ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 47 nº 4 – Décembre 1997

Congress of the French *Marine Diversity* Network
Colloque Résultats/Prospective du Réseau Diversité Marine

BIODIVERSITY IN DISPERSIVE ENVIRONMENTS

BIODIVERSITÉ EN MILIEU DISPERSIF

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

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

- Organisms, communities and ecosystems biology and ecology
- Trophic webs, energetics
- Benthic ecology
- 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*

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

Publié avec le soutien financier/Published with the support of
du réseau Diversité Marine/Programme National Dynamique de la Biodiversité et Environnement/*Marine Diversity Network/National Programme Biodiversity Dynamics and Environment.*

ABONNEMENTS/SUBSCRIPTIONS 1997

	FRANCE	AUTRES PAYS
Un an (4 numéros) / *Annual subscription (4 issues)*.....	740 F	920 F

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

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

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

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

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

Proceedings of the Congress of the French *Marine Diversity* Network[1]
Actes du colloque Résultats / Prospective du Réseau Diversité Marine[1]

18-20 novembre 1996, MNHN, Paris

BIODIVERSITY IN DISPERSIVE ENVIRONMENTS
BIODIVERSITÉ EN MILIEU DISPERSIF

edited by J.-P. Féral and G. Boucher

[1] *Programme National* Dynamique de la Biodiversité et Environnement *(PNDBE) – Programme interdisciplinaire de recherche* Environnement, Vie et Société *du CNRS.*

VIE MILIEU, 1997, 47 (4) : 273-274

THE FRENCH MARINE DIVERSITY NETWORK

Jean-Pierre FÉRAL [1], ***Guy BOUCHER*** [2]

[1] *Observatoire Océanologique de Banyuls, URA CNRS 2156, BP 44, 66651 Banyuls-sur-Mer Cedex, France*
[2] *URA CNRS Biologie des Invertébrés Marins, MNHN, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France*

Biodiversity is a rather new term whose significance is very broad because it rests on various concepts of Science, Society, Economy and even Politics. This explains the sometimes ill-defined ideas surrounding it. Species diversity was first considered as a consequence of the historical accumulation of species. Ecologists now consider spatial and temporal dimensions, recognizing the existence of connections between local habitats and global biogeography and between short time and geological time. It is now considered that present observable diversity patterns are the result of a number of ecological and evolutionary processes, historical accidents and geographical circumstances. It is thus necessary to develop new concepts and analytical approaches that match the respective scales of the processes responsible for diversity. The foreseeable changes, particularly those caused by human activities, explain the present concern about the preservation of biodiversity (*cf.* the Rio de Janeiro Conference and the wide range of national and international regulations). A scientific understanding of all aspects of biodiversity is a major objective towards effectively supporting conservation and management of marine systems and the living resources involved.

In contrast to the terrestrial context, the marine living resources come almost exclusively from natural populations whose stocks are far from being assessed. Their renewal depends on the population dynamics of exploited species but also on evolutionary and environmental constraints. This operational system is threatened by overfishing, pollution, fragmentation or loss of habitats and by the probable consequences of global climatic changes. It is thus necessary to gain better knowledge not only on the exploitable species themselves, but also on their environments both biotic and abiotic, whose properties are even more poorly known than in the terrestrial environments. An important characteristic of the marine environment is that it is dense and dispersive. The sea is a physical environment allowing a planktonic phase in about 70 % of the species, associated with very high fecundities and important dispersal capacities. In spite of the geographical continuity of the world ocean, marine ecosystems present zonations as complex as, and sometimes much sharper than, on land. Often these zonations exist along with marked gradients (*e.g.* temperature, salinity, light, trophic abundance) arising in general over vast expanses

Since its establishment in 1994, the RDM [Réseau *Diversité Marine* = Marine Diversity Network] has made an important contribution by giving an infrastructure to the community of French scientists in disciplines as different as molecular biology, population genetics, systematics, marine ecology, halieutics or oceanography. The network presently covers most of the issues of the international DIVERSITAS program. About sixty actions are in progress, involving approximately 250 researchers, supported by various funding sources such as the PNB (programme national Biodiversité – jointly funded by CNRS and IFREMER), ACC-SVs (Actions concertées et coordonnées – Sciences du Vivant), the national network of Biosystematics, the European Union. However, up to now, most of the funding is due to wider programs and to recurrent resources of laboratories. When scrutinizing the actions according to the core elements of DIVERSITAS, it appears that : "Systematics : inventorying and classification" corresponds to 40 % of the activity, "Origin, maintenance and change of biodiversity" to 20 %, "Functional aspects of biodiversity" and " Conservation, restoration and sustainable use" each to 18.5 %, and only 3 % are directly devoted to the "Monitoring of Biodiversity". Assessment concerning Europe was published by Warwick R., R. Goñi & C. Heip [eds] 1997 : *An inventory of marine biodiversity research projects in the EU/EEA member states*, CEC/MAST, EERO and MARS (European Marine Station network).

In 1995-1996, the RDM supported six projects and organised workshops giving rise to three more elaborated programmes : "Inventory of the flora and the fauna of the metropolitan marine stations", "Genetics and marine diversity" and "Biodiversity of the renewable marine resources". The aim of the congress *Biodiversité en milieu dispersif* (biodiversity in dispersive environments) held in the Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) at Paris in November 1996 was to survey these ac-

tivities and to evaluate the scientific potential of the French community. 37 oral presentations, coming under 7 topics, were accepted by the scientific committee :

- Inventorying and classification (6)
- Monitoring of biodiversity (4)
- Invasion of species (4)
- Molecular tools (4)
- Origin, maintenance and change of biodiversity (8)
- Sustainable use of biodiversity (6)
- Effects of biodiversity on ecosystem functioning (5)

The number of communications shows that the activity in the fields of marine biodiversity in France goes beyond the actions specifically supported. Thus there is a high potential in this field, related in particular to the Marine Stations, some laboratories of IFREMER and the MNHN.

The variety of aspects covered by the conference[1] reflects the stimulation of theoretical considerations in both the framework of data bases and of populational and ecosystemic approaches. It has confirmed that current key topics are :

- the activity of inventorying and construction of data bases, although the average age of the systematists permits to foresee a considerable decline in capacity of taxonomic expertise in the near future,
- research on the origin, the maintenance and the change of marine diversity, especially the intraspecific (genetic) aspect, for which a functional approach must be encouraged,
- the study of the exploitation and the modifications of diversity by fishing and aquaculture, and the study of the renewable nature of the resources on an evolutionary time scale and their deterioration by anthropic impact,
- the study of the consequences of species invasions (*Crepidula*, *Caulerpa*,...),
- the use of powerful molecular tools allowing to assess diversity of very small organisms (*e.g.* picoplankton) or their monitoring, and of geographical information systems (GIS),
- research on functional aspects of biodiversity relating to the ecological successions, space complexity and their consequences on energy flows and their links to productivity.

The organisers are indebted to all who made the congress so successful and would like especially to acknowledge the hospitality of "*La grande Galerie de l'Évolution*" at the MNHN. In particular, we thank the conference speakers and participants for their input and for the enthusiasm with which they try to tackle the problems of size, time and space scales, of linking diversity and productivity, genetics and ecology or integrating species and ecosystem perspectives.

Dr Nicole Coineau, managing editor of *Vie et Milieu*, and her editorial assistants are gratefully acknowledged for their excellent collaboration. This volume comprises peer reviewed notes, short and full-length articles. We are very grateful to all the authors for producing their manuscripts on time. Special thanks are due to the national and international referees for their careful reviewing of the manuscripts. We also thank CNRS (département des Sciences de la Vie et Programme national : Dynamique de la Biodiversité et Environnement), IFREMER, MNHN, ELF-AQUITAINE (direction de l'environnement et de la sécurité) for their support.

[1] The congress programme is given at the end of the volume, along the list of participants.

VIE MILIEU, 1997, 47 (4) : 275-284

DEMERSAL RESOURCES OF THE GULF OF LIONS (NW MEDITERRANEAN). IMPACT OF EXPLOITATION ON FISH DIVERSITY

Y. ALDEBERT

IFREMER, laboratoire ECOHAL, 1, rue Jean-Vilar, 34200 Sète, France

SPECIES DIVERSITY
ELASMOBRANCHS
FISHING IMPACT
LONG-TERM CHANGES
NW MEDITERRANEAN
GULF OF LIONS

ABSTRACT. – This paper examines long-term changes in groundfish diversity in relation to the evolution of trawl fishery in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). Two different data sets were used for this purpose, viz. data collected during bottom trawl surveys over the period 1957 to 1995 and landings statistics from the Sete auction market for years 1970 to 1995. They led to convergent results. 70 % of the 167 demersal or benthic species collected during the whole surveys may be considered as permanent. However, major changes occurred for elasmobranchs, sharks and rays. Within this systematic group, a clear decline of commercial species took place since the middle eighties, firstly on the continental shelf, later on the slope. No decline was observed for non-commercial species. Landings from the trawl fleet were analysed for twenty species. Multivariate analyses showed a high time gradient related to the increase of fishing intensity and to the consequences of technological modifications of the fishing gear. All elasmobranchs species identified in the landings showed similar declining trend.

BIODIVERSITÉ
SÉLACIENS
IMPACT DE L'EXPLOITATION
CHANGEMENTS À LONG TERME
MÉDITERRANÉE
GOLFE DU LION

RÉSUMÉ. – L'étude vise à mettre en évidence les modifications intervenues dans la diversité des espèces ichtyologiques démersales du golfe du Lion, en liaison avec les changements des modes et des niveaux d'exploitation au cours des dernières décennies. Elle est basée sur deux types de données complémentaires : pêches expérimentales au chalut de fond réalisées dans le Golfe du Lion entre 1957 et 1995, débarquements de Poissons de fond à la criée de Sète de 1970 à 1995. 70 % des 167 espèces benthiques ou démersales récoltées sur l'ensemble de la période peuvent être considérées comme permanentes. Parmi celles qui n'ont plus été capturées au cours des campagnes récentes figurent surtout des Sélaciens. Les diagrammes rang-fréquence établis pour les 30 espèces de Sélaciens (squales et raies) identifiées dans le golfe du Lion montrent une forte réduction du nombre d'espèces, surtout sensible à partir du milieu des années 80, affectant progressivement le plateau continental puis le talus. Ils traduisent aussi une meilleure conservation des espèces peu ou pas commercialisées. Les séries de débarquements commerciaux des chalutiers ont été utilisées pour les 20 espèces ou genres démersaux suffisamment bien identifiés. Une ACP et une classification hierarchique effectuées sur l'ensemble des espèces montrent l'existence d'un fort gradient temporel des débarquements, lié aux profondes modifications des conditions d'exploitation des ressources démersales intervenues depuis 1970. L'analyse des séries chronologiques monospécifiques a permis de grouper les espèces selon quatre types de tendances. Pour les Sélaciens identifiés dans les débarquements, les résultats corroborent ceux obtenus sur la base des données de campagnes expérimentales : la tendance générale est à la baisse des apports allant même jusqu'à la disparition des espèces les plus fragiles.

INTRODUCTION

Exploitation of demersal resources has reached a high level in the Gulf of Lions. At the moment, demersal resources are exploited both by a trawler fleet (nearly two hundred units including Spanish boats) and by numerous small-scale fishing vessels using various gear, such as trammel nets, gillnets, longline... The trawler landings make up at least two thirds of the total catch. The demersal fishery presents the typical Mediterranean characteristics, i.e. a multispecific exploitation, rarely targeted on a single species due to the lack of

highly dominant stocks (Oliver 1983, Campillo 1992).

During the last decade, several studies were carried out on the exploitation of some of the main demersal fish species such as hake *Merluccius merluccius* (Aldebert and Recasens 1993, 1996), sole *Solea vulgaris*, bass *Dicentrarchus labrax* and gilthead bream *Sparus aurata* (Farrugio and Le Corre 1995). These studies concluded in most cases that the concerned stocks were at least fully exploited if not overexploited. Similar conclusions can be found in a review of French Mediterranean fisheries (Campillo 1992). Furthermore, an economic study of the Sete trawler fishery (Meuriot *et al.* 1987) pointed out the very important changes that had occurred in conditions of exploitation since 1970. Those changes resulted in an increased fishing effort.

In this context, the impact of exploitation on demersal resources and on fish diversity in the Gulf of Lions becomes a relevant question. Various studies have related exploitation to long-term trends of fish assemblages in overfished areas such as the North Sea. According to Greenstreet and Hall (1996) changes in diversity were subtle; in particular, the non-target species assemblage remained relatively unchanged when data from 1929-50 were compared to data from 1980-93. Conversely, Sherman (1991) reported that a range of target species was reduced by half, while a good survival and sometimes an extension could be observed for non-commercial species. Gomes *et al.* (1995) showed that the distribution patterns of the groundfish assemblages remained relatively stable from 1978 until 1987 on the Newfoundland-Labrador shelf; since then dramatic changes could be observed, changes in the distribution patterns of individual species anticipating changes at the community level. Gislason (1994) considers that, due to the lack of convenient methods, a large part of uncertainty remains in scientific results.

The present study was carried out in order to give initial answers to this question for the Gulf of Lions. It must be considered as the first part of a larger study on long-term variations in the demersal fish in the Gulf of Lions, taking into account the variations in the environmental factors.

Two different types of data were collected independently but used complementarily as a base for our analyses :
— data from bottom trawl surveys in the Gulf of Lions between 1957 and 1995,
— commercial landings from the demersal fishery in the port of Sete from 1970 to 1995.

The results of a preliminary examination of survey data led us to retain elasmobranchs as a most interesting group according to the principal aim of the study. More detailed analyses focused on this systematic group.

The time series of landings statistics is shorter than the survey data but still sufficient to point out long-term trends, due to high changes in exploitation within the period. General information on the evolution of the trawler fleet and gear in Sete during the last four decades is available. This could help to understand the changes which have occurred in the species composition of the landings.

MATERIAL AND METHODS

General trends of trawler fleet and exploitation in Sete since 1957

Several phases in the evolution of the fishery can be distinguished. They are based on the data obtained from the local Fishery Administration or collected by the Sete Fishery Laboratory (Giffard 1967, Meuriot *et al.* 1987, Campillo 1992, Taquet *et al.* 1997). These phases can be summarised as follows :

— 1957-61 : small scale fishery with small size and low horsepowered boats (27 vessels, total nominal horsepower 2 700 hp in 1961); traditional trawl gear with 2 panels and a small vertical opening; restricted fishing area on the continental shelf.

— 1962-70 : increase of the number of vessels, of their size and horsepower (28 units in 1962, total nominal horsepower 2 800 hp; 45 units in 1970, 12 720 hp). Traditional gear; fishing areas extending more offshore.

— 1971-73 : fishing effort still increasing in spite of the limitation of trawler number (fishing licenses) and of individual maximum horsepower (430 hp); 46 units, total nominal horsepower 13 270 hp in 1971, 14 180 hp in 1973.

— 1974-87 : increase of the total fishing power of fleet, technical improvements (fish detection, net drums...); 44 units in 1974, total nominal horsepower 14120 hp; 48 units in 1984, 19 940 hp. New types of trawlnets with 4 panels and a vertical opening as high as 6 m in 1974 and 11 m in 1980. Higher catch of small pelagic fish.

— 1988-94 : partial displacement of fishing effort towards small pelagic fish (up to 50 % of the trawler fleet according to years); the apparent decrease of fishing effort on demersal resources being balanced partly by a real increase of the fishing power of trawlers. About 45 units with a smooth trend to decrease for the recent years. New types of pelagic trawls with very high vertical opening up to 20 m in 1988 and to 40 m high since 1992, these gear being used close to the bottom.

It must be noticed that since the middle eighties, the nominal horsepower of trawlers could be no more considered as a satisfying index for fishing effort : some of the trawlers were fit out with more powerful governed engines (up to 1 000 hp) while varying pitch propellers and nozzles became of general use. These improvements resulted in an increase of the real fishing power of the trawler fleet.

Table I. – Distribution of experimental trawl hauls in the Gulf of Lions from 1957 to 1995.

Period	Research vessel	Number of hauls	< 150 m	>= 150m
1957-60	Pt T. Tissier, Thalassa	64	27	37
1966-70	Ichthys	180	175	5
1971-76	Ichthys	257	254	3
1980-84	Ichthys	230	95	135
1985-87	Roselys II	214	200	14
1988-89	Roselys II	206	186	20
1992	Roselys II	69	67	2
1994-95	L'Europe	139	109	30
Total		1359	1113	246

Bottom trawl survey data and analyses

Data collected by the Fisheries laboratory (ISTPM/IFREMER) are available from 1957 to 1995. All surveys were carried out using bottom otter trawls with two panels, a small vertical opening (between 1 and 3 m high), the mesh size in the codend being 40 or 20 mm. However, due to differences between sampling conditions (boats, gear or hauls duration) and the main goals of the surveys, these data are rather heterogeneous. In the earlier period, the surveys focused mainly on prospecting of fishing grounds or were aimed at specific studies for one or few demersal species. Since 1983, routine stratified sampling surveys were carried out to estimate abundance indexes of demersal resources in the whole continental shelf and the upper part of the slope of the Gulf of Lions. This was needed for national projects (Chalist surveys) or European projects (Reclio and Medits surveys). Consequently, the data are only directly comparable for the last period. When considering the entire period, geographic and bathymetric sampled areas may differ so that any direct quantitative comparison could be biased.

Data from 1359 tows were examined. For each haul, the minimum information available consisted of a faunistic list of species including the number of fish caught and their total weight. Also, as the hauls were quite unevenly distributed all along the period with gaps of several consecutive years, the data were grouped into short periods in order to obtain rather representative samples. In the same way, only two bathymetric strata were taken into account so as to obtain reliable data bases for analyses. The isobath 150 m was chosen as a rather convenient and realistic limit between the continental shelf and the slope in the Gulf of Lions, the shelf break occurring between 120 and 160 m depth. Also, the upper limit of the slope corresponds to major changes in the species composition as well as in groundfish assemblages (Maurin 1968, Gaertner 1997). The repartition of haul data available within each period for the continental shelf (from the coast to 150 m depth) and for the slope (150-800 m depth) is given in table I.

Firstly an exhaustive list of fish species caught on the continental shelf and on the slope was established. Altogether, 198 species of fish were identified for the whole period. Information was collected from literature (Bauchot and Pras 1980, Fischer *et al.* 1987, Quero 1984, Whitehead *et al.* 1986), in order to characterise each species according to its geographical area of distribution, bathymetric distribution, behaviour and main type of habitat (substratum). Thirty-one species were excluded from the previous list, their occurrence being thought casual due to their pelagic (or mesopelagic) behaviour or to an exclusively inshore distribution.

Descriptive analyses, mainly based on the presence/absence of fish species, were carried out so as to show general trends of each species : continuous occurrence, stable, increasing or decreasing frequency. Rank-frequency diagrams (Frontier and Pichod-Viale 1991) were used to point out modifications both in absolute frequency and in relative rank of species for sharks and rays (one species of Chimaeridae being included as well). In these diagrams, frequency is equal to the number of positive hauls against the total number of hauls, expressed as a percentage. Major attention was focused on data from three periods where sampling effort had been high both on the continental shelf and the slope :

— years 1957-60 which constitutes the initial reference in spite of a rather low number of hauls,

— years 1980-84 including the first stratified sampling survey (Chalist-1) on the continental shelf and several surveys for prospecting of fishing grounds of the slope,

— years 1992-95 including three recent stratified sampling survey i.e. Chalist-5 (1992), Medits94 and Medits95.

Data for other periods, being quite restricted, were used only as additional information sources.

Landings statistics and analyses methods

For the present study, only landings of demersal fish from the Sete auction market were taken into account. Sete is the main fishing port on the French Mediterranean coast, accounting for more than a third of the total landings from the coast. The landings from this port can be considered as a good indicator for the general trends. It is also the first place whose the auction market was computerised (1970) so that a time series of 25 years of landings is now available. Statistics include the landings from almost the entire trawler fleet and from a few of the small-scale fishing vessels. The choice of this time series was justified by sufficient detail in the recording of the species composition of the landings; e.g. several elasmobranch species or genera could be identified despite their small landings. However, several demersal species could not be taken into account, because they were included in mixed commercial categories. These constraints excluded some systematic groups, such as Triglidae and almost Sparidae, in spite of their interest from a biodiversity point of view. Data from twenty species or genera could be used, the list of which is given in table II. Landings for these species represented 53 to 70 % of the total demersal fish landings in individual years (mean over years 65 %). As shown in figure 1, a similar evolution

Table II. – List of scientific and common names of fish species and genera used for landings analyses (nomenclature from Whitehead *et al.* 1984-86). Codes : abbreviated names for Principal Component analysis.

Scientific name	English name	code for PCA
Conger conger	European conger	Cong
Dicentrarchus labrax	European seabass	Dice
Lepidorhombus boscii	Fourspotted megrim	Lepm
Lophius spp (L.budegassa, L. piscatorius)	Angler	Loph
Merluccius merluccius	European hake	Merl
Mullus spp (M. barbatus , M. surmuletus)	Red mullet	Mull
Mustelus spp (M. mustelus, M. asterias)	Smooth hound	Must
Myliobatis aquila	Common eagle ray	Myli
Pagellus acarne	Axillary seabream	Paca
Pagellus erythrinus	Common pandora	Pery
Raja asterias	Starry ray	Rast
Raja clavata	Thornback ray	Rcla
Raja oxyrinchus	Longnose skate	Roxy
Scyliorhinus canicula	Dogfish	Scyc
Scyliorhinus stellaris	Nurse hound	Scys
Solea vulgaris	Common sole	Sole
Sparus aurata	Gilthead seabream	Spar
Squalus spp (S. acanthias, S. blainvillei)	Spurdog	Squa
Trisopterus minutus capelanus	Poor cod	Cape
Zeus faber	John dory	Zeus

of the two series can be evidenced on the timescale of 25 years, allowing further analyses on the restricted series.

Two types of analyses were performed taking into account either all species jointly or separately.

Multivariate analyses (Lebart *et al.* 1984) were applied to annual landings for years 1969 to 1994 considering all the species together. The procedure included successively a principal components analysis (PCA), hierarchical classification with final partition of the dendrogram and description of classes. SPAD.N software (Lebart *et al.* 1993) was used to perform the analysis. The PCA was carried out using centred but not normalised values of landing data in order to keep the variability of every species. However, landings were expressed in logarithms so as a single species could not have too much influence on the constitution of the axes. Two of the 20 species, *Scyliorhinus canicula* and *Raja oxyrinchus,* were used only as supplementary variables. Also year 1969 was considered as a supplementary individual, due to a lower reliability of data.

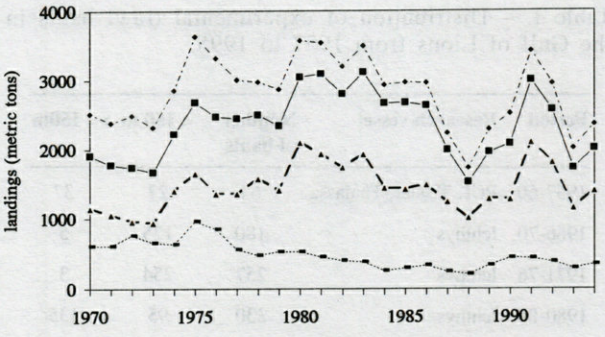


Fig. 1. – Yearly landings from the Sete auction market from 1970 to 1994. (- — - — ▪ : total demersal species. ____ ■____ ■ : total demersal fish. – ▲ – ▲ : analysed fish species. – . . . – . . . : molluscs and crustacean).

Monospecific time series analyses (Box and Jenkins 1976) were based on monthly data available for the same period. Several procedures from Statgraphics-Plus software were used to point out general trends, seasonal cycles and even pluriannual cycles in some cases (Palm 1992). Considering the main objective of the study, major attention was focused on the trend analysis. The Trend Analysis procedure was developed initially for forecasting purpose. It fits a linear or quadratic line, exponential power curve or S-curve through the time series data. Each of the four fitting methods estimates a function Z(t) where t represents the time index.

RESULTS

Survey data analyses

Given the above reservations, 167 species of demersal or benthic fish were identified in the area sampling hauls on the whole (Table III). No significant change could be observed in the total number of species caught, considering the differences of sampling effort at each period. Ninety-one species (54%) were fished all along the period and can be considered as permanent. This

Table III. – Number of fish species identified in experimental hauls at different periods according to their main bathymetric distribution.

	Time periods								
Main habitat	1957-60	1966-70	1971-76	1980-84	1985-87	1988-89	1992	1994-95	1957-95
inshore area	0	3	4	2	2	3	0	1	9
shelf	43	48	46	46	45	49	36	41	66
shelf +slope	41	44	33	52	44	44	36	37	59
slope	23	3	13	25	13	13	5	22	34
total number	107	98	96	125	104	109	77	101	167

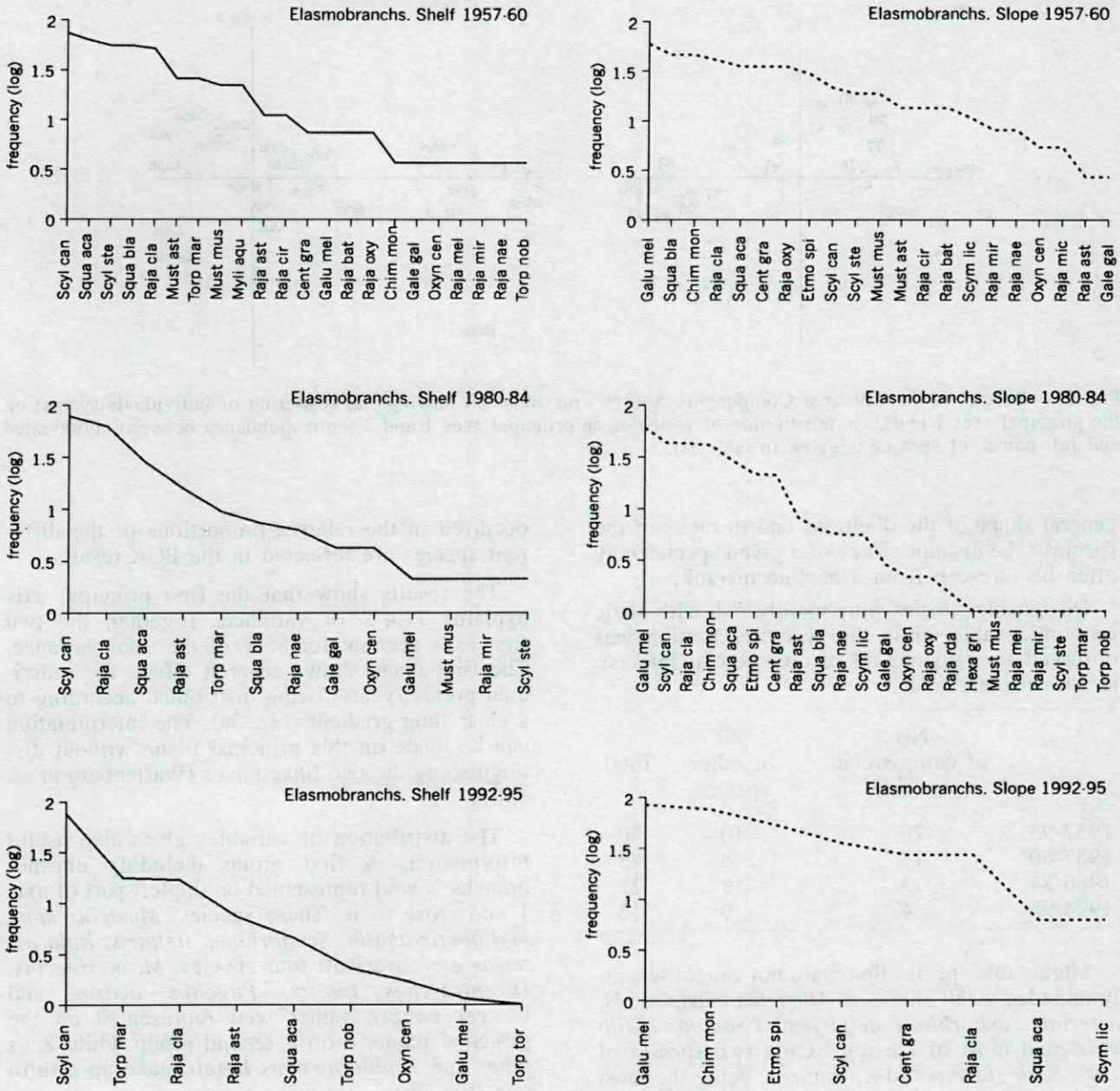


Fig. 2. – Rank-frequency diagrams for elasmobranch species on the continental shelf and on the slope of the Gulf of Lions. Correspondence between abbreviated and full names is given in appendix 1.

number may be extended to 126 (70 %) when taking into account different factors : species not described or looked for in the early years; low level of frequency possibly linked to sampling methods; occurrence related to specific patterns of distribution.

However, it is worth considering more carefully species whose occurrence was restricted to the early period. From a systematic point of view, these species are mainly elasmobranchs, thus justifying its further analyses.

The list of the 30 elasmobranch species identified in total and their occurrence at each short time period is given in appendix 1. It shows clearly a gradual decrease in their number. Rank-frequency diagrams describe more accurately the general trends, both on the continental shelf up to 150 m depth and on the slope (more than 150 m). During the initial period, about twenty species were caught either on the shelf or the slope. The decline of elasmobranchs began on the continental shelf as far back as the sixties and was quite obvious in the year 1980-84. The species diversity was preserved for a longer period on the slope, but recent surveys show the same evolution pattern as on the continental shelf (Fig. 2). Also, changes can be observed in the

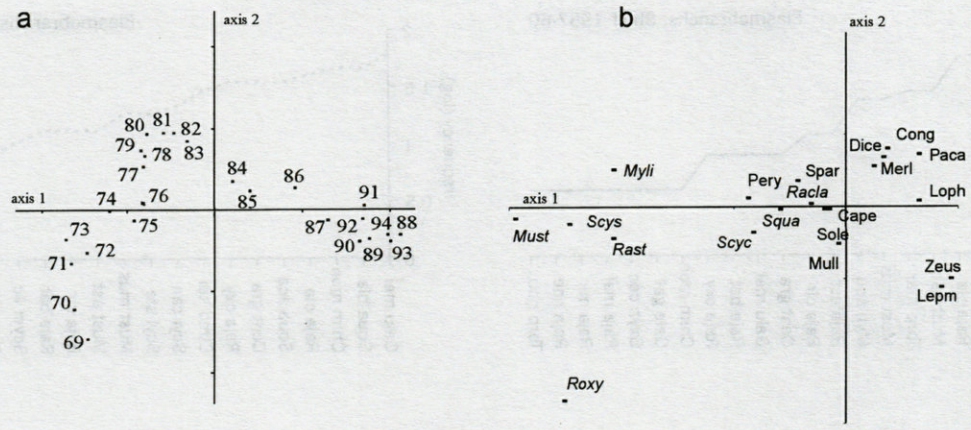


Fig. 3. – Results of the Principal Components Analysis on demersal landings. a, scattering of individuals (years) on the principal axes 1 and 2. b, positioning of variables on principal axes 1 and 2 (correspondence between abbreviated and full names of species is given in table II).

general shape of the diagrams and in ranks of the species : the disappearance of a given species may often be foreseen from a decline in rank.

Decreasing species were mainly fish with some economic value while the best preservation was observed for fish devoid of commercial interest, as shown thereunder :

	NB of commercial species	NB of other species	Total
1957-95	20	10	30
1957-60	17	8	25
1980-84	13	9	22
1994-95	4	9	13

Marketable species that were not caught recently included small sharks as *Mustelus mustelus, M. asterias, Scyliorhinus stellaris* and *Squalus blainvillei* and most of the rays. Only two species of rays, *Raja clavata* and *R. asterias*, being the most abundant and frequent in the area, could be fished during recent years. Conversely, a good resistance of poorly or non commercial species could be verified even in cases of a low level of initial abundance, e.g. the three species of electric rays *Torpedo marmorata, T. torpedo, T. nobiliana* or *Oxynotus centrina.* Equally, the dogfish, *Scyliorhinus canicula* on the continental shelf and the blackmouth catshark *Galeus melastomus* on the slope, seemed to take the lead over all other elasmobranchs.

Landings statistical analyses

Multivariate descriptive analyses

The total landings of demersal fish in the port of Sete remained relatively steady throughout the years 1970-1994 (Fig. 1). The changes that have occurred in the relative proportions of the different species are reflected in the PCA results.

The results show that the first principal axis explains 71.4 % of variance. Together, the two first axes account for 85 % of the total variance. The first plane shows an arch effect, the individual points (years) being distributed according to a clear time gradient (Fig. 3a). The interpretation can be made on this principal plane without distinguishing the two linked axes (Wartenberg *et al.* 1987).

The distribution of variables gives also useful information. A first group including elasmobranchs is well represented on the left part of axis 1 and close to it. These species, *Mustelus spp., Myliobatis aquila, Scyliorhinus stellaris, Raja asterias* are covariant; four species, *M. merluccius, Dicentrarchus labrax, Pagellus acarne* and *Conger conger,* rather well represented on the principal plane, form a second group while *Zeus faber* and *Lepidorhombus boscii* make up a third one (Fig. 3b).

The dendrogram issued from hierarchical classification points out logically clusters of years with a pattern similar to PCA scattering of individuals. The final partition of the population is defined by cutting the dendrogram. The choice of cutting level had to be done above the low aggregations, which bring together the elements that are very close one to another, and under the highest aggregations (Lebart *et al* 1984). Also the purpose of the study, i.e. the impact of exploitation on fish diversity, had to be taken into consideration.

The dendrogram shows a clear partition into two main clusters corresponding to the periods 1970-1986 and 1987-1994 (index of hierarchical tree 58 %). As shown in figure 4, final partition was obtained by cutting the aggregation tree to

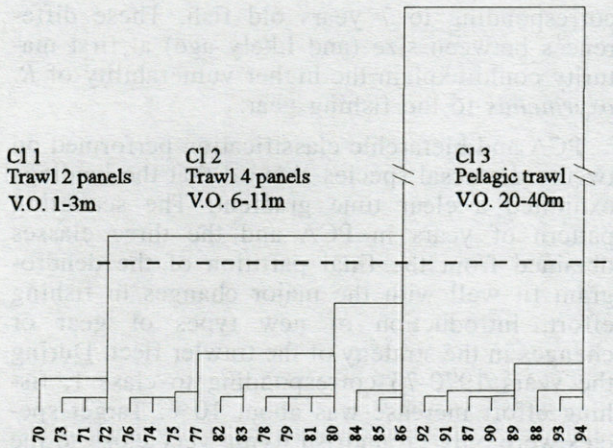


Fig. 4. – Hierarchical classification of demersal landings. (– –: level of partition of the dendrogram. V. O.: vertical opening of trawl).

three main classes corresponding to the time periods, 1970-73, 1974-87 and 1988-94. This cut corresponds to the second higher level of aggregation of the hierarchical tree (index 14%) and it fits quite well with the different phases that have been distinguished in the evolution of the fishery.

Class 1 is characterised positively by various elasmobranchs (*Raja oxyrinchus, R. asterias, Scyliorhinus stellaris...*) and negatively by *M. merluccius, P. acarne, Conger conger* and *D. labrax.* Class 2 is poorly defined by any species, viz. *Z. faber* and *L. boscii* being negative characteristics. Conversely, these two species are positive characteristics of class 3, while most of the elasmobranchs can be found in a large list of negative characteristic species. Types of gear were added to figure 4 as an illustration of the main fishery technical changes.

Time series analyses

For the present study, the results are examined only from general trend point of view. The analyses of the landings show four different trends :

— species declining continuously since 1970. These species are mainly elasmobranchs : *R. oxyrinchus* was not landed after year 1976; also a clear decrease was observed for *R. asterias, Mustelus spp., S. stellaris* and later for *M. aquila* (Fig. 5a). *Squalus spp.* decrease began only during the eighties but not in so high proportion. Other species can be connected to this group in spite of a softer slope of the catch curve;

— steady species despite occasional important annual variations. It is the case of *D. labrax, Solea vulgaris, Trisopterus minutus capelanus, Mullus spp.* (Fig. 5b). In this group one might put *S. canicula* whose landings are determined by sale conditions;

— for *M. merluccius, P. acarne* and *C. conger,* the catch curve shows a rising period initiated during the middle seventies; recently a stable or even slightly decreasing trend may be observed (Fig. 5c);

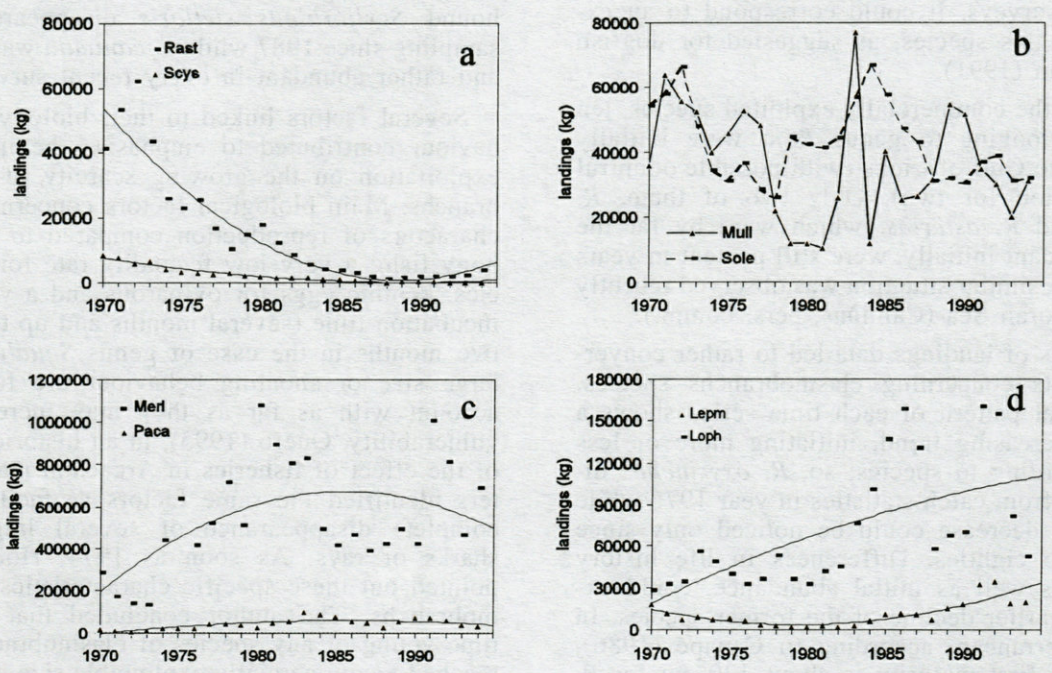


Fig. 5. – Time series analysis from demersal landings at the Sete auction market from 1970 to 1994. a, declining trend. b, no trend. c, dome shaped trend. d, rising trend (correspondence between abbreviated and full names of species is given in table II).

— time series showing an increasing trend during the last decade. It is the case for *Lophius spp., Z. faber, L. boscii* (5d).

DISCUSSION

Due to the qualitative value of surveys data base, only descriptive methods were available to point out and to describe possible changes in groundfish diversity.

The total number of species fished in the Gulf of Lions was quite stable throughout the time period. However, with regards to the elasmobranchs, the analysis of trawl survey data showed clear evidence of changes. Within this group, the number of species caught in recent years was less than half of the species caught the earlier period. The reduction occurred first on the continental shelf and then, more recently, on the slope, an area which remained almost unexploited for a long time. It affected mainly species of commercial value, i.e. most of the rays and small sharks such as *Mustelus spp.* or *Scyliorhinus stellaris.* Species with poor or no commercial value did not appear to lessen even where their initial frequency or abundance was low. This was observed for electric rays which remained present throughout the whole period in spite of a very low abundance in the samples. Despite uncertainty due to qualitative data sampling, catshark *Galeus melastomus* frequency and abundance seems to have increased in recent surveys. It could correspond to an extension of this species, as suggested for dogfish by Sherman (1991).

Among the commercially exploited species, ten species belonging to genus *Raja* were initially found in the Gulf of Lions (with possible doubtful determination for two). Only two of them, *R. clavata* and *R. asterias,* which were by far the most abundant initially, were still present in years 1992-95. A similar situation was observed recently in the Alboran Sea (Camiñas, pers. comm.).

Analyses of landings data led to rather convergent results concerning elasmobranchs species. The general pattern of each time series shows a similar decreasing trend, initiating more or less early according to species; so, *R. oxyrinchus* disappeared from catch statistics in year 1976 while *R. clavata* decrease could be noticed only since the middle eighties. Differences in life history strategy, as well as initial abundance, could explain the earlier decline of the former species. In the Mediterranean, according to Capapé (1986), the size at first maturity is about 120 cm for *R. oxyrinchus* (maximum length 150 cm). For *R. clavata* females, the first maturity was observed between 73 and 85 cm (maximum length 110 cm), corresponding to 7 years old fish. These differences between size (and likely age) at first maturity could explain the higher vulnerability of *R. oxyrinchus* to the fishing gear.

PCA and hierarchic classification performed on twenty demersal species showed that the landings exhibited a clear time gradient. The scattering pattern of years in PCA and the three classes obtained from the final partition of the dendrogram fit well with the major changes in fishing effort, introduction of new types of gear or changes in the strategy of the trawler fleet. During the years 1970-73 corresponding to class 1, fishing effort increase was about 10%. Target species were only groundfish living very close to the bottom, due to the exclusive use of traditional trawl. Class 2 corresponds to an increase of fleet fishing power (total nominal horsepower from 14 120 to 20 640 hp *i.e.* a 46% increase within the period) and to the introduction of trawls with 4 panels, that became of general use within the period. Class 3 should be characterised by major changes in the fishing strategies with the partial displacement of fishing effort towards small pelagic fish, mainly anchovy, and the use of very high vertical opening trawls (Taquet *et al.* 1997).

Results obtained from experimental surveys confirm that the decreasing trend in landings observed for sharks and rays is not due to the changes of fishing patterns or target species. It can be directly related to the continuous increasing fishing intensity and it corresponds to a general decline of stocks, the most rare species being no longer caught. In this way the nurse hound *Scyliorhinus stellaris* disappeared from sampling since 1987 while *S. canicula* was present and rather abundant in every recent survey.

Several factors linked to their biology and behaviour contributed to emphasise the impact of exploitation on the growing scarcity of elasmobranchs. Main biological factors concern specific characters of reproduction compared to those of bony fish : a very low fecundity rate for all species, benthic eggs for oviparous and a very long incubation time (several months and up to twenty two months in the case of genus *Squalus*). Also large size or shoaling behaviour are factors to account with as far as they may increase fish vulnerability. Quero (1995), in an historical study of the effect of fisheries in Arcachon marine waters identified the same factors as facilitating a complete disappearance of several large sized sharks or rays. As soon as 1974, Holden had pointed out these specific characteristics of elasmobranchs. The author concluded that "by the time young of any species of elasmobranch have reached a commercially exploitable size, the number of female fish in the population is only sufficient to provide constant recruitment and that any sustained exploitation of the female part of

the stock will reduce its abundance very considerably". This conclusion was verified in the Gulf of Lions as well as in other areas.

All information analysed in the present study results from experimental or commercial trawling. This may introduce a bias in interpretation of results; areas not accessible to trawls (rocky grounds, canyons, etc.) may act as natural preservation sites for rare species, as shown by occasional catch of a few individuals with small-scale gear. Also the period of reference is rather short from a biological point of view. Until now, no attention could be given to the environment. Environmental factors may be of capital importance with regard to long-term variations of stocks : stock collapses firstly imputed to overfishing proved afterwards to be correlated to environmental anomalies (Jakobson 1992).

Despite all these reservations, the impact of exploitation on fish diversity appears to be rather clear for elasmobranchs which show a declining trend in the Gulf of Lions. It will be necessary to follow their landings and their occurrence in trawl surveys during the next years. This will allow the estimation of the impact of partial reallocation of fishing effort towards pelagic fish (since 1988). A reduction of fishing effort on groundfish might led to a reversal of trends and a possible recovery of the declining stocks.

REFERENCES

ALDEBERT Y., RECASENS L. 1996. Comparison of methods for stock assessment of European hake *Merluccius merluccius* in the Gulf of Lions (Northwestern Mediterranean). *Aquat. Living Resour.* **9** : 13-22.

ALDEBERT Y., RECASENS L., LLEONART J. 1993. Analysis of gear interactions in a hake fishery : the case of the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Sci. Mar.* **57** (2-3) : 207-217.

BAUCHOT M.L., PRAS A. 1980. Guide des poissons marins d'Europe. Delachaux et Niestlé, 427 p.

BOX G.E.P., JENKINS G.M. 1976. Time series analysis : forecasting and control. San Francisco, Holden Day, 575 p.

CAMPILLO A. 1992. Les pêcheries françaises de Méditerranée : synthèse des connaissances. IFREMER, RIDRV-92/019-RH Sète, 206 p.

CAPAPE C. 1986. Systématique, écologie et biologie de la reproduction des Sélaciens des côtes tunisiennes. IV. Biologie de la reproduction. Th. Doct. Océanol. Univ. Paris VI, 193 p.

FARRUGIO H., LE CORRE G. 1996. Diagnostics à l'équilibre de quelques stocks halieutiques démersaux euryhalins du golfe du Lion : analyse de pseudocohortes et rendements par recrue. *FAO Rapp. Pêches* **537** : 113-120.

FISCHER W., BAUCHOT M.L., SCHNEIDER M. (rédacteurs) 1987. Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. (Révision 1). Méditerranée et Mer Noire. Zone de pêche 37. Vol. II. Rome, FAO : 761-1530.

FRONTIER S., PICHOD-VIALE D. 1991. Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution. Masson, Paris, 392 p.

GAERTNER J.C. 1997. Organisation des assemblages démersaux dans le golfe du Lion : structures spatiales et stabilité temporelle. Th. Doct. Océanol. Univ. Méditerranée, Centre Océanol. Marseille, 139 p. + annexes.

GIFFARD J.R. 1967. L'économie des pêches en Languedoc. Th. 3^{e} cycle Géographie, Univ. Montpellier, 248 p.

GISLASON H. 1994. Ecosystem effects of fishing activities in the North Sea. *Mar. Pollut. Bull.* **9** : 520-527.

GOMES M.C., HAEDRICH R.L., VILLAGARCIA M.G. 1995. Spatial and temporal changes in the groundfish assemblages on the north-east Newfoundland/Labrador shelf, north-west Atlantic, 1978-1991. *Fish. Oceanogr.* **4** : 85-101.

GREENSTREET P.R., HALL S.J. 1996. Fishing and the ground-fish assemblage structure in the north-western North Sea : an analysis of long-term and spatial trends. *J. Anim. Ecol.* **65** : 577-598.

HOLDEN M.J. 1974. Problems in the rational exploitation of Elasmobranch populations and some suggested solutions. *In :* Sea Fisheries Research, Harden Jones F.R. (ed.), Paul Elek (London) : 117-137.

JAKOBSON J. 1992. Recent variability in the fisheries of the North Atlantic. *ICES Mar. Sci. Symp.* **195** : 291-315.

