great difference between the trophic niche of *Coronella girondica* and those of the sympatric snakes *Vipera aspis* and *Elaphe longissima*, which prey essentially on small mammals (Luiselli and Agrimi, 1991; Luiselli and Rugiero, 1993). Small mammals, moreover, were found frequently even in the congeneric species *Coronella austriaca* (Duguy, 1961; Spellerberg and Phelps, 1977; Goddard, 1984).

3. Reproduction

In the study area, female reproduction occurred normally once per year, although not all the females were able to reproduce annually. An identitical situation was found in sympatric populations of *Vipera aspis* (Luiselli and Agrimi, 1991), and even in other species inhabiting Mediterranean habitats, such as *Hierophis viridiflavus* (Guy Naulleau, *in litteris*). With respect to this, one must stress that an annual frequency of reproduction seems to be the rule in females of oviparous snakes, even in cool climates (Hubert Saint Girons, *in litteris)*. On the other hand, viviparous snakes living in cool climates reproduce normally every two years (Saint Girons and Kramer, 1963; Nilson, 1981) or, in the coldest parts of their geographic range (i.e., at the highest latitudes and altitudes), every three or four years (Saint Girons, 1957). As it seems that female reproduction frequency essentially depends on energy availability, annual cycles could be due to a successfull foraging during the autumn and spring time following parturition, as a consequence of (1) high food availability or (2) favourable climatic conditions which permit a long annual active period to snakes. The fact that there was not female mortality after giving birth also might depend on both high food availability and favourable climate at study area, as this phenomenon was observed only in some snake populations living in cold climates and under low levels of food availability (Madsen, 1989; Capula *et al.*, 1992; Luiselli, 1992). However, according to Saint Girons (*in litteris*), "la forte mortalité des femelles post-parturientes est limitée à des espèces vivipares (à ma connaissance, ce phénomène n'a jamais été signalé chez des Serpents ovipares) et elle apparait comme un phénomène rare, presque une anomalie".

Female fecundity was low (1 to 4 eggs per female) and it was only slightly correlated with female body size increases. Such a situation of relatively invariant clutch size is not the rule in temperate zone snakes, usually characterized by strong positive correlations between female size and clutch size (e.g., see Saint Girons and Naulleau, 1981). However, according to Saint Girons (*in litteris*), "la faible fécondité, jointe à une faible variation du nombre des œufs, se rencontre assez souvent chez des Serpents semi-fouisseurs ou, comme *C. girondica*, menant une vie très secrète sous des pierres, des écorces, etc.". Actually it is not clear if low fecundity and invariant clutch size are general reproductive characteristics of this species or if they merely derived by proximate environmental factors (according to Shine (1988), in fact, invariant clutch sizes are associated with low levels of prey availability, while the "fecundity-advantage model" (see Darwin, 1874) should apply mainly to animals that are not energy-limited). Because the apparent density of the potential prey at the study site was high during all the time of this study, we suggest that food availability is not really important in producing a invariant clutch size in our population, and that the invariant clutch size depends only on genetic causes.

ACKNOWLEDGEMENTS – Fieldwork was done with the generous collaborations of Dr M. Capula, C. Anibaldi, Dr. D. Capizzi and L. Rugiero. We thank Dr. C. Andrén (University of Göteborg, Sweden), Dr. M. Capula (University of Rome) and some anonymous reviewers for their constructive comments on previous drafts of this manuscript. An anonymous reviewer also improved our English language. However, our greatest debt is to Prof. H. Saint Girons (University of Paris, France), whose critical comments greatly improved the final version of this manuscript.

REFERENCES

AGRIMI U. & L. LUISELLI, 1992. Feeding strategies of the viper *Vipera ursinii ursinii* (Reptilia : Viperidae) in the Apennines. *Herpetol. J.* **2** : 37-42.

ARNOLD E.N. & J.A. BURTON, 1978. A Field Guide to the Reptiles and Amphibians of Britain and Europe. W. Collins Sons & Co Ltd, Glasgow.

BARON J.P., 1990. Regime et cycles alimentaires de la Vipère d'Orsini. Unpublished Thesis, Ecol. Prat. Haut. Etud., Paris, 64 p.

BARON J.P., 1992. Regime et cycles alimentaires de la Vipère d'Orsini (*Vipera ursinii* Bonaparte, 1835) au Mont Ventoux, France. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* **47** : 287-311.

BEA A., F. BRANA, J.P. BARON & H. SAINT GIRONS, 1992. Régimes et cycles alimentaires des vipères européennes : études comparées. *Année Biologique* **31** (1) : 25-44.

CAPULA M., L. LUISELLI & C. ANIBALDI, 1992. Complementary study on the reproductive biology in female adder. *Vipera berus* (L.) from eastern Italian Alps. *Vie Milieu* **42** : 327-336.

DARWIN C.R., 1874. The descent of man, and selection in relation to sex. 2d ed. Appleton, New York.

DUGUY R., 1960. Note sur une *Coronella girondica* de grande taille. *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest Fr.* **56** : 21-23.

DUGUY R., 1961. Le cycle annuel d'activité de *Coronella austriaca* Laurenti. *Terre Vie* **1961** : 401-436.

ESCARRE A. & J.R. VERICAD, 1981. Fauna Alicantina, I. Saurios y Ofidios. Inst. Estud. Alicantinos, Alicante, 101 p.

FITCH H.S., 1987. Collecting and Life-History Techniques. *In* : Snakes, Ecology and Evolutionary Biology. Edited by R.A. Seigel, J.A. Collins, and S.S. Novak. MacMillan, New York, 143-164.

FORD N.B. & R.A. SEIGEL, 1989. Phenotypic plasticity in reproductive traits : evidence from a viviparous snake. *Ecology* **70** : 1768-1774.

GIACOMINI V., 1958. Conosci l'Italia. III. La Flora. Milano, T.C.I.

GODDARD P., 1984. Morphology, growth, food habits and population characteristics of the Smooth snake *Coronella austriaca* in southern Britain. *J. Zool. Lond* **204** : 241-257.

LIVET F., 1979. L'Herpétofaune du Nord-Est de la Montagne Noire. Biogéographie et écologie. *Mém. Trav. Inst. Montp.* **6** : 1-146.

LUISELLI L. 1992. Reproductive success in melanistic adders : a new hypothesis and some considerations on Andrén and Nilson's (1981) suggestions. *Oikos* **64** : 601-604.

LUISELLI L. & U. AGRIMI, 1991. Composition and variation of the diet of *Vipera aspis francisciredi* in relation to age and reproductive stage. *Amphibia-Reptilia* **12** : 137-144.

LUISELLI L. & C. ANIBALDI, 1991. The diet of the adder *(Vipera berus)* in two Alpine environments. *Amphibia-Reptilia* **12** : 214-217.

LUISELLI L. & L. RUGIERO, 1993. Food habits of the Aesculapian snake, *Elaphe longissima*, in central Italy : do arboreal snakes eat more birds than terrestrial ones ? *J. Herpetol.* **27** : 116-117.

MADSEN T., 1989. Ecology of *Vipera berus* : careful mothers stay put. Abstracts of the First World Congress of Herpetology, Canterbury, U.K., 11-19 September 1989, S9.

MONNEY J.C., 1990. Régime alimentaire de *Vipera aspis* L. (Ophidia, Viperidae) dans les Préalpes Fribourgeoises (Ouest de la Suisse). *Bull. Soc. Herp. Fr.* **53** : 40-49.

MOORE R.G., 1978. Seasonal and daily activity patterns and thermoregulation in the southwestern speckled rattlesnake (*Crotalus mitchelli pyrrhus*) and the Colorado desert sidewinder (*Crotalus cerastes laterorepens*). *Copeia* **1978** : 439-442.

MUSHINSKY H.R., 1987. Foraging ecology. *In* : Snakes, Ecology and Evolutionary Biology. Edited by R.A. Seigel, J.A. Collins, and S.S. Novak. MacMillan, New York.

NAULLEAU G., 1984. Les serpents de France. *Rev. Fr. Aquat Herpetol.* **11** (3/4) : 1-57.

NILSON G., 1981. Ovarian cycle and reproductive dynamics in the female adder, *Vipera berus* (Reptilia, Viperidae). *Amphibia-Reptilia* **2** : 63-82.

PEREZ MELLADO V., 1983. La Herpetofauna de Salamanca : un analisis biogeografico y ecologico. *Salamanca Rev. Estud.* **9/10** : 9-76.

PLEGUEZUELOS J.M., 1986. Distribucion altitudinal de los Reptiles en las sierras Béticas Orientales. *Rev. Esp. Herpetol.* **1** : 63-83.

PLEGUEZUELOS J.M., 1989. Distribucion de los Reptiles en la provincia de Granada (SE. Peninsula Ibérica). *Donana Acta Vertebr.* **16** : 15-44.

PLEGUEZUELOS J.M. & M. MORENO, 1989. Alimentacion primaveral de *Natrix maura* (Linné, 1758) (Ophidia, Colubridae) en el SE. de la peninsula iberica. *Rev. Esp. Herpetol.* **3** : 221-236.

SAINT GIRONS H., 1957. Le cycle sexuel chez *Vipera aspis* (L.) dans l'ouest de la France. *Bull. Biol. Fr. Belg.* **91** : 284-350.

SAINT GIRONS H., 1971. Quelques facteurs du rythme circadien d'activité chez les lépidosauriens (Reptiles). *Bull. Soc. Zool. Fr.* **96** : 317-330.

SAINT GIRONS H., 1990. *Coronella girondica. In* : Atlas de répartition des Amphibiens et Reptiles de France. Edited by J. Castanet and R. Guyetant. SHF, Paris, 152-153.

SAINT GIRONS H. & E. KRAMER, 1963. Le cycle sexuel chez *Vipera berus* (L.) en montagne. *Rev. Suisse Zool.* **70** : 191-221.

SAINT GIRONS H. & G. NAULLEAU, 1981. Poids des nouveau-nés et stratégies reproductrices des Vipères Européennes. *Rev. Ecol. (Terre Vie)* **35** : 27-46.

SAINT GIRONS H. & M.C. SAINT GIRONS, 1956. Cycle d'activité et thermorégulation chez les Reptiles (Lézards et Serpents). *Vie Milieu* **7** : 133-226.

SEMLITSCH R.D., K.L. BROWN, J.P. CALDWELL, 1981. Habitat utilization, seasonal activity, and population size structure of the southeastern crowned snake *Tantilla coronata. Herpetologica* **37** : 40-46.

SHINE R., 1987. The evolution of viviparity : ecological correlates of reproductive mode within a genus of Australian snakes (*Pseudechis* : Elapidae). *Copeia* **1987** : 551-563.

SHINE R., 1988. The evolution of large body size in females : a critique of Darwin's "fecundity advantage" model. *Am. Nat.* **131** (1) : 124-131.

SLIP D.J. & R. SHINE, 1988. Feeding Habits of the Diamond Python, *Morelia s. spilota* : Ambush predation by a Boid Snake. *J. Herpetol.* **22** (3) : 323-330.

SPELLERBERG I.F. & T.E. PHELPS, 1977. Biology, general ecology and behaviour of the snake, *Coronella austriaca* Laurenti. *Biol. J. Linn. Soc.* **9** : 133-164.

VERICAD J.R. & A. ESCARRE, 1976. Datos de alimentacion de ofidios en el Levante sur Ibérico. *Mediterranea* **1** : 5-33.

WILKINSON L., 1988. SYSTAT. SYSTAT, Inc., Evanston, Illinois.

Reçu le 3 novembre 1992 ; received November 3, 1992
Accepté le 22 mars 1993 ; accepted March 22, 1993

VIE MILIEU, 1994, 44 (3/4) : 211-214

REDESCRIPTION DE *FLABELLINA ISCHITANA* (GASTROPODA, NUDIBRANCHIA) OBSERVÉ EN MER DE BANYULS : UNE NOUVELLE LOCALITÉ

Redescription of Flabellina ischitana (Gastropoda, Nudibranchia) observed in the Banyuls sea : a new locality

G. PARENT

Réserve Naturelle Marine Cerbère-Banyuls, France

AÉOLIDIEN POURPRE
FLABELLINA ISCHITANA
BANYULS-SUR-MER
EUDENDRIUM RAMOSUM

RÉSUMÉ – Un nouvel Aéolidien mauve, autre que *Flabellina affinis* (Gmelin, 1791) et *Coryphella pedata* (Montagu, 1815), a été observé dans la Réserve Naturelle Marine Cerbère-Banyuls (F-66650). Nous pensons qu'il s'agit de *Flabellina ischitana* identifié par Hirano & Thompson (1990) près de l'île d'Ischia (Italie) et nous pouvons considérer Banyuls-sur-Mer comme nouvelle localité pour ce Mollusque. Nous incluons une brève redescription et une photographie couleur du spécimen de 12 mm.

PURPLE AEOLIDACEAN
FLABELLINA ISCHITANA
BANYULS-SUR-MER
EUDENDRIUM RAMOSUM

ABSTRACT – A new purple aeodacean which differs from *Flabellina affinis* (Gmelin, 1791) and *Coryphella pedata* (Montagu, 1815), has been observed in Banyuls-sur-Mer (F-66650). We think that concern *Flabellina ischitana* Hirano & Thompson, 1990 occurring near the island of Ischia (Italy) and we consider Banyuls-sur-Mer as a new locality; a short redescription is presented with a color picture.

INTRODUCTION

Dans la Réserve Naturelle Marine Cerbère-Banyuls (F-66650) – 42° 28′ 9″ N, 3° 8′ 1″ E – derrière l'Observatoire Océanologique (Fig. 1), à l'île Grosse, sur un petit tombant orienté plein sud et par un fond de 6 m, nous avons trouvé en juillet 1992 deux Aéolidiens de couleur mauve à pourpre aux papilles orangées qui n'étaient ni *Flabellina affinis* (Gmelin, 1791) ni *Coryphella pedata* (Montagu, 1815). Hirano & Thompson (1990) décrirent un Aéolidien mauve – *Flabellina ischitana* – trouvé près de l'île d'Ischia en Italie. Nous pensons que les Mollusques trouvés à Banyuls-sur-Mer correspondent à l'espèce trouvée en Italie.

MATÉRIEL

Les deux spécimens furent trouvés sur l'Hydraire *Eudendrium ramosum* (Linnaeus) – les Hydraires sont les principales sources alimentaires des Aéolidiens.

Le premier –12 mm – a été photographié *in situ* et laissé sur place, le deuxième – 10 mm – a été prélevé, gardé dans du formol salé et étudié sous la loupe.

Caractéristiques du spécimen de 10 mm (Tabl. I)

Corps : violet-mauve (pl. I)

Palpes : de couleur mauve, extrémités blanches et mesurant approximativement 1/4 de la longueur du corps.

Angles du pied : courts et tentaculiformes.

Rhinophores : ils mesurent approximativement 1/5 de la longueur du corps. Ils sont de couleur pourpre à extrémités blanches, portent 16 lamelles, le « bouton terminal » est violet.

Papilles : elles sont sur les pédoncules, qui peuvent être ramifiés. Le tégument des papilles est translucide, non violet. L'appareil digestif moyen est de couleur orangée. Le cnidosac est blanc.

Le spécimen examiné n'avait pas de première touffe post-péricardique droite, mais une excroissance filiforme à base large, d'environ 4 mm,

Tabl. I. – Disposition des papilles sur un exemplaire de 10 mm.

RANGÉE DROITE	PÉDONCULES RAMIFICATIONS	PAPILLES
1 ère touffe céphalique ou pré-péricardique	pédonculée 3 ramifications	sup. : 2 grandes moy. : 2 gdes, 1 petite inf. : 4 gdes, 1 petite
1 ère touffe post-péri-cardique	excroissance filiforme	aucune papille
2 ème touffe post-péri-cardique	pédonculée 2 ramifications	sup. : 2 grandes inf. : 2 gdes, 1 petite
3 ème touffe post-péri-cardique	pédonculée 2 ramifications	sup. : 2 grandes inf. : 2 gdes, 1 moy., 1 petite
4 ème touffe post-péri-cardique	1 ramification	2 grandes, 1 petite
5 ème touffe post-péri-cardique	1 ramification	2 moyennes
6 ème touffe post-péri-cardique	1 ramification	1 moyenne
7 ème touffe post-péri-cardique	1 ramification	1 moyenne
RANGÉE GAUCHE	**PÉDONCULES RAMIFICATIONS**	**PAPILLES**
1 ère touffe céphalique ou pré-péricardique	identique à celle de droite	disposition identique à celle de droite
1 ère touffe post-péri-cardique	pédonculée 3 ramifications	sup. : 2 gdes, 1 moy. moy. : 2 grandes inf. : 2 gdes, 1 petite
2 ème touffe post-péri-cardique	pédonculée 3 ramifications	sup. : 2 grandes moy. : 1 gde, 1 moy. inf. : 1 gde, 1 moy.
3 ème touffe post-péri-cardique	pédonculée 2 ramifications	sup. : 2 grandes inf. : 2 grandes, 1 petite
4 ème touffe post-péri-cardique	1 ramification	1 grande, 2 moyenne
5 ème touffe post-péri-cardique	1 ramification	2 moyennes
6 ème touffe post-péri-cardique	1 ramification	1 moyenne
7 ème touffe post-péri-cardique	1 ramification	1 moyenne

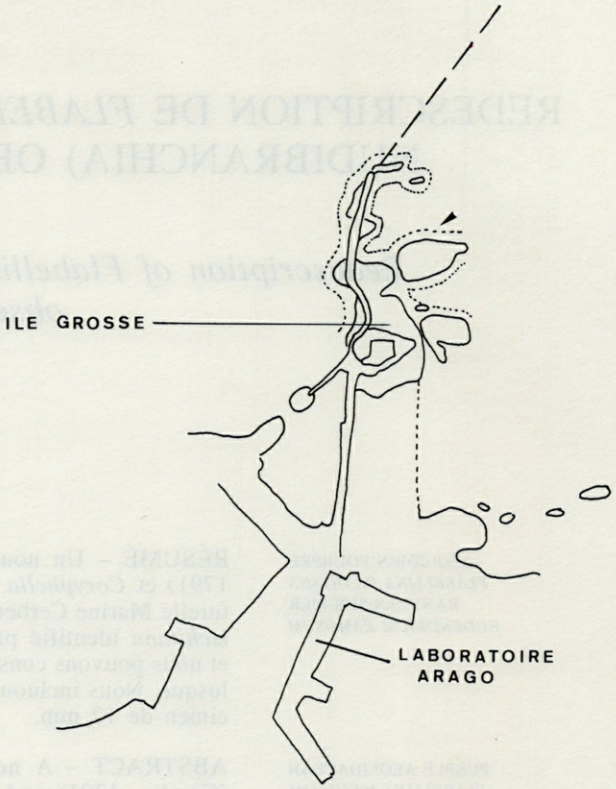


Fig. 1. – Schéma du site de prélèvement;
——— : limite de la zone émergée;
------- : limite de la zone immergée;
_ _ _ : limite de la Réserve Naturelle Marine Cerbère-Banyuls.
La flèche indique l'endroit où furent trouvés les deux spécimens de *Flabellina ischitana*.

pouvant faire penser à une malformation ou à la repousse anormale d'un pédoncule arraché, mais en aucun cas à une papille car aucune ramification de l'appareil digestif moyen ne se trouvait à l'intérieur.

Organes génitaux externes : ils se situent à la limite antérieure du premier pédoncule droit.

Le pénis globuleux, montre une extrémité courte et ne possède pas d'épine péniale.

Le schéma de la disposition interne des organes mâle et femelle de la publication originale (Hirano et Thompson, 1990) est assez précis pour ne pas être représenté à nouveau.

La prostate s'enroule à la base du premier pédoncule droit.

Anus : l'orifice anal forme une petite protubérance et s'abouche latéro-dorsalement un peu en avant du deuxième pédoncule droit.

Radula : la radula trisériée d'un spécimen de 10 mm a pour formule : 13 × 1.1.1.

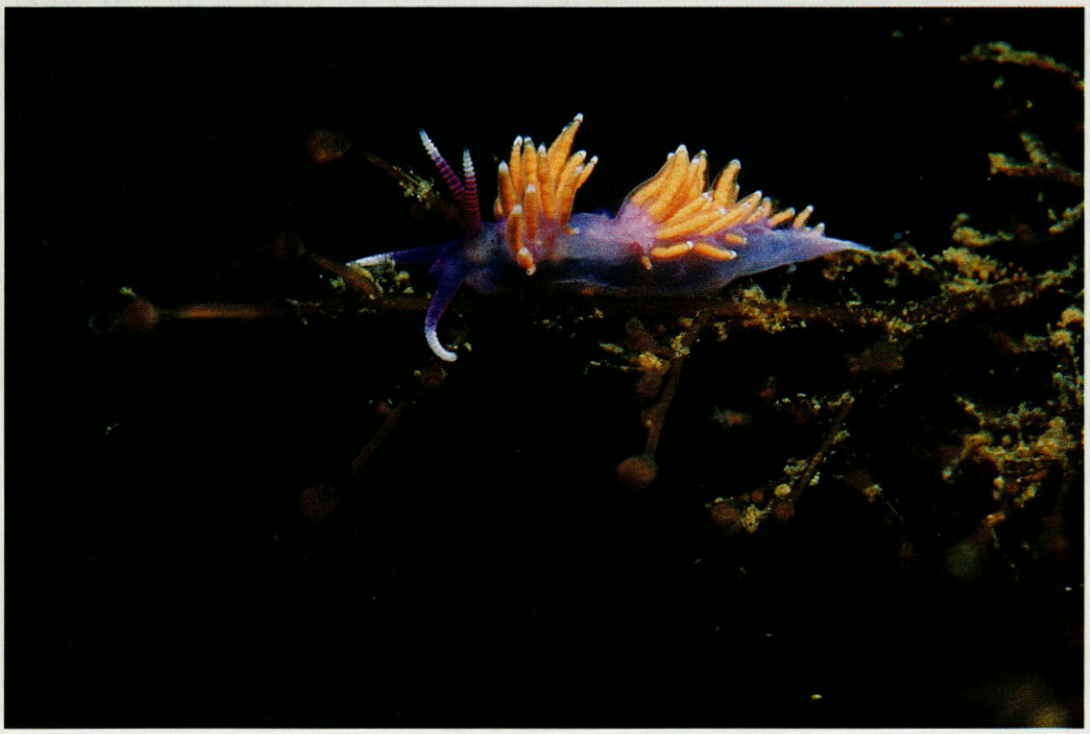
La médiane est à cuspide centrale et porte 7 denticules latéraux.

La latérale est en forme d'aiguille pointue et lisse.

CONCLUSION

Dans cette zone de protection qu'est la Réserve Naturelle Marine Cerbère-Banyuls, la richesse des fonds et des eaux ne peuvent être que des facteurs essentiels à l'observation et à la découverte d'animaux jusqu'ici ignorés, et nous pouvons considérer la Réserve Naturelle Marine Cerbère-Banyuls comme nouvelle et première localité française pour cet Aéolidien et supposer *Eudendrium ramosum* comme nourriture additionnelle à *E. glomeratum* et *E. racemosum*..

L'adjonction de photographies – couleur lorsque cela est possible – avec des rapports de grossissement adaptés aux petites espèces, entre pour une grande part dans l'identification externe des animaux, évitant ainsi les synonymie de spécimens déjà identifiés, et que leur passage plus ou moins prolongé dans un liquide conservateur a souvent rendu méconnaissable. L'étude interne ne peut en aucun cas être discutée et remise en cause.



Pl. I. – *Flabellina ischitana*, exemplaire de 12 mm *in situ*.

REMERCIEMENTS – Cette publication a été réalisée dans le cadre du programme NAT-MAR. Mes remerciements au Dr. F. Athias-Binche, responsable scientifique du programme NATMAR, Directeur de recherche au CNRS, Observatoire Océanologique de Banyuls Laboratoire Arago, Université Pierre et Marie Curie/URA CNRS 117, Banyuls-sur-Mer, et à J.-L. Binche, Directeur de la Réserve Naturelle Marine Cerbère-Banyuls, pour ses conseils, ses encouragements, son aide et son amitié.

BIBLIOGRAPHIE

CATTANEA-VIETTI R., R. CHEMELLO, & R. GIANNUZZI-SAVELLI, 1990. Atlas of Mediterranean Nudibranchs. *La Conchiglia* : 1-268.

GARCIA J.C., 1984. A new species of *Flabellina* (Gastropoda, Nudibranchia) from the Gibraltar Strait (southern Spain). *Vie et Milieu* **34** : 61-64.

GARCIA J.C., 1986. El genero *Flabellina* Voigt, 1834 (Gastropoda, Nudibranchia) en el litoral ibérico. *Bol. Malac. Milano* **22** : 37-48.

HIRANO Y.J. & T.E. THOMPSON, 1990. Flabellinid Nudibranchs from the Bay of Naples, with a description of a new species, *Flabellina ischitana*. The Malacological Society of London. *J. Moll. Stud.* **56** : 345-354.

PRUVOT-FOL A., 1954. Faune de France : Mollusques Opisthobranches **58** : 1-460.

SCHMEKEL L. & A. PORTMANN, 1982. Opisthobranchia des Mittelmeeres, Nudibranchia und Saccoglossa. Berlin, Springer-Verlag : 1-410.

Reçu le 28 juillet 1993 ; received July 28, 1993
Accepté le 18 février 1994 ; accepted February 18, 1994

VIE MILIEU, 1994, 44 (3/4) : 215-226

SELECTED MEIOFAUNA AROUND SHALLOW WATER HYDROTHERMAL VENTS OFF MILOS (GREECE) : ECOLOGICAL AND ULTRASTRUCTURAL ASPECTS

F. THIERMANN, R. WINDOFFER, O. GIERE

Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, D– 20146 Hamburg, Germany

HYDROTHERMAL VENTS
MEDITERRANEAN SEA
MEIOFAUNA
NEMATODES
SULFIDE
DETOXIFICATION
ULTRASTRUCTURE

ABSTRACT – Gaseous emissions, caused by volcanic activity, occur in Paleohori Bay at the south coast of Milos (Aegean Sea, Greece). In June 1992 meiofauna was collected by SCUBA diving in a seep field in sandy sediments at 5-10 m water depth. Within an active vent area (site 1), the sediment temperatures ranged from 55-97°C and the sulfide concentrations were about 1000 µM. At the fringe of the area, temperatures decreased (25-30°C) as well as sulfide values (10-50 µM). Outside the active area, not directly influenced by the venting, the sediment temperature ranged between 20.0-20.7°C and no sulfide was detected. The sediment in direct vicinity of the emissions was devoid of meiofauna. Meiobenthic life was present only at a certain distance from the emissions at moderate temperature and sulfide conditions. Evaluating three transects from two sites it became apparent that meiofauna differed between the seeps, but also between seep and non-seep stations. This differentiated faunal distribution rendered generalizations of the seep meiofauna problematical. Overall, the meiofauna community was relatively poor consisting primarily of nematodes and a few harpacticoid copepods, turbellarians and ciliates. In the sulfidic sediments, meiofauna was dominated by some characteristic nematodes. The most frequent one, *Oncholaimus campylocercoides* (Oncholaimidae), occurred in abundances up to 300 ind. / 100 cm^3. Therefore, this characteristic species was selected for more detailed studies on structural adaptations to this hostile environment. Two different types of intracellular inclusions were found. Their possible function as sulfide detoxification mechanisms is discussed.

SOURCES HYDROTHERMALES
MÉDITERRANÉE
MÉIOFAUNE
NÉMATODES
SULFURES
DÉSINTOXICATION
ULTRASTRUCTURE

RÉSUMÉ – Des émissions de gaz dues à l'activité volcanique, se produisent dans la baie de Paleohoviri, sur la côte sud de Milos en mer Egée (Grèce). La méiofaune a été récoltée en plongée à une profondeur comprise entre 5 et 10 m dans les sédiments sableux d'une zone d'émissions hydrothermales en juin 1992. Dans une zone active, la température des sédiments varie entre 55 et 97°C et la concentration en sulfures est d'environ 1000 µM. En marge de cette zone la température décroît (25-30°C) ainsi que les valeurs en sulfures (10-50 µM). A l'extérieur de la zone active, la température des sédiments non directement influencés par les émissions s'établit à 20.0-20.7°C et les sulfures ne sont plus détectés. Les sédiments en relation directe avec les sites d'émissions ne contiennent pas de méiofaune. Celle-ci est présente seulement à une certaine distance des points de rejets dans des conditions modérées de température et de taux de sulfures. Trois transects sur 2 sites différents montrent que la méiofaune diffère entre les zones d'émissions mais aussi entre les sites et les zones hors sites. La distribution différentielle de la faune rend les généralisations à propos de la méiofaune des évents problématiques. Globalement, la communauté méiofaunique est relativement pauvre et se compose principalement de Nématodes et de quelques Copépodes Harpacticoïdes, Turbellariés et Ciliés. Dans les sédiments imprégnés de sulfures, dominent quelques Nématodes caractéristiques. Le plus fréquent est *Oncholaimus campylocercoides* (Oncholaimidae), avec une abondance pouvant atteindre 300 ind./100 cm^3. Cette espèce caractéristique a donc été sélectionnée en vue d'études détaillées à propos des adaptations des structures à cet environnement hostile. Deux types d'inclusions intracellulaires ont été trouvées. Leur fonction dans un mécanisme de désintoxication vis à vis des sulfures est discutée.

INTRODUCTION

There exist some reports on the soft bottom fauna in areas of cold gas, brine or oil seepage with considerable amounts of hydrogen sulfide (see Discussion). However, in the studies on sediment fauna from hydrothermal vents, the meiobenthos has been grossly neglected. In the recent paper by Kamenev *et al.* (1993) on the shallow water hydrothermal vents in the Bay of Plenty, New Zealand, the numbers of nematodes (e.g. Stilbonematinae) was reported to increase approaching the vent sites. Earlier, Meyl (1954) had investigated the nematode fauna from volcanic hydrothermal vents at the shore line of the Island of Ischia (Bay of Naples, Italy). In the above papers the steep gradients of the physicochemical regime typical for hydrothermal vents (sulfide, salinity, temperature) have not been evaluated in detail in relation to meiofaunal distribution. In the present study from shallow water volcanic hydrothermal vents off the island of Milos (Greece), meiofauna together with relevant physicochemical parameters were sampled by SCUBA diving following defined transects from areas not directly affected by the geothermal influence towards the vents. This allowed, on a relatively narrow scale, to relate the distributional pattern of dominant meiobenthic organisms to the impact of the hydrothermal regime. The present paper concentrates on the nematodes because of their numerical dominance and good preservation allowing for a detailed taxonomical evaluation. Additionally it was attempted to refer the prevalence of the dominating nematode species to characteristic structural features analysed by electron microscopy.

SAMPLING AREA, MATERIAL AND METHODS

Hydrothermal gaseous emissions, caused by volcanic activity, occur in large areas around the island of Milos (Greece), located in the South Aegean Sea on the Hellenic Arc (Dominico and Papastamatoki, 1975, Fytikas 1989). Paleohori Bay in the south of Milos was chosen for sampling (Fig. 1). The bay is approximately 1.4 km wide and has an average depth of approximately 12 m. The whole area is geothermally heated. The gaseous emissions consist predominantly of CO_2 and H_2S; CH_4 and H_2 were found in minor quantities (Dando, pers. comm.). The sediment in and around most seeps in the seep field was black which is probably due to iron sulfide. The black patch sampled was approximately 30 m^2 large and contained about 20 seeps. Here, the brownish surface sediment normally indicating oxidized conditions was lacking, the black sediment reached the surface (dark stippled area in Fig. 1, lower left). The top of the black sediment was covered by a white mat consisting of bacteria and silicate (Dando and Gottschal, pers. comm.). During the sampling period the white mat became disturbed and suspended by wave action caused by a storm. It was observed to re-establish within 3 days. Outside the patch the sediment was yellowish-brown and the threshold layer towards the deeper, reduced horizons was in approximately 5 cm depth.

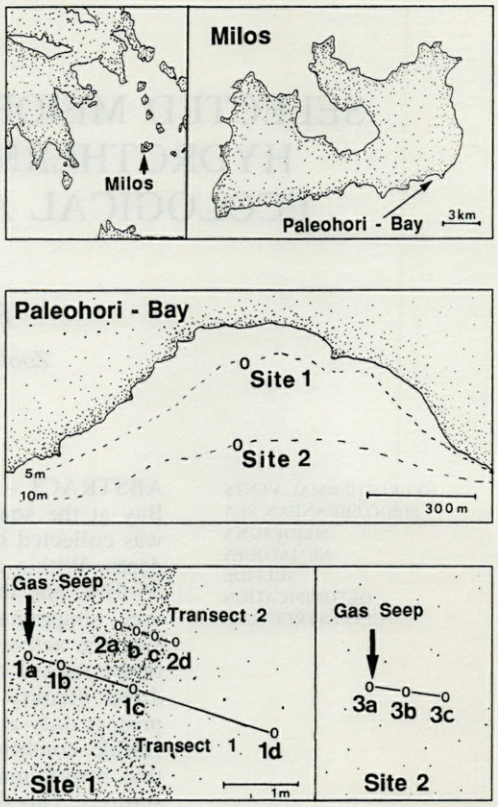


Fig. 1. – Study area and location of the sampling stations. Note black sulfidic patch indicated by stippled area at lower left.

The position of sampling stations is mapped in Fig. 1. Samples from two different sites were taken by SCUBA diving in June 1992 at a seep field in 5-10 m water depth.

Site 1 was sampled in two transects consisting of four sampling stations each and covering different geochemical milieus and metric scales. Three replicates were taken at each station, the total number of samples amounted to 33.

Transect 1 – yielded a station line across the whole sampling area, beginning in the center of a seep, crossing the black "halo", and reaching the outside "reference" site. The overall length of this transect was 3.5 m and included 4 sampling stations :

Station 1a) at the seep inside the patch,

Station 1b) black sediment, covered by the white mat, approximately 50 cm next to the seep,

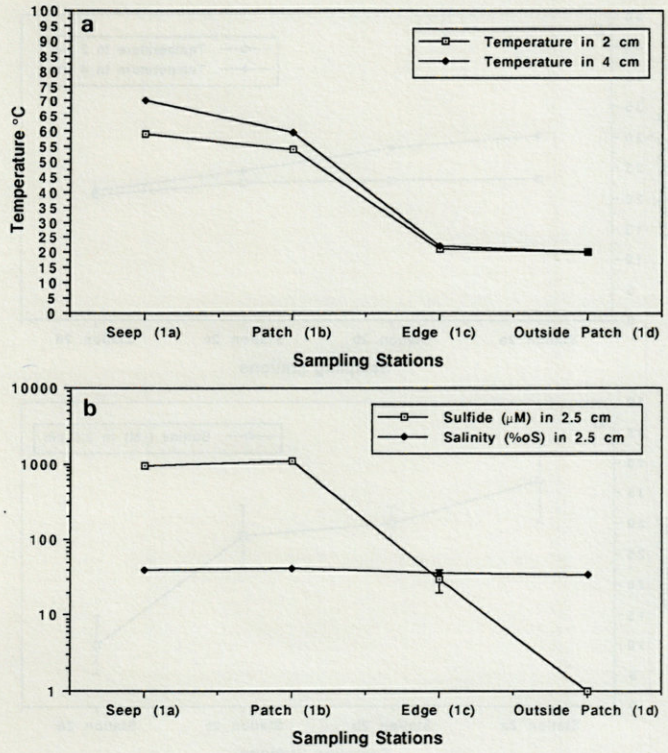


Fig. 2. – a, Transect 1 : Temperature conditions in 2 cm and 4 cm sediment depth. b, Transect 1 : Salinity and sulfide concentrations in 2.5 cm sediment depth.

Station 1c) the edge of the patch in 1 m distance to 1b
Station 1d) outside the patch in 2 m distance to 1c.

Transect 2 – analysed the edge of the patch in a more refined scale (overall length only 0.9 m). Samples were taken every 30 cm through this edge area, starting with
Station 2a) at its inner border, continuing with
Station 2b) and 2c) towards the outer edge area, and ending with
Station 2d) in the outer edge area.
Site 2, at 10 m depth, with the third sampling transect differed from the above through the absence both of a black halo and a white mat around the seep.
Station 3a) at the gas seep
Station 3b) in 50 cm distance from the seep
Station 3c) in 50 cm distance from 3b.

Physiographic parameters : Pore water samples for sulfide and salinity measurements were taken close to the fauna samples with special pore water suction corers (modified after Howes *et al*, 1985). Pushed into the sediment, 0.1-1.0 ml of water was obtained from 2.5 and 7.5 cm sediment depth. Immediately after retrieval and still under water, the pore water was injected into a septum-jar. For fixation of the sulfide, these sampling jars contained 2 ml of 0.12 M zinc acetate and 0.5 ml 1.5 M sodiumhydroxide. Three adjacent replicates were taken from each station. Water and sediment temperature were measured with a thermistor which was inserted into the sediment directly under water. Parallel to the fauna samples (see below), sediment samples were taken with a perspex corer for analyses of grainsize distribution and organic carbon content. At transect 3, for technical reasons, no pore water samples could be taken.

The sulfide concentration was measured colorimetrically (Gilboa – Garber, 1971, modified by Howarth *et al.*, 1983) in the home laboratory ten days after sampling. Although fixed samples can be stored refrigerated for several days without loosing a significant amount of sulfide, our conservative interpretation leaves the option that the real sulfide concentrations might be slightly higher. Grain size distribution and the content of organic carbon were analysed according to common procedures (Buchanan, 1984, Giere *et al.*, 1988a). The salinity of the pore water was recorded using a hand refractometer.

The meiofauna samples were obtained using perspex tubes bevelled at the lower edge. The corers (5 cm inner diameter) were pushed into the sediment to the depth of 10 cm, closed with rubber-bungs and without further disturbance brought immediately to the Paleohori land base. Here, the cores were subdivided into two 5 cm-fractions, fixed and stored in 5-10 % formalin (final concentration).

Evaluation of fauna : The meiofauna was extracted from the sediment by the elutriation method (Pfannkuche & Thiel, 1988) through a 63 µm mesh sized sieve. The animals retained were sorted quantitatively under a dissecting microscope (magnification 25-50 x). Individuals of the large nematode species *Oncholaimus campylocercoides* (approximately 4000 x 80 µm) were

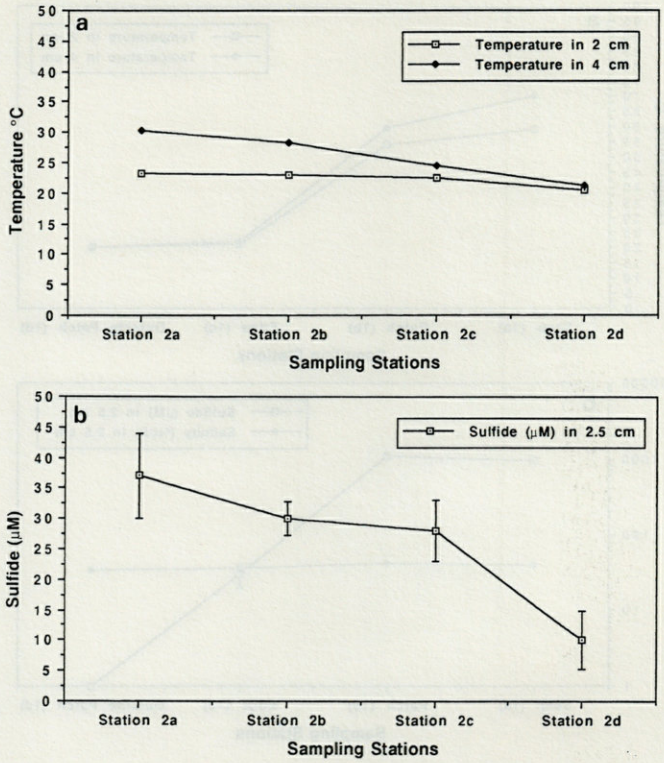


Fig. 3. – a, Transect 2 : Temperature conditions in 2 cm and 4 cm sediment depth. b, Transect 2 : Sulfide concentrations in 2.5 cm sediment depth, note different scale from Fig. 1b.

evaluated separately. After fixation (formalin 4 %) the animals were post-fixed in the home laboratory in Trump's fixative (McDowell and Trump, 1976). Selected specimens were contrasted in 1 % osmium tetroxide, followed by the conventional procedure for TEM preparations. Further investigation was done under the light and electron microscope (ZEISS EM 902A). Element analysis of precipitations in uncontrasted ultrathin sections was performed by Electron Enery Loss Spectrography (EELS) linked to the ZEISS electronmicroscope. This method allows exact location of chemical elements in ultrathin sections of tissues.

RESULTS

Distribution of environmental factors and meiofauna at site 1 (transects 1+2)

The sediment temperature (Figs. 2a, 3a) decreased from the seep to the area outside the black patch and from the sediment depth towards the surface. Directly at the seep, temperatures reached highest values in 10 cm sediment depth (97 °C). At the main sampling depth of 2-5 cm temperature was still between 50° and 60 °C. At the edge of the patch, temperatures in sampling depth varied between 21.3 °C and 30 °C. Outside the patch, the temperature was more or less constant (20.0-20.7 °C) from the sediment surface down to 10 cm depth. Water temperature directly above the sediment was 20 °C.

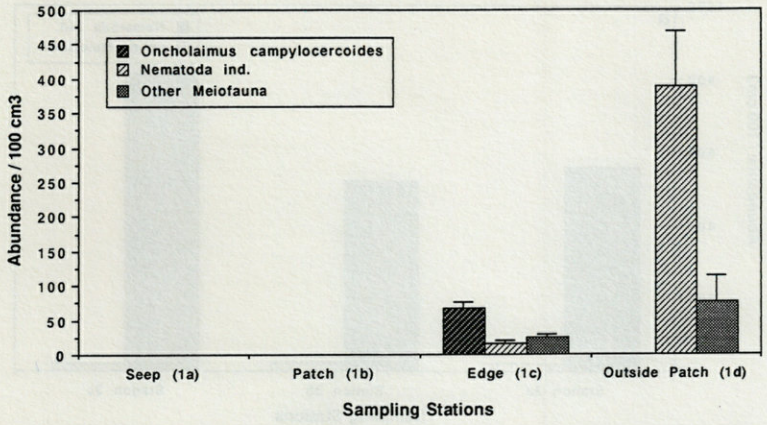
The salinity of the pore water (2.5 cm depth) increased in the patch from the periphery towards the seep site from 35‰ S to 45‰ S, but varied within stations at different depths.

Sulfide concentrations (Fig. 2b) were high within the seep (940 µM)) and inside the black patch (1080 µM). Vertically, contents at 5.5 cm sediment depth did not differ markedly from those in 2.5 cm as indicated in the graphs (Figs. 2b, 3b). At the edge of the patch, only moderate sulfide concentrations were measured (30-50 µM) both in 2.5 and 7.5 cm sediment depth (Fig. 3b). Outside the patch no sulfide was detected.

The sediment consisted of fine to medium sands (Md : 258-281 µm, QDI : 0.79-0.91) with the silt fraction increasing with depth at all sites. No significant differences were recorded between sites and stations along the transects. The organic carbon values ranged between 1290 and 985 µg/g sediment, with slightly increased values inside the black patch.

Distribution of meiofauna at site 1 (transects 1 and 2)

Overall, the meiofauna of site 1 was relatively poor consisting primarily of nematodes and a few harpacticoid copepods, turbellarians and ciliates. Also the reference samples outside the patch were scarcely inhabited, consisting of less than 400 nematodes and 75 "others" per 100 cm^3 (Fig. 4). The bulk of the meiofauna was found in the upper 5 centimeters of the sediment, the 5-10 cm-fraction contained just a few specimens.



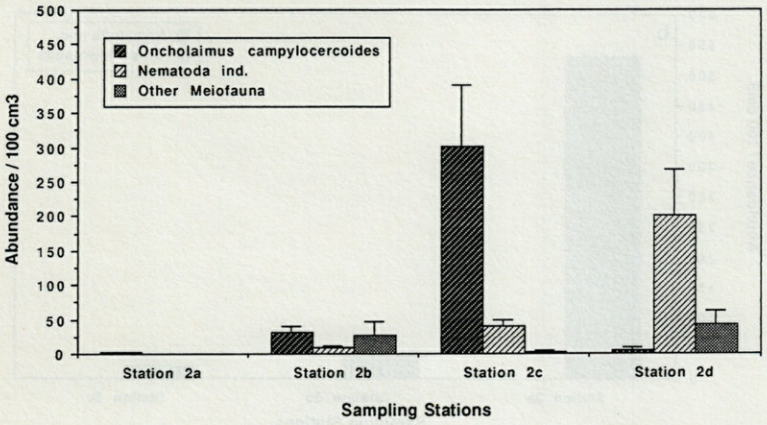


Fig. 4. – Transect 1 : Abundance of meiofauna in the 0-5 cm sample fraction (mean of three replicates).

Fig. 5. – Transect 2 : Abundance of meiofauna in the 0-5 cm sample fraction (mean of three replicates).

In transect 1, the most central sample station at the gas vents and in the black sediment patch around them was devoid of fauna (Fig. 4). The edge of the black patch (station 3) contained a rather monotonous meiofauna assemblage with the nematode *Oncholaimus campylocercoides* dominating the community (Fig. 5). From the edge area towards the outer stations of the transect, most meiofauna except *O. campylocercoides* increased in abundance.

Only *O. campylocercoides* had a different distribution, its small scale pattern was therefore studied in detail in transect 2. Most abundant (300 ind./100 cm^3) at station 2c, this species decreased numerically both towards the inner and outer stations of the transect (2a, b and d). At station 2c with the highest population density, sulfide concentrations (2.5 cm depth) were about 28 µM and the sediment temperatures (2-4 cm depth) varied between 22 and 24 °C.

To prove the consistency of the meiofauna distribution at various seep sites, transect 3 with the stations 3a-3c investigated another venting site in about 200 m distance from the above site. The different appearance of this vent was described earlier. Although covering a distance from directly at the vent to 1 m away from the seeping gas, all the three stations of this transect contained in the upper five centimeters a meiofauna with only minor differences both in abundance and composition (Fig. 6a). This assemblage largely conformed with that of the "control" station 1d of transect 1 outside the impact of the vent. This uniform situation changed going down to deeper sediment horizons. Contrasting to the usual decline of meiofauna populations with depth, at station 3a, directly at the gas outlet, the 5-10 cm horizon had an enhanced abundance of meiofauna (Fig. 6b). Here, representatives of long and slender nematode species, such as *Eubostrichus cf. parasitiferus, Siphonolaimus* sp. and *Chromaspirina* sp. prevailed. But this well defined "depth community" was restricted to station 3a only. In the corresponding layer of the more distant peripheral stations 3b and 3c, the typical decline of meiofauna abundance with depth was recorded. Contrasting to the other vent site described above (site 1), the formerly dominant *Oncholaimus campylocercoides*, was totally absent in this transect, even at a distance from the vent comparable to its peak occurrence at station 2c.

The numerical and ecological relevance of the nematode *Oncholaimus campylocercoides* (Oncholaimidae) in an area influenced by a hydrothermal vent led us to investigate this species in more detail. Main stress was laid on structural and histochemical aspects of possible adaptive significance enabling the species to thrive in a sulfidic environment.