LEBART L., MORINEAU A., WARWICK K.M. 1984. Multivariate descriptive statistical analysis. Correspondence analysis and related techniques for large matrices. John Wiley and sons, 231 p.

LEBART L., MORINEAU A., LAMBERT T., PLEUVRET P. 1993. SPAD-N Système portable pour l'analyse des données. Version 2.5. Manuel de référence. CISIA, Saint-Mandé (France).

MAURIN C. 1968. Ecologie ichthyologique des fonds chalutables atlantiques (de la baie ibéro-marocaine à la Mauritanie) et de la Méditerranée occidentale. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.* **32** : 1-147.

MEURIOT E., DREMIERE P.Y., CAPELLE J. 1987. Le chalutage en Méditerranée : le port de Sète. Evolution économique 1970-1984. IFREMER, Rapp. Econom. Jurid. **3** : 147 p.

OLIVER P. 1983. Les ressources halieutiques de la Méditerranée. Première partie : Méditerranée occidentale. *FAO, Stud. Rev. Gen. Fish. Counc. Medit.* **59** : 135 p.

PALM R. 1992. Comment interpréter les résultats d'une série chronologique ? ITCF, 72 p.

QUERO J.C. 1984. Les poissons marins des pêches françaises. J. Grancher édit., 394 p.

QUERO J.C., CENDRERO O. 1995. Historique de la raréfaction de poissons marins (incidence des activités de pêche sur les poissons dans les eaux marines d'Arcachon du 18^{e} siècle à nos jours). Rapp. final Contrat CCE-IFREMER PEM/93/009, 126 p.

SHERMAN K. 1991. The large marine ecosystem concept : research and management strategy for living marine resources. *Ecolog. Applic* **1** : 349-360.

TAQUET M., GAERTNER J.C., BERTRAND J. 1997. Typologie de la flottille chalutière du port de Sète par une méthode de segmentation. *Aquat. Living Resour.* **10** : 137-148.

WARTENBERG D., FERSON S., ROHLF F.J. 1987. Putting things in order : a critic of detrended correspondences analysis. *Am. Nat.* **129** : 434-448.

WHITEHEAD, P.J.P., BAUCHOT M.L., HUREAU J.C., NIELSEN J., TORTONESE E. (eds.) 1984-1986. Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean. Unesco, Paris (France), 1473 p.

Reçu le 1er février 1997; received February 1, 1997
Accepté le 28 juin 1997; accepted June 28, 1997

Appendix 1. Elasmobranch species collected during bottom trawl surveys from 1957 to 1995 (nomenclature from Whitehead *et al.* 1984-86). Occurrence according to time periods. Correspondence between full scientific name and Rubin code.

Species	57-60	66-70	71-76	80-84	85-87	88-89	92	94-95	habitat	Rubin code
Scyliorhinus canicula	—	—	—	—	—	—	—	—	shelf + slope	Scyl can
Squalus acanthias	—	—	—	—	—	—	—	—	shelf + slope	Squa aca
Torpedo marmorata	—	—	—	—	—	—	—	—	shelf	Torp mar
Raja clavata	—	—	—	—	—	—	—	—	shelf + slope	Raja cla
Torpedo nobiliana	—	-	-	—	—	—	—	—	shelf	Torp nob
Raja asterias	—	—	—	—	—	—	-	—	shelf	Raja ast
Chimaera monstrosa	—	—	-	-	—	—	—	—	slope	Chim mon
Centrophorus granulosus	—	-	-	-	—	—	—	—	slope	Cent gra
Galeus melastomus	—	-	-	-	—	—	—	—	slope	Galu mel
Etmopterus spinax	—	-	-	-	—	—	-	—	slope	Etmo spi
Scymnorhinus licha	—	-	-	-	-	-	-	-	slope + shelf	Scym lic
Oxynotus centrina	—	—	—	—	—	—	—	-	shelf + slope	Oxyn cen
Torpedo torpedo	-	—	—	-	-	—	—	-	shelf	Torp tor
Mustelus mustelus	—	—	—	—	-	—	—	-	shelf	Must mus
Raja naevus	—	-	-	-	—	—	—	-	shelf + slope	Raja nae
Raja miraletus	—	-	-	—	-	—	—	-	shelf + slope	Raja mir
Scyliorhinus stellaris	—	—	—	—	—	—	-	-	shelf	Scyl ste
Squalus blainvillei	—	-	-	-	—	—	-	-	shelf + slope	Squa bla
Galeorhinus galeus	—	-	-	-	-	-	-	-	slope	Gale gal
Myliobatis aquila	—	—	—	-	-	-	-	-	shelf	Myli aqu
Mustelus asterias	—	—	-	-	-	-	-	-	shelf + slope	Must ast
Raja melitensis	—	-	-	-	-	-	-	-	shelf + slope	Raja mel
Raja oxyrinchus	—	-	-	-	-	-	-	-	slope	Raja oxy
Raja montagui	-	-	-	-	—	—	—	-	shelf + slope	Raja mon
Hexanchus griseus	-	-	-	—	—	-	-	-	slope + shelf	Hexa gri
Raja polystigma	-	-	-	-	-	—	—	-	slope + shelf	Raja pol
Raja radula	-	-	-	—	-	-	-	-	shelf + slope	Raja rad
Raja batis	—	-	-	-	-	-	-	-	shelf + slope	Raja bat
Raja circularis	—	-	-	-	-	-	-	-	shelf	Raja cir
Raja microocellata	—	-	-	-	-	-	-	-	shelf + slope	Raja mic

VIE MILIEU, 1997, 47 (4) : 285-294

BIODIVERSITÉ ET STRATÉGIES DÉMOGRAPHIQUES DES POPULATIONS DE POISSONS PROFONDS DE L'ATLANTIQUE NORD-EST SOUMISES À LA PRESSION DE LA PÊCHE

Biodiversity and demographic strategies of exploited deep-sea fish populations from North-East Atlantic

***V. ALLAIN*[1,2] *et B. KERGOAT*[2]**

[1] *Université de Bretagne Occidentale, Ressources Halieutiques – Poissons marins, UFR Sciences et Techniques, 6, avenue Le Gorgeu, BP 809, 29285 Brest Cedex, France*
[2] *IFREMER, 8, rue François-Toullec, 56100 Lorient, France*

POISSONS PROFONDS
DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE
CORYPHAENOIDES RUPESTRIS
ALEPOCEPHALUS BAIRDII
STRUCTURE EN TAILLE
CROISSANCE
REPRODUCTION
FÉCONDITÉ

RÉSUMÉ. – La pêcherie française de Poissons profonds sur la pente continentale de l'Atlantique Nord-Est a débuté dans les années 70. La pente continentale est considérée comme le système marin qui présente le maximum de diversité biologique, et ces stocks de Poissons étaient considérés comme vierges au début de leur exploitation. Ce peuplement de Poissons paraît donc un bon modèle pour observer les effets des perturbations induites par la pêche sur la diversité marine. Une comparaison entre des données de campagnes océanographiques et des données de campagnes de pêche (rejets et débarquements) décrit la fraction de la diversité du peuplement profond de Poissons soumis à la pression de la pêche. Deux espèces sont très abondantes dans les campagnes de pêche : *Coryphaenoides rupestris* et *Alepocephalus bairdii*. Une étude de leurs caractéristiques démographiques : structure de taille, stratégie de ponte, taille de maturité sexuelle permet d'évaluer la sensibilité de ces espèces à l'exploitation par la pêche. Ces résultats permettent de discuter de l'importance de l'impact de la pêche pour la production et le fonctionnement du système, et des risques pour la stabilité et le maintien des traits biodémographiques des populations concernées. Ils constituent également un état de référence pour observer l'évolution des caractéristiques biologiques de ces espèces vivant dans un milieu à faible perturbation physico-chimique, mais soumises à l'exploitation.

DEEP-SEA FISHES
SPECIFIC DIVERSITY
CORYPHAENOIDES RUPESTRIS
ALEPOCEPHALUS BAIRDII
LENGTH STRUCTURE
GROWTH
REPRODUCTION
FECUNDITY

ABSTRACT. – French deep-sea fishery on the continental slope of North-East Atlantic began in the seventies. Continental slope is considered as the marine environment where biological diversity is maximum, and the populations of fishes were intact at the beginning of their exploitation. Consequently this fish communities seem to be a good model to observe the impact of fishing on marine diversity. Data from a scientific cruise and from professional fishing cruises are compared; it shows that only one part of deep-sea fish communities diversity undergoes the pressure of fishing. Two species are very abundant in professional fishing cruises : *Coryphaenoïdes rupestris* and *Alepocephalus bairdii*. A study of their demographic characteristics *i.e.* length structure, reproductive strategy, length at first maturity allows to estimate the susceptibility of these species to exploitation. Fishing impact on production and deep-sea system processes as well as the risks of modifying the biodemographic characteristics of these populations are discussed from the previous results. Thanks to these data which constitute a reference, the biological characteristics of these species living in a stable environment but subject to fishing can be followed.

INTRODUCTION

Depuis l'expédition du Challenger au cours de laquelle l'un des premiers recensement de Poissons profonds a été réalisé (Günther 1887), un certain nombre d'études ont été menées pour mieux connaître les communautés benthiques de Poissons profonds. Plus récemment afin d'appréhender l'ensemble du peuplement, des stratégies d'échantillonnage à plusieurs engins ont été mises en place dans différentes zones et à différentes profondeurs dans l'Atlantique du Nord-Est. Ces études décrivent la composition des peuplements de Poissons profonds ainsi que les traits biodémographiques des principales espèces et leur distribution bathymétrique (Gordon et Duncan 1985, Gordon 1986, Haedrich et Merrett 1990, Merrett *et al.* 1991, Gordon et Bergstad 1992).

Cependant, la pêche exerce une pression sur ces populations de Poissons. La pêche profonde française dans l'Atlantique du Nord-Est débute dans les années 1970 par l'exploitation de la Lingue bleue (*Molva dypterigia*) en 1973. A cette époque, il n'y a pas de demande pour les espèces profondes, les espèces traditionnelles suffisent à fournir le marché. Mais la fin des années 1980 est marquée par une forte chute de l'exploitation de Gadidés du plateau continental (*Pollachius virens* – Lieu noir –, *Gadus morhua* – Morue –, *Molva molva* – Lingue –, *Melanogrammus aeglefinus* – Eglefin –, *Merlangius merlangus* – Merlan –). La nécessité de maintenir les navires en activité a conduit les armements français à se tourner vers les espèces profondes (Charuau *et al.* 1994). Depuis 1989, la pêche s'est intensifiée, et l'exploitation est à présent largement dominée par les chalutiers français.

La pêche a donc un effet potentiel sur le peuplement de Poissons profonds et il est important d'en évaluer l'impact sur les populations exploitées. Une comparaison entre des campagnes scientifiques réalisées avant et après le début de l'exploitation permettrait d'estimer les effets de la pêche. Cependant il est également nécessaire d'évaluer quelles sont les populations de Poissons touchées par l'exploitation en réalisant un suivi scientifique des espèces débarquées mais aussi rejetées et une première caractérisation de ces peuplements. C'est l'objet de cette étude qui en comparant des données récoltées au cours de campagnes de pêche professionnelle et d'une campagne océanographique va permettre d'évaluer la part de la diversité touchée par la pêche.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les échantillons ont été prélevés au Nord du banc de Porcupine entre 53°N-57°N et 8°W-14°W et entre 870 et 1 270 m de profondeur avec différents types de chaluts (Tabl. I).

Les données récoltées sont de 2 natures :

— des abondances d'espèces provenant d'une campagne de recherche Prospec 1 menée à bord du navire océanographique Thalassa du 27 juin au 21 juillet 1996 ;

— des abondances d'espèces, des structures en taille, des otolithes et des échantillons de gonades récoltés à bord de chalutiers semi-industriels au cours de 4 campagnes de 15 jours en décembre 1995, mars, juin et septembre 1996.

Des mesures de la diversité spécifique ont été effectuées au cours des 2 types de campagne. Onze traits de la campagne Prospec 1 ont été retenus et 19 traits des campagnes de pêche. Tous les Poissons du trait sont identifiés, triés par espèces, comptés, mais seuls les Poissons de grande taille ou en grande quantité ont pu être pesés. Les espèces sont identifiées d'après Fishes of the North-eastern Atlantic and Mediterranean, 1984. Edited by P.J.P. Whitehead, M.L. Bauchot, J.C. Hureau, J. Nielsen and E. Tortonese. UNESCO, vol. 1-2-3. Pour tracer les diagrammes rang-fréquence (DRF), les espèces sont classées par ordre décroissant d'abondance en considérant le nombre d'individus ou la biomasse

Tabl. I. – Zones d'échantillonnages et caractéristiques des engins de pêche utilisés au cours des campagnes de pêche et de la campagne Prospec 1.

Sampling area and characteristics of fishing gear used during professional fishing cruises and Prospec 1 cruise.

		Campagnes de pêche	Campagne Prospec 1
Aire d'échantillonnage	latitude	53°55' - 54°58' N	55°19' - 56°48' N
	longitude	10°46' - 13°42' W	8°17' - 10°24' W
Profondeur	gamme	870 - 1270 m	976 - 1205 m
	moyenne	1081 m	1093 m
Type de chaluts		cascadeur et 35 m (2 faces)	arrow (6 faces)
	corde de dos	30.00 - 35.00 m	47.40 m
	ralingue de fond	46.10 - 47.00 m	26.80 m
	ouverture verticale	4.8 - 5.4 m	6.1 - 9.7 m
	funes de traction	2	2
	paneaux (×2)	1800 kg	2200 kg
	maillage du cul	100 mm	110 mm

et le rang correspondant leur est attribué, l'espèce la plus abondante ayant le rang 1. Une transformation log-linéaire permet une meilleure lisibilité des graphiques. L'indice de Shannon (H') est un indice de diversité qui peut être calculé en terme de nombre d'individus ou de biomasse (Frontier 1983) et qui tient compte à la fois du nombre d'espèces (S) et de leur diversité relative ou équitabilité (E).

$$H' = -\sum_{i=1}^{i=S} p_i \cdot \log_2 p_i \qquad E = \frac{H'}{\log_2 S}$$

où p_i est la proportion de la $i^{ème}$ espèce (i variant de 1 à S).

Les caractéristiques biodémographiques de 2 espèces : *Coryphaenoides rupestris* (Grenadier) et *Alepocephalus bairdii* (Mulet noir), ont été étudiées au cours des campagnes de pêches. Les Poissons sont mesurés : longueur totale pour *A. bairdii*, et longueur pré-anale (du bout du museau au commencement de la nageoire anale : «pre-anal fin length») pour *C. rupestris* afin d'établir des structures en taille. Les otolithes ont été récoltés pour déterminer l'âge des Poissons. Les otolithes du Mulet noir sont lus entiers dans un mélange alcool-glycérine sous la loupe binoculaire en lumière transmise, alors que les otolithes de Grenadier sont coupés dans l'axe transversal et observés sous le microscope en lumière transmise après avoir été couverts par le mélange alcool-glycérine. Les stries ainsi observées sont considérées comme saisonnières.

Afin de déterminer la stratégie de ponte de ces espèces, des échantillons de gonades ont été prélevés pour une étude histologique et une estimation de la fécondité ; entre chaque campagne de pêche, des échantillons sont ramenés par les marins-pêcheurs pour faire un suivi mensuel de la reproduction. Les échantillons de gonade pour l'étude histologique sont fixés dans du Bouin, déshydratés, inclus en paraffine, coupés (5 µm) et colorés par l'acide périodique Schiff et l'hématoxyline de Groat. Pour l'étude de la fécondité, des échantillons de gonade pesés sont conservés dans le Gilson pour séparer les ovocytes qui sont alors comptés, cependant, aucun résultat n'est encore disponible pour cette étude.

RÉSULTATS

1. Diversité spécifique

Les échantillonnages réalisés au cours des campagnes de pêche professionnelle et de la campagne scientifique ont permis d'aborder la diversité spécifique du peuplement de Poissons profonds sous différents aspects.

Un premier indice caractérisant la composition d'un peuplement est la richesse en espèces définie comme le nombre d'espèces recensées. Au cours des 4 campagnes réalisées sur les chalutiers professionnels, 24 espèces ou groupes d'espèces ont été recensés en 19 traits de chalut de 2 à 3 h de drague effective (Tabl. II A). Parmi ces espèces, seules 7 ont un intérêt commercial, et 18 sont

Tabl. II. – A, Liste des espèces recensées au cours de campagnes sur les chalutiers professionnels. B, Liste des espèces recensées au cours de la campagne Prospec 1.

A, List of species observed during Prospec 1 cruise. B, List of species observed during professional fishing cruises.

A

Espèces débarquées	Espèces rejetées
Coryphaenoïdes rupestris	*Alepocephalus bairdii*
Aphanopus carbo	*Deania calceus*
Hoplostethus atlanticus	*Coryphaenoïdes rupestris*
Siki *(Centrophorus squamosus + Centrocymnus coelolepis)*	*Lepidion eques*
Mora moro	Chimères *(Chimaera monstrosa + Hydrolagus mirabilis)*
Molva dipterygia	*Trachyrhynchus murrayi*
Molva molva	*Alepocephalus rostratus*
	Centrocymnus crepidater
	Galeus murinus
	Raies *(Raja kukujevi + Raja fyllae + Raja circularis + Breviraja caerulea)*
	Rhinochimaera atlantica
	Cottunculus thomsonii
	Nezumia aequalis
	Neocyttus helgae
	Halargyreus johnsonii
	Notacanthus chemnitzii
	Synaphobranchus kaupi
	Spectrunculus grandis

B

Coryphaenoïdes rupestris	*Scopelosaurus lepidus*
Alepocephalus bairdii	*Helicolenus dactylopterus*
Aphanopus carbo	*Serrivomer beani*
Lepidion eques	*Antimora rostrata*
Centroscymmus crepidater	*Hoplostethus atlanticus*
Trachyrincus murrayi	*Borostomias antarticus*
Lampanyctus ster	*Molva dipterygia*
Myctophidae	*Normichthys operosus*
Etmopterus princeps	*Polyacanthonotus rissoannus*
Nezumia aequalis	*Argyropelecus olfersi*
Coryphaenoides guentheri	*Cataetyx laticeps*
Halargyreus johnsonii	*Cottunculus thomsonii*
Alepocephalus agassizi	*Notoscolepus kroeyerii*
Chimères *(Chimaera monstrosa + Hydrolagus mirabilis)*	*Stomias boa ferox*
Coelorinchus labiatus	*Chauliodus sloani*
Siki *(Centrophorus squamosus + Centrocymnus coelolepis)*	*Malascosteus niger*
Harriotta raleighana	*Nesiarchus nasutus*
Coryphaenoides mediterraneus	*Spectrunculus grandis*
Deania calcea	*Bathypterois dubius*
Xenodermichthys copei	*Brosme brosme*
Bathylagus euryops	*Glyptocephalus cinoglossus*
Scopelogadus beani	*Lophius piscatorius*
Notacanthus chemnitzii	*Mora moro*
Apristurus laurussoni	*Paralepis coregonoides borealis*
Notacanthus bonapartei	*Bathytroctes sp.*
Centrocyllium fabricii	*Epigonus telescopus*
Phycis blennoides	*Evermanella balbo*
Synaphobranchus kaupi	*Gaidropsarus macrophtalmus*
Rouleina attrita	*Haloraupsis macrochir*
Raies *(Raja fyllae + Raja nidarosiensis + Breviraja caerulea + Raja bathyphila + Bathyraja richardsoni + Raja bigelowi)*	*Lampanyctus macdonaldi*
	Lycodes pallidus
	Mausilia microlepis
	Melanostigma atlanticum
	Paraliparis hystrix
	Reinhardtius hippoglossoides
	Rhinochimaera atlantica

Tabl. III. – A, Indice de Shannon, équitabilité et nombre d'espèces des peuplements de Poissons profonds recensés au cours des campagnes de pêche et de la campagne Prospec 1. B, Les 5 espèces majoritaires en nombre d'individus et en biomasse recensées dans les campagnes de pêche et la campagne Prospec 1.

A, Shannon index, evenness and species number of deep-sea fish stocking observed during professional fishing cruises and Prospec 1 cruise. B, Top five species by number of individuals and by biomass observed during professional fishing cruises and Prospec 1 cruise.

A

	Nombre d'individus		Biomasse	
	Campagne de pêche	Campagne Prospec1	Campagne de pêche	Campagne Prospec1
Indice de Shannon	2,57	2,72	2,87	2,41
Nombre d'espèces	24	66	17	46
Equitabilité	0,56	0,45	0,70	0,44

B

	Campagne de pêche	Campagne Prospec1
Nombre d'individus	*Coryphaenoïdes rupestris* *Aphanopus carbo* *Trachyrhynchus murrayi* *Lepidion eques* *Alepocephalus bairdii*	*Coryphaenoïdes rupestris* *Alepocephalus baidii* *Aphanopus carbo* *Lepidion eques* *Centrocymnus crepidater*
Biomasse	*Coryphaenoïdes rupestris* *Alepocephalus baidii* *Aphanopus carbo* *Deania calceus* Siki	*Alepocephalus baidii* *Coryphaenoïdes rupestris* Siki *Aphanopus carbo* *Centrocymnus crepidater*

totalement rejetées. Une seule espèce est à la fois rejetée et débarquée en quantité importante : le Grenadier *Coryphaenoïdes rupestris*. Lors de la campagne scientifique Prospec 1, 66 espèces ont été identifiées en 11 traits de chalut de 1 à 2 h de drague effective (Tabl. II B).

D'autres campagnes de recensement annoncent des valeurs différentes : 118 espèces signalées par Merrett *et al.* en 1991 dans le Porcupine Sea Bight (50°-52°N) entre 247 et 2 172 m de profondeur, 66 espèces par Gordon et Bergstad en 1992 dans la zone 54°-57°N entre 245 et 2 975 m, et 63 espèces par Gordon et Duncan en 1985 entre 56°20' et 56°50' N de 750 à 1 250 m.

Cependant une grande majorité de ces espèces n'ont été trouvées qu'en petit nombre et certaines espèces en grand nombre ne sont représentées que par des individus de petite taille. Pour tenir compte à la fois du nombre d'individus recensés par espèce et de leur biomasse, un diagramme rang-fréquence a été tracé (Fig. 1) et l'indice de Shannon calculé à partir du nombre d'individus et des biomasses (Tabl. III A). La courbe Prospec 1 a un plus grand allongement sur l'axe des abscisses que celle des campagnes de pêche ; le nombre d'individus recensés est beaucoup plus important dans le cas de la campagne Prospec 1, il est de 66 alors qu'il n'y en a que 24 dans l'autre type de campagne. L'aspect concave de la courbe Prospec 1 indique une équitabilité faible, elle est en effet de 0,45 d'après la formule de Shannon alors qu'elle est de 0,56 pour les campagnes de pêche. La combinaison de ces 2 informations, nombre d'espèces et équitabilité permet de calculer l'indice de Shannon qui est légèrement plus fort dans le cas de la campagne Prospec 1 : 2,72 contre 2,57. Dans ce cas précis, c'est le nombre d'espèces qui joue un rôle important dans la valeur de l'indice, l'équitabilité a moins de poids. Les mêmes calculs à partir des biomasses donnent des résultats différents, le nombre d'espèces pesées reste plus grand pour Prospec 1 : 46 contre 17, mais l'équitabilité des échantillons des campagnes de pêche est nettement plus important : 0,70 contre 0,44. Dans le cas des biomasses, c'est l'équitabilité qui va être déterminante dans le calcul de l'indice de Shannon qui est plus fort pour les campagnes de pêche : 2,87 contre 2,41. Cependant il faut tenir compte du biais dû au fait que les individus de faible poids ou en trop petit nombre n'ont pas pu être pesés. Le peuplement de Poissons profonds est composé de quelques espèces abondantes et d'un grand nombre d'espèces rares surtout observées dans le cas de la campagne Prospec 1.

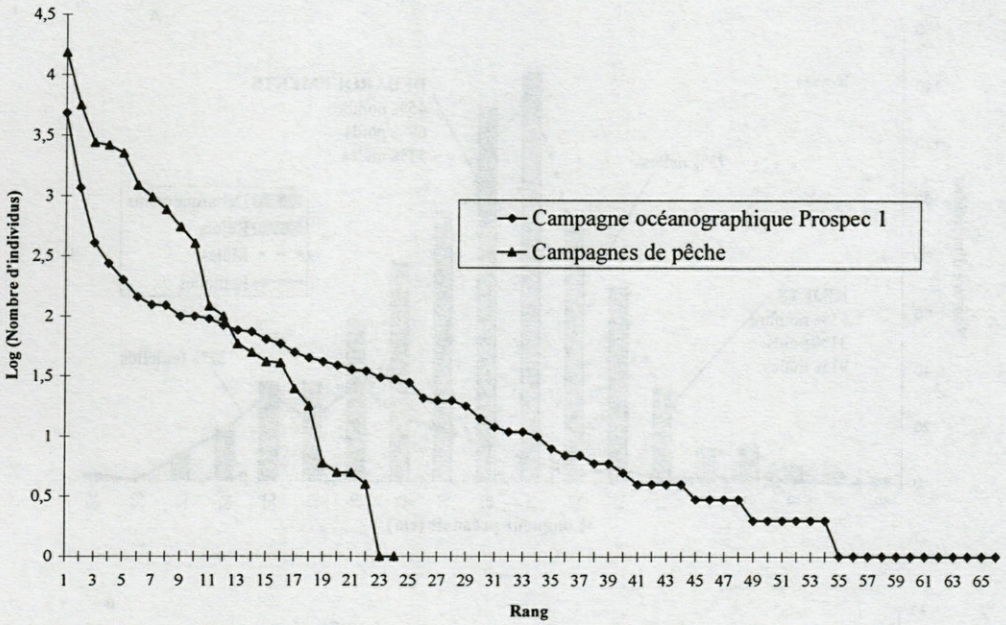


Fig. 1. – Diagramme rang-fréquence du peuplement de Poissons profonds recensé au cours de campagnes de pêche et de la campagne océanographique Prospec 1.

Rank-frequency diagram of deep-sea fish stocking observed during professional fishing cruises and Prospec 1 cruise.

Les diagrammes rang-fréquence permettent d'avoir une vision globale de la structure du peuplement qui est assez similaire pour les 2 types d'échantillonnages, cependant cela ne veut pas dire que ce sont les mêmes espèces qui sont concernées (Tabl. III B).

En comparant les espèces majoritaires en terme de nombre d'individus ou de biomasse, on constate que 3 espèces sont communes aux 2 types de campagne. *Coryphaenoïdes rupestris* est l'espèce majoritaire en nombre et en biomasse sauf dans le cas de la campagne Prospec 1 pour laquelle l'espèce dont la biomasse est la plus forte est *Alepocephalus bairdii*. Cette espèce représente le 2e tonnage pour les campagnes de pêche bien qu'elle ne soit que la 5e en nombre; elle est 2e en nombre pour Prospec 1. La 3e espèce commune aux 2 campagnes, importante en nombre et en biomasse est *Aphanopus carbo*. Deux espèces sont abondantes dans les campagnes de pêche : *Lepidion eques* et *Trachyrhynchus murrayi*, mais de petite taille, elles ne figurent pas dans les espèces majoritaires en biomasse. Elles sont remplacées par des Requins : *Centrocymnus crepidater*, *Deania calceus*, et le Siki appellation commerciale regroupant 2 espèces de Requins : *Centrophorus squamosus* et *Centrocymnus coelolepis*. On ne remarque pas de différences majeures dans les 5 espèces dominantes que ce soit en nombre ou en biomasse, pour les 2 types d'échantillonnage.

2. *Traits biodémographiques*

Deux populations de Poissons profonds sont particulièrement abondantes dans les campagnes de pêche professionnelle non seulement sur la zone étudiée du nord du banc de Porcupine, mais aussi sur les autres zones de pêche à l'Ouest de l'Irlande et de l'Ecosse : le Grenadier *C. rupestris* et le Mulet noir *A. bairdii*. Afin de mieux appréhender l'évolution de ces 2 populations face à la pression de la pêche, il est nécessaire de connaître leurs paramètres biodémographiques qui sont susceptibles d'être modifiés.

2.1. Structures en taille

Les Grenadiers pêchés font entre 6 et 24 cm de Longueur pré-anale (Lpa), avec un maximum d'individus à 14 cm (Fig. 2A). Les individus de taille inférieure à 14 cm sont rejetés, alors que les individus plus grands sont en majorité débarqués. Il existe un fort déséquilibre de la sex-ratio très en faveur des mâles qui représentent 73 % des individus recensés. Le déséquilibre est surtout flagrant dans les rejets, en effet, dans les petites tailles, 91 % des individus sont des mâles, alors que dans les débarquements, la sex-ratio est équilibrée, il n'y a plus que 51 % de mâles.

Des campagnes océanographiques menées par les anglais (Gordon et Hunter 1994) notamment ont permis d'échantillonner une plus grande partie de la population. La gamme de taille s'étend alors de 1,1 à 22,7 cm de longueur pré-anale (Fig. 3A), avec un mode pour les grandes tailles à 16-17 cm. L'allure générale de l'histogramme est très différente des résultats obtenus ici, un déficit important dans les tailles intermédiaires est observé. Connolly et Kelly (1996) observent le même type

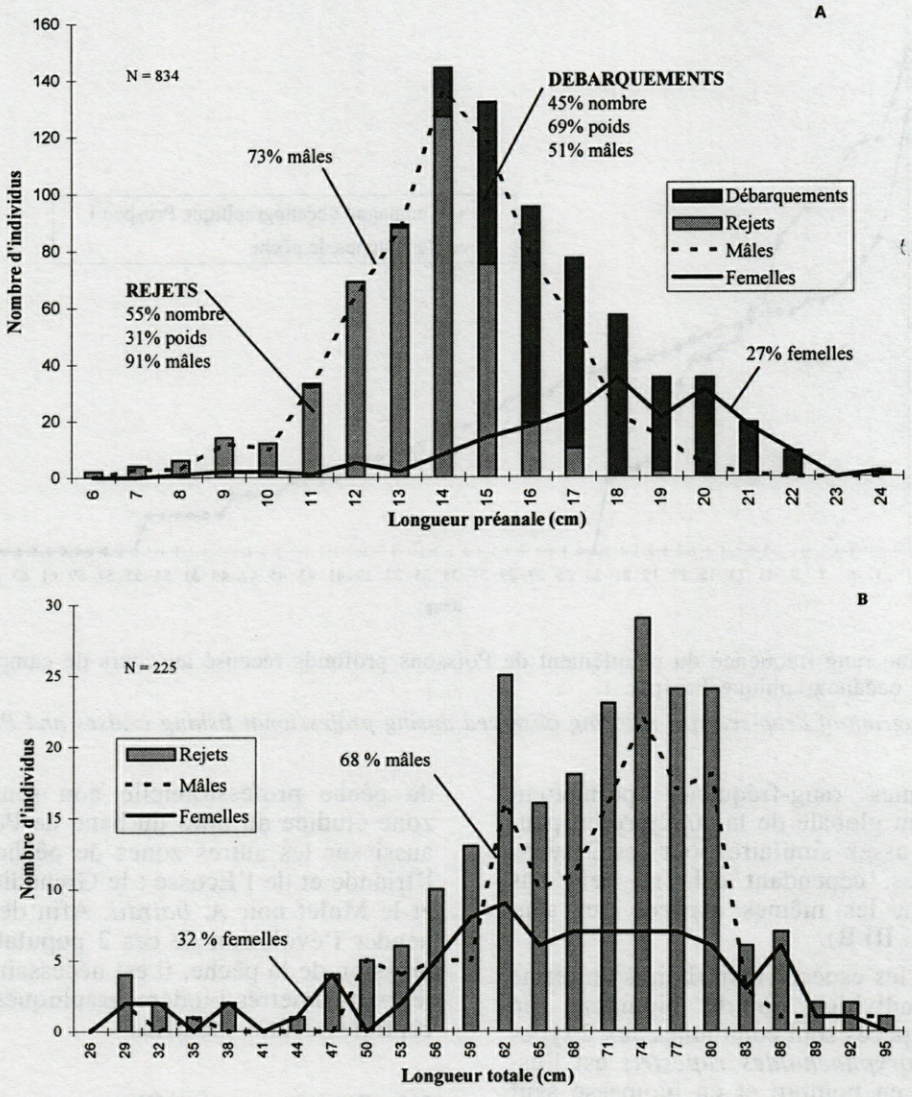


Fig. 2. – A, Structure en taille de *Corypohaenoides rupestris* et B, *Alepocephalus bairdii.*
A, Length structure of Coryphaenoides rupestris *and B,* Alepocephalus bairdii.

de distribution en taille et en utilisant un maillage de 10 mm dans le cul du chalut, ils ont pu mesurer des Poissons de 1 à 17 cm de longueur pré-anus soit de 0,7 à 27,3 cm de longueur pré-anale d'après le coefficient de correction de Kelly *et al.* (1997). D'après Connolly et Kelly (1996) les Grenadiers sont rejetés en dessous de 13 cm (soit 13,4 cm après correction) donc sensiblement à la même taille que sur les chalutiers français, cependant, dans leur étude, le maillage beaucoup plus petit fait que la classe de taille majoritairement rejetée est 4 cm (3,9 cm après correction) alors qu'elle est de 14 cm dans cette étude. De plus les rejets sont moins importants, en nombre d'individus, 33,6 % des Grenadiers sont rejetés alors que dans l'étude présente, on en dénombre 55 %. Le fort déséquilibre de la sex-ratio chez *C. rupestris* a été observé de nombreuses fois, les mâles sont plus nombreux et de plus petite taille que les femelles. Ehrich (1983) montre un mode à 17 cm pour les mâles et deux modes pour les femelles à 18,5 et 21,0 cm ; dans cette étude ils sont respectivement à 14, 18 et 20 cm, donc légèrement inférieurs.

Dans le cas du Mulet noir, tous les individus sont rejetés, cette espèce n'est pas du tout commercialisée bien que les Poissons soient de grande taille et pêchés en quantités importantes (Fig. 2B). Les animaux capturés font entre 29 et 95 cm de Longueur totale (Lt) avec 2 maxima, l'un à 62 cm et l'autre à 74 cm. Comme pour le Grenadier, la sex-ratio est déséquilibrée en faveur des mâles qui représentent 62 % des captures. La gamme de taille d'après Gordon et Hunter (1994) s'étend de 10,2 à 107,5 cm de longueur totale (Fig. 3B) avec également un déficit dans les tailles

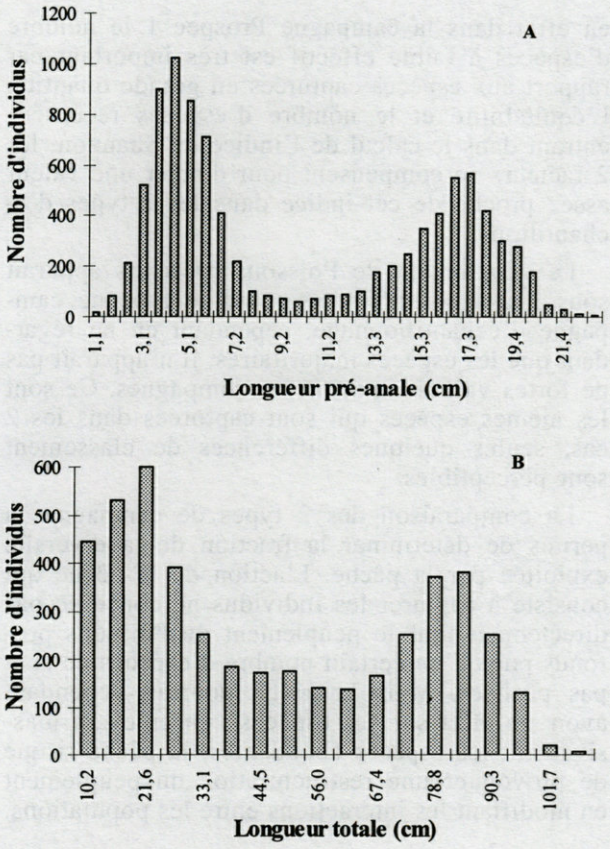


Fig. 3. – A, Structure en taille de *Coryphaenoides rupestris* et B, *Alepocephalus bairdii* d'après Gordon et Hunter 1994.

A, Length structure of Coryphaenoides rupestris *and* B, Alepocephalus bairdii *after Gordon and Hunter 1994.*

intermédiaires. Bridger (1978) observe une structure en taille similaire avec des Poissons dont la taille varie entre 10 et 109 cm avec un pic à 84 cm pour ces 2 études.

2.2. Structures d'âge longévité

Les otolithes prélevés au cours de l'échantillonnage permettent d'évaluer l'âge des Poissons. Pour ces 2 espèces, la discrimination des stries n'est pas aisée, et la lecture des otolithes s'avère difficile et imprécise. Dans le cas du Grenadier, pour des individus entre 6 et 27,5 cm de Lpa, les âges lus sur les otolithes vont de 9 à 32 ans avec une moyenne de 19,8 ans. Pour des Mulets noirs de 24 à 95 cm de Lt, les âges lus vont de 7 à 20 ans avec une moyenne de 11,7 ans.

Kelly *et al.* (1997) trouvent pour le Grenadier des âges similaires à ceux déterminés au cours de cette étude : une majorité de Poissons ont entre 10 et 38 ans, avec un maximum de 60 ans. Bridger (1978) a déterminé qu'une grande partie des Grenadiers capturés ont entre 18 et 36 ans, et pour Bergstad (1990), la majorité se situe entre 18 et 30 ans. Savvatimskii en 1971 donne des âges plus faible déterminés par la lecture des écailles : entre 9 et 14 ans pour des Grenadiers de 13 à 15 cm de Lpa. Jusqu'à présent aucune étude n'a été menée sur la détermination de l'âge des Mulets noirs, Bridger (1978) et Gordon (1979a) signalent que des structures annulaires ne sont pas observées sur les otolithes ou ne sont pas interprétables pour cette espèce.

2.3. Stratégies de ponte, fécondité et première maturité

L'étude réalisée sur les 2 populations de Poissons profonds montre que leur période de ponte est très longue : des femelles matures sont pêchées de janvier à novembre pour le Grenadier avec un pic de août à novembre et toute l'année pour le Mulet noir avec un pic de janvier à avril. Les femelles ne sont pas synchrones et à chaque moment de l'année on trouve des individus à tous les stades de maturité pour les 2 espèces.

L'étude histologique montre que le Grenadier est une espèce à fécondité déterminée : un lot d'ovocytes se développe, est pondu puis un autre lot va entrer en maturation, ainsi il semble que le Grenadier ait plusieurs pontes dans l'année. Par contre, chez le Mulet noir, l'entrée des ovocytes en vitellogenèse est continue, c'est une espèce à fécondité indéterminée. La maturité sexuelle des femelles Mulet noir est atteinte à 69 cm de longueur totale pour 50 % des individus correspondant à un âge estimé de 23 ans. Dans le cas du Grenadier la taille de première maturité est plus difficile à déterminer, en effet les femelles immatures ne sont représentées qu'en très faible effectif : 91 % des individus de petite taille sont des mâles. Les 22 femelles immatures trouvées font entre 7 et 16 cm de longueur pré-anale correspondant à des longueurs totales comprises entre 28 et 67 cm. Cependant d'après la distribution en taille des individus, la maturité apparaîtrait à des longueurs pré-anales de 11 à 13 cm soit 45 à 54 cm de longueur totale.

Certains auteurs s'accordent pour dire qu'il existe un pic de ponte en automne chez *C. rupestris* comme c'est le cas dans cette étude (Savvatimskii 1974 – Gordon 1978 et 1979b – Kelly *et al.* (1996), mais d'autres émettent l'hypothèse d'un 2^{e} pic de ponte au printemps (Geistdoerfer 1979 – Marshall 1965). Dans cette étude, l'examen de coupes histologiques montre que les ovocytes se développent de façon synchrone en un seul lot plusieurs fois dans l'année alors que Kelly *et al.* (1996) suggèrent qu'une longue période de ponte pourrait être due à des pontes partielles, donc un seul développement en plusieurs lots des ovocytes, mais avec une fécondité déterminée. Fontaine (1979) évalue la fécondité individuelle du Grenadier entre 12 000 et 35 500 ovocytes.

Plus récemment Gordon et Hunter (1994) estiment la fécondité du Grenadier entre 10 800 et 63 300 ovocytes avec une moyenne de 32 200, et Kelly *et al.* (1996) entre 11 083 et 55 175 ovocytes. Gordon et Hunter (1994) avancent une taille de première maturité de 50 cm de longueur totale soit 9,5 cm de longueur pré-anale pour les femelles de grenadier, Kelly *et al.* (1997) ont déterminé la taille de première maturité entre 10,5 et 13 cm. Quant à la fécondité du Mulet noir, très peu de travaux ont été menés, Gordon et Hunter (1994) l'évaluent à 5 000 – 8 000 ovocytes et Nazarov (1984) à 2 477 – 8 664 ovocytes. Ce dernier définit également une période de ponte hivernale avec une maturation très lente des gonades. Aucune étude n'a été menée sur la taille de première maturité du Mulet noir.

DISCUSSION

1. Diversité spécifique

Parmi toutes les espèces recensées par la campagne Prospec 1, 30 % sont capturées par la pêche professionnelle. Une raison majeure pour expliquer la différence du nombre d'espèces est la sélectivité des chaluts. Si le maillage ne peut pas vraiment être en cause puisque dans les 2 cas il est sensiblement le même : 100 mm pour la pêche professionnelle et 110 mm pour Prospec 1 ; par contre, les engins sont gréés de façon différente et l'ouverture verticale est nettement supérieure dans le cas des chaluts Arrow de la campagne Prospec 1 : 8 m en moyenne contre 5 m pour les chaluts professionnels. Le faible pourcentage d'espèces recensées pêchées par les professionnels est aussi dû en partie au fait que les pêcheurs reviennent toujours sur les mêmes zones : les plus rentables et les plus facilement chalutables. Une différence géographique peut également expliquer la présence ou l'absence de certaines espèces, en effet les campagnes de pêches sont menées plus au sud que la campagne scientifique. Les différences entre les campagnes de pêche et les campagnes de Gordon et Duncan (1985), Merrett *et al.* (1991) et de Gordon et Bergstad (1992) peuvent être expliquées par des différences géographiques et bathymétriques pour les 2 dernières. La sélectivité des chaluts est aussi une raison majeure pour expliquer les différences avec ces campagnes.

Malgré la différence dans le nombre d'espèces recensées, l'indice de diversité de Shannon donne des valeurs comparables pour les campagnes professionnelles et la campagne Prospec 1. Le nombre d'espèces plus faible dans les campagnes de pêche est compensé par une équitabilité plus forte, en effet dans la campagne Prospec 1 le nombre d'espèces à faible effectif est très important par rapport aux espèces capturées en grande quantité. L'équitabilité et le nombre d'espèces recensées entrant dans le calcul de l'indice de Shannon, les 2 facteurs se compensent pour donner une valeur assez proche de cet indice dans les 2 types d'échantillons.

Le peuplement de Poissons profonds apparaît sous 2 aspects différents selon le type de campagne d'échantillonnage, cependant en ne regardant que les espèces majoritaires, il n'apparaît pas de fortes variations selon les campagnes. Ce sont les mêmes espèces qui sont capturées dans les 2 cas, seules quelques différences de classement sont perceptibles.

La comparaison des 2 types de campagnes a permis de déterminer la fraction de la diversité exploitée par la pêche. L'action de la pêche qui consiste à capturer les individus ne concerne pas directement tout le peuplement de Poissons profonds puisqu'un certain nombre d'espèces ne sont pas pêchées. Mais la pêche pourrait cependant avoir un effet sur ces espèces : en enlevant massivement les espèces abondantes, la pêche risque de provoquer une restructuration du peuplement en modifiant les interactions entre les populations.

2. Traits biodémographiques

Le maillage des chaluts utilisé pour la pêche professionnelle : 100 mm ne permet pas de capturer les petits individus, les structures en taille ne sont donc pas représentatives des populations mais bien de la fraction exploitée. Ceci explique donc pour le Grenadier la plus grande gamme de taille observée par Gordon et Hunter (1994) et Connolly et Kelly (1996) qui utilisent des maillages de 10 mm. Cette différence d'engins permet aussi d'expliquer le pic à 4 cm observé pour les rejets par Connolly et Kelly (1996). Pour cette espèce, Gordon et Hunter (1994) et Bergstad (1990) afin d'expliquer le déficit des tailles intermédiaires ont émis l'hypothèse d'une forte mortalité juvénile associée à une faible mortalité des adultes provoquant ainsi une accumulation des individus de grande taille. D'après Mauchline et Gordon (1984), un changement ontogénique dans l'alimentation lors de l'acquisition de la maturité sexuelle provoquerait une augmentation de la compétition avec les adultes pour une ressource limitée d'où une mortalité des juvéniles. Quant à la sex-ratio, Gordon (1979a) a montré une séparation bathymétrique des sexes dans la zone 56-57°N, 9-11°W, il observe une majorité de mâles au-dessus de 1 000 m, tendance qui s'inverse au-dessous.

Pour *Alepocephalus bairdii*, dans cette étude, le mode des grandes tailles se situe à 74 cm alors

qu'il est à 84 cm pour Gordon et Hunter (1994) et Bridger (1978). Cette différence est remarquable et pourrait être un effet de la pression de pêche, en effet, les Poissons sont échantillonnés sur des zones où la pêche est intense, et il y a un intervalle de temps de 23 ans entre les données de Bridger (1978) et cette étude. Le même phénomène est observé pour les Grenadiers : le mode des grandes tailles est à 16-17 cm pour Gordon et Hunter (1994) alors qu'il n'est que de 14-15 cm dans cette étude.

Chez les Poissons profonds, les lectures d'âge sur des pièces calcifiées comme les otolithes posent souvent des problèmes d'interprétation. En effet dans ce milieu souvent qualifié de stable, il n'existe pas de phénomène cyclique très marqué comme l'alternance jour – nuit subi par les Poissons du plateau continental. Cependant les incréments lus sont considérés comme des marques annuelles. Des travaux de validation ont été réalisés sur de jeunes *Coryphaenoides rupestris* par l'analyse de l'anneau du bord en formation (Gordon et Swan 1996). Pour les juvéniles, les anneaux qui sont plus lisibles sont donc validés, cependant pour les Poissons de grande taille, la discrimination des anneaux reste toujours un problème qui induit une grande imprécision dans la détermination de l'âge. Chez les 2 espèces étudiées, la croissance apparaît lente. Les Poissons de grand fond sont aussi caractérisés par une grande longévité ce qui rejoint l'hypothèse de Gordon et Hunter (1994) pour expliquer la structure en taille particulière de *C. rupestris*. D'autres Poissons vivant dans ce milieu ont été étudiés, ainsi certains Empereurs (*Hoplostethus atlanticus*) atteindraient des âges de 100 ans. Ces âges exceptionnels sont très controversés ce qui justifie la nécessité d'un travail de validation.