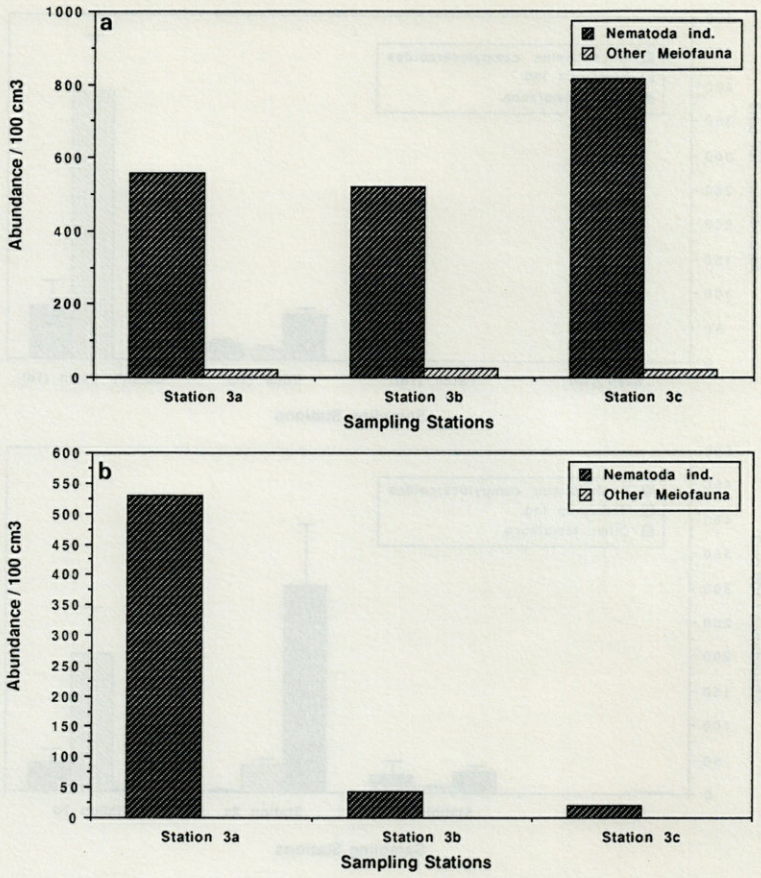


Fig. 6. – a, Transect 3 : Abundance of meiofauna in the 0-5 cm sample fraction (mean of two replicates). b, Transect 3 : Abundance of meiofauna in the 5-10 cm sample fraction (mean of two replicates).

As a characteristic feature of ultrathin sections through *O. campylocercoides,* inspected in the transmission electron microscope, the intestinal cells contained rich numbers of electron-dark, globular granules. Many of them showed a distinct concentric layering, while others appeared uniformly black (Figs. 7, 8, 9). In some of these granules, parts of the content seemed to be dissolved during the process of preparation leaving empty spaces (Fig. 8). Using the EELS method, in all of these globules iron and phosphorus could be detected (Fig. 11a, b).

O. campylocercoides was encountered both in live and fixed specimens in two different morphotypes. Yellowish pale specimens, corresponding to the normal appearance of oncholaimid nematodes, contrasted to shiny white individuals (reflected light). Under the light microscope this white appearance could be related to conspicuous vesicles distributed along the body of the worms in the epidermal layer. Their content lacked any internal structure and was apparently an oily substance (squeeze preparations). The transmission electron microscope showed these vesicles to be non membrane-bound containing an electron-lucent, amorphous mass, sometimes aggregated in several droplets of irregular size (Fig. 10). These bright inclusions were proven to contain rich amounts of sulfur (EELS ; Fig. 12).

DISCUSSION

The meiofauna from sediments in seeping areas characterized by a considerable amount of H_2S has been studied at several occasions. Powell and Bright (1981) and Jensen (1986) investigated brine seeps in 72 m depth studying a transect from high salinity and high sulfide concentrations to "normal" conditions. At the sulfide-impacted part of this gradient they found a distinct thiobiotic community (i.e. gnathostomulids and particular nematodes) which changed its character towards a normal, non-sulfidic community approaching to the peripheral oxidized bottom. A natural oil seep (gas and petroleum hydrocarbons) was studied by Montagna *et al.* (1989). These authors found increased abundances of sulfide oxidizing bacteria and of nematodes at the seep (see also Montagna and Spies, 1985, Montagna *et al.*, 1987). Dando *et al.* (1991) reported from a "pock mark" with methane seepage in the North Sea a rich population of the gutless nematode *Astomonema southwardorum* living in symbiosis with endosymbiotic bacteria (Austen *et al.,* 1993 ; Giere *et al.*, in press).

Not all studies discovered an overall increase of meiofauna in seep areas (Jensen *et al.*, 1992 ; Dando *et al.*, 1993). However, the metazoan meiofauna was mostly dominated by nematodes with typical representatives for sulfidic sediments, such

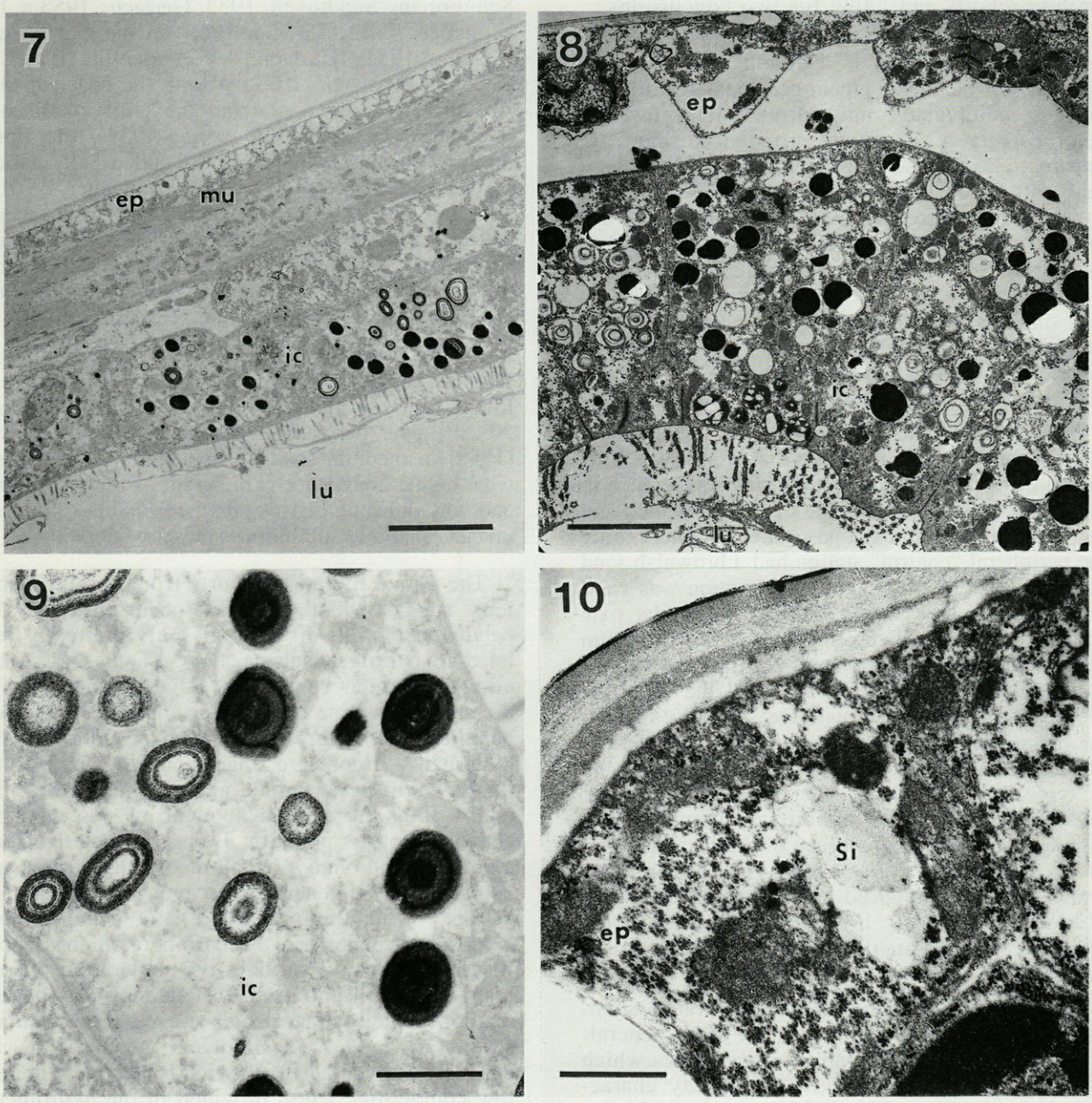


Fig. 7. – *Oncholaimus campylocercoides*, longitudinal section through mid-body region. Note electron-dark and concentric globules in the intestinal cells. Scale bar : 5 µm (electron micrograph). Fig. 8. – *Oncholaimus campylocercoides*, cross section through the mid body region. Note numerous electron-dark and concentric globules (partly empty) in the intestinal cells. Scale bar : 3.5 µm (electron micrograph). Fig. 9. – *Oncholaimus campylocercoides*, cross section through an intestinal cell. Note concentric structure of inclusions. Scale bar : 1.2 µm (electron micrograph). Fig. 10. – *Oncholaimus campylocercoides*, cross section through the epidermis and cuticle. Note electron-lucent, sulfur containing inclusion in the epidermis cell. Scale bar : 0.5 µm (electron micrograph). ep : epidermis ; ic : intestinal cells ; lu : gut lumen ; mu : muscle cells ; Si : sulfur inclusion.

as *Sabatieria longispinosa*, *S. punctata* and *Daptonema sp*. Contrastingly, at the deep sea bottom (Shirayama and Otha, 1990) did not find a specialized meiofauna community at a deep sea cold seep, though the abundance of meiofauna was slightly increased compared to the reference sites. The same trend was recorded around shallow water hydrothermal vents in the study of Kamenev *et al.* (1993) from the Bay of Plenty, New Zealand, where the bacteria-symbiotic Stilbonematinae (Nematoda) were typical for the close vicinity of the vents.

The ecological results from the two vent sites off Milos essentially correspond to the above literature reports and allow for two conclusions :

(1) at different seep sites the distributional pattern of the meiofauna is different depending apparently on the local physiographical conditions. For the meiofauna from hydrothermal vents this heterogeneity is even more pronounced than it is known to exist also for macrofauna in the deep sea vents (Desbruyères *et al.*, 1994). These results suggest that more detailed studies on the hydrothermal vent (meio-)fauna within larger hydrothermal fields, i.e. differentiation between single seeps, will yield a much higher diversity and small-scale heterogeneity than anticipated so far. Therefore, generalizations on the fauna of larger hydrothermal areas on the basis of some few isolated samples are probably inadequate.

The meiobenthic populations at vent site 2 differed substantially from those at vent site 1. This faunal difference may refer to a major difference in the physiography, the absence of the black halo and the white mat around the gas outlet. At site 1, only the peripheral "control" station had a brownish sand surface. At site 2, this "normal" situation was valid for the whole area sampled. Hence, a regular oxic environment without development of a sulfuretum might represent a physiographic parallel between the surface of all the site 2 stations and the "control" of site 1 which would explain the similarity of their meiofauna populations. Only in the deeper layers of the seep outlet at site 2, the presence of a rich stock of typically thiobiotic, slender nematodes (Jensen, 1987 a) points to mild sulfidic conditions. This is also suggested by the presence of the bacteria-symbiotic nematode, *Eubostrichus*. Its bacteria are known to oxidize reduced sulfur compounds (Ott *et al.*, 1991 ; Polz *et al.*, 1992). In the absence of additional chemical data this hypothesis awaits further validation.

(2) the trend of an increase in meiofauna abundance towards the seep site is not to be generalized. But it holds often valid for nematodes which usually are represented by a community characterized by Jensen (1986, 1987a) as thiobiotic, i.e. especially adapted to life in sulfidic conditions.

The nematode species *Oncholaimus campylocercoides,* which in the present study lived in considerable numbers only in the vicinity of gas outlets under sulfidic conditions and moderate sediment temperatures, was in a single specimen found also by Meyl (1954) in geothermally heated sand (45 °C) close to volcanic hydrothermal vents at the shore line of the Island of Ischia (Italy). The distribution of *O. campylocercoides* at the Milos vent site 1 underlines not only its eurythermal nature, but also its euryhalinity with an occurrence at salinities up to 45‰ S. This euryoecious nature is also reflected by the widespread occurrence, not restricted to sulfidic areas or normal oceanic salinity. It was regularly found in the Mediterranean Sea (De Coninck and Schuurmans-Stekhoven, 1933, Gerlach; 1953 a, b, c; Gadea, 1960; De Zio, 1966) in the North Sea (Schulz, 1951; Gerlach, 1952) and the English Channel (Warwick, 1971). Along the coast of the Atlantic it is recorded from the Gulf of Biscay (Delamare Deboutteville *et al.*, 1954), the Portuguese coast (Galhano, 1970) and a salt marsh in Georgia, USA (Wieser and Kanwisher, 1961; Teal and Wieser, 1966). It occurs also in brackish water like the Baltic Sea (Gerlach, 1958) and the Black Sea (Filipjev, 1918; Gerlach, 1951) and tolerates even the hypersaline conditions in the Egyptian part of the Red Sea (Gerlach, 1964).

Most of the above reports refer to eulittoral samples, where only single specimens have been found. In the sublittoral (4-11 m water depth), some 30 specimens per sample were reported by Gerlach (1958) in medium sand of Kiel Bight. This somewhat higher abundance is in parallel with our results and may indicate, that *O. campylocercoides* prefers, in fact, shallow, sublittoral sands.

The above literature reports from varying habitats suggest, that the rich occurrence of *O. campylocercoides* off Milos is only indirectly related to hydrogen sulfide and gaseous emissions of hydrothermal vent areas. It is obvious that in the sulfidic regime of the hydrothermal vents, the benthic fauna is threatened by toxic emissions of hydrogen sulfide. Here, anaesthetized or killed animals would be an ample and easy prey for animals filling the ecological niche of a scavenger and omnivorous predator. Being characterized as a predator and omnivore and the whole family Oncholaimidae in general as scavengers (Teal and Wieser, 1966, Jensen, 1987b), *O. campylocercoides* may benefit in the periphery of the seeps for two reasons : it survives the moderate geothermal sulfide concentrations of Paleohori Bay better than other meiofauna species suggesting particular structural and/or physiological adaptations. It could take advantage of the rich food supply under low competitive stress provided in the hydrothermally-affected milieu.

A comparable ecological situation with irregular fatal events through development of sulfide is characteristic also for the occurrence of the closely related oncholaimid nematode *Pontonema vulgare*. Lorenzen *et al.* (1987) reported mass aggregations of this scavenger in sheltered bights of the Baltic Sea after the sediments turned sulfidic in periods of stagnant water, when most benthic animals were killed by low oxygen and sulfidic conditions. The ecological scenarios outlined above for *O. campylocercoides* and *P. vulgare* suggest that these species can be termed thiobiotic (Powell, 1989). Giere (1992) grouped species of this type of thiobiosis as sulfidophilic, oxitolerant.

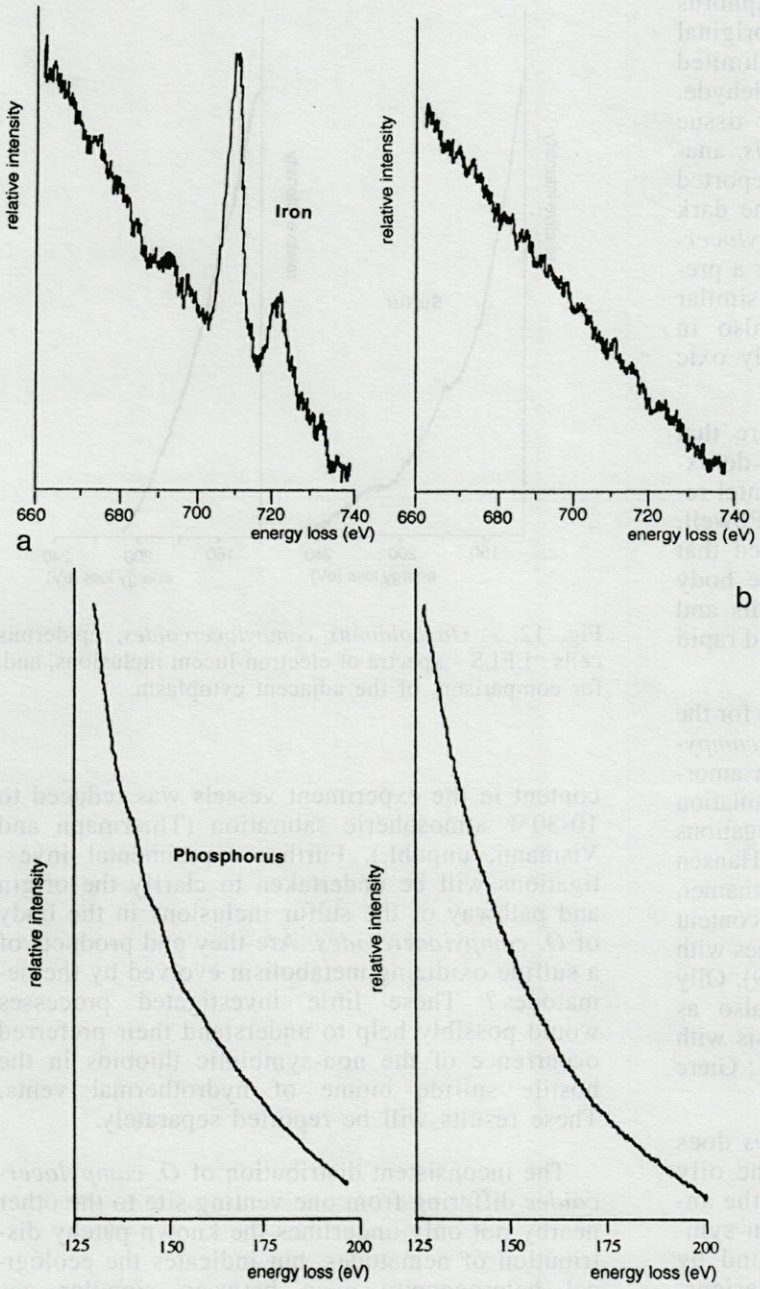


Fig. 11a, b. – *Oncholaimus campylocercoides,* intestinal cells : EELS – spectra of granules and, for comparison, of the adjacent cytoplasm.

They utilize the sulfide niche, but not the sulfide proper.

An adaptation of *O. campylocercoides* to the impact of sulfidic conditions may be ultrastructurally indicated by the intracellular inclusions in those tissues most directly exposed to the ambient hydrogen sulfide (intestinal and epidermal cells). Unusual inclusions of various nature occur frequently in various invertebrates from sulfidic habitats (e.g. Jennings and Colam, 1970; Deutsch, 1978; Nuβ, 1984; Nuβ and Trimkowski, 1984; Giere *et al.*, 1988b). Particularly conspicuous and in their fine structure similar to those found in the present study are the dark, often multilayered intracellular globules in the intestinal cells of nematode species typical for sulfidic muds (i.e. *Sabatieria wieseri, Terschellingia longicaudata, Sphaerolaimus papillatus, Siphonolaimus ewensis, Pontonema vulgare).* However, their significance is ambiguous and their adaptive value for a thiobiotic life rather disputed (see below). Element analyses of the globular content proved the presence of a multitude of elements such as Si, P, S, K, Ca and Fe (Nicholas *et al.*, 1987).

Particularly the globules found in the gut cells of *O. campylocercoides* resemble those in the related *Pontonema vulgare* (Oncholaimidae) (Jennings and Colam, 1970). The fact that in our analyses of globules in sections from formalin-fixed *O. campylocercoides* sulfur was not detected

(iron, carbon, nitrogen, oxygen and phosphorus were recorded), does not preclude its original deposition in the worms considering the limited stability of sulfur compounds in formaldehyde. The crystalline inclusions in the muscular tissue of the freshwater nematode *Tobrilus gracilis,* analysed by Nuβ and Trimkowski (1984) and reported to contain sulfur, do not much resemble the dark globules found in the gut cells of *O. campylocercoides.* Moreover, their indicative value for a preference of sulfidic layers is arguable since similar crystalline structures have been found also in specimens of *Tobrilus gracilis* from clearly oxic horizons (Schmidt, unpublished).

The frequent statements in the literature that these globular structures serve as a sulfide detoxification mechanism need careful experimental reassessment in the light of recent studies (Powell, 1989; Somero *et al.*, 1989) who underlined that without an effective export mechanism the body would soon be flooded by globular deposits and then could not counteract the continuous and rapid penetration of H_2S.

The electron-lucent vesicles, characteristic for the epidermal cells of the white specimens of *O. campylocercoides,* contain sulfur, apparently in an amorphous, probably oily to viscous form. Accumulation of elemental sulfur in the form of oily aggregations is known from many sulfur bacteria (e.g. Hansen and van Gemerden, 1972; Oltman and Stouthamer, 1975; Pfennig, 1975). Their oily to viscous content has been found to consist of linear polysulfanes with their long –S-S– chains (Steudel, 1985, 1989). Oily sulfur compounds have been suggested also as deposits of sulfur bacteria living in symbiosis with animals (e.g. Cavanaugh, 1985; Vetter, 1985; Giere and Langheld, 1987; Fisher, 1990).

On the other hand, *O. campylocercoides* does not contain symbiotic bacteria. Hence, the oily sulfur compounds are to be derived from the animal's metabolism. Elemental sulfur in non-symbiotic thiobiotic meiofauna was also found by Powell *et al.* (1980) in thiobiotic turbellarians. They considered this as a widespread (detoxifying) mechanism in lower invertebrates living under sulfidic conditions. It might have parallels to the situation in sulfidic sea water, where the common spontaneous auto-oxidation of sulfide results in the formation of elemental sulfur (Almgren and Hagström, 1974). Related to thiobiotic animals this would allow the presence of elemental sulfur without necessarily a linkage to sulfur-oxidizing bacterial symbionts (Cavanaugh, 1985).

First experiments with *O. campylocercoides* support the above hypothesis : incubation in sulfidic conditions (100 μM H_2S concentration) resulted in formation of oily sulfur droplets in the epidermis of the worms as soon as the oxygen content in the experiment vessels was reduced to 10-30 % atmospheric saturation (Thiermann and Vismann, unpubl.). Further experimental investigations will be undertaken to clarify the origin and pathway of the sulfur inclusions in the body of *O. campylocercoides.* Are they end products of a sulfide oxidizing metabolism evolved by the nematodes? These little investigated processes would possibly help to understand their preferred occurrence of the non-symbiotic thiobios in the hostile sulfide biome of hydrothermal vents. These results will be reported separately.

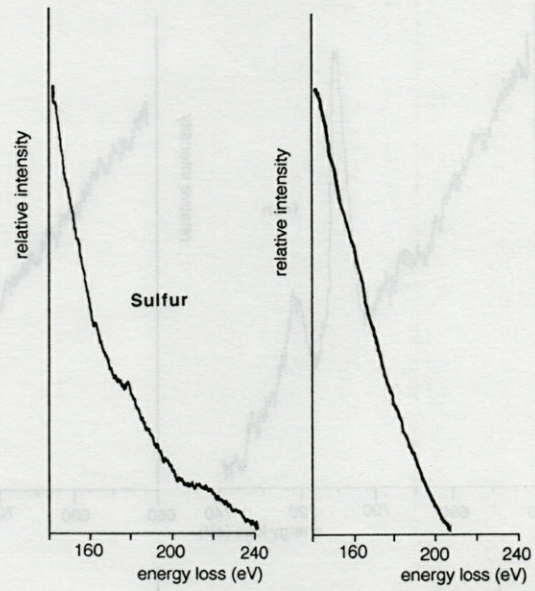


Fig. 12. – *Oncholaimus campylocercoides*, epidermis cells : EELS – spectra of electron-lucent inclusions, and, for comparison, of the adjacent cytoplasm.

The inconsistent distribution of *O. campylocercoides* differing from one venting site to the other nearby not only underlines the known patchy distribution of nematodes, but indicates the ecological heterogeneity even between singular gas outlets within one seep field. Further small-scale chemical and ecological studies are required to understand more thoroughly the complicated and fluctuating gradient pattern of abiotic and biotic factors in these shallow water hot vents.

ACKNOWLEDGEMENTS – This article is based on a doctoral study by F. Thiermann in the Faculty of Biology, University of Hamburg. We thank F. Stuhlmacher, Hamburg, for his help in collecting and processing the samples, Dr. P. Dando, Plymouth, for allowance to use some of his data, Dr. F. Riemann, Bremerhaven, for determination of nematodes, and Dr. Y. Leahy and J.A. Hughes, Iraklion, for the organisation of the field trip. This study was funded by the CEC under MAST contract 0044-C.

REFERENCES

ALMGREN T. and I. HAGSTRÖM, 1974. The oxidation rate of sulphide in sea water. *Water Res.*, **8** : 395-400.

AUSTEN M.C., R.M. WARWICK and K.P. RYAN, 1993. *Astomonema southwardorum* sp. nov., a gutless nematode dominant in a methane seep area in the North Sea. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **73** : 627-634.

BUCHANAN J.B., 1984. Sediment analyses. *In* Methods for the studies of marine benthos. Edited by N.A. Holme and A.D. McIntyre, IPH Handbook 16, Blackwell Scientific Publications, London, 41-65.

CAVANAUGH C.M., 1985. Symbiosis of chemoautotrophic bacteria and marine invertebrates from hydrothermal vents and reducing sediments. *Biol. Soc. Wash. Bull.*, **6** : 373-388.

DANDO P.R., M.C. AUSTEN, R.A. BURKE JR, M.A. KENDALL, M.C. KENNICUTT II, A.G. JUDD, D.C. MOORE, S.C.M. O'HARA, R. SCHMALJOHANN and A.J. SOUTHWARD, 1991. Ecology of a North Sea pockmark with an active methane seep. *Mar. Ecol. Prog. Ser,* **70** : 49-63.

DANDO P.R., T. FENCHEL, P. JENSEN, S.C.M. O'HARA, S.J. NIVEN and U. SCHUSTER, 1993. Ecology of gassy, organic-rich sediment in a shallow subtidal area on the Kattegat coast of Denmark. *Mar. Ecol. Prog. Ser.,* **100** : 265-271.

DE CONINCK L.A. and J.H. SCHUURMANS STEEKHOVEN, 1933. The freeliving marine nematodes of the Belgian coast II. *Mem. Mus. r. Hist. nat. Belg.*, **58** : 1-163.

DELAMARE DEBOUTTEVILLE C., S.A. GERLACH and R. SIEWING, 1954. Recherches sur la faune des eaux souterraines littorales du Golfe de Gascogne. Littoral des landes. *Vie Milieu*, **5** : 373-407.

DESBRUYÈRES D., A.-M. ALAYSE-DANET, S. OTHA and the Scientific Parties of BIOLAU and STARMER Cruises, 1994. Deep-sea hydrothermal communities in Southwestern Pacific back-arc basins (the North Fiji and Lau Basins) : Composition, microdistribution and food web. *Mar. Geol.*, **116** : 227-242.

DEUTSCH A., 1978. Gut ultrastructure and digestive physiology of two marine nematodes, *Chromadorina germanica* (Bütschli, 1874) and *Diplolaimella sp. Biol. Bull.*, **155**, 317-335.

DE ZIO S., 1966. Nematodi marini del litorale puglise. *Boll. Zool.*, **34** : 1-126.

DOMINICO E. and A. PAPASTAMATOKI, 1975. Characteristics of Greek geothermal waters. *In* Development and use of geothermal resources. Second U.N. Symposium, San Francisco, 109-121.

FILIPJEV I., 1918. Free-living marine nematodes of the Sevastopol area. *Trudy Osob. Zool. Lab. Sebastop. Biol. Sta.*, **4** : 1-350.

FISHER C.R., 1990. Chemoautotrophic and methanotrophic symbiosis in marine invertebrates. *Rev. Aquat. Sci.*, **2** : 399-436.

FYTIKAS M., 1989. Updating of the geological and geothermal research on Milos Island. *Geothermics*, **18** : 485-496.

GADEA E., 1960. Nematodos alguicolas de las costas mediterráneas de Espana. *Publ. Inst. Biol. Apl. Barc.*, **31** : 33-91.

GALHANO M.H., 1970. Contribucao para o conhecimento da fauna intersticial em Portugal. *Publ. Inst. Zool. "Dr. Auguste Nobre" Fac. Sienc. Porto*, **110** : 1-206.

GERLACH S.A., 1951. Freilebende Nematoden aus Varna an der bulgarischen Küste des Schwarzen Meeres. *Arch. Hydrobiol.*, **45** : 193-212.

GERLACH S.A., 1952. Nematoden aus dem Küstengrundwasser. *Abh. math.-naturw. Kl. Akad. Wiss. Mainz*, **6** : 315-372.

GERLACH S.A., 1953a. Nouveaux nématodes libres des eaux souterraines littorales francaises. *Vie Milieu*, **4** : 95-110.

GERLACH S.A., 1953b. Die Nematodenbesiedlung des Sandstrandes und des Küstengrundwassers an der italienischen Küste. I. Systematischer Teil. *Arch. Zool. Ital.*, **37** : 517-640.

GERLACH S.A., 1953c. Nématodes marins libres des eaux souterraines littorales de Tunisie et d'Algérie. *Vie Milieu,* **4** : 221-237.

GERLACH S.A., 1958. Die Nematodenfauna der sublitoralen Region in der Kieler Bucht. *Kiel. Meeresforsch.*, **14** : 64-90.

GERLACH S.A., 1964. Freilebende Nematoden aus dem Roten Meer. *Kiel. Meeresforsch. Sonderh.*, **20** : 18-34.

GIERE O., 1992. Benthic life in sulfidic zones of the sea-ecological and structural adaptations to a toxic environment. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, **85.2** : 77-93.

GIERE O. and C. LANGHELD, 1987. Structural organisation, transfer and biological fate of endosymbiotic bacteria in gutless oligochaetes. *Mar. Biol.*, **93** : 641-650.

GIERE O., A. ELEFTHERIOU and D.J. MURISON, 1988a. Abiotic factors. In Introduction to the study of meiofauna. Edited by R.P. Higgins and H. Thiel, Smithson. Instn. Press, Washington D.C., London, 61-78.

GIERE O., B. RHODE and N. DUBILIER, 1988b. Structural pecularities of the body wall of *Tubificoides benedii* (Oligochaeta) and possible relations to its life in sulphidic sediments. *Zoomorphology*, **108** : 29-39.

GIERE O., R. WINDOFFER and E.C. SOUTHWARD, 1995. The bacterial endosymbiosis of the gutless nematode, *Astomonema southwardorum* Austen *et al.* ultrastructural aspects. *J. mar. biol. Ass. U.K.* (in press).

GILBOA-GARBER N., 1971. Direct spectrophotometric determination of inorganic sulfide in biological materials and in other complex mixtures. *Anal. Biochem.*, **43** : 129-133.

HANSEN T. and H. VAN GEMERDEN, 1972. Sulfide utilisation by purple nonsulfur bacteria. *Arch. Mikrobiol.*, **86** : 49-56.

HOWARTH R.W., A. GIBLIN, J. GALE, B.J. PETERSON and G.W. LUTHER III, 1983. Reduced sulfur compounds in the pore waters of a New England salt marsh. *In* Environmental Biogeochemistry. Edited by E. Hallberg, Ecol. Bull. 35, Stockholm, 135-152.

HOWES B.L., J.W. DACEY and S.G. WAKEHAM, 1985. Effects of sampling technique on measurements of porewater constituents in salt marsh sediments. *Limnol. Oceanogr.*, **30** : 221-227.

JENNINGS J.B. and J.B. COLAM, 1970. Gut structure, digestive physiology and food storage in *Pontonema vulgaris* (Nematoda : Enoplida). *J. Zool. Lond.*, **161** : 211-221.

JENSEN P., 1986. Nematode fauna in the sulphide-rich brine seep and adjacent bottoms of the East Flower Garden, NW Gulf of Mexico. IV. Ecological aspects. *Mar. Biol*, **92** : 489-503.

JENSEN P., 1987a. Differences in microhabitat, abundance, biomass and body size between oxybiotic and thiobiotic free-living marine nematodes. *Oecologia*, **71** : 564-567.

JENSEN P., 1987b. Feeding ecology of free-living aquatic nematodes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **35** : 187-196.

JENSEN P., I. AAGAARD, R.A. BURKE Jr, P.R. DANDO, N.O. JØRGENSEN, A. KUIJPERS, T. LAIER, S.C.M. O'HARA and R. SCHMALJOHANN, 1992. "Bubbling reefs" in the Kattegat : submarine landscapes of carbonate-cemented rocks support a diverse ecosystem at methane seeps. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **83** : 103-112.

KAMENEV G.M., V.I. FADEEV, N.I. SELIN, V.G. TARASOV and V.V. MALAKHOV, 1993. Composition and distribution of macro – and meiobenthos around sublittoral hydrothermal vents in the Bay of Plenty, New Zealand. *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.*, **27** : 407-418.

LORENZEN S., M. PREIN and C. VALENTIN, 1987. Mass aggregations of the free-living marine nematode *Pontonema vulgare* (Oncholaimidae) in organically polluted fjords. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **37** : 27-34.

McDOWELL E.M. and B.F. TRUMP, 1976. Histologic fixatives suitable for diagnostic light and electron microscopy. *Arch. Path. Lab. Med.*, **100** : 505-514.

MEYL A.H., 1954. Beiträge zur Kenntnis der Nematodenfauna vulkanisch erhitzter Biotope. III. Mitteilung. Nematoden aus der Mischungszone strandnaher heisser Süsswasserquellen mit dem Meerwasser auf der Insel Ischia. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **42** : 421-448.

MONTAGNA P.A. and R.B. SPIES, 1985. Meiofauna and chlorophyll associated with *Beggiatoa* mats of a natural submarine petroleum seep. *Mar. Environ. Res.*, **16** : 231-242.

MONTAGNA P.A., J.E. BAUER, J. TOAL, D. HARDIN and R.B. SPIES, 1987. Temporal variability and the relationship between benthic meiofaunal and microbial populations of a natural coastal petroleum seep. *J. Mar. Res.*, **45** : 761-789.

MONTAGNA P.A., J.E. BAUER, D. HARDIN and R.B. SPIES, 1989. Vertical distribution of microbial and meiofaunal populations in sediments of a natural coastal hydrocarbon seep. *J. Mar. Res.*, **47** : 657-680.

NICHOLAS W.L., D.J. GOODCHILD and A. STEWARD, 1987. The mineral composition of intracellular inclusions in nematodes from thiobiotic mangrove mud-flats. *Nematologica*, **33** : 167-179.

NUβ B., 1984. Ultrastrukturelle und ökophysiologische Untersuchungen an kristalloiden Einschlüssen der Muskeln eines sulfidtoleranten limnischen Nematoden (*Tobrilus gracilis*).*Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, **20** : 3-15.

NUβ B. and V. TRIMKOWSKI, 1984. Physikalische Mikroanalysen an kristalloiden Einschlüssen bei *Tobrilus gracilis* (Nematoda, Enoplida). *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, **20** : 17-27.

OLTMANN L and A. STOUTHAMER, 1975. Reduction of tetrathionate, trithionate, and thiosulphate and oxidation of sulphide in *Proteus mirabilis*. *Arch. Mikrobiol.* **105** : 135-142.

OTT J.A., R. NOVAK, F. SCHIEMER, U. HENTSCHEL, M. NEBELSICK and M. POLZ, 1991. Tackling the sulfide gradient : a novel strategy involving marine nematodes and chemoautotrophic ectosymbionts. *P. S. Z. N. I. Mar. Ecol.*, **12** : 261-279.

PFANNKUCHE O. and H. THIEL, 1988. Sample processing. *In* Introduction to the study of meiofauna. Edited by R.P. Higgins and H. Thiel, Smithson. Instn. Press. Washington, D.C., London, 134-145.

PFENNIG N., 1975. The phototrophic bacteria and their role in the sulfur cycle. *Pl. Soil.*, **43** : 1-16.

POLZ M.F., H. FELBECK, R. NOVAK, M. NEBELSICK and J. A. OTT, 1992. Chemoautotrophic, sulfur-oxidizing symbiotic bacteria on marine nematodes : morphological and biochemical characterization. *Microb. Ecol.*, **24** : 313-329.

POWELL E.N., M. A. CRENSHAW and R. M. RIEGER, 1980. Adaptations to sulfide in a sulfide-system meiofauna. Endproducts of sulfide detoxification in three turbellarians and a gastrotrich. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **2** : 169-177.

POWELL E.N. and T.J. BRIGHT, 1981. A thiobios does exist – gnathostomulid domination of the canyon community at the East Flower Garden brine seep. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **66** : 675-683.

POWELL E.N., 1989. Oxygen, sulfide and diffusion : Why thiobiotic meiofauna must be sulfide-insensitive first-order respirers. *J. Mar. Res.*, **47** : 887-932.

SCHULZ E., 1951. Über *Stygarctus bradypus* n. g. n. sp., einen Tardigraden aus dem Küstengrundwasser, und seine phylogenetische Bedeutung. *Kiel. Meeresforsch.*, **8** : 86-97.

SHIRAYAMA Y. and S. OTHA, 1990. Meiofauna in a cold-seep community off Hatsushima Central Japan. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.*, **46** : 118-124.

SOMERO G.N., J.J. Childress and A.E. Anderson, 1989. Transport, metabolism, and detoxification of hydrogen sulfide in animals from sulfide-rich marine environments. *Rev. Aquat. Sci.*, **1** : 591-614.

STEUDEL R., 1985. Neue Entwicklungen in der Chemie des Schwefels und des Selens. *Nova Acta Leopoldina*, **59** : 231-246.

STEUDEL R., 1989. On the nature of the "elemental sulfur" (S^o) produced by sulfur oxidizing bacteria – a model for S^o globules. *In* Biology of Autotrophic

Bacteria. Edited by H.G. Schlegel and B. Bowien, Science Tech. Publ., Madison, USA, 289-303.

TEAL J.M. and W. WIESER, 1966. The distribution and ecology of nematodes in a Georgia salt marsh. *Limnol. Oceanogr.*, **11** : 217-222.

VETTER R.D., 1985. Elemental sulfur in the gills of three species of clams containing chemoautotrophic symbiotic bacteria : a possible inorganic energy storage compound. *Mar. Biol.*, **88** : 33-42.

WARWICK R.M., 1971. Nematode associations in the Exe estuary. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **51** : 439-454.

WIESER W. and J. KANWISHER, 1961. Ecological and physiological studies on marine nematodes from a small salt marsh near Woods Hole, Massachusetts. *Limnol. Oceanogr.*, **6** : 262-270.

Reçu le 2 décembre 1993 ; received December 2, 1993
Accepté le 24 juin 1994 ; accepted June 24 1994

ERRATUM

Vie Milieu, 44 (1) : 59-68 :
"Are size-spectra of mesozooplankton a good tag for charaterizing pelagic ecosystem ?"

The legend of Fig. 5 (page 64) has been modified as follow :

Result of the Factorial Correspondence Analysis. Stations from the different zones are designed as : ▽ : North Indian ; x : Islands ; ◊ : Central zone ; △ : Frontal ; + : Antarctic. Except for the Central zone stations, the sets of the four others zones have been limited by a line. Size classes in ESD (µm) arc plotted as S01 (for S1/2), S03,...,S08 (for S7/8), S10 (for S9/10), a, b, c, d are the range of frequencies (in per cent) of animals in the size class : S01a : ≤ 4 % ; S01b : 5-12 % ; S01c : 13-20 % ; S01d : 21-40 % ; S03a : ≤ 15 % ; S03b : 16-27 % ; S03c : 28-35 % ; S03d : 36-54 % ; S04a : ≤ 17 % ; S04b : 18-25 % ; S04c : 26-34 % ; S04d : 35-62 % ; S05a : ≤ 6 % ; S05b : 7-11 % ; S05c : 12-14 % ; S05d : 15-37 % ; S06a : ≤ 3 % ; S06b : 4-6 % ; S06c : 7-13 % ; S06d : 14-65 % ; S08a : ≤ 4 % ; S08b : 5-7 % ; S08c : 8-11 % ; S08d : 12-35 % ; S10a : ≤ 2 % ; S10b : 3-4 % ; S10c : 5-10 % ; S10d : 11-79 %.

Nb : Copepods numbers · m^{-2} ; *Bi* : Biomasses (dry weight · m^{-2}) ; *a, b, c, d* are indices of abundance : *Nba* : 0-30 × 10^3 ; *Bia* : ≤ 813 mg ; *Nbb* : 31-52 × 10^3 ; *Bib* : 814-1600 mg ; *Nbc* : 53-100 × 10^3 ; *Bic* : 1601-2600 mg ; *Nbd* : 101-800 × 10^3 ; *Bid* : 2601-19,000 mg.

VIE MILIEU, 1994, 44 (3/4) : 229-242

QUELQUES ASCIDIES RÉCOLTÉES PAR LE M.S. « MARION-DUFRESNE » (CAMPAGNE JASUS, RÉUNION ET BRÉSIL)

Some ascidians collected with the M.S. « Marion-Dufresne » (Jasus, Reunion and Brazil cruises)

C. MONNIOT

CNRS D 0699, Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France

SYSTÉMATIQUE
TUNICIERS
GRANDS FONDS
OCÉAN INDIEN
ATLANTIQUE SUD-OUEST

RÉSUMÉ – Au cours de différentes campagnes de biologie, le « Marion-Dufresne » a récolté quelques exemplaires d'Ascidies, la plupart en zone profonde, et quelques-unes sur des fonds sédimentaires autour de l'île de la Réunion. Trois espèces nouvelles pour la Science sont décrites (deux de l'île de la Réunion et une de la pente brésilienne). Les autres espèces n'avaient pas encore été récoltées dans les régions étudiées. L'identification de deux de ces espèces a nécessité leur redescription et la redéfinition de leur statut. A cette occasion un nom nouveau a été créé.

SYSTEMATICS
TUNICATA
DEEP-SEA
INDIAN OCEAN
SOUTH-WESTERN ATLANTIC

ABSTRACT – During several biological cruises abord the "Marion-Dufresne", some ascidians were collected, most of them in deep areas, and some on sedimentary bottoms around the Reunion Island. Three new species are described (two from the Reunion Island and one from the Brazilian slope). The other species are recorded for the first time in the concerned area. The identification of two of them has required redescriptions and to precise their status; at this occasion a new name was created.

Des campagnes d'exploration biologique ont été organisées par les Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF, Paris) à bord du M.S. « Marion-Dufresne », sur les pentes des îles de la Réunion (MD 32), Amsterdam et Saint-Paul (MD 50) dans l'océan Indien, et sur la pente brésilienne (MD 55). Le matériel a été trié par le Centre National de Tri d'Océanographie Biologique (CENTOB, Brest).

La campagne MD 32 « La Réunion », sous la responsabilité d'A. Guille s'est déroulée du 11 août au 10 septembre 1982. Des dragages et des chalutages ont été effectués selon des radiales depuis une centaine de mètres de profondeur jusqu'à 4000 m (Guille, 1983). La faune s'est révélée pauvre en Ascidies. Trois espèces dont 2 nouvelles ont été récoltées dans l'étroite bande de petits fonds qui ceinture l'île et 3 espèces bathyales ou abyssales sur la pente.

La campagne MD 50 « Jasus », sous la responsabilité de P. M. Arnaud, s'est déroulée du 3 juillet au 1er août 1986 autour des îles Amsterdam et Saint-Paul dans le sud de l'océan Indien. Les radiales effectuées autour des îles débutent vers 30 m et les dragages s'échelonnent jusque vers 3000 m (Arnaud, 1987). Quatre espèces d'Ascidies bathyales ou franchement abyssales ont été trouvées à des profondeurs relativement faibles, confirmant ainsi la tendance des Ascidies abyssales à pouvoir coloniser les seamounts ou la pente des îles océaniques.

La campagne MD 55 « Brésil », sous la responsabilité de A. Guille et de J. Maron Ramos, s'est déroulée du 6 mai au 11 juin 1987 au large des côtes brésiliennes (Guille & Ramos, 1988). Très peu d'Ascidies ont été récoltées sur la pente (2 espèces seulement vers 600 m de profondeur).

Nous avons étudié ces espèces non pas selon l'ordre systématique habituel, mais en fonction de leur provenance et de la profondeur des récoltes.

1. ESPÈCES DES FONDS SÉDIMENTAIRES SITUÉS AUTOUR DE L'ÎLE DE LA RÉUNION

Ecteinascidia sluiteri Herdman, 1906

Nous avons examiné 2 populations de cette espèce, l'une provenant de l'île de la Réunion et l'autre de la région d'Aden, conservée dans les collections du MNHN.

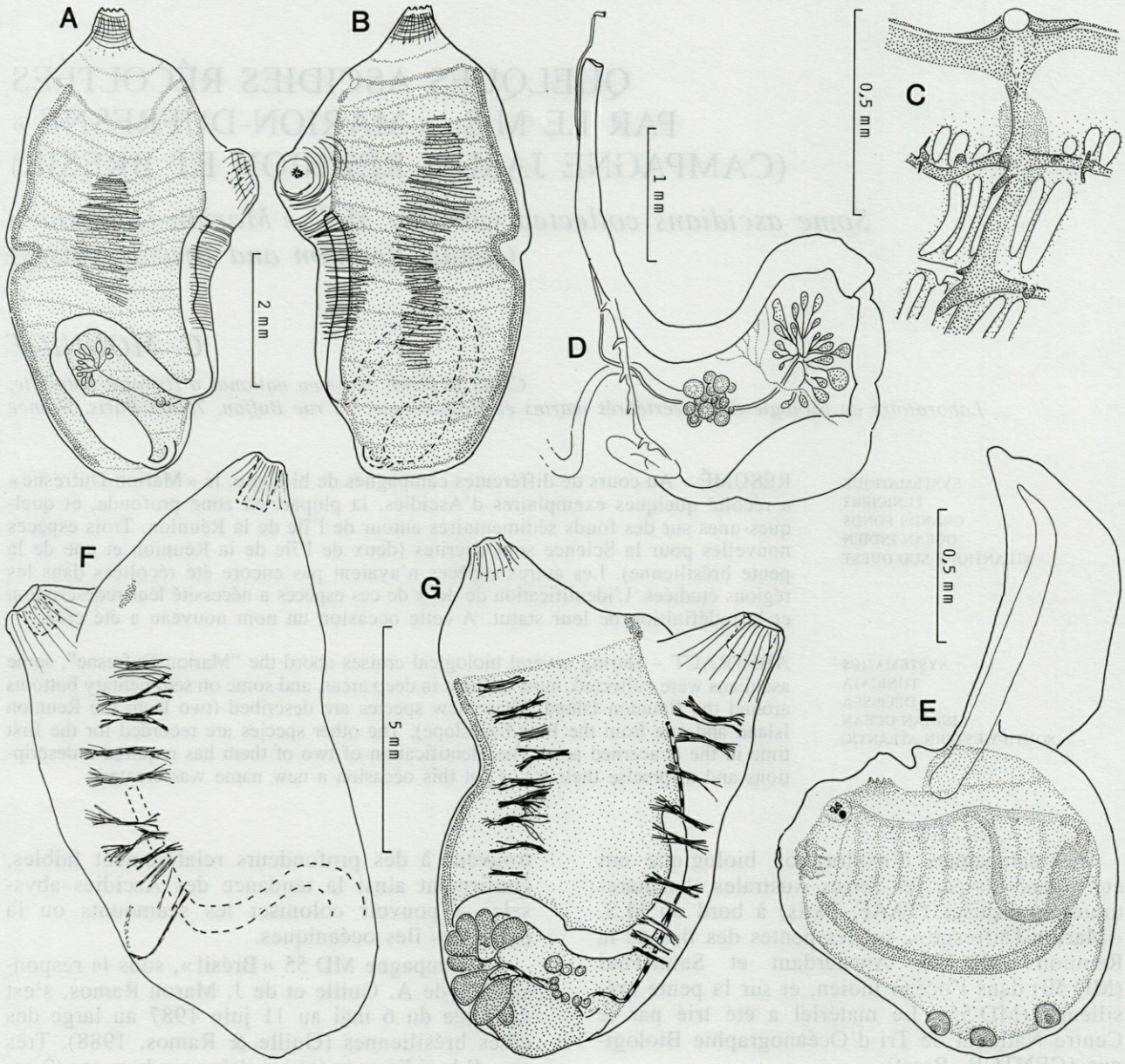


Fig. 1. – *Ecteinascidia sluiteri* A-E, exemplaires de la région d'Aden : A,B, faces gauche et droite d'un zoïde ; C, région neurale ; D, tube digestif et gonades ; E, larve. F,G, faces droite et gauche d'un exemplaire de La Réunion. Ecteinascidia sluiteri *A-E, specimens from Aden area : A,B, left and right sides of a zooid ; C, neural part ; D, digestive tract and gonads ; E, larva. F,G, right and left sides of a specimen from La Réunion.*

Exemplaires de la région d'Aden, vers 50 m de profondeur (Fig. 1 A-E)

L'espèce se présente sous la forme d'une ou de plusieurs colonies détachées de leur support. Les zoïdes de 1 cm environ sont issus d'un gros stolon ramifié mais dont les branches ne sont pas anastomosées. Les zoïdes et les bourgeons sont éloignés les uns des autres de 4 à 10 mm. La tunique est fine, incolore dans l'alcool, les stolons sont jaunâtres. Il y a quelques petits Bivalves et des Polychètes tubicoles fixés sur les stolons.