La faible intensité des phénomènes cycliques et la grande stabilité de ce milieu peuvent expliquer la très longue période de ponte. Le désaccord qui existe entre les auteurs sur la période du pic de ponte du Grenadier est sans doute dû à un biais d'échantillonnage, en effet jusqu'à cette étude aucun suivi mensuel sur une période complète d'un an n'avait été mené. Le problème de la fréquence d'échantillonnage peut aussi expliquer la différence entre les hypothèses sur la cinétique de l'ovogenèse émises par Kelly *et al.* (1996) et ce travail. Selon l'hypothèse émise au cours de cette étude, le Grenadier aurait plusieurs pontes par an, ce qui implique que les fécondités individuelles fournies par différents auteurs ne sont que des fécondités partielles. Il en va de même pour le Mulet noir dont la fécondité est indéterminée, les valeurs annoncées par les différents auteurs ne sont que des fécondités partielles. Il est donc nécessaire pour déterminer la fécondité de faire un suivi de la cinétique de l'ovogenèse pour tenter d'évaluer le nombre de pontes par an et la nature déterminée ou indéterminée de la fécondité. Les auteurs semblent d'accord sur la taille de première maturité du Grenadier, cependant un plus grand nombre d'échantillons permettrait de la préciser.

CONCLUSION

La pression de la pêche ne s'exerce pas sur toutes les populations de Poissons profonds. Seule une fraction de la diversité spécifique de ce peuplement subit un impact direct de la pêche, puisque 30 % des espèces recensées par la campagne scientifique sont pêchées par les professionnels. La pression de pêche s'exerce directement sur 6 à 7 espèces abondantes (débarquées ou rejetées) et sur un grand nombre d'espèces rares. Mais indirectement, la pêche risque de bouleverser les interactions entre espèces en supprimant un grand nombre de Poissons mais aussi en en rejetant de grandes quantités. Afin d'évaluer l'impact de la pêche sur les peuplements de Poissons, il est nécessaire de comparer les données de la campagne Prospec 1 aux études menées dans les années 1970 par les Anglais et les Allemands avant le développement intensif de l'exploitation. Cependant, un travail préliminaire indispensable est la standardisation des données afin de ne pas masquer l'effet réel de la pêche par le biais introduit par l'utilisation d'engins de pêche différents.

Les traits biodémographiques tels que les structures en taille, en âge, la longévité, la stratégie de ponte et la première maturité déterminés au cours de cette étude sur les espèces les plus abondantes constituent un point de référence. Face à l'exploitation, les paramètres biodémographiques des populations de Poissons soumises à la pêche peuvent être modifiés afin de s'adapter aux nouvelles conditions ainsi créées. Il est donc important de réaliser un suivi de ces paramètres pour observer l'impact de la pêche sur ceux-ci.

Dans ce milieu aux conditions physico-chimiques considérées comme relativement stables, un suivi sur plusieurs années permettra d'observer les modifications qui surviennent aussi bien au niveau des populations que du peuplement et qui sont imputables à la pêche.

REMERCIEMENTS – Je tiens à remercier la Région Bretagne et le programme européen FAIR project 96.0655 – Deep Water Fisheries qui soutiennent financièrement ce projet d'étude, les équipes des laboratoires avec qui je travaille, P. Lorance pour les données Prospec 1, ainsi que l'armement Dhellemmes et les équipages des bateaux qui collaborent à cette étude, en particulier le Croix-Morand, le Lioran et l'Aspin.

RÉFÉRENCES

BERGSTAD O.A. 1990. Distribution, population structure, growth and reproduction of the roundnose grenadier *Coryphaenoïdes rupestris* (Pisces : Macrouridae) in the deep waters of the Skagerrak. *Mar. Biol.* **107** : 25-39.

BRIDGER J.P. 1978. New deep-water trawling grounds to the West of Britain. *Lab. Leaf.* **41** : 40 p.

CHARUAU A., DUPOUY H., LORANCE P. 1994. French exploitation of the deep-water fisheries of the North Atlantic. *In* Deep-water fisheries of the North Atlantic oceanic slope. Edited by A.G. Hopper. NATO ASI Series E : *Applied Sciences* **296**.

CONNOLLY P.L., KELLY C.J. 1996. Catch and discards from experimental trawl and longline fishing in the deep water of the Rockall Trough. *J. Fish Biol.* **49** (Suppl. A) : 132-144.

EHRICH S. 1983. On the occurrence of some fish species at the slope of the Rockall Trough. *Arch. FishWiss.* **33** (3) : 105-150.

FONTAINE B. 1979. Le grenadier. *Sci. Pêche* **294** : 15-21.

FRONTIER S. 1983. Stratégies d'échantillonnage en écologie. Les presses de l'université, Laval, Québec, 494 p.

GEISTDOERFER P. 1979. New data on the reproduction of the Macrourids. *Sarsia* **64** : 109-112.

GORDON J.D.M., SWAN S.C. 1996. Validation of age readings from otoliths of juvenile roundnose grenadier, *Coryophaenoïdes rupestris*, a deep-water macrourid fish. *J. Fish Biol.* **49** (Suppl. A) : 289-297.

GORDON J.D.M., HUNTER J.E. 1994. Study of deep-water fish stocks to the West of Scotland. SAMS P.O. Box n° 3 Oban PA34 4AD, Vol. 1 and 2.

GORDON J.D.M., BERGSTAD O.A. 1992. Species composition of demersal fish in the Rockall Trough. North-Eastern Atlantic, as determined by different trawls. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **72** : 213-230.

GORDON J.D.M. 1986. The fish populations of the Rockall Trough. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* **88B** : 191-204.

GORDON J.D.M., DUNCAN J.A.R. 1985. The ecology of the deep-sea benthic and benthopelagic fish on the slopes of the Rockall Trough, Northeastern Atlantic. *Prog. Oceanog.* **15** : 37-69.

GORDON J.D.M. 1979 a. Life style and phenology in deep sea Anacanthine Teleosts. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **44** : 327-359.

GORDON J.D.M. 1979 b. Seasonal reproduction in deep-sea fish. *In* Cyclic phenomena in marine plants and animals. Edited by E. Naylor and R.G. Hartnoll, Pergamon press, Oxford, 223-230.

GORDON J.D.M. 1978. Some notes on the biology of the roundnose grenadier *Coryphaenoïdes rupestris* to the West of Scotland. ICES CM/G : 40.

GÜNTHER A. 1887. Report on the deep-sea fishes collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. Report on the scientific results of the exploring voyage of H.M.S. Challenger 1873-1876, **22** : 1-269.

HAEDRICH R.L., MERRETT N.R. 1990. Little evidence for faunal zonation or communities in deep sea demersal fish faunas. *Prog. Oceanog.* **24** : 239-250.

KELLY C.J., CONNOLLY P.L., BRACKEN J.J. 1996. Maturity, oocyte dynamics and fecundity of the roundnose grenadier from Rockall Trough. *J. Fish. Biol.* **49** (Suppl. A) : 5-17.

KELLY C.J., CONNOLLY P.L., BRACKEN J.J. 1997. Age estimation, growth, matutity and distribution of the roundnose grenadier from the Rockall trough. *J. Fish Biol.* **50** : 1-17.

MARSHALL N.B. 1965. Systematic and biological studies of the macrourid fishes. *Deep-sea Res.* **12** : 299-322.

MAUCHLINE J., GORDON J.D.M. 1984. Feeding and bathymetric distribution of the Gadoid and Morid fish of the Rockall trough. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **64** : 637-665.

MERRETT N.R., GORDON J.D.M., STEHMANN M., HAEDRICH R.L. 1991. Deep demersal fish assemblage structure in the Porcupine seabight (Eastern North Atlantic) : slope sampling by three different trawls compared. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **71** : 329-358.

NAZAROV N.A. 1984. Data on the reproduction of *Alepocephalus bairdii* (Alepocephalidae) from the northeastern Atlantic. Atl. Res. Inst. Sea Fish. Oceano. UDC 597.5 : 591.465.15 : 29-35.

SAVVATIMSKII P.I. 1971. Determination of the age of grenadiers (Ordre Macruriformes). *J. Ichthyol.* **11** (3) : 397-403.

SAVVATIMSKII P.I. 1974. The grenadier of the north Atlantic. *Transl. Ser. Fish. Res. Bd. Can.* **2874** : 1-86.

Reçu le 23 janvier 1997 ; received January 23, 1997
Accepté le 12 mars 1997 ; accepted March 12, 1997

VIE MILIEU, 1997, 47 (4) : 295-305

ZOOGÉOGRAPHIE INFRA-SPÉCIFIQUE DE LA MER MÉDITERRANÉE

Analyse des données génétiques populationnelles sur seize espèces atlanto-méditerranéennes (Poissons et Invertébrés)

Infraspecific zoogeography of the Mediterranean : population genetic analysis on sixteen atlanto-mediterranean species (fishes and invertebrates)

P. BORSA*, M. NACIRI, L. BAHRI, L. CHIKHI, F.J. GARCIA DE LEON, G. KOTOULAS, F. BONHOMME

ORSTOM / Laboratoire Génome et Populations, UPR CNRS 9060,
Station méditerranéenne de l'Environnement littoral, quai de la Daurade, 34200 Sète, France
**Correspondance*

BIOGÉOGRAPHIE
MER MÉDITERRANÉE
GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS
ISOLEMENT PAR LA DISTANCE
FLUX GÉNIQUE
BARRIÈRE GÉOGRAPHIQUE
ENDÉMISME

RÉSUMÉ. – Les relations faunistiques entre l'Atlantique et la Méditerranée sont complexes, affectées par les bouleversements tectoniques du Miocène, les vicissitudes climatiques du Pléistocène et la discontinuité des régimes hydrologiques. Nous utilisons l'approche génétique infra-spécifique pour aborder la biogéographie de la faune marine méditerranéenne, et en particulier pour décrire le niveau des échanges récents ou actuels avec l'Atlantique. Les taux de différenciation génétique entre populations ont été estimés à partir des données de la littérature ou de données non publiées sur seize espèces de l'Atlantique nord-est et de la Méditerranée. Ceux-ci révèlent un gradient génétique très fort, voire une quasi-absence de flux génique de part et d'autre de la région de Gibraltar chez une majorité d'espèces, qu'il s'agisse de Poissons tropicaux, subtropicaux ou boréaux, ou d'invertébrés côtiers. Une telle situation est également observée, pour une proportion des espèces, de part et d'autre du seuil siculo-tunisien. Dans un petit nombre de cas, la structure géographique paraît cependant conforme aux attendus du modèle d'isolement par la distance. La phylogéographie moléculaire du flet *Platichthys flesus* permet d'inférer la séquence des mouvements de colonisation et des isolements géographiques des populations chez une espèce à affinités boréales. Une approche similaire est utilisée chez une espèce tropicale (la Sardinelle ronde *Sardinella aurita*) et une espèce cosmopolite (le Mulet cabot *Mugil cephalus*), qui révèle des affinités entre les populations méditerranéennes et les populations de l'Atlantique tropical ouest. Nous analysons les implications possibles pour la systématique des populations méditerranéennes, et spéculons sur le devenir des populations de certaines espèces à affinités boréales vis-à-vis du réchauffement climatique actuel. Nous engageons une réflexion sur les hypothèses du maintien des différences génétiques entre populations de part et d'autre des zones de transition en milieu marin.

BIOGEOGRAPHY
MEDITERRANEAN SEA
POPULATION GENETICS
ISOLATION BY DISTANCE
GENE FLOW
GEOGRAPHIC BARRIER
ENDEMIC FAUNA

ABSTRACT. – The faunal relationships of the Atlantic and the Mediterranean have been affected by tectonic change in the Miocene, by climate change in the Pleistocene and by hydrological discontinuity. We use a population genetics approach to the biogeography of the Mediterranean marine fauna, in particular to describe the level of recent or present-day exchanges with the Atlantic. The level of genetic differences between populations was estimated from published and unpublished data on sixteen species from the northeastern Atlantic and the Mediterranean. For a majority of species, either tropical or subtropical or boreal fishes, or coastal invertebrates, a moderately strong to strong genetic cline between each side of the Gibraltar strait area was observed. Such a pattern was also observed in a proportion of species between each side of the siculo-tunisian strait. In a limited number of cases, the geographic patterns of population genetic structure however conformed with the expectations from an isolation-by-distance model. The molecular phylogeographic approach in a boreal species, the flounder

Platichthys flesus, led to the inferrence of the historical movements of colonisation and geographic isolation of the populations. A similar approach used in a tropical species (the Spanish sardine *Sardinella aurita*) and a cosmopolitan species (the grey mullet *Mugil cephalus*) revealed close genetic relationships between Mediterranean and west-tropical Atlantic populations. We analyse the possible implications of these findings to the systematics of the Mediterranean populations and we speculate about the future of boreal species vis-à-vis the present climatic change. We debate on various hypotheses for the maintaining of abrupt genetic clines in the marine environment.

INTRODUCTION

La biogéographie consiste en l'étude de la répartition et de la structure des communautés vivantes actuelles en fonction de leur biologie, de leur écologie et de leur histoire. Classiquement, on distingue plusieurs groupes de peuplements d'espèces animales en mer Méditerranée : immigrants glaciaires, immigrants tropicaux, immigrants pontiques, immigrants récents dits « lessepsiens », et endémiques (Ekman 1968 ; Quignard 1978). Ces auteurs évoquent également des « relictes de la Téthys », mais si l'on admet que la Méditerranée s'est entre-temps asséchée au cours de l'épisode Messinien jusqu'à l'ouverture du détroit de Gibraltar au début du Pliocène (Hsü *et al.* 1977), ce terme ferait alors référence à des espèces ayant colonisé secondairement la Méditerranée depuis un refuge Atlantique. Selon l'importance accordée à la proportion d'espèces dites endémiques, on a pu conclure que la Méditerranée formait une région biogéographique à part entière (Klausewitz 1973 ; Quignard 1978) ou au contraire, qu'elle ne constituait qu'un diverticule de l'Atlantique nord-est (NE) comprenant un mélange d'espèces tropicales et d'espèces d'eaux froides (Ekman 1968 ; Vermeij 1993). L'originalité de l'assemblage des espèces, autre critère retenu par Quignard (1978) pour les Poissons, paraît néanmoins suffisante pour conclure à la différenciation faunistique de la Méditerranée par rapport à l'océan atlantique.

L'organisation spatiale de la variabilité intraspécifique recèle une information utile pour la biogéographie (Avise 1994 ; Mitton 1994 ; Bonhomme *et al.* 1995). Aborder la biogéographie sous cet angle consiste en l'étude de la structure géographique des populations à l'aide de marqueurs génétiques, à la lumière des concepts et des développements théoriques de la génétique des populations. (1) L'analyse de la répartition de la diversité génétique dans, et entre, les populations, peut nous renseigner sur les facteurs de leur évolution : effet de fondation, migration, dérive, voire sélection lorsqu'on dispose d'une série de marqueurs. (2) Cette approche permet la mise en évidence de barrières au flux génique, et éventuellement de dater leur apparition de manière relative par comparaison des distances génétiques entre populations ou groupes de populations deux à deux, et même de façon absolue si l'on dispose d'une bonne horloge moléculaire. (3) Les marqueurs moléculaires se prêtent à l'inférence phylogénétique, ce qui permet éventuellement de déterminer les sens de colonisation ainsi que l'origine géographique des populations ancestrales.

On admet depuis Mayr (1942) que l'isolement géographique des populations est généralement un préalable nécessaire à la spéciation. L'isolement géographique peut être le résultat de deux processus (Blondel 1995) : soit il résulte de la fragmentation de l'aire de distribution initiale (principe de vicariance), soit il a lieu à la suite de la migration anecdotique d'une population fondatrice hors de l'aire de distribution, conduisant à l'établissement de populations périphériques (principe de dispersion) lesquelles évoluent rapidement par effet de fondation, par dérive, et éventuellement par sélection dans un environnement nouveau. On peut supposer *a priori* que les espèces dont les tailles de populations sont énormes, les aires de distribution vastes, et les potentiels de dispersion importants, comme c'est le cas chez un grand nombre d'espèces marines, présentent une différenciation allopatrique de type vicariant. Le degré de différenciation entre ces populations géographiquement séparées dépendra du taux de migration ou flux génique, des tailles efficaces des populations, et de la durée de l'isolement géographique.

Les changements climatiques du Pléistocène et les variations concomitantes du niveau marin (Petit-Maire 1992) ont sans doute eu un fort impact sur les distributions des espèces de l'Atlantique NE et de la Méditerranée. Les épisodes glaciaires ont pu favoriser le déplacement vers le Sud des aires géographiques des espèces d'eaux froides ainsi que leur entrée en Méditerranée, renouvelant le cas échéant les opportunités d'échanges génétiques. Inversement, la baisse du niveau marin a aussi pu conduire à la diminution de la surface d'habitat des espèces côtières, estuariennes ou lagunaires, et favoriser l'effet de barrière des seuils bathymétriques de sorte que l'isolement géographique des populations de tailles ainsi réduites a pu se renforcer et leur divergence, s'accélérer. Ainsi, les avancées glaciaires ont pu contribuer à

la restriction du flux génique entre populations situées de part et d'autre du détroit de Gibraltar, ou de part et d'autre du seuil siculo-tunisien.

Les périodes de réchauffement interglaciaire telle la période actuelle ont pu au contraire favoriser l'entrée en Méditerranée des espèces d'eaux tropicales ou tempérées, tout en piégeant les espèces d'eaux froides dans le nord des différents bassins, et la remontée concomitante du niveau de la mer et l'extension des habitats de type estuarien ou lagunaire ont pu faciliter le contact entre populations jadis isolées de part et d'autre des seuils bathymétriques.

Dans la discussion qui suit, nous posons le problème de l'endémisme de la faune marine méditerranéenne à partir de l'information génétique infra-spécifique dont nous disposons sur un ensemble d'espèces (Poissons, Bivalves, Echinoderme) de l'Atlantique NE et de la Méditerranée, et nous tentons d'approfondir notre compréhension de l'histoire biogéographique de cette région.

MÉTHODES

Les espèces analysées dans ce travail sont celles pour lesquelles nous disposons de données de variabilité génétique intra-spécifique à l'échelle de l'Atlantique NE et de la Méditerranée (références tabl. I). Ces données sont soit directement tirées de la littérature (dans le cas où les matrices de *Fst* par paires – voir ci-après – sont disponibles), soit indirectement à partir des données de fréquences alléliques. Il s'agit par ex. de Poissons estuariens ou lagunaires (le Flet *Platichthys flesus*, le Mulet cabot *Mugil cephalus*), de Poissons benthiques du plateau continental (le Merlu *Merluccius merluccius*, le Turbot *Psetta maxima*, la Barbue *Scophthalmus rhombus*, la Sole commune *Solea vulgaris*, le Tacaud *Trisopterus minutus*), de Poissons pélagiques côtier (la Sardinelle ronde *Sardinella aurita*) ou océaniques (le Thon rouge *Thunnus thynnus*, l'Espadon *Xiphias gladius*) et d'invertébrés littoraux (l'Oursin *Echinocardium cordatum*, la Moule *Mytilus galloprovincialis*, l'Huître plate *Ostrea edulis*, la Palourde *Ruditapes decussatus*). Le Flet est typiquement une espèce d'habitat froid (Quignard 1978) et d'après leur distribution géographique actuelle, la Sole, la Moule *M. galloprovincialis*, la Palourde, et le Loup *Dicentrarchus labrax* sont typiquement des espèces d'habitat tempéré (Mars 1966 ; Lubet *et al.* 1984 ; Whitehead *et al.* 1986) et la Sardinelle ronde, le Thon rouge et l'Espadon, des espèces tropicales (Ben Tuvia 1960 ; Whitehead *et al.* 1986). Le Mulet cabot est une espèce eurytherme, à répartition mondiale (Crosetti *et al.* 1994).

Dans un cas où nos données le permettent, celui du Flet, nous tentons en outre de fixer un cadre temporel aux relations phylogéographiques entre populations atlantiques et méditerranéennes, en rapportant les distances génétiques aux temps absolus de divergence à l'aide de l'horloge moléculaire proposée par Vawter *et al.* (1980).

Le modèle d'isolement par la distance de la génétique des populations (Wright 1943) décrit la situation d'équilibre entre flux génique et dérive le long d'un continuum de populations. Il prédit, à l'équilibre, un certain taux de différenciation génétique entre populations locales, pourvu que la distance de migration par génération soit suffisamment inférieure à l'étendue de l'aire de l'espèce. Il y a structure géographique, bien qu'aucune discontinuité n'apparaisse. L'analyse (Rousset 1997) montre que dans un modèle d'isolement par la distance, la quantité $Fst/(1\text{-}Fst)$, où *Fst* est la variance standardisée des fréquences alléliques entre populations (Wright 1951), est une fonction linéaire de la distance géographique (*DG*) (dans le cas d'un modèle unidimensionnel) ou de sa transformée logarithmique (modèle bidimensionnel).

Nous nous servons ici de l'isolement par la distance comme hypothèse nulle à laquelle nous confrontons les données de structure géographique obtenues à l'aide de marqueurs génétiques moléculaires. Nous considérons que la structure géographique d'une espèce est en accord avec les prédictions du modèle d'isolement par la distance lorsque nous observons une relation linéaire positive entre la distance génétique $Fst/(1\text{-}Fst)$ et *DG*. Nous rejetons ce modèle dans les autres cas. Dans la pratique, nous comparons les valeurs de $[Fst/(1\text{-}Fst)]/DG$ interbassins (NE Atlantique et Méditerranée occidentale) et intrabassin et concluons au rejet de l'isolement par la distance lorsque ce rapport s'éloigne sensiblement de la valeur 1.

Les indices θ (Weir et Cockerham 1984) ou *Gst* (Nei 1973) ont été utilisés ici pour estimer *Fst*, selon que nous disposions, respectivement, des données génotypiques individuelles ou des fréquences alléliques dans les populations. *Gst*, indice mesurant la part de diversité génétique entre populations ($k = 1$ à s) par rapport à la diversité intra-population a été estimé sur l'ensemble des locus polymorphes à partir de la relation : $Gst = 1 - (\Sigma_k H_k/s)/H_T$, où H_k = diversité génétique moyenne sur les locus ($j = 1$ à r) dans la sous-population k ($H_k = S_j h_{jk}/r$) et H_T = diversité génétique moyenne sur l'ensemble des locus dans la population totale ($H_T = S_j h_{Tj}/r$). Les diversités génétiques monolocus ont été estimées à partir des fréquences alléliques (x_{ijk}) à l'aide des estimateurs non biaisés $h_{jk} = 2N_k/(2N_k\text{-}1).(1\text{-}S_i x_{ijk}^2)$ et $h_{Tj} = 2S_k N_k/(2S_k N_k\text{-}1).(1\text{-}1/S_k N_k N_k.S_i S_k N_k x_{ijk}^2)$, où N_k est la taille de l'échantillon.

Les valeurs de θ ont été estimées à l'aide de l'estimateur multilocus multiallélique de Weir et Cockerham (1984) en utilisant la procédure FSTATS du logiciel GENETIX (Belkhir *et al.* 1996).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Comparaison Atlantique NE / Méditerranée

Les résultats présentés au tableau I et à la figure 1 révèlent des taux de différenciation génétique forts entre populations d'Atlantique NE et de Méditerranée. Pour la majorité des espèces analysées ici, les estimations du *Fst* (rapportées à la distance géographique entre échantillons) sont

Tabl. I. – Structure géographique chez 16 espèces animales de l'Atlantique NE et de la Méditerranée. θ = estimateur de *Fst* selon Weir & Cockerham (1984); *Gst* : analogue de *Fst* (Nei 1973); *ND* : données non disponibles; *NEAtl* : Atlantique nord-est; *WMed* : Méditerranée occidentale; *Med* : Méditerranée. Distances géographiques (km) entre parenthèses. * données non publiées.

Geographic structure of 16 marine animal species of the northeastern Atlantic and the Mediterranean. θ *= estimator for Fst according to Weir & Cockerham (1984);* Gst *: analog of Fst (Nei 1973);* ND *: no data;* NEAtl *: northeastern Atlantic;* WMed *: western Mediterranean;* Med *: Mediterranean. Geographic distances (in km) given in brackets. * unpublished data.*

Taxon	Marqueur	Estimateur	Intra-NEAtl	Intra-WMed	NEAtl/WMed	Med	Références
Poissons							
Dicentrarchus labrax	allozymes	*Gst*	ND	ND	0.145 *(4000)*	0.079 *(2700)*	Benharrat *et al.* 1983
Dicentrarchus labrax	microsatellites	θ	0.003 *(2500)*	0.008 *(2700)*	0.025 *(1500)*	0.013 *(1700)*	L. Bahri, M. Naciri *
Dicentrarchus punctatus	microsatellites	θ	0.006 *(3300)*	ND	0.122 *(1500)*	0.131 *(4500)*	L. Bahri, M. Naciri *
Merluccius merluccius	allozymes	*Gst*	0.001 *(1700)*	-0.014 *(500)*	0.035 *(1000)*	0.012 *(2000)*	Pla *et al.* 1989 ; Roldán 1995
Mugil cephalus	ADNmt	*Gst*	ND	ND	0.249	0.005	Crosetti *et al.* 1994
Platichthys flesus flesus	allozymes	*Gst*	0.041 *(2800)*	-0.164 *(500)*	0.152 *(2000)*	ND	Borsa *et al.* 1997
Psetta maxima	allozymes	*Gst*	-0.101 *(1800)*	ND	0.063 *(2000)*	0.031 *(4500)*	Blanquer *et al.* 1992
Sardinella aurita ADNmt		θ	0.005 *(1200)*	0.014 *(600)*	0.500 *(5000)*	0.003 *(1000)*	Chikhi 1995
Scophthalmus rhombus	allozymes	*Gst*	-0.328 *(1800)*	0.105 *(500)*	0.099 *(2000)*	ND	Blanquer *et al.* 1992
Solea vulgaris	allozymes	θ	-0.001 *(500)*	-0.000 *(500)*	0.020 *(3200)*	0.045 *(4500)*	Kotoulas *et al.* 1995a
Thunnus thynnus allozymes		*Gst*	ND	0.029 *(1300)*	0.033 *(2700)*	0.002 *(3000)*	De Metrio 1995
Trisopterus minutus	allozymes	*Gst*	-0.051 *(1700)*	ND	0.304 *(1700)*	ND	Tirard *et al.* 1992
Xiphias gladius	ADNmt	*Gst*	ND	ND	0.247 *(4700)*	-0.004 *(2000)*	Kotoulas *et al.* 1995b
Mollusques							
Mytilus galloprovincialis	allozymes	*Gst*	0.001 *(2000)*	0.002 *(1700)*	0.036 *(600)*	ND	Quesada *et al.* 1995b
Ostrea edulis	allozymes	*Gst*	0.002 *(3800)*	-0.005 *(1000)*	0.000 *(1700)*	0.040 *(3200)*	Saavedra *et al.* 1993
Ruditapes decussatus	allozymes	θ	ND	0.000 *(500)*	0.010 *(1700)*	0.015 *(2800)*	Borsa *et al.* 1994
Echinoderme							
Echinocardium cordatum	allozymes	*Fst*	0.012 *(1500)*	ND	0.244 *(2700)*	ND	Féral *et al.* 1995

élevées à très élevées de part et d'autre de la région du détroit de Gibraltar, alors que les estimations intra-bassin (Atlantique NE, Méditerranée occidentale) leur sont généralement inférieures, d'un ordre de grandeur. Nous rejetons ainsi le modèle d'isolement par la distance pour le Loup, le Loup moucheté, le Merlu, le Mulet cabot, le Flet, le Turbot, la Sardinelle ronde, le Tacaud, l'Espadon, l'Oursin *Echinocardium cordatum* et la Moule. Nous constatons qu'il existe un gradient génétique relativement fort à très fort entre les populations méditerranéennes et les populations atlantiques, ceci pour près des 3/4 de notre échantillon d'espèces. Ces résultats signifient que l'endémisme des populations méditerranéennes peut être considéré comme marqué, ceci autant pour une espèce dite à affinités boréales, que pour des espèces d'habitat tempéré, des espèces dites à affinités tropicales, et une espèce cosmopolite.

A l'intérieur de la Méditerranée, la région siculo-tunisienne apparaît comme une zone de transition supplémentaire pour le Merlu, le Loup moucheté, le Turbot (Tabl. I) et l'Anchois *Engraulis encrasicolus* (Bembo *et al.* 1995 ; 1996 ; Magoulas *et al.* 1996), mais pas pour l'Espadon ni la Moule ni, apparemment, le Mulet cabot (mais dans ce dernier cas les tailles des échantillons sont peut-être insuffisantes).

Nous admettons donc que la région du détroit de Gibraltar (le front de l'Est de la mer d'Alboran dans le cas de la Moule ; Quesada *et al.* 1995a ; b) constitue une zone de transition géographique chez une proportion d'espèces atlanto-méditerranéennes, ceci malgré l'apparente continuité d'habitat et de distribution géographique (ex. Merlu, Moule) et malgré les possibilités d'échanges récentes (pour le Flet, les dernières glaciations ; Thiede 1978) ou actuelles (les autres espèces). On constate l'existence d'une subdivision supplémentaire entre la Méditerranée occidentale et la Méditerranée orientale, bien que les données soient encore limitées. Notons toutefois que les régions de Gibraltar et siculo-tunisienne correspondent à des seuils bathymétriques, mais aussi à des discontinuités océanographiques (Ovchinnikov 1966).

Examinons le cas des espèces pour lesquelles aucune discontinuité géographique n'apparaît clairement (Sole, Barbue, Thon rouge, Huître plate, Palourde). La relation entre flux génique et distance géographique observée chez la Sole (Fig. 2) est conforme à l'attendu théorique d'un modèle d'isolement par la distance (Slatkin 1993). *Idem*, l'Huître plate (P. Borsa, non publié). Une tendance similaire est observée chez la Palourde (Borsa *et al.* 1994). Enfin, nous n'observons aucune diffé-

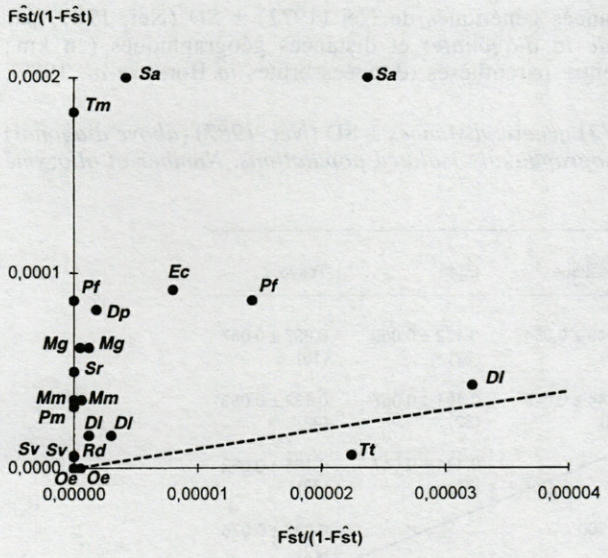


Fig. 1. – Distance génétique inter-bassins (NE Atlantique / Méditerranée W) en fonction de la distance génétique intra-bassin (NE Atlantique ou Méditerranée W). La ligne pointillée correspond à l'attendu théorique sous le modèle d'isolement par la distance. Les valeurs de *Fst*/(1-*Fst*) sont rapportées à la distance géographique (en km) entre populations, mesurées sur une carte au 15 millionième à l'aide d'un curvimètre, en suivant le bord du plateau continental. Dl : *Dicentrarchus labrax* ; Dp : *D. punctatus* ; Ec : *Echinocardium cordatum* ; Mg : *Mytilus galloprovincialis* ; Mm : *Merluccius merluccius* ; Oe : *Ostrea edulis* ; Pf : *Platichthys flesus flesus* ; Pm : *Psetta maxima* ; Rd : *Ruditapes decussatus* ; Sa : *Sardinella aurita* ; Sr : *Scophthalmus rhombus* ; Sv : *Solea vulgaris* ; Tm : *Trisopterus minutus* ; Tt : *Thunnus thynnus*.

Genetic distance between basins (NE Atlantic / W Mediterranean) as a function of genetic distance within a basin (NE Atlantic or W Mediterranean). Dotted line corresponds to the theoretical expectation of isolation by distance. Values of Fst/(1-Fst) *have been divided by the corresponding geographic distances (in km), which were measured by following the edge of the continental shelf on a 1/15 000 000 map using a map measurer. Dl* : Dicentrarchus labrax ; *Dp* : D. punctatus ; *Ec* : Echinocardium cordatum ; *Mg* : Mytilus galloprovincialis ; *Mm* : Merluccius merluccius ; *Oe* : Ostrea edulis ; *Pf* : Platichthys flesus flesus ; *Pm* : Psetta maxima ; *Rd* : Ruditapes decussatus ; *Sa* : Sardinella aurita ; *Sr* : Scophthalmus rhombus ; *Sv* : Solea vulgaris ; *Tm* : Trisopterus minutus ; *Tt* : Thunnus thynnus.

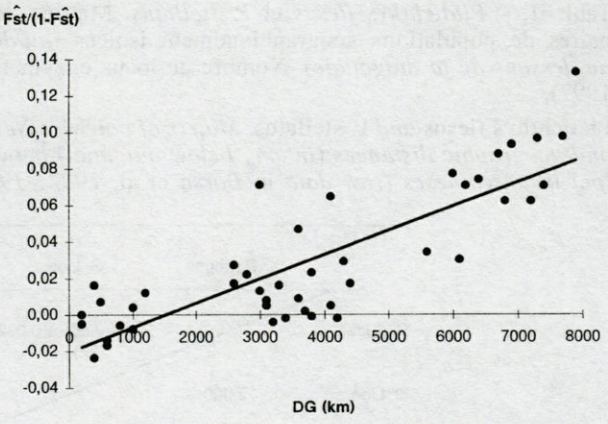


Fig. 2. – Isolement par la distance chez *Solea vulgaris* détecté par la régression de la distance génétique [*Fst*/(1-*Fst*)] sur la distance géographique (*DG*) par paires de populations (Rousset 1997). Test de corrélation de Mantel (Belkhir *et al.* 1996) : $p < 0.001$.

Isolation by distance in Solea vulgaris *as detected by the regression of pairwise genetic distance [*Fst/(1-Fst)*] on geographic distance* (DG) *(Rousset 1997). Mantel's correlation test (Belkhir et al. 1996) : $p < 0.001$.*

renciation géographique significative chez la Barbue (Blanquer *et al.* 1992), ni le Thon rouge (De Metrio 1995). L'isolement par la distance chez la Sole, l'Huître plate et la Palourde peut être interprété comme une situation d'équilibre entre flux génique et dérive (Slatkin 1993 ; Kotoulas *et al.* 1995a), ce qui implique que les populations de ces espèces n'ont pas subi de bouleversements récents. A l'inverse, l'apparente absence de structure géographique chez la Barbue, espèce présentant pourtant un taux de polymorphisme relativement élevé (Blanquer *et al.* 1992), soit signifie l'existence d'un flux génique important et sur de grandes distances, soit résulte d'une colonisation récente de l'aire de distribution actuelle. Enfin, la différenciation génétique des populations de Thons rouges est nulle à faible, et ne présente aucune logique géographique (De Metrio 1995), ce qui est en accord avec ce qu'on connaît de la biologie des grands Thons pélagiques : migrations transocéaniques, vaste répartition géographique des aires de ponte, grégarisme et peut-être philopatrie (Harden Jones 1984 ; Bayliff 1994). Rappelons cependant le contre-exemple d'un autre grand migrateur, l'Espadon, qui présente une différenciation marquée de la population méditerranéenne par rapport à l'Atlantique NE (Kotoulas *et al.* 1995b).

Parmi les exemples traités dans ce travail, la Sardinelle ronde (Chikhi, 1995) et le Mulet cabot (Crosetti *et al.* 1994) ont fait l'objet d'un échantillonnage comprenant, outre la Méditerranée, des échantillons de la côte ouest-africaine et de l'Atlantique tropical ouest. Dans les deux cas, ainsi que pour la Tortue verte *Chelonia mydas* (Encalada *et al.* 1996), les populations de Méditerranée s'avèrent phylogénétiquement plus proches des populations de l'Atlantique ouest, dont elles semblent dériver, que de celles de l'Atlantique NE. Ces observations récurrentes laissent entrevoir la possibilité qu'une proportion des espèces tropicales (ou eurythermes) actuellement présentes en Méditerranée auraient colonisé cette mer non pas à partir des côtes nord-ouest africaines ou européennes, mais à la suite d'une migration transatlantique de populations fondatrices originaires de l'Atlantique tropical ouest.

Tabl. II. – *Platichthys flesus* et *P. stellatus*. Matrice des distances génétiques de Nei (1972) ± *SD* (Nei, 1987) par paires de populations géographiquement isolées (*au-dessus de la diagonale*) et distances géographiques (en km ; *au-dessous de la diagonale*). Nombre de locus enzymatiques entre parenthèses (données brutes *in* Borsa *et al.* 1987 ; 1997).

Platichthys flesus *and* P. stellatus. *Matrix of pairwise Nei's (1972) genetic distances* ± SD *(Nei, 1987) (above diagonal) and geographic distances (in km ; below diagonal) between geographically isolated populations. Number of allozyme loci in parentheses (raw data* in *Borsa* et al. *1987 ; 1997).*

	Portugal	G. Lion	Adriatique	Egée	Tokyo
Portugal		0.055 ± 0.032 (22)	0.149 ± 0.054 (22)	0.172 ± 0.059 (22)	0.097 ± 0.057 (16)
G. Lion	2 000		0.144 ± 0.049 (32)	0.191 ± 0.057 (32)	0.132 ± 0.053 (22)
Adriatique	4 600	2 600		0.134 ± 0.047 (32)	0.166 ± 0.062 (22)
Égée	6 500	4 500	1 900		0.237 ± 0.075 (22)
Tokyo	19 100	21 100	23 700	25 600	

Cas particulier des populations de Flets

L'exemple du Flet illustre de façon remarquable l'apport de l'approche infra-spécifique à la biogéographie de l'Atlantique NE et de la Méditerranée. Les résultats synthétisés ci-dessous se réfèrent aux travaux de Galleguillos et Ward (1982), Vianet (1985), Masson (1986), Borsa (1986), Berrebi (1988), Blanquer (1990) et Borsa *et al.* (1987 ; 1997).

L'espèce *Platichthys flesus* est présente le long de la côte NE atlantique de la mer Blanche au sud du Portugal, en Méditerranée dans la partie septentrionale de chacun des bassins occidental, adriatique et de la mer Egée, ainsi qu'en mer de Marmara / mer Noire / mer d'Azov. Le Flet étoilé, *P. stellatus*, est présent le long des côtes NE et NW de l'océan pacifique. *P. stellatus* est considéré comme proche de *P. flesus*, tant par sa morphologie (Norman, 1934) que par son écologie (Shmidt 1965). Les populations de mer Noire et de mer Egée se rapportent à la sous-espèce *P. f. luscus* (Economidis et Bauchot 1976 ; Galleguillos et Ward 1982 ; Borsa *et al.* 1997) et la population du nord de l'Adriatique, à la sous-espèce *P. f. italicus* (Norman 1934 ; Bini 1968 ; Galleguillos et Ward 1982). Enfin, le Flet de Méditerranée occidentale est considéré comme appartenant à la même sous-espèce (*P. f. flesus*) que le Flet atlantique, malgré quelques différences morphologiques (Vianet 1985 ; mais voir Moreau 1892, pour une interprétation différente). Cependant, l'analyse génétique des populations aboutit à la conclusion que ces deux entités sont fortement différenciées (voir ci-après).

Quelle information nouvelle nous apportent les marqueurs génétiques ? L'étude des allozymes révèle des différences marquées, notamment sous la forme de locus diagnostiques, entre les populations du sud du Portugal, du Golfe du Lion, de la mer Adriatique et de la mer Egée (Tabl. II), mais une continuité génétique du sud du Portugal à la mer Baltique (Tabl. III), ainsi que de la mer

Tabl. III. – *Platichthys flesus*. Estimations des distances génétiques par paires ($D = -\ln(1\text{-}Fst)$; Reynolds *et al.* 1983) (*au-dessus de la diagonale*) entre populations de l'Atlantique NE, et distances géographiques correspondantes (en km, *au-dessous de la diagonale*) (données brutes *in* Borsa *et al.* 1997). *BALT* : mer Baltique ; *SCOT* : Aberdeen, Ecosse ; *HELG* : Helgoland ; *NORD* : sud de la mer du Nord ; *SWGB* : sud-ouest de la Grande-Bretagne ; *COXT* : Coxta de Aveiro, Portugal ; *SPOR* : sud du Portugal.

Platichthys flesus. *Pairwise estimates of genetic distance* ($D = -\ln(1 - Fst)$ *; Reynolds* et al., *1983) (*above diagonal*) and geographic distances (in km,* below diagonal*) between populations in the Atlantic ocean (raw data* in *Borsa* et al., *1997).* BALT *: Baltic Sea ;* SCOT *: Aberdeen, Scotland ;* HELG *: Helgoland ;* NORD *: southern North Sea ;* SWGB *: southwest Britain ;* COXT *: Coxta de Aveiro, Portugal ;* SPOR *: southern Portugal.*

	BALT	SCOT	HELG	NORD	SWGB	COXT	SPOR
BALT		0.012	0.065	-0.002	0.000	0.113	0.077
SCOT	1 200		0.009	-0.002	-0.023	0.018	0.014
HELG	933	800		0.039	0.036	-0.013	0.004
NORD	1 467	800	533		0.008	0.050	0.042
SWGB	1 867	1 200	933	400		0.152	0.021
COXT	4 000	3 333	3 067	2 533	1 867		-0.086
SPOR	4 267	3 600	3 333	2 800	2 133	267	

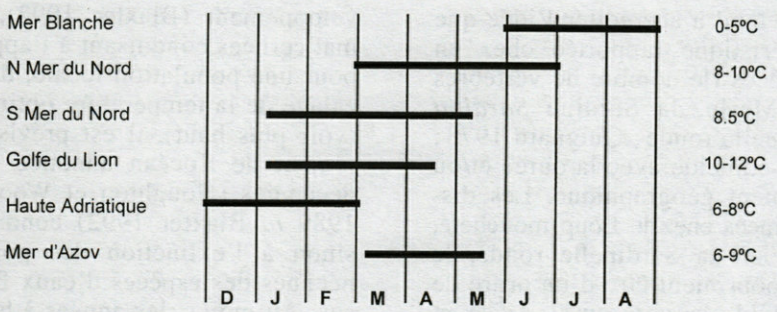


Fig. 3. – Période de ponte du Flet *Platichthys flesus* en différentes localités de son aire de répartition (modifié d'après Vianet 1985) et températures de surface correspondantes.

Spawning periods in different populations of Platichthys flesus *(modified after Vianet 1985) and sea-surface temperatures.*

Egée à la mer Noire (Borsa *et al.* 1997). Trois barrières géographiques au flux génique semblent ainsi mises en évidence, l'une correspondant à la région de Gibraltar (ou sud de la péninsule ibérique), la seconde au seuil siculo-tunisien (ou sud de la péninsule italienne), et la troisième au Péloponnèse. Ces trois péninsules plongent à leur extrémité méridionale dans des eaux dont la température minimale (Robinson 1973) reste supérieure à la température maximale tolérée, semble-t-il, par les œufs et les larves de Flets, laquelle ne varie pas de la mer du Nord (Dannevig 1897; Ehrenbaum 1909) à l'Adriatique (Varagnolo 1964; Specchi *et al.* 1979). L'optimum de température pour la reproduction reste compris entre environ 5 °C et 10 °C, quelle que soit la localité (Fig. 3; références *in* Borsa *et al.* 1997).

Un échantillon de *P. stellatus*, récolté en baie de Tokyo, s'avère génétiquement plus proche des *P. f. flesus* d'Atlantique et du Golfe du Lion que *P. f. flesus* ne l'est des deux autres sous-espèces de *P. flesus* (Tableau II). L'espèce *P. flesus* constitue donc un groupe paraphylétique. Une révision taxinomique s'avère nécessaire, et nous proposons que soit *P. f. luscus* et *P. f. italicus* accèdent chacun au statut spécifique ainsi que l'avait proposé Günther en 1862 (*in* Vianet 1985), soit *P. stellatus* devienne une sous-espèce de *P. flesus*.

Par ailleurs, nous disposons d'une horloge moléculaire pour les gènes allozymiques des Poissons : Vawter *et al.* (1980) ont établi sur une dizaine de paires d'espèces jumelles réparties de part et d'autre de l'isthme de Panama, qu'une unité de *D* (distance génétique de Nei, 1972) équivalait 19 millions d'années (MA) d'isolement géographique. Transposer ces chiffres à d'autres espèces nécessite quelques précautions. Nous disposons heureusement de quelques repères temporels en ce qui concerne les populations de Flets. D'abord, l'isolement géographique des populations de Méditerranée orientale vis-à-vis de la population atlantique est devenu effectif, au plus tôt, au début du Pliocène (– 5 MA; Hsü *et al.* 1977) lors de la réouverture du détroit de Gibraltar. Ensuite, la séparation entre les populations atlantique (*P. f. flesus*) et pacifique (*P. stellatus*) est bornée par l'ouverture du détroit de Behring (– 3.0 à 3.5 MA; Hopkins et Marincovich, *in* Grant 1987) et le début des glaciations du Pléistocène (– 2 MA; Hopkins et Marincovich, *in* Grant 1987). En admettant que *D* varie de façon linéaire avec le temps, et sur la base de l'horloge moléculaire proposée par Vawter *et al.* (1980), nous obtenons – 3.5 ± 0.6 MA pour la séparation (*P. f. luscus* + *P. f. italicus*) / (*P. f. flesus* + *P. stellatus*) (Galleguillos et Ward 1982; Borsa *et al.* 1997) et – 2.2 ± 0.5 MA pour la séparation *P. f. flesus* / *P. stellatus* (Borsa *et al.* 1997). L'horloge moléculaire de Vawter *et al.* (1980) reste ainsi valide chez le Flet. Dans ce cas, la séparation entre les populations atlantique et ouest-méditerranéenne de *P. f. flesus* est estimée à – 1.0 ± 0.6 MA (Tabl. II), ce qui est très ancien, et nous conduit à proposer que ces deux populations soient reconnues comme des entités taxinomiques différentes (sous-espèces) (voir Avise et Aquadro 1982, pour une comparaison des distances génétiques à différents niveaux taxinomiques chez les vertébrés).