Les zoïdes sont transparents et incolores dans l'alcool, les siphons sont saillants et bordés de lobes pointus (6 ou 8). Sur les siphons la musculature est réduite à quelques fibres circulaires et à de fines fibres radiaires qui dépassent un peu les fibres circulaires. Sur le corps la musculature se dispose selon 3 champs bien délimités de fibres parallèles, l'un médio-dorsal et deux latéraux (Fig. 1 A, B). Le champ dorsal n'est pas interrompu sur le rectum contrairement à ce que décrit Herdman, 1906. Le champ latéral droit s'étend plus postérieurement que le gauche.

Une quarantaine de tentacules, disposés en au moins 4 ordres, sont implantés sur un cercle. Le bourrelet péricoronal est circulaire, sans indentation dorsale. Il est formé de 2 bandes très inégales, une bande mince antérieure et un large ruban plat postérieur (Fig. 1 C). Le tubercule vibratile est un simple trou. Il se prolonge dans l'épaisseur du manteau par une cavité en forme d'urne. Le ganglion nerveux est proche et se situe au niveau et en avant du 1er rang de stigmates. Le raphé est formé de languettes, correspondant aux sinus transverses, réunies par une membrane peu élevée (Fig. 1 C). Chez un individu, on rencontre une papille accessoire située en avant des languettes (Fig. 1 C). Au milieu de la branchie cette papille accessoire se situe entre les papilles principales, mais sans qu'une ébauche de sinus transverse l'accompagne.

La branchie comporte 15 à 19 (le plus souvent 18) rangées de stigmates. Il y a de chaque côté 20 à 25 sinus longitudinaux parfois interrompus avec 2 stigmates par maille. La croissance de la branchie s'effectue par la partie dorsale ; là les papilles proches du raphé sont en T et des stigmates apparaissent. Dans la partie moyenne de la branchie je n'ai pas observé de néoformation de stigmates. Chez certains exemplaires on observe la formation d'une rangée de stigmates dans la partie postérieure.

Le tube digestif forme une double boucle prononcée. L'estomac en olive est situé un peu en oblique par rapport à la branchie. Il n'est pas ornementé. L'intestin possède des constrictions parfois nettement visibles, le plus souvent masquées par le cordon alimentaire. Pour un exemplaire à 18 rangs de stigmates (Fig. 1 A) le sommet de la boucle se situe à la limite 11-12e rang de stigmates et la concavité vers le 14e rang. L'anus à bord entier, s'ouvre vers le 6e rang.

Les gonades ne sont pas bien développées (Fig. 1 D). Le testicule est formé d'une grappe de nombreux acini paraissant vides situés au fond de la boucle intestinale. L'ovaire, le plus souvent très petit, se situe loin du testicule au niveau de l'estomac. Le spermiducte se termine par une papille située à 1,5 rang de stigmates en avant de l'anus. L'oviducte se dirige vers la face droite du corps. Les larves sont incubées dans la cavité cloacale. Les larves sont grandes (Fig. 1 E). Elles possèdent déjà au moins 10 rangs de stigmates. Les papilles adhésives sont peu développées.

Exemplaires de la Réunion (Fig. 1 F-G)

La Réunion, campagne MD 32 st. CP 127, 20°52, 0'S-55°37, 1'E, 92 m (au large de Sainte-Suzanne).

Une colonie formée d'une dizaine de zoïdes était fixée sur un galet. Les individus dressés sont nus ou portent quelques grains de sable. Dans le formol ils sont transparents et incolores. Les plus grands zoïdes mesurent 1 cm.

La musculature présente les caractéristiques de l'espèce avec quelques rares muscles aux siphons (ceux-ci sont invaginés par la contraction (Fig. 1 F-G)). Il existe 3 champs de muscles courts et puissants anastomosés formant un petit nombre de rubans (Fig. 1 F-G). Les 2 champs latéraux sont symétriques et s'interrompent au niveau du sommet de la boucle intestinale. Le champ dorsal est postérieur au siphon cloacal et nettement décalé vers la gauche (il est invisible de la face droite).

On compte une cinquantaine de tentacules disposés en 3 ou 4 ordres sur des cercles concentriques. Ils sont longs et fins. Le tubercule vibratile s'ouvre par un simple trou un peu en avant du ganglion nerveux. Le raphé est formé de languettes alignées sur un vaisseau sous-raphéen étroit. Les perforations branchiales sont ininterrompues sous le raphé.

La branchie comprend 13 ou 14 rangs de stigmates. Les sinus longitudinaux sont nombreux et souvent interrompus. Il y a en moyenne 2 stigmates par maille.

Le tube digestif forme une boucle marquée (Fig. 1 G). La forme exacte de l'estomac n'a pu être déterminée, mais il semble plus allongé que globuleux. Le rectum se termine par un anus à 2 lobes.

La gonade mâle est formée d'un bouquet de lobules occupant le fond de la boucle intestinale et débordant sur la face externe de l'estomac et de l'intestin (Fig. 1 G). L'ovaire est peu développé. Il est également situé au niveau de l'estomac. Le spermiducte dépasse largement le niveau de l'anus.

Remarques. – Dans une publication précédente (Monniot C, 1992) j'ai décrit deux espèces possédant les 3 bandes musculaires parallèles caractéristiques de *E. sluiteri*. J'ai utilisé le nom de *E. sluiteri* pour des populations de Nouvelle-Calédonie et des îles Chesterfield qui possèdent une courbure intestinale bien marquée. Pour des populations des îles Chesterfield et du Queensland (Kott, 1985) dont la boucle intestinale secondaire est très peu marquée, j'ai créé l'espèce *E. vitta*.

Les 2 nouvelles populations d'*Ecteinascidia* à 3 bandes musculaires de la Réunion et d'Aden et toutes celles qui ont été décrites précédemment (Tokioka, 1950, Millar, 1975 et Nishikawa, 1884) présentent des similitudes anatomiques mais possèdent des différences notables portant sur le nombre de rangs de stigmates et le nombre de muscles.

En commun nous trouvons : une musculature siphonale réduite, sans contact avec les bandes musculaires latérales et dorsale ; une quarantaine de tentacules disposés sur un seul cercle ; un bourrelet péricoronal sans indentation, formé de

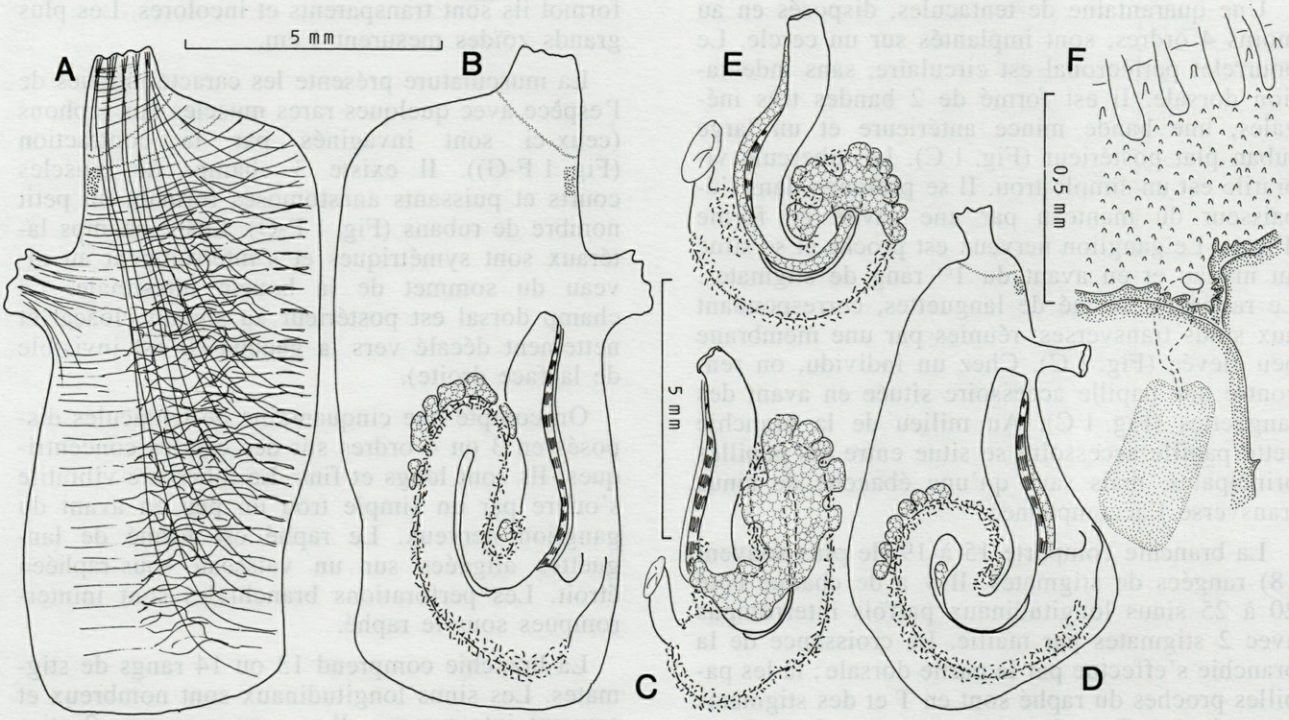


Fig. 2. – *Ascidia urnalia* n. sp., A,B, faces droite et gauche du spécimen type; C, face interne de son tube digestif; D,E, tube digestif et gonades du second spécimen; F, région neurale.
Ascidia urnalia *n. sp., A,B, right and left sides of the type specimen; C, internal side of the gut; D,E, gut and gonads of the second specimen; F, neural part.*

2 bandes très inégales; la forme du complexe neural; un raphé formé de languettes réunies à la base par une membrane basse (assez variable avec des papilles intermédiaires irrégulières aux îles Chesterfield et inconstantes à Aden); une branchie de même type; un tube digestif avec un estomac allongé, peu ou pas ornementé (si ce n'est en cas de contraction dans les liquides fixateurs); un intestin avec une boucle secondaire marquée; un testicule en éventail situé au fond de la boucle intestinale; un ovaire situé au niveau de l'estomac loin du testicule; et un spermiducte dépassant l'anus de 1 à 2 rangs de stigmates.

Les différences portent sur le nombre de rangs de stigmates (13-14 aux îles Chesterfield et à la Réunion, 15-19 à Aden); l'importance du rebroussement de l'intestin (1 à 2 rangs de stigmates entre la partie supérieure de la boucle et le point le plus postérieur aux îles Chesterfield, non déterminé avec certitude à la Réunion mais de l'ordre de 1 à 1,5 et de 2 à 3 à Aden); et surtout le nombre et la disposition des fibres formant les champs musculaires latéraux (nettement groupées en bandes aux îles Chesterfield, ne formant qu'une dizaine de rubans à la Réunion, et presque en fibres séparées à Aden).

Toutes ces différences sont d'ordre quantitatif, contrairement aux ressemblances qui elles sont qualitatives. Les différences entre la description originale (peu précise et présentant des différences entre le texte et les figures et les figures entre-elles), les descriptions de Tokioka, 1950 des îles Palao, de Millar, 1975 de Singapour et de Nishikawa, 1984 des îles Ponape et Majuro paraissent former un continuum ne permettant pas de séparer des espèces. *E. sluiteri senu lato* semble une espèce à large répartition présentant des variations importantes. Pour l'instant le peu de colonies connues ne permet pas de faire la part des variations individuelles (qui semblent importantes à Aden), des variations écologiques et éventuellement géographiques.

E. vitta d'Australie et des îles Chesterfield ne présente qu'un léger infléchissement de l'intestin qui n'est jamais parallèle aux sinus transverses, il correspond à une espèce bien différente.

Ascidia urnalia n. sp. (Fig. 2)

La Réunion campagne MD 32 st. CP 43, 21°20, 7'S-55°26, 9'E, 73-77 m (sables basaltiques devant Saint Pierre).

Les 2 exemplaires qui mesurent 1,5 × 1 × 0,5 cm vivaient couchés fixés sur un substrat inconnu. La tunique assez molle est parfaitement transparente. Elle porte un peu de sable en surface sur la face droite et elle contient quelques inclu-

sions minérales sur la face gauche. Elle est lisse et parcourue par réseau dense mais peu visible de lacunes sanguines. Le siphon buccal est terminal, le cloacal proche ; tous deux sont un peu déplacés vers la droite. Sur l'animal contracté ils ne sont pas saillants.

Les siphons présentent une dizaine de lobes peu saillants, légèrement dentelés. A chaque lobe correspond un fort faisceau musculaire. Le manteau est très fin et transparent. A gauche la musculature est réduite à quelques fibres radiaires dans la partie tout à fait antérieure. A droite elle est puissante et disposée selon un plan précis (Fig. 2A). Les muscles longitudinaux du siphon buccal s'étendent en diagonale et se terminent perpendiculairement à l'endostyle. Ils sont peu ramifiés. Les muscles transverses forment 3 bandes longitudinales nettes. La plus ventrale est composée de fibres regroupées en faisceaux perpendiculaires à l'endostyle ; dans la bande médiane toutes ces fibres s'anastomosent pour former un réseau complexe ; dorsalement les fibres isolées se disposent perpendiculairement à l'axe dorsal.

Les tentacules sont nombreux (40 grands d'au moins 3 ordres avec des petits de taille variable intercalés). Ils sont longs, falciformes et encombrent tout le siphon buccal. Le bourrelet péricoronal est formé de 2 lames élevées, parallèles et égales. Il ne forme qu'une petite indentation dorsale. A ce niveau la lame antérieure présente quelques digitations (Fig. 2 F). Le bourrelet péricoronal est assez éloigné du cercle de tentacules et cet espace est couvert de petites papilles. Le tubercule vibratile n'est pas saillant il forme un simple trou qui donne accès à une vaste cavité en forme d'urne creusée dans l'épaisseur du manteau (Fig. 2 F). Une telle structure est fréquente chez des Ascidies coloniales ou de petite taille, mais exceptionnelle chez des espèces de cette taille d'où le nom de l'espèce (*urnalia* = qui porte une urne). Le ganglion nerveux est situé très près du tubercule vibratile. Le raphé est double au-dessus du ganglion nerveux, il est assez élevé, sa marge porte de petites papilles correspondant aux sinus transverses gauches. Quelques papilles intermédiaires, sans relations avec les sinus transverses, sont présentes. Le raphé contourne l'entrée de l'oesophage puis perd progressivement de la hauteur. A ce niveau, les sinus transverses forment une lame basse.

La branchie n'est pas gaufrée. On compte environ 35 sinus longitudinaux à droite et 30 à gauche. Les papilles sont trapues avec des petites crêtes latérales. Les sinus parastigmatiques n'apparaissent qu'en cas de division d'un rang de stigmates. Les mailles sont allongées longitudinalement et contiennent 2 à 3 grands stigmates.

Le tube digestif (Fig. 2 B-E) forme une double boucle fermée. Le rectum est toujours long et dépasse largement le sommet de la boucle intestinale. L'anus a 2 lobes à marge ondulée.

La gonade femelle couvre une bonne partie de la face interne de la boucle intestinale. Ses lobes sont visibles sur la face externe du corps (Fig. 2 B, D). La gonade mâle constituée de très gros acini forme une couche sur les faces latérales de l'intestin et s'intercale entre l'intestin et l'ovaire. Les canaux génitaux étaient peu remplis. L'un des exemplaires contenait une grande quantité de larves urodèles dans sa cavité cloacale droite.

Les vésicules d'accumulation sont grandes mais leur contour est peu net. Elles se répartissent entre les acini testiculaires ; certaines, isolées, se rencontrent sur le manteau loin de la boucle intestinale.

Remarques. – Cette espèce se rapproche des exemplaires décrits sous le nom de *A. depressiuscula* (non Heller, 1878), par Herdman, 1906, de Ceylan, et de *A. willeyi* Oka, 1915, du sud de l'Inde. Dans les deux cas il s'agit d'exemplaires pouvant vivre sur des fonds de graviers jusqu'à une centaine de mètres de profondeur. Ces exemplaires possèdent un tube digestif de forme analogue mais avec un anus situé au niveau du sommet de la boucle ou le dépassant de très peu. Herdman décrit et figure une dilatation nette de l'intestin postérieur. Cette particularité est moins nette chez *A. willeyi*. Le tubercule vibratile présente une ouverture en fer à cheval comme la plupart des *Ascidia*. Il est possible que *A. willeyi* et *A. depressiuscula* non Heller, Herdman, 1906 appartiennent à la même espèce qui dans ce cas doit porter le nom d'*A. willeyi*.

A. urnalia n. sp. est caractérisée par la structure particulièrement simple de son tubercule vibratile, la forme de son tube digestif et son caractère incubateur.

Molgula bourbonis n. sp. (Fig. 3)

La Réunion Campagne MD 32 st. DC 86, 20°59, 3'S-55°15, 1'E, 75-90 m (au large de Saint-Paul), 1 exemplaire adulte et nombreux jeunes.

L'espèce vit libre sur le fond, le plus grand spécimen mesure 5,5 × 4,5 × 4 mm. La tunique n'agglomère le sédiment que sur la face dorsale au voisinage des siphons. Le reste du corps porte quelques rhizoïdes sans sédiment. La tunique est tellement fine et transparente que l'on peut distinguer les sigmates par transparence. Les siphons ne sont pas ornementés.

La musculature (Fig. 3 A-B) est formée surtout de fibres radiaires qui forment des rubans courts mais puissants autour des siphons. La musculature circulaire est réduite aux siphons. Elle ne s'étend

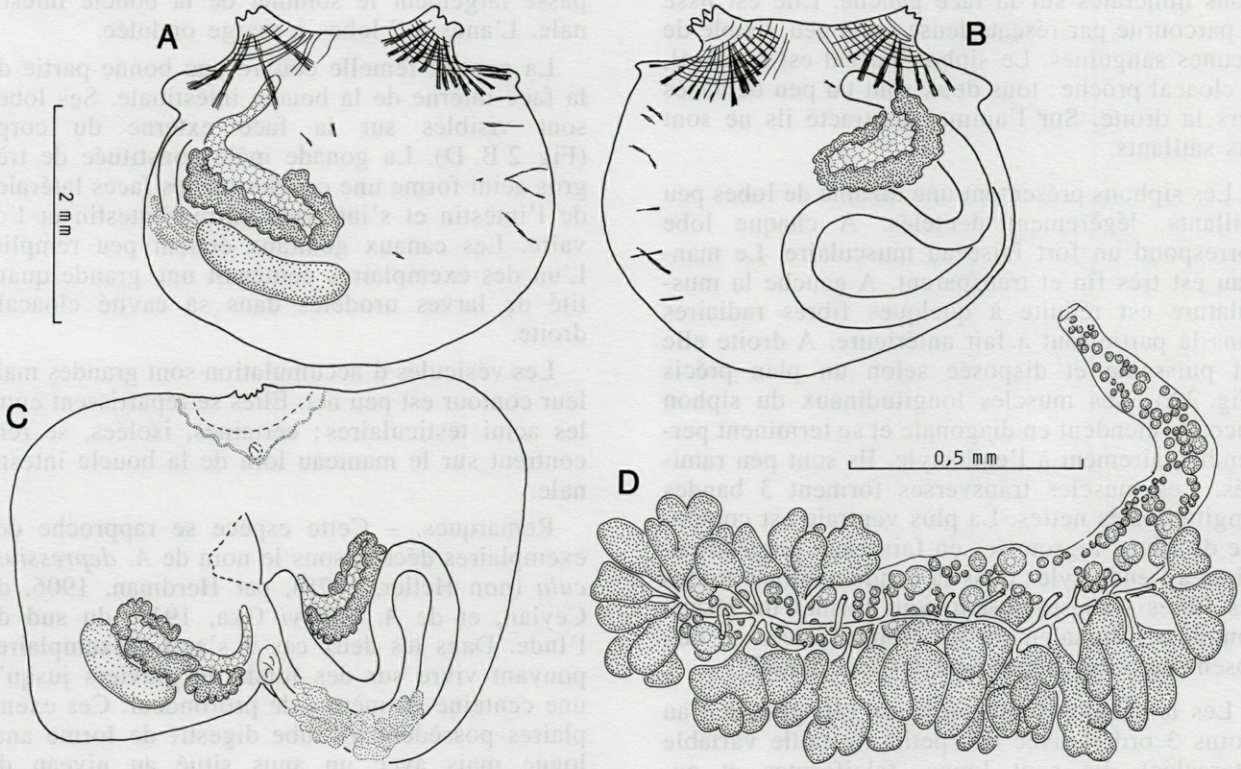


Fig. 3. – *Molgula bourbonis* n. sp., A,B, faces droite et gauche ; C, face interne branchie enlevée ; D, gonade droite. Molgula bourbonis *n. sp., A,B, right and left sides ; C, internal side, branchial sac removed ; d, right gonad.*

pas à l'espace intersiphonal. On trouve en outre quelques bandes latérales surtout antérieures. Le manteau forme autour des siphons un petit bourrelet qui correspond à la surface de la tunique rendue rigide par le sable.

Les tentacules, une douzaine de 3 ordres, sont grands et implantés sur un bourrelet contenant un muscle épais. Ils portent des ramifications de premier ordre digitiformes avec de petits boutons représentant le second ordre. Le bourrelet péricoronal est formé de 2 lames égales. Il est situé près de la branchie et du cercle de tentacules. Il forme un U peu profond dorsal et des ondulations au niveau des plis. Le tubercule vibratile est en forme de lame saillante, l'ouverture longitudinale est située à la crête de la lame. Le complexe neural est globuleux situé très près du tubercule vibratile. Le raphé est lisse.

La branchie est formée de 7 plis de chaque côté sans sinus entre les plis. On compte :

D.E. **5 8 8 7 7-8 7** ? R. **5 7 7 7 5 5 5** E.G.

Les plis sont élevés et se recouvrent presque les uns les autres. Postérieurement les sinus d'un pli se rassemblent en une lame saillante qui s'interrompt brusquement à l'entrée de l'oesophage. Les infundibula saillants ne pénètrent pas jusqu'au fond des plis. Il y a 6 rangées transversales d'infundibula sous les plis nº 1. Les rangées antérieures et postérieures se dédoublent dès les plis nº 2 ou 3, d'autres rangées peuvent se dédoubler sous les plis les plus ventraux. Les infundibula sont tous bispiralés avec apparition de nouveaux stigmates au sommet.

Le tube digestif forme une boucle fermée à courbure secondaire prononcée (Fig. 3 B, C). L'estomac est recouvert par une glande hépatique boursoufflée formant des sillons assez réguliers. L'anus est simple.

Les gonades sont formées d'un ovaire allongé courbé, se prolongeant jusqu'à l'ouverture de l'oviducte. Les testicules sont disposés autour des parties postérieure et ventrale des ovaires (Fig. 3 D). Les canaux se réunissent sur l'ovaire pour former un spermiducte commun s'ouvrant par plusieurs papilles saillantes. Le rein allongé, situé au contact de la gonade droite, est un peu éloigné de l'estomac.

Remarques. – Les Molgulidae des mers tropicales sont très mal connues. Elles sont souvent de petite taille et n'on souvent été récoltées que par hasard. Il en existe probablement un beaucoup plus grand nombre d'espèces. La structure des gonades de *M. bourbonis* est très caractéristique. Dans l'Indo-Pacifique 3 espèces peuvent présenter plusieurs papilles mâles indépendantes. *M. celebiensis* Millar, 1975 dont l'un des 2 exemplaires possède 3 papilles, est caractérisé par une muscu-

lature constituée surtout de deux bandes de muscles dorsaux. Les deux autres espèces *M. brieni* Monniot & Monniot, 1976 du Mozambique et certains exemplaires regroupés par Kott, 1985 sous le nom de *M. calvata* Sluiter, 1904 sont caractérisés par une branchie possèdant seulement 2 sinus longitudinaux par pli.

2. LES ESPÈCES BATHYALES ET ABYSSALES DE LA PENTE DE L'ÎLE DE LA RÉUNION

Situla sp.

La Réunion campagne MD 32 st. CP 146, 20°32, 7'S-55°40, 9'E, 2 830-2 850 m sur graviers de basalte : 2 tuniques vides, 1 spécimen complet en mauvais état.

La plus grande des tuniques vides mesure 10 cm, celle de l'exemplaire complet 5 cm. Extrait de la tunique, le corps mesure 3 cm. La tunique est nue, fine et transparente. L'animal parait très légèrement pédonculé. La surface de fixation ne présente pas de rhizoïdes, les exemplaires étant vraisemblablement fixés directement sur les plus gros graviers.

Les deux lèvres du siphon buccal sont bien développées, la commissure est peu marquée. Le pédoncule court ne contient pas de muscles. La musculature est formée de fibres circulaires qui font le tour de l'ouverture buccale ; elles sont régulièrement espacées sauf au niveau des commissures où elles sont plus rapprochées mais sans se rejoindre tout à fait. A ce niveau on trouve quelques muscles transverses forts mais courts. La musculature de la lèvre antérieure est en mauvais état ce qui ne permet ni de la dessiner, ni de la décrire avec certitude. Elle semble dissymétrique, la partie gauche étant plus développée que la partie droite. A droite les muscles s'étalent largement sur la surface située postérieurement à la masse viscérale ; ils se rapprochent au niveau de l'entrée de l'oesophage puis s'étalent sur la face interne de la lèvre dorsale. A gauche la musculature parait moins développée mais était en mauvais état. La corbeille postérieure est très grande.

Les tentacules sont irréguliers et ne portent pas de boutons latéraux. Ils se disposent sur une ligne qui remonte très haut dans la lèvre supérieure et passe par la crête de la corbeille postérieure. Latéralement la ligne parait un peu incurvée mais ne présente pas de point de rebroussement. L'espace situé entre le cercle de tentacules et le bourrelet péricoronal dans la lèvre supérieure est parcouru de petites crêtes irrégulières. Le bourrelet péricoronal est peu visible. Il s'incurve dans la partie dorsale où il est très proche de la branchie, puis s'en écarte latéralement et passe postérieurement au fond de la corbeille. La glande neurale, le raphé et l'endostyle n'ont pu être correctement observés.

La branchie n'est développée que dans la partie antérieure. A ce niveau elle parait former un cône dirigé vers le siphon cloacal. La cavité cloacale émet de chaque côté de la masse viscérale un diverticule en doigt de gant. La branchie est perforée à ce niveau. Les perforations branchiales sont grandes et irrégulières.

La masse viscérale se dispose à plat sur un disque. L'estomac gonflé est situé à droite et les gonades forment une masse bien définie située dans la boucle intestinale, qui déborde un peu sur la face postérieure.

Par sa forme externe cette espèce se rapproche de *Situla cuculli* Monniot & Monniot, 1991 mais s'en distingue par la musculature qui chez cette espèce se prolonge dans le pédoncule. Elle ne correspond à aucune espèce connue mais ne peut être décrite. C'est la seconde fois qu'une espèce de ce genre est trouvée dans l'Océan Indien. L'autre, *S. macdonaldi* Monniot & Monniot, 1977, caractérisée par des tentacules disposés sur une large bande, est connue de la pente des îles Heard et Macdonald.

Bathystyeloides enderbyanus (Michaelsen, 1904)

La Réunion campagne MD 32 st. DC 18, 21°19'S-55°15, 6'E, 3 150-3 225 m : 3 spécimens.

Cette espèce est déjà signalée de l'océan Indien de la pente de l'île de Mayotte, du bassin de Crozet et du bassin indien central.

Styela longiducta Monniot et Monniot, 1985

La Réunion campagne MD 32 st. DC 58, 21°03, 3'S-55°09, 7'E, 450 m : 2 spécimens.

Cette espèce n'était connue que de la pente de l'île de Mayotte à une profondeur équivalente (300 à 550 m).

3. LES ESPÈCES BATHYALES ET ABYSSALES DE LA RÉGION DES ÎLES SAINT-PAUL ET AMSTERDAM

Adagnesia charcoti Monniot et Monniot, 1973 (Fig. 4)

Nord de l'île Amsterdam campagne MD 50, st. 5, DC 34, 37°40, 3'S-77°30, 5'E, 2 200 m : 1 spécimen.

Un seul spécimen immature a été récolté, dont le tube digestif et la branchie sont en mauvais état. La disposition de la musculature (Fig. 4) présente les caractéristiques principales de celle d'*Adagne-*

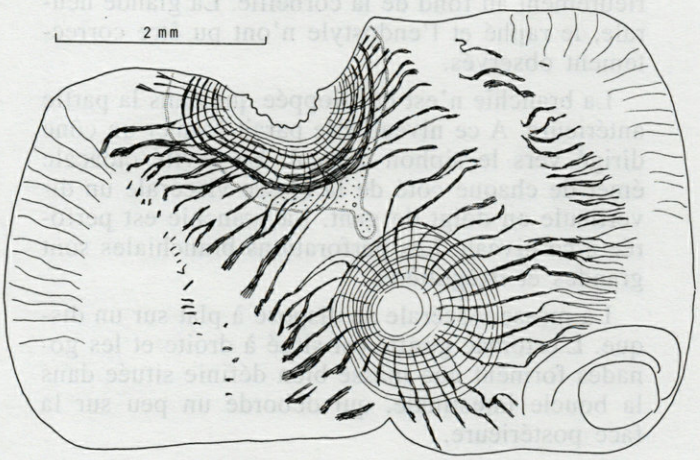


Fig. 4. – *Adagnesia charcoti* face interne.
Adagnesia charcoti, *internal side*.

sia charcoti : présence de muscles épais et nettement délimités sur la face dorsale du corps et absence de musculature autour du ganglion nerveux. Ici, surtout à gauche, il y a une interruption latérale des muscles qui peut correspondre à une variation individuelle. Un phénomène de même nature a été observé chez *Adagnesia fissa* ? dans le bassin indien central (Monniot C. & F. Monniot, 1985b p : 285).

Les autres caractéristiques de l'espèce : tentacules longs et fins, présence de papilles autour du tubercule vibratile, présence d'une grande indentation dorsale du bourrelet péricoronal, la présence d'une seule rangée de stigmates spiralés entre 2 sinus transverses, se retrouvent ici. *A. charcoti* est connue de la pente de Ceylan et du bassin indien central.

Dicarpa pacifica Millar, 1964 (Fig. 5)

Pente des îles Saint-Paul et Amsterdam campagne MD 50, st. 5, DC 34, 37°40, 3'S-77°30, 5'E, 2 200 m, 2 spécimens ; st. 20, DC91, 37°47, 7'S-77°27, 1'E, 975 m, 2 spécimens ; st. 36, DC 167, 38°24, 4'S-77°28, 6'E, 1 430 m, 4 spécimens.

Le plus grand exemplaire mesure 4 × 3,5 × 3 mm. Les siphons peu saillants sont écartés de 2 mm et entourés d'une zone de tunique blanchâtre nue et papilleuse. Le reste du corps est entièrement couvert de sédiment. Une couronne d'une douzaine de groupes de 2 à 3 rhizoïdes marque l'équateur.

Le manteau est un peu opaque avec une musculature formée de fins rubans radiaires et d'un feutrage de fibres très fines. Les tentacules, 20 à 30, disposés en 3 ou 4 ordres sont implantés sur une crête élevée un peu ondulée. Le bourrelet péricoronal ne forme pas d'ondulation ; l'indentation dorsale est peu marquée. Il est formé de 2 crêtes nettes, l'antérieure étant un peu plus développée. Le tubercule vibratile est un simple trou. Le raphé est élevé dès la partie antérieure. Il est implanté au bord gauche d'une lame imperforée dont la marge droite se prolonge par une crête que l'on peut confondre avec un sinus longitudinal.

La branchie ne possède que 4 sinus de chaque côté. Entre les sinus les stigmates se disposent ainsi :

D.E. 15 + S 13 S 12 S 13 S 10 R. 5 S 12 S 10 S 13 S 10 + E.G.

On ne compte que 5 rangs de stigmates très allongés, surtout dans la partie médiane, dans la partie postérieure gauche on trouve quelques stigmates transverses postérieurs. Les stigmates sont recoupés par des sinus parastigmatiques formant des crêtes élevées.

Le tube digestif (Fig. 5 A-B) est irrégulier, long et contourné, l'estomac est globuleux avec environ 8 côtes saillantes nettes. Nous n'avons pas vu de caecum. L'intestin a un diamètre variable, les dilatations ne sont pas obligatoirement liées à des pelotes alimentaires. L'anus est entouré de lobes digitiformes.

Il y a une gonade de chaque côté de forme et de taille variable (Fig. 5). En général les acini sont disposés sous la face postérieure de l'ovaire. Les canaux génitaux sont courts. L'oviducte est soudé au manteau, le spermiducte suit l'oviducte puis forme une papille indépendante. Il y a un endocarpe de part et d'autre de la gonade. Gonade et endocarpes à gauche manquent chez un spécimen. Le velum cloacal est entouré d'une rangée de fins tentacules cloacaux.

Remarques. – L'espèce a été décrite par Millar, 1964 de l'océan Pacifique au large des côtes du Costa Rica. Des compléments de description se trouvent dans Millar, 1969 et 1970 pour des exemplaires du même prélèvement que le type. Un autre spécimen a été trouvé plus au sud 6°08'S-82°41'W au large du Pérou. Les descriptions de Millar font état d'une certaine variabilité des gonades. Les dessins, assez schématiques montrent des polycarpes réguliers avec 6 ou 12 acini disposés tout autour de l'ovaire et un oviducte court. Le spermiducte parait plus court que l'oviducte et indépendant (1964 et 1970). Le tube digestif parait assez court avec un petit caecum pylorique (1964).

Le réexamen de 2 spécimens de la station type, ouverts par Millar, montre que dans la gonade, les acini sont disposés sur le côté de l'ovaire et que l'oviducte est court et non soudé au manteau. Les spermiductes n'ont pu être identifiés. Les exemplaires de l'océan Indien correspondent bien au type de *Dicarpa pacifica*.

Monniot F., 1971 a décrit sous le nom de *D. pacifica* des exemplaires provenant de la région

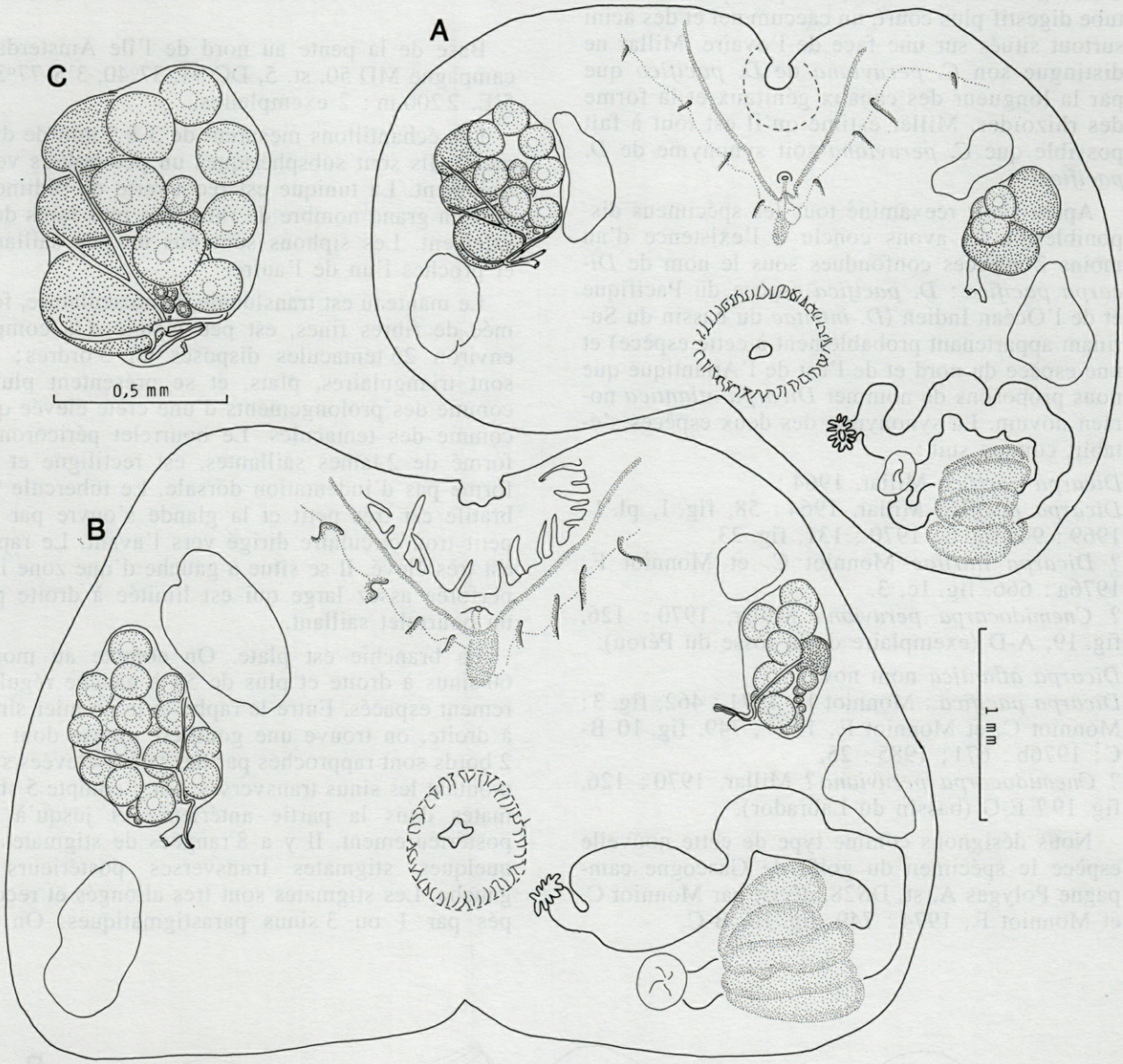


Fig. 5. – *Dicarpa pacifica*, A-B, faces internes de 2 spécimens ; C, gonade.
Dicarpa pacifica, *A-B, internal side of two specimens ; C, gonad.*

de Dakar (10°30'N-17°51'W) possédant des acini testiculaires plutôt alignés sur le côté de l'ovaire et un oviducte allongé. Monniot C. et Monniot F, 1974 décrivent sous ce nom des exemplaires de l'est de l'Atlantique (Golfe de Gascogne et Namibie). Ces spécimens possèdent un sillon péricoronal formant un **V** prononcé (plus dans le golfe de Gascogne que dans le bassin de l'Angola), une gonade dont les acini sont groupés à la partie aveugle et sur la face postérieure de l'ovaire, des grandes papilles génitales soudées au manteau et un tube digestif très court avec un grand caecum. D'autres exemplaires ont été trouvés au large de l'Angola (10°S) et sur la plaine de Madère.

En 1976, Monniot C. et Monniot F. décrivent de l'ouest de l'Atlantique (bassin du Surinam) *D. intritae* caractérisé par des gonades subsphériques avec un oviducte court, un tube digestif long et contourné, un caecum petit ou absent et un anus avec de grands lobes.

En 1970, Millar décrit de la fosse du Pérou, sur un exemplaire, *Cnemidocarpa peruviana* (7°32'S-81°26'W, 5 760 m). Cette espèce possède 4 sinus dans la branchie, un tube digestif long, un petit caecum, une gonade de chaque côté avec des lobes mâles postérieurs (Fig. 19 D) ou dispersés (Fig. 19 C), « few endocarps » et un oviducte long. L'autre spécimen rapporté à cette espèce par Millar, 1970, provenant de l'Atlantique Nord-

Ouest (57°50'N-56°52'W) est plus petit avec un tube digestif plus court, un caecum net et des acini surtout situés sur une face de l'ovaire. Millar ne distingue son *C. peruviana* de *D. pacifica* que par la longueur des canaux génitaux et la forme des rhizoïdes. Millar estime qu'il est tout à fait possible que *C. peruviana* soit synonyme de *D. pacifica.*

Après avoir réexaminé tous les spécimens disponibles, nous avons conclu à l'existence d'au moins 2 espèces confondues sous le nom de *Dicarpa pacifica* : *D. pacifica* espèce du Pacifique et de l'Océan Indien (*D. intritae* du bassin du Surinam appartenant probablement à cette espèce) et une espèce du nord et de l'est de l'Atlantique que nous proposons de nommer *Dicarpa atlantica* nomen novum. La synonymie des deux espèces s'établit comme suit :

Dicarpa pacifica Millar, 1964 :
Dicarpa pacifica Millar, 1964 : 58, fig. 1, pl. 1; 1969 : 94, fig. 5; 1970 : 131, fig. 23.
? *Dicarpa intritae* Monniot C. et Monniot F., 1976a : 666, fig. 1c, 3.
? *Cnemidocarpa peruviana* Millar, 1970 : 126, fig. 19, A-D (exemplaire de la fosse du Pérou).

Dicarpa atlantica nom nov. :
Dicarpa pacifica : Monniot F., 1971 : 462, fig. 3; Monniot C. et Monniot F., 1974; 749, fig. 10 B-C; 1976b : 671; 1985 : 25.
? *Cnemidocarpa peruviana*? Millar, 1970 : 126, fig. 19? E-G (bassin du Labrador).

Nous désignons comme type de cette nouvelle espèce le spécimen du golfe de Gascogne campagne Polygas A, st. DS28, décrit par Monniot C. et Monniot F., 1974 : 749, fig. 10, B-C.

Styela crinita Monniot et Monniot, 1973 (Fig. 6)

Base de la pente au nord de l'île Amsterdam campagne MD 50, st. 5, DC 34, 37°40, 3'S-77°30, 5'E, 2200 m : 2 exemplaires.

Les échantillons mesurent de 3 à 5 mm de diamètre. Ils sont subsphériques un peu aplatis ventralement. La tunique est recouverte de sédiment et d'un grand nombre de rhizoïdes plus rares dorsalement. Les siphons sont nus un peu saillants et proches l'un de l'autre.

Le manteau est translucide, la musculature, formée de fibres fines, est peu visible. On compte environ 25 tentacules disposés en 3 ordres; ils sont triangulaires, plats, et se présentent plutôt comme des prolongements d'une crête élevée que comme des tentacules. Le bourrelet péricoronal, formé de 2 lames saillantes, est rectiligne et ne forme pas d'indentation dorsale. Le tubercule vibratile est très petit et la glande s'ouvre par un petit trou circulaire dirigé vers l'avant. Le raphé est très élevé. Il se situe à gauche d'une zone imperforée assez large qui est limitée à droite par un bourrelet saillant.

La branchie est plate. On compte au moins 60 sinus à droite et plus de 55 à gauche régulièrement espacés. Entre le raphé et le premier sinus à droite, on trouve une gouttière creuse dont les 2 bords sont rapprochés par des lames élevées surmontant les sinus transverses. On y compte 5 stigmates dans la partie antérieure et jusqu'à 12 postérieurement. Il y a 8 rangées de stigmates et quelques stigmates transverses postérieurs à gauche. Les stigmates sont très allongés et recoupés par 1 ou 3 sinus parastigmatiques. On en

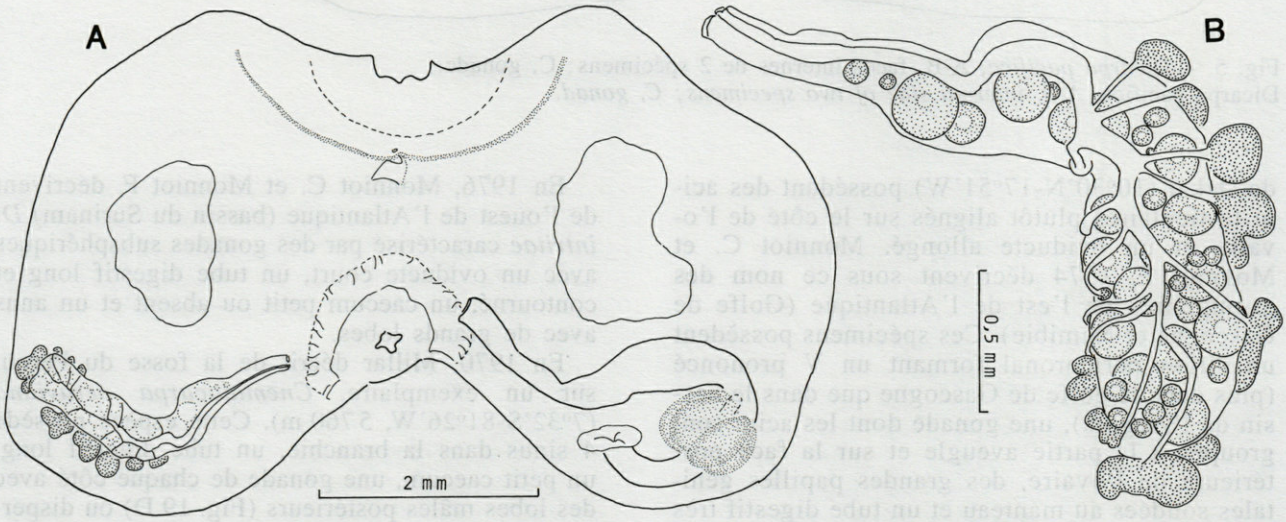


Fig. 6. – *Styela crinita*, A, face interne; B, gonade.
Styela crinita, *A, internal side; B, gonad.*

compte 1 ou 2 dans chaque maille ; ils peuvent se disposer en oblique par rapport aux sinus longitudinaux.

Le tube digestif (Fig. 6 A) forme une boucle ouverte avec un estomac globuleux avec des côtes bien visibles et un petit caecum discret. L'anus est à bord lisse.

Il n'y a qu'une gonade à droite nettement de type *Styela* (Fig. 6 B), et un grand endocarpe de chaque côté. Le velum cloacal est bordé à sa base d'une rangée de tentacules filiformes de tailles différentes.

Remarques. – Cette espèce a une très large répartition. Décrite de l'Atlantique nord et tropical elle a été retrouvée dans l'océan Indien sur les pentes de l'île de Mayotte par 2 800 m et dans le bassin de Crozet par 5 600 m (Monniot C. et Monniot F., 1985 a et b). C'est la première fois que l'espèce est récoltée à si faible profondeur. *S. crinita* est une espèce bien caractérisée par sa branchie sans plis, son unique gonade à droite, ses endocarpes et son tube digestif. On observe une légère différence avec le type de l'espèce qui possède un anus un peu lobé. *S. crinita* peut atteindre 1 cm ; les exemplaires de cette campagne sont adultes malgré leur petite taille.

Molguloides monocarpa (Millar, 1959)

Ouest de l'île Saint-Paul campagne MD 50, st. DC 82, 38°42, 8'S-77°28, 3'E, 165 m : 1 exemplaire.

M. monocarpa a une vaste répartition : de l'est des îles Kermadec à la Nouvelle-Calédonie et au sud de l'océan Indien. La structure de la gonade est caractéristique de l'espèce. L'autre espèce de *Molguloides* qui ne possède qu'une gonade à droite : *M. longirecta* Monniot et Monniot, 1985 b du cône du Gange est caractérisée par une musculature faible et un ovaire en arc de cercle.

M. monocarpa a été trouvée ici à une profondeur particulièrement faible : 165 m. Sur la pente de Nouvelle-Calédonie l'espèce n'est connue qu'à partir de 800 m.

4. LES ESPÈCES DE LA PENTE DU BRESIL

Agnezia celtica (Monniot et Monniot, 1974) (Fig. 7)

Agnesia celtica Monniot C. et F. Monniot, 1974 : 743, fig. 8 – golfe de Gascogne ; Monniot F. et C. Monniot, 1976 : 633 – bassin argentin ; Monniot C. et Monniot F., 1985 : 22 – bassins européen et du Cap ; Monniot C. et F. Monniot, 1985 : 36 – océan Indien (Mayotte).

Pente à l'est de l'embouchure du Rio Docé campagne MD 55, st. 54, CB 93, 19°36'S-38°53'W, 707 à 733 m : 3 exemplaires.

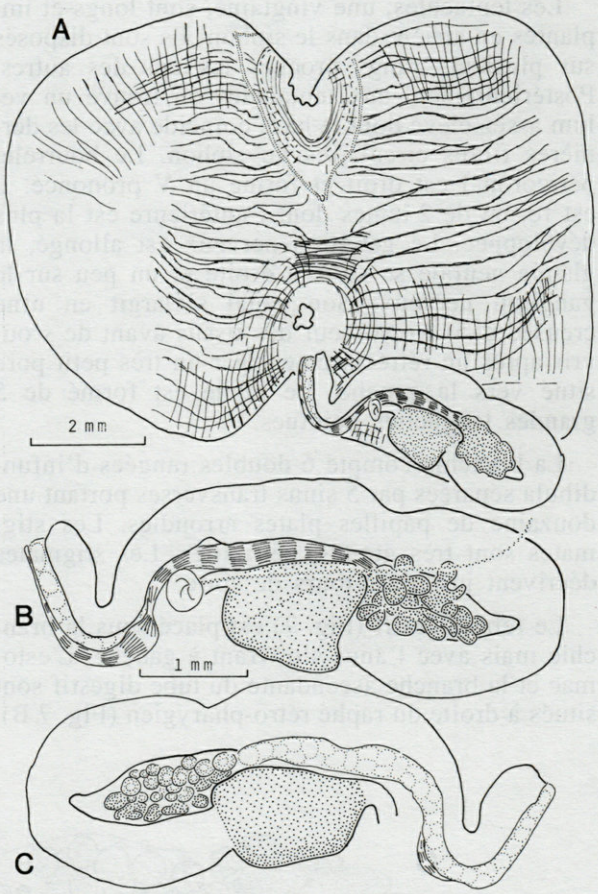


Fig. 7. – *Agnezia celtica*, A, face interne ; B-C, faces interne et externe du tube digestif.
Agnezia celtica, *A, internal side ; B-C, internal and external sides of the gut.*

Le plus grand spécimen mesure 14 x 6 x 6 mm, les 2 plus petits mais adultes ne dépassent pas 6 mm. Ils semblent libres sur le sédiment ou faiblement fixés à des Foraminifères ramifiés. Le siphon buccal très peu visible est situé au 4/5 de la longueur du corps. Le siphon cloacal, net, avec 6 lobes est situé à 4,5 mm du siphon buccal au milieu de la face dorsale. La tunique fine est incrustée de sédiment fin sauf sur la face ventrale presque nue. Il existe une ceinture de rhizoïdes dans la partie médiane.

Sortis de leur tunique, les siphons montrent 6 lobes nets bordés chacun de 3 à 4 digitations. La musculature du siphon buccal est forte mais strictement limitée. Celle du siphon cloacal s'étend plus loin et les fibres sont plus épaisses sur la face dorsale. Les muscles radiaires des 2 siphons forment des rubans nets, parallèles (Fig. 7 A), plus développés à gauche qu'à droite. Aucun muscle n'existe dans la région neurale. Il y a, de chaque côté, deux champs de muscles transverses qui s'interrompent au niveau de l'endostyle et du tube digestif.

Les tentacules, une vingtaine, sont longs et implantés en arrière dans le siphon. Ils sont disposés sur plusieurs rangs proches les uns des autres. Postérieurement aux tentacules on trouve un velum assez élevé dont la base coïncide avec les dernières fibres circulaires du siphon. Le bourrelet péricoronal est droit et forme un **V** prononcé. Il est formé de 2 lames dont l'antérieure est la plus développée. Le ganglion nerveux est allongé, la glande neurale se situe à droite et un peu sur le ganglion nerveux. Son canal s'élargit en urne creusée dans l'épaisseur des tissus avant de s'ouvrir après un rétrécissement par un très petit pore situé vers la gauche. Le raphé est formé de 5 grandes languettes pointues.

La branchie compte 6 doubles rangées d'infundibula séparées par 5 sinus transverses portant une douzaine de papilles plates arrondies. Les stigmates sont très grands, peu ciliés. Les stigmates décrivent jusqu'à 4 tours de spire.

Le tube digestif (Fig. 7) est placé sous la branchie mais avec l'anus s'ouvrant à gauche. L'estomac et la branche ascendante du tube digestif sont situés à droite du raphé rétro-pharygien (Fig. 7 B). L'oesophage est court, l'estomac, en barillet, est nettement élargi; il peut être marqué par un sillon oblique. Le rectum, court, est situé sous le raphé; l'anus est indistinct.

Dans la gonade placée dans la boucle intestinale, la partie mâle est interne et l'ovaire externe (Fig. 7). Oviducte et spermiducte, bourrés d'œufs et de sperme s'ouvrent au niveau de l'anus.

Agnezia celtica décrite du golfe de Gascogne, est bien caractérisée par sa structure branchiale. Elle possède une très vaste répartition dans l'Atlantique et l'océan Indien. Dans l'Atlantique Sud elle est connue du bassin du Cap à 4600 m (Monniot C. et Monniot F., 1985c) et du bassin argentin à 3900 m (Monniot F. et Monniot C., 1976). Près de Mayotte elle a été trouvée en bas de la pente à 3700 m (Monniot C. et Monniot F., 1985a). Cette nouvelle station étend considérablement la répartition bathymétrique de l'espèce.

Les exemplaires de l'hémisphère sud possèdent une musculature plus développée que dans le golfe de Gascogne, mais le plan fondamental reste le même. Les tentacules sont disposés en cercles concentriques plus rapprochés. Structure neurale, ve-

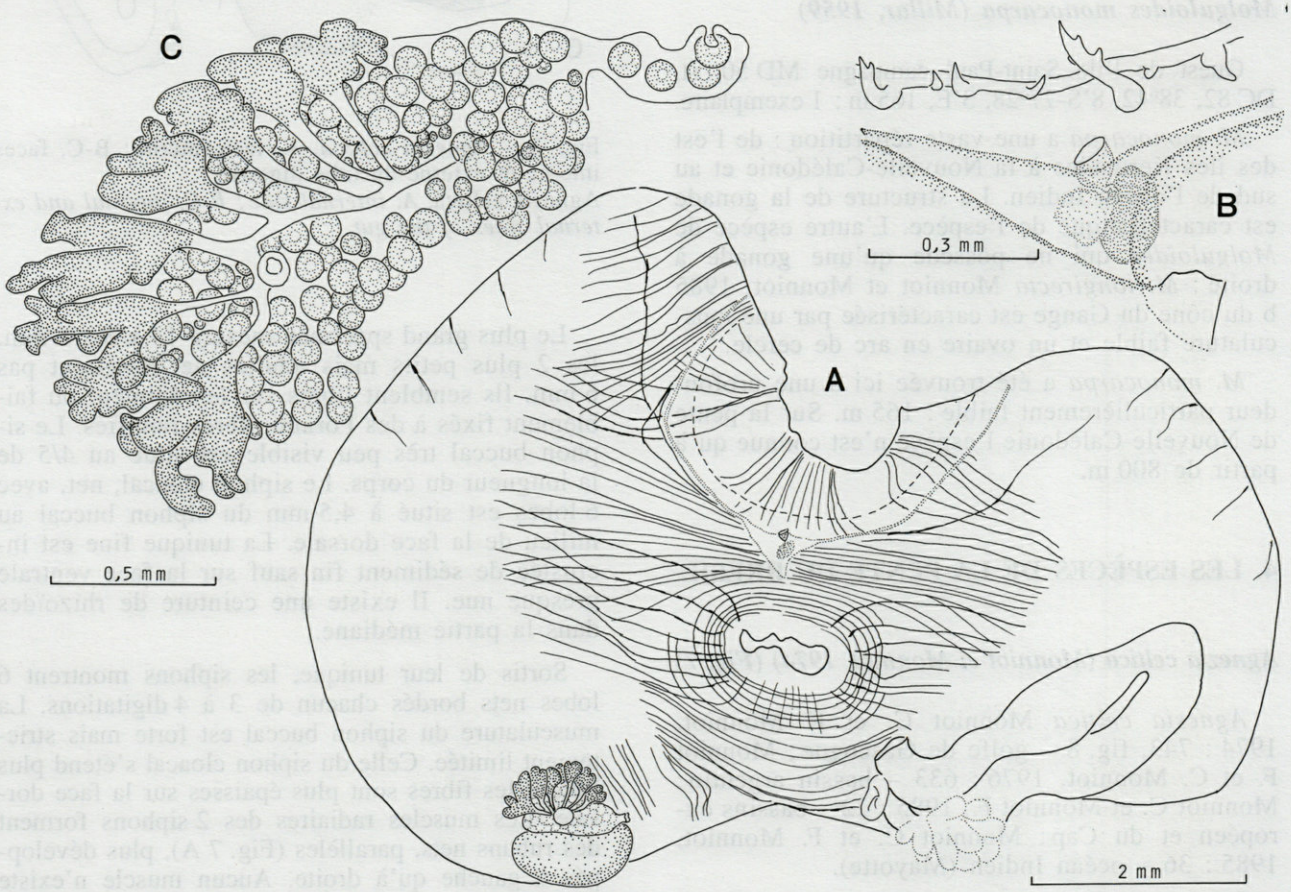


Fig. 8. – *Gamaster guillei* n. sp., A, face interne; B, région neurale; C, gonade.
Gamaster guillei, *n. sp. A, internal side; B, neural part; C, gonad.*

lum, sillon péricoronal, et branchie sont identiques.

Gamaster guillei n. sp. (Fig. 8)

Pente au sud du Cabo Frio campagne MD 55, st. 64, CB 105, 23°46, 7'S-42°10, 1'W, 610 m : 2 exemplaires.

Le corps est ovoïde (9 x 8 cm) et vit libre sur le sédiment. A sa partie antérieure on trouve les 2 siphons rapprochés situés au centre d'une zone de tunique nue. Le siphon cloacal possède 2 grandes papilles digitiformes postérieures. Autour de cette zone la tunique est couverte de sédiment et présente des lambeaux comme si la partie externe de la tunique était en train de muer. La partie moyenne du corps est nue alors que la partie postérieure porte des rhizoïdes fins et courts qui agglomèrent un peu de sédiment. La tunique est fine et transparente. Chez les 2 spécimens le corps était fortement contracté et détaché de la tunique.

Le manteau ne possède de musculature que dans la partie dorsale du corps (Fig. 8 A). Les tentacules sont implantés sur un anneau musculeux. Ils sont très petits (Fig. 8 B), on en compte 6 de premier ordre portant quelques ramifications, séparés par un nombre variable de digitations peu ou pas ramifiées. Le bourrelet péricoronal est formé de 2 lames dont la postérieure est un peu plus développée. Il forme un **V** dorsal très peu net. Le tubercule vibratile est un simple trou, le ganglion nerveux sub-sphérique est situé très près. Le raphé est formé d'une lame lisse élevée.

La branchie est en mauvais état, étant sortie du corps par une déchirure du manteau. Il y a 6 sinus de chaque côté recouvrant des infundibula plats, bispiralés, formant 2 ou 3 tours de spire. Les stigmates sont très larges et donnent l'aspect d'une toile d'araignée, souvent observé chez des Ascidies de profondeur. Les extrémités libres des stigmates sont groupées par 4.

La forme du tube digestif (Fig. 8 A) est incertaine car il est très peu attaché au manteau. Il est entièrement transparent y compris au niveau de l'estomac, il est déformé par un cordon alimentaire pelotonné très important. L'estomac semble recouvert de lobes peu marqués et l'anus parait lisse.

Il n'y a qu'une gonade à droite, située très postérieurement accolée au rein, lui même étroitement appliqué contre l'estomac. Elle est formée d'un ovaire terminé par un oviducte court et de lobes testiculaires antérieurs et ventraux. Chez le spécimen type (Fig. 8 A) les canaux semblent converger vers une papille centrale. Chez l'autre exemplaire (Fig. 8 C) dont la gonade était plus développée, les canaux se réunissent en un canal commun qui s'ouvre par une papille centrale. Il semble y avoir aussi une papille peu nette dirigée vers l'oviducte.

Le genre *Gamaster*, inconnu des côtes d'Amérique ne compte que peu d'espèces toutes littorales et qui possèdent toutes des gonades de forme très différente.

BIBLIOGRAPHIE

ARNAUD P.M. (ed.), 1987. La campagne MD50/Jasus aux îles Saint-Paul et Amsterdam à bord du « Marion-Dufresne » (3 juillet – 1er août 1986). Les rapports des campagnes à la mer. Publication de la mission de recherche des Terres Australes et Antarctiques Françaises n° 86-04 : 133 p.

GUILLE A., 1983. MD/32 Réunion à bord du « Marion-Dufresne » (11 août – 10 septembre 1982). Les rapports des campagnes à la mer. Publication de la mission de recherche des Terres Australes et Antarctiques Françaises n° 82-03 : 83 p.

GUILLE A., J.M. RAMOS, 1988. MD55/Brésil à bord du « Marion-Dufresne » (6 mai – 2 juin 1987). Les rapports des campagnes à la mer. Publication de la mission de Recherche des Terres Australes et Antarctiques Françaises n° 87-03 : 198 p.

HERDMAN W.A., 1906. Report on the Tunicata. *Ceylon Pearl Oyster Fish.* suppl. **39** : 295-348.

KOTT P., 1985. The Australian Ascidiacea. Part I. Phlebobranchia and Stolidobranchia. *Mem. Qd. Mus.* **23** : 1-440.

MICHAELSEN W., 1904. Die stolidobranchiaten Ascidien der deutschen Tiefsee-Expedition. *Wiss. Ergeb. deut. Tiefsee-Exp.* **7** : 181-260.

MILLAR R.H., 1964. Ascidiacea : additional material. *Galathea Rep.* **7** : 59-62.

MILLAR R.H., 1969. Ascidiacea : some further specimens. *Galathea Rep.* **10** : 91-98.

MILLAR R.H., 1970. Ascidians including specimens from the deep-sea collected by the R.V. « Vema » and now in the American Museum of Natural History. *J. Linn. Soc. (Zool)* 49 : 99-159.

MILLAR R.H., 1975. Ascidians from the Indo-west-Pacific region in the Zoological Museum, Copenhagen (Tunicata, Ascidiacea). *Steenstrupia* **3** : 205-336.

MONNIOT C., 1992. Ascidies de Nouvelle-Calédonie XI. Phlébobranches et stolidobranches du plateau des Chesterfield. *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris (4) **14** A (1) : 3-22.

MONNIOT C. & F. MONNIOT, 1973. Ascidies abyssales récoltées au cours de la campagne océanographique Bioaçores par le « Jean Charcot ». *Bull. Mus. natl. hist. nat.*, Paris (3) **121** (Zool. 93) : 389-475.

MONNIOT C. & F. MONNIOT, 1974. Ascidies abyssales de l'Atlantique récoltées par le « Jean Charcot » (Campagnes Noratlante, Walda, Polygas A). *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris (3) **226** (Zool. 154) : 721-786.

MONNIOT C. & F. MONNIOT, 1976. Quelques ascidies profondes du bassin du Surinam. *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris (3) (Zool. 269) : 663-670.

MONNIOT C. & F. MONNIOT, 1985 a. Ascidies profondes au large de Mayotte (Archipel des Commores). *Cah. Biol. mar.* **26** : 35-52.

MONNIOT C. & F. MONNIOT, 1985 b. Nouvelles récoltes de tuniciers benthiques profonds dans l'océan Atlantique. *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris (4) **7** A (1) : 5-37.

MONNIOT C. & F. MONNIOT, 1985 c. Tuniciers profonds de l'océan Indien : campagnes SAFARI du «Marion-Dufresne». *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris (4) **7** A (2) : 279-308.

MONNIOT C. & F. MONNIOT, 1991. Peuplements d'ascidies profondes en Nouvelle-Calédonie : diversité des stratégies adaptatives. *in* : A. CROSNIER (ed.) Résultats des Campagnes MUSORSTOM, volume 8. *Mém. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris (A) **151** : 357-448.

MONNIOT F., 1971. Les ascidies de grandes profondeurs récoltées par les navires »Atlantis II» et «Chain» (3ème note). *Cah. Biol. mar.* **12** : 457-469.

MONNIOT F. & C. MONNIOT, 1976. Tuniciers abyssaux du bassin argentin récoltés par l'»Atlantis II». *Bull. Mus. natl. Hist. nat.*, Paris (3) **387** (Zool. 269) : 629-662.

NISHIKAWA T., 1984. Ascidians from the Truk Island, Ponape Island and Majuro atoll (Tunicata – Ascidiacea). *Proc. jap. Soc; syst. Zool.* **27** : 107-140.

OKA A., 1915. Report upon the Tunicata in the collection of the Indian Museum. *Mem. Indian Mus* **6** : 1-33.

TOKIOKA T., 1950. Ascidians from the Palao Islands. I. *Publs Seto mar. biol. Lab.* **1** (3) : 115-150.

Reçu le 16 février 1994 ; received February 16, 1994
Accepté le 18 avril 1994 ; accepted April 18, 1994

VIE MILIEU, 1994, 44 (3/4) : 243-256

AN ANALYSIS OF THE COLEOPTERA LIVING ALONG A TYRRHENIAN BEACH-DUNE SYSTEM : ABUNDANCES, ZONATION AND ECOLOGICAL INDICES

M. FALLACI [1], *I. COLOMBINI* [2] *and L. CHELAZZI* [1]

[1] *Centro di Studio per la Faunistica ed Ecologia Tropicali del C.N.R., Via Romana 17, 50125 Firenze, Italia*
[2] *Dipartimento di Biologia Animale e Genetica dell'Università di Firenze, Via Romana 17, 50125 Firenze, Italia*

COLEOPTERA
BEACH-DUNE SYSTEM
ABUNDANCES
ZONATION
DIVERSITY

ABSTRACT – The Coleoptera of the beach-dune-lagoon system of Burano (GR, Italy) were studied over an entire year (April 1986 – March 1987). The beetles were collected along a transect extending from the beach to the lagoon using an integrated system of traps. The distribution and the zonation of the most abundant species, principally belonging to the Tenebrionidae, Staphylinidae, Anthicidae and Carabidae families, are reported as capture frequencies. A quantitative analysis of the beetle community, in the different zones and in the four seasons of the year, is made using ecological coefficients. This shows that the Tenebrionidae family is numerically the most abundant with presences concentrated during summer months. The diurnal species has a more landward zonation if compared to the nocturnal species that generally occupy the eulittoral. The beetle community is also studied from a qualitative point of view using diversity indices. Fisher's high diversity index shows that the beach-dune-lagoon system of Burano has a high biodiversity indicating good habitat quality.

COLEOPTERA
SYSTÈME PLAGE-DUNE
ABONDANCES
ZONATION
DIVERSITÉ

RÉSUMÉ – Les Coléoptères du système plage-dune-lagune de Burano (GR, Italie) ont été étudié pendant une année (avril 1986 – mars 1987). Les animaux ont été échantillonnés le long d'un transect de la plage à la lagune par un système intégré de pièges. Les espèces les plus abondantes appartiennent principalement aux familles des Tenebrionidae, Staphylinidae, Anthicidae et Carabidae ; leur distribution et leur zonation sont reportées comme fréquences de capture. Une analyse quantitative de la communauté des Coléoptères, dans les différentes zones et pendant les quatre saisons de l'année, a été faite par les coefficients écologiques. Cette analyse montre que la famille des Tenebrionidae est numériquement la plus abondante avec une présence répartie pendant les mois d'été. Les espèces diurnes montrent une zonation plus continentale par rapport aux espèces nocturnes qui occupent généralement l'eulitoral. Les indices de diversité ont été utilisés dans l'analyse qualitative. L'indice de diversité de Fisher élevé montre que le système plage-dune-lagune de Burano a une haute biodiversité indiquant la qualité de l'habitat.

INTRODUCTION

The ecological importance of coastal dunes and sandy beaches has been pointed out by many authors. Starting from structural and descriptive works on beach invertebrates (Angelier, 1950 ; van Heerdt & Kramer, 1952 ; Callan, 1964 ; Bigot 1970 ; Brown, 1971 ; Serrano, 1987), attention has been focused on the interaction of abiotic and biotic factors that occur along the sea-land axis (Verdier & Quézel, 1951 ; van Heerdt & Mörzer Bruyns, 1960 ; Caussanel, 1965, 1970). Other authors have extended their researches on population dynamics and on the biodiversity of different habitats through the analysis of zoological communities (Bigot & Bodot 1973a,b,c ; Bigot & Gautier, 1982 ; Bigot *et al.*, 1982 ; Ponel, 1983). Ecoethological and ecological aspects of macroinvertebrates of beach-dune systems have been analysed on tropical sandy shores (Chelazzi *et al.*, 1983 ; Stenton-Dozey & Griffiths, 1983 ; Griffiths *et al.*, 1983 ; Ronchetti *et al.*, 1986) and some work has also been achieved on mediterranean areas (Geppetti & Tongiorgi, 1967 ; Tongiorgi, 1967, 1969 ; Scapini *et al.*, 1992). Recently Brown & McLachlan (1990) and McLachlan (1991) have done a review on biotic and abiotic factors that influence animal adaptations to the beach-dune habitat.

This paper deals with the seasonal abundances and the use of space in some Coleoptera species living along the Tyrrhenian coast of Tuscany. In two previous works (Chelazzi *et al.*, 1990 ; Colombini *et al.*, 1991) the environment, the methods and preliminary results concerning the five most abundant families have been presented. The aim of this work is to analyse the zonation and the seasonal activity patterns of the most abundant captured species and to evaluate the community through analytical ecological coefficients and diversity indices.

MATERIALS AND METHODS

For an entire year (from April 1986 to March 1987) microclimatic and faunal data were recorded monthly along a transect extending from the beach to the Burano lagoon (42°23′30″ N, 11°22′30″ E, Capalbio, GR, Italy). Captures were made at a 2h-interval for a period of 72 consecutive hours. According to the morphology, the exposure and the vegetation cover the transect was subdivided into six zones (Fig. 1). Zone 1, corresponding to the eulittoral, was ca. 35 m wide and contained fresh debris. Zone 2, the supralittoral part of the beach ca. 20 m in width, contained older beach deposits swept up by the wind to the pioneer plants which first appear in this area. These halophile plants are mainly represented by *Ammophila arenaria* (L.) Link, *Otanthus maritimus* (L.) Hoffmanns et Links, *Eryngium maritimum* L. and *Anthemis maritima* L. The remaining four zones corresponded to the extralittoral part of the beach-dune-lagoon system. Zone 3 corresponded to the seaward face of the most recent dune and extended to the summit of the dune (8 m above sea-level). This zone is characterized by bush plants such as *Juniperus oxycedrus* L. *macrocarpa* (Sibth. et Sm.) Ball. and *Myrtus communis* L. Zone 4, the landward face of the dune presents tall trees mainly belonging to the *Quercus* genus (*Q. ilex* L., *Q. pubescens* Willd. and *Q. suber* L.) and has the peculiar characteristics of being shaded and of having an abundant litter of leaves. Zone 5, the most ancient dune, has a typical Mediterranean maquis. Finally zone 6, stretching from the landward face of this second dune to the lagoon shore, apart from having an area of planted pinewood, presents a marsh and lacustrine vegetation (*Salicornia* sp., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel, *Juncus maritimus* Lam. etc.) and is periodically subjected to inundation. From a microclimatic point of view zones 1, 2, 3 and 5 present monthly mean sand temperatures with similar trends. The higher values found in zone 5 are mainly due to its greater thermal capacity thanks to the black colour of the sand. Zones 4 and 6, instead, present monthly mean sand temperatures similar to mean air temperatures indicating a fresher microhabitat (for further information see Chelazzi *et al.*, 1990).

To obtain a complete faunal inventory, both from a quantitative and qualitative point of view, different methods were used to capture the invertebrates. The use of an integrated system of

Table I. – List of the species considered in this work (n ≥ 10).

Carabidae	Mycetophagidae
Eurynebria complanata (Linneus, 1767)	*Berginus tamarisci* Wollaston, 1854
Scarites buparius (Forster, 1771)	
Bembidion normannum (Csiki, 1926)	Oedemeridae
Pogonus riparius Dejean, 1828	*Oedemera flavipes* Fabricius, 1792
Harpalus melancholicus Dejean, 1829	
Calathus mollis Marshmam, 1802	Anthicidae
	Anthicus fenestratus Schmidt, 1842
Hydraenidae	*Hirticomus hispidus* (Rossi, 1792)
Ochthebius mulleri Ganglbauer, 1901	
	Tenebrionidae
Histeridae	*Erodius siculus* Solier, 1834
Hypocaccus dimidiatus (Illiger, 1807)	*Tentyria grossa* Besser, 1832
	Stenosis angustata Herbst, 1799
Staphylinidae	*Pimelia bipunctata* Fabricius, 1781
Anotylus inustus (Gravenhorst, 1806)	*Trachyscelis aphodioides* Latreille, 1809
Anotylus sculpturatus (Gravenhorst, 1806)	*Halammobia pellucida* Herbst, 1799
Philonthus oblitus Jarrige, 1951	*Phaleria bimaculata* Linneus, 1767
Heterothops dissimilis (Gravenhorst, 1802)	*Phaleria provincialis* Fauvel, 1901
Quedius pallipes Coiffait, 1961	*Xanthomus pallidus* Curtis, 1830
Sepedophilus nigripennis (Stephens, 1832)	*Xanthomus pellucidus* Mulsant, 1856
Atheta amicula Stephens, 1832	
Atheta pertyi Heer, 1842	Chrysomelidae
Atheta picipennis (Mannerheim, 1843)	*Psylliodes pallidipennis* Rosenhauer, 1856
Pselaphidae	Curculionidae
Brachygluta schueppeli Aubé, 1844	*Otiorrhynchus juvencus* Gyllenhall, 1834
	Sitona cachectus Gyllenhall, 1834
Malachiidae	*Sitona variegatus* Fahraeus, 1840
Colotes punctatus Erichson, 1840	*Brachytemnoides filum* (Mulsant – Rey, 1859)
Cryptophagidae	
Cryptophagus fasciatus Kraatz, 1852	

traps allowed us to quantify the beetle fauna in the six different zones over an entire year. Oriented pitfall cross traps (modified from Tongiorgi, 1963 ; Pardi *et al.*, 1974) and bait traps were placed in each zone more or less in the same position every month, except for traps 1 and 6, which were moved according to the water levels. The bait traps, three for each zone and positioned far from the former traps, contained cheese, vinegar and a mixture of beer and honey as baits. Each month these remained continuously active for the entire 72-h period of field research and were visited only at the end of this period.

The data regarding the zonation and the annual captures were expressed as capture frequencies (in percent) and based on to both kinds of traps. For the zonation and the annual distribution only species with more than 15 and 20 captured specimens respectively were analysed graphically.

For the quantitative analysis two ecological coefficients were used : frequency and relative abundance (Krogerus, 1932 ; van Heerdt & Mörzer Bruyns, 1960 ; Bigot et Bodot, 1973b ; Ponel, 1983). For this study only the species with $n \geqslant 10$, captured with both kind of traps, were analysed (Table I). The frequency was calculated on 12 samples considering each month as a sample. The species were classified as constant ($F \geqslant 50$ %), accessory ($25 \leqslant F < 50$ %), accidental ($10 \leqslant F < 25$ %) and sporadic ($F < 10$ %). As regards the relative abundances, these were calculated both for each zone and for the different seasons of the year. The abundances were computed as function of the total number of Coleoptera gathered in that particular zone and season. The species were then grouped as : abundant ($A \geqslant 5$ %), influent ($2 \leqslant A < 5$ %) and recedent ($A < 2$ %).

In the beetle community species diversity was estimated according to Whittaker's (1972) classification. In this case the diversity must be considered "alpha" and not "gamma" because even the bait traps captured specimens over a small range. As diversity index the a coefficient (Fisher *et al.*, 1943 ; $S=\alpha \ln[1 + N/\alpha]$) was used because it gives a good indication of species richness. Also Kempton & Taylor (1974) and Taylor *et al.* (1976) considered this coefficient of value because they were able to demonstrate that the distribution of sample abundances follows a logarithmic series and that α is, within certain limits, independent of sample size and of the frequency of sampling. Confidence limits of α were calculated using Williams' nomograph (in Lewis & Taylor, 1967).

To analyse the evenness of the community in the six different zones and over the seasons of the year Pielou's (1978) evenness index ($J=H/H_{max}$) was calculated. Further, Brillouin (1962) index ($H=\ln[N!/(N_1!N_2!...N_s!)]/N$) was used instead of Shannon-Weaver's (1949) index ($H'=\sum p_i \ln p_i$) because our collection must be considered a finite one. Simpson's (1949) dominance index [$l=\sum n_i(n_i-1)/N(N-1)$] was computed to assess how much the few abundant species influence the dif ferences found from the theoretical evenness.

For a quantitative and qualitative comparison of the six different zones Renkonen's (1938) percentage similarity [$PS=2\sum \min(P_{1i},P_{2i})$] was used. Differently from Czekanowski's (1913) coefficient of similarity (better known as Srensen's (1948) similarity index [$QS=2c/a+b$]) Renkonen's index, besides considering the number of species, also takes into account the number of captured specimens. According to Wolda (1981) Renkonen's X index is preferred because it is independent of sample size and diversity. Finally, Renkonen's index has allowed compution of the

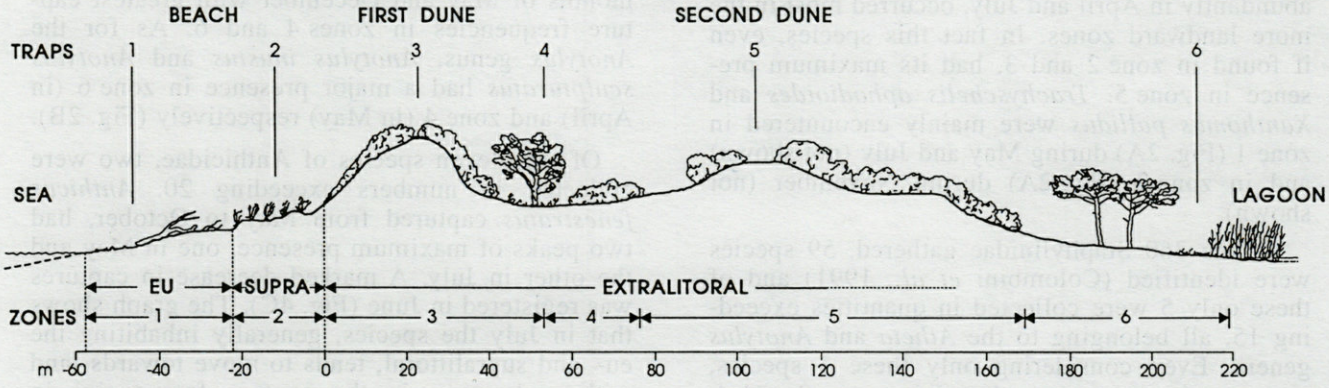


Fig. 1. – The beach-dune system of Burano. The study area was subdivided into six different zones according to its morphology and its vegetation cover.

changes in the community's composition along the sea-land gradient [β-diversity, Whittaker (1972), $\beta=(\log PS_0-\log PS'_n)/n\log^2$].

RESULTS

A. Monthly abundance and zonation

Of the 1925 Coleoptera captured the most abundant specimens belonged to the Tenebrionidae family (n=667) followed by the Staphylinidae (n=360), the Anthicidae (n=208), the Carabidae (n=172) and the Curculionidae (n=70). The remaining 448 specimens belonged to 31 families (Colombini *et al.*, 1991 ; Lucarelli *et al.*, 1993).

Fourteen Tenebrionidae species were present at Burano but only 8 were captured in quantities exceeding 15 specimens (Fig. 2A) and five in excess of 20 (Fig. 3). Most captures were registered in zone 1 and these species were totally absent in zones 4 and 6. *Erodius siculus* was collected from April to July with maximum presence in the latter month, especially in zones 2 and 3 (Fig. 3A). Both *Tentyria grossa* and *Pimelia bipunctata*, were common already by April and continued throughout October (Fig. 3B,C). Generally these two species were collected in zones 1-3 and 5, but during summer and autumn months, they both seemed to prefer zone 5. Consequently a decrease in capture frequencies was recorded for the seaward zones (zones 1-2). Note that for *E. siculus* and *P. bipunctata* in June and for *T. grossa* in June-July there was a sudden decrease in capture frequencies. *Phaleria bimaculata* and particularly *Phaleria provincialis* are almost exclusively tied to the eulittoral (Fig. 3D,E). For *Ph. bimaculata* a peak of abundance occurred in August, but this species was also numerous from April to July. *Ph. provincialis* was found more frequently from July to September. Considering the other three Tenebrionid species, *Stenosis angustata*, collected abundantly in April and July, occurred most in the more landward zones. In fact this species, even if found in zone 2 and 3, had its maximum presence in zone 5. *Trachyschelis aphodioides* and *Xanthomus pallidus* were mainly encountered in zone 1 (Fig. 2A) during May and July (not shown) and in zone 2 (Fig. 2A) during November (not shown).

Of the 360 Staphylinidae gathered, 59 species were identified (Colombini *et al.*, 1991) and of these only 5 were collected in quantities exceeding 15, all belonging to the *Atheta* and *Anotylus* genera. Even considering only these 5 species, most specimens were gathered in zones 3 and 4, whereas low capture frequencies were recorded for zones 2 and 5 (Fig. 2B). On the whole, only two species were collected with more than 20 specimens : *Atheta amicula* and *Atheta pertyi*.

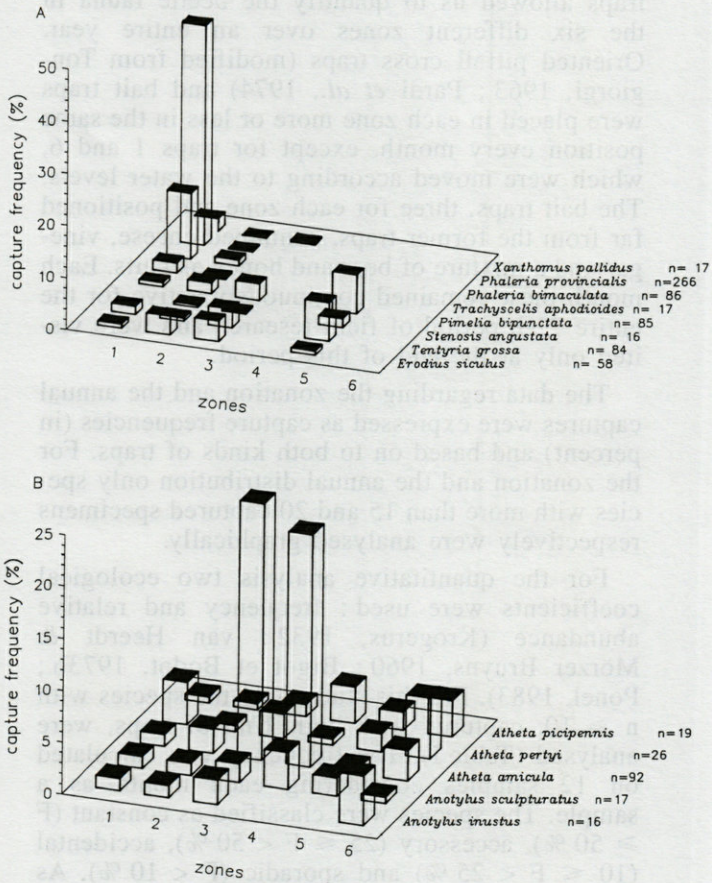


Fig. 2. – Zonation of the most abundant Tenebrionidae (A) and Staphylinidae (B) species (n ≥ 15) over the year.

Like most captured Staphylinidae, the two species were principally encountered during the spring months (especially in May) (Fig. 4A,B). *A. pertyi* was also collected, mainly in zones 1 and 6 in December (Fig. 4B). *A. amicula*, although present in all zones, was concentrated in zones 3 and 4. Of the three remaining species, *Atheta picipennis* exploited the six zones principally during the months of May and December with greatest capture frequencies in zones 4 and 6. As for the *Anotylus* genus, *Anotylus inustus* and *Anotylus sculpturatus* had a major presence in zone 6 (in April) and zone 4 (in May) respectively (Fig. 2B).

Of the eleven species of Anthicidae, two were collected in numbers exceeding 20. *Anthicus fenestratus* captured from May to October, had two peaks of maximum presence, one in May and the other in July. A marked decrease in captures was registered in June (Fig. 4C). The graph shows that in July the species, generally inhabiting the eu– and supralittoral, tends to move towards land with a decrease in the capture frequencies in zone 1 and 2 and an increase in zone 3. *Hirticomus hispidus*, found in the same months as the previous species, had a peak in May. Lower numbers were registered in September and October

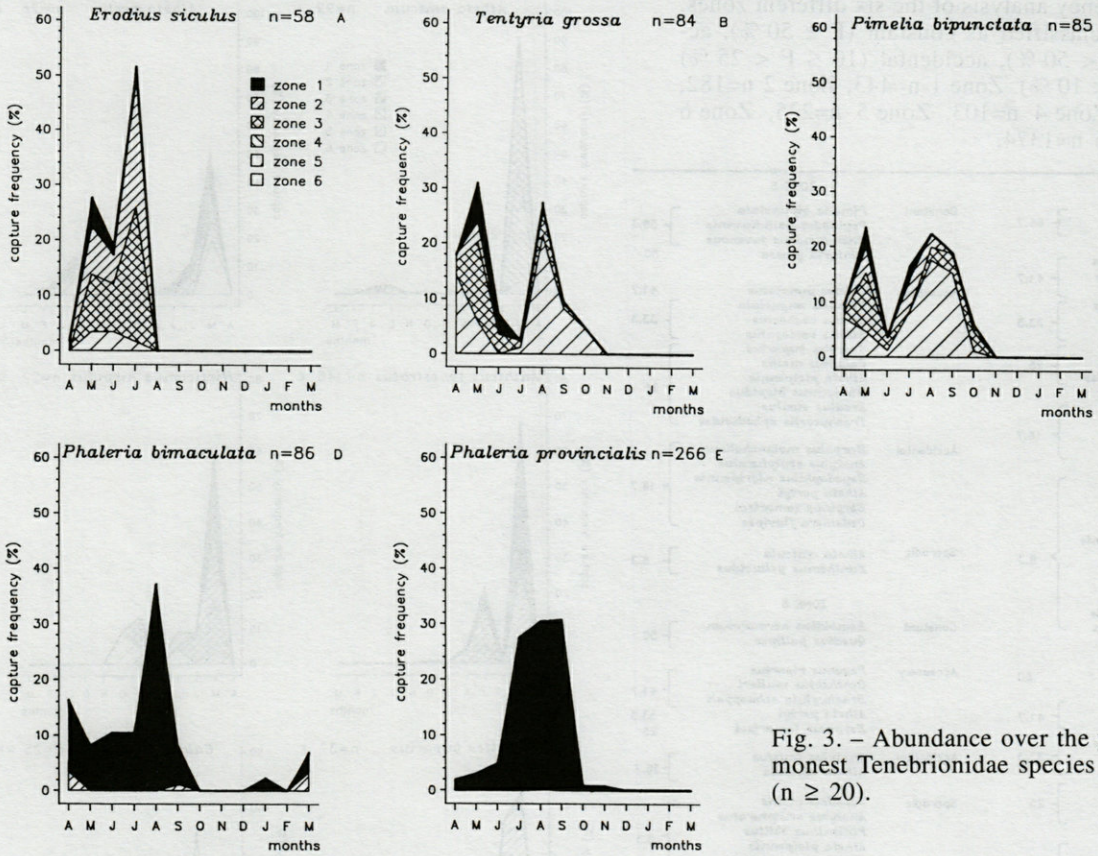


Fig. 3. – Abundance over the year of the commonest Tenebrionidae species in the six zones (n ≥ 20).

(Fig. 4D) and there was a tendency for them to move from zones 1 and 2 to zones 3 and 5.

The Carabidae collected were identified as 28 species two of which had more than 20 specimens : *Scarites buparius* and *Calathus mollis* (Fig. 4E,F). Although the Carabidae were mainly captured in zone 6 (Colombini et al., 1991) only *C. mollis* was found in this zone during the month of June, when its peak capture frequency was registered in zone 4. *C. mollis* was caught in zone 4 also during the autumn and winter months (Fig. 4F). *S. buparius*, on the other hand, principally occurred during spring, reaching its highest peak in zone 2 in May and in zone 5 in June (Fig. 4E).

Finally considering the last five species that were gathered in quantities exceeding or equal to 20 specimens, these belonged to 5 different families : 3 mainly caught during the spring and summer months and 2 during autumn and winter. To the first group belongs the histerid *Hypocaccus dimidiatus*, the malachid *Colotes punctatus* and the mycetophagid *Berginus tamerisci*, whereas the second included the cryptophagid *Cryptophagus fasciatus* and the chrysomelid *Psylliodes pallidipennis* (Fig. 5). Note that *C. fasciatus* presented high capture frequencies also for the month of April. Of these five species, *H. dimidiatus* was gathered almost exclusively in zone 1. *C. fasciatus* had a more landward zonation being conspicuously captured in zone 3 in April and in zones 2 and 4 in October and in zone 2 in January. *C. punctatus* and *P. pallidipennis* were principally caught in zone 5 (Fig. 5B,E), whereas *B. tamarisci* was trapped in all zones (except for zone 2) but greatest abundance was recorded in zone 6.

B. Ecological coefficients

a. Frequency

Analysing the constant species (with frequency ⩾ 50 %) (Table II) in the six different zones, it can be noted that at the most each zone is characterized by 4 species. The two Tenebrionidae species, *Phaleria bimaculata* and *P. provincialis*, both constant in zone 1 become respectively accessory and sporadic in zone 2. The anthicid, *Anthicus fenestratus*, present from zone 1 through zone 3, is a constant species only in zone 2 while in the other two zones it becomes an accessory species. As regards the Tenebrionidae, *Tentyria grossa* and *Pimelia bipunctata* are both constant in the first and second dune (zones 3 and 5), whereas in zone 1 *T. grossa* is an accessory species and *P. bipunctata* accidental. In zone 2 these two species exchange their category as regards to zone 1. The carabid *Calathus mollis* and the Staphylinid *Heterothops dissimilis* were the only two constant species found in zone 4. The latter species, an her-

Table II. – Frequency analysis of the six different zones. The species are classified as constant (F ≥ 50 %), accessory (25 ≤ F < 50 %), accidental (10 ≤ F < 25 %) and sporadic (F < 10 %). Zone 1 n=443, Zone 2 n=182, Zone 3 n=202, Zone 4 n=103, Zone 5 n=225, Zone 6 n=119, Zones 1-6 n=1374.