Implications pour la systématique

La systématique fondée sur les caractères morphologiques suppose implicitement que le taux de différenciation morphologique reflète celui des pools géniques. Une telle corrélation est cependant faible, en particulier chez les Poissons (Allendorf *et al.* 1987), quoique l'héritabilité de certains caractères méristiques (p. ex. le nombre de vertèbres) paraisse relativement élevée chez ces derniers (Leary *et al.* 1985; Allendorf *et al.* 1987). L'endémisme des populations de Méditerranée occidentale que nous quantifions ici à l'aide des distances génétiques (p. ex. *Fst* ou distance de

Nei) est élevé, ce qui tend à accréditer l'idée que la différenciation méristique rapportée chez un certain nombre d'espèces (le nombre de vertèbres chez l'Anchois, le Merlu, la Sardine *Sardina pilchardus* et la Sardinelle ronde ; Quignard 1978 ; Spanakis *et al.* 1989) coïncide avec la durée et/ou l'intensité de l'isolement géographique. Les distances génétiques estimées chez le Loup moucheté, le Mulet cabot, le Flet, la Sardinelle ronde, le Tacaud et l'Espadon pourraient être d'un ordre de grandeur suffisant (Tabl. I ; voir aussi Avise et Aquadro 1982) pour que soit attribué à leurs populations de Méditerranée occidentale un statut sous-spécifique. Nous proposons que le statut sous-spécifique soit *a priori* aussi accordé aux populations de Poissons exhibant pour leurs caractères méristiques des différences notables entre la Méditerranée et l'Atlantique NE. *Idem*, les populations d'autres groupes zoologiques, après que la validité des caractères morphologiques utilisés pour leur systématique aura été établie par comparaison avec les données moléculaires sur une série d'exemples.

Les populations d'espèces marines dont une partie du cycle biologique a lieu en eau douce présentent des taux de différenciation plus élevés que les espèces marines proprement dites (Gyllensten 1985 ; Ward *et al.* 1994). Il est vraisemblable que ces populations des côtes de Méditerranée occidentale (comme celles de l'Esturgeon *Acipenser sturio*, aujourd'hui disparues, et celles des Aloses *Alosa alosa* et *A. fallax* et des Lamproies *Petromyzon marinus* et *Lampetra fluviatilis*, menacées ; Quignard 1977) aient subi un niveau d'isolement au moins égal à celui observé chez la plupart des Poissons marins étudiés ici.

Isolement géographique, réchauffement climatique, et extinctions

La Méditerranée occidentale offre une situation originale pour l'étude de l'impact des changements climatiques sur la composition de la faune : ce bassin présente un gradient latitudinal des températures de surface (Robinson 1973) mais comme il est géographiquement borné au Nord, les espèces sténothermes d'eau froide sont piégées dans sa partie la plus septentrionale, où notamment elles ne se reproduisent qu'au plus fort de l'hiver. C'est le cas du Flet (voir plus haut), du Sprat *Sprattus sprattus* (Aldebert et Tournier 1970) ainsi que, probablement, de quelques espèces dont la distribution géographique à l'échelle de l'Atlantique NE et de la Méditerranée, est similaire (Lingue *Molva molva*, Pocheteau *Raja batis*, Raie bouclée *R. clavata*, Grondin *Eutrigla gurnardus*) (Ekman 1968 ; Quignard 1978 ; Whitehead *et al.* 1986). Compte tenu (1) de la distribution géographique des espèces, (2) des contraintes physiologiques présumées liées à la sténothermie du développement (Blaxter 1992), (3) de contraintes mal cernées conduisant à l'apparente impossibilité pour une population locale, d'évoluer vers un décalage de la température optimale de reproduction (voir plus haut), il est prévisible que le réchauffement de l'océan annoncé pour les prochaines décennies (Houghton et Woodwell 1989 ; D.O.E. 1989 *in* Blaxter 1992) conduise à la raréfaction sinon à l'extinction des populations méditerranéennes des espèces d'eaux froides listées ci-dessus. Au moins, les années à hiver froid favorables au développement des œufs et des larves seront plus rares qu'actuellement. Cette prédiction concerne aussi les populations d'espèces présentes dans la seule partie septentrionale de la Méditerranée orientale, p. ex. *Platichthys flesus italicus* en Adriatique, *P. f. luscus* en mer Egée (Borsa 1986 ; Borsa *et al.* 1997) ou encore le Sprat, la Mostelle *Phycis blennoides*, le Merlan *Merlangus merlangus* et le Maquereau *Scomber scombrus* (Economidis et Bauchot 1976 ; Quignard 1978 ; Whitehead *et al.* 1986).

Mais inversement et à une autre échelle de temps, au vu de la généralité de la relation négative entre température et durée du développement (Blaxter 1992), on peut s'attendre à ce que le réchauffement climatique soit indirectement cause de différenciation et de diversification génétique des populations par restriction du flux génique dû à la migration passive des œufs et des larves.

A propos du maintien des différences génétiques en milieu dispersif

Une chose est de décrire des gradients génétiques plus ou moins accentués, une autre est de savoir si ces gradients sont stables, et si c'est le cas comment ils se maintiennent. La puissance homogénéisatrice du flux génique pour des marqueurs neutres semble telle qu'on puisse écarter d'emblée l'hypothèse d'un gradient transitoire dû à une mise en place très récentes des faunes. Il paraît en effet difficile d'imaginer que le cline de fréquences alléliques observé dans la région de Gibraltar pour la majorité des espèces évoquées dans la présente synthèse reflète un état intermédiaire vers le retour à l'équilibre entre flux génique et dérive. En revanche, on peut imaginer que des phénomènes récents de colonisation, comme c'est p. ex. le cas chez les espèces « lessepsiennes », puissent correspondre à de telles situations hors d'équilibre.

En admettant que les gradients observés soient relativement stables dans le temps, nous pouvons *a priori* distinguer plusieurs cas de figure.

(1) Les données moléculaires analysées sont le reflet passif des échanges entre populations. Si celles-ci sont spatialement distribuées de manière discontinue, l'existence d'un gradient détectable dépend des paramètres du flux génique (= nombre

efficace de migrants par génération), or les modèles théoriques montrent qu'il faut que celui-ci soit extrêmement faible pour maintenir un cline abrupt, classiquement moins d'un migrant efficace par génération. Nous pensons que ceci est *a priori* peu envisageable dans un milieu marin à forte connectivité, ne serait-ce qu'en regard des possibilités d'échanges massifs par la phase larvaire. Si les populations sont organisées de manière plutôt continue, l'existence d'un gradient détectable nécessite que l'écart-type de dispersion des individus (distance parent-descendant) soit très petit. Ceci semble à nouveau peu réaliste en regard des distances potentielles de déplacement des larves. Dans les deux cas de figure, il faut invoquer des phénomènes réduisant fortement les flux géniques effectivement réalisés pour observer des gradients génétiques forts. Le front océanographique d'Almeria à Oran à l'est de la mer d'Alboran pourrait constituer une telle discontinuité d'habitat formant une barrière au flux génique entre deux populations vicariantes de la Moule *M. galloprovincialis* (Quesada *et al.* 1995a; 1995b).

(2) Il existe des adaptations différentielles fortes de part et d'autre de la zone de transition, qui font que les migrants ne sont pas génétiquement efficaces. Ce cas de figure semble bien plus vraisemblable pour les espèces ayant une phase adulte mobile, p. ex. les Poissons, que pour les invertébrés fixés à phase larvaire quasi-passive comme les Bivalves. On peut invoquer une série de mécanismes expliquant l'absence de succès reproducteur des migrants ou des recrues, tels les décalages dans la période de ponte, l'existence de barrières comportementales (isolement pré-reproducteur), la divergence des gènes de reconnaissance gamétique conduisant à la restriction de l'hétérogamie (Palumbi 1992) ou enfin l'existence d'incompatibilités génomiques défavorables aux hybrides. Dans ce dernier cas de figure, on n'est plus à proprement parler dans le cadre d'échanges entre populations conspécifiques, mais on entre dans celui des zones d'hybridation entre taxons différenciés.

Quoiqu'il en soit, ces zones de transition sont des objets d'étude privilégiés car elles offrent la possibilité d'explorer la part des différents mécanismes, actifs ou passifs, susceptibles de conduire à la spéciation en milieu marin.

REMERCIEMENTS – Nous remercions J.-P. Quignard pour une relecture attentive de ce manuscrit, Y. Aldebert, O. Anneville, J.A.H. Benzie, P. Berrebi, P. Boursot, P. Cury, J.-P. Féral, S. Planes, M. Raymond, M. Slatkin, C. Thiriot-Quiévreux et C. Tirard pour des échanges informels (anciens ou récents), J.C. Avise, A. Blanquer et R.D. Ward pour leurs commentaires sur une version antérieure de la partie « Flet », S. Julia pour sa contribution à l'analyse des données et P. Berrebi pour des échanges approfondis. Travail réalisé dans le cadre du RDM.

BIBLIOGRAPHIE

ALDEBERT Y., TOURNIER H. 1970. La reproduction du sprat dans le golfe du Lion. *Journées ichthyol. CIESM*, Rome **1970** : 133-136.

ALLENDORF F.W., RYMAN N., UTTER F.M. 1987. Genetics and fishery management. Past, present and future. *In* Population genetics and fishery management. Edité par N. Ryman, F.M. Utter. Washington sea grant program, University of Washington, Seattle, 1-19.

AVISE J.C. 1994. Molecular markers, natural history and evolution. Chapman, Hall, New York, 511 p.

AVISE J.C., AQUADRO C.F. 1982. A comparative summary of genetic distances in the vertebrates. *Evol. Biol.* **15** : 151-185.

BAYLIFF W.H. 1994. A review of the biology and fisheries for northern bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, in the Pacific ocean. *In* Interactions of Pacific tuna fisheries. Edité par R.S. Shomura, J. Majkowski, S. Langi. FAO Fisheries technical Paper **336/2**, FAO, Rome, 244-295.

BEMBO D.G., CARVALHO G.R., CINGOLANI N., PITCHER T.J. 1996. Electrophoretic analysis of stock structure in northern Mediterranean anchovies, *Engraulis encrasicolus*. *ICES J. mar. Sci.* **53** : 115-128.

BEMBO D.G., CARVALHO G.R., SNOW M., CINGOLANI N., PITCHER T.J. 1995. Stock discrimination among European anchovies, *Engraulis encrasicolus*, by means of PCR-amplified mitochondrial DNA analysis. *Fishery Bull.* **94** : 31-40.

BELKHIR K., BORSA P., GOUDET J., CHIKHI L., BONHOMME F. 1996. GENETIX v. 3.0, logiciel sous Windows™ pour la génétique des populations. UPR CNRS 9060, Université Montpellier 2, Montpellier.

BENHARRAT K., PASTEUR N., SIAU Y., BOUAÏN A. 1983. Polymorphisme biochimique des loups (*Dicentrarchus labrax*) originaires de quatre populations naturelles et d'un élevage. Compte-rendu des travaux du GIS-ARM **1**. Recherches biologiques et aquaculture, CNEXO-BNDO, Montpellier, 1-10.

BEN TUVIA A. 1960. Synopsis of biological data on *Sardinella aurita* of the Mediterranean sea and other waters. *FAO Fisheries Biol. Synopsis* **14** : 287-312.

BERREBI P. 1988. Génétique des populations marines : le modèle « Flet » (*Platichthys flesus* L. 1758, Téléostéen, Pleuronectidae). Thèse de doctorat d'état, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 246 p.

BINI G. 1968. Atlante dei pesci delle coste italiane. Mondo sommerso, 8, Rome, 164 p.

BLANQUER A. 1990. Phylogéographie intraspécifique d'un poisson marin, le Flet *Platichthys flesus* L. (Heterosomata). Polymorphisme des marqueurs nucléaires et mitochondriaux. Thèse de doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Monpellier, 104 p.

BLANQUER A., ALAYSE J.-P., BERRADA-RKHAMI O., BERREBI P. 1992. Allozyme variation in turbot (*Psetta maxima*) and brill (*Scophthalmus rhombus*) (Osteichthyes, Pleuronectoformes, Scophthalmidae) throughout their range in Europe. *J. Fish Biol.* **41** : 725-736.

BLAXTER J.H.S. 1992. The effect of temperature on larval fishes. *Neth. J. Zool.* **42** : 336-357.

BLONDEL J. 1995. Biogéographie, approche écologique et évolutive. Masson, Paris, 297 p.

BONHOMME F., BOURSOT P., DALLAS J.F., TABERLET P. 1995. Les marqueurs moléculaires du flux génique et de la structuration spatiale. *In* La révolution technologique en écologie. Edité par J.-M. Legay, R. Barbault. Masson, Paris, 89-108.

BORSA P. 1986. Isolement géographique et différenciation génétique des populations méditerranéennes du Flet *Platichthys flesus* L. (Pleuronectidae). Mémoire de D.E.A., Génétique des Populations et Evolution, Université Pierre-et-Marie-Curie, Paris, 47 p.

BORSA P., BERREBI P., BLANQUER A. 1987. Mécanismes de la formation en Méditerranée des sous-espèces du Flet, *Platichthys flesus*. *In* Actes Coll. natl. «Biologie des populations». Edité par J.-M. Legay. Université Claude-Bernard, Lyon, 472-481.

BORSA P., BLANQUER A., BERREBI P. 1997. Genetic structure of the flounders *Platichthys flesus* and *P. stellatus* at different geographic scales. *Mar. Biol.* **129** : 233-246.

BORSA P., JARNE P., BELKHIR K., BONHOMME F. 1994. Genetic structure of the palourde *Ruditapes decussatus* L. in the Mediterranean. *In* Genetics and evolution of aquatic organisms. Edité par A.R. Beaumont. Chapman, Hall, London, 102-113.

CHIKHI L. 1995. Différenciation génétique chez *Sardinella aurita* et *S. maderensis* : allozymes et ADN mitochondrial. Thèse de Doctorat, Université P.-&-M.-Curie, Paris, 236 p.

CROSETTI D., NELSON W.S., AVISE J.C. 1994. Pronounced genetic structure of mitochondrial DNA among populations of the circumglobally distributed grey mullet (*Mugil cephalus*). *J. Fish Biol.* **44** : 47-58.

DANNEVIG H. 1897. On the rearing of the larval and post-larval stages of the plaice and other flat-fishes. *Ann. Rep. Fish. Bd. Scot.* **15** : 175-192.

DE METRIO G. (ed.) 1995. Characterization of large pelagic stocks (*Thunnus thynnus* L., *Thunnus alalunga* Bonn., *Sarda sarda* Bloch, *Xiphias gladius* L.) in the Mediterranean. Final draft report to the Commission of the European Communities, Directorate General for Fisheries (DG XIV), Community of Mediterranean Universities, Bari, 118 p.

ECONOMIDIS P., BAUCHOT M.-L. 1976. Sur une collection de poissons des mers helléniques (mers Egée et Ionienne) déposée au Muséum national d'Histoire naturelle. *Bull. Mus. natl. Hist. nat.* **274** : 871-903.

EHRENBAUM E. 1909. Eier und Larven der im Winter laichenden Fische der Nordsee. II. Die Laichverhältnisse von Scholle und Flunder. Arbeiten der Deutschen wissenschaftlichen Kommission für die internazionale Meeresforschung, Oldenburg, 176 p.

EKMAN S., 1968. The Mediterranean-Atlantic fauna. *In* Zoogeography of the seas. Sidgwick, Jackson, London, 80-94.

ENCALADA S.E., LAHANAS P.N., BJORNDAL K.A., BOLTEN A.B., MIYAMOTO M.M., BOWEN B.W. 1996. Phylogeography and population structure of the Atlantic and Mediterranean green turtle *Chelonia mydas* : a mitochondrial DNA control region sequence assessment. *Mol. Ecol.* **5** : 473-483.

FÉRAL J.-P., POULIN E., DERELLE E., GALLARDO S., CHAMBON C. 1995. Genetic differentiation of Echinocardium *cordatum* as revealed by allozymes and RNA sequencing. *In* Echinoderm research 1995. Edité par R. Emson, A. Smith, A. Campbell. Balkema, Rotterdam, 41-42.

GALLEGUILLOS R.A., WARD R.D. 1982. Genetic and morphological divergence between populations of the flatfish *Platichthys flesus* (L.) (Pleuronectidae). *Biol. J. Linn. Soc.* **17** : 395-408.

GRANT W.S. 1987. Genetic divergence between congeneric Atlantic and Pacific ocean fishes. *In* Population genetics and fishery management. Edité par N. Ryman, F.M. Utter. Washington sea grant program, University of Washington, Seattle, 225-246.

GÜNTHER A. 1862. Catalogue of fishes in the collection of the British Museum **4**. British Museum, London.

GYLLENSTEN U. 1985. The genetic structure of fish : differences in the intraspecific distribution of biochemical genetic variation between marine, anadromous, and freshwater species. *J. Fish Biol.* **26** : 691-699.

HARDEN JONES F.R. 1984. A view from the ocean. *In* Mechanisms of migration in fishes. Edité par J.D. McCleave, G.P. Arnold, J.J. Dodson, W.H. Neill. Plenum Press, New York, 1-26.

HOUGHTON R.A., WOODWELL G.M. 1989. Global climatic change. *Scient. Amer.* **260** : 36-44.

HSÜ K.J., MONTADERT L., BERNOULLI D., CITA M.B., ERICKSON A., GARRISON R.E., KIDD R.B., MELIÈRES F., MLLER C., WRIGHT R. 1977. History of the Mediterranean salinity crisis. *Nature* **267** : 399-403.

KLAUSEWITZ W. 1973. New aspects of the paleogeography of the Mediterranean ichtyofauna. *Ichthyologia (Yougosl.)* **5** : 79-86.

KOTOULAS G., BONHOMME F., BORSA P. 1995a. Genetic structure of the common sole, *Solea vulgaris*, at different geographic scales. *Mar. Biol.* **122** : 361-375.

KOTOULAS G., MAGOULAS A., TSIMENIDES N., ZOUROS E. 1995b. Marked mitochondrial DNA differences between Mediterranean and Atlantic populations of the swordfish, *Xiphias gladius*. *Mol. Ecol.* **4** : 473-481.

LEARY R.F., ALLENDORF F.W., KNUDSEN K.L. 1985. Inheritance of meristic variation and the evolution of developmental stability in rainbow trout. *Evolution* **39** : 308-314.

LUBET P., PRUNUS G., MASSON M., BUCAILLE D. 1984. Recherches expérimentales sur l'hybridation de *Mytilus edulis* L. et *M. galloprovincialis* Lmk. (mollusques lamellibranches). *Bull. Soc. zool. Fr.* **104** : 87-98.

MAGOULAS A., TSIMENIDES N., ZOUROS E. 1996. Mitochondrial DNA phylogeny and the reconstruction of the population history of a species : the case of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Mol. Biol. Evol.* **13** : 178-190.

MARS P. 1966. Recherches sur quelques étangs du littoral méditerranéen français et sur leurs faunes malacologiques. *Vie Milieu* **suppl. 20** : 1-359.

MASSON G. 1986. Biologie et ecologie d'un poisson plat amphihalin. Le flet (*Platichthys flesus flesus* Linnée, 1758) dans l'environnement ligérien : distribution, démographie, place au sein des réseaux trophiques. Thèse de doctorat, Université de Bretagne occidentale, Brest, 145 p.

MAYR E. 1942. Systematics and the origin of species. Columbia University Press, New York, 797 p.

MITTON J.B. 1994. Molecular approaches to population biology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **25** : 45-69.

MOREAU E. 1892. Manuel d'ichthyologie française. G. Masson, Paris, 650 p.

NEI M. 1972. Genetic distance between populations. *Amer. Nat.* **106** : 283-292.

NEI M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. natl. Acad. Sci. USA* **70** : 3321-3323.

NEI M. 1987. Molecular evolutionary genetics. Columbia University Press, New York, 512 p.

NORMAN J.R. 1934. A systematic monograph of the flat fishes (Heterosomata) **1**. Johnson, New York, 459 p.

OVCHINNIKOV I.M. 1966. Circulation in the surface and intermediate layers of the Mediterranean. *Oceanology (Washington)* **6** : 48-59.

PALUMBI S.R. 1994. Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **25** : 547-572.

PETIT-MAIRE N. 1992. Lire l'avenir dans les archives géologiques. *La Recherche* **23** : 566-569.

PLA I ZANUY C., GARCIA-MARIN J.-L., VILA I GISPERT A. 1989. Utilisation des méthodes génétiques comme instrument de gestion piscicole. *Bull. Soc. zool. Fr.* **114** : 31-45.

QUESADA H., BEYNON C.M., SKIBINSKI D.O.F. 1995a. A mitochondrial DNA discontinuity in the mussel *Mytilus galloprovincialis* Lmk. : Pleistocene vicariance biogeography and secondary intergradation. *Mol. Biol. Evol.* **12** : 521-524.

QUESADA H., ZAPATA C., ALVAREZ G. 1995b. A multilocus allozyme discontinuity in the mussel *Mytilus galloprovincialis* : the interaction of ecological and life-history factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **116** : 99-115.

QUIGNARD J.-P. 1977. Le Rhône et quelques problèmes concernant ses poissons, ou histoire non naturelle de ce fleuve. *Cah. Gard rhodanien* **7** : 159-177.

QUIGNARD J.-P. 1978. Introduction à l'ichthyologie méditerranéene : aspect général du peuplement. *Bull. Off. natl. Pêches Tun.* **2** : 3-21.

REYNOLDS J., WEIR B.S., COCKERHAM C.C. 1983. Estimation of the coancestry coefficient : basis for a short-term genetic distance. *Genetics* **105** : 767-779.

ROBINSON M.K. 1973. Monthly mean sea surface and subsurface temperature and depth of the top of the thermocline. Mediterranean, Black and Red Seas. *Fleet numer. Weather Centr., Monterey, techn. Note* **73-3** : 1-15.

ROLDÁN M.I. 1995. Relaciones filogenéticas en el género *Merluccius* y estructura genética poblacional en la merluza argentina (*Merluccius hubbsi*) y la merluza europea (*Merluccius merluccius)*. Tesis doctoral, Universitat de Girona, Girona.

ROUSSET F. 1997. Genetic differentiation and estimation of gene flow from *F*-statistics under isolation by distance. *Genetics* **145** : 1219-1228.

SAAVEDRA C., ZAPATA C., GUERRA A., ALVAREZ G. 1993. Allozyme variation in European populations of the oyster *Ostrea edulis*. *Mar. Biol.* **115** : 85-95.

SHMIDT P.Yu. 1965. *Pleuronectes* (*Platichthys*) *stellatus* Pallas (starry flounder). *In* Fishes of the sea of Okhotsk. Academy of Sciences of the USSR, Transactions of the Pacific Committee **6**. Israel program for scientific translations, S. Monson, Jerusalem, 227-228.

SLATKIN M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* **47** : 264-279.

SPANAKIS E., TSIMENIDES N., ZOUROS E. 1989. Genetic differences between populations of sardine *Sardina pilchardus* and anchovy *Engraulis encrasicolus*, in the Ionian and Aegean seas. *J. Fish Biol.* **35** : 417-437.

SPECCHI M., VALLI G., ZEJN D. 1979. Osservazioni in natura e in laboratorio sulle uova di *Platichthys flesus italicus* (passera) del Golfo di Trieste. *Quad. Lab. Tecnol. Pesca* **2** : 197-205.

THIEDE J. 1978. A glacial Mediterranean. *Nature* **276** : 680-683.

TIRARD C., BERREBI P., RAIBAUT A., RENAUD F. 1992. Parasites as biological markers : evolutionary relationships in the heterospecific combination of helminths (Monogeans) and teleosts (Gadidae). *Biol. J. Linn. Soc.* **47** : 173-182.

VARAGNOLO S. 1964. Calendario di comparse di uova pelagiche di teleostei marini nel plancton di Chioggia. *Arch. Oceanogr. Limnol.* **13** : 240-279.

VAWTER A.T., ROSENBLATT R., GORMAN G.C. 1980. – Genetic divergence among fishes of the Eastern Pacific and the Caribbean : Support for the molecular clock. *Evolution* **34** : 705-711.

VERMEIJ G.J. 1993. A natural history of shells. Princeton University Press, Princeton, 207 p.

VIANET R. 1985. Le flet du Golfe du Lion, *Platichthys flesus* Linné 1758. Systématique, écobiologie, pêche. Thèse de doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 315 p.

WARD R.D., WOODWARK M., SKIBINSKI D.O.F. 1994. A comparison of genetic diversity levels in marine, freshwater, and anadromous fishes. *J. Fish Biol.* **44** : 213-232.

WEIR B.S., COCKERHAM C.C. 1984. Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* **38** : 1358-1370.

WHITEHEAD P.J.P., BAUCHOT M.-L., HUREAU J.-C., NIELSEN J., TORTONESE E. (eds), 1986. Fishes of the northeastern Atlantic and the Mediterranean (3 vol.). UNESCO, Paris, 1473 p.

WRIGHT S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* **28** : 139-156.

WRIGHT S. 1951. The genetical structure of populations. *Ann. Eugen.* **15** : 323-354.

Reçu le 6 février 1997; received February 6, 1997
Accepté le 16 juin 1997; accepted June 16, 1997

VIE MILIEU, 1997, 47 (4) : 307-316

DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE ET FONCTIONNEMENT DES ÉCOSYSTÈMES : REVUE DES HYPOTHÈSES ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE EN ÉCOLOGIE MARINE

Species diversity and ecosystem function : a review of hypothesis and research perpectives in marine ecology

Guy BOUCHER

URA 699 CNRS Biologie des Invertébrés Marins, MNHN, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France

DIVERSITÉ
ATTRIBUTS FONCTIONNELS
PRODUCTION
PERTURBATION
ÉCHELLES

RÉSUMÉ. – Divers aspects concernant le rôle fonctionnel des espèces dans les écosystèmes sont passés en revue. Les hypothèses explicitant les relations entre diversité et attributs fonctionnels (transformation et flux d'énergie et de matière) permettent d'envisager la notion de similarité des rôles joués dans les processus fonctionnels (espèces clés, redondantes,...). A partir d'exemples tirés de travaux d'écologie terrestre et marine, il est montré que les modifications de la diversité peuvent réguler certains processus fonctionnels. Les relations entre diversité et deux attributs fonctionnnels essentiels (niveau de production et régime de perturbation) sont envisagées sous l'aspect de la théorie de l'équilibre dynamique de Huston. Les limites pratiques de l'évaluation de la production, du régime de perturbation et de la diversité spécifique des écosystèmes sont évoquées avant de proposer une stratégie d'approche de la diversité fonctionnelle pour l'étude des systèmes marins.

DIVERSITY
FUNCTIONAL ATTRIBUTES
PRODUCTIVITY
DISTURBANCE
SCALES

SUMMARY. – Different aspects of the functional role of species in ecosystems are reviewed. Hypotheses for testing the relationships between diversity and functional attributes (transformation and fluxes of energy and matter) allows to investigate the similarity of roles assumed by species in ecological processes (keystone species, redundancy,...). From a series of examples chosen in terrestrial and marine literature, it is demonstrated that diversity changes can influence functional processes. Relationships between diversity and two key functional attributes (productivity and disturbance) are analysed according to the dynamic equilibrium model of Huston. The practical limitations for the evaluation of production, disturbance and species diversity in ecosystems are discussed and a general strategy is proposed for the study of functional diversity in marine systems.

INTRODUCTION

L'une des interrogations majeures suscitée par la réduction de la diversité biologique est de comprendre dans quelle mesure la richesse en espèces contribue au bon fonctionnement des écosystèmes. Il convient notamment de déterminer comment la disparition des espèces altère l'intégrité des processus qui maintiennent la production des milieux ou supportent les réseaux trophiques.

Dans cet article, les *attributs fonctionnels* seront définis comme les capacités des écosystèmes à stocker ou à transférer l'énergie ou la matière ; les *attributs structurels* lient l'abondance et la distribution des espèces au cycle de vie (croissance, forme) ; les *groupes fonctionnels* concernent l'aptitude des espèces à participer à un même attribut fonctionnel en tant qu'*analogue fonctionnel*.

Si la diversité fonctionnelle a parfois été envisagée comme le nombre des catégories (espèces, taxa,...) présentant une fonction commune (éthologique, physiologique, structurante,...), une définition plus dynamique s'impose pour tenir compte des changement rapides des systèmes écologiques. Steele (1991) propose une définition qui considère la variété des différentes réponses au changement de l'environnement, en particulier aux diverses échelles de temps et d'espace avec lesquelles les organismes réagissent entre eux ou à l'environnement. Diversités taxonomique, fonctionnelle et

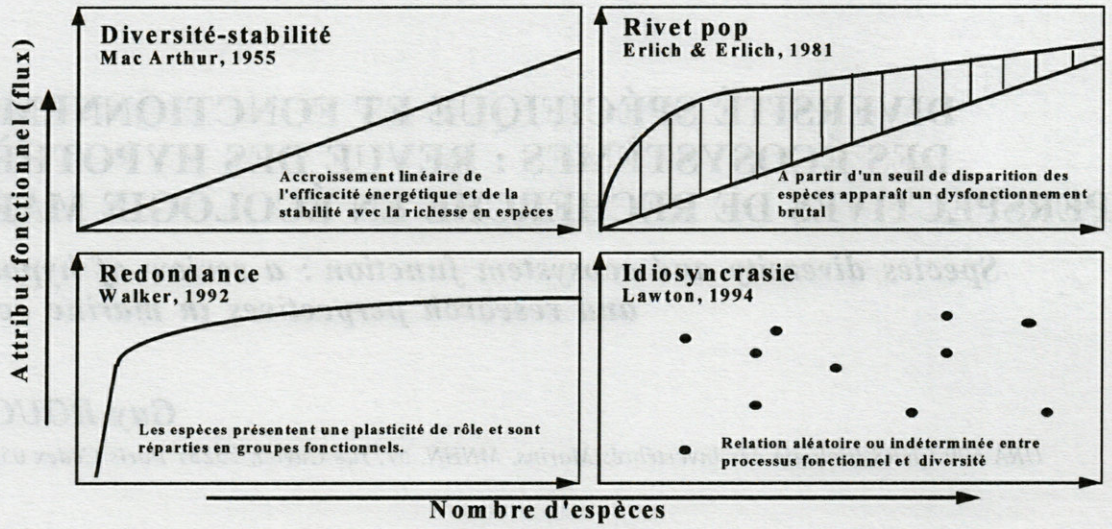


Fig. 1. – Hypothèses sur le rôle fonctionnel des espèces dans un écosystème permettant de prédire les relations entre richesse spécifique et attributs fonctionnels. 1, Hypothèse de la stabilité-diversité (Mc Arthur 1955); 2, Hypothèse des «rivets pops» (Ehrlich & Erlich 1981); 3, Hypothèse de la redondance (Walker 1992); 4, Hypothèse de l'idiosyncrasie (Lawton 1994).

A number of hypotheses about the functional role of species within ecosystems allowing to predict the relationship between diversity and functional attributes : 1, Stability-diversity hypothesis (Mc Arthur 1955); 2, Rivet pop hypothesis (Ehrlich & Erlich 1981); 3, Redundancy hypothesis (Walker 1992); 4, Idiosyncratic hypothesis (Lawton 1994).

spatio-temporelle sont, en effet, enchevêtrées et organisées sur une multiplicité d'échelles spatio-temporelles emboîtées (Frontier, sous presse).

Chaque espèce est impliquée dans différentes fonctions distinctes et interactives qui conduisent à l'organisation de l'écosystème considéré comme système complexe d'interactions entre des populations et le milieu. Le rôle d'une espèce peut ainsi être assimilé à sa niche écologique (Odum, 1971) qui se modifie selon les modifications de l'espace et du temps.

Cette revue analyse dans un premier temps les hypothèses concernant le rôle des espèces et leur degré de similarité dans l'écosystème en fournissant quelques exemples tirés de travaux d'écologie terrestre et marine. Elle envisage ensuite les attributs fonctionnels susceptibles de réguler la diversité en les replaçant dans le contexte de la théorie unificatrice de l'équilibre dynamique de Huston (1979). La configuration spatio-temporelle de chaque niveau d'organisation biologique et écologique est envisagée avant d'évoquer les problèmes liés à la mesure des attributs fonctionnels et structurels de la diversité. Enfin les approches possibles d'une analyse des relations entre attributs fonctionnels et diversité sont évoquées.

Quel est le rôle des espèces dans un écosystème ?

Il est admis (Pianka 1979; Currie 1991) que les processus fonctionnels (production, compétition, prédation,...) d'un écosystème déterminent sa diversité au même titre que les processus évolutifs liés à l'histoire ou que les caractéristiques environnementales (stabilité climatique, hétérogénéité spatiale,...). Ce n'est que très récemment qu'il a été perçu que la diversité elle-même pouvait influencer certaines fonctions bien que les données permettant de prévoir comment les attributs fonctionnels sont affectés par la perte ou l'introduction des espèces demeurent souvent contradictoires (Lévêque 1995).

Plusieurs hypothèses envisageant les conséquences d'un changement de la diversité au niveau écosystémique reposent sur la notion de similarité des rôles joués par l'espèce dans les processus écologiques. Lorsqu'une espèce joue un rôle disproportionné par rapport à son abondance ou sa biomasse, elle est qualifiée «espèce clé» (Paine 1969; Power & Mills 1995). Quatre hypothèses (Fig. 1), en plus de l'hypothèse nulle postulant l'absence totale d'effet de la diversité sur les attributs fonctionnels, permettent d'envisager les relations de richesse spécifique avec le fonctionnement (Johnson *et al.*, 1996). La première appelée «*hypothèse de la diversité-stabilité*» (McArthur, 1955) considère que l'efficacité énergétique d'un système et sa stabilité augmentent avec le nombre d'espèces qui jouent toutes un rôle identique. Ainsi, le transfert d'énergie (production) augmente linéairement avec la richesse spécifique et par conséquent chaque espèce est unique. La deuxième, appelée «*hypothèse des rivets pops*» (Ehrlich & Ehrlich 1981), fait une analogie entre les espèces constitutives d'un éco-

Influence de la diversité sur différents processus écologiques

Mésocosmes controlés 206 jours
S= nombre d'espèces
n= nombre de réplicats
Consommateurs secondaires = C2
Consommateurs primaires = C1
Producteurs primaires = P1
Décomposeurs = D

Conditions	1	2	3
S	31	15	9
n	6	4	4
C2	2	1	1
C1	5	4	3
P1	16	5	2
D	8	5	3

PERFORMANCES	HYPOTHESES
1- Respiration (CO_2)	Rivets pops
2a- Décomposition à court terme	Idiosyncrasie
2b- Décomposition à long terme	Nulle (pas d'effet)
3- Rétention des nutrilites (N, P, K)	Idiosyncrasie
4- Production (1/transmittance)	Rivets pops
5- Rétention d'eau	Idiosyncrasie

Fig. 2. – Effets du nombre d'espèces (S) sur différents attributs fonctionnels mesurés sur trois assemblages d'espèces (nombre d'espèces de décomposeurs, de producteurs primaires, consommateurs primaires et secondaires) de diversité croissante ($9 < S < 31$) maintenus en mésocosmes contrôlés (Naeem *et al.* 1994). Les conditions expérimentales sont définies dans les deux cartouches supérieurs (définition des paramètres et conditions d'expérience). Les attributs fonctionnels et leur conformité aux hypothèses présentées dans la figure 1 ou à l'hypothèse nulle sont définis dans le cartouche inférieur. La décomposition à long terme n'est pas affectée par la diversité. Les performances des écosystèmes, telles que respiration, production, répondent à la prédiction de l'hypothèse des «rivets pops» et sont influencées positivement par la diversité spécifique avec un effet de seuil. Les performances répondant à l'hypothèse de l'idiosyncrasie varient de façon erratique et non consistante lorsque la diversité décline

Influence of species number (S) on various functional attributes measured on three species assemblages (decomposers, primary producers, primary and secondary consumers) of increasing diversity ($9 < S < 31$) in controlled mesocosms (Naeem et al. 1994). Experimental conditions are defined in the two upper boxes (parameter definition and experimental conditions). Functional attributes and their conformity to the hypothesis presented in figure 1 or to the null hypothesis are defined in the lower box. Only long-term decomposition conforms to the null hypothesis (no effect). Ecosystem performances, such as respiration, productivity, conform to the rivet hypothesis and are thus positively influenced by species diversity with a threshold effect. The remaining ecosystem processes vary idiosyncratically as diversity decline : species richness makes a difference to the performance of ecosystems but not in a consistent manner.

système et les «rivets pops» reliant les tôles d'une aile d'avion. Elle considère que chaque espèce joue un rôle mais que le fonctionnement du système est altéré à partir d'un certain seuil de disparition en fonction du nombre, de la position et des espèces voisines immédiates. La troisième, appelée «*hypothèse de la redondance*» (Walker 1992 ; Lawton & Brown 1993), considère que les analogues fonctionnels peuvent se remplacer dès lors qu'ils appartiennent au même groupe fonctionnel. La quatrième appelée «*hypothèse d'idiosyncrasie*» (Lawton 1981) illustre une relation indéterminée et erratique entre richesse spécifique et processus fonctionnel. Ces diverses hypothèses, partiellement développées sous une autre formulation par Vitousek & Hooper (1993) constituent un puissant stimulus pour le développement des notions d'espèces redondantes, d'espèces clés et de groupes fonctionnels.

Des travaux d'écologie végétale récents, n'ayant probablement pas d'équivalents en milieu marin, constituent des exemples convainquants d'une influence de la diversité sur les principaux attributs fonctionnels. Des expériences (Naeem *et al.* 1994), réalisées sur trois batteries de mésocosmes expérimentaux contenant des assemblages complexes de plantes, d'herbivores et de faune du sol de diversité croissante, indiquent un effet positif de la diversité sur la production primaire mais aucun effet systématique sur les processus de décomposition et de rétention d'eau et de nutriments (Fig. 2). D'autres expériences (Tilman *et al* 1996), commentées par Johnson *et al.* (1996) et Loreau (1996), indiquent un effet positif de la diversité spécifique tant sur la productivité primaire (recouvrement végétal) que sur la résistance à la sécheresse (Fig. 3A). Une meilleure exploitation des nutriments limitants diminue les pertes en azote par lessivage d'où la réduction des concentrations en nitrate (Fig. 3B) sous la zone racinaire. Le nombre d'espèce *per se* interviendrait donc sur le fonctionnement des systèmes puisqu'il (1) augmente l'efficacité d'utilisation de la ressource à l'état d'équilibre ; (2) constitue une meilleure assurance d'adaptation en cas de changement important de l'environnement.

Pour les espèces animales, les processus fonctionnels écosystémiques sont hautement sensibles aux espèces qui déterminent :

(1) Les sources et le renouvellement des nutriments ou de l'espace. Ainsi, la minéralisation n'est pas un simple processus de restitution d'éléments minéraux pour la production primaire mais un moment du cycle matériel constituant une chaîne

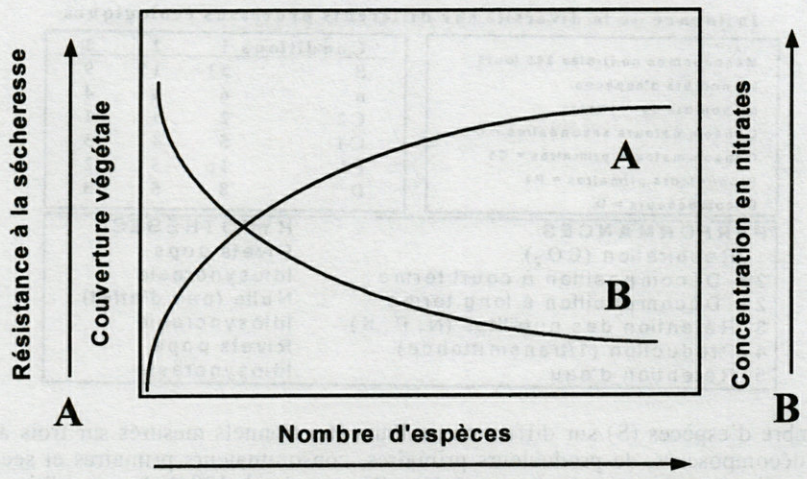


Fig. 3. – Influence de la diversité spécifique végétale sur la production primaire et la rétention en nutriments. La production primaire, estimée par la couverture végétale totale (%) et par la résistance à la sécheresse (rapport des biomasses en période sèche et en période favorable) augmente (A) et la perte en azote par lessivage (concentration en nitrate sous la zone racinaire) diminue (B) lorsque le nombre d'espèces de plantes herbacées croît (d'après Tilman *et al.* 1996, modifié).

Influence of plant species diversity on primary production and nutrient storage. primary production, estimated by total plant cover (%) and drought resistance increases (A) and nitrogen loss by runoff (nitrate concentration under the roots) decreases (B) when species number of herbaceous plants increases (modified from Tilman et al. 1996)

causale circulaire et transmettant des effets indirects à toutes les composantes de l'écosystème. Le régime herbivore du zooplancton accroît et optimalise la production primaire du phytoplancton par l'intermédiaire du recyclage des nutriments en fournissant l'azote limitant par l'excrétion (Sterner *et al*, 1992). De même, les Oursins brouteurs contrôlent le recouvrement végétal dans les mares littorales en libérant espace et accès à la lumière (Dayton 1975).

(2) L'introduction ou la disparition d'espèces différant par leur taux d'utilisation des ressources peut avoir des effets plus ou moins marqués sur les processus écosystèmiques selon leur niveau de compétition pour la ressource avec d'autres espèces. Les contrôles par les niveaux supérieurs de la chaîne trophique sont courants dans les systèmes aquatiques. Ainsi des espèces clés, telles que la Loutre marine, contrôlent les populations d'Oursins et de grandes algues sur la côte ouest des Etats-Unis (Estes & Palmisano 1974) ou les introductions de Poissons dans certains lacs africains modifient les chaînes trophiques (Lévêque 1995). Dans les lagons tropicaux, la surpêche exercée sur les Poissons favorise le développement des Oursins *Diadema* qui provoquent un remplacement progressif des Coraux par les Algues en l'absence de toute eutrophisation (Jackson 1994).

(3) Les organismes qui affectent le régime de perturbation peuvent modifier profondément l'écosystème par diminution de l'importance relative des processus de régulation. Ainsi les bioérodeurs des systèmes récifaux augmentent la fragilité des coraux et par conséquent accélèrent leur bioérosion (Le Campion *et al.* 1993 ; Peyrot-Clausade *et al.*, 1995). Les organismes bioturbateurs endogés (Crustacés, Polychètes, etc.) modifient les conditions d'oxygénation et les échanges géochimiques à l'interface eau-sédiment (Henriksen 1980). Les ceintures algales diminuent l'impact destructeur de la houle sur les peuplements littoraux (Gaylord *et al.* 1994).

Relation entre diversité, production et régime de perturbation : le modèle d'équilibre dynamique de Huston

Parmi les principaux facteurs écologiques susceptibles d'expliquer la richesse en espèces des écosystèmes (Diamond 1988), la production biologique (taux de croissance des populations), le régime de perturbation (mortalité qui résulte de processus abiotiques ou biotiques et la complexité de l'habitat sont considérés comme essentiels (Barbault *et al. in* Solbrig 1991).

L'hypothèse suggérant une relation entre la richesse en espèces et le flux d'énergie reçoit actuellement un regain d'attention (Wright *et al.* 1993). Selon les situations écologiques, l'accroissement de la production provoque, soit une stimulation de la richesse en espèces (Connell & Orias 1964), soit un déclin de celle-ci parfois qualifié de « paradoxe de l'enrichissement » (Rosenzweig 1971). La comparaison de divers types

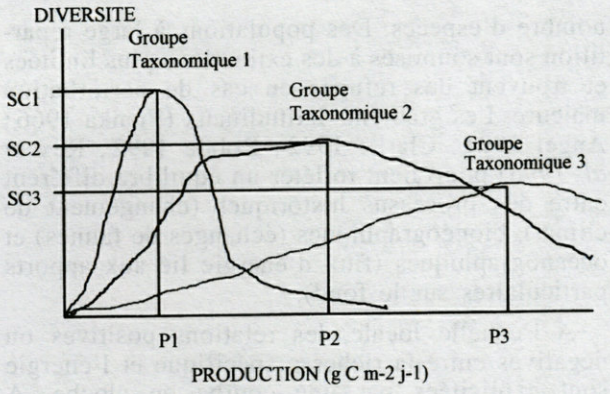


Fig 4. – Relations entre la production d'un système et la diversité spécifique de divers groupes taxonomiques atteignant leur diversité maximale (SCn = « capacité de saturation ») pour un niveau de production Pn.

Relations between ecosystem productivity and species diversity of different taxonomic groups peaking their maximal diversity (Scn = saturation capacity) at a production level Pn.

d'écosystèmes marins est à cet égard contradictoire puisque les marais maritimes peu diversifiés sont très productifs et l'océan profond, caractérisé par une richesse spécifique exceptionnellement élevée, est peu productif.

La théorie qualifié de « *intermediate production hypothesis* » de Grime (1978) considère que la diversité spécifique croît avec la production jusqu'à une valeur maximale avant de décroître (Rozenzweig & Abramsky 1993). La partie ascendante de la courbe ne pose pas de problèmes conceptuels puisque un seuil critique d'énergie est nécessaire pour permettre le développement des populations d'espèces. En régime de forte production, une réduction de la richesse spécifique est associée à une augmentation de densité ou de biomasse d'un nombre réduit d'espèces opportunistes qui bénéficient de cet accroissement d'énergie. Ces notions sont explicitées par les courbes SAB (espèce-abondance-biomasse) proposées par Pearson & Rosenberg (1978) pour illustrer les modifications de richesse spécifique, d'abondance et de biomasse du macrobenthos dans des gradients d'enrichissement organique. Parmi les facteurs susceptibles de réguler la relation diversité-production (Rozenzweig 1992; Rozenzweig & Abramsky 1993), peuvent être distingués : ceux où le mécanisme est inclu (hétérogéneité environnementale, instabilité dynamique, modification du rapport prédateur/proie); ceux qui réduisent le descripteur dans un autre (le temps, le régime de perturbation ou la réduction de la covariance des densités de population); ceux où le mécanisme n'est pas spécifié. Parmi ces derniers, l'hypothèse d'une compétition entre taxa plurispécifiques (classe, ordre,...) apparaît plus pertinente (Fig. 4) que celles de l'accroissement de la compétition avec la production ou de la réduction de l'hétérogénéité de l'environnement par accroissement de la production. La capacité de saturation (Cornell & Lawton, 1992), considérée comme la diversité maximale de la richesse locale en espèces de chacun des taxa majeurs, varierait en fonction de la production. Les pics de diversité liés à la bathymétrie dans les océans correspondent certes à des zones optimales de production (Rex 1981) mais ces gradients sont très dépendants du taxon considéré (Ray 1988). De même les peuplement benthiques des lagons tropicaux sont souvent caractérisés par des peuplements dominés par des taxons (Mollusques, Crustacés, Polychètes) qui diffèrent probablement en fonction des niveaux de production locale (Clavier comm. pers.).

Il est aussi admis que des perturbations d'intensité et de fréquence modérées favorisent une richesse en espèces maximale (« *intermediate disturbance hypothesis* » : Connell 1978). Beaucoup d'espèces ne peuvent survivre dans des communautés fortement perturbées comme dans les milieux plus stables où la compétition biologique devient trop intense. Production et régime de perturbations sont deux attributs fonctionnels déterminants pour la compréhension du fonctionnement des écosystèmes puisqu'ils sont intimement liés aux activités humaines. L'effet composite de la production et des perturbations sur la diversité est illustré dans le modèle d'équilibre dynamique de Huston (1979). La diversité maximale, favorisée par une forte hétérogénéité spatiale, est atteinte lorsque les processus d'exclusion compétitive et de mortalité causés par les perturbations sont en équilibre (Fig. 5). A fort régime de perturbation et faible production, l'accroissement de la mortalité favoriserait l'établissement d'espèces opportunistes, d'espèces clés pour la ressource produisant de faibles biomasses. A forte production et faible régime de perturbation, les forces d'exclusion compétitives accrues réduisent la diversité d'espèces équilibrées (stratégie k) mais devrait favoriser l'établissement de nombreux types fonctionnels, de prédateurs/brouteurs-clés et de fortes biomasses (Solbrig 1991). Ainsi, le phytoplancton de la mer des Caraïbes et des côtes du Brésil présente une diversité maximale sous des conditions de production et de régime de perturbation intermédiaires qui influence les pêcheries de la zone (Agard *et al.* 1996).