ZONE 1		
Constant	*Phaleria bimaculata*	66.7
	Phaleria provinciaIis	
Accessory	*Eurynebria complanata*	41.7
	Hypocaccus dimidiatus	
	Atheta pertyi	
	Cryptophagus fasciatus	33.3
	Anthicus fenestratus	
	Xanthomus pallidus	
	Erodius siculus	25
	Tentyria grossa	
	Trachyscelis aphodioides	
Accidental	*Anotylus sculpturatus*	16.7
	Atheta amicula	
	Berginus tamarisci	
	Pimelia bipunctata	
Sporadic	*Scarites buparius*	8.3
	Ochthebius mulleri	
	Anotylus inustus	
	Quedius pallipes	
	Sepedophilus nigripennis	
	Atheta picipennis	
	Colotes punctatus	
	Hirticomus hispidus	
	Halammobia pellucida	
	Psylliodes pallidipennis	
	Brachytemnoides fihum	
ZONE 2		
Constant	*Anthicus fenestratus*	50
Accessory	*Scarites buparius*	41.7
	Pimelia bipunctata	
	Cryptophagus fasciatus	33.3
	Erodius siculus	
	Halammobia pellucida	
	Phaleria bimaculata	25
	Xanthomus pallidus	
	Xanthomus pellucidus	
Accidental	*Atheta amicula*	16.7
	Hirticomus hispidus	
	Tentyria grossa	
	Psylliodes pallidipennis	
	Brachytemnoides fihum	
Sporadic	*Eurynebria complanata*	8.3
	Harpalus melancholicus	
	Calathus mollis	
	Hypocaccus dimidiatus	
	Anotylus inustus	
	Anotylus sculpturatus	
	Atheta pertyi	
	Atheta picipennis	
	Colotes punctatus	
	Stenosis angustata	
	Trachyscelis aphodioides	
	Phaleria provinciaIis	
ZONE 3		
Constant	*Tentyria grossa*	50
	Pimelia bipunctata	
Accessory	*Scarites buparius*	33.3
	Psylliodes pallidipennis	
	Atheta pertyi	25
	Berginus tamarisci	
	Anthicus fenestratus	
	Hirticomus hispidus	
	Erodius siculus	
	Xanthomus pellucidus	
	Otiorrhynchus juvencus	
Accidental	*Anotylus inustus*	16.7
	Atheta amicula	
	Atheta picipennis	
	Colotes punctatus	
	Cryptophagus fasciatus	
	Oedemera flavipes	
	Xanthomus pallidus	
Sporadic	*Ochthebius mulleri*	8.3
	Anotylus sculpturatus	
	Sepedophilus nigripennis	
	Stenosis angustata	
	Brachytemnoides fihum	
ZONE 4		
Constant	*Calathus mollis*	66.7
	Heterothops dissimilis	50
Accessory	*Berginus tamarisci*	33.3
	Atheta picipennis	25
Accidental	*Sepedophilus nigripennis*	16.7
	Atheta amicula	
	Cryptophagus fasciatus	
Sporadic	*Scarites buparius*	8.3
	Anotylus sculpturatus	
	Atheta pertyi	
	Psylliodes pallidipennis	
	Otiorrhynchus juvencus	
	Sitona cachectus	
ZONE 5		
Constant	*Pimelia bipunctata*	58.3
	Psylliodes pallidipennis	
	Otiorrhynchus juvencus	
	Tentyria grossa	50
Accessory	*Colotes punctatus*	41.7
	Stenosis angustata	33.3
	Sitona cachectus	
	Sitona variegatus	
	Scarites buparius	25
	Calathus mollis	
	Atheta picipennis	
	Hirticomus hispidus	
	Erodius siculus	
	Trachyscelis aphodioides	
Accidental	*Harpalus melancholicus*	16.7
	Anotylus sculpturatus	
	Sepedophilus nigripennis	
	Atheta pertyi	
	Berginus tamarisci	
	Oedemera flavipes	
Sporadic	*Atheta amicula*	8.3
	Xanthomus pellucidus	
ZONE 6		
Constant	*Bembidion normannum*	50
	Quedius pallipes	
Accessory	*Pogonus riparius*	41.7
	Ochthebius mulleri	
	Brachygluta schueppeli	
	Atheta pertyi	33.3
	Berginus tamarisci	25
Accidental	*Anotylus inustus*	16.7
	Atheta amicula	
Sporadic	*Calathus mollis*	8.3
	Anotylus sculpturatus	
	Philonthus obtitus	
	Atheta picipennis	
	Hirticomus hispidus	
ZONES 1–6		
Constant	*Calathus mollis*	83.3
	Phaleria bimaculata	66.7
	Phaleria provinciaIis	
	Psylliodes pallidipennis	
	Quedius pallipes	58.3
	Atheta pertyi	
	Anthicus fenestratus	
	Tentyria grossa	
	Pimelia bipunctata	
	Otiorrhynchus juvencus	
	Bembidion normannum	50
	Heterothops dissimilis	
	Atheta amicula	
	Colotes punctatus	
	Cryptophagus fasciatus	
Accessory	*Eurynebria complanata*	41.7
	Scarites buparius	
	Pogonus riparius	
	Ochthebius mulleri	
	Hypocaccus dimidiatus	
	Sepedophilus nigripennis	
	Brachygluta schueppeli	
	Hirticomus hispidus	
	Trachyscelis aphodioides	
	Xanthomus pallidus	
	Sitona cachectus	
	Anotylus inustus	33.3
	Atheta picipennis	
	Berginus tamarisci	
	Erodius siculus	
	Stenosis angustata	
	Halammobia pellucida	
	Xanthomus pellucidus	
	Sitona variegatus	
	Anotylus sculpturatus	25
Accidental	*Harpalus melancholicus*	16.7
	Oedemera flavipes	
	Brachytemnoides fihum	
Sporadic	*Philonthus obtitus*	8.3

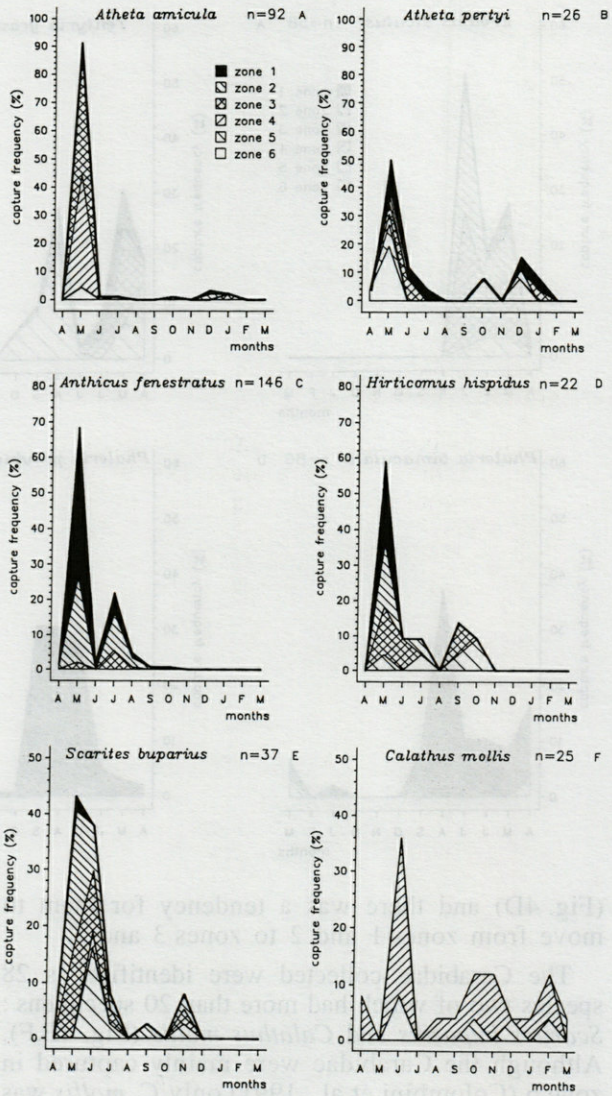


Fig. 4. – Abundance over the year of two Staphylinidae (A, B), two Anthicidae (C, D) and two Carabidae (E, F) in the six zones. Only the species with total capture frequencies ≥ 20 are considered.

bivorous scavenger, was exclusively found in this zone where a thick litter layer was always present. Instead the carabid beetle can also be found in zone 5 as an accessory species and in zones 2 and 6 sporadically. This phytophagous species is probably associated with plants common both to zones 4 and 5. In the latter zone, apart from the above cited tenebrionids, the chrysomelid *Psylliodes pallidipennis* and the curculionid *Otiorrhynchus juvencus* were also constant species. *P. pallidipennis* became less common proceeding towards the eulittoral. In zone 2 this species was frequently found associated with *Cakile maritima* Scop. In zone 6 the Carabid *Bembidion normannum* and the staphylinid *Quedius pallipes* were constant species. The former,

an hydrophilous species, was exclusively encountered along the lagoon banks, whereas the second species was also sporadically found in zone 1. As with zone 4, zone 6 has as constant species a carabid and a staphylinid and this similarity may be due to the similar microclimatic conditions found in the two zones (Chelazzi *et al.*, 1990). The combination of the six zones revealed four more constant species : two staphylinids, *Atheta pertyi* and *Atheta amicula* ; a malachid, *Colotes punctatus* and a cryptophagid, *Cryptophagus fasciatus*.

b. Relative Abundance

The abundance analysis (Table III) permits to point out the numerical importance of the species that with the previous analysis result of inferior category. For example in zone 1, *Anthicus fenestratus* that was classified as accessory in the frequency analysis because it was encountered only a few months per year, here falls into the abundant category ; it was abundant also in zone 2.

The two tenebrionids of the *Phaleria* genus were the most numerous species in zone 1 and were captured in numbers three times the size of those of the successive zones, thus confirming their importance in this particular zone.

The tenebrionid *Erodius siculus* and the carabid *Scarites buparius* gained importance numerically in zone 2 and the former species also in zone 3. This distribution shows the preference for sandy zones, especially on the first dune (zones 2 and 3) confirming also the data obtained with the frequency analysis. As to the tenebrionids *Pimelia bipunctata* and *Tentyria grossa*, the first species was abundant also in zone 2 and zone 5 was preferred by both species, with high abundance values (16 %).

The abundance analysis also permits better description of the zonation of the staphylinid *Atheta amicula*. This species prefers zone 3 and 4, with abundances of 15.9 % and 19.1 % respectively.

In zone 6, besides *Bembidion normannum*, four more species not important with the frequency analysis, were abundant (Table III). All five species were exclusive to zone 6. This zone was characterized by few recedent species. The low presence of recedent species can be due to the inability of the psammophilous species to occupy the lagoon's muddy soil.

As regards to the seasonal abundances during the different periods of the year, a clear substitution of species can be observed (Table IV). Information on single species trends can also be drawn. For example, *Anthicus fenestratus* in spring (zones 1 and 2) and in summer (zones 2 and 3) belongs to the abundant category, whereas in autumn it belongs to the recedent one (zone 2) (Tables IV, V). *Atheta amicula* is instead abundant

Table III. – Abundance analysis in the six different zones. The species are classified as abundant (A ≥ 5 %), influent (2 ≤ A < 5 %) and recedent (A < 2 %). Zone 1 n=673, Zone 2 n=254, Zone 3 n=263, Zone 4 n=200, Zone 5 n=278, Zone 6 n=257, Zones 1-6 n=1925.

ZONE 1		
Abundant	*Phaleria provincialis*	39.4
	Phaleria bimaculata	11.7
	Anthicus fenestratus	11.0
Influent	*Hypocaccus dimidiatus*	2.8
	Brachytemnoides fihum	2.2
Recedent	*Eurynebria complanata*	1.8
	Trachyscelis aphodioides	
	Xanthomus pallidus	
	Tentyria grossa	1.5
	Atheta pertyi	1.0
	Cryptophagus fasciatus	0.9
	Hirticomus hispidus	0.7
	Erodius siculus	
	Pimelia bipunctata	
	Berginus tamarisci	0.4
	Anotylus inustus	0.3
	Anotylus sculpturatus	
	Atheta amicula	0.1
	Scarites buparius	
	Ochthebius mulleri	
	Quedius pallipes	
	Sepedophilus nigripennis	
	Atheta picipennis	
	Colotes punctatus	
	Halammobia pellucida	
	Psylliodes pallidipennis	
ZONE 2		
Abundant	*Anthicus fenestratus*	23.7
	Erodius siculus	9.1
	Scarites buparius	5.9
	Pimelia bipunctata	5.1
Influent	*Cryptophagus fasciatus*	4.3
	Halammobia pellucida	4.0
	Phaleria bimaculata	2.8
	Hirticomus hispidus	2.0
	Xanthomus pellucidus	
Recedent	*Atheta amicula*	1.6
	Tentyria grossa	
	Stenosis angustata	1.2
	Xanthomus pallidus	
	Harpalus melancholicus	0.8
	Anotylus inustus	
	Anotylus sculpturatus	
	Trachyscelis aphodioides	
	Psylliodes pallidipennis	
	Brachytemnoides fihum	
	Eurynebria complanata	0.4
	Calathus mollis	
	Hypocaccus dimidiatus	
	Atheta pertyi	
	Atheta picipennis	
	Colotes punctatus	
	Phaleria provincialis	
ZONE 3		
Abundant	*Atheta amicula*	15.9
	Erodius siculus	9.5
	Tentyria grossa	8.7
	Pimelia bipunctata	7.6
Influent	*Scarites buparius*	4.5
	Cryptophagus fasciatus	
	Anthicus fenestratus	
	Oedemera flavipes	4.2
Recedent	*Hirticomus hispidus*	2.7
	Anotylus inustus	1.5
	Atheta pertyi	
	Berginus tamarisci	
	Xanthomus pellucidus	
	Psylliodes pallidipennis	
	Otiorrhynchus juvencus	
	Anotylus sculpturatus	1.1
	Atheta picipennis	0.8
	Colotes punctatus	
	Stenosis angustata	
	Xanthomus pallidus	
	Ochthebius mulleri	0.4
	Sepedophilus nigripennis	
	Brachytemnoides fihum	
ZONE 4		
Abundant	*Atheta amicula*	19.1
	Calathus mollis	9.5
	Heterothops dissimilis	5.5
Influent	*Sepedophilus nigripennis*	4.0
	Anotylus sculpturatus	3.0
	Atheta picipennis	
	Cryptophagus fasciatus	2.5
	Berginus tamarisci	2.0
Recedent	*Psylliodes pallidipennis*	1.0
	Scarites buparius	0.5
	Atheta pertyi	
	Otiorrhynchus juvencus	
	Sitona cachectus	
ZONE 5		
Abundant	*Tentyria grossa*	16.8
	Pimelia bipunctata	
	Psylliodes pallidipennis	7.5
	Colotes punctatus	5.7
Influent	*Otiorrhynchus juvencus*	4.3
	Sitona variegatus	
	Stenosis angustata	3.9
	Harpalus melancholicus	3.6
	Sitona cachectus	
	Scarites buparius	2.9
Recedent	*Erodius siculus*	1.8
	Hirticomus hispidus	1.4
	Calathus mollis	1.1
	Anotylus sculpturatus	
	Sepedophilus nigripennis	
	Atheta pertyi	
	Atheta picipennis	
	Berginus tamarisci	
	Trachyscelis aphodioides	
	Oedemera flavipes	0.7
	Atheta amicula	0.4
	Xanthomus pellucidus	
ZONE 6		
Abundant	*Pogonus riparius*	5.4
	Ochthebius mulleri	
	Philonthus obtitus	
	Bembidion normannum	5.1
	Brachyglutis schueppeli	
Influent	*Quedius pallipes*	4.3
	Atheta pertyi	3.9
	Anotylus inustus	3.1
	Berginus tamarisci	2.7
	Atheta picipennis	2.3
Recedent	*Atheta amicula*	1.9
	Calathus mollis	0.8
	Anotylus sculpturatus	0.4
	Hirticomus hispidus	
ZONE 1–6		
Abundant	*Phaleria provincialis*	13.8
	Anthicus fenestratus	7.6
Influent	*Atheta amicula*	4.8
	Phaleria bimaculata	4.5
	Tentyria grossa	4.4
	Pimelia bipunctata	
	Erodius siculus	3.0
Recedent	*Scarites buparius*	1.9
	Cryptophagus fasciatus	1.8
	Psylliodes pallidipennis	1.6
	Atheta pertyi	1.4
	Calathus mollis	1.3
	Berginus tamarisci	1.1
	Hirticomus hispidus	
	Hypocaccus dimidiatus	1.0
	Atheta picipennis	
	Colotes punctatus	
	Anotylus sculpturatus	0.9
	Trachyscelis aphodioides	
	Xanthomus pallidus	
	Otiorrhynchus juvencus	
	Brachytemnoides fihum	
	Ochthebius mulleri	0.8
	Anotylus inustus	
	Stenosis angustata	
	Eurynebria complanata	0.7
	Bembidion normannum	
	Pogonus riparius	
	Philonthus obtitus	
	Sepedophilus nigripennis	
	Brachyglutis schueppeli	
	Oedemera flavipes	
	Harpalus melancholicus	0.6
	Heterothops dissimilis	
	Quedius pallipes	
	Halammobia pellucida	
	Sitona cachectus	
	Sitona variegatus	
	Xanthomus pellucidus	0.5

Table IV. – Abundance analysis in the four different seasons of the year (see Table II's legend for the species classification).

	Spring n=854		Summer n=673		Autumn n=257		Winter n=141	
Abundant	*Anthicus fenestratus*	12.3	*Phaleria provincialis*	35.1	*Psylliodes pallidipennis*	8.9	*Phaleria bimaculata*	5.7
	Atheta amicula	10.0	*Pimelia bipunctata*	7.3	*Cryptophagus fasciatus*	5.4	*Xanthomus pelucidus*	
	Tentyria grossa	5.5	*Phaleria bimaculata*	7.1				
			Anthicus fenestratus	5.9				
Influent	*Pimelia bipunctata*	3.6	*Tentyria grossa*	4.9	*Xanthomus pallidus*	4.3	*Sitona cachectus*	5.0
	Scarites buparius	3.5	*Erodius siculus*	4.5	*Bembidion normannum*	3.1	*Xanthomus pallidus*	4.3
	Phaleria bimaculata		*Colotes punctatus*	2.4	*Pogonus riparius*		*Otiorrhynchus juvencus*	
	Erodius siculus	3.3	*Hypocaccus dimidiatus*	2.2	*Atheta picipennis*		*Sitona variegatus*	
	Phaleria provincialis	3.0			*Eurynebria complanata*	2.7	*Calathus mollis*	3.5
	Berginus tamarisci	2.1			*Calathus mollis*		*Quedius pallipes*	
	Brachytemnoides filum				*Brachygluta schueppeli*		*Atheta picipennis*	2.8
	Atheta pertyi	2.0			*Quedius pallipes*	2.3	*Cryptophagus fasciatus*	
					Atheta pertyi		*Halammobia pelucida*	2.1
					Sitona variegatus		*Psylliodes pallidipennis*	
Recedent	*Anotylus sculpturatus*	1.9	*Harpalus melancholicus*	1.8	*Pimelia bipunctata*	1.9	*Bembidion normannum*	1.4
	Cryptophagus fasciatus		*Ochthebius mulleri*	1.6	*Anotylus inustus*	1.6	*Atheta amicula*	
	Hirticomus hispidus	1.8	*Stenosis angustata*	1.2	*Atheta amicula*		*Atheta pertyi*	
	Philonthus oblitus	1.6	*Oedemera flavipes*	1.0	*Tentyria grossa*		*Brachygluta schueppeli*	
	Anotylus inustus	1.4	*Hirticomus hispidus*	0.7	*Phaleria provincialis*		*Pogonus riparius*	0.7
	Calathus mollis	1.3	*Trachyscelis aphodioides*		*Otiorrhynchus juvencus*		*Ochthebius mulleri*	
	Sepedophilus nigripennis		*Halammobia pelucida*		*Sitona cachectus*		*Heterothops dissimilis*	
	Trachyscelis aphodioides	1.2	*Otiorrhynchus juvencus*		*Scarites buparius*	1.2	*Sepedophilus nigripennis*	
	Heterothops dissimilis	0.9	*Scarites buparius*	0.6	*Ochthebius mulleri*			
	Atheta picipennis	0.8	*Berginus tamarisci*	0.4	*Hirticomus hispidus*	0.8		
	Stenosis angustata		*Calathus mollis*	0.3	*Trachyscelis aphodioides*			
	Eurynebria complanata	0.7	*Heterothops dissimilis*	0.1	*Xanthomus pelucidus*			
	Oedemera flavipes		*Quedius pallipes*		*Anotylus sculpturatus*	0.4		
	Pogonus riparius	0.6	*Atheta amicula*		*Heterothops dissimilis*			
	Hypocaccus dimidiatus		*Atheta pertyi*		*Sepedophilus nigripennis*			
	Bembidion normannum	0.4	*Brachygluta schueppeli*		*Colotes punctatus*			
	Brachygluta schueppeli		*Psylliodes pallidipennis*		*Anthicus fenestratus*			
	Colotes punctatus				*Stenosis angustata*			
	Psylliodes pallidipennis				*Halammobia pelucida*			
	Halammobia pelucida	0.2						
	Otiorrhynchus juvencus							
	Ochthebius mulleri	0.1						

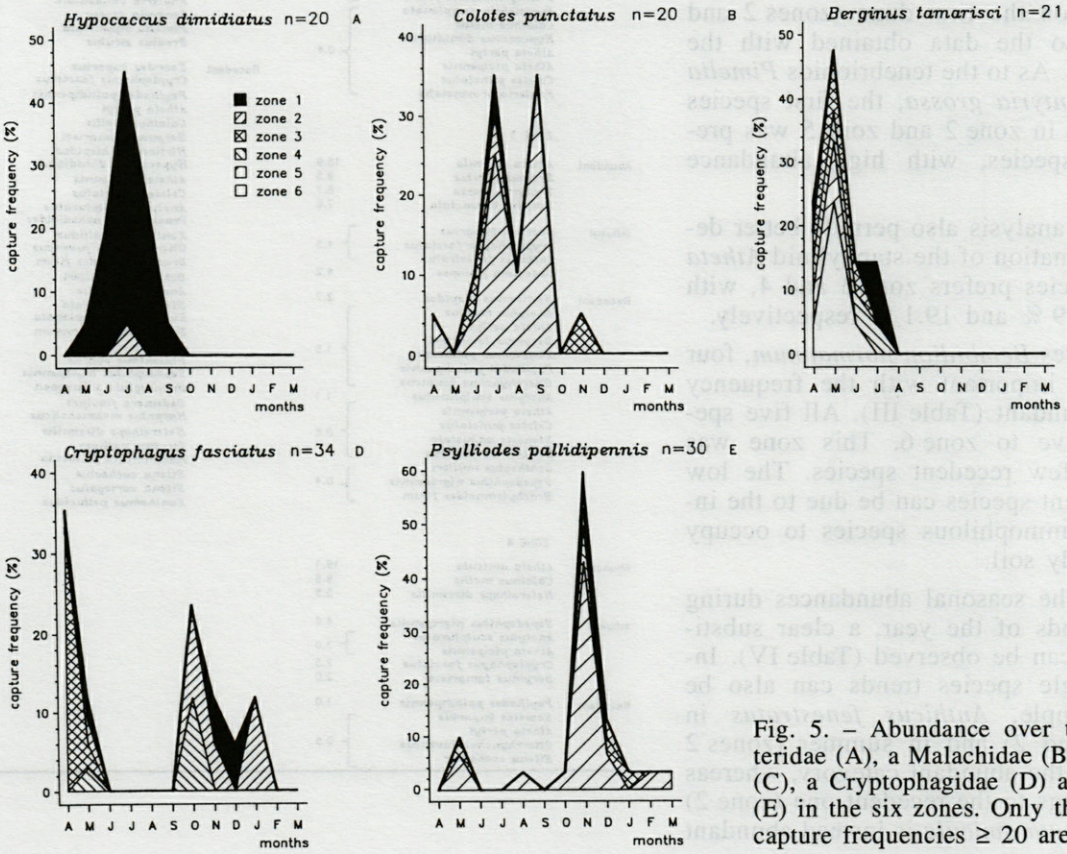


Fig. 5. – Abundance over the year of an Histeridae (A), a Malachidae (B), a Mycetophagidae (C), a Cryptophagidae (D) and a Chrysomelidae (E) in the six zones. Only the species with total capture frequencies ≥ 20 are considered.

only during spring (zones 3 and 4) and recedent in the other seasons.

The tenebrionids *Tentyria grossa* and *Pimelia bipunctata*, similar in zonation, exhibited maximum abundances in spring and summer respectively (Table IV). But the analysis of the zones individually indicates that in summer *T. grossa* was very abundant in zone 5, whereas in spring *P. bipunctata* was abundant in zone 3 and 5 (Table V).

The two species of the *Phaleria* genus exhibited similar trends in spring and summer, both being influent and abundant in these two seasons respectively. In autumn *Ph. provincialis* became recedent, whereas in winter *Ph. bimaculata* still belonged to the abundant category as did *Xanthomus pellucidus* (Table IV). Table V shows that both *Phaleria* species were abundant in zone 1 in spring and summer months.

Finally *Psylliodes pallidipennis* and *Cryptophagus fasciatus* were abundant in autumn, the former in zone 5, the latter in zones 2 and 4 (Table IV, V). In spring *C. fasciatus* was abundant in zone 3 (Table V).

c. Diversity indices

Analysing the beach-dune-lagoon system with the Fisher *et al.* (1943) diversity index, the α coefficient was quite similar in the different zones with the highest value in zone 6 (30.51) and the lowest in zone 5 (16.83) (Table VI). A higher value (58.04) was found for the entire system indicating a good species richness. From the confidence limits of α zone 5 and 6 are significantly different from one another, whereas this difference wasn't obtained with other comparisons.

For the entire beach-dune-lagoon system a value of 0.7556 (Table VI) was calculated for the community's evenness through Brillouin index. This value, quite far from the theoretical value of evenness (equal to 1), is instead closer to that expected (0.8584) for a community following Fisher logarithmic series. As regards the evenness in the single zones, the values are similar to the one obtained for the entire transect except for zones 1 and 6 with 0.5825 and 0.8904 respectively. Comparing these values with the dominance index shows the presence of dominant species in zone 1 whereas these are absent in zone 6. Consequently this implies a decrease or increase of the evenness index in the two zones respectively. Moreover a low dominance index (0.0455) was obtained for the entire beach-dune-lagoon system. This is due to the fact that the dominant species were not dominant in all zones and this is in accordance with the total evenness index. As to the evenness of the community in the different seasons, the summer season had the lowest value (0.6373) in comparison to the others (spring 0.7908, autumn 0.8994 and winter 0.9300). The evenness of the community, computed through the Shannon-Weaver index, resulted very similar to the one calculated with Brillouin's index (Table VI). Differences were found only at the third decimal figure. This indicates that our collection, even if finite, approximates quite well a theoretically infinite one.

Comparing (quantitatively and qualitatively) the zones with Renkonen's percentage similarity (Fig. 6), zones 2 and 3 had the most similar beetle fauna. Strong similarity was also found between zones 1 and 2, 3 and 4, 3 and 5. Zone 6 was very different in beetle fauna from the other zones in accordance with its characteristics, being clearly influenced by the lagoon's vicinity.

Renkonen's percentage similarity was used to calculate the β diversity along the sea-land axis. The β index was 0.5073 and its reciprocal (1.972) represents the distance that is needed so that the beetle community reduces itself to one half both qualitatively and quantitatively. So in our case proceeding from zone 1 to zone 3 the species and the specimens in common are reduced to one half. The data that permitted calculation of the β index were strictly correlated with one another and were highly significant (correlation coefficient $r = -0.9981$, F-ratio = 771.4725, $p = 0.0001$).

DISCUSSION

At Burano Colombini *et al.* (1991) have shown that in the single zones the tenebrionids and the staphylinids predominated numerically over the other Coleoptera families : the former in zones 1, 2 and 5, the latter in zone 3, 4 and 6.

The Staphylinidae family, even if more numerous in species, was second in number of specimens. From the zonation of the considered species a scant specialization to the single zones can be noted and generally each species can be found in most zones. In zones 3 and 4 *Atheta amicula* dominated and was numerically the most abundant species. All the other forms were present in low numbers and they reached their highest presence during spring months. The limited specialization to the single zones is also confirmed by the fact that *A. amicula* and *A. pertyi* were constant species only considering the six zones all together. Moreover, zones 3 and 4 show a fairly good percentage similarity, most probably because *A. amicula* was abundant in these zones being tied to the vegetation in common of the two zones. This generally confirms that for the *Atheta* and *Anotylus* genera our zonation scheme was inappropriate rather than an exploitation of the single zones differently over the seasons. On the other hand

Table V. – Abundance analysis (in percent) for each season of the year (Sp= spring, Su= summer, Au= autumn, Wi= winter) of each zone.

	ZONE 1				ZONE 2				ZONE 3				ZONE 4				ZONE 5				ZONE 6			
	Sp.	Su.	Au.	Wi.	Sp.	Su.	Au.	Wi.	Sp.	Su.	Au.	Wi.	Sp.	Su.	Au.	Wi.	Sp.	Su.	Au.	Wi.	Sp.	Su.	Au.	Wi.
n=	235	356	59	23	126	75	27	25	164	61	26	13	132	21	28	18	79	115	58	27	118	45	59	35
Eurynebria complanata	2.6	–	10.2	–	–	–	3.7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Scarites buparius	0.4	–	–	–	9.5	2.7	3.7	–	6.1	1.6	3.8	–	0.8	–	–	–	7.6	0.9	1.7	–	–	–	–	–
Bembidion normannum	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2.5	–	13.6	5.7
Pogonus riparius	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	4.2	–	13.6	2.9
Harpalus melancholicus	–	–	–	–	–	2.7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	8.7	–	–	–	–	–	–
Calathus mollis	–	–	–	–	–	–	–	4.0	–	–	–	–	6.8	9.5	17.9	16.7	–	–	3.4	3.7	1.7	–	–	–
Ochthebius mulleri	–	0.3	–	–	–	–	–	–	–	1.6	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.8	20.0	5.1	2.9
Hypocaccus dimidiatus	2.1	3.9	–	–	–	1.3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Anotylus inustus	0.9	–	–	–	1.6	–	–	–	–	–	15.4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	6.8	–	–	–
Anotylus sculpturatus	0.9	–	–	–	1.6	–	–	–	1.8	–	–	–	4.5	–	–	–	2.5	–	1.7	–	0.8	–	–	–
Philonthus oblitus	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	11.9	–	–	–
Heterothops dissimilis	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Quedius pallipes	–	–	–	4.3	–	–	–	–	–	–	–	–	6.1	4.8	3.6	5.6	–	–	–	–	–	2.2	10.2	11.4
Sepedophilus nigripennis	0.4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3.8	–	6.1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Atheta amicula	0.4	–	1.7	–	1.6	–	7.4	–	24.4	–	–	15.4	28.8	–	–	–	2.5	–	–	3.7	–	–	–	–
Atheta pertyi	1.7	0.3	1.7	4.3	0.8	–	–	–	1.8	–	–	7.7	0.8	–	–	–	–	0.9	–	–	3.4	–	1.7	–
Atheta picipennis	–	–	–	4.3	0.8	–	–	–	0.6	–	–	7.7	3	–	3.6	5.6	2.5	–	1.7	–	5.1	–	6.8	–
Brachygluta schueppeli	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1.3	–	1.7	3.7	–	–	10.2	–
Colotes punctatus	–	0.3	–	–	–	1.3	–	–	0.6	–	3.8	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2.5	2.2	11.9	5.7
Cryptophagus fasciatus	0.9	–	6.8	–	0.8	–	22.2	16.0	7.3	–	–	–	0.8	–	14.3	–	2.5	12.2	–	–	–	–	–	–
Berginus tamarisci	0.4	0.6	–	–	–	–	–	–	2.4	–	–	–	2.3	4.8	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Oedemera flavipes	–	–	–	–	–	–	–	–	3.0	9.8	–	–	–	–	–	–	3.8	–	–	–	5.9	–	–	–
Anthicus fenestratus	27.2	2.8	–	–	30.2	28.0	3.7	–	1.8	14.8	–	–	–	–	–	–	1.3	0.9	–	–	–	–	–	–
Hirticomus hispidus	2.1	–	–	–	3.2	1.3	–	–	3.0	3.3	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Erodius siculus	1.7	0.3	–	–	7.1	18.7	–	–	6.7	23	–	–	–	–	–	–	1.3	0.9	3.4	–	–	2.2	–	–
Tentyria grossa	3.8	0.3	–	–	3.2	–	–	–	10.4	9.8	–	–	–	–	–	–	5.1	0.9	–	–	–	–	–	–
Stenosis angustata	–	–	–	–	–	4.0	–	–	1.2	–	–	–	–	–	–	–	21.5	22.6	6.9	–	–	–	–	–
Pimelia bipunctata	1.3	0.6	–	–	4.0	9.3	3.7	–	7.3	8.2	11.5	–	–	–	–	–	6.3	4.3	1.7	–	–	–	–	–
Trachyscelis aphodioides	3.4	1.1	–	–	1.6	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	13.9	30.4	1.7	–	–	–	–	–
Halammobia pellucida	–	0.3	–	–	1.6	5.3	3.7	12.0	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.9	3.4	–	–	–	–	–
Phaleria bimaculata	11.5	13.2	–	21.7	2.4	1.3	–	12.0	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Phaleria provincialis	11.1	66.3	5.1	–	–	–	3.7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Xanthomus pallidus	–	–	15.3	13.0	–	–	3.7	8.0	–	–	3.8	7.7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Xanthomus pellucidus	–	–	–	–	–	–	3.7	16.0	–	–	3.8	23.1	–	–	–	–	–	–	–	3.7	–	–	–	–
Psylliodes pallidipennis	–	–	1.7	–	–	–	7.4	–	0.6	–	7.7	7.7	–	–	7.1	–	2.5	0.9	27.6	7.4	–	–	–	–
Otiorrhynchus juvencus	–	–	–	–	–	–	–	–	1.2	1.6	–	7.7	–	4.8	–	–	–	2.6	6.9	18.5	–	–	–	–
Sitona cachectus	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3.6	–	–	–	5.2	25.9	–	–	–	–
Sitona variegatus	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	10.3	22.2	–	–	–	–
Brachytemnoides fikum	6.4	–	–	–	1.6	–	–	–	0.6	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

there are some species exclusive to particular habitats. *Heterothops dissimilis* and *Philonthus oblitus*, captured respectively in the retrodunal areas and along the lagoon banks, are good examples (Colombini *et al.*, 1991). Other riparian species such as *Quedius pallipes* typical of zone 6 are probably tied to certain humidity characteristics and for this reason, through flight, this species can sporadically reach the eulittoral.

Considering the Staphylinidae family, the species richness found at Burano is high in comparison to other similar localities found along the Mediterranean (Binaghi, 1964 ; Ponel, 1983) or along the Atlantic coast of Europe (Caussanel, 1965, 1970 ; Serrano, 1987). If comparison is made with a tropical sandy beach of southern Somalia (Chelazzi *et al.*, 1983) Burano's staphylinids are relatively poor in specimens. In fact, the Staphylinidae were the most numerous Coleoptera family in Somalia both in species and in specimens, even if the analysed transect was limited to the first retrodune. This difference is probably due to the enormous amount of wrack debris (Potamogetonacae family) that can be found on a tropical sandy beach. These debris attract a conspicuous number of invertebrates that represent the main food resource of this predator family (Moore & Legner, 1976).

At Burano the Tenebrionidae family was numerically the most abundant with presences concentrated during the summer months (Colombini *et al.*, 1991). This family was absent in zones 4 and 6 thanks to the species' marked psammophilous characteristics and the high tendency of the diurnal species to be thermophile. In fact zones 4 and 6 present a vegetation cover that determines cooler climatic conditions of the substrate differring conspicuously from the other zones (Chelazzi *et al.*, 1990). Also the consistency of the substrate is considerably different because of the thick leaf litter in zone 4 and the continuous submersions caused by the lagoon waters in zone 6.

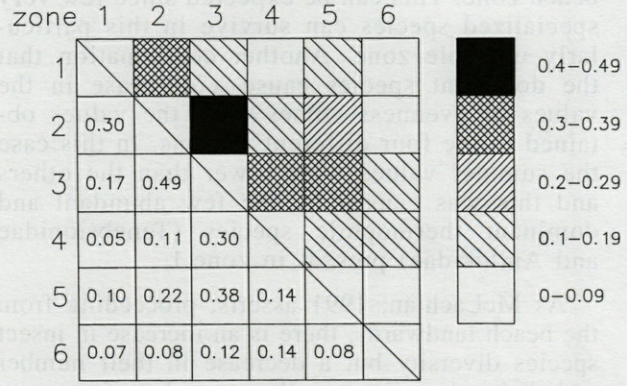


Fig. 6. – Percentage similarities between the six different zones.

The Tenebrionidae from Burano can be subdivided into two groups according to their surface activity (Colombini *et al.*, in press) : diurnal and nocturnal species. The diurnal species, generally pigmented, have a more landward zonation in comparison to the nocturnal ones and present maximum capture frequencies in zones 3 and 5. The highest mean temperature of the substrate were registered in these two zones (Chelazzi *et al.*, 1990). *P. bipunctata* and *T. grossa* were gathered more or less in the same quantities and their zonation was almost the same. In fact, both species were constant and abundant in zones 3 and 5. The similarity of zones 3 and 5 obtained through Renkonen's percentage similarity was mainly due to the presence of these Tenebrionid beetles. Further, the annual trend is similar, but, from the abundance analysis, these species were abundant in different seasons of the year. The seasonal shift between the two species can be important to reduce interspecific competition since they occupy the same microhabitat. Moreover the thermophile characteristic of the diurnal tenebrionids such as *E. siculus*, *P. bipunctata* and *T. grossa* is confirmed by the sudden decrease in capture frequencies during the month of June when unusual climatic conditions were registered during the 3 days of field research (12 mm of rain, high relative humidities etc.) (Chelazzi *et al.*, 1990). Preferences for high temperatures are also confirmed by our laboratory experiments where *P. bipunctata* and *T. grossa* had mean temperature preferences of 33.8 °C and 30.5 °C respectively.

The nocturnal tenebrionid species are all scarcely pigmented and inhabit exclusively the

Table VI. – Fisher's *et al.* (1943) diversity indices (α) in the entire beach-dune system (total) and in the six different zones. The confidence limits (conf. lim.) of α are indicated. To analyse the evenness of the community, the Shannon-Weaver (1949) index is calculated and compared to Brillouin (1962) index. For both indices the maximum value is computed. The latter are both used to obtain the evenness of the community through Pielou (1978). Simpson's (1949) dominance index is also presented.

index	total	zone 1	zone 2	zone 3	zone 4	zone 5	zone 6
Fisher et al.	58.04	22.94	23.54	21.05	24.81	16.83	30.51
conf. lim. Fisher	5.69	3.37	4.61	4.13	7.29	3.30	8.97
Shannon	3.9772	2.5436	3.0674	3.1757	3.1596	2.9797	3.6533
Brillouin	3.8095	2.3841	2.7572	2.8888	2.7974	2.7354	3.2695
Shannon max	5.2933	4.3438	4.0073	3.9703	3.9318	3.8501	4.1431
Brillouin max	5.0415	4.0929	3.6154	3.5924	3.4810	3.5262	3.6721
Pielou–Shannon	0.7514	0.5856	0.7654	0.7999	0.8036	0.7739	0.8818
Pielou–Brillouin	0.7556	0.5825	0.7626	0.8042	0.8036	0.7758	0.8904
Simpson	0.0455	0.2059	0.0990	0.0673	0.0772	0.0857	0.0318

eulittoral, as is the case of *Ph. provincialis* a constant and abundant species. Other species, like *Ph. bimaculata* and *X. pallidus*, occupy the eulittoral but partially also the supralittoral.

A peculiar characteristic of Burano is the presence of two different species of the *Phaleria* genus. According to Canzoneri (1968) the peculiarity is due to the coexistence of two forms, one (*Ph. provincialis*) of Tyrrhenian origins and the other (*Ph. bimaculata*) of East Mediterranean origins. This author believes that the spatial subdivision of the species is principally due to ecological factors, such as sand size. This hypothesis was also suggested by Coineau *et al.* (1982) for other tenebrionids species in the dunes of the Namib desert. At Burano spatial overlap was observed for the two *Phaleria* species, which were active in zone 1 in the same months. A difference between the two *Phaleria* species was found in the total number of captured specimens. *Ph. provincialis* was captured in quantities three times those of *Ph. bimaculata*. Another difference was found in the annual frequencies in which *Ph. bimaculata* was captured also during the winter months, while *Ph. provincialis* showed a different trend. This points out a certain preference of *Ph. bimaculata* for colder temperatures, fact that is also confirmed by the more landward zonation where the species takes cover at the base of the first pioneer plants. Our laboratory experiments show that *P. bimaculata* prefers lower temperatures if compared to *Ph. provincialis*.

Like the Tenebrionidae, the anthicid *Anthicus fenestratus* can be considered a thermophile diurnal species because it was abundant both during spring and summer months. Moreover, the relatively high percentage similarity obtained comparing zones 1 and 2 is principally due to the presence of this psammophilous species that resulted abundant in both zones. Like other species, during the summer months *A. fenestratus* tends to abandon the eulittoral devoid of vegetation cover and moves landwards towards the dune where more suitable sand temperatures and probably food can be found under the first pioneer plants.

As regards the carabid, *Scarites buparius*, which is notoriously nocturnal, this psammophilous species presents a distribution similar to the one obtained for the diurnal tenebrionids. *S. buparius* (together with *E. siculus*, *P. bipunctata*, *A. fenestratus* and *C. fasciatus*) contributes to the high percentage similarity values obtained between zones 2 and 3 and between zones 3 and 5 (together with *P. bipunctata* and *T. grossa*). Differently to other psammophilous species, *S. buparius* presents a high plasticity, being able to exploit different areas (cultivated retrodunal fields) and consequently is better off than for example *S. laevigatus*, exclusively an eulittoral species.

Apart from some predators of the Staphylinidae and Carabidae families most of the species present at Burano are omnivorous or herbivorous scavengers. Consequently, together with the amphipod *Talitrus saltator* (Montagu, 1808) and the Isopod *Tylos europaeus* Arcangeli, 1938, the Tenebrionidae of the *Phaleria* genus represent one of the major consumers of the wrack debris of the eulittoral. Chelazzi *et al.* (1983) have shown how different species of Staphylinidae, inhabiting a tropical sandy shore of Somalia and competing for food and space, could coexist in the same habitat. In fact, for the most abundant species the authors have demonstrated that the distances in zonation between synchronous species are greater than those between temporally shifted species and vice-versa. At Burano a similar trend was not found for the two *Phaleria* species that apparently exploit the same food resources in the same beach. Probably other ecological constraints, such as different diets, might be able to explain this interspecific coexistence.

Finally the high diversity index (Fisher *et al.*, 1943) indicates that the beach-dune-lagoon system of Burano has a high biodiversity (high α value) that testifies a good habitat quality.

Moreover, considering the evenness of the community (calculated with Brillouin) in the entire beach-dune-lagoon system, the resulting value differs considerably from the theoretical value of 1. This type of value mustn't be considered weak, as Ponel (1983) asserts, because in a natural community species will never be equally distributed ; a distribution following a logarithmic series is more likely. The theoretical value calculated from a logarithmic series differs only by 0.1 from our resulting value indicating a good approximation to this kind of mathematical series. Only the eulittoral presents a low value of evenness and this is probably caused by the presence of the few dominant species that inhabit this beach zone. This can be expected since few very specialized species can survive in this particularly unstable zone. Another confirmation that the dominant species cause a decrease in the values of evenness comes from the values obtained in the four different seasons. In this case the summer values were lower than the others and this was caused by the few abundant and dominant thermophile species (Tenebrionidae and Anthicidae) present in zone 1.

As McLachlan, 1991 asserts, proceeding from the beach landwards, there is an increase in insect species diversity but a decrease in their number and their adaptations to the coastal environment. On the whole our data that consider only the Coleoptera confirm this statement. In fact the sea-

ward zones (zones 1-2) have the higher number of specimens and the lower number of species as regards to the landward zones (zones 3-6). Moreover considering the ratio between the number of specimens and species of the seaward zones in comparison to those of the landward ones the resulting value is always higher. This high value is mainly due to the dominant species such as the two *Phaleria* species and *A. fenestratus*.

Finally all the indices used to evaluate the beach-dune-lagoon system indicate that Burano is a well organized stable environment with a fairly good richness in species.

ACKNOWLEDGEMENTS – We thank the World Wildlife Fund of Italy for having given us the opportunity to work in the oasis of Burano.

REFERENCES

ANGELIER E., 1950. Recherches sur la faune des sables littoraux Méditerranéens.*Vie Milieu* **1** (2) : 185-190.

BIGOT L., 1970. Contribution à l'étude écologique des peuplements halophiles de la région de Tuléar (Madagascar). II.– La plage et le cordon dunaire. *Annls. Univ. Madagascar* **7** : 159-163.

BIGOT L. and P. BODOT, 1973a. Contribution à l'étude biocoenotique de la garrigue à *Quercus coccifera*. I– Étude descriptive de l'habitat et de la faune des invertébrés inventoriés. *Vie Milieu* **23** : 15-43.

BIGOT L. and P. BODOT, 1973b. Contribution à l'étude biocoenotique de la garrigue à *Quercus coccifera*. II– Composition biotique du peuplement des invertébrés. *Vie Milieu* **23** : 229-249.

BIGOT L. and P. BODOT, 1973c. Contribution à l'étude biocoenotique de la garrigue à *Quercus coccifera*. III– Dynamique de la zoocoenose d'invertébrés. *Vie Milieu* **23** : 251-267.

BIGOT L. and G. GAUTIER, 1982. La communauté des arthropodes des rives de Ouvèze (Vaucluse). *Ecologia Mediterranea* **8** (4) : 11-36.

BIGOT L., J. PICARD and M.L. ROMAN, 1982. Contribution à l'étude des peuplements des invertébrés des milieux extrêmes. 1) La plage et les dunes vives de l'Espiguette (Grau-du-Roi, Gard). *Ecologia Mediterranea* **8** (3) : 3-29.

BINAGHI G., 1964. Saggio sulla distribuzione della coleotterofauna sabulicola in un tratto di spiaggia laziale (Fregene – Roma). *Annali Mus. civ. Stor. nat. Giacomo Doria*, **74** : 213-222.

BROWN A.C., 1971. The ecology of the sandy beaches of the Cape Peninsula South Africa. Part I : Introduction. *Trans. R. Soc. S. Afr.*, **39** (3) : 247-279.

BROWN A.C. and A. McLACHLAN, 1990. Ecology of sandy shores. Elsevier, Amsterdam, pp. XII + 328.

BRILLOUIN L., 1962. Science and Information Theory. 2nd ed. Academic Press, New York.

CALLAN E. McC., 1964. Ecology of sand dunes with special reference to the insect communities. *Ecol. Stud. S. Afr.* **14** : 174-185.

CANZONERI S., 1968. Materiali per una monografia delle *Phaleria* del sottogenere *Phaleria* Latreille. XX Contributo alla conoscenza dei Coleoptera Tenebrionidae. *Memorie Soc. ent. it. Genova*, **47** : 117-167.

CAUSSANEL C., 1965. Recherches préliminaires sur le peuplement de Coléoptères d'une plage sableuse atlantique. *Annls. Soc. ent. Fr. (N.S.)* **1** (1) : 197-248.

CAUSSANEL C., 1970. Contribution à l'étude du peuplement d'une plage et d'une dune landaise. *Vie Milieu* **21** : 59-104.

CHELAZZI G., L. CHELAZZI and S. FOCARDI, 1983. Dynamic zonation of staphylinoid beetles (Coleoptera, Staphylinoidea) on a sandy beach in East Africa. *In* Sandy beaches as ecosystems. Edited by A. McLachlan & T. Erasmus, The Hague, W. Junk Publishers, 405-412.

CHELAZZI L., I. COLOMBINI, G. BERTIN, A. CIANFANELLI, M. FALLACI, E. LUCARELLI and A. MASCAGNI, 1990. Gli artropodi del tombolo antistante la Laguna di Burano (GR) : ambiente, microclima e primi dati sul popolamento animale. *Redia* **73** : 307-345.

COLOMBINI I., L. CHELAZZI, M. FALLACI, E. LUCARELLI and A. MASCAGNI, 1991. La coleotterofauna del tombolo antistante la Laguna di Burano (GR) : dinamica di popolazione e zonazione delle cinque famiglie più numerose. *Redia* **74** : 87-109.

COLOMBINI I., L. CHELAZZI, M. FALLACI and L. PALESSE.Zonation and surface activity in some tenebrionid beetles living on a Mediterranean sandy beach. *J. Arid Env.* (in press).

COINEAU Y., N. LANCASTER, R. PRODON and M.K.SEELY, 1982. Burrowing habits and substrate selection in ultrapsammophilous tenebrionid beetles of the Namib desert. *Vie Milieu* **32** (2) : 125-131.

CZEKANOWSKI J., 1913. Zarys Metod Statystycnck. Warsaw : E. Wendego.

FISHER R.A., A.S. CORBET and C.B. WILLIAMS, 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.* **12** : 42-58.

GEPPETTI L. and P. TONGIORGI, 1967. Ricerche ecologiche sugli Artropodi di una spiaggia sabbiosa del litorale tirrenico. II– Le migrazioni di *Talitrus saltator* (Montagu) (Crustacea, Amphipoda). *Redia* **50** : 309-336.

GRIFFITHS C.L., J.M.E. STENTON-DOZEY and K. KOOP, 1983. Kelp wrack and the flow of energy through a sandy beach ecosystem. *In* Sandy beaches as ecosystems. Edited by A. McLachlan & T. Erasmus, The Hague, W. Junk Publishers, 547-556.

KEMPTON R.A. and L.R. TAYLOR, 1974. Log-series and log-normal parameters as diversity discriminants for the Lepidoptera. *J. Anim. Ecol.* **43** : 381-399.