Echelles de la diversité fonctionnelle

Production et régime de perturbation sont des processus complexes qui varient en fonction d'une combinaison de facteurs incluant l'hétérogénéité spatiale et temporelle mais aussi de l'histoire évolutive et géologique. Il existe une hiérarchie temporelle et spatiale de la diversité (Rosenzweig

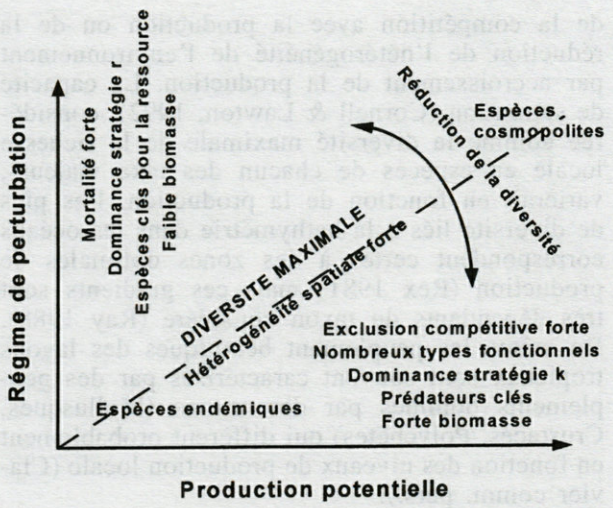


Fig 5. – Relations prédites entre la productivité, le régime de perturbation et un ensemble de d'attributs structurels ou de types fonctionnels (diversité spécifique, types d'espèces clés, répartition spatiale de la biomasse, stratégies du cycle de vie). Interprété à partir du « modèle d'équilibre dynamique » de Huston présenté dans Solbrig (1991). La richesse spécifique qui est régulée par les équilibres entre deux forces opposées de déplacement compétitif atteint sa valeur maximale selon la ligne en pointillé.

Predicted effect of productivity, disturbance and a series of structural attributes or functional types (species diversity, type of keystone species, spatial pattern of biomass, life cycle strategies). Interpreted from the Huston's « dynamic equilibrium model » and Solbrig (1991). Species richness which is a balance between two opposing forces of competitive displacement is maximum on the dotted line.

1992). A l'échelle globale des temps géologiques, l'espèce évolue ; à l'échelle moyenne, les espèces se spécialisent dans un habitat ; à l'échelle écologique, elles recherchent l'habitat favorable et s'éteignent lors de sa disparition.

La hiérarchie spatiale dépend, quant à elle, de la diversité des habitats qui croît sur les grandes surfaces. En fait, les zones tropicales ou l'océan profond seraient plus diversifiés que les zones tempérées ou circumpolaires, tout simplement parce que ces biotopes couvrent des surfaces beaucoup plus vastes (Rosenzweig 1992). Le nombre des niches qui en résulte semble être une propriété co-évolutive qui dépend du nombre d'espèces en compétition pour un nombre limité d'espaces favorables. La différenciation des niches dans un écosystème pourrait donc n'être qu'une conséquence de la spécialisation des espèces induite par l'augmentation de leur nombre et non une cause.

La théorie espèce-énergie de Wright (1983) considère que la production d'un habitat détermine le nombre d'individus susceptibles de survivre par unité de surface et par conséquent le nombre d'espèces. Des populations à large répartition sont soumises à des extinctions plus limitées et trouvent des refuges en cas de perturbation majeure. Les gradients latitudinaux (Pianka 1966 ; Angel 1991 ; Clarke 1992 ; Rohde 1992 ; Rex *et al.* 1993) pourraient refléter un équilibre différent entre des processus historiques (changement de climat), biogéographiques (échanges de faunes) et océanographiques (flux d'énergie lié aux apports particulaires sur le fond).

A l'échelle locale, les relations positives ou négatives entre la richesse spécifique et l'énergie sont explicitées par une courbe en cloche. A l'échelle régionale, la diversité des habitats croît et la richesse spécifique est le cumul des espèces présentes dans les différents sous-ensembles locaux. Le changement d'échelle a pour effet de supprimer les effets négatifs locaux du flux d'énergie sur la richesse spécifique (Wright *et al.* 1993). En milieu homogène, les espèces rares dans une station sont rares dans toutes les stations, alors que dans un milieu hétérogène les espèces rares dans une station peuvent être abondantes ailleurs, ce qui a pour effet d'accroître la richesse spécifique au niveau régional. Ce concept souligne une dépendance forte de la relation production /diversité selon les échelles spatiales considérées.

Les problèmes liés à l'évaluation des attributs fonctionnels et de la diversité

Production : sa quantification pose des problèmes conceptuels et méthodologiques. En effet, les évaluations de production (Rozenzweig & Abramsky 1993) reposent le plus souvent sur des indices (humidité, inverse de la transmittance,...), plus rarement sur des biomasses (teneur en chlorophylle, poids,...) et exceptionnellement sur des flux d'énergie (par ex. g C m^{-2} j^{-1}). La production des écosystèmes littoraux résulte essentiellement de la production bactérienne auto- et hétérotrophe, de la production primaire des microphytes et dans une moindre mesure de la production secondaire. Intuitivement, il paraît judicieux de considérer des processus permettant une mesure globale du fonctionnement des systèmes telle que les productions brute et nette, la respiration et la reminéralisation qui sont malheureusement difficilement mesurables à l'échelle régionale. Réalisée en routine sur le plancton en milieu pélagique (Bonin & Travers 1992 : carbone marqué, métabolisme, bilan énergétique, bilan des rapports de carbone, azote, phosphore...), cette mesure repose sur les échanges gazeux dans des enceintes de confinement ou dans la masse d'eau circulant au-dessus du benthos (Boucher *et al.* 1994 ; Clavier *et al.* 1994 ; Gattuso *et al.* 1996). Le calcul de la production secondaire de populations peut être réalisé par la méthode des cohortes lorsque celles-ci sont

identifiables (Allen 1971) ou par la modélisation des classes de taille pour les espèces à reproduction continue (Argentesi *et al.* 1974).

Régime de perturbation : sa quantification est souvent subjective, les éléments de la pertubation étant, soit ignorés, soit mal hiérarchisés. Ainsi les récifs tropicaux ont été successivement considérés comme des milieux stables et peu perturbés, conditions supposées à l'époque favorables à la diversité (Connell & Orias 1964) ; puis comme des milieux instables soumis à de fréquentes perturbations de type hydrodynamique provoquées par les cyclones (Harmelin-Vivien 1994) qui favorisent l'exclusion compétitive et freinent la dominance des espèces (Connell 1978). Différentes échelles spatio-temporelles de perturbations peuvent se superposer et la réponse des communautés constitue ce que les auteurs anglosaxons qualifient le « *patch dynamics* » (Levin & Paine 1974). Ainsi, le mécanisme de stimulation de la diversité benthique en milieu profond est constitué par les apports éphémères de nourriture à l'échelle de quelques cm^2 (Jumars 1976) qui supplantent largement l'effet des tempêtes de fond occasionnelles dans la structuration des peuplements (Gage 1996). Le concept de « dynamique de metapopulation » (Hanski & Gilpin 1991) apparaît prometteur pour conceptualiser les échelles complexes de la structure dynamique des perturbations en mosaïque.

Diversité d'un système : son évaluation ne peut se résumer à la seule mesure du nombre d'espèces d'une taxocoenose particulière. L'abondance relative des espèces doit être prise en compte au travers d'indices synthétiques qui représentent un diagnostic de l'état du système. En outre, la diversité perçue dépend du groupe taxonomique considéré pour caractériser le milieu et la question se pose de savoir quels groupes zoologiques conviennent le mieux pour estimer la diversité spécifique d'un écosystème ? En milieu benthique, la détermination de toutes les catégories taxonomiques et dimensionnelles constitue en effet une difficulté tout particulièrement dans les sédiments où plusieurs centaines d'espèces de divers phyla du méio- et du macrobenthos peuvent coexister respectivement à l'échelle de 10 cm^2 et de 10 m^2.

Les approches possibles de la diversité fonctionnelle ?

Il existe deux façons de tester l'hypothèse d'une relation entre attributs fonctionnels et diversité : l'une consiste en l'examen des variations des propriétés fonctionnelles d'écosystèmes de diversité différente pour des environnements hétérogènes que ce soit dans le temps ou dans l'espace ; l'autre consiste à déplacer l'état de contrôle des propriétés fonctionnelles de systèmes de diversités différentes et à suivre les réponses dans le temps. Elle nécessite le choix des situations écologiques caractérisées, soit par des productions, soit par des diversités très différentes.

L'approche comparative permet ainsi d'envisager les mécanismes de régulation de la diversité dans des environnements présentant de larges gammes de production. Certains milieux dominés par les producteurs primaires, tels que les milieux pélagiques, les récifs coralliens à fortes associations symbiotiques, les ceintures algales tempérées, les herbiers de phanérogames marines et les sédiments littoraux contenant des associations plus ou moins importantes de microalgues benthiques, peuvent donc être considérés comme des milieux favorables aux études de production. Ils doivent être analysés dans des gradients latidudinaux de diversité qui se révèlent très robustes pour appréhender l'intervention de mécanismes fonctionnels à l'échelle régionale (Ray 1988).

L'approche expérimentale permet des « biomanipulations » de la production en laboratoire ou *in situ* du réseau trophique en agissant sur les deux types de contrôle écosystémiques possibles : « *Bottom-up* » et « *Top-down* ». La modification peut ainsi porter sur la ressource à la base de la chaîne alimentaire (modification d'un cycle géochimique, eutrophisation et ses effets sur la production primaire) ou sur une modification du réseau trophique à son sommet portant sur les interactions biologiques (introduction ou suppression d'espèces ou de types trophiques,...) qui se transmet vers les producteurs primaires de la base de la chaîne alimentaire. Ces deux processus peuvent coexister dans le cas où la régulation de la ressource nutritive est conditionnée par des apports externes au peuplement considéré : régulation de la biomasse des champs d'algues par les patelles (Menge 1995).

Le schéma de Odum (1985) testé par Schlinder (1990), lors d'eutrophisation de milieux lacustres, permet ainsi d'envisager par quels mécanismes une augmentation de la production conduit à une réduction de la diversité biologique (Tabl. I). Ce type d'approche, largement documenté lors des successions écologiques provoquées par les gradients d'enrichissement de matière organique, mérite d'être réévalué dans différents milieux marins en suivant simultanément les modifications de processus fonctionnels et structurels.

CONCLUSIONS

Une meilleure compréhension des relations entre la diversité et les attributs fonctionnels, la production notamment, passe par la mise en œuvre d'études comparatives dans des conditions géographiques et environnementales variées, de suivis d'expériences naturelles (introduction d'espèces,

Tabl. I. – Modifications des attributs fonctionnels et structurels dans les écosystèmes perturbés. Les tendances sont interprétées de Odum (1985), et confirmées ou infirmées lors d'expériences d'eutrophisation en milieu lacustre (Schlinder 1990).

Changes of functional and structural attributes in stressed ecosystems. Trends are interpreted from Odum (1985) and confirmed or not by eutrophication experiments in whole lakes (Schlinder 1990).

PARAMETRES	Tendance (Odum, 1985)	Eutrophisation des lacs (Schindler, 1990)
ENERGETIQUE		
1- Respiration (R)	Croît (structure dissipatricee)	Stable
2- P/R	Déséquilibre (<1 ou >1)	Croît
3- P/B et R/B	Croît	Stable
4- Importance de l'énergie auxiliaire	Croît	Non testé
5- Production primaire exportée/stockée	Croît	Croît
RECYCLAGE		
6- Turn-over des nutriments	Croît	Recyclage P, N, C croît
7- Production primaire exportée	Transport horizontal croît et vertical décroît	Augmente (dilution)
8- Fuites de nutriments	Croît	Sortie proportionnelle entrée
STRUCTURE		
9- Espèces opportunistes (r)	Croissent	Vrai pour le zooplancton
10- Taille organisme	Décroît	Taille croît
11- Cycle de vie	Décroît	Décroît
12- Chaîne trophique	Plus courtes	Stable
13- Diversité, redondance	Décroit	Décroît
TENDANCES ECOSYSTEMIQUE		
15- Ouverture	Entrées et sorties croissent, recyclage diminue	Vrai
16- Efficacité d'utilisation des ressources	Décroît	Non testé
17- Parasitisme/interactions négatives	Croît	Stable
18- Attributs fonctionnels/structuraux	Métabolisme plus robuste que la composition	Vrai

pollutions ou perturbations majeures) ou de manipulations *in situ* ou en mésocosmes. Il paraît judicieux de focaliser les recherches sur les processus faisant intervenir les attributs structurels (hétérogénéité du milieu) et fonctionnels majeurs des écosystèmes (niveau de production et régime de perturbation) en utilisant des tests d'hypothèse similaires à ceux proposés par Solbrig (1991).

A titre d'exemples des tests d'hypothèse concernant l'importance relative des espèces dans un système peuvent être proposés sur la base des questions suivantes :

1. Les espèces clés sont-elles essentielles pour le maintien de la richesse spécifique de communautés quelles que soit les conditions de l'environnement (niveau de production, régime de perturbation,...) ?

2. Le nombre de types fonctionnels et la richesse spécifique des analogues fonctionnels évoluent-ils de façon similaire lors d'un changement de la ressource ?

3. Les nombres d'espèces, de groupes fonctionnels, d'analogues fonctionnels dans chaque groupe fonctionnel ont-ils le même effet sur les fonctions écosystémiques ou la stabilité quelles que soient les échelles spatiales et temporelles ?

De même, la contribution relative de processus locaux (immigration/émigration, spéciation/extinction,...) et régionaux est essentielle pour comprendre les répartitions biogéographiques des espèces. Les études de complexité spatiale à différentes échelles apparaissent favorables pour tester ces hypothèses.

1. La diversité locale est-elle déterminée par des propriétés et des processus locaux (production, perturbation,..) ou par des stratégies du cycle de vie (dispersion, reproduction,...) ?

2. L'hétérogénéité spatiale locale ou régionale a-t-elle un effet sur le nombre de types fonctionnels ou d'espèces coexistant au niveau local ?

Les perturbations naturelles et les impacts anthropiques doivent aussi être envisagés en tenant compte de l'extension des perturbations et des possibles modifications de la ressource.

1. Le régime de perturbation local (fréquence, intensité) a-t-il un effet sur le nombre d'espèces et de types fonctionnels au sein d'une communauté ?

2. Le régime de perturbation local a-t-il un effet sur les caractéristiques des types fonctionnels en présence (stratégies compétitives r et k) ou sur les espèces potentiellement compétitives au sein d'une communauté ?

Ce type d'approche, qui commence a être largement utilisé en écologie végétale terrestre, doit être transposé aux études de diversité marine. Elle nécessite de réactualiser les concepts nécessaires à l'étude des écosystèmes marins mais aussi de concilier les études des populations et celles des écosystèmes.

REMERCIEMENTS – Ce travail s'est poursuivi dans le cadre du RDM.

BIBLIOGRAPHIE

AGARD J.B.R., HUBBARD R.H. & GRIFFITH J.K. 1996. The relation between productivity, disturbance and the biodiversity of Caribbean phytoplankton : applicability of Huston's dynamic equilibrium model. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **202** : 1-17.

ALLEN K.R. 1970. Relation between production and biomass. *J. Fish. Res. Bd. Canada* **28** : 1573-1581.

ANGEL M.V. 1991. Biodiversity in the oceans. *Ocean Challenge* **2** : 23-36.

ARGENTESI F., DE BERNARDI R. & DI COLA G. 1974. Mathematical models for the analysis of population dynamics in species with continuous recruitment. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol* **31** : 245-275.

BONIN D.J. & TRAVERS M. 1992. Examen critique des méthodes d'estimation de la biomasse et de l'activité des microorganismes dans les systèmes aquatiques. *Mar. Life* **2**(1) : 1-29.

BOUCHER G., CLAVIER J. & GARRIGUE C. 1994. Oxygen and carbon dioxide fluxes at the water-sediment interface of a tropical lagoon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **107** : 185-193.

CLARKE A. 1992. Is there a latitudinal gradient diversity gradient in the sea? *Trends Ecol. Evol.* **7** : 286-287.

CLAVIER J., BOUCHER G. & GARRIGUE C. 1994. Benthic respiratory and photosynthetic quotients in a tropical lagoon. *C.R. Acad. Sci., Paris* **317** : 937-942.

CONNEL J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199** : 1302-1310.

CONNEL J.H. & ORIAS E. 1964. The ecological regulation of species diversity. *Am. Nat.* **98** : 399-441.

CORNELL H.V. & LAWTON J.H. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities : a theoretical perspective. *J. Anim. Ecol.* **61** : 1-12.

CURRIE D.J. 1991. Energy and large scale patterns of animal and plant species richness. *Am. Nat.* **137** : 27-49.

DAYTON P.K. 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. *Ecol. Monogr.* **41** : 351-389.

EHRLICH P.R. & EHRLICH A.H. 1981. Extinction. The causes and consequences of the disappearance of species, Random House, N.Y.

ESTES J.A. & PALMISANO J.F.1974. Sea otters : their role in structuring nearshore communities. *Science* **185** : 1058-1060.

FRONTIER S. in press. La fonction diversité dans les systèmes écologiques.

GAGE J.D. Why are there so many species in deep-sea sediments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **200** : 257-286.

GATTUSO J.-P., PICHON M., DELESALLE B., Canon C. & FRANKIGNOULLE M. 1996. Carbon fluxes in coral reefs. I. Lagrangian measurement of community metabolism and resulting air-sea CO_2 disequilibrium. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **145** : 109-121.

GAYLORD B., BLANCHETTE C.A. & DENNY M.W. 1994. Mechanical consequences of size in wave swept algae. *Ecol. Monogr.* **64** : 287-313.

GRIME J.P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* **242** : 344-347.

HANSKI I. & GILPIN M. 1991. Metapopulation dynamics : brief history and conceptual domain *Biol. J. Linn. Soc.* **42** : 3-16.

HARMELIN-VIVIEN M. 1994. The effects of storms and cyclones on coral reefs : a review. *J. Coastl. Res.*, Special issue **12** : 211-231.

HARMELIN-VIVIEN M., PEYROT-CLAUSADE M. & ROMANO M. 1992. Transformation of algal turf by echinoids and scarid fishes on french polynesia coral reefs. *Coral Reefs* **11(1)** : 45-50.

HENRIKSEN K., HANSEN J.I. & BLACKBURN T.H. 1980. The influence of benthic infauna on exchange rates of inorganic nitrogen between sediment and water column. *Ophelia*, Suppl. **1** : 249-256.

HUSTON M.A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *Amer. Nat.* **113 (1)** : 81-101.

JACKSON J.B.C. 1994. Constancy and change of life in the sea. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* **344** : 55-60.

JOHNSON K.H., VOGT K.A., CLARK H.J., SCHMITZ O.J. & VOGT D.J. 1996. Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Tree* **11**(9) : 372-377.

JUMARS P.A. 1976. Deep-sea diversity : does it have a particular scale? *J. Mar. Res.* **34** : 217-246.

LAWTON J.H. 1994. What species do in ecosystems. *Oikos* **71** : 367-374.

LAWTON J.H. & BROWN V.K. 1993. Redundancy in ecosystems. *In :* Biodiversity and ecosystem function. Edited by E.D. Schulze and H.A. Mooney, Springer, Berlin, 255-270.

LAWTON J.H. & JONES C.G. 1993. Linking species and ecosystem perspectives. *Tree* **8**(9) : 311-313.

LE CAMPION-ALSUMARD T., ROMANO J.-C., PEYROT-CLAUSADE M., LE CAMPION J.A. & PAUL R. 1993. Influence of some coral reef communities on the calcium carbonate budget of Tiahura reef (Moorea, French Polynesia). *Mar. Biol.* **115** : 685-693.

LEVEQUE C. 1995. Role and consequences of fish diversity in the functioning of African freshwater ecosystems : a review. *Aquat. Living Res.* **8** : 59-78.

LEVIN S.A. & PAINE R.T. 1974. Disturbance, patch formation and community structure. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **71** : 2744-2747.

LOREAU M. 1996. Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes : vers une nouvelle synthèse écologique. *Médecine/Sciences*, N° sp. : 169-172.

MACARTHUR R. 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* **36** : 533-536.

MARGALEF R. 1969. Diversity and stability in ecological systems. *Brookhaven Symposium in Biology* **22** : 22-35.

MENGE B.A. 1995. Joint « bottom-up and « top-down » regulation of rocky intertidal algal beds in South Africa. *Tree* **10** : 431-432.

MOONEY H.A., LUBCHENCO J., DIRZO R. & SALA O.E. 1995. Biodiversity and ecosystem functioning : basic principles. *In* Global biodiversity assessment. Edited by V.H. Heywood and R.T. Watson, Cambridge University Press, 279-325.

NAEEM S., THOMPSON L.J., LAWLER S.P., LAWTON J.H. & WOODFIN R.M. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* **368** : 734-736.

ODUM E.P. 1971. Fundamentals of ecology. 3d edition. W.B. Saunders, Philadelphia, 574 pp.

ODUM E.P. 1985. Trends expected in stressed ecosystems. *Bioscience* **35** (5) : 419-422.

PAINE R.T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *Amer. Natur.* **103** : 91-93.

PEARSON T.H. & ROSENBERG R. 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 16* : 229-311.

PEYROT-CLAUSADE M., LE CAMPION-ALSUMARD T., HARMELIN-VIVIEN M., ROMANO J.-C., CHAZOTTE V., PARI N. & LE CAMPION J. 1995. La bioérosion dans le cycle des carbonates : essai de quantification des processus en Polynésie française. *Bull. Soc. Géol. France* **166**(1) : 85-94.

PIANKA E.R. 1979. Evolutionary ecology. 2nd ed. Harper & Row, N.Y., 397 p.

POWER M.E. & MILLS L.S. 1995. The keystone cops meet in Hilo. *Trends Ecol. Evol.* **10** : 182-184.

RAY G. C. 1988. Ecological diversity in coastal zones and oceans. *In* Biodiversity. Edited by E.O. Wilson and F. Peter. National Acad. Press, Washington, 521 p.

RAY G. C. 1996. Biodiversity is biogeography : implications for conservation. *Oceanography* **9**(1) : 50-59.

REX M.A. 1981. Community structure in the deep-sea benthos. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **12** : 351-353.

REX M.A., STUART C.T., HESSLER R.H., ALLEN J.A., SANDERS H.L. & WILSON G.D.F. 1992. Global scale latitudinal patterns of species diversity in the deep-sea benthos. *Nature* **365** : 636-639.

ROHDE K.1992. Latitudinal gradients in species diversity; the search for the primary cause. *Oikos* **65** : 514-527.

ROSENZWEIG M.L. 1971. Paradox of enrichment : destabilization of exploitation ecosystems in ecological time *Science* **171** : 385-387.

ROSENZWEIG M.L. 1992. Species diversity gradients : we know more and less than we thought. *J. Mamm.* **73**(4) : 715-730.

ROSENZWEIG M.L. & ABRAMSKY Z. 1993. How are diversity and productivity related? *In* Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives. Edited by R.E. Ricklefs and D. Schluter, Univ. Chicago Press, Chicago, 52-65.

SCHINDLER D.W. 1990. Experimental perturbations of whole lakes as tests of hypotheses concerning ecosystem structure and function. *Oikos* **57** : 25-41.

SOLBRIG O.T. 1991. From genes to ecosystems : a research agenda for biodiversity. IUBS, Cambridge, Mass. : 1-124.

STEELE J.H. 1991. Marine functional diversity. *Bioscience* **41**(7) : 470-474.

STERNER R.W., ELSER J.J. & HESSEN D.O. 1992. Stoichiometric relationships among producers, consumers and nutrient cycling in pelagic ecosystems. *Biogeochemistry* **17** : 49-67.

TILMAN D., WEDIN D. & KNOPS J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* **279** : 718-720.

VITOUSEK P.M. & HOOPER D.U. 1993. Biological diversity and terrestrial ecosystem biogeochemistry. *In* Biodiversity and ecosystem function. Edited by E.D. Schulze and H.A. Mooney, Springer-Verlag, Berlin : 3-14.

WALKER B. 1992. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conserv. Biol.* **9** : 747-752.

WRIGHT D.H. 1983. Species-energy theory : an extension of species-area theory. *Oikos* **41** : 496-506.

WRIGHT D.H., CURIE D.J. & MAURER B.A. 1993. Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. *In* Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives. Edited by R.E. Ricklefs and D. Schluter, Univ; Chicago Press, Chicago : 66-74.

Reçu le 1er avril 1997; received April 1, 1997
Accepté le 10 juin 1997; accepted June 10, 1997

VIE MILIEU, 1997, 47 (4) : 317-324

BIODIVERSITY OF UNICELLULAR ALGAE : EXAMPLE OF PICO- AND ULTRAPLANKTONIC EUCARYOTES OF THE THAU LAGOON

***M.-J. CHRÉTIENNOT-DINET*[1], *C. COURTIES*[2]**

[1] *OOB, UMR 7621, UPMC/CNRS/INSU, Laboratoire d'Océanographie Biologique, BP 44, 66651 Banyuls-sur-Mer Cedex, France*

[2] *UMR 5556, CNRS/UMR 5 IFREMER, Université de Montpellier II, Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, Cc 093, 34095 Montpellier Cedex 5, France*

BIODIVERSITY
PHYTOPLANKTON
LAGOON
PICOEUCARYOTES
ULTRAPLANKTON

ABSTRACT. – Pico- and ultraplanktonic eucaryotes of the Thau Lagoon were investigated using flow cytometry and electron microscopy. Picoplanktonic species mostly belong to the Prasinophyceae (Chlorophyta). In such a size range, i.e. around 2 µm, they demonstrate a high diversity for a coastal community with seven different cell types. They appear dominant inside the Thau Lagoon, while procaryotic picoplankters (cyanobacteria) are more abundant outside the Lagoon. In the case of *Ostreococcus tauri*, the most abundant picoplankter, pigment analysis and molecular data were necessary to properly assign it to its taxonomic class. Ultraplanktonic forms include representatives of cryptophytes, rhodophytes, diatoms and chlorophytes. Very little is known about sexuality and life-cycles of these tiny algae that reproduce mainly as vegetative cells. A whole set of complementary techniques thus appears necessary to ensure a reliable identification and to assess the diversity of unicellular algae.

BIODIVERSITÉ
LAGUNE
PHYTOPLANCTON
PICOEUCARYOTES
ULTRAPLANCTON

RÉSUMÉ. – Les eucaryotes pico- et ultraplanctoniques de l'étang de Thau ont été étudiés à l'aide de la cytométrie en flux et de la microscopie électronique. Les espèces picoplanctoniques appartiennent pour la plupart aux Prasinophycées (Chlorophytes). Dans cette gamme de taille, c'est-à-dire aux environs de 2 µm, elles montrent une diversité élevée pour une communauté côtière, avec sept types cellulaires différents. Elles apparaissent dominantes à l'intérieur de l'étang, alors que les procaryotes picoplanctoniques (cyanobactéries) sont plus abondants à l'extérieur de l'étang. Des analyses pigmentaires et les données de la biologie moléculaire se sont avérées nécessaires pour placer correctement *Ostreococcus tauri* Courties et Chrétiennot-Dinet dans sa classe taxonomique. Les formes ultraplanctoniques sont représentées par des Cryptophytes, des Rhodophytes, des Diatomées et des Chlorophytes. On connaît peu de choses sur la reproduction et les cycles de vie de ces algues de très petite taille qui se multiplient principalement par voie végétative. Un ensemble de techniques complémentaires apparaissent aujourd'hui nécessaires pour obtenir une identification correcte de ces algues unicellulaires et permettre l'estimation de leur diversité.

INTRODUCTION

The algal community composed of minute eucaryotic phytoplankters – excluding the procaryotic cyanobacteria and the so called marine 'prochlorophytes' lacking a nucleus (Lewin 1976; Urbach *et al.* 1992) – has been poorly understood for a long time, and remains somewhat enigmatic mainly because of the lack of tools available for their detection and identification. Such cells are classified as pico- (< 2-3 µm) and ultra- (< 10 µm) planktonic (Thomsen 1986). Since Johnson & Sieburth (1982) revealed the presence of different very small eucaryotes on thin sections of samples from oceanic areas, picoeucaryotes have been recognized in many places, as reviewed by Stockner (1988). Limitations in the study of picoplankton are summarized in Sieburth & Johnson (1989), and recent ultrastructural studies of natural populations are rather scarce (Sieburth & Johnson 1989; Hargraves *et al.* 1989; Corpe & Jensen 1992). Cultures of these organisms are currently a necessity for a complete study including pigment

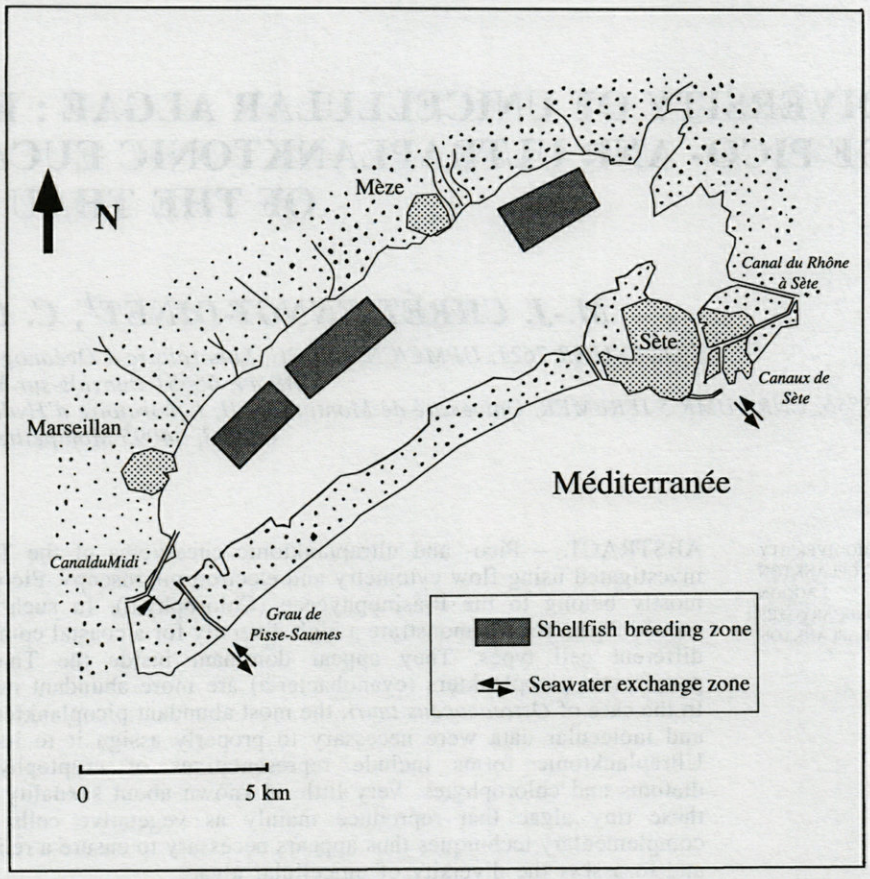


Fig. 1. – Schematic representation of the Thau Lagoon showing the exchange zones with Mediterranean waters and shellfish location.

analysis, ultrastructure and eventually molecular data for new taxa (Andersen *et al.* 1993, Shimada *et al.* 1995a). Selective methods, such as the serial dilution culture (Throndsen, 1993) or size fractionation and cultures in adapted media (Keller *et al.* 1987) led to isolation of picoeucaryotes, mostly coccoid cells. Several marine species have been recently described and new genera introduced, such as *Bathycoccus* (Eikrem et Throndsen 1990), *Resultor* (Moestrup, 1991), *Pycnococcus* (Guillard *et al.* 1991), *Prasinococcus* (Miyashita *et al.* 1993), *Ostreococcus* (Chrétiennot-Dinet *et al.* 1995) and *Prasinoderma* (Hasegawa *et al.* 1996) for the Chlorophyta; *Aureococcus* (Sieburth *et al.* 1988) and *Pelagomonas* for the new class Pelagophyceae (Andersen *et al.* 1993) within the Chrysophyta. Although fluorescence microscopy is still in use for the study of natural picoplankton (Kuylenstierna & Karlson 1994), the adaptation of flow cytometry to the marine environment (Frankel *et al.* 1990) allows a better detection and enumeration of the smallest photosynthetic cells based on their fluorescence properties and cell size and shape. This was the case for procaryotes, particularly *Prochlorococcus marinus* discovered in the Atlantic Ocean (Chisholm *et al.* 1992) but also found in the Pacific Ocean (Shimada *et al.* 1993, 1995b) and in the Mediterranean waters (Vaulot *et al.* 1990), but also for picoeucaryotes (Li *et al.* 1992; Li 1995; Blanchot & Rodier 1996; Partensky *et al.* 1996). Nevertheless a precise identification of these populations is usually lacking and has only been possible in a few occasions (Chrétiennot-Dinet *et al.* 1995). Increasing attention has been paid to pigments of natural populations and HPLC techniques greatly improved our knowledge on pigment signatures, particularly for coccoid strains (Hooks *et al.* 1988; Fawley 1992). An attempt to better characterize oceanic picoeukaryotes was recently carried out on a wide range of strains obtained in culture (Simon *et al.* 1994).

In the Thau Lagoon, situated on the Mediterranean French coast and used for oyster production (Fig. 1), no picoplankton was mentionned until flow cytometric analyses revealed the great abundance of a picoeukaryotic population (Courties *et al.* 1994; Vaquer *et al.* 1996). We report here on a study focused on the diversity of small eucaryotes from this coastal marine lagoon.

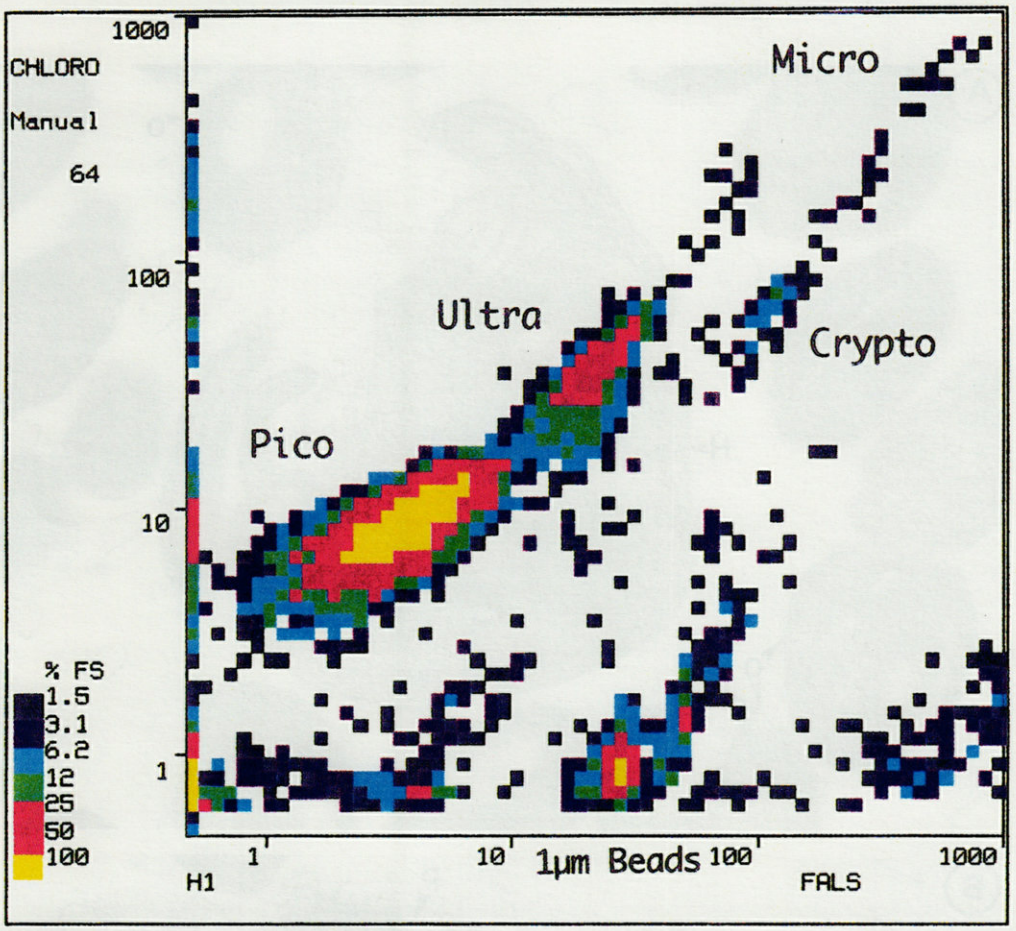


Fig. 2. – Flow cytometric analysis of a natural phytoplankton sample from the Thau Lagoon. Cells were discriminated according to light scatter (FALS), abscissa and red fluorescence (CHLORO), ordinate. Internal standard is given by 1 µm fluorescent beads (1 µm Beads). Most of the cells are picoplanktonic (Pico) with a typical signature, almost identical to that of *Ostreococcus tauri*. Ultraplankton (Ultra) is also present and Cryptophyceae (Crypto) are clearly delineated. Microplankton (Micro) is less abundant and without specific information.

MATERIAL AND METHODS

Flow cytometry

Phytoplanktonic populations were screened by flow cytometry on living material. For detailed protocols, see Troussellier *et al.* (1993) and Chrétiennot-Dinet *et al.* (1995). Cytograms were established for the determination of taxonomic groups, according to their pigment composition (chl *a* versus phycobilins for example) and size.

Cultures

Cell cultures were initiated on a F/2 medium modified for nutrient concentration and removal of silicate (Chrétiennot-Dinet *et al.* 1995). Size fractionation on Nuclepore membranes (porosity : 3 µm, 1 µm and 0.8 µm) was carried out on a crude sample prior to inoculation in culture medium.

Electron microscopy

Mono- or plurispecific cultures were obtained after one or two weeks and checked by light microscopy and/or flow cytometry. Selected cultures were pre-fixed in glutaraldehyde (final concentration 1 %), then centrifuged at 2 650 g and the cell pellets were embedded in agar before treatment for electron microscopy (Chrétiennot-Dinet *et al.* 1995). Thin sections were later examined with a Hitachi H 600 electron microscope for identification.

RESULTS

Identification of a chl *a*-containing population, whose size was below the 1 µm beads as determined by flow cytometry (Fig. 2), was initially attributed to a very small eukaryote (Courties *et al.* 1994), later described as *Ostreococcus tauri*

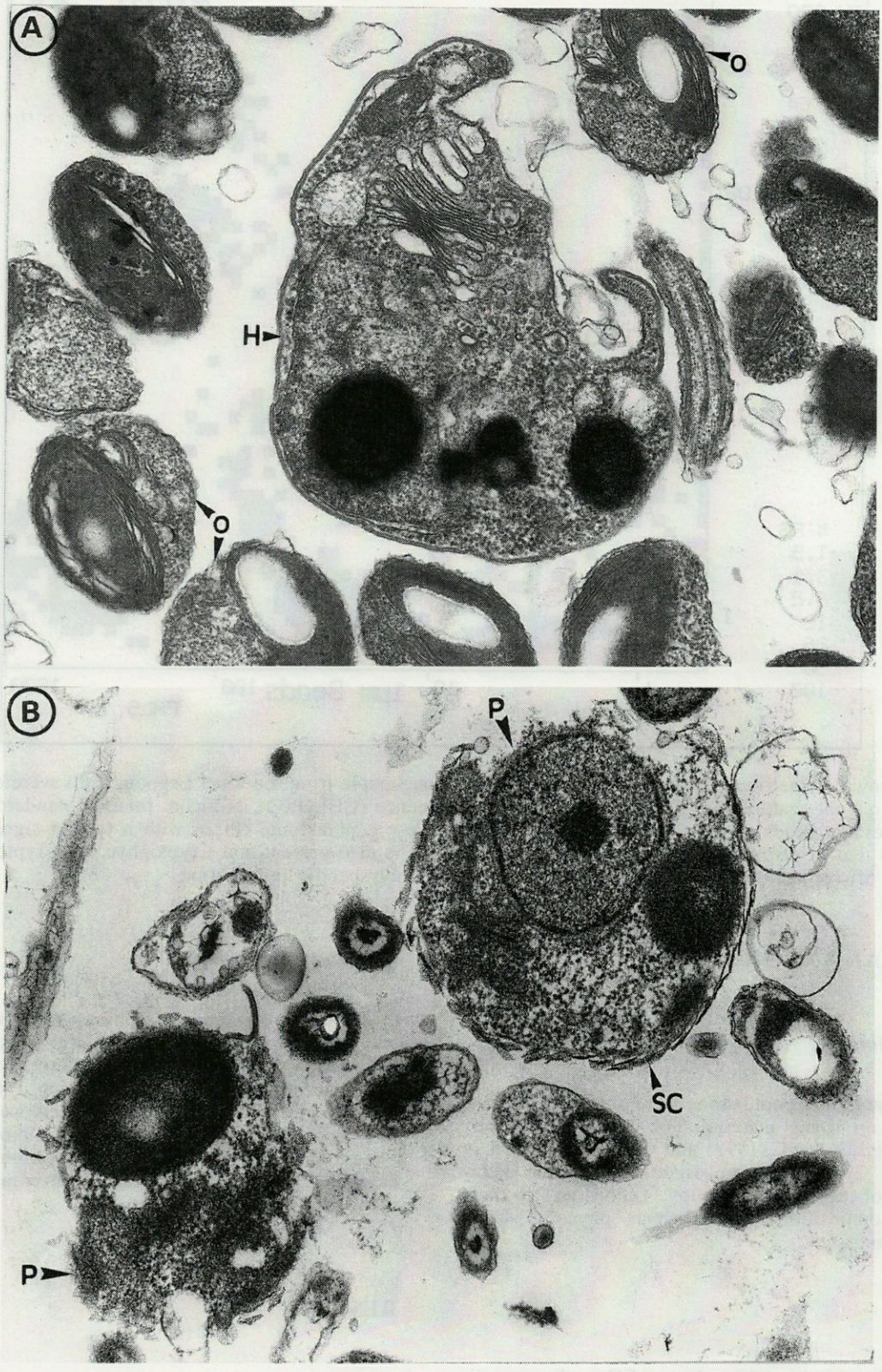


Fig. 3. – A, Ultrathin section of a mixed culture containing the picoplanktonic *Ostreococcus tauri* (O) and an ultraplanktonic *Hemiselmis* species (H), transversally sectioned. Magnification : × 31 200. B, Ultrathin section of two prasinophytes (P) belonging to the Mamiellales because of their scaly covering (SC). Magnification : × 31 200.

Courties et Chrétiennot-Dinet (Chrétiennot-Dinet *et al.* 1995) (Fig. 3a). A full description of this organism was only possible after production of a culture allowing examination of its ultrastructure and pigment composition. A preliminary gene sequence analysis was necessary to place it within the Prasinophyceae. Thin sections revealed the presence of starch that clearly placed it in the Chlorophyta but the absence of scales was misleading. Pigments indicated affinities with Prasinophyceae, although prasinoxanthin, usually present in Prasinophyceae (Foss *et al.* 1986), was absent. Gene sequence analysis placed it close to *Mantoniella* (Courties *et al.* in prep.), a typical Prasinophyceae belonging to the family Mamiellaceae (Moestrup 1984). Further work carried out on other cultures led to a more careful examination of the pico- and ultraplanktonic populations (Fig. 3). Seven different cell types of picoeucaryotes were identified on thin sections. Some of them were scaly and belonged unambiguously in the Prasinophyceae (Fig. 3b). Among them, one type was identified as *Bathycoccus prasinos*, described from Naples waters (Eikrem & Throndsen 1990). Others were close to *Resultor mikron* (Moestrup 1991) and to *Micromonas pusilla* (Butcher) Manton et Parke (1960) or were reminiscent of *Pycnococcus* Guillard (Guillard *et al.* 1991) if not unidentified species. They will be described in detail in another publication (Chrétiennot-Dinet *et al.* in prep). Ultraplanktonic cells belonged to different taxonomic groups : diatoms were represented by *Skeletonema* cf. *costatum* (Grev.) Cleve (Medlin *et al.* 1991), *Thalassiosira conferta* Hasle and *Thalassiosira stellaris* Hasle et Guillard; two Prasinophyceae were found in sections and identified from their scale pattern : *Pyramimonas cirolanae* Pennick and *Pyramimonas* cf. *grossii* Parke. We have also to mention a very small Cryptophyceae (Fig. 3a) belonging to the genus *Hemiselmis* Parke (Parke 1949) and the unicellular Rhodophyceae *Porphyridium purpureum* (Bory) Drew et Ross (Ott 1987).

These populations are present all year long and are replaced outside the lagoon by cyanobacteria (Vaquer *et al.* 1996). Their relative importance is related to the season, but from chl.*a* concentrations, they represent about 1/3 of the chlorophyll biomass (Chrétiennot-Dinet *et al.* 1995, Vaquer *et al.* 1996).

DISCUSSION

Biodiversity of algae in general is difficult to evaluate (Norton *et al.* 1996) but biodiveristy of picoeucaryotes in particular is far from being fully catalogued. Results presented here indicate a high number of small cell types for a coastal area, in the lowest size range. Most studies on picoplankton come from oceanic waters and assert the dominance of procaryotic cells (Johnson & Sieburth 1979; Iturriaga *et al.* 1986) with an apparently low diversity because of the dominance of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* in the water column. Very little is known about the number of species of picoeucaryotes in coastal areas. Described species were obtained as clonal cultures, sometimes after toxic bloom events, as for *Aureococcus* (Sieburth & Johnson 1989) or after an oil spill with *Pelagococcus* (Throndsen & Kristiansen 1982). In coastal and estuarine environments, ultraplankton dominance is often considered as indicative of a stressed environment (Shapiro & Guillard 1986). A characteristic feature of the Thau Lagoon is the dominance of picoeucaryotes over the procaryotes, mainly represented by cyanobacteria. Outside the lagoon, cyanobacteria (*Synechococcus*) are abundant and dominate the picoplanktonic fraction. On the contrary, the abundance and diversity of picoeukaryotes is noteworthy inside the lagoon. Why do we have so little information on coastal picoeucaryotes ? Because their detection is difficult, specially in coastal waters where procaryote numbers usually dominate at all depths (Shapiro & Guillard 1986). Autofluorescence was used for a long time to enumerate photosynthetic cells in light microscopy but special techniques were developed for smaller cells (Booth 1987). Picoeucaryotes are easily overlooked because of their faint fluorescence and *Ostreococcus*, for example, cannot be detected by light microscopy. Epifluorescence added to our knowledge of micro-organisms (Davis & Sieburth 1982; Haas 1982), however flow cytometry proved to be invaluable for detection and quantification of picoplankton, particularly for picoeucaryotes as mentioned previously. Immunological methods are now applied to marine species, for the detection of ultraplankton (Campbell *et al.* 1994) and antibodies probes, or nucleic acids probes are in use for toxic species (Anderson 1995). Oligonucleotide probes for marine eucaryotes were recently attempted (Lim *et al.* 1993), and taxon-specific probes tested (Simon *et al.* 1995; Lange *et al.* 1996). But information is also scarce because cultures are necessary for a complete study including ultrastructure, pigment signature and eventually gene sequence analysis. All these techniques require special equipment and expertise in the field, and comprehensive studies are therefore more difficult to achieve. Finally, these tiny cells reproduce only by vegetative division and have very few morphological features that can be used to assess their phylogenetic position. The absence of sexuality raises the concept of species, discussed in an ecological context by Wood & Leatham (1992). According to Manhart & McCourt (1992), morphological, biological or phylogenetic species can be defined. As for bac-

teria, light microscopy does not allow an adequate estimation of biodiversity and our results clearly show that a whole set of techniques is required for a proper identification. Estimation of ecological importance and biodiversity of picoeucaryotes is just in its infancy, in coastal as in open waters, and will only be achieved if adequate tools for investigation are provided and if a team of specialists, including trained taxonomists, is working in the field.