KROGERUS R., 1932. Über die Ökologie und Verbreitung der Arthropoden der Triebsandgebiete an den Küsten Finnlands. *Acta zool. fenn.*, **12** : 1-310.

LEWIS T. and L.R. TAYLOR, 1967. Introduction to experimental ecology. Academic Press Inc., London, p. XI + 401.

LUCARELLI E., L. CHELAZZI, I. COLOMBINI, M. FALLACI and A. MASCAGNI, 1993. La coleotterofauna del tombolo antistante la Laguna di Burano (GR) : lista e zonazioni delle specie raccolte durante un intero anno di campionamenti. *Boll. Ass. Romana Entomol* **47** (1992) : 7-34.

McLACHLAN A., 1991. Ecology of coastal dune fauna. *J. arid Environ.* **21** : 229-243.

MOORE I. and E.F. LEGNER, 1976. Intertidal rove beetles (Coleoptera : Staphylinidae). *In* Marine insects. Edited by L. Cheng, North-Holland Publishing Company, Amsterdam, 521-551.

PARDI L., A. ERCOLINI and F. FERRARA, 1974. Ritmo di attività e migrazioni di un Crostaceo Anfipodo (*Talorchestia martensii* Weber) sul litorale della Somalia. *Atti Accad. naz. Lincei Rc. (Classe Sci.fis. mat. nat.)* (8) **55** : 609-623.

PIELOU E.C., 1978. Population and community ecology : Principles and Methods. Gordan and Breach Science Publishers, New York, pp. VI + 424.

PONEL P., 1983. Contribution à la connaissance de la communauté des Arthropodes psammophiles de l'isthme de Giens. *Trav. Sci. Parc nation. Port-Cros*, **9** : 149-182.

RENKONEN O., 1938. Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. *An. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo* **6** : 1-231.

RONCHETTI L., I. COLOMBINI and L. CHELAZZI, 1986. Researches on the coast of Somalia. The shore and the dune of Sar Uanle. 40. Anthicidae (Coleoptera). *Monitore zool. ital. (N.S.), Suppl.* **21** (10) : 169-184.

SCAPINI F., L. CHELAZZI, I. COLOMBINI and M. FALLACI, 1992. Surface activity, zonation and migrations of *Talitrus saltator* on a Mediterranean beach. *Mar. Biol.* **112** : 573-581.

SERRANO A.R.M., 1987. Contribuiçâo para o conhecimento dos Coleópteros (Insecta, Coleoptera) da praia e das dunas de vila real de St. António-Monte Gordo. *Arq. Mus. Bocage Ser. A*, **3** (11) : 197-220.

SHANNON C.E. and W. WEAVER, 1949. The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana.

SIMPSON E.H., 1949. Measurement of diversity. *Nature* **163** : 688.

SORENSEN T.A., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of vegetation on Danish commons. *K. dan Vidensk. Selsk. Biol. Skr.*, **5** : 1-34.

STENTON-DOZEY J.M.E. and C.L. GRIFFITHS, 1983. The fauna associated with kelp stranded on a sandy beach. *In* Sandy beaches as ecosystems. Edited by A. McLachlan & T. Erasmus, The Hague, W. Junk Publisher, 557-568.

TAYLOR L.R., R.A. KEMPTON and I.P. WOIWOD, 1976. Diversity statistics and the log-series model. *J. Anim. Ecol.* **45** (1) : 255-272.

TONGIORGI P., 1963. Ricerche ecologiche sugli Artropodi di una spiaggia sabbiosa del litorale tirrenico. I– Caratteristiche generali dell'ambiente e metodi di studio. *Redia* **48** : 165-177.

TONGIORGI P., 1967. Migrazioni e ritmo di attività locomotoria in alcune specie di Artropodi litorali. *Boll. Zool.* **34** : 176.

TONGIORGI P., 1969. Ricerche ecologiche sugli Artropodi di una spiaggia sabbiosa del litorale tirrenico. III – Migrazioni e ritmo di attività locomotoria nell'Isopode *Tylos latreilli* (Aud. & Sav.) e nei Tenebrionidi *Phaleria provincialis* Fauv. e *Halammobia pellucida* Herbst. *Redia* **51** : 1-19.

VAN HEERDT P.F. and K.U. KRAMER, 1952. Observations biocénotiques dans la garrique près de Banyuls-sur-Mer et dans la région des dunes de l'étang du Canet près de Saint-Cyprien (Pyrénées-Orientales). *Vie Milieu* **3** : 349-369.

VAN HEERDT P.F. and M.F. MORZER-BRUYNS, 1960. A biocenological investigation in the yellow dune region of Terschelling. *Tijdschr. Entomol.* **103** : 225-275.

VERDIER P. and P. QUEZEL, 1951. Les populations de Carabiques dans la région du littorale Languedocienne. Leurs rapports avec le sol et sa couverture végétale. *Vie Milieu* **2** : 69-94.

WHITTAKER R.H., 1972. Evolution and measurement of species diversity. *In* Origin and measurement of diversity. Summer Institute in Systematics V, Smithsonian Institution, Washinton.

WOLDA H., 1981. Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia* (Berl), **50** : 296-302.

Reçu le 16 novembre 1992 ; received November 16, 1992
Accepté le 27 avril 1993 ; accepted April 27, 1993

VIE MILIEU, 1994, 44 (3/4) : 257-266

PHYTOPLANKTON PRODUCTIVITY AND SUBMERGED MACROPHYTE BIOMASS VARIATION IN A TROPICAL COASTAL LAGOON WITH GROUNDWATER DISCHARGE

J.A. HERRERA-SILVEIRA

Centro de Investigación y Estudios Avanzados del I.P.N., U. Mérida. A.P. 73 Cordemex Mérida, Yucatan, México, and Biologia-Uady. P. 4-116, Mérida, Yucatan, México

PHYTOPLANKTON
MACROPHYTES
PRODUCTION
VARIATION SAISONNIÈRE
LAGUNE COTIÈRE

RÉSUMÉ – La production primaire du phytoplancton et la biomasse des macrophytes ont été mesurées dans la lagune de Celestun (dans le Yucatan, au Mexique) tous les mois pendant un an. La concentration de la chlorophylle «a» du phytoplancton varie entre 0,88 et 30,2 mg.m^{-3}. La production totale du phytoplancton est de 200 gC m^{-2}.année. La productivité du phytoplancton et la concentration de chlorophylle présentent des variations saisonnières parallèles sans rapport avec les variations de salinité. La communauté de macrophytes est représentée par *Chara fibrosa* et *Batophora oerstedi* dans la zone interne de la lagune et par *Halodule wrightii* et *Chaetomorpha linum* dans les zones du centre et à proximité de la mer. La biomasse totale des macrophytes varie de 124 à 745 g poids sec.m^{-2}. Deux pics de biomasse correspondant à différentes espèces s'observent pendant l'année. Le premier, en août, est principalement dû à *Halodule wrigtii*, et le second, en janvier, à *Chara fibrosa*. On distingue deux types de facteurs influant sur la succession saisonnière de la production primaire : l'interaction entre les espèces et l'association entre les cycles vitaux des espèces et les facteurs environnementaux externes et internes à la lagune.

PHYTOPLANKTON
MACROPHYTES
PRODUCTION
SEASONAL CHANGES
COASTAL LAGOON

ABSTRACT – Phytoplankton production and submerged macrophyte biomass were measured monthly during 1987-1988 in Celestun, a coastal lagoon with groundwater discharge bordering the southern Gulf of Mexico. Various standard techniques were used including oxygen, chlorophyll-*a* and harvest methods. Chlorophyll-*a* values ranged from 0.88 to 30.2 mg m^{-3}. Total phytoplankton prodution was 200 gC m^{-2} yr^{-1}. The highest values of phytoplankton productivity and chlorophyll-*a* occurred during rainy with a secondary peak in the nortes season. There was no relationship with salinity variations. The submerged macrophytes community was represented by *Chara fibrosa, Batophora oerstedi* in the inner zone and *Halodule wrightii* and *Chaetomorpha linum* in the middle and seaward zones. The total biomass of macrophytes ranged from 124 to 745 g dry wt m^{-2} and there were two distinct biomass peaks represented by different species. the first in August was mainly due to *Halodule wrightii* (614 g dry wt m^{-2}) and the second in January to *Chara fibrosa* (349 g dry wt m^{-2}). There were two scales of factors operating to make possible the seasonal succession of primary producers : Firstly the interaction between species and secondly the coupling between life cycles of the species, external and internal factors.

INTRODUCTION

Coastal lagoons are a dominant geomorphological feature in the neritic environments of the tropics and subtropics and have been recognized as ecosystems with high organic primary production (Qasim *et al.*, 1969 ; Nixon, 1982 ; Boynton *et al.*, 1983 ; Roman *et al.*, 1983). The high primary and secondary production of these ecosystems is partly due to the presence of different groups of primary producer (Rojas-Galaviz *et al.*, 1992). However, the relative contribution of specific primary producer groups to total production cant be generalized, because it depends on internal factors such as life cycle, mineral requeriments, competence and external factors such as water turnover, wind stress, nutrient availability (Phillips and McRoy, 1990).

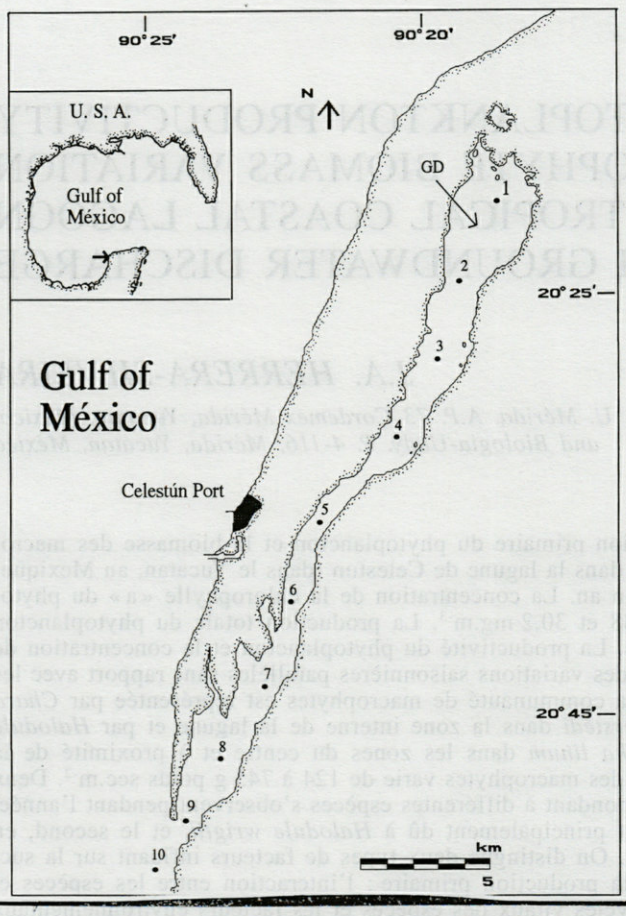


Fig. 1. – Location of the Celestun Lagoon, sampling sites and groundwater discharge (GD).

Coastal lagoons are a common feature of the Mexican coasts. One third of the coast-line is occupied by 125 coastal lagoons (Lankford, 1977). Of this number, the coastal lagoons with high river discharge, on the Pacific and Gulf of Mexico coasts, have received considerable attention (Mee, 1977; Arenas, 1979; Flores-Verdugo, 1988; Sandoval-Rojo *et al.*, 1988; Madden and Day, 1992; Rojas-Galaviz *et al.*, 1992). However, there is little information about primary production in coastal lagoons with groundwater discharge and the factors which regulate the productivity in these lagoons. Tropical lagoons with groundwater discharges are relatively common in areas with karstic soils, occurring along the north of Yucatan Peninsula, Hawaii and Australia (Lankford, 1977; Bienfang, 1980; Johannes and Hearn, 1985).

The objective of this study was to determine spatial and temporal patterns of phytoplankton production and submerged macrophytes biomass change in a coastal lagoon with high groundwater discharge, and to relate these patterns to such factors as rainfall, temperature, and weather events. An additional objective was to relate this information to management of these ecosystems.

STUDY AREA

Celestun is a long (21.2 km), narrow (0.5-2.4 km), shallow (0.5-3 m) coastal lagoon located parallel to the coast-line on the western shore of the Yucatan Peninsula, Mexico (20°45'N; 90°15'W, Fig. 1). The communication with the sea is through a single 410 m wide inlet. The bottom is flat and the tidal channel, the major topographic characteristic, is about 20-50 m wide and extends from the mouth of the lagoon to approximately the middle part of the lagoon. The soil in the region is karstic and highly permeable and there are no rivers. Freshwater input to the lagoon occurs mostly as groundwater discharge (GD) via springs, which are located in the northern part of the lagoon. The weather in the region is hot semi-arid, with an annual mean temperature of 26.2°C, varying from 20°C in January to 35°C in May. The mean annual rainfall is 760 mm (S.A.R.H., 1989). In this zone, there are two main seasons, the dry season with low rainfall (March-May, 0-50 mm), and the rainy season (June-October) with high rainfall (> 500 mm). Futhermore in this part of the Gulf of Mexico the period from November to February is known locally as the "nortes" season and is characterized by strong winds (> 80 km.h^{-1}) little rainfall (20-60 mm) and low temperatures (< 22°C), which occur during frontal passages from the North (S.A.R.H., 1989) (Fig. 2). The shores of the lagoon are covered by mangrove vegetation (*Rhizophora mangle, Avicenia germinans, Langucularia racemosa* and *Conocarpus erectus*). Macrophyte vegetation is principally composed by three species of macroalgae *Chara fibrosa, Batophora oerstedi, Chaetomorpha linum* and the shoal grass *Halodule wrightii.*

MATERIALS AND METHODS

Montly surveys were carried out for one year, at ten stations located along the length of the lagoon (Fig. 1). At each station, water level, Secchi disk depth and temperature were measured. Plankton production was measured monthly at each station using triplicate light-dark oxygen bottles (Vollenweider, 1974; Strickland and Parsons, 1972). Incubations lasted four hours at 0.5 Secchi depth. Oxygen concentrations were measured using the Winkler technique. Hourly rates of aquatic primary production were converted to daily rates by multiplying by 8.6 to account for lower light levels in the morning and evening (Randal and Day, 1987; Flores-Verdugo *et al.*, 1988; Sandoval-Rojo *et al.*, 1988; Flores-Verdugo *et al.*, 1990). Hourly respiration rates were converted to daily rates multiplying by 24. Areal water column productivity was estimated using the Vollenweider (1974) relation. The P/R ratio of

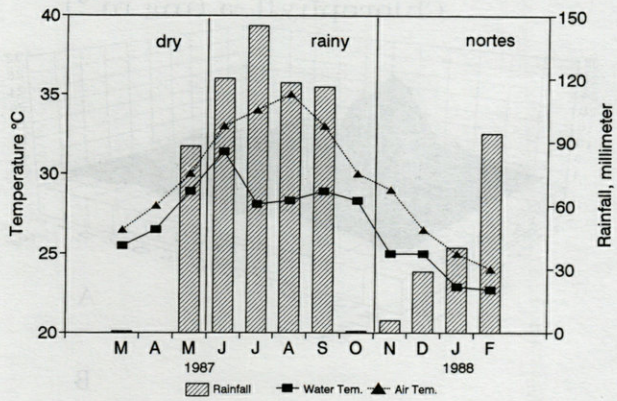


Fig. 2. – Monthly variation of air and water temperature and rainfall during the study period.

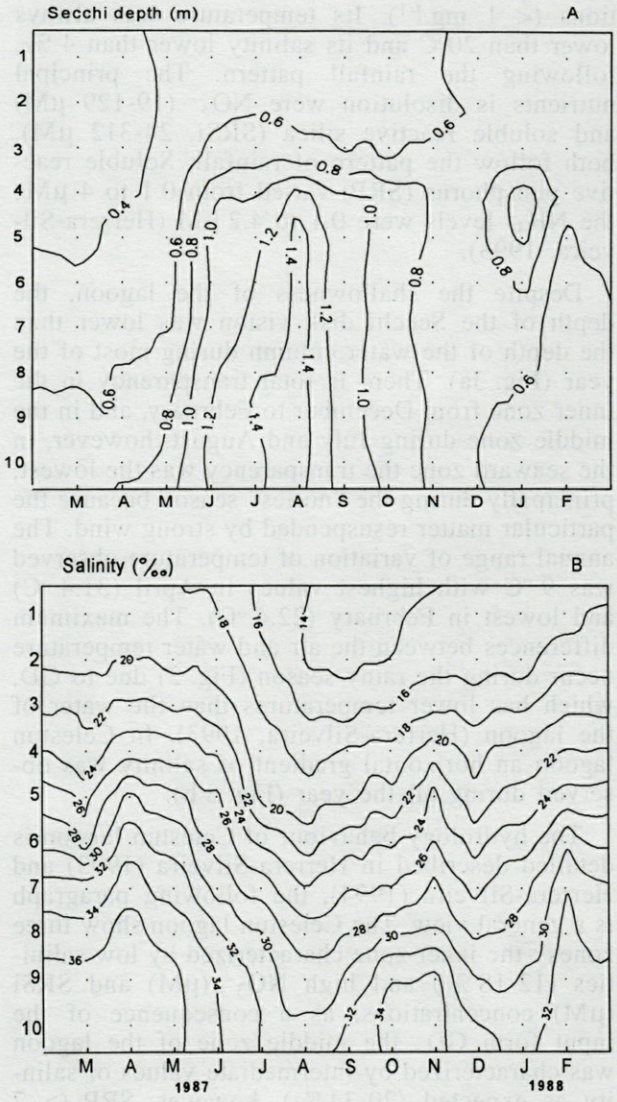


Fig. 3. – Space-time diagram of Secchi depth (a) and salinity (b), during the study period.

phytoplankton was calculated from incubation data, while P/R ratio of the water column was measured through daily oxygen curves. Oxygen metabolism values were converted to carbon using 0.310 factor for production and 0.375 for respiration (Strickland and Parsons, 1972). Water samples were collected at middle of the water column (because no stratification has been observed; Capurro, 1985), and from a spring located in the inner region of the lagoon (Fig. 1) to measure salinity (induction salinometer, Khalsico RS-9), dissolved oxygen (Winkler method). Water samples for analysis of chlorophyll *a* and dissolved inorganic nutrients were filtered through a 0.45 µm membrane filter. The water was preserved with chloroform (2.5 ml per liter of water Ho *et al.*, 1970) and stored at 4°C. Analysis were performed in the laboratory not later than 2 days after collection of the samples. Soluble reactive phosphorus (SRP), corrected for arsenate/silicate interference, was determined using the molybdate-blue method of Murphy and Riley (1962) as modified by Strickland and Parsons (1972). Ammonium (NH_4^+) was determined by the phenolhypochlorite method (Solorzano, 1969). Soluble Reactive Silica (SRS) was determined by the molybdenum blue method, with ascorbic acid as reductant, nitrogen in the form of nitrite (NO_2^-) was determined by sulphanilamida in an acid solution method and nitrate (NO_3^-) was measured as NO_2^- after reduction in Cd-Cu column (Parsons *et al.*, 1984). Chlorophyll-*a* was measured in each station using the method and equation from Jeffrey and Humphry (1975).

The macrophyte distribution and cover was estimating by snorkel diving from fifty transects covering the lagoon in April, August and December 1987. Macrophyte biomass was measured at the first nine sampling stations (Fig. 1) and with same periodicity as phytoplankton productivity. Three replicate samples of above and below-ground (to a depth of 30 cm) biomass were collected, with a 35-cm diameter core sampler. Each sample was washed on a 2 mm sieve and dried at 80°C to constant weight (Wetzel, 1965; Westlake, 1974). Macrophyte production was calculated as the sum of the all positive increments in biomass of each species at each site, and assuming a carbon content of 37 % of dry weight (Westlake, 1974; Mitchell, 1989). These estimates were assumed to represent the minimum annual net production.

RESULTS

Hydrology

The freshwater inflowing the lagoon as groundwater contains low dissolved oxygen concentra-

tions (< 1 mg.l^{-1}). Its temperature was always lower than 20°C and its salinity lower than 4 ‰, following the rainfall pattern. The principal nutrients is disolution were NO_3^- (19-129 µM) and soluble reactive silica (SRSi, 24-312 µM), both follow the pattern of rainfall. Soluble reactive phosphorus (SRP) varied from 0.1 to 4 µM; the NH_4^+ levels were 0.1 to 4.2 µM (Herrera-Silveira, 1993).

Despite the shallowness of the lagoon, the depth of the Secchi disk vision was lower than the depth of the water column during most of the year (Fig. 3a). There is total transparency in the inner zone from December to February, and in the middle zone during July and August, however, in the seaward zone the transparency was the lowest, principally during the "nortes" season because the particular matter resuspended by strong wind. The annual range of variation of temperature observed was 9 °C with highest values in April (31.4 °C) and lowest in February (22.4 °C). The maximum differences between the air and water temperature occur during the rainy season (Fig. 2) due to GD, which has lower temperatures than the water of the lagoon (Herrera-Silveira, 1993). In Celestun lagoon an horizontal gradient of salinity was observed during all the year (Fig. 3 b).

The hydrology behaviour of Celestun lagoon is detailed described in Herrera-Silveira (1993) and Herrera-Silveira (1994), the following paragraph is a general view. The Celestun lagoon show three zones : the inner zone characterized by low salinities (12-18 ‰) and high NO_3^- (µM) and SRSi (µM) concentrations, as a consequence of the input form GD; the middle zone of the lagoon was characterized by intermediate values of salinity as expected (20-34 ‰), however, SRP (> 7 µM) and NH_4^+ (11-15 µM) concentrations were higher than in the rest of the lagoon; and seaward

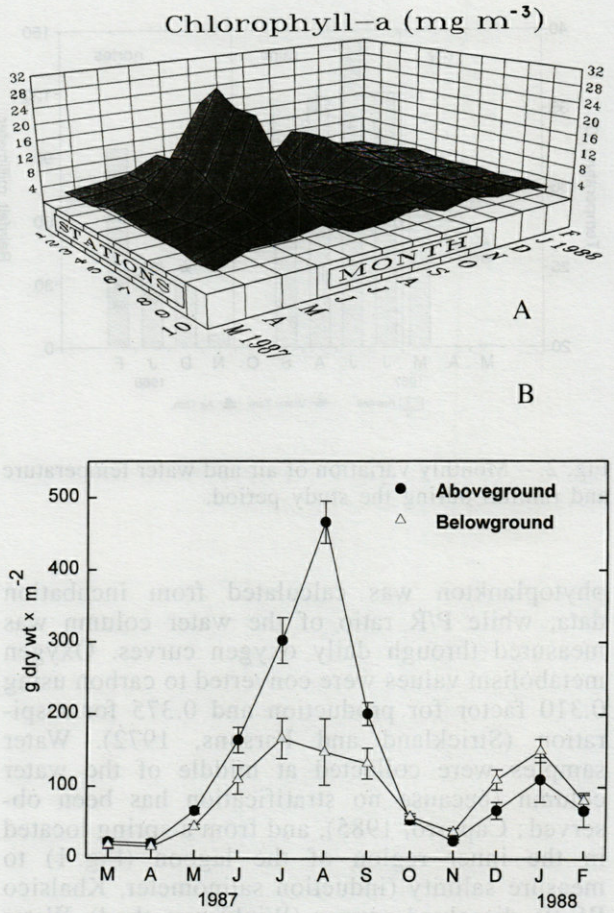


Fig. 4. – A, Space-time diagram of Chlorophyll-*a* during the study period in Celestun Lagoon. B, Mean seasonal changes in the aboveground and belowground biomass of *H. wrightii* during the study period in Celestun Lagoon.

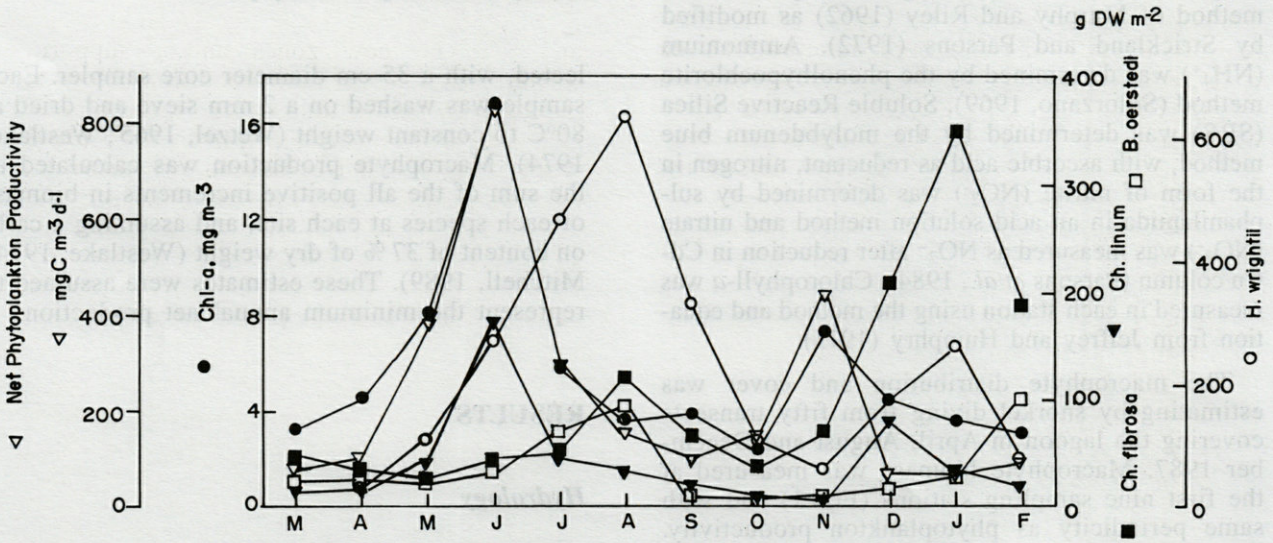


Fig. 5. – The seasonal pattern of production and biomass of the phytoplankton and submerged macrophytes in Celestun lagoon.

zone characterized by high salinities (30→ 35 ‰) and low nutrient concentrations (NO_3^- < 2 μM; SRSi < 20 μM; SRP < 1 μM; NH_4^+ < 5 μM). The N:P ratio in Celestun lagoon varied throughout the year from 70:1 indicating deficiency of P during a great part of the year, and only between November to February was the rate low (0.5:1), coinciding with the period of bird occupation and SRP increasing.

Phytoplankton

Chlorophyll-*a* values during this study ranged from 0.88 to 30.2 mg Chl-*a* m^{-3}. Mean Chl-*a* levels were lowest (3.1 mg m^{-3}) during the dry season and the end of nortes season (0.88 mg m^{-3}), when GD was low, temperature of the lagoon dropped and transparency of the water column was reduced. The highest Chl-*a* concentrations were observed in the middle zone of the lagoon during the rainy season (25.6-30.2 mg m^{-3}). In the inner zone, a lower peak of Chl-*a* (8.7-9.7 mg m^{-3}) was observed during early nortes season (Fig. 4 A). There was no relationship with salinity. The average phytoplankton productivity and Chl-*a* showed the same seasonal pattern (Fig. 5), which was characterized by two peaks. The first one in June and the second one in November respectively, related to the rainy period which occurred in these year from May to September and to the nortes period from November to February. The first peak is the maximum, both for Chl-*a* (16.82 mg m^{-3}) and productivity (> 800 mg C m^{-3} d^{-1}). It was reached after a period of increasing Chl-*a* and productivity, which is associated with the end of the dry season and the beginning of the rainy season. The second peak in both Chl-*a* and productivity was of shorter duration than the first peak. Again, the middle zone of the lagoon (stations 4 to 7) was the zone where highest productivities were observed. The minimum productivity rates were observed in the inner zone of the lagoon (station 1 to 3) during dry season and in the seawards zone (stations 8 to 10) during nortes season.

The average daily ratio gross productivity/respiration of phytoplankton was 1.4 during the period of study, which means that the planktonic production can support the grazing from zooplankton. However, the gross productivity/total respiration ratio of the lagoon was 0.84, indicating that the lagoon was heterotrophic. This pattern was similar to other tropical coastal lagoons, which have been reported as heterotrophic (Sandoval-Rojo *et al.*, 1988; Flores-Verdugo *et al.*, 1990).

Submerged Macrophyte distribution and biomass

The spatial distribution of the macrophytes showed a clear heterogeneity in Celestun Lagoon (Fig. 6). The green algae *Chara fibrosa*, formed very dense stands in the inner zone of the lagoon (stations 1 and 2). Mixed stands of *Ch. fibrosa* and other green algae *Batophora oesterdi*, were found in the central part of the inner zone of the lagoon (station 3). The shoal grass *Halodule wrightii*, and the filamentouse green algae *Chaetomorpha linum*, formed dense mixed stands in the middle and seaward zones. Near the mouth of the lagoon (stations 9 and 10) other algae can be found (*Caulerpa cupresoides, Hypnea musciformes, Dyctiota sp., Cladophoropsis membranoce, Cladophora sp.*, and others) but, their coverage percentage and seasonal changes were lower than 5 % of the whole macrophytes biomass.

The total biomass of macrophytes ranged from 124 to 745 g dry wt.m^{-2} during the study period. The two distinct biomass peaks observed during the study period were due to different species. The first in August was mainly due to *H. wrightii* (614 g dry wt m^{-2}) and the second in January to *Ch. fibrosa* (349 g dry wt m^{-2}) (Fig. 5). The mean total biomass of *Chara fibrosa* showed two peaks, one during the rainy season (128 g dry wt m^{-2}, in August) and the other, three times higher during nortes season (445 g dry wt m^{-2}, in January) (Fig. 7). *Batophora oerstedi* showed the same general temporal pattern, but with less biomass (108-125 g dry wt.m^{-2}). The mean total biomass of *Halodule wrightii* increased during the rainy season up to a peak of about 665 g dry wt m^{-2} in August. A second shorter growing period was observed during nortes season, with a peak of 308 g dry wt.m^{-2} (Fig. 5 and 7). The below-above ground ratio shifted from 0.3 in August to 1.6 in December (Fig. 4 B), which can be an strategy for growth and produce seeds during good condition, and take up new zones and/or support unfavourable water column conditions (low transparency, low temperatures). The mean biomass of *Chaetomorpha linum* ranged from 10 to 172 g dry wt.m^{-2} (Fig. 5), and evidenced two distinct high biomass periods lasted between the end of the dry season and the beginning of the rainy season (102-275 g dry wt.m^{-2}), before the *H. wrightii* growth period, and during nortes season (80-128 g dry wt.m^{-2}), also before the second annual period of growth of *H. wrightii* (Fig. 7).

The average rates of production by different producers groups are sumarized in Table I. *H. wrightii* was four times more productive than phytoplankton and twice macroalge on a unit area bases. However, if the areal extent of each of the producer groups is considered, macroalgae and phytoplankton are higher than *H. wrightii.* The percentage of the total production are quite sim-

ilar, and these values reflect the quantitative importance of each producer group in the lagoon.

Table I. – Quantitative contribution to total primary production by group in the Celestun Lagoon.

Group	area (km^2)	gCm^{-2} yr^{-1}	tons yr^{-1}	%
Phytoplankton	28	150	11.5	34
H. wrightii	13	285	10.1	30
Macroalgae	23.6	498	11.7	36

DISCUSSION

All the groups of primary producers studied in Celestun lagoon show the same seasonal pattern of productivity. The pattern could be described as two period of relatively high productivity during late dry-early rainy and nortes seasons (March-August and November-February) separated by periods of low productivity during dry season (March-April) and the last months of the rainy season (September-October).

This general pattern is similar to that observed in other tropical (Day *et al.*, 1982; Flores-Verdugo *et al.*, 1988) and temperate lagoons (Morgan and Kitting, 1984). In all the cases, the covariance of environmental factors (temperature, nutrient inputs) contribute to the two peaks observed.

However, the differences described in this paper between the productivities of the different groups of plants studied, both in space and time, give the cues to explain this general pattern. Primary productivity of the inner zone of the lagoon (stations 1, 2 and 3) and of the rest of the lagoon (4 to 9) correspond to different groups of plants. *C. fibrosa* and *B. oerstedi* are restricted to the inner zone both were related with oligohaline conditions (Taylor, 1960), high transparencies and NO_3^- concentrations. *Ch. linum* and *H. wrightii* were mostly restricted to the middle and seawards zones of the lagoon (Fig. 6). The spatial distribution of *Ch. linum* and *H. wrightii* was consequence of different factors. In the middle zone the NH_4^+ levels were higher and *Ch. linum* growth better in this conditions (Smith and Horne, 1988; Ozimek, 1990); however, *H. wrightii* has been a species decribed as occupying brackish and seawater zones (Mitchell, 1987).

The spatial heterogeneity in the distribution and abundance of primary producers is common in coastal lagoons. It is mostly related to salinity gradients (Flores-Verdugo *et al.*, 1988; Sand-Jensen and Borun, 1991). In Celestun lagoon, the salinity increases from 12 ‰ in station 1 to 30 ‰ in station 9 during the rainy season and from

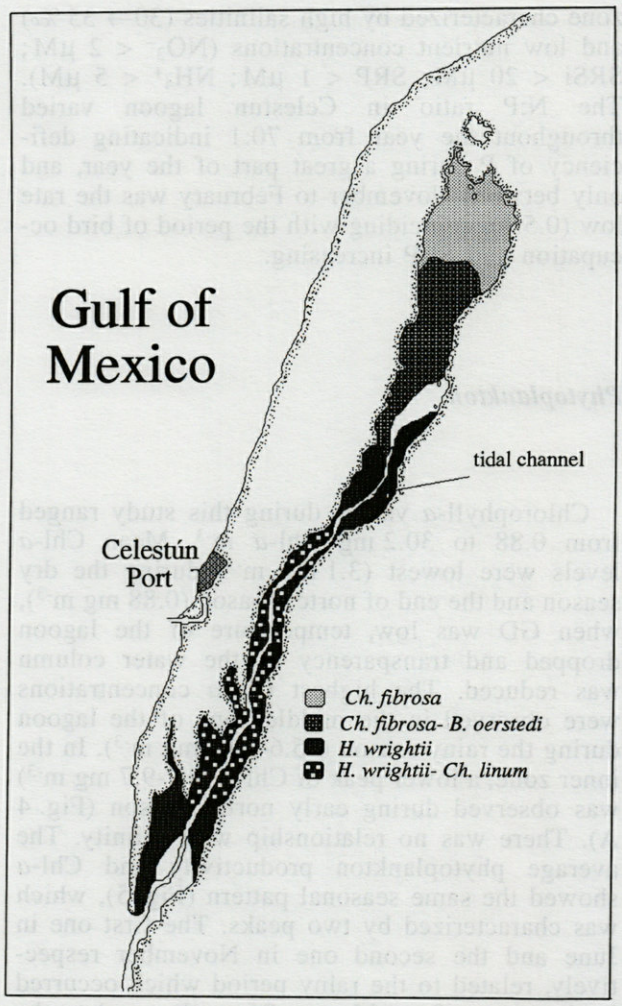


Fig. 6. – Space distribution of macrophyte community in Celestun Lagoon.

18 ‰ to 39 ‰ in the same stations, respectively, during the nortes season (Herrera-Silveira, 1991). This salinity gradient and the nutrients related along the longest axis of the lagoon is maintained all the year round, and probably the covariation between salinity, N:P ratio and transparency were the major factors which control the spatial distribution of the macrophytes in the lagoon. The seasonality of this factors likely controls its growth rates.

With respect to phytoplankton, no information is available about the species composition. Nevertheless, the spatial heterogeneity will be lower than in other lagoons because of : i) the spatial salinity range is relatively narrow (differences between 12-18 ‰); ii) no contribution to phytoplankton is made from continental aquatic ecosystems as freshwaters enter the lagoon via groundwater.

The annual range of net phytoplankton productivity in Celestun lagoon was 0.18-1.7 g C $m^{-2}.d^{-1}$,

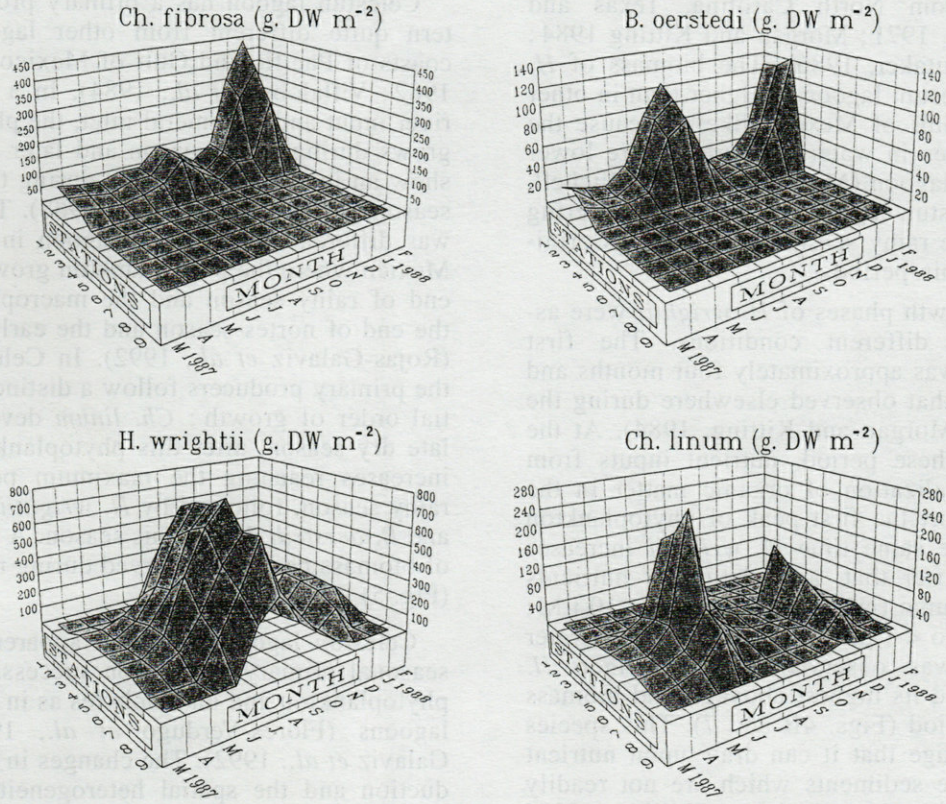


Fig. 7. – Spate-time diagram of *Ch. fibrosa, B. oerstedi, H. wrightii* and *Ch. linum*, during the study period in Celestun Lagoon.

which is in the range observed in others lagoons from the Gulf of Mexico (0.1-3.3 g C $m^{-2}.d^{-1}$; Vannuci, 1969; Day *et al.*, 1982). These lagoons receive inputs from rivers, and the characteristics of river water are quite different from groundwater discharges. For example, there are high levels of particulate matter and SRP in river water. The levels of SRP in the GD of the Celestun lagoon and seawater were low (<1 µM), but high levels in the middle zone (2-9 µM) were observed, indicating another source of this nutrient, like remineralization from the sediments or input from biological activity of bird colonies which were abundant during a period of the year (Barrios-Espino, 1988). This kind of SRP input has been reported in Florida Bay where bird colonies fertilized the zones and participate in modifing the seagrasses structure community (Powell *et al.*, 1991). In addition, the shalowness of Celestun (1.2 m) suggests an intense coupling between sediments and water, thus the remineralized nutrients are probably available to water column through this pathway. The relative importance of new and remineralized nutrients (Nixon, 1981; Boynton *et al.*, 1983) in the lagoon, can play an important role in the space-seasonal net phytoplankton productivity and macrophytes biomass changes because the shallowness of the lagoon and the seasonal changes of the hydrologic regimen, for example high residence time of water column (> 200 days) during dry and "nortes" season (Herrera-Silveira, 1993).

The two distinct biomass peaks of *Chara fibrosa* result from two separate generations. Both growth phases were associated with the freshwater inputs. During the rainy season the higher flushing of water (2.07 x 10^6 $m^3.d^{-1}$) respect to dry and "nortes" season (0.36-0.03 x 10^6 $m^3.d^{-1}$), likely affects its development. However, during the nortes season, the higher residence times (> 280 days) and the unfavorable conditions for the develop of phytoplankton because the high tannins concentrations (18 mg.l-1, Herrera-Silveira 1993) favored its high growth rate. During dry season the high temperatures and the low GD favored the increase of salinity of the water column and this could be responsible of the low biomass observed. *B. oerstedi* follows the same seasonal growing pattern, but its biomass was lower than that of *C. fibrosa* (Figs. 5 and 7). Between these two species likely there is competence, however, *Ch. fibrosa* showed a higher growth rate probably because the alkaline condition of the water column (Trejo, 1988).

This is the first report of biomass changes of *H. wrightii* in the southern Gulf of Mexico. Others

reports are from North Carolina, Texas and Florida (Dillon, 1971; Morgan and Kitting 1984; Iverson and Bittaker, 1986). The biomass of *H. wrightii* in Celestun lagoon is higher than in other zones of the Gulf of Mexico, likely because the seasonal changes in water temperature are lower in this coastal lagoon (McMillan, 1979; Mitchell, 1987). In Celestun lagoon, *H. wrightii* flowering only during the rainy season and seedlings originated during this period.

The two growth phases of *H. wrightii* were associated with different conditions. The first growth phase was approximately four months and correspond to that observed elsewhere during the rainy season (Morgan and Kitting, 1984). At the beginning of these period, nutrient inputs from GD and mineralization of organic matter in the sediment support the first peak of phytoplankton biomass, at the same time *H. wrightii* increases its biomass. After that, a depletion of nutrients from water column (NO_3^- from > 40 to < 10 µM; SRP from > 3 to < 1 µM), and increasing of water transparency was observed (Fig. 3a), then *H. wrightii* reached its highest aboveground biomass during this period (Figs. 4B and 7). This species has the adventage that it can draw upon nutrient reservoir in the sediments which are not readily accessible to the phytoplankton (Phillips, 1990; Rattray *et al.*, 1991). The second growth phase of *H. wrightii* was during nortes season, however the below/aboveground ratio changes (Fig. 4B), likely because the low transparency and strong current tides during the frontal passages, which limit the photosynthesis and destroyed the aboveground material, which is flushed from the lagoon. Dense masses of these material in surface water were observed.

There were two biomass peaks for the filamentous green algae *Chaetomorpha linum* (Fig. 7), both were associated with a increase of NH_4^+ levels. In San Francisco Bay, experiments in tanks have showed that an increase of NH_4^+ levels from seawage inputs promotes development in biomass of this algae (Smith and Horn, 1988). This point is important from a management point of view, because if the use of septics tanks of fertilizers increases in this zone, it could stimulate the eutrophication process on the lagoon.

The observed changes in the biomasses of phytoplankton and macrophytes related to space and time, suggest a shift in competition capacity according to some factors as N:P ratio, salinity gradient, temperature (Wium-Andersen *et al.*, 1982; Sand-Jensen and Borum, 1991), and probably the accumulation of toxic compounds like tannins from the decomposition of mangrove leaves, because the water color during this period in the inner zone was red, these compounds have demonstrated negative effects on microbiota (Alongi, 1987; Lee *et al.*, 1990; Serrano, 1992).

Celestun lagoon has a primary production pattern quite different from other lagoons in the coasts of Pacific and Gulf of Mexico (Day *et al.*, 1982; Villalobos *et al.*, 1984). In a lagoon with river input and ephemeral inlet, the phytoplankton grows during rainy season and later macrophytes show an increase in biomass during the late rainy season (Floes-Vedugo *et al.*, 1988). These pattern was different in Terminos lagoon in the Gulf of Mexico where the phytoplankton grows during the end of rainy season and the macrophytes during the end of nortes season and the early dry season (Rojas-Galaviz *et al.*, 1992). In Celestun lagoon the primary producers follow a distinctive sequential order of growth : *Ch. linum* develops during late dry season, after this phytoplankton biomass increases reaching the maximum peak at early rainy season, followed by *H. wrightii, Ch. fibrosa* and *B. oerstedi* during this season. A similar order of biomass peaks is observed during nortes season (Fig. 5).

Celestun lagoon shows an apparent space and seasonal primary production succession, between phytoplankton and macrophytes as in other coastal lagoons (Flores-Verdugo *et al.*, 1988; Rojas-Galaviz *et al.*, 1992). The changes in primary production and the spatial heterogeneity, supported by the climatological pattern in the north of the Yucatan Peninsule, affect the biomass changes of the different producers and their relative importance in space and time in Celestun lagoon. These patterns suggest different optimum condition for phytoplankton and macrophytes. In dry season the remineralization process should support high biomass of *Chaetomorpha linum*, but, during rainy season the nutrients inputs from GD and remineralizaton processes support the bloom of phytoplankton. The increase of water temperature and the uptake of nutrients from the sediments by *H. wrightii* support the high biomass during this period. During the nortes months the strong climatologic oscilations in short time periods, help the remineralization through high residence time of water (Herrera-Silveira, 1993), and losses of organic matter from middle and seaward zone to coastal area, limiting the growth of phytoplankton and seagrasses. However, the inner zone is less affected by these phenomena and *Ch. fibrosa* reached its highest development.

This pattern suggests that there are two scales of factors operating separately and/or together way to make possible the seasonal succession of primary producers in Celestun lagoon : first the interaction between species as competition (*Ch. fibrosa* vs *B. oerstedi*) or between phytoplankton and macroalgae (Wium-Andersen *et al.*, 1982), or allelopathic behaviour (high concentrations of tannins), and another scale, the coupling between life cycle of the producers and the external factors (temperature, groundwater discharges, frontal sys-

tems) and internal processes (mineralization, bioturbation through bird activity) (Duarte, 1993; Smith, 1993).

In consequence the primary production of Celestun lagoon shows the importance of the covariance between biological interactions, climatological periods and the space heterogeneity have on the primary production, and its shifts in space-time context. All these can be important from fishery and management points of view, coupling these activities with the primary production succession pattern of the lagoon.

ACKNOWLEDGEMENTS – I am grateful to C. Selem and J. Ramirez for technical assistance in the field and laboratory. To F. Comin and J. Day Jr., for their valuable comments and suggestions. To DUMAC-Yucatan for access to facilities. This project was funded by CONACYT Ref : PCECCNA-021479 and CINVESTAV-Mérida.

REFERENCES

ALONGI D.M., 1987. The influence of mangrove-derived tannins on intertidal meiobenthos in tropical estuaries. *Oecologia* **71** : 537-540.

ARENAS V., 1979. Balance anual del carbono organico, nitrogeno y fosforo en el sistema lagunar Hizache-Caimanero, Sinaloa, México. Ph. D. Dissertation, Univ. Nac. Aut. de Mexico, 114 p.

BARRIOS-ESPINO G.R., 1988. Aspects of the ecology of the Caribbean Flamingo (Phoenicpterus ruber ruber in Yucatan, México. MsC. Dissertation. Auburn University, 665 p.

BIENFANG O., 1980. Water quality characteristics of Honokohau Harbor : a subtropical embayment affected by groundwater intrusion. *Pacific Science* **34** : 279-291.

BOYNTON W., W. KEMP and C. KEEFE, 1983. A comparative analysis of nutrients and other factors influencing estuarine phytoplankton production. *In* Estuarine Comparision. Edited by V. Kennedy, Academic Press, New York, 69-90.

CAPURRO F.L., 1985. Estudio integral del ecosistema de Celestun y sus implicaciones en lo socioeconomico. Informe Técnico, CONACYT, ref. : PCECCNA-021479, 365 p.