ACKNOWLEDGMENTS – This work was supported by the Oxythau Program (Programme National d'Océanographie Côtière, IFREMER/CNRS) and by the National ACC-SV7 Progam (Réseau Biodiversité, Ministère de l'Education et de la Recherche, Actions Concertées et Coordonées-Sciences du Vivant, Systématique et Biodiversité). We thank the Electron Microscopy Unit Service in Banyuls, particularly D. Saint-Hilaire for thin sectioning.

REFERENCES

ANDERSEN R.A., SAUNDERS G.W., PASKIND M.P., SEXTON J.P. 1993. Ultrastructure and 18S rRNA gene sequence for *Pelagomonas calceolata* gen. et sp. nov. and the description of a new algal class, the Pelagophyceae classis nov. *J. Phycol.* **29** : 701-715.

ANDERSON D.M. 1995. Identification of harmful algal species using molecular probes : an emerging perspective. *In* Harmful marine algal blooms. Proliférations d'algues nuisibles. Edité par P. Lassus, G. Arzul, E. Erard-Le-Denn, P. Gentien et C. Marcaillou-Le Baut. Lavoisier, Paris : 3-13.

BLANCHOT J., RODIER M. 1996. Picophytoplankton abundance and biomass in the western tropical Pacific Ocean during the 1992 El Nino year : results from flow cytometry. *Deep-Sea Res.* **43** : 877-895.

BOOTH B.C. 1987. The use of autofluorescence for analyzing oceanic phytoplankton communities. *Botanica Marina* **30** : 101-108.

CAMPBELL L., SHAPIRO L.P., HAUGEN E. 1994. Immunochemical characterization of eukaryotic ultraplankton from the Atlantic and Pacific Oceans. *J. Plank. Res.* **16** : 35-51.

CHISLHOLM S.W., FRANKEL S.L., GOERICKE R., OLSON R.J., PALENIK B., WATERBURY J.B., WEST-JOHNSRUD L., ZETTLER E.R. 1992. *Prochlorococcus marinus* nov. gen. nov. sp. : an oxyphototrophic marine prokaryote containing divinyl chlorophyll *a* and *b*. *Arch. Mikrobiol.* **157** : 297-300.

CHRÉTIENNOT-DINET M.J., COURTIES C., VAQUER A., NEVEUX J., CLAUSTRE H., LAUTIER J., MACHADO C. 1995. A new marine picoeucaryote : *Ostreococcus tauri* gen. et sp. nov. (Chlorophyta, Prasinophyceae). *Phycologia* **34** : 285-292.

CORPE W.A., JENSEN T.E., 1992. An electron microscopic study of picoplanktonic organisms from a small lake. *Microb. Ecol.* **24** : 181-197.

COURTIES C., VAQUER A., TROUSSELIER M., LAUTIER J., CHRÉTIENNOT-DINET M.J., NEVEUX J., MACHADO C., CLAUSTRE H. 1994. Smallest eukaryotic organism. *Nature, London* **370** : 255.

DAVIS P.G., SIEBURTH J. McN., 1982. Differentiation of phototrophic and heterotrophic nanoplankton populations in marine waters by epifluorescence microscopy. *Ann. Inst. oceanogr. Paris* **58** (S) : 249-260.

EIKREM W., THRONDSEN J. 1990. The ultrastructure of *Bathycoccus* gen. nov. and *B. prasinos* sp. nov., a non motile planktonic alga (Chlorophyta, Prasinophyceae) from the Mediterranean and Atlantic. *Phycologia* **29** : 81-99.

FAWLEY M.W. 1992. Photosynthetic pigments of *Pseudoscourfieldia marina* and selected green flagellates and coccoid ultraphytoplankton : implications for the systematics of the Micromonadophyceae (Chlorophyta). *J. Phycol.* **28** : 26-31.

FRANKEL S.L., BINDER B.J., CHISLHOLM S.W., SHAPIRO H.M. 1990. A high sensitivity flow cytometer for studying picoplankton. *Limnol. Oceanogr.* **35** : 1164-1169.

FOSS P., GUILLARD R.R.L., LIAANEN-JENSEN S. 1986. Carotenoids from eucaryotic ultraplankton clones (Prasinophyceae). *Phytochemistry* **25** : 119-124.

GUILLARD R.R.L., KELLER M.D., O'KELLY C.J., FLOYD G.L. 1991. *Pycnococcus provasolii* gen. et sp. nov., a coccoid prasinoxanthin containing phytoplankter from the western North Atlantic and Gulf of Mexico. *J. Phycol.* **27** : 39-47.

HAAS L.W. 1982. Improved epifluorescence microscopy for observing planktonic micro-organisms. *Ann. Inst. océanogr. Paris* **58** (S) : 261-266.

HARGRAVES P.E., VALILLANCOURT R.D., JOLLY G.A. 1989. Autotrophic picoplankton in Narragansett Bay and their interaction with microplankton. *In* Novel phytoplankton blooms, Edited by E.M. Cosper, V.M. Bricelj & E.J. Carpenter, Springer-Verlag, Berlin : 22-38.

HASEGAWA T., MIYASHITA H., KAWACHI M., IKEMOTO H., KURANO N., MIYACHI S., CHIHARA M. 1996. *Prasinoderma coloniale* gen. et sp. nov., a new pelagic coccoid prasinophyte from the western Pacific Ocean. *Phycologia* **35** : 170-176.

HOOKS C.E., BIDIGARE R.R., KELLER M.D., GUILLARD R.R.L. 1988. Coccoid eukaryotic marine ultraplankters with four different HPLC pigment signatures. *J. Phycol.* **24** : 571-580.

ITURRIAGA R., MITCHELL B.G. 1986. Chroococcoid cyanobacteria : a significant component in the food web dynamics of the open ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **28** : 291-297.

JOHNSON P.W., SIEBURTH J. McN. 1979. Chroococcoid cyanobacteria in the sea : a ubiquitous and diverse phototrophic biomass. *Limnol. Oceanogr.* **24** : 928-935.

JOHNSON P.W., SIEBURTH J. McN. 1982. *In situ* morphology and occurrence of eucaryotic phototrophs of bacterial size in the picoplankton of estuarine and oceanic waters. *J. Phycol.* **18** : 318-327.

KELLER M.D., SELVIN R.C., CLAUS W., GUILLARD R.R.L. 1987. Media for the culture of oceanic ultraphytoplankton. *J. Phycol.* **23** : 633-638.

KUYLENSTERNIA M., KARLSON B. 1994. Seasonality and composition of pico- and nanoplanktonic cyanobacteria and protists in the Skagerrak. *Bot. Mar.* **37** : 17-33.

LANGE M., GUILLOU L., VAULOT D., SIMON N., AMANN R.I., LUDWIG W., MEDLIN L. 1996. Identification of the class Prymnesiophyceae and the genus *Phaeocystis* with ribosomal RNA-targeted nucleic acid probes detected by flow cytometry. *J. Phycol.*, **32** : 858-868.

LEWIN R.A. 1976. Prochlorophyta as a proposed new division of algae. *Nature, London* **261** (5562) : 697-698.

LI W.K.W. 1995. Composition of ultraphytoplankton in the central North Atlantic. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **122** : 1-8.

LI W.K.W., P.M. DICKIE, B.D. IRWIN, A.M. WOOD 1992. Biomass of bacteria, cyanobacteria, prochlorophytes and photosynthetic eukaryotes in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Res.* **39** : 501-519.

LIM E.L., AMARAL L.A., CARON D.A., DeLONG E.F. 1993. Application of rRNA-based probes for observing marine nanoplanktonic protists. *Appl. Environ. Microbiol.* **59** : 1647-1655.

MANHART J.R., McCOURT R.M. 1992. Molecular data and species in the algae. *J. Phycol.* **28** : 730-737.

MANTON I., PARKE M. 1960. Further observations on small flagellates with special reference to possible relatives of *Chromulina pusilla* Butcher. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **39** : 275-298.

MEDLIN L.K., ELWOOD H.J., STICKEL S., SOGIN M.L. 1991. Morphological and genetic variation within the diatom *Skeletonema costatum* (Bacillariophyta) : evidence for a new species, *Skeletonema pseudocostatum. J. Phycol.* **27** : 514-524.

MIYASHITA H., IKEMOTO H., KURANO N., MIYACHI S., CHIHARA M. 1993. *Prasinococcus capsulatus* gen. et sp. nov., a new marine coccid prasinophyte. *J. Gen. Appl. Microbiol.* **39** : 571-582.

MOESTRUP Ø. 1984. Further studies on *Nephroselmis* and its allies (Prasinophyceae). II. *Mamiella* gen. nov., Mamiellaceae fam. nov., Mamiellales ord. nov. *Nord. J. Bot.* **4** : 109-121.

MOESTRUP Ø. 1991. Further studies of presumedly primitive green algae, including the description of Pedinophyceae class nov. and *Resultor* gen. nov. *J. Phycol.* **27** : 119-133.

NORTON T.A., MELKONIAN M., ANDERSON R.A. 1996. Algal biodiversity. *Phycologia* **35** : 308-326.

OTT F.D. 1987. A brief review on the species of *Porphyridium* with additional record for the rarely collected alga *Porphyridum sordidum* Geitler, 1932 (Rhodophyta, Porphyridiales). *Arch. Protistenk.* **134** : 35-41.

PARKE M. 1949. Studies on marine flagellates. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **28** : 255-286, pl. 1-2.

PARTENSKY F., BLANCHOT J., LANTOINE F., NEVEUX J., MARIE D. 1996. Vertical structure of picoplankton at different trophic sites of the tropical northeastern Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res.* **43** : 1191-1213.

SHAPIRO L.P., GUILLARD R.R.L. 1986. Physiology and ecology of the marine eukaryotic ultraplankton. *In* Photosynthetic Picoplankton, Edited by T. Platt & W.K.W. Li. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* **214** : 371-389.

SHIMADA A., HASEGAWA T., UMEDA I., KADOYA N., MARUYAMA T. 1993. Spatial mesoscale patterns of West Pacific picoplankton as analyzed by flow cytometry; their contribution to subsurface chlorophyll maxima. *Mar. Biol.* **115** : 209-215.

SHIMADA A., KANAI S., MARUYAMA T. 1995a. Partial sequence of ribulose-1,5-biphosphate carboxylase/oxygenase and the phylogeny of *Prochlorococcus* (Prochlorales). *J. Mol. Evol.* **40** : 671-677.

SHIMADA A., NISHIJIMA M., MARUYAMA T. 1995b. Seasonal appearance of *Prochlorococcus* in Suruga Bay, Japan, in 1992-1993. *J. Oceanogr.* **51** : 291-302.

SIEBURTH J. MCN., JOHNSON P.W., P.E. HARGRAVES 1988. Ultrastructure and ecology of *Aureococcus anophagefferens* gen. et sp. nov. (Chlorophyceae) : the dominant picoplankter during a bloom in Narragansett Bay, RI, summer 1985. *J. Phycol.* **24** : 416-425.

SIEBURTH J. MCN., JOHNSON P.W. 1989. Picoplankton ultrastructure : a decade of preparation for the brown tide alga, *Aureococcus anophagefferens. In* Novel phytoplankton blooms. Edited by E.M. Cosper, V.M. Bricelj & E.J. Carpenter, Springer-Verlag, Berlin : 1-21.

SIMON N., BARLOW R.G., MARIE D., PARTENSKY F., VAULOT D. 1994. Characterization of oceanic photosynthetic picoeukarytes by flow cytometry. *J. Phycol.* **30** : 922-935.

SIMON N., LeBOT N., MARIE D., PARTENSKY F., VAULOT D. 1995. Fluorescent *in situ* hybridization with rRNA-targeted oligonucleotide probes to identify small phytoplankton by flow cytometry. *Appl. Environ. Microbiol.* **61** : 2506-2513.

STOCKNER J.G. 1988. Phototrophic picoplankton : an overview from marine and freshwater ecosystems. *Limnol. Oceanogr.* **33** : 765-775.

THOMSEN H.A. 1986. A survey of the smallest eucaryotic organisms of the marine phytoplankton. *In* : Photosynthetic Picoplankton. Edited by T. Platt & W.K.W. Li. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* **214** : 121-154.

THRONDSEN J. 1993. The planktonic marine flagellates. *In* Marine Phytoplankton. A guide to naked flagellates and coccolithophorids. C. Tomas Ed., Academic Press, San Diego : 7-131.

THRONDSEN J., KRISTIANSEN S. 1988. Nanoplankton communities in Haltenbanken waters (Norwegian Sea) during an oil spill experiment, July-August 1982. *Sarsia* **73** : 71-74.

TROUSSELLIER M., COURTIES C., VAQUER A. 1993. Recent applications of flow cytometry in aquatic microbial ecology. *Biol. of the Cell* **78** : 111-121.

URBACH E., ROBERTSON D.L., CHISHOLM S.W. 1992. Multiple evolutionary origins of prochlorophytes within the cyanobacterial radiation. *Nature, London* **355** : 267-269.

VAQUER A., TROUSSELLIER M., COURTIES C., BIBENT B. 1996. Standing stock and dynamics of picophytoplankton in the Thau Lagoon (northwest Mediterranean coast). *Limnol. Oceanogr.* **41** : 1821-1828.

VAULOT D., PARTENSKY F., NEVEUX J., MANTOURA R.F.C., LLEWELLYN C.A. 1990. Winter presence of prochlorophytes in surface waters of the northwestern Mediterranean Sea. *Limnol. Oceanogr.* **35** : 1156-1164.

WOOD A.M., LEATHAM T. 1992. The species concept in phytoplankton ecology. *J. Phycol.* **28** : 723-729.

Reçu le 24 février 1997; received February 24, 1997
Accepté le 28 juin 1997; accepted June 28, 1997

VIE MILIEU, 1997, 47 (4) : 325-331

THE DEVELOPMENTAL ORIGIN OF BIODIVERSITY : THE CASE OF THE BARNACLES (CIRRIPEDES)

J.S. DEUTSCH*, E. MOUCHEL-VIELH, J.-M. GIBERT

Laboratoire « Évolution Moléculaire », Université P.-et-M.-Curie, Paris, France
** corresponding author*
mailing address : Groupe « Développement et Évolution », Laboratoire de Biologie Moléculaire et Cellulaire du Développement, CNRS URA 1135 et Université P.-et-M.-Curie, (Paris 6), case 241, 9, quai Saint-Bernard, 75252 Paris Cedex 05, France

HOX GENES
CRUSTACEA
DEVELOPMENTAL GENES

ABSTRACT. – The systematic classification of Metazoa is largely based on the similarities and differences in their body plans. From a phylogenetic point of view, these similarities are inherited from a common ancestor (homologies). The data accumulated through developmental genetics during the past few decades, makes it now possible to postulate which developmental gene has had a strong influence in a given change in the body plan. Molecular biology techniques presently provide access to the developmental genes of a variety of species, almost at will. It is therefore possible to develop a 'candidate gene' approach to the genetic events that might be correlated with an evolutionary radiation of interest. This approach is here illustrated by our work on Cirripedia (Crustacea). The cirripedes (barnacles) are marine crustaceans that have a fixed or parasitic life. They are all devoid of any abdominal (pleonic) segments, at all stages of their life cycle. We searched for homeotic *(Hox)* genes in cirripedes. These genes are known to determine the identity of the various regions of the body along the anterior posterior axis in a wide variety of animals, ranging from nematodes to mammals. We report here the absence of the *abdominalA* (*abdA*) gene in three species, belonging to each one of the orders composing the Cirripedia subclass. Of the eight homeotic genes known to exist in Arthropods, only *abdA* is lacking. In contrast, *abdA* is present in *Ulophysema oerensundense*, a species presenting an abdomen, and belonging to the Ascothoracica, considered to be the sister-group to Cirripedia. It is therefore tempting to correlate the loss of *abdA* with the lack of abdomen. The 'candidate gene' approach has important implications for our knowledge of phylogeny, and hence for any project involving significant systematic research.

GÈNES HOX
CRUSTACEA
GÈNES DU DÉVELOPPEMENT

RÉSUMÉ. – La phylogénie des Métazoaires est fondée pour une grande part sur les changements de plans d'organisation. Ces plans sont établis au cours du développement des organismes. La génétique du développement nous enseigne quels peuvent être les gènes qui participent de ces changements. Les progrès de la technologie moléculaire nous ouvrent l'accès à ces gènes chez tous les organismes, et pas seulement pour le petit nombre qui constitue l'arsenal classique des généticiens. Les découvertes de ces dix dernières années ont montré que la plupart de ces gènes sont conservés au cours de l'évolution dans l'ensemble du règne animal. De manière plus étonnante, leur fonction est souvent conservée, malgré la diversité des plans d'organisation et des modes de développement. Une approche « par gènes candidats » des changements génétiques associés aux radiations évolutives est donc envisageable. Cette approche est ici illustrée par nos travaux sur les Cirripèdes. Les Cirripèdes sont des Crustacés marins fixés ou parasites, qui présentent la particularité d'être tous privés d'abdomen, quel que soit leur stade de développement. Nous avons recherché les gènes homéotiques (gènes *Hox*), connus pour déterminer l'identité des différentes parties du corps le long de l'axe antéro-postérieur, chez trois espèces de Cirripèdes, appartenant à chacun des ordres de cette sous-classe de Crustacés. Nous avons noté l'absence d'un homologue du gène *abdominalA*, alors que nous avons isolé et identifié des représentants des sept autres sur les huit gènes homéotiques connus chez les Arthropodes. En revanche, nous avons isolé un répertoire complet de huit gènes *Hox* chez *Ulophysema oeresundense*. Cette espèce, pourvue quant à elle d'un abdomen, appartient aux Ascothoraciques, un groupe considéré comme le groupe frère de l'ensemble des Cirripèdes. Il est tentant de penser que la perte

d'*abdominalA* est concomitante de la radiation des Cirripèdes. L'analyse des gènes du développement a des implications fortes pour notre connaissance de l'histoire de l'évolution, sur laquelle est fondée toute classification pertinente des organismes.

The natural system is founded on descent with modification. The characters which naturalists consider as showing true affinity between any two or more species are those which have been inherited from a common parent, and in so far, all true classification is genealogical. Community of descent is the hidden bond which naturalists have been unconsciously seeking, and not some unknown plan of creation

Charles Darwin The Origin of Species

THE ORIGIN OF BIODIVERSITY : GENERAL CONSIDERATIONS

According to the current theory of biological evolution, biodiversity stems from the genetic diversity of individuals in populations, caused by mutations, increased by sexuality (recombination) and screened by the processes of selection and random drift, eventually leading to speciation and to evolutionary radiations.

The enormous task of listing the living species is still based on the nomenclature principles defined by Linnaeus. According to Darwin (1859, Origin of species, chapter XIII), the meaning of the Linnean classification, called the 'natural system' by that time, is the evolutionary process, based on 'descent with modification'. Classification is therefore no more than a model of the natural history of life. In modern terms, Darwin points out that any biological classification should be phylogenetic.

The classification of metazoans is largely based on the characteristics of their body plan. Animals that share a common body pattern are assumed to derive from a common ancestor. The body plan is established during embryonic and larval development. Hence, in the same chapter, Darwin stressed the importance of developmental characters in the classification of animals.

The advances achieved through developmental genetics during the past fifty years were recently acknowledged by the awarding of the 1995 Nobel Prize of Physiology and Medicine to the Drosophila geneticists who initiated this field, Ed Lewis, C. Nusslein-Volhard and E. Wieschaus (see comment in Deutsch *et al.* 1995). Many genes, first discovered as playing a crucial role during the development of Drosophila, have been shown to be evolutionarily conserved and seem to play similar functions throughout the animal kingdom. This overall similarity of the genetic tools of development in all metazoans is surprising if one considers the net product of the developmental process : the amazing diversity of animal body plans. Paradoxically, this very similarity provides an approach to the question of the genetic origin of this diversity directly at the molecular level. Recent progress in molecular technology enable us now to make use of genetic homology to clone and study developmental genes in a wide variety of species, an approach which was until recently feasible in only a handful of model organisms : the fly *Drosophila melanogaster*, the nematode *Caenorhabditis elegans*, the coleopteran *Tribolium castaneum*, the teleost *Danio rerio* and the mouse *Mus musculus*. It now seems conceivable to study specific developmental genes in any species, and thereby address the question as whether or not a change in either the coding sequence or the regulation of a given gene, can be correlated with a change in the body plan. This approach, 'the candidate gene approach' has been illustrated during the past few years in a variety of organisms by several research teams. We wish here to emphasize its value for our understanding of the origin of the biological diversity, by reporting some experimental results recently obtained in our laboratory, on the developmental genetics of barnacles (Cirripedia, Crustacea).

BARNACLES : WONDERFUL AND PECULIAR ANIMALS

Cirripedes, whose common name is 'Barnacles', are very peculiar animals. They were first thought to be Mollusca by Linnaeus, on the basis of their fixed life and protective calcareous shell. At the beginning of the 19th century, Thomson, whilst observing their typical nauplius larvae, recognized them as Crustaceans (see Winsor 1969). Darwin devoted several years to their study, and wrote two important monographs, which are still a reference today (for historical aspects of the study of cirripedes, see Anderson 1994, chap. 1).

Among crustaceans, Cirripedia belong to the Thecostraca. Contrary to their sister-group Ascothoracica, they all have a peculiar body plan : they are devoid of any abdominal (pleonic) segments. This absence of the third tagma is unique in crus-

taceans, at least as a characteric of a whole subclass. It is therefore tempting to assume that this modification of body plan is directly correlated with the evolutionary events that led to the Cirripedian radiation.

All cirripedes are fixed animals. They comprise three super-orders : the Acrothoracica are modified barnacles that burrow in a mollusc shell, the Rhizocephala are endoparasites living mainly on other crustacean species, the Thoracica fix themselves to a solid support, either directly (Sessilia) or by means of a long stem (Pedonculata). Another quite interesting feature of the body plan concerns Rhizocephala. They share with the other cirripedes their early larval mode of development, passing through nauplius and cyprid stages. These larvae are clearly segmented, like any other *bona fide* crustacean. After the cyprid stage, the animal injects a few cells into its host, either after a metamorphosis that leads to a new larval stage, the kentrogon (kentrogonid Rhizocephala), or directly from the cypris (akentrogonid Rhizocephala) (Glenner and Hoeg 1995, Hoeg 1995). These cells give rise to the adult form of the animal, which is composed of internal roots that penetrate the host, and of an external part, the externa, consisting mainly of the ovaries. The externa is completely asegmented, forming a kind of sack, hence the name of the genus *Sacculina*.

We found the morphology of Barnacles sufficiently attractive to warrant a study of their homeotic (*Hox*) genes.

THE HOMEOTIC GENES

Homeosis is a term coined by the British naturalist William Bateson in 1894, from his observations *in natura* of odd animals : for instance, he found some dipterans in which one antenna, and sometimes both, were transformed into something resembling a leg, even bearing a claw. He wrote : "For the word 'Metamorphy', I therefore propose to substitute the term "Homoeosis", which is also more correct; for the essential phenomenon is not that there has merely been a change, but that something has been changed into the likeness of something else". He observed homeotic transformations in quite a variety of living species, crustaceans included. He entitled his book : "Materials for the study of variation, treated with especial regard to discontinuity in the origin of species". The reference to Darwin clearly shows that Bateson himself placed his work within an evolutionary perspective.

Homeosis regained some favor when Ed Lewis started, in the 1940s, to provoke homeotic transformations by mutagenesis and to systematically collect homeotic mutants of *Drosophila melanogaster.* This pioneer work was at the commencement of developmental genetics (see above). In 1978, Lewis wrote an article summarizing several decades of genetic work : he showed that the homeotic genes he studied were grouped along the chromosome in a gene complex, called the Bithorax-Complex (BX-C) after the name of one of the mutants. Each homeotic gene has a specific domain of activity along the anterior to posterior (A-P) axis of the animal : the mutation of a given gene results in homeotic transformations that affect its specific domain only. Lewis drew up the rule of collinearity : the homeotic genes are arranged along the chromosome in the same order as that in which their domains of activity are arranged along the A-P axis of the animal. In addition, in this seminal paper, he hypothesized that the homeotic genes in the complex were the result of a series of gene duplications and proposed that these events might have played an important role in the evolution of insects.

Some years later, the BX-C was cloned, as well as another complex of *Drosophila* homeotic genes, the Antennapedia-Complex (ANT-C) located a little further away on the same chromosome. This led to one of the most important breakthroughs in biology of the last decades : the discovery of the homeobox (McGinnis *et al.* 1984a, b; Scott and Wiener 1984). The homeobox is a motif which bears a strong similarity in one homeotic gene to another. This motif encodes the DNA-binding domain of the protein.

Molecular genetics have also made it possible to describe the patterns of expression of the homeotic genes. Each homeotic gene is specifically expressed in a precise region of the embryo. Their specific domains of activity are derived from their specific expression domains and from the interactions between the homeogenes themselves. The homeotic genes are not involved in the segmentation process *per se* : this is the role of other developmental genes. Their function is rather to specify a precise identity to a precise region of the body along the A-P axis, comprising one or several segments. For example (with simplifications) : in *Drosophila melanogaster,* the *Antennapedia (Antp)* gene is responsible for the identity of the mid-thoracic region, *Ultrabithorax (Ubx)* for the meta-thoracic and first abdominal segments, *abdominalA (abdA)* for the fore-abdominal and *AbdominalB (AbdB),* for the hind-abdominal regions. Homeotic genes can be regarded as 'master genes' (or 'selector genes') that control, within their specific domain, a specific programme of morphogenesis and differentiation, through the regulation of downstream 'effector genes'.

The homeobox confirmed Lewis' prediction of a common origin of *Drosophila* homeotic genes :

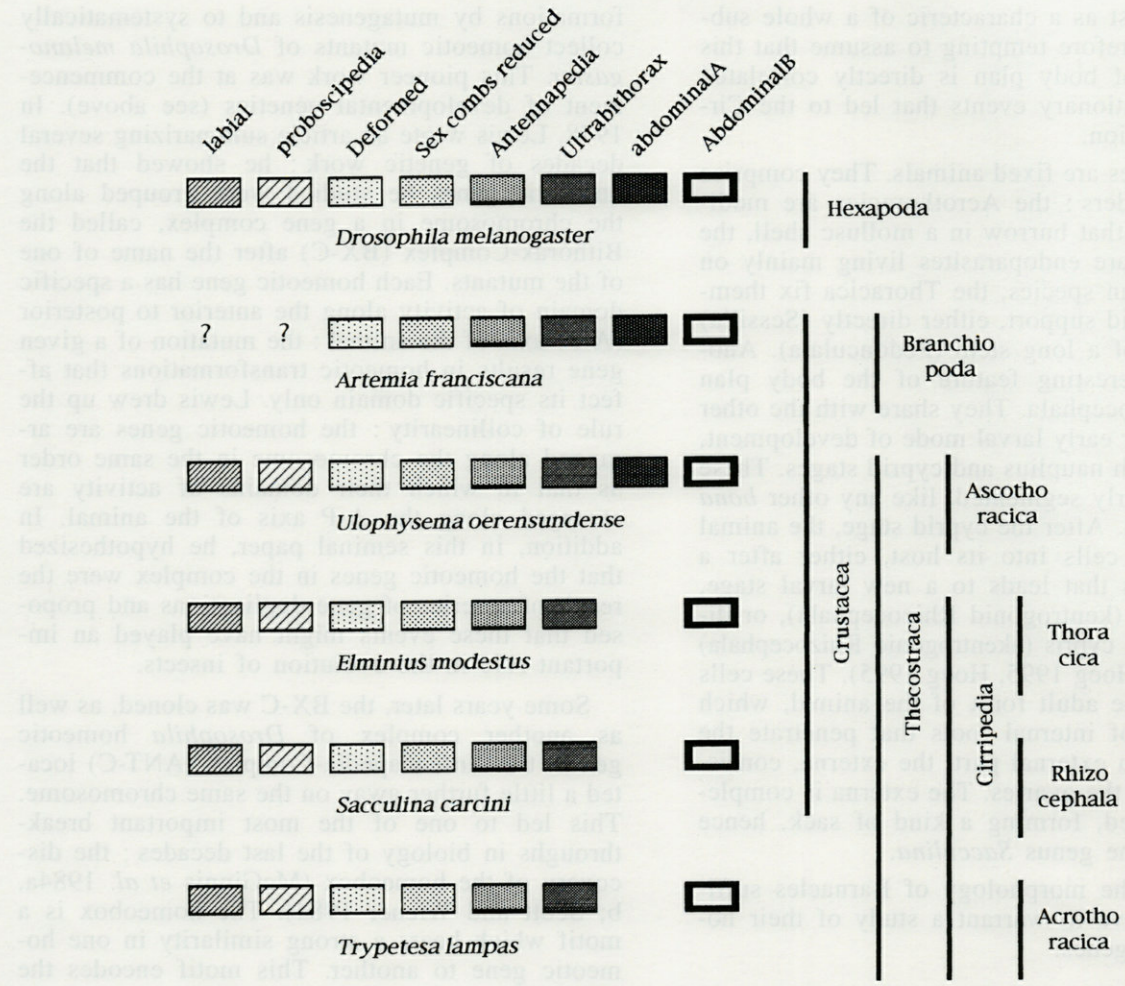


Fig. 1. – Homeotic (Hox) genes in arthropods. Eight homeotic (*Hox*) genes are described in *Drosophila melanogaster*. The same complement of *Hox* genes is present in all insect species tested so far. In the branchiopod crustacean *Artemia franciscana*, six *Hox* genes orthologous to the *Drosophila* ones have been described up to now (Averof & Akam 1993, 1995). From three different species of cirripedes, seven genes orthologous to seven out of the eight *Drosophila* genes have been isolated. Hence, it can be inferred that the ancestral crustacean *Hox* gene complex contained the same eight homeotic genes as the insects. We used the same methods, based on PCR amplification and cloning, as used by Averof & Akam (1993) in *Artemia*. In addition i) several sets of primers designed to be specific to particular *Hox* genes were used; ii) in *S. carcini*, PCR screening was performed on both genomic DNA and cDNA derived from all developmental stages, including embryonic, larval and adult stages, and iii) a cDNA library established from *S. carcini* nauplius II larvae was screened, from which several complete cDNAs of *Hox* genes were isolated. An extensive search for *Hox* genes has thus been performed in *S. carcini*, and we are confident that *abdA* is lacking. By the same methods *abdA* was easily retrieved in two other Crustacean species, *Ulophysema oeresundense* (Ascothoracica) and *Carcinus maenas* (Malacostraca) (not shown). The lack of *abdominalA* in cirripedes can thus be interpreted as a loss.

they are paralogous genes, *i. e.* homologous genes issued from duplications of a common ancestral gene. It was also the hook that helped to fish for homologous genes in other species. It revealed the presence of numerous *Hox* genes (for homeotic homeobox-containing genes) in species as diverse as the cephalochordate amphioxus, the amphibian *Xenopus*, chicken, mouse and human, teleost fishes, ascidians, echinoderms, a number of insects, annelids, the chelicerate *Limulus*, platyhelminths, nematodes, and among diploblastic animals, hydras and corals. This list is growing daily. The presence of *Hox* genes seems to be a characteristic of Eumetazoans. This led J. Slack, P. Holland and C. Graham (1993) to propose the term 'zootype' to qualify a group of genes, comprising the *Hox* genes plus a few others, specific to the animal lineage, and involved in the determination of the animal body plan. In addition, the genomic clustering in complexes of the

Hox genes has been conserved throughout evolution, with a few exceptions. Last but not least, the homeotic function of the *Hox* genes has been demonstrated in all species in which it could be genetically assayed, such as *Drosophila, Bombyx* and *Tribolium* among insects, mouse among vertebrates, and the nematode *Caenorhabditis elegans*.

Given the metazoan-wide distribution of the *Hox* genes, and their function in driving the identity of various parts of the body along the A-P axis, we chose them as the first candidates for our developmental genetic approach to the peculiar body of the Cirripedes.

THE *HOX* GENES OF CIRRIPEDES

Eight homeotic genes have been identified in *Drosophila*, namely, from anterior to posterior : *labial (lab), proboscipedia (pb), Deformed (Dfd), Sex combs reduced (Scr), Antp, Ubx, abdA* and *AbdB* (Fig. 1). A single *Hox* complex comprising the homologues of these eight genes is probably primitive in insects. Besides our own work on cirripedes, the only crustacean to have been studied up to now in this regard is the branchiopod *Artemia franciscana* (Averof and Akam 1993; Averof and Akam 1995). Six genes, orthologous to six *Drosophila* homeotic genes, are known to be present in *Artemia* (Fig. 1). The more anterior two *Hox* genes (*lab* and *pb*) genes are missing : Averof and Akam did not intend to be comprehensive with their study, so the fact that these two genes have not been found does not mean that they are not present in *Artemia*. We have retrieved both of them from the four cirripede species studied up to now, the acrothoracican *Trypetesa lampas*, the rhizocephalan *Sacculina carcini* and the two sessile thoracicans *Elminius modestus* and *Balanus perforatus* (E. Mouchel-Vielh *et al.* 1997 submitted, and our unpublished work). Hence it is likely that their crustacean ancestor possessed the same complement of eight *Hox* genes as insects. This conclusion is furthermore supported by available data on the chelicerate *Limulus polyphemus* (Cartwright *et al.* 1993), indicating that it might be the same for all arthropods.

In our search for *Hox* genes in *Sacculina carcini*, only seven out of the eight arthropod archetypal homeotic genes were found : *abdA* was missing. Strong experimental arguments support the idea that *abdA* is not present in the *Sacculina* genome. In order to determine whether this loss could be correlated with the parasitic life of Rhizocephalans, and the associated huge modification of their body plan, the same approach was undertaken in two sessile cirripedes, that retain a segmented body at the adult stage, *Elminius modestus* and *Balanus perforatus*. In each one, *abdA* was also lacking, whereas all the other arthropod homeotic genes were found. The same is true for a species belonging to the third super-order among barnacles, the boring barnacle *Trypetesa lampas*. By contrast, using the same methods, a complete set of eight *Hox* genes, including *abdA*, was evidenced in the genome of *Ulophysema oeresundense*, a crustacean belonging to the Ascothoracica. Ascothoracican larvae clearly develop an abdomen, whereas acrothoracican, thoracican and rhizocephalan ones do not. Hence, it is tempting to correlate the loss of *abdA* during evolution with the absence of any pleonic (abdominal) segment.

We are currently performing a walk on the chromosome of *Sacculina carcini*, in order to support our assumption of a loss of *abdA* and/or rearrangement of the *Hox* complex at the genomic level. In addition, we are currently studying the expression of the *Hox* genes during the larval development of *S. carcini*.

PERSPECTIVES AND IMPLICATIONS FOR THE SYSTEMATICS OF CIRRIPEDIA

Phylogeny of cirripedes is still a matter of debate : almost all possible nodes have been proposed to account for the radiation of Rhizocephala (see Hoeg 1992), although the most recent cladistic (Jensen *et al.* 1994) and molecular (Spears *et al.* 1994) analyses place the Rhizocephala close to the Thoracica. In addition, it has been proposed (Anderson 1994) that the Cirripede ancestor resembled a pedunculate thoracican, thus raising the question as to whether the Thoracica are mono- or paraphyletic. Together with Ascothoracica, Cirripedia are thought to belong to a monophyletic Thecostraca class of crustacea. The relationships among this group have to be clarified : in particular, the Ascothoracica, which possess an abdomen, are sometimes classified within the Cirripedia. It is clear that the type of comparative genetic material presented here is decisive in resolving at least some of these phylogenetic problems. From our results on the number of *Hox* genes in the crustacean species studied, their sequences as well as the phylogenetic analysis of the sequences of another family of developmental genes, the *engrailed* family (Gibert *et al.* 1997, and unpublished data), we propose the phylogeny drawn up in fig. 2, which is in agreement with phylogenies based on morphologic criteria proposed by some authors.

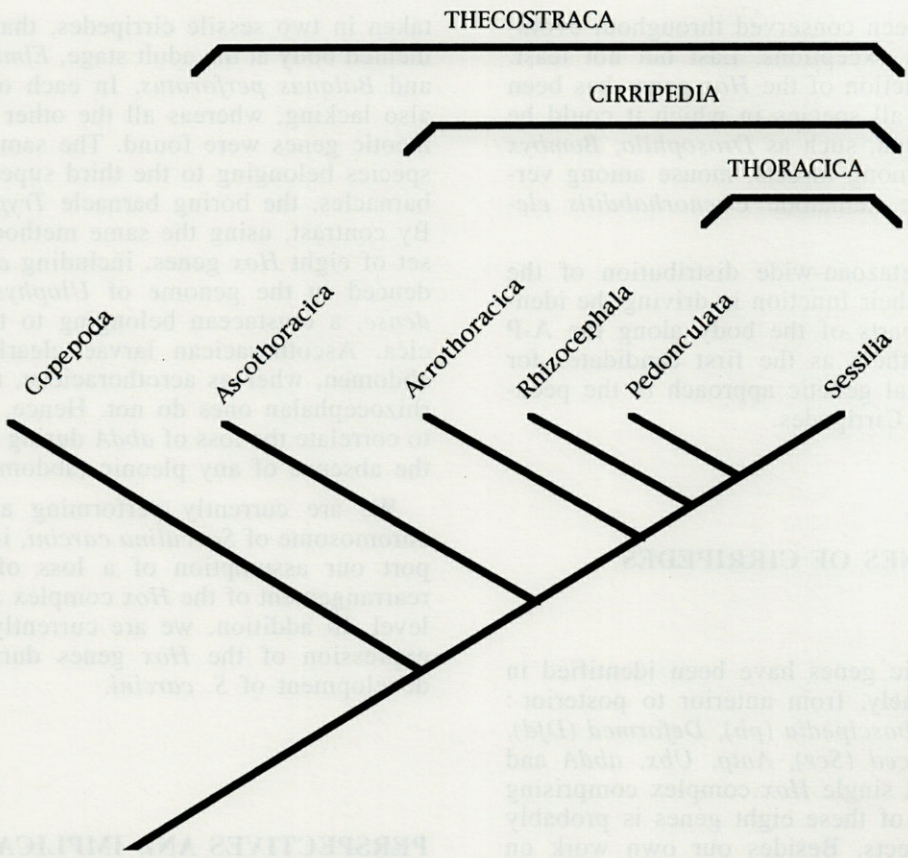


Fig. 2. – Phylogeny of the Cirripedia. The results concerning the complement of *Hox* genes present in each taxon lead us to propose a sub-class Cirripedia *sensu stricto* comprising only the three super-orders Thoracica, Ascothoracica and Rhizocephala. Cirripedia are thought to be a monophyletic group including Rhizocephala and excluding Ascothoracica. The phylogenetic relationships between Cirripedia *sensu stricto* are supported by the analysis of the sequences of the *engrailed* genes (J.-M. Gibert *et al.* 1997, and unpublished data).

As stressed above, any classification has to reflect the phylogeny as much as possible. In other words, systematics is based on the natural history of living beings, evolution. The study of biodiversity, and the necessary construction of comprehensive repertories of the living species, is dependent on good systematic approach. Systematics is thus a prerequisite of the construction of the biodiversity repertories. Conversely, the development of species data bases by the biodiversity programmes will help to solve (and sometimes to ask!) many yet unsolved questions on systematics and phylogenetics.

ACKNOWLEDGMENTS – The work presented here would not have been possible without the excellent technical assistance of Catherine Rigolot. Most species samples were collected and identified with the help of Prof. Y. Turquier and the facilities of the Station Biologique de Roscoff, kindly provided by Prof. A. Toulmond. The *Ulophysema* sample was collected in the Baltic sea by Prof. J. Bresciani (Copenhagen) and its DNA prepared by Dr P. Thomsen. We wish to thank them for their friendly collaboration. Research on *Hox* genes was supported by a grant from the Groupement de Recherches sur les Génomes (GREG) number 85/94. The phylogenetic aspects of our work received the support of the Réseau National de Systématique (ACC SV7).

REFERENCES

ANDERSON D.T. 1994. Barnacles. Structure, function, development and evolution. Chapman & Hall, London, 357 pp.

AVEROF M. and AKAM M. 1993. *HOM/Hox* genes of *Artemia* : implications for the origin of insect and crustacean body plans. *Current Biology* **3** (2) : 73-78.

AVEROF M. and AKAM M. 1995. *Hox* genes and the diversification of insect and crustacean body plans. *Nature* **376** : 420-423.

CARTWRIGHT P., DICK M. and BUSS L.W. 1993. HOM/Hox type homeoboxes in the Chelicerate *Limulus polyphemus*. *Mol. Phyl. Evol.* **2** (3) : 185-192.

DARWIN C. 1859. The origin of species. Penguin Books (1968), London, 477 pp.

DEUTSCH J., LAMOUR-ISNARD C. & LEPESANT J.-A. 1995. Le Prix Nobel 95 attribué à Ed. Lewis, Christiane Nüsslein-Volhard et Éric Wieschaus : la reconnaissance de la génétique du développement. Médecine/sciences **11** : 1625-1628.

GIBERT J.-M., MOUCHEL-VIELH E. and DEUTSCH J.S. 1997. Engrailed duplication events during the evolution of Barnacles. *Journal of Molecular Evolution* : 585-594.

GLENNER H. and HOEG J.T. 1995. A new motile, multicellular stage involved in host invasion by parasitic barnacles (Rhizocephala). *Nature* **377** : 147-150.

HOEG J.T. 1992. The phylogenetic position of the Rhizocephala : are they truly barnacles ? *Acta Zool. (Stockholm)* **73** : 323-326.

HOEG J.T. 1995. The biology and life cycle of the Rhizocephala (Cirripedia). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **75** : 517-550.

JENSEN P., MOYSE J., HOEG J. and AL-YAHYA H. 1994. Comparative stem studies of lattice organs : putative sensory structures on the carapace of larvae from Ascothoracica and Cirripedia (Crustacea Maxillopoda Thecostraca). *Acta Zool. (Stockholm)* **75** : 125-142.

McGINNIS W., GARBER R.L., WIRZ R.L., KUROIWA A. and GEHRING W.J. 1984a. A homologous protein-coding sequence in *Drosophila* homeotic genes and its conservation in other metazoans. *Cell* **37** : 403-408.

McGINNIS W., LEVINE M.S., HAFEN S., KUROIWA A. and GEHRING W.J. 1984b. A conserved DNA sequence in homeotic genes of the *Drosophila* Antennapedia and bithorax complexes. *Nature* **308** : 428-433.

MOUCHEL-VIELH E., RIGOLOT C., GIBERT J.-M. & DEUTSCH J. 1997. Molecular and the body plan : the *Hox* genes of cirripedes (Crustacea). *Molecular Phylogenetics Evolution* (submitted).

SCOTT M.P. and WEINER A.J. 1984. Structural relationships among genes that control development : sequence homology between the *Antennapedia*, *Ultrabithorax* and *fushi tarazu* loci in *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **81** : 4115-4119.

SLACK J.M.W., HOLLAND P.W.F. and GRAHAM C.F. 1993. The zootype and the phylotypic stage. *Nature* **361** (6412) : 490-492.

SPEARS T., ABELE L.G. and APPELGATE M.A. 1994. Phylogenetic study of cirripedes and selected relatives (Thecostraca) based on 18S rDNA sequence analysis. *J. Crustacean Biol.* **14** (4) : 641-656.

WINSOR M.P. 1969. Barnacle larvae in the nineteenth century. A case study in taxonomic theory. *J. Hist. Medicine* **July :** 294-309.

Reçu le 12 décembre 1996; received December 12, 1996
Accepté le 12 mai 1997; accepted May 12, 1997

VIE MILIEU, 1997, 47 (4) : 333-337

DISPERSAL IN A HAPLO-DIPLOID RED ALGAL SPECIES : GENETIC STRUCTURE AND GENE FLOW IN *GRACILARIA GRACILIS*

C. ENGEL, R. WATTIER, C. DESTOMBE, M. VALERO

Laboratoire de Génétique et Evolution des Populations Végétales, URA CNRS 1185, GDR CNRS-IFREMER 1002, Bât. SN2, Université de Lille I, 59655 Villeneuve-d'Ascq Cedex, France

POPULATION GENETIC STRUCTURE
MATING SYSTEM
F-STATISTICS
ISOLATION BY DISTANCE
RED ALGAE

ABSTRACT. – Here we describe the genetic structure of ten *Gracilaria gracilis* populations from three different French regions. Using two microsatellite loci, we analyse within-population genetic structure and the variation of genetic differentiation among populations with respect to geographic distance. Our results show that populations are weakly structured and that, contrary to our predictions, the species is characterised by a low level of inbreeding. However, gene flow is restricted over short distances, demonstrating the phenomenon of isolation by distance. Nevertheless, at a local level (< 1 km), differentiation between populations does not depend solely on distance and the rising/ebbing tide may orient gene flow at this scale.

STRUCTURE GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS
SYSTÈME DE REPRODUCTION
F-STATISTIQUES
ISOLATION PAR LA DISTANCE
ALGUES ROUGES

RÉSUMÉ. – Nous avons étudié la structure génétique de dix populations de *Gracilaria gracilis* réparties le long des côtes françaises. La structuration génétique intra-population d'une part, et la variation de la différenciation génétique entre populations en relation avec la distance géographique d'autre part, ont été analysées grâce à l'utilisation de deux marqueurs microsatellites. Nos résultats montrent que les populations sont faiblement structurées et que cette espèce, contrairement à nos prédictions, est caractérisée par un régime de reproduction faiblement consanguin. Quoiqu'il en soit, les flux géniques se produisent essentiellement entre populations proches géographiquement ce qui démontre qu'il existe un phénomène d'isolement par la distance. Néanmoins, sur une échelle locale (inférieure au kilomètre), la différenciation entre populations ne dépend pas seulement de la distance et il est probable que la marée puisse jouer un rôle dans l'orientation des flux géniques à cette échelle.