DAY J.W., R.H. DAY, M.T. BARREIRO, F. LEY-LOU and C.J. MADDEN, 1982. Primary production in Laguna de Terminos, a tropical estuary in the Southern Gulf of Mexico. *Oceanologica Acta.* No sp. **5** : 269-276.

DILLON C.R., 1971. A comparative study of the primary productivity of estuarine phytoplankton and macrobenthic plants. Ph. D., dissertation, Univ. North Carolina, Chapell Hill, N.C., 112 p.

DUARTE C.M., 1993. Submerged aquatic vegetatio in relation to different nutrient regimens. Int. Sym. on Nutrient Dynamics in Coastal and Estuarine Environments, Abstracts. Helsingor, Denmark, Oct. 13-16.

FLORES-VERDUGO F., J.W. DAY, L. MEE and R. BRISENO, 1988. Phytoplankton production and seasonal biomass variation of seagrass, *Ruppia maritima* L., in a tropical Mexican Lagoon with an ephemeral inlet. *Estuaries* **11** (1) : 51-56.

FLORES-VERDUGO F., F. GONZALEZ-FARIAS, O. FLORES-RAMIREZ, F. AMEZCUA-LINARES, A. YANEZ-ARANCIBIA, M. ALAVREZ-RUBIO and J.W. DAY, 1990. Mangrove ecology, aquatic primary productivity, and fish community dynamics in the Teacapan-Agua Brava lagoon-estuarine system (Mexican Pacific). *Estuaries* **13** (2) : 219-230.

HERRERA-SILVEIRA J., 1991. Estudio integral del ecosistema costero-lagunar de Celestun, Yuctan. Informe Técnico. CONACYT, réf. P220CCOR-892654, 225 p.

HERRERA-SILVEIRA J.A., 1993. Ecologia de los productores primarios en la laguna de Celestun, México. Patrones de variacion espacial y temporal. Ph. D. Dissertation. Depto. Ecologia, Universidad de Barcelona, 223 p.

HERRERA-SILVEIRA J.A., 1994. Spatial heterogeneity and seasonal patterns in a tropical coastal lagoon. *J. Coast. Res.* **10** (3) : 738-746.

HO C.L., E.H. SCHEWINGBERG andL. REEVES, 1970. Chemistry of water and sediments in Barataira Bay. Louisiana State Univ. *Cost. Stud. Bull.* **5** : 41-56.

IVERSON R.L. and H.F. BITTAKER, 1986. Seagrass distribution and abundance in eastern Gulf of Mexico coastal waters. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **22** : 577-602.

JEFFRY S.W. and G.F. HUMPHREY, 1975. New spectrophotometric equation for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Bioch. Physiol. Ptlazen.* **167** : 191-194.

JOHANNES R.E. and C.J. HEARN, 1985. The effect of submarine groundwater discharge on nutrient and salinity regimes in a coastal lagoon off Perth Western Australia. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **21** : 789-800.

LANKFORD R.E., 1977. Coastal Lagoons of Mexico, their origin and classification. Estuarine Processes. Academic Press, **2** : 182-252.

LEE K.-H., M.A. MORAN, R. BENNER and R.E. HODSON, 1990. Influence of soluble components of red mangrove (Rhizophora mangle) leaves on microbial decomposition of structural (lignocellulosic) leaf components in seawater. *Bull. Mar. Sci.* **42** (2) : 374-386.

MADDEN C.J. and J.W. DAY Jr., 1992. Induced turbulence in rotating bottles affects phytoplankton productivity measurements in turbid waters. *J. Plankton Res.* **14** (8) : 1171-1191.

MEE L.D., 1977. The chemistry and hydrography of some trophical coastal lagoons of the Pacific coast of Mexico. Ph. D. Dissertation. Univ. Liverpool, Great Britain, 125 p.

McMILLAN C., 1979. Diferentiation in response to chilling temperatures among populations of three marine spermatophytes ; *Thalassia tetudinum, Syringodium filiforme*, and *Halodule wrightii. Am. J. Bot.*, **66** : 810-819.

MITCHELL C., 1987. Growth of *Halodule wrightii* in culture and the effects of croping, light, salinity and atrazine. *Aquat. Bot.* **28** : 25-37.

MITCHELL S.F., 1989. Primary production in a shallow eutrophic lake dominated alternately by phytoplankton and by submerged macrophytes. *Aquat. Bot.* **33** : 101-11O.

MORGAN M.D. and C.L. KITTING, 1984. Productivity and utilization of the seagrass *Halodule wrightii* and its attached epiphytes. *Limnol. Oceanogr.* **29** (5) : 1066-1076.

MURPHY J. and J.P. RILEY, 1962. Modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chem. Acta* **27** : 31-36.

NIXON S.W., 1981. Remineralization and nutrients cycling in coastal marine ecosystem. *In* Estuaries and Nutrients. Edited by B. Neilson and L. Cronin. Humana Press, Clifton, New Jersey, 111-138.

NIXON S.W., 1982. Nutrient dynamic, primary producton and fisheries yields of lagoons. *Oceanologica Acta*. No sp. **5** : 357-371.

OZIMEK T., 1990. Aspects of the ecology of a filamentous alga in a eutrophicated lake. *Hydrobiologia* **191** : 23-37.

PARSONS T.R., Y. MAITA, and C.M. LALLI, 1984. A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press, Oxford, 173 p.

PHILLIPS R.C., 1990. Responses to environmental conditions. In Seagrass research methods. Edited by R.C. Phillips, and C.P. McRoy. *Monogr. oceanogr. method.*, UNESCO. **9** : 43-46.

PHILLIPS R.C. and P.C. McROY (eds), 1990. Seagrass research methods. *Monogr. oceanogr. method.* **9** : 210 p.

QASIM S.Z., S. WELLERSHAUS, A. BHATTATHIRI and S.A.H. ABIDI, 1969. Organic production in a tropical estuary. *Proceed. Indian Acad.Sci.* **69** : 57-94.

RANDALL J.M. and J.W. DAY, Jr., 1987. Effects of river discharge and vertical circulation on aquatic primary production in a turbid Louisiana (USA) estuary. *Neth. J. Sea Res.* **21** (3) : 231-242.

RATTRAY M.D., C. HOWARD-WILLIAMS and J.M.A. BROWN, 1991. Sediment and water as resources of nitrogen and phosphorus for submerged rooted aquatic macrophytes. *Aquat. Bot.* **40** : 225-237.

ROMAN M.R., M.R. REEVE and J.L. FROGGATT, 1983. Carbon production and export from Biscyne Bay, Florida I. Temporal patterns in primary production, seston and zooplankton. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **17** : 45-59.

ROJAS-GALAVIZ J.L., A. YANEZ-ARANCIBIA, J.W. DAY Jr. and F.R. VERA-HERRERA, 1992. Estuarine primary producers : Laguna de Terminos-a Study Case. Edited by U. Seeliger. Coastal Plant Communities of Latin America. Academic Press, Inc. 141-153.

SANDOVAL-ROJO L.C., F. FLORES-VERDUGO, A.U. ZARAGOZA, J.W. DAY Jr. and A.E. MERCADO, 1988. Phytoplankton productivity in the Barra Navidad coastal lagoon on the Pacific coast of Mexico. *Rev. Hydrobiol. Trop.* **21** (2) : 101-108.

SAN-JENSEN K. and J. BORUM, 1991. Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquat. Bot.* **41** : 137-175.

S.A.R.H., 1989. Datos climatologicos del Norte de Yucatan. Secretaria de Agricultura y Recursos Hidraulicos, Reporte Anual, 25 p.

SERRANO L., 1992. Efecto de los compuestos polifenilicos, taninos y ligninas sobre las comunidades planctonicas de las lagunas peridunares del Parque Nacional de Donana. Ph. D. Dissertation. Fac. de Biologia. Univ. de Sevilla, Spain, 153 p.

SMITH D.W. and A.J. HORNE, 1988. Experimental measurement of resource competition between planktonic microalgae and macroalgae (seaweeds) in mesocosms simulating the San Francisco Bay-Estuary, California. *Hydrobiologia* **159** : 259-268.

SMITH S.V., 1993. Nutrient dynamics and ecosystem metabolism in nearshore marine environments : variations in time and space. Int. Symp., on Nutrient Dynamics in Coastal and Estuarine Environments, Abstracts. Helsingor, Denmark, Oct. 13-16.

SOLORZANO L., 1969. Determination of ammonia in natural water by the phenolhypochlorite method. *Limnol. Oceanogr.* **14** : 799-801.

STRICKLAND J.D.H. and T.R. PARSONS, 1972. A practical handbook of seawater analysis. Second Edition. *Fish. Res. Board Canada Bull.* Ottawa, Canada **122** : 311 p.

VANNUCI M., 1969. What is known about potential of coastal lagoons. *In* : Lagunas costeras un simposio. Mem. Simp. Inter. Laguans Costeas UNAM-UNESCO. México, D.F. : 601-620.

VILLALOBOS-FIGUEROA A., V.R. De la PARRA, P.B.E. GALVAN, R.O.J. CACHON and P.M.A. IZAGUIRRE, 1984. Estudio hydrobiologico en la Laguna de la Mancha, Municipio de Actopan, Veracruz. 1979-1980. *INIREB* **15** : 9-51.

VOLLENWEIDER R.A., 1974. Phytoplankton. In a manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. Edited by R.A. Vollenweider, IBP Handbook, No 12. Blackwell, London, 157-177.

WESTLAKE D.F., 1974. Macrophytes. In A manual of methods for measuring primary production in aquatic environments. Edited by R.A. Vollenweider, IBP Handbook No 12. Blackwell, London, 32-41.

WETZEL R.G., 1965. Techniques and problems of primary productivity measurements in higher aquatic plants and periphyton. *Mem. 1st. Ital. Hidrobiol.* **18** : 249-267.

WIUM-ANDERSEN S., U. ANTHONI, C. CHRISTOPHERSEN and G. HOUEN, 1982. Allelopathic effects on phytoplankton by substances isolated from aquatic macrophytes (Charales). *Oikos*, **39** : 187-190.

Reçu le 18 juin 1993 ; received June 18, 1993
Accepté le 7 février 1994 ; accepted February 7, 1994

VIE MILIEU, 1994, 44 (3/4) : 267-272

SKIN COLOURS AND PATTERNS OF JUVENILE *OCTOPUS VULGARIS* (MOLLUSCA, CEPHALOPODA) IN BERMUDA

J.A. MATHER [1], *D.L. MATHER* [2]

[1] *Psychology Department, The University of Lethbridge, Lethbridge, Alberta Canada T1K 3M4*
[2] *C.A.M.E.T., Faculty of Management, The University of Lethbridge, Lethbridge, Alberta Canada T1K 3M4*

COLOUR PATTERN
SKIN TEXTURE
POSTURE
OCTOPUS VULGARIS
CEPHALOPODA

ABSTRACT – Juvenile *Octopus vulgaris* were observed from dawn to dusk in surface waters of Bermuda. Skin patterns, colours and textures were catalogued and studied in association with particular situations. Significant associations were observed between Hunting and the Mottle Pattern, Resting or "Sleep" with Grey-green-purple, Jet Swimming with Tan and Stripe, and Disturbance with Pale. In contrast to other patterns known from aquarium observations, the posture and pattern termed Dymantic (or Deimatic) was not seen in the field.

LIVRÉE CHROMATIQUE
TEXTURE DE LA PEAU
ATTITUDE
OCTOPUS VULGARIS
CÉPHALOPODES

RÉSUMÉ – Des juvéniles d'*Octopus vulgaris* (Cephalopoda) ont été observés du lever du jour au crépuscule dans les eaux de surface des Bermudes. Les « patterns », les couleurs et la texture superficielle de la peau ont été répertoriés et étudiés en relation avec des situations particulières. Des associations significatives ont été observées entre les patterns « chasse » et « tacheté », « repos » et « gris-vert-violet », « nage rapide » et « rayé » « perturbation » et « pale ». Contrairement aux « patterns » connus à partir d'observations en aquarium, l'attitude et le « pattern » « dymantic » (ou « deimatic ») n'ont pas été observés *in situ*.

INTRODUCTION

One of the most obvious and fascinating aspects of cephalopod behavior is the patterns and colours which are produced on the skin surface. No other animals change their appearance so quickly and in as wide a range as the near-shore cephalopods (Packard & Sanders, 1971; Moynihan & Rodaniche, 1982; Hanlon & Messenger, 1988), using many of the patterns described by Cott (1940). Because the displays are the result of muscle contraction guided by motoneurons in the brain of the animals, they are really a subgroup of behavior and may be Modal Action Patterns (Barlow, 1968; see Hanlon, 1988). Such behaviors are relatively fixed, stable across environmental variation and easily observable. It is important to catalogue them because they may be species-specific and an indicator of phylogenetic diversity, or widespread amongst the group and indicative of the conservative retention of patterns (Moynihan, 1975).

But the attempt to describe even the skin patterns for one species is not easily realized. They are combinations of localized components, which may be contributors to a whole pattern or the most important feature of it. They are caused by contractions of chromatophore muscles, which spreads the elastic sac with yellow, red or brown pigment to express these colours. And they are also caused by the relaxation of these muscles, which allows underlying components to appear (Packard, 1988). These are the blue-green iridophores and the white leucophores, which reflect background colour and allow the colour-blind octopod (Messenger, Wilson & Hedge, 1973) to match the colours of its background (Messenge, 1974). In addition, specific skin texture changes and postures accompany many of the displays, so the skin patterns cannot be considered in isolation.

One of the first approaches must be to catalogue the components and patterns and their accompanying postures and textures. Packard & Sanders (1971) have described the repertoire of *Octopus vulgaris*, Hanlon & Hixon (1980) of *O. burryi*, Boyle & Dubas (1981) of *Eledone cirrhosa* and Roper & Hochberg (1988) of *O. cyanea, O. ornatus*, and *Hapalochlaena maculosa*. The observations in the present study offer two opportunities. First, the repertoire can be compared to that of Packard & Sanders (1971) on *Octopus vulgaris* and to the descriptions of Bermuda octopuses by Cowdry (1911). The Bermuda octopuses may be representative of a different species than *vulgaris*, or at least a separate population (Mangold & Hochberg, 1990). Second, the data result from many hours of observation of octopuses in the

field, with a wide range of behavior patterns observed. This gives the authors the opportunity not only to catalogue the colours, patterns and postures but also to relate their occurrence to behavioural states (see Mather, 1988) of the octopuses.

METHODS

Juvenile *Octopus vulgaris*, ranging in size from approximately 50 to 400 gm, were observed in Bermuda during the months of June-September, from 1984 until 1990. Octopuses lived from the intertidal to a depth of 2 m, in areas of open rock, rocky rubble and small sand patches. The water temperature ranged from 25 to 28 °C. The co-authors were the observers, assisted by volunteers from Earthwatch in 1984, 1985 and 1989. During 1985, two or more octopuses were followed continually from dawn to dark, which gave ample opportunity for observation of skin colours and patterns. An observer floated on the water surface while breathing through a snorkel, taking notes on an underwater slate. Observations of octopuses at home during the night were made by the first author in 1990; they refused to move when illuminated and could not be followed on foraging trips.

Since these patterns were an obvious aspect of the octopus' behavior, they were commonly recorded by all observers. Two aspects of the octopus' colours and skin patterns were recorded. One was simply their repertoire what patterns, colours, postures and motions were observed. Some of these were common, others such as signals to conspecific were very unusual. The second aspect was more quantitative, the pairing of common colours or patterns with specific behaviors or states.

Before observation began, only the senior author was familiar with colours and skin patterns of octopuses. To minimize bias and yet produce some consensus on particular patterns, volunteers were not informed about octopus displays. After a few days, the authors met with members of each team and discussed octopus behavior in general, including skin patterns and colours, and agreed on categories. Each description was recorded in the data files verbatim. As in any observational study, rare events such as Passing Cloud and Split body patterns were likely over-reported (Altmann, 1974). As well, duration of patterns was not re-

Table I. – The repertoire of skin colours, patterns, textures, postures, and associated behaviors in juvenile *Octopus vulgaris* in Bermuda. A * indicates a component was mentioned in Packard & Sanders (1971) and a # in Cowdry (1911).

COMPONENTS		
Chromatic	White Components	*Frontal white V (1), eye flash (2), #longitudinal stripe (3)
	Dark Components	*Eye ring (4), *#eye bar (5), #longitudinal stripe (6), *passing cloud (7), frontal hood (8)
Skin texture		*#Smooth (9), *#raised papillae (10), *#long head papillae (11), *#long mantle papillae (12)
Postures	Arms	*#Upturned (13), down (14), *spread (15), *out-stretched (16), *curled (17), #trailing (18), *curled tips (19)
	Head & Body	*Flattened (20), *head raised (21), body raised (22), mantle vertical (23), spread web turned (24)
	Mantle	*Rounded (25), *ogive (26)
	Funnel	Directed under web (27), *#directed into water (28), *directed towards external stimulus (29)
Movements	Mantle & Funnel	*#Water jet (30), *#ink puff (31)
	Head	*Head bob (32)
	Arms (number used in brackets)	Arm slap (1-2) (33), probe (1-8) (34), arm shake (6) (35), arm spread (4-8) (36), pull (4-8) (37), feel (2-8) (38), push (2-4) (39)
	Whole body	*#Jet (40), *#Crawl (41), *Shrink (42), Extend (43)
Skin Patterns	Chronic	#Grey-green-purple (44), *#chronic mottle (45), *#disruptive blotch (46)
	Acute	#Pale (47), purple (48), #reticulated (49), #pale mudbrown (50), unilateral (pale/dark) (51), #redbrown (52), grey (53)

corded at all, so the percentage of reports of colours or patterns does not represent the percentage of time during which they were maintained.

To track associations of pattern with behavioral state, the second author extracted notations of colour or pattern from observations during 1985 (520 animal-hours). There were 574 instances. When common colours or patterns were noted, 511 came from the four octopuses that had been watched throughout the day. The behavioral state of the octopus during which the patterns occurred ("Asleep", Alert, Eat, Hunt, Jet and React to Disturbance) was also recorded. The association between common skin patterns (Grey-Green-Purple, Tan, Mottled, Stripe, Dark Purple-Brown) and these behavioral states were analyzed by two chi-square analyses, one for observations on the most frequently observed octopus and one on all four. From the chi-square analysis, the deviation from expectation was converted to Z scores, and the significance of the Z-scores was computed. A significant Z score would indicate that pattern and behavior were much less or much more often associated than would be expected by chance (Kennedy, 1983). Because many (235) of the observations were from a single octopus (# 2), these analyses were done first for it alone and then for all four together.

RESULTS

Components of the octopus' skin patterns, colours and textures were catalogued in a similar manner to those of Packard & Sanders (1971) and Roper & Hochberg (1988). These were divided into Chromatic Components, Skin Textures, Postures, Movements and Skin Patterns (Table I). There were eight Components, including a Frontal white V, Eye Flash (Fig. 1D), Eye Bar (Fig. 1E) and Passing Cloud (Fig. 1A) (we did not see the lateral arm striping (8) of Packard & Sanders (1971), though Cowdry (1911) did). Skin texture varied from smooth to highly papillated. Postures, including those of Arms, Head, Mantle and Funnel, showed a great range, and the extended period of behavioral observations allowed us to catalogue a wide variety of movements of body parts. Skin patterns were also very varied, from the chronic Grey-Green-Purple during rest to the acute Mottled patterns which appeared to produce camouflage. As in other cephalopods, these components were often combined. Common combinations have been described in Table II; such combinations would produce the visual impression which an octopus gave to a vertebrate observer.

Table II. – Combinations of skin colours, patterns, textures and postures commonly observed in juvenile *Octopus vulgaris* in Bermuda.

CIRCUMSTANCE	COMPONENTS AND COMBINATION
(1) Resting	Dorsal body surface grey-green, purple chromatophores visible on ventral arm surfaces (44), arms upturned (13), skin texture smooth (9)
(2) Alert	Disruptive blotched body surface pattern (pale yellow-brown and dark purple-brown)(46), head raised (21), arms down (14), head bob (32)
(3) Hunting	Chronic mottle (45), movement by crawl (41), arms probe (34), feel (38), pull (37), web spread (36), and turned (24) in web-over, sometimes raised papillae (9) often with frontal V (1), occasionally dark (48), unilateral (51)
(4) Feeding	Disruptive blotched body surface pattern in home (46), arms pull (37), arm slap (33) and water jet (30) at scavenging fish (29), water jet (30) under web (27) and arm push (39) to expel prey remains
(5) Reaction to Disruption - in home	Body pale (47) and Shrink (42); eye bar (5) or eye flash (2)
(6) Reaction to Disruption - out	Arms spread and oriented (15), reticulated pattern (50), water jet (30) with funnel to external stimulus (29) of territorial fish Arms down (14) head raised (20) passing cloud (7) down partially spread web (15) to prey or source of disturbance
(7) Home alteration	Arms outstretched (16) and probe (34) to investigate, arms down (14) to pull (37) or push (39) rocks; water jet (30) from funnel directed under web (27)
(8) Jet Swim	Body surface pale mudbrown (51) at liftoff from bottom, adds dark stripes (6) and pale stripes (3) longitudinally down mantle and arm web after 1 second; mantle ogive (26), arms trailing (18) or with curled tips (19)
(9) To Conspecifics	(a) Body surface chronic mottle (45) with high contrast, raised papillae (9), mantle vertical (23) and ogive (26)
	(b) Body surface red (52) or grey (53), body flattened (20), web spread (36) but not turned to other octopus
	(c) Body surface red (52) body raised (22) from substrate, arms down (14) but spread (36). (Mature male approaching female)

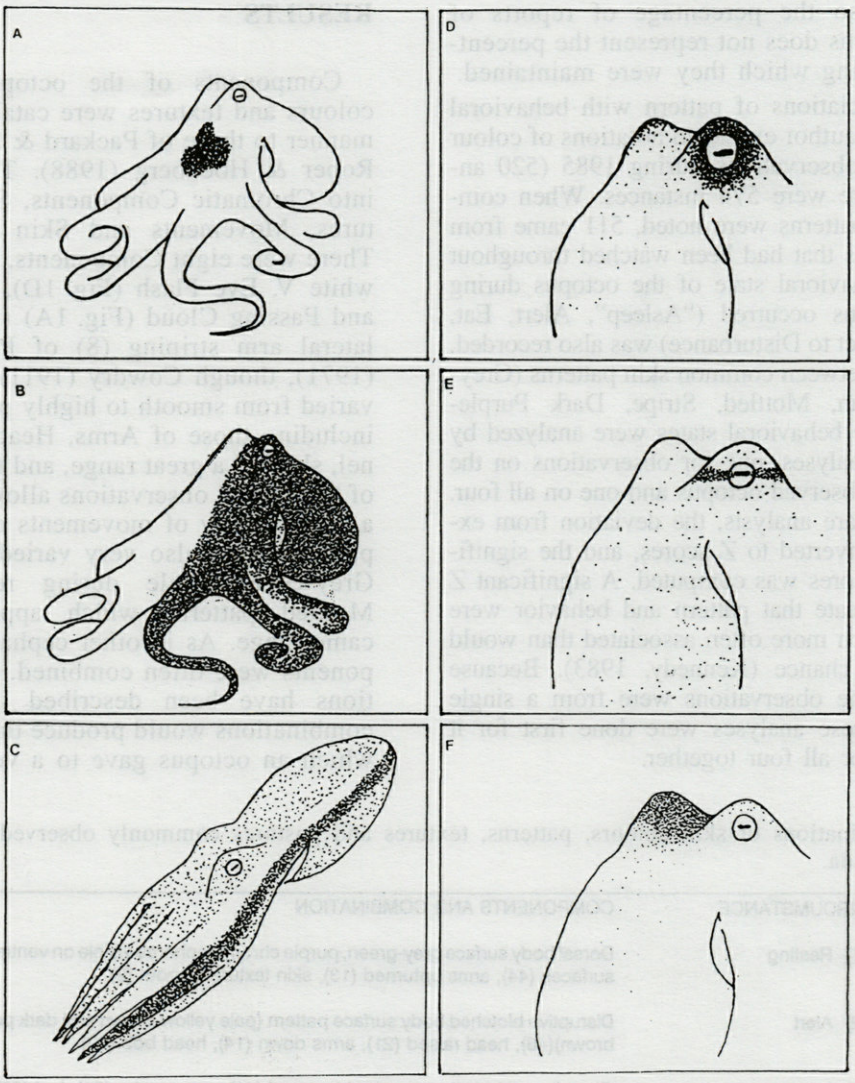


Fig. 1. – Some skin colours and patterns of juvenile *Octopus vulgaris* from Bermuda (drawings by Janet Mather).A, Passing Cloud (note that motion would be downward across the arm web).B, Half and Half. C, Stripe (note that number of stripes ranges from one to three). D, Eye Flash. E, Eye Bar. F, Frontal Hood.

The chi-square analysis was significantly different from chance both for Octopus # 2. X2 (30) = 293.4 $p < 0.001$, and for all four octopuses together X2 (30) = 351.4, $p < 0.001$. The follow-up analyses showed that four pattern-behavior associations were associated at far above a chance level ($p < 0.001$). Tan (Z = 7.09, Z = 8.51) and Stripe (Z = 8.00, Z = 15.00) were highly likely to occur during a Jet. They were present regardless of the event which precipitated the movement. Pale skin colour (Z = 8.00, 8.51) was highly likely to occur after a disturbance of the octopus in its home; it was not associated with spread arm web in this situation (see Table II). Grey-Green-Purple was closely associated with "Sleep" (Z = 6.36, Z = 4.52), and again had accompanying postures (see Table II). A grey-green colour was also displayed by octopuses during night-time when they were alert and part way out of their homes. The association of Mottled patterns with Hunting was less clear, significant for all the octopuses together (Z = 3.50) but not for the observations on # 2. This is likely because observations by many individuals, with name labels including speckled, dotted, dappled and blotched, were pooled to make this category. Subsequent observations suggest three important sub-categories: Mottled (background matching, and used when hunting), Blotched (see when the octopus was alert in the home entrance) and Reticulated (in response to the attack of small territorial fish) (see Table II).

DISCUSSION

One of the interesting aspects of patterns on the octopus skin is their associations with partic-

ular situations. Sometimes the quantitative data confirmed our impressions that a given pattern was usually expressed when an octopus was in one behavioral state. This was particularly true for the combination of Greygreen over the dorsal body with purple chromatophores visible on the ventral sides of the upturned arms, very common during "sleep" and also seen by Cowdry (1911) in this situation. It did not appear communicative; the colours may have resulted from reflection of the background by leucophores (Messenger, 1974), if the chromatophore muscles were relaxed and the pigment sacs contracted. However, this does not account for the expanded chromatophores and purple colour on the ventral surfaces of the arms (which were also noted by Cowdry (ibid) and can be seen in Packard & Sanders' (1971) Figure 9 in the same context).

A repertoire of patterns allows comparison with other species, which is especially important as the Bermuda octopuses may not actually belong to the species *O. vulgaris* (Mangold & Hochberg, 1990). Some distinctive patterns, including the Passing Cloud (Fig. 1A), were seen across species. The cross-group commonalities led Moynihan (1975) to comment on the conservatism of Cephalopod displays. The horizontal Eye Bar (Fig. 1E) is common across *O. vulgaris* (Packard & Sanders, 1971), *O. cyanea* (Roper & Hochberg, 1988) and *Eledone cirrhosa* (Boyle & Dubas, 1988). The white V spot was also noted by Packard & Sanders (1971), but there were differences in the two groups of octopuses. White areas on the frontal mantle were noticeable, but octopuses from the Mediterranean showed them as two white spots and those from Bermuda as a distinctive V. And the Mediterranean octopuses had other conspicuous white spots on the dorsal mantle, whereas these animals did not (see Hanlon's (1988) figure 2 of a juvenile *O. vulgaris* from the Gulf of Mexico).

There were differences between the two repertoires, which may have been due to the stage of maturity of octopuses or to different contexts of observation. Bermuda octopuses showed a conspicuous Eye Flash (Fig. 1D) when "annoyed" yet protected by the shelter of their home. This was not a longer-term maintained dark ring around the eye, but a very quick (less than 1 second) paling and darkening of the area immediately surrounding the pupil, similar to that seen in threatening baboons (Hall & de Vore, 1965). It might not have been seen in the laboratory or by an intrusive human observer. These octopuses showed no Hood, as described by Packard & Sanders (1971); the nearest to this was a dark extensions down from the eyes by a male adult octopus (Fig. 1F), similar to that shown by an *O. vulgaris* from the Bahamas in Hanlon's (1988) Figure 1. This pattern may only be displayed by mature octopuses. One component which may be population or species specific is the Stripe pattern (Fig. 1C). It was only seen during jet-propelled swimming, and its presence depended on the duration of the swimming. Perhaps it appeared automatically, like the red skin of *O. rubescens* during jet-propelled leaps (Warren *et al.*, 1974). This particular pattern, dark brown and white along both body and arms, varying from one to three stripes, was also seen on swimming *O. vulgaris* by Cowdry (1911), in the only other paper which described the colours and patterns of Bermuda octopuses, and is longer in extent from the horizontal striping seen on *O. cyanea* (van Heukelem, 1983, Fig. 16.1).

The extended observations allowed us to catalogue the complexity of many postures and behaviors. We saw a great variety of movements of the flexible arms, ranging from the Pull, Feel and Probe used when exploring for food (Mather, 1991) to the Shake of curled arms which appeared to shed sucker skin and the Slap which repelled scavenging fish. Some components which had been suggested as stereotyped showed variability. The Spread Web was described by Yarnall (1969) in *O. cyanea* while it was hunting (as Speculative Pounce) and by Hanlon (1988) in *O. briareus* (as a Parachute Attack). It was a common component of hunting behavior in the Bermuda octopuses (Mather, 1991), both as an initial approach to surround a rock and after an octopus had apparently contacted a prey animal with an outstretched arm tip. The octopus usually spread all the arms, but could spread only the left or right ones. And the spread web was also used when octopuses were attacked by territorial damselfish, but in this case the web was stretched widely and oriented so that its maximum area would be visible to the fish. These different used of Web Spread were accompanied by different skin pattern, a brown and white blotched Reticulated when the octopus was attacked, and an extreme paling that gave an impression of shimmering green-white in feeding. Such details of display components are important because they suggest this is a not a stereotyped Modal Action Pattern (see Barlow, 1968; Hanlon, 1988), but separate behaviors combined according to the needs of the octopus.

It was surprising not to see a single instance in the field of the Dymantic (or Deimatic (Hanlon, 1988)) posture and pattern, which has been reported for other octopuses and squid. This was in contrast to its relatively common display in captivity by octopuses from the same population. Behavior in captivity may represent a different repertoire from that in the normal environment. An example is the formation of dominance hierarchies by octopuses in captivity (Mather, 1980), when animals of the same species in the ocean were solitary and asocial (Mather, 1982). Very small *O. vulgaris* do not display the Dymantic, rather a camouflaging Flamboyant posture (Packard & Sanders, 1971). But these octopuses were larger, 100-300 gm., and capable of displaying the Dymantic in the laboratory. Oc-

topuses in their home reacted to disturbance by paling, without any postural change. When attacked by a territorial damselfish, they spread the arms and web, but the accompanying pattern was a blotchy brown and white, much like the one shown in Packard & Sanders' (1969) Figure 14 for an immature octopus. Perhaps the lab situation, with its unique combination of enclosure and threat, drew out a combination of two patterns seen in the field; Cowdry (1911) recorded the Dymantic in Bermuda octopuses but did not describe the situation.

Despite the extensive observations, there remains much to be learned about the skin colours and patterns of even this small population of octopuses. They appear to have many communicative functions, probably "aimed" at predators, prey, scavengers and even conspecific. Some, such as Stripe, seem invariant and tightly linked to a behavior, while others such as the camouflaging Mottle were very variable and may be either background matching or disruptive. And others like the Eye Flash and Passing Cloud were seen so seldom and in equivocal situations that their function can only be speculated upon. But the addition of this repertoire and these observations from the field will assist us in ultimately understanding the extent and meaning of these fascinating skin patterns.

ACKNOWLEDGEMENTS – This research was carried out with the financial assistance of N.S.E.R.C. and the Earthwatch Center for Field Research, and with the support of the Bermuda Biological Station. We would like to thank the Earthwatch volunteers who served as members of the research teams, Dr. J. Vokey for statistical advice, and Drs. F.G. Hochberg and L. Delude for critical reading of the manuscript.

REFERENCES

ALTMANN J., 1974. Observational study of behaviour : sampling method. *Behaviour* **48** : 227-267.

BARLOW G.W., 1977. Modal action patterns. *In* : Sebeok, T.A. 1977. *How Animals Communicate.* U. Of Chicago, Chicago : 98-134.

BOYLE P. and F. DUBAS, 1981. Components of body pattern displays in the octopus *Eledone cirrhosa* (Mollusca : Cephalopoda). *Mar. Behav. Physiol.* **8** : 135-148.

COTT H., 1940. Adaptive Colouration in Animals. Methuen, London.

COWDRY E.V., 1911. The colour changes of *Octopus vulgaris. Univ. Toronto Studies Biol.* **10** : 1-53.

HALL K.R.L. and I. DEVORE, 1965. Baboon social behavior. *In* : DeVore, I. Primate Behavior. Holt, Rinehart & Winston, New York, 53-110.

HANLON R.T., 1988. Behavioral and body patterning characters useful in taxonomy and field identification of Cephalopods. *Malacologia* **29** : 247-264.

HANLON R.T. and R.F. HIXON, 1980. Body patterning and field observations of *Octopus burryi* Voss, 1950. *Bull. Mar. Sci.* **30** : 749-755.

HANLON R.T. and J.B. MESSENGER, 1988. Adaptive coloration in young cuttlefish (*Sepia officinalis* L.); the morphology and development of body patterns and their relation to behavior. *Philos. Trans. Roy. Soc. London,* Series B **320** : 437-487.

HEUKELEM W.F. van, 1983. *Octopus cyanea.* In : Boyle, P.R. Cephalopod life cycles. Vol. 1. Academic Press, London, 267-276.

KENNEDY J.J., 1983. Analyzing Qualitative Data. Praeger, New York.

MANGOLD K. and F.G. HOCHBERG, 1990. Defining the genus *Octopus* : redescription of *Octopus vulgaris.* Paper presented at the 56th Annual Meeting of the American Malacological Union. Woods Hole.

MATHER J.A., 1991. Foraging, feeding and prey remains in middens of juvenile *Octopus vulgaris* (Mollusca, Cephalopoda). *J. Zool. London* **224** : 27-39.

MATHER J.A., 1988. Daytime activity of juvenile *Octopus vulgaris* in Bermuda. *Malacologia* **29** : 67-76.

MATHER J.A., 1982. Factors affecting the spatial distribution of natural populations of *Octopus joubini* Robson. *Animal Behaviour* **30** : 1166-1170.

MATHER J.A., 1980. Social organization and use of space by *Octopus joubini* in a semi-natural situation. *Bull. Mar. Sci.* **30** : 848-857.

MESSENGER J.B., 1974. Reflecting elements in cephalopod skin and their importance for camouflage. *J. Zool. London* **174** : 387-395.

MESSENGER J.B., A.P. WILSON and A. HEDGE, 1973. Some evidence for colour-blindness in *Octopus. J. Exp. Biol.* **59** : 77-94.

MOYNIHAN M., 1975. Conservation of displays and comparable stereotyped patterns among Cephalopods. *In* : Baerends, G., C. Beer and A. Manning. Function and Evolution in Behaviour. Clarendon, Oxford, 276-291.

MOYNIHAN M. and A.F. RODANICHE, 1982. The behavior and natural history of the Caribbean reef squid *Sepioteuthis sepioidea.* With a consideration of social, signal and defensive patterns for difficult and dangerous environments. *Adv. Ethol.* **125** : 1-150.

PACKARD A., 1988. The skin of cephalopods (coleoids) : general and special adaptations. *In* : Wilbur, K.M. and M.R. Clarke. The Mollusca. Vol. 11, Form and Function. Academic, New York.

PACKARD A. and G.D. SANDERS, 1971. Body patterns of *Octopus vulgaris* and maturation of the response to disturbance. *Animal Behaviour* **19** : 780-790.

PACKARD A. and G.D. SANDERS, 1969. What the octopus shows to the world. *Endeavor* **28** : 92-99.

ROPER C.F.E. and F.G. HOCHBERG, 1988. Behavior and systematics of Cephalopods from Lizard Island, Australia, based upon colour and body patterns. *Malacologia* **29** : 153-193.

WARREN L.R., M.F. SCHELER and D.A. RILEY, 1974. Colour changes of *Octopus rubescens* during attacks on conditioned and unconditioned stimuli. *Animal Behaviour* **22** : 211-219.

YARNALI J.L., 1969. Aspects of the behaviour of *Octopus cyanea* Gray. *Animal Behaviour* **27** : 747-754.

Reçu le 13 juin 1994; received June 13, 1994
Accepté le 26 juin 1994; accepted June 26, 1994

VIE MILIEU, 1994, 44 (3/4) : 273-280

ON THE DOWNSTREAM MIGRATION OF ICHTHYOPLANKTON ALONG THE BULGARIAN SHORE OF THE DANUBE RIVER

M. VASSILEV

Institute of Zoology, Bulgarian Academy of Sciences, Sofia 1000, 1 bul. « Tsar Osvoboditel », Bulgaria

MIGRATION EN AVAL
ICHTHYOPLANCTON
DÉVELOPPEMENT PRÉCOCE
DYNAMIQUE DIURNE
ET MENSUELLE
DANUBE

RÉSUMÉ – Nous avons identifié 29 espèces d'ichthyoplankton migratoire, appartenant à 4 familles. Les Cyprinidae et les Gobiidae sont dominants. La grande majorité des migrateurs se trouve à la phase III du développement (post-larves). La distribution de l'ichthyoplankton en aval est irrégulière. La majeure partie des migrateurs est concentrée dans la couche d'eau superficielle : Cyprinidae – 82,8 %, Cobitidae – 100 %, Percidae – 75 %, Gobiidae – 64,7 %. La dynamique journalière de la migration montre un maximum nocturne : 92,5 % des migrateurs. L'intensité mensuelle et annuelle de la migration et la richesse spécifique des migrateurs sont très variables.

DOWNSTREAM MIGRATION
ICHTHYOPLANKTON
EARLY STAGES OF DEVELOPMENT
DIURNAL AND MONTHLY DYNAMICS
DANUBE

ABSTRACT – 29 species of migratory ichthyoplankton along the shore have been identified. Representatives of Cyprinidae and Gobiidae are dominant. Among migrants post larvae (stage III) predominate. Both intensity of migration and species diversity are not uniform along the shore investigated. The main part of the ichthyoplankton migrates close to the surface : Cyprinidae 82.8 %, Cobitidae 100 %, Percidae 75 % and Gobiidae 64.7 %. A diurnal dynamics of downstream migration is well expressed. On the average 92.5 % of larvae and young fishes migrate during the night. The total intensity of migration as well as species composition vary during the months and the years.

INTRODUCTION

Researches on the migration of ichthyoplankton in the Danube River are scanty and only concern the Danube Kilia arm. Liashenko (1953) gave some information about distribution and migration of larvae of the Black sea shad *Alosa pontica pontica* (Eichwald). Vladimirov (1953) noted their migration towards the Black Sea, where they died because of the high salinity. Zambriborsht & Chin (1973) investigated the drift of the fish larvae from the Kilia arm towards the Black Sea. They believe that the presence of lakes, inlets, floods and marshes can delay the migration of larvae for several months. The young fishes are more resistant to salinity change and their survival would be considerably higher. Tkatschenko (1984) found 46 species of young fishes in the Kilia arm.

The present paper considers results of the first more complete investigations on the downstream migration of ichthyoplankton in the Low Danube. The parameters of migration as species-sizes composition of migrants, stages of ontogenesis, spatio-temporal structure of migration were examined.

MATERIAL AND METHODS

The points of sampling in the study area are shown in Fig. 1. Material was collected as follows :

1. In June and July 1989 at Baikal (641 rkm*).
2. In June 1991 at : Vidin (790 rkm), Lom (743 rkm), Baikal (641 rkm) and Tutrakan (433 rkm).
3. During May to July 1992 at Baikal (641 rkm).

The migratory ichthyoplankton was caught at the pontoons by ichtyoplanktonic nets with an opening of 0.2 m^2 and 1.0 mm mesh, at surface and bottom. The optimum exposition of nets was 15 to 20 minutes. Larvae and young fishes were caught close to the shore by fry drag-net (4 m long) with 1.0 mm mesh. All collected samples were preserved in 4 % formalin. Notochord length (NL) or standard length (SL) were measured depending on the larval stage.

The species of fish larvae and their stages of development were defined according to the guide of Koblitskaia (1981). The ontogenesis of larvae and young fishes is divided into 4 basic stages : I – embryos, pre-larvae (with substages A and B) : From hatching till resorption of yolk sac;

* rkm (River kilometer – The distance to the Black Sea.

Table I. – Species-sizes composition and stages of development of migratory ichthyoplankton.

	Family / Species	Lmm	stage	n
	Cyprinidae			
1.	*Leuciscus cephalus* L.	12.0-15.6	IIID2-E	2
2.	*Leuciscus idus* L.	11.0-12.4	IIID2-E	3
3.	*Scardinius erythrophthalmus* L.	9.3-15.0	IID1-IIIE	11
4.	*Aspius aspius* L.	14.5-16.8	IIIE	3
5.	*Leucaspius delineatus* Heckel	9.0-12.0	IIID-E	10
6.	*Chondrostoma nasus* L.	12.0-14.0	IIID2-E	7
7.	*Gobio gobio* L.	10.0	IIID2	1
8.	*Barbus barbus* L.	10.4-13.0	IIID2	9
9.	*Alburnus alburnus* L.	8.8-20.2	IID1-IV	26
10.	*Blicca bjoerkna* L.	11.5-12.6	IIID2-E	2
11.	*Abramis brama* L.	13.0-23.0	IIID2-IV	3
12.	*Abramis ballerus* L.	12.3	IIID2	1
13.	*Abramis sapa* Pallas	18.8	IIIF-G	1
14.	*Vimba vimba carinata* Pallas	11.5	IIID2	1
15.	*Pelecus cultratus* L.	8.5-14.0	IIC2-IIID2	5
16.	*Rhodeus sericeus amarus* Bloch	8.1-9.5	IIID2	21
17.	*Carassius carassius* L.	13.1	IIIE-F	1
18.	*Cyprinus carpio* L.	11.0-20.0	IID1-IIIG	12
	Cobitidae			
19.	*Cobitis aurata bulgarica* Drensky	10.5	IIID2	1
	Percidae			
20.	*Perca fluviatilis* L.	10.0	IIID2	1
21.	*Stizostedion volgensis* Gmelin	15.0	IIIF	1
22.	*Stizostedion lucioperca* L.	10.4	IIID2	1
23.	*Aspro streber* Siebold	12.6	IIIE	1
	Gobiidae			
24.	*Neogobius melanostomus* Pallas	5.0-11.7	IIID2-IV	56
25.	*Neogobius fluviatilis* Pallas	4.7-7.8	IID1-IIIE	78
26.	*Neogobius gymnotrachelus* Kessler	6.0-6.2	IIIE	2
27.	*Neogobius kessleri* Gunther	5.6-9.0	IIID2-F	2
28.	*Protherorhinus marmoratus* Pallas	5.0-16.2	IIID2-IV	3
29.	*Benthophilus stellatus* Sauvage	6.0	IIIE	1

Fig. 1. – Map of Bulgaria with the points of sampling in the study area (Vidin, Lom, Baikal, Tutrakan).

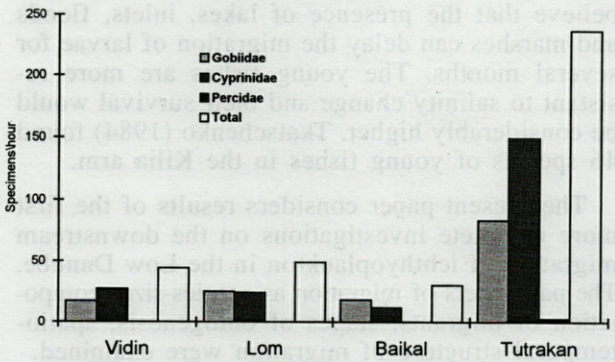


Fig. 2. – Downstream distribution of migratory ichthyoplankton.

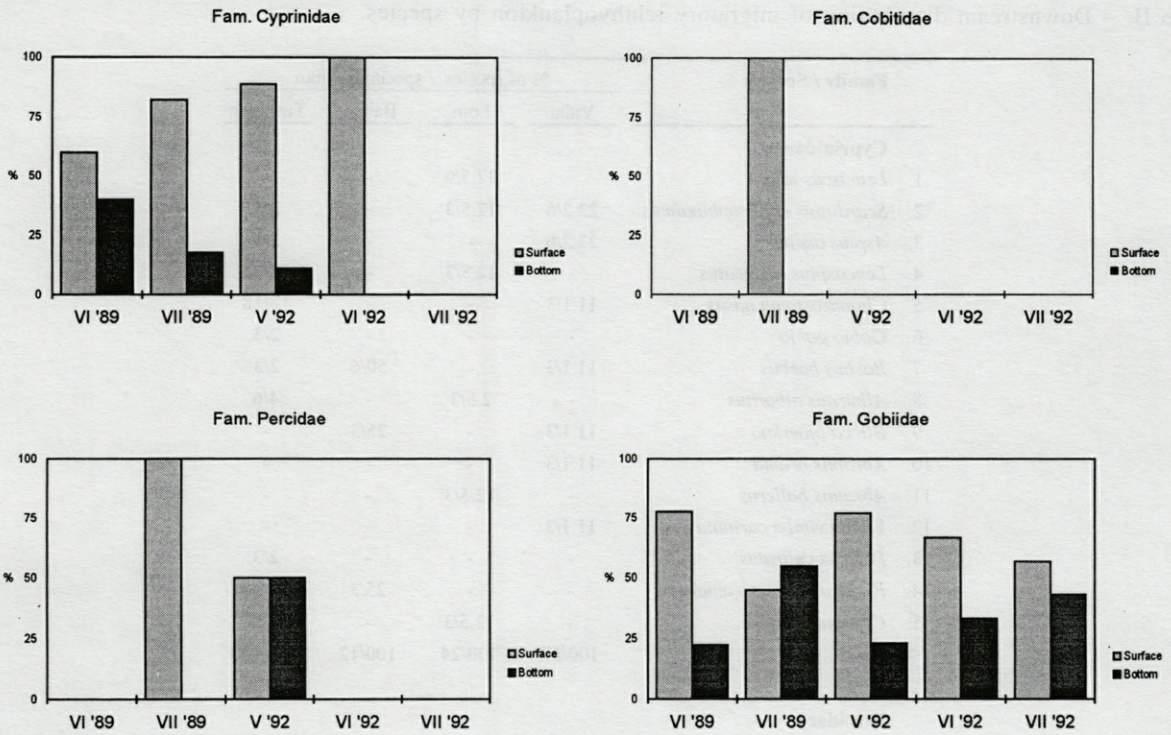


Fig. 3. – Vertical distribution of migratory ichthyoplankton for different families.

II – early larvae (substages C1, C2 and D1) : without yolk sac, appearance of mesenchyme rays and bone rays in the caudal fin toward the end of stage;
III – post-larvae (substages D2, E, F and G): complete formation of the fins, appearance of scales; and IV – young fish : complete formation of body, distinguished from adults by proportions only.