INTRODUCTION

The study of gene dispersal is essential for understanding the maintenance and evolution of biodiversity within a species. The amplitude of gene flow, achieved by a species' dispersal vectors, is a parameter of great evolutionary interest since it will determine the level of genetic differentiation between populations and therefore the possibilities for local adaptation. A species' dispersal vectors are subject to the dispersal modes of their surrounding environment. The marine environment provides wide dispersal potential allowing homogenising of marine populations.

In the marine environment, data on genetic diversity, amounts of gene flow, and population genetic structure come mostly from animal species (Beaumont 1994; Palumbi 1994). In many of these species, it has been shown that gene flow and therefore dispersal can be limited in space (Palumbi 1994). Likewise, the few studies that have been conducted on the genetic structure of algal species demonstrated that the studied populations are significantly differentiated from one another (e.g. Innes 1984; Fujio *et al.* 1985; Sosa and Garcia-Reina 1992; Sosa and Garcia-Reina 1993; Lindstrom 1993; Lu and Williams 1994; Williams and Di Fiori; 1996). This among-population differentiation was attributed to prevalent asexual reproduction (Sosa and Garcia-Reina 1992; Lindstrom 1993; Sosa and Garcia-Reina 1993), gene flow barriers (Lu and Williams 1994), or to the facility of selfing (Williams and Di Fiori 1996).

Here we describe the genetic structure of *Gracilaria gracilis* populations. We analysed the variation of genetic differentiation among populations with respect to geographic distance to determine the scale of genetic divergence and the possibility for local adaptation. In parallel, within-

Table I. – Test for heterozygote deficiency (F_{IS}) at the two microsatellite loci.

			locus Gv1CT			locus Gv2CT		
Region	**Location**	**Pop**	**N**	**F_{IS}**	**P**	**N**	**F_{IS}**	**P**
Northern France	1	Aud H3	34	+0.12	**	36	+0.25	*
	2	Wim L1	20	+0.63	***	22	0.04	ns
		Wim H1	7	+0.69	***	10	-0.13	ns
	3	GN L1	117	+0.44	*	125	+0.07	**
		GN H1	65	+0.26	ns	66	+0.08	ns
Western France	1	Bat M1	14	+0.35	*	27	+0.27	**
		Bat M2	42	+0.29	**	47	+0.21	***
South Western France	1	Chau H1	35	+0.56	***	35	+0.35	***
		Chau H2	34	+0.23	ns	35	+0.12	***
	2	Sv H1	35	+0.39	*	168	-0.06	ns

N: number of diploid individuals
P: probability; ns: not significant, *<0.05, **<0.01, ***<0.001

population genetic structure, a parameter of the mating system, was explored and compared. We employed microsatellites, highly polymorphic, simple, codominant loci, as genetic markers in this study. Microsatellites, a relatively new class of DNA markers, are characterised by very short (1-5 bp) core motifs which are repeated in tandem; a variation in the number of repeats results in size variants at a particular locus. This type of marker has been developed for the first time in algae (the red alga *Gracilaria gracilis*) (Wattier *et al.* 1997); we have at our disposition two hypervariable loci.

MATERIELS AND METHODS

Study organism

Graciliaria gracilis, a benthic, intertidal red alga, is characterised by a haplo-diploid life cycle. The tetrasporophyte (diploid) and gametophyte (haploid) generations are isomorphic, independent, and perennial. Populations consist of diploid individuals, tetrasporophytes, and haploid individuals, male and female gametophytes. The tetrasporophytes produce, via meiosis, haploid spores that after release and germination become independent gametophytes. The gametes are formed by mitosis on the gametophytes; male gametes, which are not flagellated, are released and fertilise female gametes which are retained on the female (Fredericq and Hommersand 1989). The zygote, within the cystocarp, undergoes mitosis and thereby produces thousands of identical diploid spores (Hommersand and Fredericq 1990). These diploid spores are liberated by the thousands from the cystocarp some of which germinate and produce new diploid individuals. *G. gracilis*, like the majority of red macro-algae, has three types of passively dispersed propagules : haploid spores, diploid spores, and male gametes. Finally, asexual reproduction, the establishment of new individuals from thallus fragments, has never been observed in natural populations of *G. gracilis* in its native habitat (i.e. rocky intertidal zones) (Destombe *et al.* 1992).

Sampling

Ten samples from natural populations (900 individuals; ca. 30 to 100 individuals per population) from three French regions (Southwestern France, Brittany and Northern France) were analysed using two microsatellite loci (Gv1CT and Gv2CT). This sampling scheme was hierarchical and stratified : each region consists of at least one location and each location is made up of one to two populations (Table I). This strategy allows for the assessment of the presence and degree of isolation by distance among populations.

DNA from algal material was extracted and genotypes at the two microsatellite loci were determined as described in Wattier *et al.* (1997).

Analyses

F-statistics were used to determine both within and among population genetic structure (Wright 1951; Weir and Cockerham 1984). F_{IS} measures the within population genetic structure by examining the (genetic) correlation of the two alleles found within a single individual compared with the expected heterozygosity (under Hardy-Weinberg conditions) of the population. For this reason, F_{IS} can be calculated for diploid individuals only. Pairwise F_{ST} measures the differentiation among two populations by comparing the variance of allele frequencies of each population with the allele frequencies of the two populations combined. This approach allowed us to consider haploid and diploid individuals simultaneously. The computations of F_{IS} and F_{ST} were implemented using the GENEPOP software package, version 3.0 and the probabilities reported are the results of exact tests (Raymond and Rousset 1995).

These pairwise F_{ST} values were used to determine if gene flow is restricted geographically. Under the hypothesis of isolation by distance, a positive correlation is expected among F_{ST} and geographical distances (Slatkin 1993). To test this hypothesis, the genetic distance ($F_{ST}/(1-F_{ST})$) between each pair of populations was plotted as a function of the natural logarithm of the geographic distance separating the two populations and a regression analysis was carried out (Rousset 1997).

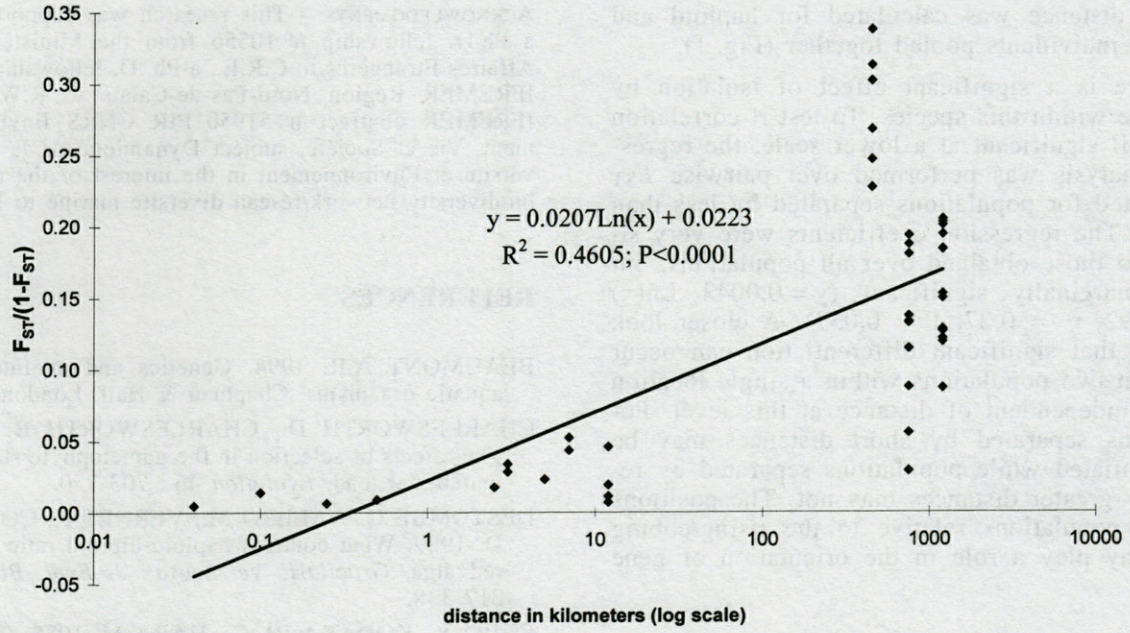


Fig. 1. – Genetic distance ($F_{ST}/(1-F_{ST})$) with respect to geographic distance. Pairwise F_{ST} values are plotted according to the separation distance between each of the ten populations studied.

RESULTS AND DISCUSSION

Population genetic structure

In order to determine if the study populations have an endogamous breeding system, the heterozygote deficiency (F_{IS}) was estimated within each population (Table I). Endogamous systems are characterised by high F_{IS} values ($0.8 < F_{IS} < 1.0$) (Lande and Schemske 1985).

First, the results are not consistent among the two microsatellite loci studied. For nine out of ten populations, the F_{IS} values were greater at the Gv1CT locus than at the Gv2CT locus; at Gv1CT, values range from 0.12 to 0.69 while values for Gv2CT range from – 0.13 to 0.32. This discrepancy between the two loci may be due to the disparity of their polymorphism level : more than 50 alleles are observed at the Gv1CT locus and ca. 10 alleles at Gv2CT. Consequently, the results observed at Gv1CT may be biased by the three following factors : (1) the mutation level may be too high so that the assumption of identity by descent is no longer valid; (2) the polymorphism level may be underestimated because the sampling effort was not large enough at this locus; and (3) the range of allele size variation is very large at this locus and therefore the number of heterozygotes may be underestimated due to selective pressures against (or experimental bias in the detection of) heterozygotes with two alleles of two very different sizes. This last hypothesis seems to be the most likely as the experimental bias in the detection of heterozygotes was demonstrated by Wattier *et al.* (submitted). Finally, for these reasons, the Gv1CT locus will not be used to study genetic differentiation among populations. However, this locus will be very useful for fingerprinting individuals and, in particular, for paternity analyses (Engel *et al.* in prep).

Second, theories on haplo-diploid life cycles predict that isomorphic haplo-diploid species suffer little from inbreeding depression since the same genes are probably expressed in both haploid and diploid phases and deleterious alleles can be purged from the genome during the haploid phase (Charlesworth and Charlesworth 1992; Richerd *et al.* 1993 ; Otto and Marks 1996). Haplo-diploid species can therefore "afford" to be inbred and possibly even favour this type of breeding system. However, even if we consider the Gv1CT locus, the F_{IS} values obtained are not indicative of an endogamous breeding system. Moreover, two observations support the prevalence of sexual reproduction : there were many unique genotypes; and no differences were observed in allele frequencies in the haploid and diploid phases.

Gene flow

Using the data obtained with the Gv2CT locus, pairwise F_{ST} values were calculated for the ten populations; a genetic distance matrix was thereby constructed. The correlation of F_{ST} and geogra-

phical distance was calculated for haploid and diploid individuals pooled together (Fig. 1).

There is a significant effect of isolation by distance within this species. To test if correlation was still significant at a lower scale, the regression analysis was performed over pairwise F_{ST} calculated for populations separated by less than 12 km. The regression coefficients were very similar to those obtained over all populations, but only marginally significant ($y = 0.0043$ Ln(x) $+ 0.0192$; $r^2 = 0.27$; $P = 0.057$). A closer look reveals that significant differentiation can occur between two populations within a single location but is independent of distance at this level. Populations separated by short distances may be differentiated while populations separated by relatively greater distances may not. The positions of the populations relative to the rising/ebbing tide may play a role in the orientation of gene flow.

CONCLUSION

First, populations of *G. gracilis* do not seem to be inbred and have a predominantly sexual reproduction strategy. These results are in contradiction with the model that predicts an inbred mating system for populations that pass through a prolonged haploid phase as in, for example, the haplo-diploid cycle (Otto and Marks 1996).

Second, gene flow is determined by geographical distance on a large scale in populations of *G. gracilis*; that is, gene flow is restricted over short distances and local adaptation is possible between populations separated by a few hundred meters to several kilometres. A high level of genetic differentiation occurs among regions separated by 500 to 1 200 km and a slight but significant differentiation occurs among locations separated by 2.5 to 12 km. This suggests that differentiation respects a spatial scale in this species and that populations are exchanging genes, at most, on a small scale. However, at the local level, that is, comparing populations within a location, the level of genetic differentiation is no longer explained solely by geographic distances. In fact, we strongly suspect that gene flow is oriented from high populations to low ones; the ebbing tide concentrates dispersal vectors in the small rivulets that connect high populations to low ones at low tide while dispersal vectors are more likely to be greatly diluted in the large water body that moves up the beach at rising tides. Nevertheless, a recent look at gene flow via male gametes suggested that gene flow, while relatively restricted to less than a meter within a population, is noticeable from low to high populations (Engel *et al.* in prep).

ACKNOWLEDGMENTS – This research was supported by a Ph.D. fellowship n° 10556 from the Ministère des Affaires Etrangères to C.R.E., a Ph. D. fellowship from IFREMER Région Nord-Pas-de-Calais to R.W., and IFREMER contract n° 519501PIR CNRS Environnement, Vie et Société, subject Dynamique de la Biodiversité et Environnement in the interest of the marine biodiversity network/réseau diversité marine to M. V.

REFERENCES

BEAUMONT A.R. 1994. Genetics and evolution of aquatic organisms. Chapman & Hall, London, U.K.

CHARLESWORTH D., CHARLESWORTH B. 1992. The effects of selection in the gametophyte stage on mutational load. *Evolution* **46** : 703 720.

DESTOMBE C., VALERO M., VERNET P., COUVET D. 1989. What controls haploid-diploid ratio in the red alga, *Gracilaria verrucosa*? *J. Evol. Biol.* **2** : 317 338.

FUJIO Y., KODAKA P.L.G., HARA M. 1985. Genetic differentiation and amount of genetic variability in natural populations of the haploid laver. *Jpn. J. Genet.* **60** : 347 354.

FREDERICQ S., HOMMERSAND M.H. 1989. Proposal of the Gracilariales Ord. Nov. (Rhodophyta) based on an analysis of the reproductive development of *Gracilaria verrucosa*. *J. Phycol.* **25** : 213 227.

HOMMERSAND M.H. AND S. FREDERICQ 1990. Sexual reproduction and cystocarp development. *In* K.M. Cole and R.G. Sheath eds., *Biology of the red algae* : 305 345. Cambridge University Press, Cambridge.

INNES D.J. 1984. Genetic differentiation among populations of marine algae. *Helgol. Meeresunters.* **38** : 401-417.

LANDE R., SCHEMSKE D.W. 1985. The evolution or self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution* **36** : 24-40.

LINDSTROM S.C. 1993. Inter- and intrapopulation genetic variation in species of *Porphyra* (Rhodophyta : Bangiales) from British Columbia and adjacent waters. *J. Appl. Phycol.* **5** : 53-62.

LU T.T., WILLIAMS S.L. 1994. Genetic diversity and genetic structure in the brown alga *Halidrys dioica* (Fucales : Cystoseiraceae) in Southern California. *Mar. Biol.* **121** : 363-371.

PALUMBI S.R. 1994. Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **25** : 547-572.

RAYMOND M., ROUSSET F. 1995. GENEPOP (version 1.2) : Population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J. Heredity* **86** : 248-249.

ROUSSET F. 1997. Genetic differentiation and estimation of gene flow from *F*-statistics under isolation by distance. Genetics **144** : 1219-1228.

RICHERD S., DESTOMBE C., CUGUEN J., VALERO M. 1993. Variation of reproductive success in a haplo-diploid red alga, *Gracilaria verrucosa* : effects of parental identities and crossing distance. *Am. J. Bot.* **80** : 1379-1391.

SLATKIN M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* **47** : 264-279.

SOSA P.A., GARCIA-REINA G. 1992. Genetic variability and differentiation of sporophytes and gametophytes in populations of *Gelidium arbuscula* (Gelidiaceae : Rhodophyta) determined by isozyme electrophoresis. *Mar. Biol.* **113** : 679-688.

SOSA P.A., GARCIA-REINA G. 1993. Genetic variability of *Gelidium canariensis* (Rhodophyta) determined by isozyme electrophoresis. *J. Phycol.* **29** : 118-124.

WATTIER R., DALLAS J., DESTOMBE C., SAUMITOU-LAPRADE P., VALERO M. 1997. Single locus microsatellite in Gracilariales (Rhodophyta) : high level of genetic variability within *Gracilaria gracilis* and conservation in related species. *J. Phycol.* **33 :** (in press).

WATTIER R., ENGEL C.R., SAUMITOU-LAPRADE P., VALERO M. Short allele dominance as a source of heterozygote deficiency at microsatellite loci : experimental evidence at the di-nucleotide locus Gv1CT in *Gracilaria gracilis*. submitted to *Mol. Ecol.*

WEIR B.S., COCKERHAM C.C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* **38** : 1358-1370.

WILLIAMS S.L., DI FIORI R.E. 1996. Genetic diversity and structure in *Pelvetia fastigiata* (Phaeophyta : Fucales) : does a small effective neighborhood size explain fine-scale genetic structure ? *Mar. Biol.* **126** : 371-382.

WRIGHT S. 1951. The genetical structure of populations. *Ann. Eugen.* **15** : 323-354.

Reçu le 21 mars 1997; received March 21, 1997
Accepté le 7 avril 1997; accepted April 7, 1997

VIE MILIEU, 1997, 47 (4) : 339-349

BIODIVERSITÉ DES FONDS DE MAERL EN BRETAGNE : APPROCHE FONCTIONNELLE ET IMPACTS ANTHROPIQUES

Biodiversity of Maerl beds in Brittany : functional approach and anthropogenic impacts

J. GRALL, M. GLÉMAREC

Université de Bretagne Occidentale, Institut Européen d'études Marines
Ecologie Benthique, UMR 6539 du CNRS
Place Copernic – Technopole Brest-Iroise, 29280 Plouzané, France
E mail : Jacques.Grall@univ-brest.fr

COMPLEXITÉ ARCHITECTURALE
BANCS DE MAERL
BIODIVERSITÉ SPÉCIFIQUE
BIODIVERSITÉ FONCTIONNELLE
MACROBENTHOS
LITHOTHAMNIÉES

RÉSUMÉ. – La complexité architecturale de l'habitat est un facteur physique qui peut expliquer la forte diversité spécifique des fonds de maerl, en outre ceux-ci sont aussi caractérisés par une diversité fonctionnelle élevée. La structure physique de l'habitat offre un refuge à de nombreux prédateurs, et les interactions biotiques basées sur la prédation, la perturbation, la compétition... empêchent toute monopolisation des ressources par quelques espèces dominantes. La comparaison des structures benthiques installées en rade de Brest sur les fonds sédimentaires homogènes par rapport à celles du maerl, fournit une première explication à cette diversité élevée. L'examen des fonds de maerl, perturbés par des actions anthropiques (eutrophisation dans le bassin nord de la rade de Brest, turbidité par exploitation directe aux Glénan), permet d'évoquer les liens existant entre diversité spécifique et fonctionnelle.

ARCHITECTURAL COMPLEXITY
MAERL BEDS
FUNCTIONAL BIODIVERSITY
SPECIFIC BIODIVERSITY
MACROBENTHOS
CORALLINE ALGAE

ABSTRACT. – In maerl beds, architectural complexity is a physical factor which can explain the high specific diversity, and these habitats are moreover characterized by a high functional diversity. The physical structure of this habitat consists in providing refuges for a lot of predators and biotic interactions founded on predation, disturbance, competition... prevent any ressources monopolisation by only a few dominating species. Comparison of macrobenthic structures on homogeneous muddy bottoms and maerl beds in the Bay of Brest gives a first explanation to this high diversity. A second comparison between Control and Impacted maerl beds stations (eutrophication in the northern basin of the Bay of Brest, turbidity by direct exploitation of coralline algae in Glenan) suggests the existing links between specific and functional diversities.

Problème

Le terme de maerl désigne des accumulations d'algues Corallinacées non fixées vivantes ou mortes. Ces algues, dont la croissance est très lente, participent ainsi à la construction d'habitats géographiquement bien localisés dans l'étage infralittoral des mers tempérées. Dans ce milieu littoral très productif, les fonds de maerl hébergent une flore et une faune très diversifiée, mais cette forte diversité taxonomique est aussi fonctionnelle. Le problème posé est de rechercher les causes possibles d'une telle biodiversité spécifique et fonctionnelle.

La biodiversité fonctionnelle peut se référer à la structure de l'habitat. En effet, un fond de maerl offre une complexité architecturale remarquable. Cette composante physique est liée au caractère arbusculaire des thalles du maerl, les espaces entre ces structures biogéniques vivantes ou mortes servent de refuges aux animaux mobiles qui peuvent échapper ainsi à la prédation épibenthique. Les thalles de maerl servent de substrat solide pour les épibiontes et la production épiphytique sous forme de fragments est transférée par les herbivores et détritivores au sein de ce milieu cavitaire. En Bretagne, ces habitats sont situés très peu profondément (3 à 10 m) et les courants de marée y maintiennent une circulation interne permettant

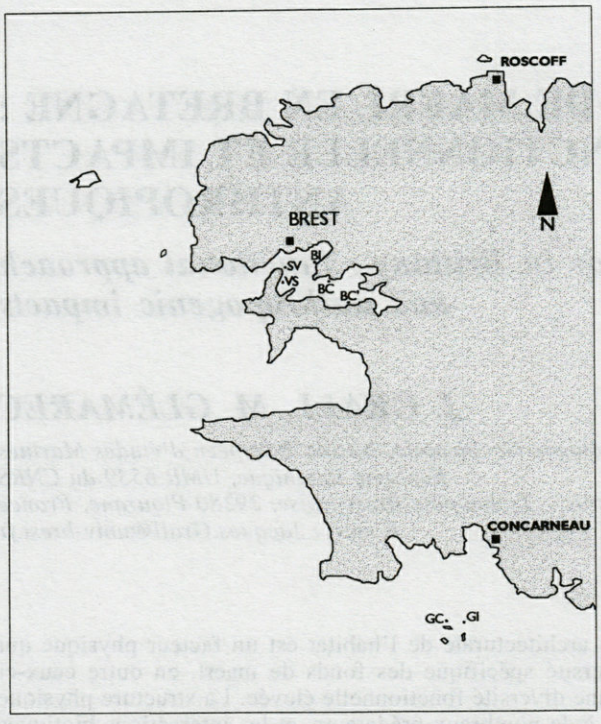


Fig. 1. – Localisation des sites étudiés en rade de Brest (B) et aux Glénan (G). C : station de contrôle, I : station impactée. SV : sables fins envasés, VS : vases sableuses, BC : maerl de Rozegat, BC' : maerl de Loumergat.

Sampling stations within the bay of Brest (B) and the Glenan archipelago (G). C : control site. I : impacted site. SV : muddy sands, VS : sandy muds, BC : maerl bank of Rozegat, BC' : maerl bank of Loumergat.

aux animaux résidents de vivre en profondeur dans le sédiment. Par leur activité incessante, ces animaux fouisseurs et perturbateurs évitent ainsi une stratification physico-chimique (Aller 1982) et le colmatage des cavités, ce qui limiterait alors les espaces disponibles pour cette faune. Nous aurions, dans cette complexité de la structure physique de l'habitat une première explication à cette forte diversité fonctionnelle, puisque ce milieu héberge le plus grand nombre de groupes trophiques : herbivores, suspensivores, détritivores, carnivores et nécrophages...

Le deuxième aspect de la diversité est d'évaluer le nombre d'espèces à l'intérieur de chaque groupe trophique (diversité spécifique). Dans un tel habitat complexe, la présence de nombreux prédateurs et perturbateurs maintiendrait les espèces à des niveaux de densité inférieurs au seuil où apparaît l'exclusion compétitive. Ce concept de Gause (1934) a été largement évoqué en milieu intertidal rocheux tout d'abord (Paine 1966 par ex.), puis en milieu abyssal par Dayton et Hessler (1972). Dans un peuplement de maerl, les interactions biotiques basées sur la prédation, la perturbation, la compétition..., sont nombreuses, si bien qu'aucune espèce n'a la possibilité de monopoliser les deux ressources essentielles, l'habitat et la nourriture. Cet habitat complexe est utilisé de multiples façons (support, abri, refuges...), le maerl lui-même et les algues épiphytiques peuvent être consommés de façon très diverse, par les diverses espèces d'herbivores, de brouteurs, de mangeurs de détritus végétaux.

Dans cette phase préliminaire d'exploitation des résultats, nous tentons de répondre à ces deux aspects de la diversité en examinant les peuplements de maerl situés dans des conditions écologiques différentes et deux comparaisons sont ainsi présentées :

– la comparaison du peuplement d'un banc de maerl, habitat hétérogène par rapport aux peuplements de sédiment homogène les plus proches sur le plan édaphique et géographique, ceux des sables envasés et des vases sableuses en rade de Brest ;

– la comparaison des peuplements de bancs de maerl en situation normale par rapport aux mêmes peuplements sous l'influence d'un impact anthropique. En rade de Brest, l'impact se traduit par une eutrophisation générale avec augmentation de la couverture végétale. En baie de Concarneau, le banc de maerl des Glénan subit une exploitation directe, avec une destruction totale du biotope et une turbidité plus élevée pour les stations voisines.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Les sites

En rade de Brest, les bancs de maerl sont essentiellement composés de *Lithothamnion corallioides* (P. & H. Crouan) P. & H. Crouan, dont les thalles sont finement ramifiés. Aux Glénan, il s'agit surtout de *Phymatolithon calcareum* (Pallas) Adey & McKibbin à l'architecture plus grossière avec des thalles arbusculaires épais, parfois arrondis. Chaque espèce est représentée par des formes différentes et, dans cette phase préliminaire d'exploitation, nous n'avons pas tenté d'évaluer la complexité de l'habitat sous forme d'une expression numérique comme l'ont fait Gee et Warwick (1994).

En rade de Brest (Fig. 1), les sables envasés et les vases sableuses des stations SV et VS sont situés dans l'anse de Roscanvel entre 3 et 5 m de profondeur, à l'abri de toute atteinte anthropique notable (Grall & Glémarec 1997). Les bancs de maerl de référence sont ceux de Rozegat (BC) et de Loumergat (BC'), dans le bassin sud de la rade à une profondeur moyenne de 3 à 5 m. Le banc de Rozegat est utilisé comme contrôle (BC) par rapport au banc du bassin nord ou banc de Plougastel (BI) situé à la même profondeur, face à l'agglomération et à l'ensemble portuaire de Brest, responsables de perturbations (Grall et Glémarec 1997).

Dans l'ensemble des stations de la rade, les températures sur le fond oscillent au cours de l'année entre 9° et 18°. La station BC située dans l'axe du Chenal de l'Aulne peut subir une dessalure hivernale qui peut atteindre 30 PSU sur le fond, ce qui correspond toujours à des conditions euhalines. Dans le bassin nord (BI), ces conditions sont très peu différentes.

Le banc des Glénan a fait l'objet d'une intense exploitation dans les 40 dernières années. Le site d'exploitation est aujourd'hui très limité, c'est en quelque sorte un puits d'extraction, le banc ayant 10 m d'épaisseur à cet endroit (Augris & Berthou 1986). Tout autour de ce site, façonné de cratères, toute forme de vie macrofaunique a disparu. Nous avons donc choisi 2 stations (Fig. 1) à profondeur équivalente (10 m) : la première GI, la plus proche du site d'extraction où des peuplements macrofauniques existent ; la deuxième GC, plus éloignée, à proximité immédiate des massifs rocheux des Glénan, où l'exploitation n'a jamais été effective. Les conditions hydrodynamiques sont typiquement marines et infralittorales.

2. *Obtention des données*

Pour éviter toute variation liée à une possible cause temporelle, les comparaisons entre les peuplements de la rade de Brest sur sédiments envasés et fonds de maerl sont faites sur des données automnales (novembre). L'estimation des atteintes anthropiques est obtenue à partir de données printanières (mai 1996), ceci sur les 2 sites de Brest et des Glénan.

Les échantillons biologiques sont réalisés à la benne Smith-McIntyre (0,1 m^2). Six replicats sont effectués à chaque station, ce qui représente une surface échantillonnée de 0,6 m^2. Les contenus des bennes sont tamisés sur une maille de 1 mm et les reliquats sont préservés au formol à 4 %. Les identifications se font au laboratoire après coloration au rose bengale. Les espèces sont déterminées sauf pour les groupes de Nématodes et Némertes. Les animaux sont comptés, puis pesés après séchage à 60° durant 24 heures. Les biomasses (B) sont exprimées en g de poids organique sec (POS) par m^2.

L'estimation de la richesse spécifique S représente le cumul des espèces recueillies dans les six bennes réalisées par station. L'abondance A est exprimée par m^2.

Pour l'analyse granulométrique du sédiment, un prélèvement supplémentaire est réalisé : 100 g de sédiment sont séchés à 80 °C pendant 24 h au maximum, puis lavés à l'eau douce sur un tamis de 63 µm. Le refus est tamisé sur une colonne de 14 tamis (de 63 à 10 000 µm). En tenant compte des 3 fractions : pélites, sables et graviers, il est possible de placer chaque prélèvement sur le diagramme de Shepard (1954).

3. *Traitement des données biologiques*

Les analyses factorielles des correspondances (AFC Hill 1974) sont réalisées sur les abondances des espèces pour aider à l'interprétation des comparaisons entre stations et visualiser les associations spatiales d'espèces, ceci sur les données non transformées. Seules les espèces dont le pourcentage de contribution est supérieur à 1 % sont prises en compte dans l'interprétation. C'est la distance moyenne du Chi^2 qui est utilisée comme coefficient de similitude (Le Bris 1988). Les groupes trophiques sont représentés par la projection de leur barycentre. L'examen de la diversité fonctionnelle suppose en effet la reconnaissance de types écologiques basés sur le comportement trophique des espèces, ce qui inclut la source de nourriture, mais aussi le mode de nutrition. Afin de mieux cerner l'approche de cette diversité fonctionnelle, au sein d'un herbier de *Zostera marina,* Hily et Bouteille (1996) croisent 3 critères : la source alimentaire, le type comportemental et le microhabitat où l'espèce exerce l'essentiel de son activité trophique. Sans aller aussi loin dans la caractérisation très précise de ces niches trophiques, nous adoptons la classification de ces auteurs en nous aidant des données trouvées dans la littérature, tout en l'amendant et en tenant compte de la spécificité de l'habitat étudié.

Les premiers groupes trophiques, consommant de grosses particules alimentaires, sont appelés macrophages, parmi lesquels il est possible de reconnaître :

— les prédateurs ou carnivores (C), chassant des proies mobiles ou sessiles,

— les nécrophages (N), mangeurs de chair morte,

— les herbivores (H), broutant des algues dont le maerl,

— les détritivores (Dt), animaux vagiles consommant les détritus essentiellement d'origine végétale et transfèrant ces détritus au sein de l'habitat.

Les groupes suivants sont dits microphages. Ce sont des animaux essentiellement sédentaires :

— les suspensivores (S) ou sestonophages sont liés aux apports de la couche d'eau sus-jacente,

— les brouteurs (µB), se nourrissent des microphytes, bactéries et détritus colonisant les surfaces solides (maerl et coquilles),

— les déposivores de surface (Ds) utilisent ce même triple ensemble de ressources, déposées à la surface sédimentaire,

— les déposivores de subsurface ou limivores (L) consomment ces mêmes ressources mais enfouies au sein de la carcasse sédimentaire.

L'indice de diversité (H') de Shannon (Shannon et Weaver, 1949) est calculé. Le modèle DIMO (Quinghong, 1995) visualise, en une seule expression graphique, la richesse spécifique $\log_2$ (S), l'indice de Shannon H', la régularité (de Pielou (1966) H'/log (s) et l'indice Q de Quinghong où Q = H'/sin (a). Il est défini comme la longueur du vecteur du point-station à l'origine. Ceci permet donc d'évaluer laquelle (ou lesquelles) de ces caractéristiques traduit mieux l'impact sur la structure.

RÉSULTATS

1. *Données granulométriques*

Si l'on se réfère à la classification des catégories granulométriques d'après la définition de

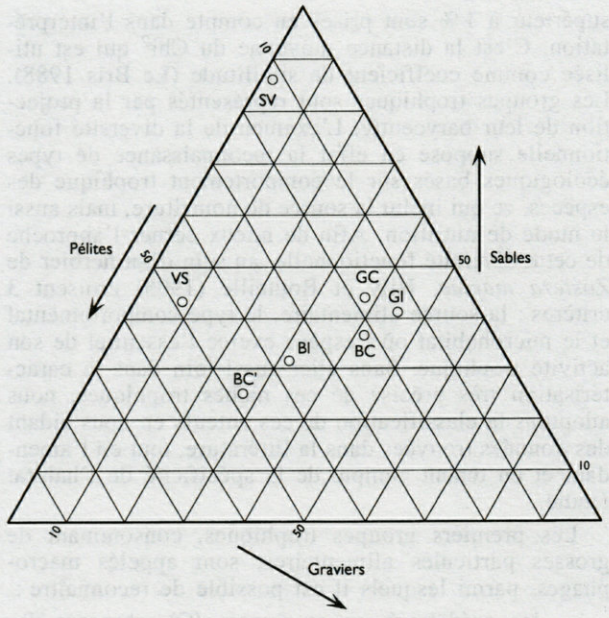


Fig. 2. – Utilisation du diagramme de Shepard pour caractériser les stations, selon les trois fractions granulométriques : graviers, sables et pélites. SV : sables fins envasés, VS : vases sableuses, BC : maerl de Rozegat, BC' : maerl de Loumergat.

Shepard diagram used to characterize the sampling stations, in function of three granulometric fractions : gravels, sands and fine particles. SV : muddy sands, VS : sandy muds, BC : maerl bank of Rozegat, BC' : maerl bank of Loumergat.

Shepard (1954), le diagramme triangulaire (Fig. 2) permet de distinguer :

— les sables envasés SV (entre 10 et 30 % de pélites) et les vases sableuses VS (entre 30 et 80 % de pélites), avec un taux de graviers toujours inférieur à 10 % (5 % le plus souvent) ;

— les fonds de maerl de la rade de Brest. Ce sont des sédiments mixtes où les 3 fractions granulométriques peuvent apparaître de façon équivalente. Le site de Loumergat (BC') montre cependant une fraction fine plus importante (46 %).

— les fonds de maerl des Glénan. Ce sont des sables graveleux où les sables et les graviers sont en proportions équivalentes et où la fraction fine est inférieure à 20 %.

Dans ces deux cas de maerl, à fraction sableuse égale (32 % pour Brest, 44 % pour les Glénan), la différence entre la station de contrôle et la station impactée apparaît dans l'accroissement de la fraction fine par rapport à la fraction grossière : de 24 à 36 % en rade de Brest, de 13 à 18 % aux Glénan.

Ainsi est précisée grossièrement la part des facteurs édaphiques dans la variation attendue des peuplements benthiques installés sur les fonds homogènes (sables fins envasés et vases sableuses) et les fonds hétérogènes (maerl) d'une part, entre les stations de maerl en situation de contrôle (C) et situation impactée (I) d'autre part.

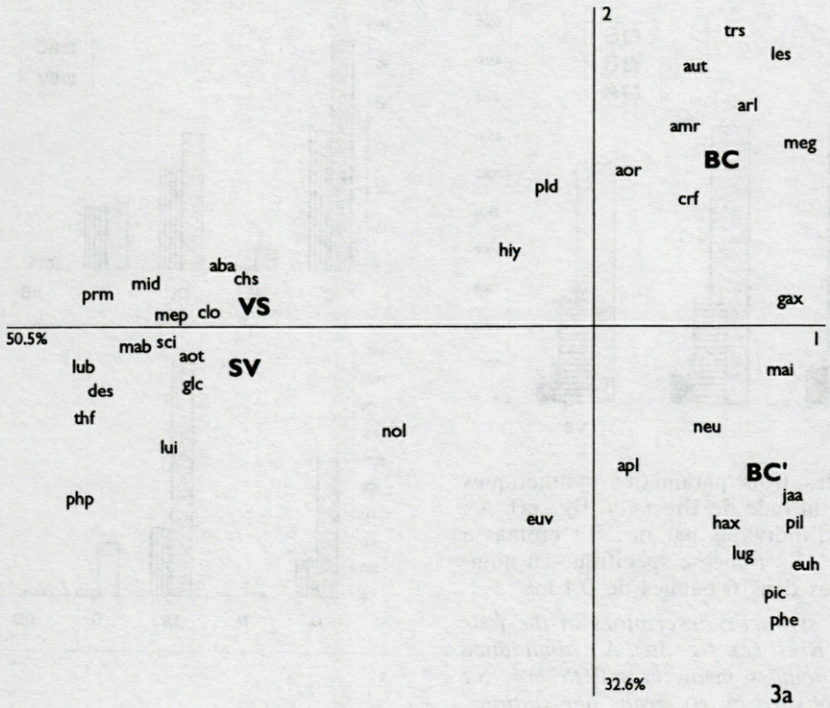
2. *Comparaison des peuplements des fonds homogènes et hétérogènes en rade de Brest*

L'AFC réalisée sur les 2 stations SV et VS et sur les 2 stations de maerl BC et BC' (Fig. 3a) révèle que les 2 premiers axes représentent respectivement 50,5 et 32,6 % de la variance totale. Les 2 stations de sédiment homogène, dont la contribution à l'axe 1 est de 70 %, sont situées dans la partie négative de cet axe. Elles sont caractérisées par des espèces vasicoles ou sabulicoles-vasicoles au sens de Glémarec (1969), comme les Polychètes *Chaetozone setosa, Clymene oerstedii, Marphysa belli, Melinna palmata, Notomastus latericeus, Prionospio malmgreni, Scalibregma inflatum* ; les Bivalves *Abra alba, Lucinoma borealis, Thyasira flexuosa* ; les Amphipodes *Aora typica, Dexamine spinosa, Microdeutopus damnionensis*... La partie positive du même axe isole les 2 stations de maerl (contribution de 28 % à cet axe) avec une faune qui peut être dite caractéristique de tels fonds hétérogènes : les Polychètes *Eunice harassii, Nematonereis unicornis, Pista cristata* ; le Bivalve *Parvicardium exiguum* ; les Crustacés *Melita gladiosa, Maera grossimana, Pisidia longicornis*. L'axe 1 sépare donc très nettement les peuplements des sédiments homogènes avec dominance de Polychètes sédentaires et de Bivalves Lucinidés déposivores de surface, de ceux des sédiments hétérogènes avec des Polychètes errantes carnivores, des Bivalves suspensivores et des Amphipodes détritivores. L'axe 2 permet de séparer les 2 stations de maerl. La station de Rozegat (BC) est caractérisée par tout un ensemble d'espèces d'Amphipodes détritivores tandis que la station de Loumergat (BC') voit la dominance de Polychètes Eunicidés carnivores et de suspensivores.

Aux mêmes stations, une AFC identique est réalisée sur les groupes trophiques représentés par leur barycentre (Fig. 3b), elle apporte les enseignements suivants :

L'axe 1 (61,6 % de la variance) isole dans sa partie positive, c'est-à-dire ici dans les stations de sédiments homogènes, les déposivores de subsurface ou limivores (L) et ceux de surface (Ds). Dans la partie négative au contraire, apparaissent les détritivores (Dt), les carnivores (C) et les suspensivores (S), caractéristiques des stations de maerl. Les microbrouteurs (μB) herbivores (H) et nécrophages (N) sont également situés dans cette partie négative de l'axe, mais leur contribution à l'axe n'est pas statistiquement significative.

Cette différence entre sédiments homogènes et hétérogènes est donc mise en évidence par les



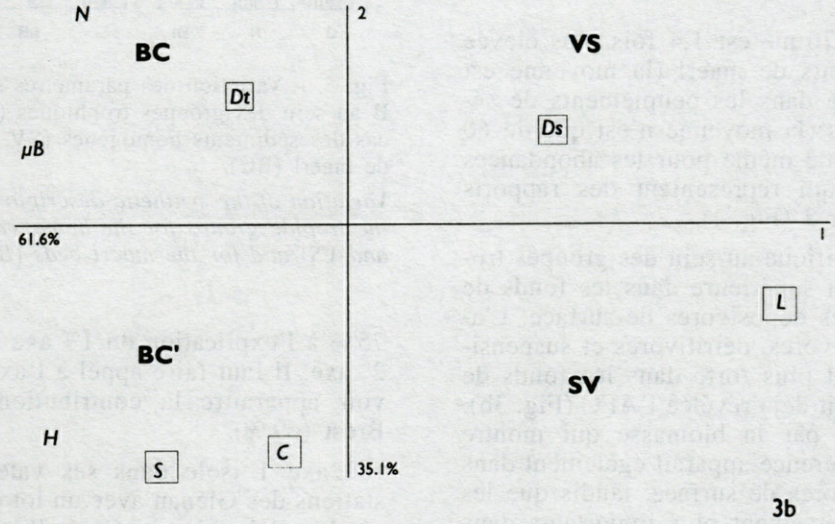


Fig. 3. – a, Plan 1 et 2 de l'analyse de correspondance (AFC) réalisée sur l'ensemble des espèces échantillonnées dans les 4 stations de la rade de Brest. SV : sables fins envasés, VS : vases sableuses, BC : maerl de Rozegat, BC' : maerl de Loumergat. Seules sont indiquées les abréviations des espèces (*cf.* Annexe) qui représentent plus de 1 % de la variance. b, Plan 1 et 2 de l'AFC réalisée sur les groupes trophiques dans les 4 stations de la rade de Brest (*cf.* fig. 3a). C : carnivores, Ds : déposivores de surface, Dt : détritivores, L : limivores, N : nécrophages, S : suspensivores, µB : microbrouteurs.

a, Axes 1 and 2 of the factorial correspondence analysis (AFC) performed on all the species sampled in the four stations of the bay of Brest. SV : muddy sands, VS : Sandy muds,BC : marl bank of Rozegat, BC' : maerl bank of Loumergat. Only representative species are represented. b, Axes 1 and 2 of the factorial correspondence analysis (AFC) performed on the trophic groups of the four stations of the bay of Brest (cf. fig. 3a). C : carnivorous, Ds : surface deposit feeders, Dt : detritic feeders, L : subsurface deposit feeders, N : scavengers, S : suspension feeders, µB : micrograzers.

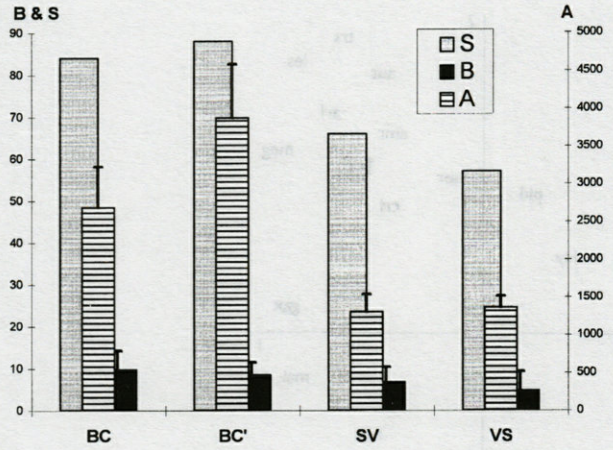


Fig. 4. – Variation des trois paramètres synthétiques dans les 4 stations de la rade de Brest (*cf.* fig. 3a). A : moyenne du nombre d'individus par m^2, B : biomasse exprimée en g.POS m^2, S : richesse spécifique en nombre d'espèces recensées dans 6 bennes de 0,1 m^2.

Variation of the three synthetic descriptors in the four stations of the bay of Brest (cf. fig. 3a). A : abundance (mean per m^2), B : biomass mean in g.POS m^{-2}, S : specific richness established by six grabs per station.

axes 1 des 2 AFC. Cette validation statistique peut être confortée par l'examen des paramètres synthétiques, S, A, B, réalisé d'abord sur l'ensemble des peuplements, puis sur les différents groupes trophiques.

La richesse spécifique est 1,4 fois plus élevée dans les peuplements de maerl (la moyenne est de 86 espèces) que dans les peuplements de sédiments homogènes (la moyenne n'est que de 60 espèces), il en est de même pour les abondances et les biomasses qui représentent des rapports respectifs de 2,4 et 2 (Fig. 4).

La richesse spécifique au sein des groupes trophiques (Fig. 5) est supérieure dans les fonds de maerl, sauf pour les déposivores de surface. L'abondance des carnivores, détritivores et suspensivores est nettement plus forte dans les fonds de maerl comme l'avait déjà révélée l'AFC (Fig. 3b). Ceci est confirmé par la biomasse qui montre aussi que cette différence apparaît également dans le cas des déposivores de surface, tandis que les limivores sont inversement plus importants dans les sédiments homogènes. Quant aux microbrouteurs, ils sont naturellement absents de ce type de fond.

3. *Comparaison des peuplements des fonds de maerl dans les stations de contrôle et d'impact*

Les 3 premiers axes de l'AFC (Fig. 6a) représentent respectivement 24,8, 16,3 et 10,3 % de la variance. Les 2 stations des Glénan contribuent à

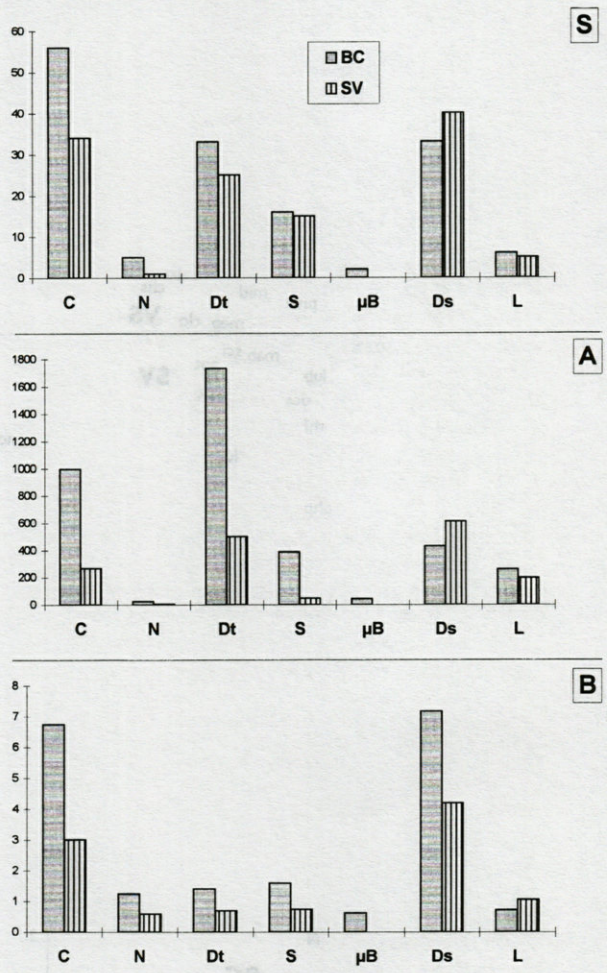


Fig. 5. – Variation des paramètres synthétiques S, A et B au sein des groupes trophiques (*cf.* Fig. 3b) dans le cas des sédiments homogènes (SV et VS) et des fonds de maerl (BC).