The results of downstream distribution of migratory ichthyoplankton are based on the investigations made during 1991. The researches on the vertical migration structure, its diurnal and monthly dynamics were carried out during 1989 and 1992. All results about intensity (1) of migration (specimens/h) are related to a surface of 0.2 m^2 (the opening of ichthyoplanktonic nets).

RESULTS

1. Species-size composition and stages of development of migratory ichthyoplankton

During the entire period of study, 29 species of migratory ichthyoplankton of 4 families were found (Table I), which represents 47.5 % of the whole ichthyofauna of the Bulgarian Danube stretch – 61 species (Marinov, 1978). The species catch for each family is : Cyprinidae – 72 %, Cobitidae – 33.3 %, Percidae, 57.1 % and Gobiidae – 85.7 %. According to similar data of downstream migration in the Upper Volga and the Ili River, the migrants were composed of 53.7 % and 100 %, respectively, of the whole ichthyofauna (Nezdolii, 1974; Pavlov *et al.*, 1981).

Among migrants, the Cyprinidae and the Gobiidae are dominant. The species of Cobitidae and Percidae are rare in the samples (Table I).

According to our results dominant migrants of Cyprinidae are the post-larvae (stage III) with 89.2 %. The early larvae (stage II) compose 5 %, the larvae between stages II and III 3.3 %, and young fishes (stage IV) – 2.5 % respectively. The embryos (stage I) were not always caught.

All migrants of Cobitidae and Percidae are in stage III. Migrants of Gobiidae of stage III are 95.8 %, between stages II and III 2.8 %, and in stage IV 1.4 %. Similar percentages of downstream migrants of Gobiidae in Low Volga were reported by Pavlov (1976).

2. Downstream distribution of migrants

The migratory ichthyoplankton (during 1991) was represented by 3 families (Fig. 2). The quantitative composition of species is given in Table II.

3. Vertical distribution of migrants

The results are based on the samples from surface (0 to 60 cm) and bottom (3.5 to 4.5 m). The distribution of families and species is given in Fig. 3 and Table III. The greater part of

Table II. – Downstream distribution of migratory ichthyoplankton by species.

	Family / Species	% of species / specimens/hour			
		Vidin	Lom	Baikal	Tutrakan
	Cyprinidae				
1.	*Leuciscus idus*	-	37.5/9	-	-
2.	*Scardinius erythrophthalmus*	22.2/6	12.5/3	-	2/3
3.	*Aspius aspius*	22.2/6	-	-	2/3
4.	*Leucaspius delineatus*	-	12.5/3	-	18/27
5.	*Chondrostoma nasus*	11.1/3	-	-	12/18
6.	*Gobio gobio*	-	-	-	2/3
7.	*Barbus barbus*	11.1/3	-	50/6	2/3
8.	*Alburnus alburnus*	-	2.5/3	-	4/6
9.	*Blicca bjoerkna*	11.1/3	-	25/3	-
10.	*Abramis brama*	11.1/3	-	-	-
11.	*Abramis ballerus*	-	12.5/3	-	-
12.	*Vimba vimba carinata*	11.1/3	-	-	-
13.	*Pelecus cultratus*	-	-	-	2/3
14.	*Rhodeus sericeus amarus*	-	-	25/3	32/48
15.	*Cyprinus carpio*	-	12.5/3	-	24/36
	Total	100/27	100/24	100/12	100/150
	Percidae				
16.	*Stizostedion volgensis*	-	-	-	100/3
	Gobiidae				
17.	*Neogobius melanostomus*	27.5/4.7	80/20	16.7/3	60.7/51
18.	*Neogobius fluviatilis*	72.5/12.4	20/5	83.3/15	39.3/33
	Total	100/17.1	100/25	100/18	100/84

downstream migrants were caught at the surface : Cyprinidae 82.8 %, Cobitidae 100 %, Percidae 75 % and Gobiidae 64.7 %.

4. Diurnal dynamics of downstream migration

Changes of total migration intensity during a twenty-four hour period are given in Fig. 4. On the average 92.5 % of larvae and young fishes migrate at night. Among day migrants, species of Cyprinidae and Percidae are noted. The migrants of Cobitidae and Gobiidae are recorded at night only.

The duration of the basic migratory process at night was about 7 hours. Larvae could cover a distance of 12.6 km during this time at a measured mean velocity of 50 cm/sec.

5. Monthly and annual dynamics of downstream migration

The data of total intensity of both monthly and annual dynamics of migration and the distribution of migrants by families are given in Fig. 5 and 6 respectively. The quantitative change of species during the different months and years is given in Table IV.

DISCUSSION

The species diversity of downstream migrants from a given area is in accordance with the reproduction of the fishes. The zone along the shore is where the Cyprinidae, Cobitidae and Gobiidae spawn, while the respective Percidae spawn far from the shore in deeper water (Belii, 1963 ; Setsko & Feoktistov, 1976 ; Vassilev, 1986).

The majority of Cyprinidae embryos are stuck to submerged vegetation. Their downstream migration usually starts after they leave the substratum, at about the end of stage I.

Larvae of Cobitidae have negative phototaxis and settled in the ground near to the shore. This is the most probable reason of their minimal participation in the downstream migration. Similar results were given by Pavlov *et al.* (1981) for the Volga and the Ili River.

The minimal participation of larvae of Percidae in the downstream migration cannot be explained. This is probably in accordance with the rather small number of Percidae in past years.

The absence of Acipenseridae in samples is most probably related to their reproductive bi-

Table III. – Vertical distribution of migratory ichthyoplankton by species.

June 1989			
Surface	sp/h	Bottom	sp/h
Cyprinidae			
Alburnus alburnus	3	*Abramis sapa*	1.5
Abramis brama	1	*Pelecus cultratus*	2
Pelecus pultratus	2	*Carassius carassius*	1.5
Rhodeus sericeus amarus	1.5		
Total	7.5	Total	5
Gobiidae			
Neogobius melanostomus	7.5	*Neogobius melanostomus*	4
Neogobius fluviatilis	38	*Neogobius fluviatilis*	9
Total	45.5	Total	13

July 1989			
Surface	sp/h	Bottom	sp/h
Cyprinidae			
Barbus barbus	1.3	*Barbus barbus*	2.6
Alburnus alburnus	25.3	*Alburnus alburnus*	2.6
Pelecus cultratus	1.3	*Rhodeus sericeus amarus*	1.3
Rhodeus sericeus amarus	2.6		
Total	30.5	Total	6.5
Cobitidae			
Cobitis aurata bulgarica	1.3		
Percidae			
Stizostedion lucioperca	1.3		
Gobiidae			
Neogobius fluviatilis	5.4	*Neogobius fluviatilis*	5.3
		Neogobius melanostomus	1.3
Total	5.4	Total	6.6

May 1992			
Surface	sp/h	Bottom	sp/h
Cyprinidae			
Scardinius erythrophthalmus	12	*Leuciscus cephalus*	3
Barbus barbus	6		
Abramis brama	3		
Rhodeus sericeus amarus	3		
Total	24	Total	3
Percidae			
Perca fluviatilis	3	*Aspro sreber*	3
Gobiidae			
Neogobius melanostomus	9	*Neogobius melanostomus*	3
Neogobius fluviatilis	15	*Neogobius fluviatilis*	6
Protherorhius marmoratus	6		
Total	30	Total	9

June 1992			
Surface	sp/h	Bottom	sp/h
Cyprinidae			
Alburnus alburnus	3		
Gobiidae			
Neogobius melanostomus	9	*Neogobius melanostomus*	3
Neogobius fluviatilis	24	*Neogobius fluviatilis*	9
Neogobius gymnotrachelus	6	*Protherorhius marmoratus*	3
Neogobius kessleri	3	*Benthophilus stellatus*	6
Total	42	Total	21

July 1992			
Surface	sp/h	Bottom	sp/h
Gobiidae			
Neogobius fluviatilis	12	*Neogobius fluviatilis*	12
Neogobius kessleri	4		
Total	16	Total	12

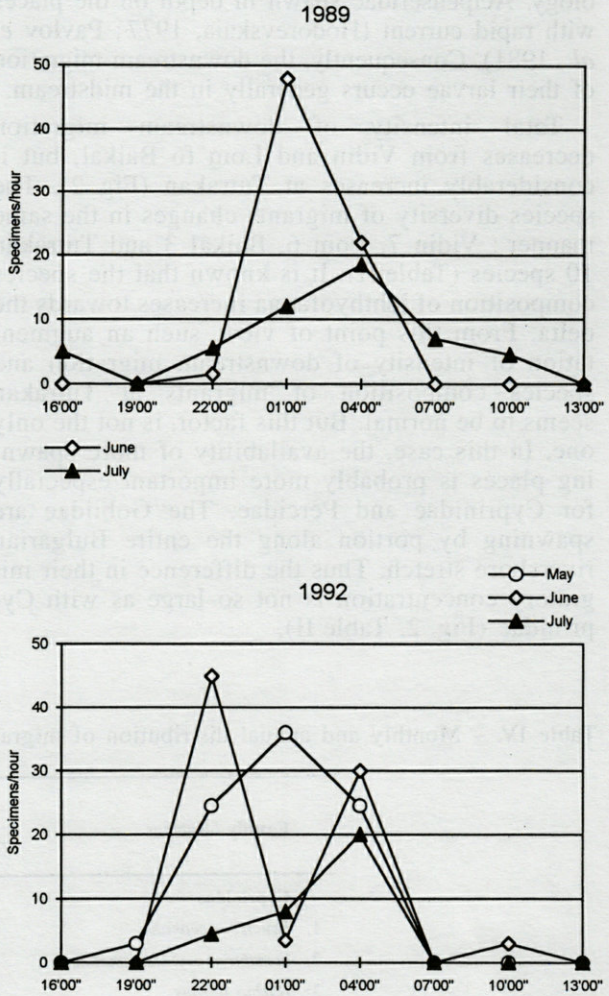


Fig. 4. – Diurnal dynamics of downstream migration.

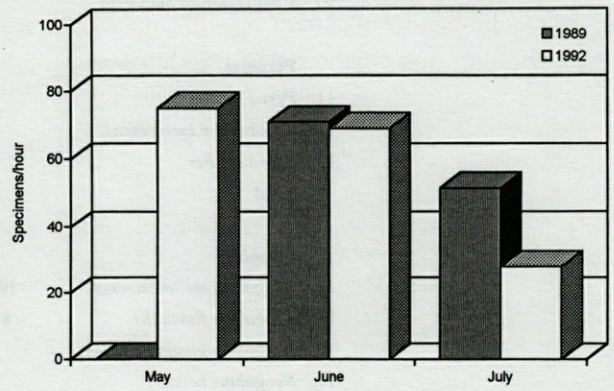


Fig. 5. – Total monthly and annual dynamics of downstream migration.

ology. Acipenseridae spawn in depth on the places with rapid current (Hodorevskaia, 1977; Pavlov *et al.*, 1981). Consequently, the downstream migration of their larvae occurs generally in the midstream.

Total intensity of downstream migration decreases from Vidin and Lom to Baikal, but it considerably increases at Tutrakan (Fig. 2). The species diversity of migrants changes in the same manner : Vidin 7, Lom 6, Baikal 3 and Tutrakan 10 species (Table II). It is known that the species composition of ichthyofauna increases towards the delta. From this point of view, such an augmentation of intensity of downstream migration and species composition of migrants at Tutrakan seems to be normal. But this factor, is not the only one. In this case, the availability of more spawning places is probably more important especially for Cyprinidae and Percidae. The Gobiidae are spawning by portion along the entire Bulgarian rivershore stretch. Thus the difference in their migratory concentration is not so large as with Cyprinidae (Fig. 2, Table II).

The structure of vertical distribution changes during the ontogenesis (Pavlov *et al.*, 1981). In our view, the stability of larvae in the water flow increases with their growth. In this way, the percentage of the « active moment » in the realization of downstream migration is increasing. In other words, young fishes are capable to change the vertical structure of migration more than are the larvae. According to our results, the post-larvae have greater numbers of migrants. After they fall within the watercourse with critical values of velocity, the passive downstream migration begins. The lowest velocity value we have measured was 40 cm/s, which considerably exceeded the critical velocity for larvae and young fishes (Pavlov, 1979). Under such conditions the vertical distribution of the migratory ichthyoplankton should depend mainly on the turbulences and the velocity gradient that increases from the bottom to the surface. Thus, the tendency for migrants is to ascend passively towards the surface. Under the given condition, biological and ecologi-

Table IV. – Monthly and annual distribution of migratory ichthyoplankton by species.

Family / Species	% of species / specimens/hour				
	1989		1992		
	June	July	May	June	July
Cyprinidae					
1. *Leuciscus cephalus*	-	-	20/6	-	-
2. *Scardinius erythrophthalmus*	-	-	40/12	-	-
3. *Barbus barbus*	-	10.5/3.9	20/6	-	-
4. *Alburnus alburnus*	24/3	75.5/27.9	-	100/3	-
5. *Abramis brama*	8/1	-	10/3	-	-
6. *Abramis sapa*	12/1.5	-	-	-	-
7. *Pelecus cultratus*	32/4	3.5/1.3	-	-	-
8. *Rhodeus sericeus amarus*	12/1.5	10.5/3.9	10/3	-	-
9. *Carassius carassius*	12/1.5	-	-	-	-
Total	100/12.5	100/37	100/30	100/3	-
Cobitidae					
10. *Cobitis aurata bulgarica*	-	100/1.3	-	-	-
Percidae					
11. *Perca fluviatilis*	-	-	50/3	-	-
12. *Stizostedion lucioperca*	-	100/1.3	-	-	-
13. *Aspro streber*	-	-	50/3	-	-
Total	-	100/1.3	100/6	-	-
Gobiidae					
14. *Neogobius melanostomus*	19.7/11.5	10.8/1.3	30.8/12	18.2/12	-
15. *Neogobius fluviatilis*	80.3/47	89.2/10.7	53.8/21	50/33	85.7/24
16. *Neogobius gimnotrachelus*	-	-	-	9.1/6	-
17. *Neogobius kessleri*	-	-	-	9.1/6	14.3/4
18. *Protherorhinus marmoratus*	-	-	15.4/6	4.5/3	-
19. *Benthophilus stellatus*	-	-	-	9.1/6	-
Total	100/58.5	100/12	100/39	100/66	100/28

cal peculiarities of species have a secondary importance. It is well confirmed by the predominant surface downstream migration of both Cyprinidae and Gobiidae.

This type of diurnal dynamics of downstream migration of ichthyoplankton is characteristic for rivers with water transparency of more than 30 cm by Secchi disk (Pavlov *et al.*, 1981). The considerable augmentation of intensity of downstream migration at night is closely connected with the loss of visual orientation of larvae and young fishes. Consequently they fall into the watercourse with critical values of velocity (Pavlov, 1979; Pavlov *et al.*, 1981). Our data of water transparency in the Bulgarian Danube stretch varied between 205 cm (Novo selo, 833 rkm) and 45 cm (Russe, 495 rkm). In the rivers with low water transparency such as Kuban and Ili (1 – 16 cm), the downstream migration has not been found maximum at night (Pavlov *et al.*, 1977; 1981). The absence of migrants of Cobitidae and Gobiidae during the daytime is most probably related to their bottom distribution, lower mobility and more strongly expressed positive tactile reaction (in comparison with Cyprinidae and Percidae). All these factors contribute to the better orientation of these species during the daytime and to their possibility to avoid the places with critical velocity of the watercourse. The catches carried out close to the shore with fry drag-net have demonstrated that the number of larvae and young fishes decreased 2 to 4 times. Similar results of «dispersal» of larvae at night were noted by other authors (Protasov, 1978; Pavlov *et al.*, 1981, 1988).

After the larvae have got into a watercourse with critical velocities during the night, they stop their migration during the daytime by a means that is still unclear. Doubtless, this process begins with recovery of their visual orientation (Pavlov, 1979; Pavlov *et al.*, 1981). The most probable mechanism is that larvae find the places with lower velocity of watercourse than critical (inlets, marshes, floods etc.).

The total intensity of downstream migration as well as of the species composition and quantity of migrants change during months and years. These changes can not be determined by a single factor. The dynamics of the migration are obviously connected with the influence of many abiotic and biotic factors of the environment. Among the abiotic factors the most important are hydrological (velocity, water level etc.). According to Pavlov (1984), the most important among the biological factors are the complex of innate behaviour reactions and morphological adaptations that regulate the spatio-temporal distribution of the larvae and the young fishes.

* rkm (River kilometer): the distance to the Black Sea.

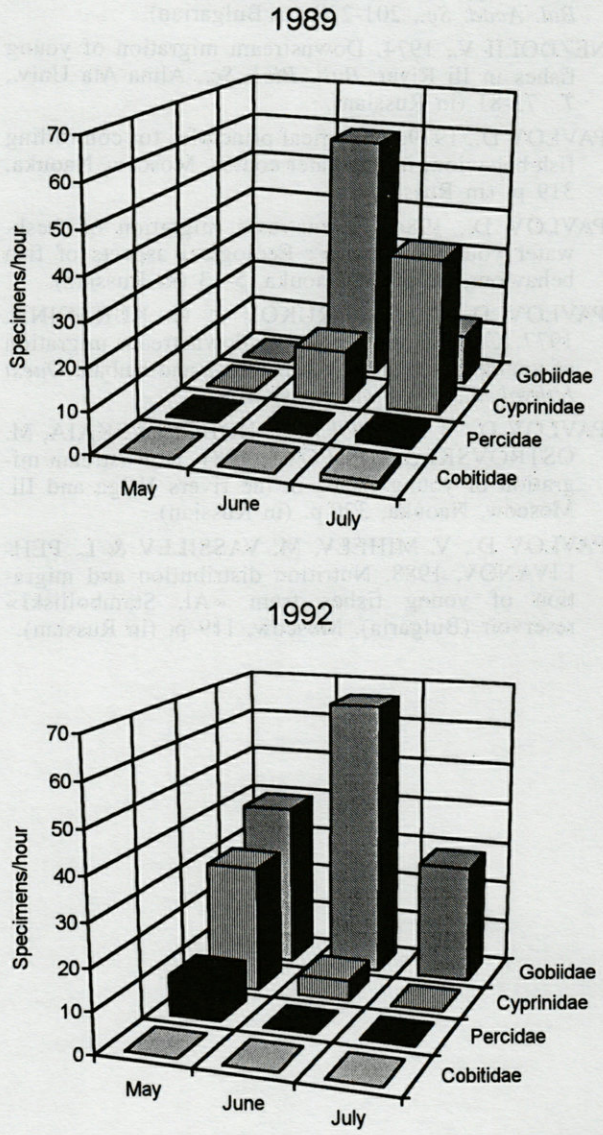


Fig. 6. – Monthly and annual distribution of migratory ichthyoplankton for different families.

REFERENCES

BELII N., 1963. Development of larvae of bream and pike-perch in depth. *Rep. Acad. Sc. USSR*, **149** (5): 1182-1184 (in Russian).

HODOREVSKAIA R., 1977. Downstream migration and behaviour of young Acipenseridae. Ph. D. Thesis Acad. Sc. USSR (in Russian).

KOBLITSKAIA A., 1981. Guide to larvae of freshwater fishes. Moscow, 208 p. (in Russian).

LIASHENKO A., 1953. Biology and quantity of Black sea shad. Ed. Acad. Sc. Ukr. SSR, Kiev. (in Russian).

MARINOV B., 1978. The ichthyofauna of Bulgarian Danube stretch and its economic importance. *In*:

Limnology of the Bulgarian Danube stretch, Sofia, *Bul. Acad. Sc.*, 201-228 (in Bulgarian).

NEZDOLII V., 1974. Downstream migration of young fishes in Ili River. *Bull. Biol. Sc.*, Alma-Ata Univ., **7** : 73-81 (in Russian).

PAVLOV D., 1979. Biological principles for controlling fish behaviour in the water course. Moscow, Naouka, 319 p. (in Russian).

PAVLOV D., 1984. Downstream migration of freshwater young fishes. *In* : Ecological aspects of fish behaviour, Moscow, Naouka, 5-13 (in Russian).

PAVLOV D., A. PAHORUKOV & G. KURAGINA, 1977. Certain regularities of downstream migration of young fishes in the rivers Volga and Kuban. *Ouest Icthyol. J.*, **17** : 3 (in Russian).

PAVLOV D., V. NEZDOLII, R. HODOREVSKAIA, M. OSTROVSKI & I. POPOVA, 1981. Downstream migration of young fishes in the rivers Volga and Ili. Moscow, Naouka, 320 p. (in Russian).

PAVLOV D., V. MIHEEV, M. VASSILEV & L. PEHLIVANOV, 1988. Nutrition distribution and migration of young fishes from «Al. Stamboliiski» reservoir (Bulgaria), Moscow, 119 p. (in Russian).

PROTASOV V., 1978. Fish behaviour. Moscow, Naouka, 296 p. (in Russian).

SETSKO R.& M. FAOKTISTOV, 1976. The influence of certain environmental factors on the reproduction of certain food-fishes. *In* : Biological regime and fishing industry in the Novosibirsk reservoir. Novosibirsk : 106-112 (in Russian).

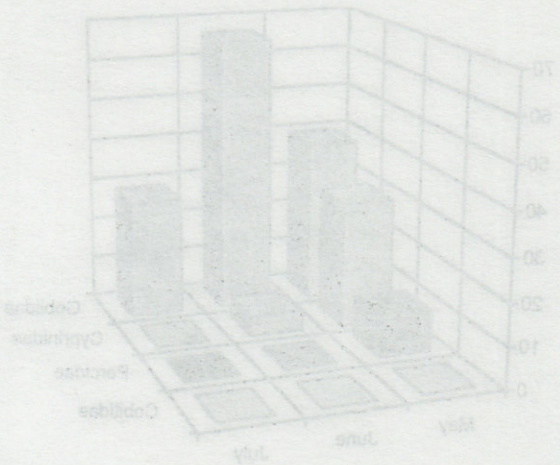
TKATSCHENKO W., 1984. Der Arten bestand von den Jungfischen im Kiliadelta der Donau. Arbeitstagung der IAD, Szentendre/Ungarm : 195-198.

VASSILEV M., 1986. Distribution and downstream migration of the young fishes from »Al. Stamboliiski» reservoir (Bulgaria). *In* : Distribution and migration of fishes in the inland water basins, Moscow, IMEA : 45-56 (in Russian).

VLADIMIROV V., 1953. Biology and survival of Black sea shad. Ed. Acad. Sc. Ukr. SSR, Kiev (in Russian).

ZAMBRIDORSHT F. & N. CHIN, 1973. Drift of fishes larvae from the Kilia arm into the Black Sea. *Quest. Ichthyol. J.*, **13** (1) : 103-108 (in Russian).

Reçu le 4 février 1993 ; received February 4, 1993
Accepté le 20 mai 1994 ; accepted May 20, 1994



VIE MILIEU, 1994, 44 (3/4) : 281-284

ANALYSES D'OUVRAGES

BOOK REVIEWS

Alain DUBOIS, 1988. The genus in zoology : a contribution to the theory of evolutionary systematics. Mémoire du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, n° 140 (1988), 124 p. Version originale en français : Le genre en zoologie : essai de systématique théorique, Mémoire n° 139, 130 p. Editions du Muséum.

Il nous a semblé utile de présenter un ouvrage important, bien qu'il ait été publié il y a quelques années déjà, en raison de son intérêt au regard de questions qui restent toujours singulièrement d'actualité, et de le porter à la connaissance des biologistes qui, spécialistes formés parfois aux disciplines les plus diverses (Biologie moléculaire, Biologie cellulaire, Ecologie, Sciences de l'Environnement ou de la Conservation...), se trouvent un jour ou l'autre confrontés à des questions de systématique.

Si le concept d'espèce, sa définition et ses limites, ont certainement été le sujet d'un nombre considérable de publications et parfois de controverses, il se trouve que, depuis quelques dizaines d'années, un concensus existe pour la grande majorité des Zoologistes (le problème étant au contraire plus complexe dans d'autres disciplines comme la Mycologie, l'Algologie ou la Microbiologie, sans parler de la Paléontologie). Il en va tout autrement en ce qui concerne la notion de genre, chaque systématicien en a sans doute l'expérience dans le groupe qu'il pratique ; aussi l'auteur souligne-t-il dès l'introduction cette relative rareté des études consacrées aux catégories taxinomiques supérieures à l'espèce et en particulier au genre.

Dans une première partie, les différentes approches de la notion de genre sont présentées, autant sous l'angle historique qu'à la lumière des travaux contemporains : Concepts empirique, phénétique, cladiste et enfin synthétique, le genre étant alors conçu à la fois comme une unité génétique, phylogénétique et écologique.

Le chapitre suivant (p. 43 à 57) est consacré à l'hybridation animale sous ses différents aspects et débouche sur les diverses manières d'appréhender une distance inter-spécifique : distances phénétique, génétique, cladistique, caryologique, écologique ou éco-éthologique, « hybride » enfin.

Le chapitre central du livre (p. 59 à 85) traite de « l'hybridabilité » comme critère permettant de justifier la réunion de plusieurs espèces dans un même genre même si, sur la base d'autres critères, elles étaient jusqu'alors rangées dans des genres différents. L'auteur explique en quoi l'hybridabilité, parce qu'elle est un critère taxonomique *relationnel* par nature, donc une caractéristique indépendante des différents indices ou degrés de similitude définis puis calculés par l'Homme à partir des autres approches, peut servir de base pour justifier objectivement les catégories supérieures à l'espèce. L'application pratique de ce critère d'hybridabilité est envisagée (p. 73 à 78) dans le cas de la classification des Vertébrés Gnathostomes et les conséquences semblent particulièrement importantes et certainement intéressantes dans un groupe comme celui des Oiseaux. Un examen critique de l'utilisation de l'hybridabilité en taxinomie est présenté à la suite de cette partie.

Enfin le genre est considéré comme une unité évolutive naturelle (p. 87 à 108) et les mécanismes de la « géniation » sont discutés, de même que dans la dernière partie sont discutées les catégories intermédiaires entre genre et espèces.

Le texte, bien écrit et agréable à lire, renvoie à chaque page à de très nombreuses publications (environ 430 références sont réunies dans la bibliographie finale), tant dans ses parties à caractère plus historique qui présentent une revue critique des diverses conceptions passées ou actuelles, que dans les parties qui font état de résultats plus récents ou d'analyses originales.

Certains lecteurs pourront être tentés, surtout après une première lecture rapide ou partielle, de se questionner sur l'intérêt pratique d'une approche qui semblera souvent difficile à mettre en œuvre dans la pratique taxinomique courante. Le lecteur remarquera peut-être aussi, surtout s'il étudie des invertébrés de petite taille connus par un nombre considérable d'espèces, que les rares exemples un peu détaillés concernent les Vertébrés. En fait il convient de noter que le titre de l'ouvrage indique clairement qu'il s'agit d'un essai de systématique *théorique,* ce qui n'empêche nullement l'auteur de répondre (p. 79 et suivantes) à un bon nombre d'objections possibles ;

enfin il faut savoir que l'auteur, Professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle, est un spécialiste reconnu de l'étude des Amphibiens actuels et que l'on parle toujours mieux de ce que l'on connaît bien.

Le livre grand format (22 x 27,5 cm), broché et remarquablement bien imprimé sur papier baryté, est disponible dans ses deux éditions, anglaise et française, en librairie ou aux Editions du Muséum, 38 rue Geoffroy Saint-Hilaire 75005 Paris, au prix de 156 francs. Cet ouvrage se doit bien sûr de figurer dans la bibliothèque de ceux qui étudient la taxonomie d'un groupe zoologique quelconque, mais tout autant dans celle des biologistes qui s'intéressent à la biodiversité des espèces animales ou à la taxonomie en général ou encore à l'évolution des espèces et à l'histoire de la pensée biologique.

C. BOUTIN

P. R. BOYLE, 1991. The UFAW Handbook on The Care & Management of Cephalopods in the Laboratory. Universities Federation for Animal Welfare, Potters Bar, (Royaume-Uni), 63 p.

Ce petit livre réunit une foule de données sur les conditions à respecter lorsqu'on maintient des Céphalopodes en aquarium. L'auteur présente un survol de la biologie de ces animaux, puis traite de la capture, des conditions de maintenance en captivité, de l'élevage, voire de la culture proprement dite. Le dernier chapitre, très succinct, résume les techniques les plus courantes employées pour le marquage des individus, l'anesthésie, la chirurgie, et enfin l'euthanasie. Quant aux techniques de l'embryologie, les travaux cités permettront au lecteur intéressé d'aborder ce domaine.

La liste de références bibliographiques comprend plus de 200 titres et représente ainsi un trésor d'informations pour le débutant désireux de s'initier rapidement au domaine de la teuthologie. Les listes synthétiques empruntées à des travaux déjà publiés couvrent les espèces utilisées en laboratoire et les types de nourritures employés pour le maintien ou l'élevage des Céphalopodes indiqués. Les illustrations (7 dessins au trait, 4 planches de photos) sont très didactiques (malgré quelques erreurs dans les figures 2 à 5).

Cet ouvrage vaut très largement son prix de 10 livres sterling ! Il peut être commandé directement à : 'UFAW', 8 Hamilton Close, South Mimms, Potters Bar, Herts EN6 3QD, United Kingdom.

S. v. BOLETZKY

S. C. STEARNS, 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford University Press, Oxford. 249 p.

L'évolution des « biographies » (traduction directe de « life histories » qui évite la confusion avec « life cycles » !) est un des phénomènes essentiels de l'évolution biologique (au-dessus du niveau des organismes unicellulaires) : en effet, cette biographie décrit l'agencement des étapes de l'ontogenèse typique d'une espèce. S. Stearns commence, pour illustrer le sujet de son livre, par un 'prologue' faisant appel à quatre exemples (« la Forêt », « le récif », « la prune », « l'albatros »). L'auteur souligne le caractère inévitablement incomplet d'un essai couvrant un domaine aussi vaste que la biologie évolutive des ontogenèses.

La première partie de l'ouvrage est consacrée aux « éléments de l'explication évolutionniste » et traite des concepts de sélection naturelle et de l'adaptation ; de la démographie avec la structure d'âge et de maturation sexuelle ; de la génétique quantitative et des normes de réaction ; des compromis évolutifs (« trade-offs ») ; des effets spécifiques des lignées (donc des « novations » apomorphes). La deuxième partie est consacrée à « l'évolution des grands traits de l'ontogenèse » et s'intéresse à trois corrélations : âge et taille à la maturité ; nombre et taille de la progéniture ; longévité reproductive et vieillissement.

Chaque chapitre de ce livre commence par une présentation synoptique et se termine par un résumé et propose au lecteur une liste de problèmes à creuser. L'ouvrage est soigneusement illustré et accompagné d'encarts explicatifs, le tout suivi d'annexes, d'un glossaire, d'une bibliographie comportant plus de 600 références (presqu'exclusivement de la littérature de langue anglaise, les exceptions étant quelques grands 'classics' de la littérature allemande), d'un index des auteurs et d'un index des matières.

Cet ouvrage est vivement recommandé aux biologistes et écologistes s'intéressant au problème du « pourquoi » d'un type d'ontogenèse plutôt que d'un autre, de l'adéquation entre « biographie » et « biotope », bref de la partie centrale d'une « stratégie adaptative ».

S. v. BOLETZKY

D. FUTUYMA & J. ANTONOVICS (éditeurs), 1992. Oxford Surveys in Evolutionary Biology, Volume 8. Oxford University Press, Oxford ; 392 p.

Les dix articles de ce volume couvrent des domaines très variés, l'ouverture étant assurée par Ernst Mayr qui présente une rétrospective personnelle sur les controverses qui ont animé ou envenimé le débat évolutionniste depuis un demi-siècle. Il montre, en particulier, combien de malentendus ont pu s'établir et se reproduire, surtout quant aux concepts de spéciation et au rôle que la génétique a joué dans l'échafaudage de la « théorie synthétique ».

La contribution de Michael Wade approfondit un problème brièvement discuté par Ernst Mayr : l'épistase selon Sewall Wright, avec les implications d'une interaction génique telle que Wright l'a postulée dans sa « Shifting Balance Theory » et ses retombées au niveau des adaptations.

Mark Taper et Ted Case présentent une revue de synthèse sur la co-évolution entre compétiteurs, en mettant en relief l'importance du déplacement de caractères dans la structure d'une communauté, avec une discussion détaillée des différents modèles explicatifs proposés dans la littérature.

Wen-Hsiung Li et Lori Sadler présentent une brève discussion sur la variation de l'ADN chez l'homme et sa signification pour la reconstruction de l'évolution humaine, avec les interprétations envisageables selon des modèles envisageant, ou une origine 'monodémique' (« Out of Africa » etc) ou, au contraire, 'polydémique' pour *Homo sapiens.*

Hiroki Morishima, Yoshio Sano et Hiko-Ichi Oka étudient la génétique évolutive des cultures de riz (*Oryza sativa* d'origine asiatique, *O. glaberrima* endémique de l'Afrique occidentale, avec leurs différences phénologiques) en comparaison avec une vingtaine d'espèces sauvages.

James Bever et François Felber considèrent l'autopolyploïdie dans le contexte d'une génétique de population théorique et s'interrogent sur les effets évolutifs probables de ces configurations chromosomiques comparées aux conditions des allopolyploïdes et aux diploïdes.

Warren Allmon présente une analyse des stades de spéciation allopatrique, en étudiant les causes de la formation de populations isolées, de leur persistence dans les conditions d'isolation, et de leur différenciations indépendantes pour aboutir à l'établissement d'espèces distinctes.

Louise Roth propose une analyse de données allométriques revues à la lumière des documents fossiles sur le nanisme chez les éléphants insulaires et envisage un scénario de sélection qui serait caractérisé par une limitation des ressources alimentaires, favorisant une maturité précoce qui, elle, serait facilitée par l'absence de grands Mammifères prédateurs (donc mortalité, surtout juvénile, réduite).

Marvalee Wake présente une grande synthèse sur la morphologie en tant que moyen d'étudier « forme et fonction » en biologie évolutive. Elle décrit brièvement quelques exemples relevant respectivement de la morphologie fonctionnelle, de la biomécanique, de l'écomorphologie et de la morphologie du développement, pour ensuite montrer le lien entre la morphologie, la systématique et l'analyse phylogénétique, ces différentes approches étant intégrées dans la morphologie évolutive.

A. E. Douglas considère la symbiose en tant que source d'innovations évolutives au niveau du métabolisme et des structures qui en sont responsables, surtout chez les eucaryotes ayant acquis des micro-organismes symbiotiques.

Chaque article de ce volume a sa propre bibliographie ; l'index commun comprend près de mille mots-clé. Au-delà de la qualité scientifique des contributions, on notera la très belle présentation, y compris la reliure haut de gamme !. On ne peut que recommander l'achat de ce volume et – le cas échéant – des volumes parus précédemment (les 7 tables de matières se trouvent dans les pages hors texte de l'ouvrage).

S. v. BOLETZKY

A. GUERRA SIERRA, 1992. Mollusca Cephalopoda. Fauna Iberica, Vol. 1. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Cientificas, Madrid. 327 p, 12 planches couleur hors texte.

Cet ouvrage inaugure la nouvelle série « Fauna Iberica ». Il traite par conséquent uniquement des Céphalopodes vivant dans les eaux entourant la Péninsule Ibérique, entre les 35ème et 48ème parallèles dans une zone qui va de la Méditerranée occidentale (9°E) à l'Atlantique à l'est de 15°W. Cette aire englobe 33 familles avec près d'une centaine d'espèces au total, mais l'auteur fournit le cadre plus général dans lequel toute présentation de ce genre doit s'inscrire.

Après une brève introduction, l'auteur présente un résumé de la systématique et de la répartition géographique des Céphalopodes en général, ainsi qu'un rappel des caractéristiques de leur morphologie et notamment de l'anatomie des adultes, assorti d'un petit survol des phases juvéniles. Dans un long chapitre sur l'histoire naturelle des Céphalopodes, il traite de la locomotion et de la flotaison, du tégument et de la livrée chromatique, de la bioluminescence, des systèmes sensoriels et nerveux, de la reproduction, de l'alimentation et de la croissance, des migrations, des prédateurs et enfin de l'exploitation des Céphalopodes par l'homme. Un bref chapitre est consacré aux techniques d'échantillonnage, de conservation et d'étude.

La partie principale intitulée « Les Céphalopodes Ibériques » commence par une liste systématique complète, avec toutes les espèces traitées, suivie d'une clé de détermination pour les ordres et familles représentés dans la zone étudiée. Ensuite chaque famille est présentée avec ses genres et espèces, y compris des clés de détermination lorsqu'il y a plus d'un taxon. Chaque espèce est brièvement décrite (morphologie, répartition géographique, biologie), la plupart des espèces sont illustrées. La qualité des dessins est remarquable par leur clarté et la cohérence de style.

La bibliographie couvre plus de 400 références ; elle est suivie d'une liste de synonymies et combinaisons taxonomiques, d'un glossaire, d'un index alphabétique de tous les taxons traités, et enfin d'une série d'excellentes photos en couleur qui complètent l'iconographie de cet ouvrage.

Le fait que ce livre soit rédigé en Espagnol ne gênera pas ou très peu les utilisateurs non ibériques qui maîtrisent une autre langue romane. Cet excellent ouvrage sera indispensable à tout chercheur confronté à la tâche d'identifier des Céphalopodes récoltés dans les eaux espagnoles et portuguaises.

S. v. BOLETZKY

VIE ET MILIEU : Volume 44

TABLE DES MATIERES – *TABLE OF CONTENTS*

U. AGRIMI, L. LUISELLI. Ecology of the snake *Coronella girondica* (Reptilia : Colubridae) in Central Italy. 203

Z.A. ANSARI, A.H. PARULEKAR. Meiobenthos in the sediments of seagrass meadows of Lakshadweep Atolls, Arabian sea. 185

A.G. BRINKMAN, C.J.M. PHILIPPART, G. HOLTROP. Mesocosms and ecosystem modelling. 29

D. DELILLE. Comparative study of effects of organic materials from terrestrial and marine sources on the growth of subantarctic marine pelagic bacteria. 159

J.C. DUMON, Y. LAPAQUELLERIE, C. LATOUCHE. Eléments-traces des Algues et des Phanérogames marines (Zostères) du contexte laguno-marin d'Arcachon.
Trace-elements of algae and marine-phanerogams (Zostera) of the Arcachon marine lagoon. 167

M. FALLACI, I. COLOMBINI, L. CHELAZZI. An analysis of the Coleoptera living along a Tyrrhenian Beach-Dune system : abundances, zonation and ecological indices. 243

N.A. FERNANDEZ, M.J. EGUARAS, P.A. MARTINEZ, L.E. FERNANDEZ. Le peuplement de microarthropodes de la litière d'*Adesmia subterranea,* des hautes montagnes d'Argentine.
Microarthropods populations of soil fauna under Adesmia subterranea *in high Andes Mountains of Argentine.* 143

A. GALLISSIAN, L. BIGOT. Les communautés d'Oligochètes et d'Arthropodes ripicoles des interfaces air-eau-sol de la retenue de Quinson (Bas-Verdon, Alpes de Haute-Provence)
Riparian Oligochaeta and Arthropoda communities inhabiting air-water-soil interfaces of the Quinson reservoir (Lower Verdon, Alpes de Haute-Provence). 133

I. GAMENICK, O. GIERE. The microdistribution of coral sand meiofauna affected by water currents. 93

M.L. GARCIA. Feeding habits of *Ondotesthes smitti* (Atherinidae, Fishes) in the South Atlantic. 151

J. GISKE, D.L. AKSNES, O. FIKSEN. Visual predators, environmental variables and zooplankton mortality risk. 1

D. GOULEAU, G. BLANCHARD, V. CARIOU-LE GALL. Production potentielle et consommation d'oxygène sur une vasière intertidale au cours d'une émersion
Oxygen production and consumption on an intertidal mudflat during emersion. 109

A.J. GREHAN, P. SCAPS, G. DESROSIERS, K. JUNIPER, G. STORA. Vertical macrofaunal distribution in the soft sediments of the Gulf of St. Lawrence and the Scotian continental margin : a preliminary assessment of intersite differences in bioturbation potential. 101

J.A. HERRERA-SILVEIRA. Phytoplankton productivity and submerged macrophyte biomass variation in a tropical coastal lagoon with groundwater discharge. 257

S.E. JORGENSEN. Review and comparison of goal functions in system ecology. 11

P.J.D. LAMBSHEAD, M. HODDA. The impact of disturbance on measurements of variability in marine nematode populations. 21

J.A. MATHER, D.L. MATHER. Skin colours and patterns of juvenile *Octopus vulgaris* in Bermuda. 267

C. MONNIOT. Quelques Ascidies récoltées par le M.S. «Marion-Dufresne» (Campagne Jasus, Réunion et Brésil)
Some ascidians collected with the M.S. «Marion-Dufresne» (Jasus, Réunion and Brazil cruises). 229

G. PARENT. Redescription de *Flabellina ischitana* (Gastropoda, Nudibranchia) observé en mer de Banyuls : une nouvelle localité
Redescription of Flabellina ischitana *(Gastropoda, Nudibranchia) observed in the Banyuls sea : a new locality.* 211

R. PRODON, J.D. LEBRETON. Analyses multivariées des relations espèces-milieu : structure et interprétation écologique
Multivariate analyses of species-environment relationships : structure and ecological interpretation. 69

S. RAZOULS, F. DE BOVEE, C. RAZOULS, M. PANOUSE. Are size-spectra of mesozooplankton a good tag for characterizing pelagic ecosystems? 59

P. TETT, C. GRENZ. Designing a simple microbiological-physical model for a coastal embayment. 39

F. THIERMANN, R. WINDOFFER, O. GIERE. Selected Meiofauna around shallow water hydrothermal vents off Milos (Greece). 215

M. TRABELSI, F. KARTAS, J.P. QUIGNARD. Comparaison du régime alimentaire d'une population marine et d'une population lagunaire d'*Atherina boyeri* des Côtes Tunisiennes
Comparison of diet between a marine and a lagoonal populations of Atherina boyeri *from Tunisian coasts.* 117

H. SALVAYRE, P. OLIVE. Datation, par le carbone-14, des eaux souterraines profondes de la plaine du Roussillon
Carbone-14 ages of deep ground water in Roussillon plain. 191

M. SOULLARD, I. BOUGE, J. FOGEL, D. LARDINOIS, T. MATHIEU, C. VEESCHKENS, D. BAY, P. DAUBY, J.M. BOUQUEGNEAU. Evolution of the shoot density of the *Posidonia* seagrass bed of Calvi Bay (Corsica). 199

K. WARNKE. Some aspects of social interactions during feeding in *Sepia officinalis* (Mollusca : Cephalopoda) hatched and reared in the laboratory. 125

M. VASSILEV. On the downstream migration of ichthyoplankton along the Bulgarian shore of the Danube river. 273

Les lecteurs suivants ont examiné les manuscrits publiés dans le tome 44. La rédaction leur exprime sa reconnaissance pour leurs analyses critiques :

The following persons have reviewed manuscripts published in volume 44. Their constructive comments have been valuable for the authors and are greatly appreciated by the editorial board :

B. Baleux, Montpellier; J.P. Baron, Villiers-en-Bois; F. Binche, Banyuls-sur-Mer; L. Bigot, Marseille; J.-Y. Bodiou, Banyuls-sur-Mer; P. Bouchet, Paris; F. De Bovée, Banyuls-sur-Mer; R. Bues, Montfavet; P. Chardy, Brest; J.W. Day, Baton Rouge; H.W. Ducklow, Cambridge USA; M.J.R. Fasham, Godalming; A.H. Gent, Peterborough; P. Jensen, Helsingor; P. Kott-Mather, Brisbane; P. Koubbi, Wimereux; J. Lepart, Montpellier; A. Mangin, Moulis; A. McLachlan, Port Elizabeth; A. Menesguen, Plouzané; P. Du Merle, Avignon; P. Nival, Villefranche-sur-Mer; W.J. O'Brien, Lawrence; B.C. Patten, Athens; D. Pont, Arles; P. Radford, Plymouth; R. Rojas-Beltran, Thonon; L. Schmekel, Munster; L. Serve, Perpignan; L.R. Taylor, Harpenden; D.Thistle, Tallahassee; K. Ulanowicz, Solomons;

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 1er de l'article 40).

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

Printed in France *Dépôt légal : 4e trimestre 1994* *Commission paritaire n° 22217*

Imprimerie Louis-Jean, 05002 GAP cedex — Dépôt légal 994 — Décembre 1994

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 by 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.

VIE ET MILIEU, 1994, 44 (3/4)

Life & Environment

SOMMAIRE – *SUMMARY*

Comparative study of effects of organic materials from terrestrial and marine sources on the growth of subantarctic marine pelagic bacteria
D. DELILLE 159

Eléments-traces des Algues et des Phanérogames marines (Zostères) du contexte laguno-marin d'Arcachon
Trace-elements of algae and marine-phanerogams (Zostera) of the Arcachon marine lagoon
J.C. DUMON, Y. LAPAQUELLERIE, C. LATOUCHE 167

Meiobenthos in the sediments of seagrass meadows of Lakshadweep Atolls, Arabian sea
Z.A. ANSARI, A.H. PARULEKAR 185

Datation, par le carbone-14, des eaux souterraines profondes de la plaine du Roussillon
Carbone-14 ages of deep ground water in Roussillon plain
H. SALVAYRE, P. OLIVE 191

Evolution of the shoot density of the Posidonia seagrass bed of Calvi Bay (Corsica)
M. SOULLARD, I. BOURGE, J. FOGEL, D. LARDINOIS, T. MATHIEU, C. VEESCHKENS, D. BAY, P. DAUBY, J.M. BOUQUEGNEAU 199

Ecology of the snake *Coronella girondica* (Reptilia : Colubridae) in Central Italy
U. AGRIMI, L. LUISELLI 203

Redescription de *Flabellina ischitana* (Gastropoda, Nudibranchia) observé en mer de Banyuls : une nouvelle localité
Redescription of Flabellina ischitana *(Gastropoda, Nudibranchia) observed in the Banyuls sea : a new locality*
G. PARENT 211

Selected Meiofauna around shallow water hydrothermal vents off Milos (Greece) : ecological and ultrastructural aspects
F. THIERMANN, R. WINDOFFER, O. GIERE 215

Quelques Ascidies récoltées par le M.S. « Marion-Dufresne » (Campagne Jasus, Réunion et Brésil)
Some ascidians collected with the M.S. "Marion-Dufresne" (Jasus, Réunion and Brazil cruises)
C. MONNIOT 229

An analysis of the Coleoptera living along a Tyrrhenian Beach-Dune system : abundances zonation and ecological indices
M. FALLACI, I. COLOMBINI, L. CHELAZZI 243

Phytoplankton productivity and submerged macrophyte biomass variation in a tropical coastal lagoon with groundwater discharge
J.A. HERRERA-SILVEIRA 257

Skin colours and patterns of juvenile *Octopus vulgaris* in Bermuda
J.A. MATHER, D.L. MATHER 267

On the downstream migration of ichthyoplankton along the shore of the Bulgarian Danube stretch
M. VASSILEV 273

Analyses d'ouvrages /*Book reviews* 281

Analysé dans / *indexed in :* Biological Abstracts, Bulletin signalétique du CNRS, Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts, Animal Behaviourial Abstracts, Marine Science Contents Tables, Current awareness in Biological Sciences, Excerpta Medica, Bowker international Serials Data base.