Variation of the synthetic descriptors S, A and B within the trophic groups for the homogeneous sediments (SV and VS) and for the maerl beds (BC and BC').

75 % à l'explication du 1er axe et à 73 % celle du 2e axe. Il faut faire appel à l'axe 3 (Fig. 6b) pour voir apparaître la contribution des stations de Brest (69 %).

L'axe 1 isole dans ses valeurs négatives les stations des Glénan avec un lot d'espèces composé des Polychètes : *Capitella capitata, Glycera capitata, Harmothoe sp., Lumbrineris impatiens, Owenia fusiformis, Prionospio malmgreni, Spio filicornis* ; les Crustacés *Urothoe elegans, Ampelisca typica* ; le Bivalve Venus fasciata ; le Gastropode *Bittium reticulatum* ; le Phoronidien *Phoronis psammophila*, l'Oursin *Echinocyamus pusillus*.

Dans les valeurs positives de cet axe, les stations de Brest sont caractérisées par un petit nombre d'espèces parmi lesquelles les Polychètes *Audouinia tentaculata* et *Nematonereis unicornis ;*

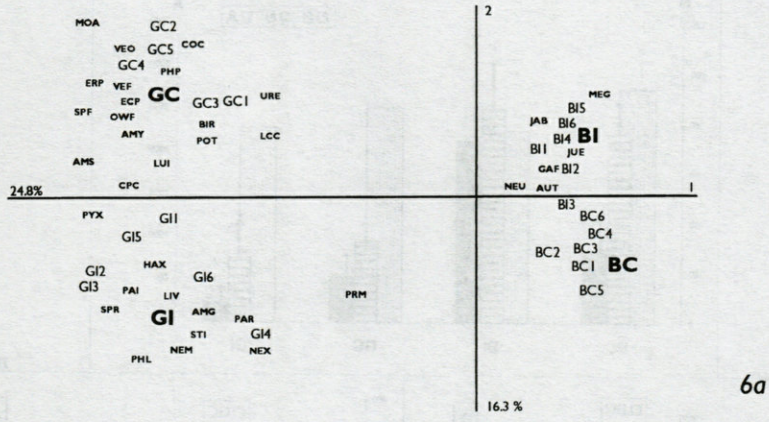


Fig. 6. – a, Plan 1 et 2 de l'AFC réalisée sur l'ensemble des espèces échantillonnées dans les 4 stations de maerl. BC : Brest contrôle, BI : Brest impactée, GC : Glénan contrôle, GI : Glénan impactée. b, Plan 1 et 3 de l'AFC (*cf.* fig. 6a) permettant de séparer les 2 stations de maerl de la rade de Brest. c, Plan 1 et 2 de l'AFC réalisée sur les groupes trophiques dans les stations de maerl. C : carnivores, Ds : déposivores de surface, Dt : détritivores, L : limivores, N : nécrophages, S : suspensivores, µB : microbrouteurs. Les groupes dont la contribution est significative sont encadrés.

a, Axes 1 and 2 of the factorial correspondence analysis (AFC) performed on all the species sampled in the four stations of maerl. BC : Brest control, BI : Brest impacted, GC : Glenan control, GI : Glenan impacted. b, Axes 1 and 3 of the AFC (cf fig. 6a) allowing separation of the bay of Brest maerl grounds. c, Axes 1 and 2 of the factorial correspondence analysis (AFC) performed on the trophic groups of the four stations of maerl (cf. fig. 6a). C : carnivorous, Ds : surface deposit feeders, Dt : detritic feeders, L : subsurface deposit feeders, N : scavengers, S : suspension feeders, µB : micrograzers. Representative trophic groups are framed.

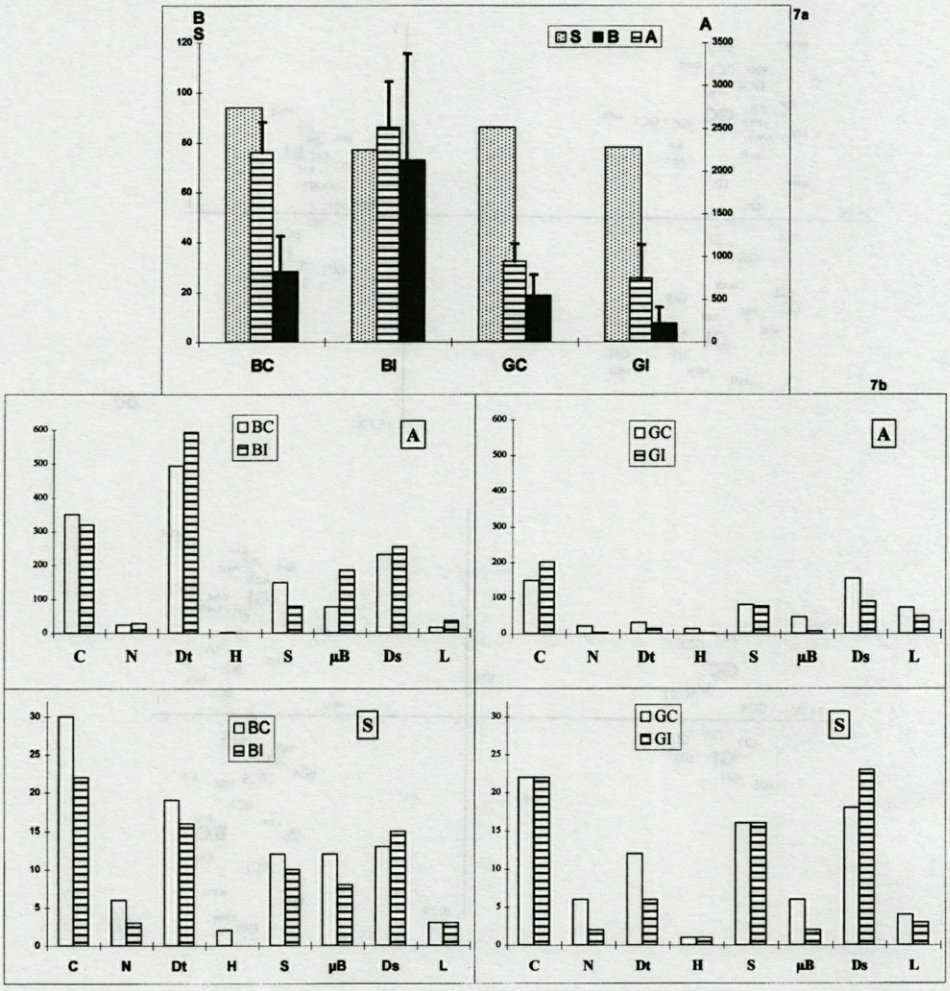


Fig. 7. – a, variation des paramètres synthétiques dans les 4 stations de maerl. A : abondance en nombre d'individus par 0,6 m^2, B : biomasse exprimée en g.POS m^2, S : richesse spécifique en nombre d'espèces recensées dans 6 bennes de 0,1 m^2. b, Variation des paramètres synthétiques S et A au sein des groupes trophiques (*cf.* fig. 3b) dans les 2 stations de maerl de la rade de Brest BC et BI. c, Variation des paramètres synthétiques S et A au sein des groupes trophiques (*cf.* fig. 3b) dans le cas des stations de maerl des Glénan GC et GI.

a, Variation of the three synthetic descriptors in the three stations of maerl (cf. fig. 3a). A : abundance (number of individuals per 0,6 m^2), B : biomass in g.POS m^{-2}, S : specific richness established by six grabs per station. b, Variation of the three synthetic descriptors S, A and B within the trophic groups for the bay of Brest maerl stations (BC and BI). c, Variation of the synthetic descriptors S, A and B within the trophic groups for the Glenan archipelago maerl stations (GC and GI).

les Crustacés *Gammarella fucicola, M. gladiosa, Janiropsis brevicornis* et le Gastéropode *Jujubinus exasperatus*. Cet axe 1 montre donc les différences entre les deux sites de maerl. Avec les 2 axes suivants, il est possible de séparer au sein de chaque site les stations de contrôle et celles impactées. Aux Glénan (Fig. 6a) la station de contrôle (valeurs positives de l'axe 2) est caractérisée par les Bivalves : *Modiolus adriaticus, Venus ovata, V. fasciata;* les Crustacés *Conilera cylindracea, U. elegans, Eurydice pulchra*; les Mollusques *Bittium reticulatum, Lepidochiton cancellatus*; les Polychètes *S. filicornis, Glycera capitata,* l'Oursin *Echinocyamus pusillus.*

Dans les valeurs négatives de l'axe 2, la station impactée (contribution de 50 %) s'identifie grâce aux espèces suivantes : les Polychètes *Ampharete grubei, Paradoneis armata, Prionospio malmgreni, Sthenelais minor*; les Crustacés *Photis longicauda, Sphaeroma rugicaudata, Liocarcinus pusillus;* le Mollusque *Parvicardium minimum.*

L'axe 3 permet donc d'isoler la station de référence de Brest (BC), avec une contribution de 36 %, dans les valeurs négatives de l'axe (Fig. 6b) par rapport à la station impactée (BI) dans les valeurs positives (contribution de 33 %). Celle-ci est identifiée par les Polychètes, *Audouinia tentaculata, Aonides oxycephala, Capitella capitata,*

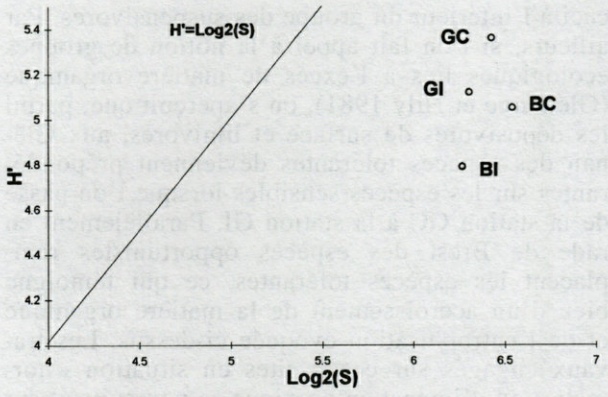


Fig. 8. – Représentation simultanée, pour les 4 stations de maerl, de la richesse spécifique $\log_2$ (S), de l'indice de Shannon H' et de la régularité a. L'indice Q est défini comme la longueur du vecteur du point-station à l'origine. Cet indice est inférieur dans le cas des stations impactées.

Simultaneous representation of the specific richness $\log_2$ (S), of the Shannon index H' and of the evenness a. Q index is defined as the vector length from the origin to the point of the station. Note that this index is lower on the impacted grounds.

Notomastus latericeus, Polymnia nebulosa; par les Amphipodes, *Cheirocratus intermedius, Gammarella fucicola, Leucothoe incisa, Melita gladiosa*; les Gastéropodes *Gibbula cineraria, Jujubinus exasperatus.*

La station de référence (BC) isole très nettement les Polychètes, *Eunice vittata, Eunice harassii, Pista cristata*; les Crustacés *Pisidia longicornis, Athanas nitescens, Pseudoprotella phasma, Janiropsis breviremis;* le Mollusque *Crepidula fornicata*, le Sipunculien *Phascolosoma elongatum.*

L'AFC sur les groupes trophiques (Fig. 6c), révèle que l'axe 1 représente 47,4 % de la variance. Il oppose le site de Brest caractérisé par les détritivores au site des Glénan caractérisé par les limivores et suspensivores. L'axe 2 (20,1 % de la variance) est défini par les microbrouteurs et les herbivores dans les valeurs négatives de l'axe (station GC), opposés aux carnivores dans les valeurs positives de cet axe (station GI).

L'examen des paramètres synthétiques (Fig. 7a) révèle que la richesse spécifique n'est pas différente entre les quatre stations de maerl avec une valeur moyenne de 83 espèces, récoltées dans 6 bennes de 0,1 m^2. Sur chaque site les stations impactées montrent une baisse de cette richesse spécifique de l'ordre de 10 % aux Glénan, contre 20 % en rade de Brest. Sur ce site, l'impact se traduit par une augmentation des 2 autres paramètres : l'abondance (11 %) et la biomasse (60 %). Aux Glénan, l'impact se traduit de façon inverse par une baisse de 20 % pour l'abondance et de 50 % pour la biomasse. Il est à noter que sur ce site, les abondances sont réduites des 2/3 par rapport à celles de la rade de Brest.

Les différences existant entre stations de contrôle et impactées sont aussi mises en évidence par l'analyse des groupes trophiques réalisée au travers des 2 descripteurs S et $A^{(1)}$. Sur le site impacté de Brest (Fig. 7b), la richesse spécifique est moindre dans l'ensemble des groupes trophiques, à l'exception de celui des déposivores de surface. La tendance est inversée pour l'abondance avec l'accroissement des 2 groupes détritivores et microbrouteurs, comme l'avait déjà montré l'AFC (Fig. 6c).

Sur le site des Glénan, les différences avec la station de contrôle semblent moindres. Comme en rade de Brest, la baisse de la richesse spécifique affecte tous les groupes, sauf les déposivores de surface. Les carnivores ne varient pas en richesse spécifique, cependant leur abondance croît. La tendance est inverse pour les herbivores et les microbrouteurs (Fig. 6c).

Le modèle DIMO (Fig. 8) illustre aussi de façon très claire, lorsque l'on passe des stations de contrôle aux stations impactées, la baisse conjointe de la diversité spécifique $\log^2(S)$, de l'indice Q, de la diversité H' et de la régularité (angle α). Les peuplements des Glénan restent cependant les mieux structurés avec une régularité supérieure à ceux de la rade de Brest et plus proche de la régularité maximale, c'est-à-dire $H' = \log^2(S)$.

DISCUSSION

Les fonds de maerl sont caractérisés par une forte diversité spécifique comme en témoigne la liste des 200 espèces recensées sur les 2 sites. Les groupes taxonomiques les mieux représentés sont les Polychètes (76 espèces) et les Crustacés (67 espèces) parmi lesquels 41 sont des Amphipodes. Les Bivalves (26 espèces) et les Gastéropodes (23 espèces) participent également à cette diversité spécifique.

Cette diversité est d'abord fonctionnelle puisque 8 groupes trophiques peuvent coexister et il nous appartient de discuter ici les enseignements des 2 types de comparaisons effectuées. La première – celle entre fonds homogènes et fonds hétérogènes – montre que 2 groupes trophiques sont absents des fonds homogènes, les microbrouteurs et les herbivores. Dans les fonds de maerl, les groupes trophiques représentés par plus de 5 espèces sont au nombre de 6, contre 4 dans les fonds homogènes.

La diversité spécifique totale est également plus élevée dans les fonds de maerl, mais c'est là aussi que les prédateurs sont les plus abondants,

ainsi que les nécrophages, les détritivores, les suspensivores et les microbrouteurs. Il y a donc une relation entre diversité spécifique et diversité fonctionnelle qui apparaît aussi grâce au deuxième type de comparaison. A la station de contrôle aux Glénan, 6 groupes trophiques présentent plus de 5 espèces contre 4 à la station impactée et les carnivores y sont plus abondants à cette station. En rade de Brest, la diversité fonctionnelle est peu différente entre les 2 stations, au vu du nombre d'espèces, par contre l'abondance des détritivores et des microbrouteurs témoignent bien d'un accroissement des sources de nourriture végétale (production épiphytique et de diatomées). Ce sont là les premiers signes de l'eutrophisation. En effet, la méthode des indices biotiques utilisée en rade de Brest (Grall et Glémarec 1997) montre un état de déséquilibre du bassin nord de la rade lié au complexe portuaire et urbain de l'agglomération brestoise et aux apports du bassin versant de l'Elorn. Dans la station de contrôle, l'augmentation de la richesse spécifique au sein des carnivores est suivie de celle des autres groupes (nécrophages, détritivores, suspensivores et microbrouteurs). Cette caractéristique des fonds de maerl, qui abritent et protègent les prédateurs d'un super-prédateur épibenthique potentiel (Poissons par exemple), illustre donc le principe de Gause (1934). Les carnivores contrôlent les autres groupes en les maintenant en dessous de leur seuil d'exclusion compétitive. De nombreuses espèces, notamment de détritivores et de microbrouteurs, peuvent ainsi coexister sans proliférer, utilisant les ressources de façon complémentaire. La complexité de l'habitat contribue donc à la diversité fonctionnelle du système, mais celle-ci est très liée à la diversité spécifique. Un cas comparable de complexité architecturale a été décrit dans un herbier de Zostères où la réduction expérimentale de la pression d'un Poisson épibenthique montre le véritable effet structurant de cette complexité (Mattila 1995). Cet effet structurant serait d'éviter l'exclusion compétitive. Selon Mc Coy et Bell (1991), la structure de l'habitat est un facteur écologique dont l'importance a été minimisée jusqu'ici par rapport à d'autres facteurs d'ordre biotique comme la compétition et la prédation. Les résultats présentés ici montrent que tous ces facteurs sont très liés entre eux.

Au-delà des critères de diversité, les AFC révèlent aussi que des changements plus subtils sont intervenus au sein des peuplements ; ils sont à mettre en relation avec les changements des facteurs environnementaux (matière organique, taux de pélites, turbidité...). Sans développer ici cet aspect, il est intéressant de noter des changements d'espèces au sein des groupes trophiques. Aux Glénan, par exemple, *Venus fasciata* et *Modiolus adriaticus* de la station de contrôle sont remplacés par *Corbula gibba* et *Parvicardium minimum*, espèces connues dans les milieux à forte turbidité, ceci à l'intérieur du groupe des suspensivores. Par ailleurs, si l'on fait appel à la notion de groupes écologiques liés à l'excés de matière organique (Glémarec et Hily 1981), on s'aperçoit que, parmi les déposivores de surface et limivores, aux Glénan des espèces tolérantes deviennent prépondérantes sur les espèces sensibles lorsque l'on passe de la station GC à la station GI. Parallèlement en rade de Brest des espèces opportunistes remplacent les espèces tolérantes, ce qui témoigne bien d'un accroissement de la matière organique et de l'eutrophisation évoquée ci-dessus. Les travaux engagés sur ces 2 sites en situation « normale » ou d'impact anthropique se poursuivant sur deux années, avec une fréquence trimestrielle, il est clair que seule une étude incluant les variations saisonnières de la production végétale (épiphytes et diatomées) permettra de mieux cerner le rôle de la complexité de l'habitat dans le maintien d'interactions biotiques nombreuses, qui devraient expliquer la diversité spéficique et fonctionnelle de ces fonds de maerl.

REMERCIEMENTS – Ce travail s'intègre dans le programme MAST III BIOMAERL sous le contrat MAS3-CT95-0020, coordonné par P.G. MOORE. Les auteurs remercient très sincèrement les équipages du N.O. Côte d'Aquitaine et le CNRS-INSU. Cet article a bénéficié des critiques constructives de deux référés anonymes, qu'ils trouvent ici l'expression de notre gratitude.

BIBLIOGRAPHIE

ALLER R.C. 1982. The effects of macrobenthos on chemical properties of marine sediment and overlaying water. *In* Animal Sediment-Relations edited by P.M. McCall et J.J.S. Tverz, Plenum, New York : 53-101.

AUGRIS C., BERTHOU P. 1986. Etude d'un site d'exploitation de maerl au nord des îles de Glénan. Rapp. Int. IFREMER, 29 p. et annexes.

DAYTON P.K., HESSLER R.R. 1972. Role of biological disturbance in maintaining diversity in the deep sea. *Deep-Sea Res.* **19** : 199-208.

GAUSE G.F. 1934. The struggle of existence. Williams and Wilkins, Baltimore. Reprinted 1964. Hafnor, New York.

GEE J.M., WARWICK R.M. 1994. Metazoan community structure in relation to fractal dimensions of marine macroalgae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **103** : 141-150.

GLÉMAREC M. 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. Thèse Doct. Etat, Paris, 167 p.

GLÉMAREC M., HILY C. 1981. Perturbations apportées à la macrofaune benthique de la baie de Concarneau par les effluents urbains et portuaires. *Acta Oecologica, Oecol. Applic.* **2** (2) : 139-150.

GRALL J., GLÉMAREC M. 1997. Using biotic indices to estimate macrobenthic community pertubations in the bay of Brest. *In* 25th Annual symposium of the Estuarine and Coastal Sciences Association. Dublin Sept. 1996. *Estuar. Coastal Shelf Sci.* **44** (supplément A), sous presse.

HILL M.O. 1974. Correspondence analysis : a neglected multivariate method. *Appl. Statist.* **23** : 340-354.

HUSTON M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* **113** : 81-101.

HILY C., BOUTEILLE M. 1996. Role de l'espèce *Zostera marina* dans la structure et la diversité des peuplements sédimentaires intertidaux. Communication orale au colloque Biodiversité en milieu dispersif, 18-20 nov. 1996, MNHM Paris.

LE BRIS H. 1988. Fonctionnement des écosystèmes benthiques au contact des estuaires : la rade de Lorient et la baie de Vilaine. Thèse Doct. Univ. Bretagne Occidentale, Spécialité : Océanologie Biologique, Brest, 273 p.

MATTILA J. 1995. Does habitat complexity give refuge against fish predation ? Some evidence from two field experiments. *In* Proceedings of the 28th European Marine Biology Symposium, Olsen & Olsen, Frederborg : 261-268.

MC COY E.D., BELL S.S. 1991. Habitat structure : the evolution and diversification of a complex topic. *In* Habitat Structure, eds Bell S.S., Mc Coy E.D & Mushinsky M.R., Chapman & Hall : 1-20.

PAINE R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* **100** : 65-75.

PIELOU E.C. 1966. Shannon's formula as a measure of specific diversity : its use and measure. *Am. Nat.* **100** : 463-465.

QUINGHONG L. 1995. A model for species diversity monitoring at community level and its application. Environmental Monitoring and Assessment 34 : 271-287, Klüver Academic Publishers, Netherlands.

SEBENS K.P. 1991. Habitat structure and community dynamics in marine benthic systems. *In* Habitat Structure. Edited by Bell S.S., Mc Coy E.D. & Mushinsky M.R., Chapman & Hall : 211-234.

SHANNON C., WEAVER W. 1949. The mathematical theory of communication. Urbana Illinois Press, 177 p.

SHEPARD F.P. 1954. Nomenclature based on sand-silt-clay ratios. *J. Sediment. Petrol.* **24** : 151-158.

Reçu le 11 mars 1997 ; received March 11, 1997
Accepté le 12 juin 1997 ; accepted June 12, 1997

VIE MILIEU, 1997, 47 (4) : 351-354

CLUES TO DEEP-SEA BIODIVERSITY IN A NEARSHORE CAVE

J.-G. HARMELIN, J. VACELET

Centre d'Océanologie de Marseille, CNRS-Université de la Méditerranée, UMR 6540, Station Marine d'Endoume, 13007 Marseille, France

MEDITERRANEAN
BATHYAL
SUBLITTORAL CAVES
VERTICAL DISPERSAL
PORIFERA
BRYOZOA

ABSTRACT. – Populations of unexpected bathyo-abyssal invertebrates (mainly sponges) established in a large sublittoral Mediterranean cave attest that biodiversity of the deep-sea rocky bottoms is outstandingly underestimated. Stability of temperatures around bathyal values in the water body trapped below a within-cave thermocline is the key factor allowing propagules upwelled from a nearby canyon to colonize this habitat. Easy access to these deep-sea animals allows to investigate more thoroughly their reproductive and dispersal strategies, and to evaluate the between-clade differences in cross-shelf transfer aptitudes.

MÉDITERRANÉE
BATHYAL
GROTTES SOUS-MARINES
DISPERSION VERTICALE
PORIFERA
BRYOZOA

RÉSUMÉ. – Des populations d'invertébrés bathyo-abyssaux inconnus (principalement Eponges) établies dans une grotte sous-marine méditerranéenne attestent que la biodiversité des fonds rocheux profonds est notablement sous-estimée. La stabilité des températures à des valeurs proches de celles du bathyal dans la plus grande partie de la grotte sous une thermocline est le facteur clé qui a permis à des propagules importées depuis un canyon voisin par des upwellings de coloniser cet habitat. L'accès facile à ces animaux des grandes profondeurs permet d'étudier plus en détail leurs stratégies de reproduction et de dispersion, et d'évaluer les différences d'aptitude des divers groupes à franchir le plateau continental.

The deep-sea benthos is no more considered as a low-diversity environment, as it was some decades ago. However, the actual species richness of this huge habitat is still in discussion (Grassle 1989, Gray 1994). The origin of the diversity, the maintenance of the diversity through equilibrium or disequilibrium explanations, the colonization processes, and the relationships between diversity and food resources are still poorly known in the deep sea (Gage & Tyler 1991).

Knowledge of diversity and functioning of the deep Mediterranean communities is notoriously incomplete, especially on rocky substrates due to sampling difficulties and habitat fragmentation that enhances the diversity of local situations. The reputation of poorness of the Mediterranean bathyal fauna is essentially based on soft bottom communities and has never been proved for rocky bottoms.

We address some of these problems in submarine aphotic caves, considered as mesocosms of deep-sea conditions. Although direct comparisons of species richness and assemblage composition and structure between bathyal rocky substrates and littoral aphotic habitats are difficult, cave studies may give some general insights into the patterns of the Mediterranean slope biodiversity.

The studies are conducted mainly in a large cave (3PP Cave, French Mediterranean coast, La Ciotat : 43°09.47' N, 05°35.01' E), whose topography induces stable temperature conditions similar to those occurring below the summer thermocline in the Mediterranean (Fig. 1). This littoral cave shelters several invertebrates that are unexpected representatives of the stenothermic deep-sea fauna, whose source populations are hypothesized to be located in a nearby canyon (Boury-Esnault *et al.* 1993, Vacelet *et al.* 1994, Vacelet 1996, Harmelin 1997). Temperature records performed year-round attest that water uplifted from intermediate depths during upwelling events episodically flows down into the cave, and suggest that these water bodies may advect propagules produced in the deep-sea (Vacelet 1996, Harmelin 1997) (Fig. 2).

Species census in 3PP Cave revealed a combination of eurythermic cavernicolous species (many of them being eurybathic) and bathyal or bathyo-abyssal invertebrates previously unrecorded from other caves. Moreover, these cave-dwelling deep-sea representatives belong to taxa which were unrecorded from the deep Mediterranean : the cladorhizid sponge *Asbestopluma hypogea* (Vacelet & Boury-Esnault 1995, 1996), the hexac-

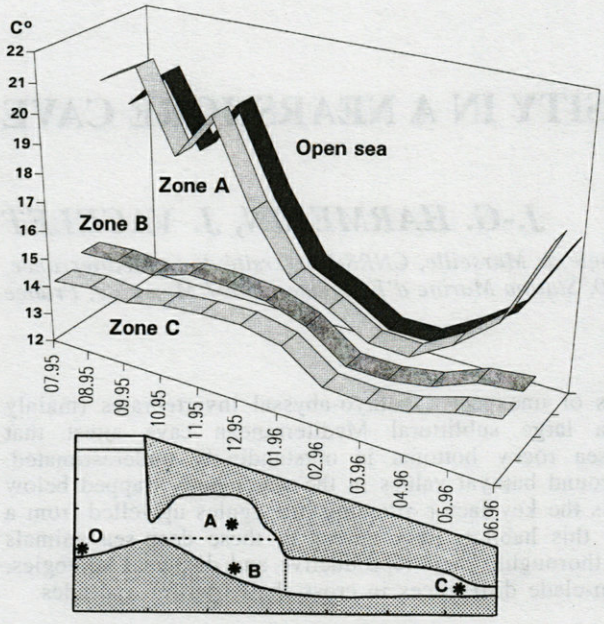


Fig. 1. – Year-round fluctuations of monthly means of water temperature (from ca. 300 measurements per month) in the open sea (O : – 18 m) and into 3PP Cave, above (A : – 13 m) and below (B : – 20 m, C : – 24 m) the within-cave thermocline.

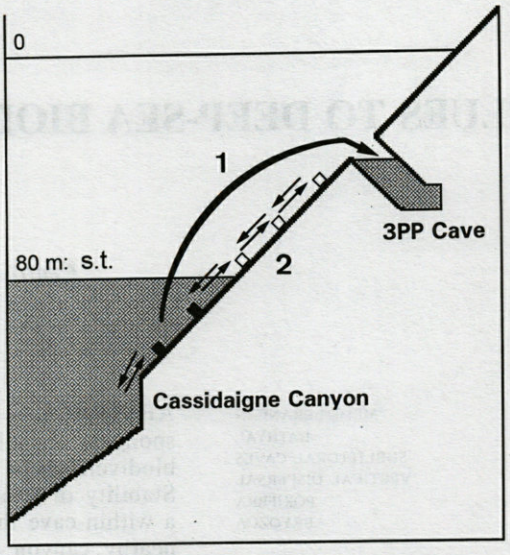


Fig. 2. – Patterns of faunal exchanges between deep-water habitats and 3PP Cave. **1**, direct transfer of advected propagules from habitats located below the summer thermocline (**s.t.**) towards the cave thanks to strong upwelling events : the only dispersal route possible for deep-water homothermic species. **2**, stepping-stone dispersal through scattered habitats and several generations : concerns only eurythermic species.

tinellid sponge *Oopsacas minuta* (Boury-Esnault & Vacelet 1994, Vacelet *et al.* 1994), two new genera and species of sponges without skeleton (Vacelet and Perez in press), new genera of Tardigrada and Polychaeta from the meiofauna (Villora-Moreno 1995, 1996), new species of Chaetognatha (Casanova 1992). Most obviously, these taxa did not differentiate in the cave, that was submerged relatively recently (7-8 000 years) during the last Holocene rise, and the most plausible hypothesis is that they colonized the cave through propagules from deep-sea populations of nearby Cassidaigne canyon (7 km off).

The unexpected occurrence of these bathyo-abyssal invertebrates indicates that diversity in Mediterranean deep rocky habitats is markedly richer than previously estimated from dredging or sampling by submersibles. However, these indications are unequally shared among clades and are given mainly by sponges. Among bryozoans, another group commonly distributed in both cryptic nearshore and slope hard-substrate habitats, only one species normally restricted to the slope, *Puellina setiformis*, colonized the cave (Harmelin 1997).

Easy access to the cave-dwelling specimens of these bathyal species allows to investigate more thoroughly their reproductive and dispersal strategies. The discovery that *Oopsacas minuta* reproduces very actively year round in the cave (Boury-Esnault & Vacelet 1994) gives new insight into the reproductive potential of hexactinellids, a typical deep-sea group in which sexual reproduction is very rarely observed. This stronger reproductive activity is presumed to be induced by the amount of food supply into the cave, higher than usually in the deep Mediterranean, and suggests that sexual reproduction in deep-sea sponges is strongly dependent on intermittent food pulses. The cladorhizid sponge *Asbestopluma hypogea* constitutes another model of the distribution patterns occurring in the deep-sea hard bottom communities. The local distribution of this tiny species in numerous small patches (Vacelet & Boury-Esnault 1996) suggests that it can disperse according to both short- and long-distance mechanisms : the first providing the aggregative settlement on the cave walls, the second being responsible of the founding event from the deep sea. This species spawns specialized spermatic cysts instead of the free spermatozoa usual in sponges, probably an unusual adaptation for long-distance cross fertilization.

Investigation in progress, both on the genetic structure of populations and on bioclast remains in the cave sediment will seek informations on the history of the cave biodiversity, e.g. on the number of founding events from the deep-sea. First results of a colonization experiment indicate that propagule transportation towards the homothermic cave habitat by the water bodies downwelling into the cave is not a common phenomenon : panels deployed during 14 months in diverse

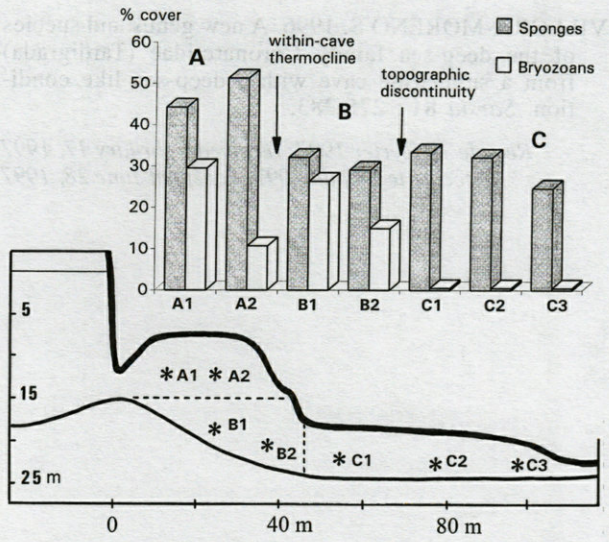


Fig. 3. – Modifications of percent cover of sponges and bryozoans on the walls of 3PP Cave at increasing distances from entrance and according to two thermic regimes (A, eurythermy, B-C, homothermy). The topographic discontinuity corresponds to a 30° change in the cave orientation.

cave locations revealed that the settlement rate was strikingly low in the homothermic part even at short distance from entrance (25 m). In contrast, panels located just above in the eurythermal layer were richly fouled. This lack of settlement success below the thermal front, even for the most common sciaphilous species, suggests the existence of strong physical barriers. The chance of repeated founding events from the deep sea is thus likely to be very weak. The past and present patterns of the topography-induced small-scale circulation within the cave are likely to be of major importance in the success of transfer of allochtonous propagules within the wall's boundary layer.

The problem of the relationships between diversity and trophic resources in the bathyal zone are also addressed in the cave as mesocosm. Preliminary results indicate that the relatively high level of particulate organic matter, as compared with most Mediterranean deep-sea habitats, may determine the dominance of sponges, both in number of species and in surface covered along the cave gradient. The occurrence among 3PP Cave sponges of examples of the various feeding adaptations to oligotrophic deep-sea adaptations allowed significant advances in this poorly investigated topic. Evidence was brought that hexactinellids and cladorhizids have developed opposite strategies, the former relying on overdevelopment of their aquiferous system (Perez 1996) and the latter on carnivory (Vacelet & Boury-Esnault 1995), a unique example in sponges. In contrast to sponges (Fig. 3), bryozoans present a strong clinal decrease in both species richness and abundance (size and number of colonies) along the cave gradient (Harmelin 1997), indicating that sponges and bryozoans are not equally successful in utilizing the trophic resources available within the boundary layer of the cave walls.

ACKNOWLEDGEMENTS – This work was supported by the "Réseau Diversité Marine".

REFERENCES

BOURY-ESNAULT N., VACELET J. 1994. Preliminary studies on the organization and development of a hexactinellid sponge from a Mediterranean cave, *Oopsacas minuta*. *In* Sponges in time and space; Biology, Chemistry, Paleontology. Edited by Soest R.W.M.van, Th.M.G.van Kempen and J.C. Braekman. Balkema, Rotterdam : 407-415.

BOURY-ESNAULT N., HARMELIN J.G., VACELET J. 1993. Les abysses méditerranéennes à 20 m de profondeur ? *La Recherche* **24** (Les grands fonds sous-marins) : 848-851.

CASANOVA J.-P. 1992. Les chaetognathes cavernicoles de la Méditerranée nord-occidentale : adaptations et spéciation, comparaison avec l'Atlantique. *Bull. Inst. océanogr. Monaco* n° spécial **9** : 83-100.

GAGE J.D., TYLER P.A. 1991. Deep-sea Biology. Cambridge University Press, Cambridge, 504 p.

GRASSLE J.F. 1989. Species diversity in deep-sea communities. *Trends Ecol. Evol.* **4** : 12-15.

GRAY J.S. 1994. Is deep-sea species diversity really so high ? Species diversity of the Norwegian continental shelf. *Mar. Biol.* **112** : 205-209.

HARMELIN J.-G. 1997. Diversity of bryozoans in a Mediterranean sublittoral cave with bathyal-like conditions : role of dispersal processes and local factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **153** : 139-152.

PEREZ T. 1996. La rétention de particules par une éponge hexactinellide, *Oopsacas minuta* (Leucopsacasidae) : le rôle du réticulum. – Particle uptake by a hexactinellid sponge, *Oopsacas minuta* (Leucopsacasidae) : the role of the reticulum. *C. R. Acad. Sci. Paris* **319** : 385-391.

VACELET J. 1996. Deep-sea sponges in a Mediterranean cave. *In* Deep-sea and extreme shallow-water habitats : affinities and adaptations. Edited by Uiblein F., J. Ott and M. Stachowitsch. Austrian Academy of Sciences, Vienna, 299-312.

VACELET J., BOURY-ESNAULT N. 1995. Carnivorous sponges. *Nature* **373** : 333-335.

VACELET J. and BOURY-ESNAULT N. 1996. A new species of carnivorous sponge (Demospongiae : Cladorhizidae) from a Mediterranean cave. *In* Recent advances in sponge biodiversity inventory and documentation. Edited by Willenz P. Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles : 109-115.

VACELET J., BOURY-ESNAULT N., HARMELIN J.G. 1994. Hexactinellid Cave, a unique deep-sea habitat in the scuba zone. *Deep-Sea Res.* **141** : 965-973.

VACELET J., PEREZ T. in press. Two new genera and species of sponges without skeleton (Porifera, Demospongiae) from a Mediterranean cave. *Zoosystema*.

VILLORA-MORENO S. 1995. A new Nerillidae (Annelida, Polychaeta) from a submarine cave with deep-sea like environment. Fifth International Polychaete conference, Dingdao (China), 2-7/7/1995.

VILLORA-MORENO S. 1996. A new genus and species of the deep-sea family Coronarctidae (Tardigrada) from a submarine cave with a deep-sea like condition. *Sarsia* **81** : 275-283.

Reçu le 17 février 1997; received February 17, 1997
Accepté le 28 juin 1997; accepted June 28, 1997

VIE MILIEU, 1997, 47 (4) : 355-365

EFFECTS OF ANTHROPOGENIC FACTORS ON GENETIC DIVERSITY IN THE MARINE BIVALVE *CRASSOSTREA GIGAS* : SEARCH FOR GENETIC MARKERS

D. MORAGA, A. TANGUY

UMR CNRS 6539, Biologie Marine, Institut Universitaire Européen de la Mer, Université de Bretagne Occidentale, 6, avenue Le Gorgeu, B.P. 809, 29285 Brest cedex, France

BIOCIDES
ENVIRONMENT
POLLUTION
ALLOZYME POLYMORPHISM
DIVERSITY
GENETIC MARKERS

ABSTRACT. – The effects of various pollutants including heavy metals, pesticides and organic contaminant on the genetic structure of the marine bivalve *Crassostrea gigas* were studied as part of an environmental biomonitoring project. This research was carried out on two natural oyster populations from the French Atlantic coast. Results indicate a differential survival of allozyme genotypes for the populations which depends on the pollutant tested. The sensitivity of allozymes to environmental stress through differential mortality reflects the adaptive nature of the surviving individuals. Moreover, it supports the hypothesis that allozymes could be used as genetic indicators in marine bivalves. Our results revealed that the six studied enzyme loci (*Aat-2, Ak, Pgdh, Cap-1, Pgi and Pgm*) involved in the physiological processes were affected by the pollutants and can therefore be considered as potential genetic indicators.

BIOCIDES
ENVIRONNEMENT
POLLUTION
POLYMORPHISME ALLOZYMIQUE
DIVERSITE
MARQUEURS GÉNÉTIQUES

RÉSUMÉ. – Dans le cadre d'un projet de surveillance des écosystèmes, l'action de divers polluants d'origine anthropique (métaux lourds, pesticides et contaminant organique) sur la structure génétique d'un Bivalve marin *Crassostrea gigas* a été testée sur deux populations d'Huîtres creuses de la façade atlantique française. Les résultats montrent une survie différentielle des génotypes allozymiques dans les populations selon le polluant testé. La sensibilité des allozymes aux stress environnementaux, traduite par des mortalités différentielles, reflète la nature adaptative des individus et conforte l'hypothèse de l'utilisation des allozymes comme marqueurs génétiques chez les Bivalves marins. Les résultats montrent que les six gènes enzymatiques étudiés (*Aat-2, Ak, Pgdh, Pgi, Cap-1* et *Pgm*), impliqués dans des processus physiologiques sont affectés par les contaminants et peuvent à ce titre être considérés comme des marqueurs génétiques potentiels.

INTRODUCTION

The industrial revolution of the 20th century has introduced a variety of compounds into the world terrestrial and aquatic ecosystems. New forms of pollution, more or less detectable, such as contamination by hydrocarbons, heavy metals and pesticides, agricultural run-off,... have appeared. Consequently, many scientific projects have been carried out in an attempt to evaluate the impact of these different pollutants on marine fauna (Battaglia & Beardmore 1978; Bryan *et al.* 1986; Sindermann *et al.* 1982; Nevo *et al.* 1988; Rice *et al.* 1989). The results of these studies have shown that pollution induces changes in fecundity, growth, and in the genetic structure of population. When a population is faced with a polluted environment, its physiological response results from an adaptation strategy in direct relation with its genetic variability (Allendorf & Leary 1986). The genetic studies carried out to date reveal that often pollutants specifically affect loci in favouring or counter-selecting alleles and genotypes (Nevo *et al.* 1981; Ben-Schlomo & Nevo 1988; De Nicola *et al.* 1992). Monitoring programs based on the genetic signature of a sentinel species usually rely on this feature. The Pacific oyster *Crassostrea gigas*, is an appropriate species for monitoring because it is a sessile filter feeder that exhibits a high level of polymorphism at a large number of loci (Moraga *et al.* 1989). Mollusc bivalves such as *Crassostrea gigas* and *Mytilus edulis* have already been used as sentinel organisms in many monitoring projects in disturbed ecosystems (Stephenson 1991; Regoli 1992).

The monitoring program of the Bay of Brest in Brittany (France) was set up after a decrease

in marine resources that suggested a degradation in water quality. Several chemical compounds of agricultural, industrial or urban origin were identified during this program (Cann 1995; Patris *et al.* 1995; Thomas & Durand 1995). The present study deals with an attempt to detect the genetic markers (alleles and genotypes) involved in the resistance of *C. gigas* to pollution (tributyltin, pesticides and heavy metals) and, thereby, to study the survival of the Pacific oysters subject to these pollutants.

MATERIALS AND METHODS

The contamination experiments were carried out on *Crassostrea gigas* from two different sites : the "Pointe du Château" located in the Bay of Brest, and the "Matelle" in the Bay of Arcachon (Fig. 1). Samples from the first site were used in contamination experiments with tributyltin, heavy metals, *i.e.* copper and cadmium, and three of the five pesticides studied, *i.e.* alachlor, metolachlor and diuron. The impact of the two remaining pesticides (atrazine and isoproturon) was determined on populations from the second site. All the collected oysters had about the same size to avoid introducing additional parameters in the analysis. Using oysters from different sites should not be a problem in genetic indicators characterisation. To confirm this point, allelic frequencies were compared in the two populations.

Experimental conditions were the same for all of the pollutants studied. Firstly, sampled oysters were washed with fresh water to remove any epibionts, then transferred to polypropylene tanks in 50-individual sets. Oysters were subject to an 8-day conditioning period to discard the individuals damaged during the sampling procedure. For each pollutant and concentration studied, experimental sets were composed with about 80 to 100 individuals from the remaining oysters. Pollutants were added to the tanks from concentrated solutions, and aerated sea water was changed every 48 hours. This allowed the maintenance of a relatively constant level of pollutants in the tanks. Whatever the pesticide studied, the tested concentrations were the same : 0.1 and 0.2 mg/l. For heavy metals, they were 1 and 2.5 ppm for copper and 0.5 and 1.5 ppm for cadmium. Tributyltin was tested at 50 and 150 ng/l.

The pollutants selected were those found at the highest concentrations in the Bay of Brest. Five are herbicides and three of them, *i.e.* atrazine, alachlor and metolachlor are sprayed in fields whereas the two others, *i.e.* simazine and isoproturon, are used in road and railways maintenance by local communities. It has been shown that pesticides concentrations can be quite high in the Bay of Brest, and depend on the site examined (Thomas & Durand 1995) whereas copper and cadmium are in variable concentrations. Tributyltin was studied for it is the source of drastic ecological problems because of its toxicity. Its legal toxicity threshold set to 1 ng/l is often exceeded in some areas of the Bay (Michel & Averty 1995).

Mortality was assessed every 6 or 12 hours depending on the pollutant studied and on the rate of mortality. Each dead oyster was removed from the tank, then frozen at – 80 °C until further analysis; moreover the time of its survival was noted down. The adductor muscle and digestive gland were cut apart, ground in an extraction buffer (Tris 0.01M, EDTA 0.001M, NADP 1 %, pH = 6.8), centrifuged at 10 000 g and frozen. Depending on the loci examined, electrophoresis was carried out on a SIGMA starch gel (11 %) in either a continuous system (Tris-citrate buffer (buffer 1) : Tris 0.62 M, citric acid 0.14 M, pH = 8) or in a discontinuous system (Poulik gel (buffer 2) : Tris 0.07 M, citric acid 0.005 M, pH = 8.7; Poulik electrodes : boric acid 0.3 M, NaOH 0.06 M, pH = 8.2).

Eight enzyme systems were studied. Two isozymes, *i.e.* Aspartate aminotransferase (AAT, EC 2.6.1.1 in buffers 1 and 2) and Cytosol aminopeptidase (CAP, EC 3.4.11.1 in buffer 1 and 2), are involved in osmoregulation processes; the six others, *i.e.* Phosphoglucose isomerase (PGI, EC 5.3.1.9 in buffer 1), Phosphoglucomutase (PGM, EC 2.7.5.1 in buffer 1), Malate dehydrogenase (MDH, EC 1.1.1.37 in buffer 1), Adenylate kinase (AK, EC 2.7.4.3 in buffer 1), Phosphogluconate dehydrogenase (PGDH, EC 1.1.1.43 in buffer 1) and Malic enzyme (MDHP, EC 1.1.1.40 in buffer 1), are involved in energetic metabolism reactions. The methods and staining techniques used are those described by Pasteur *et al.* (1987).

The Fst and Fis fixation indices of Wright (1965) allow to detect genetic differentiations between the various groups of oysters by testing the homogeneity of allelic frequencies and observed heterozygosity respectively. These two indices were obtained from the processing of genetic data provided by the GENETIX 3.0 (Belkir *et al.* 1996) and BIOSYS-1 programs (Swofford & Selander 1981, 1989). Fst and Fis departures from zero were tested according to Workman and Niswander (1970) ($\chi^2 = 2NFst(k-1)$) for the Fst index and Li & Horvitz (1953) ($\chi^2 = NFis^2\ (k-1)$) for the Fis index. To adjust significance levels of multiple tests, we used the standard Bonferroni technique (Miller, 1980; Lessios, 1992); it consists in dividing the 5 % predetermined significance level, by the number of tests performed by allozyme, k, to obtain a corrected significance level $\alpha' = \alpha/k$. Possible correlation between the genotype and the survival time of the oysters was tested using Cox's proportional risk test (Cox & Oakes 1984) which is integrated into the "Survival analysis" option of the CSS program (Statistica Statsoft (1995)).

RESULTS

Survival curves

The survival curves show that the mortality of oysters exposed to 2.5-ppm copper is complete after approximately 15 days. Conversely, only 33 % of oysters subjected to 1 ppm died after 46 days of exposure. A 93 % mortality rate was observed in oysters exposed to 1.5-ppm cadmium whereas only one individual died at 0.5-ppm (Fig. 2A).

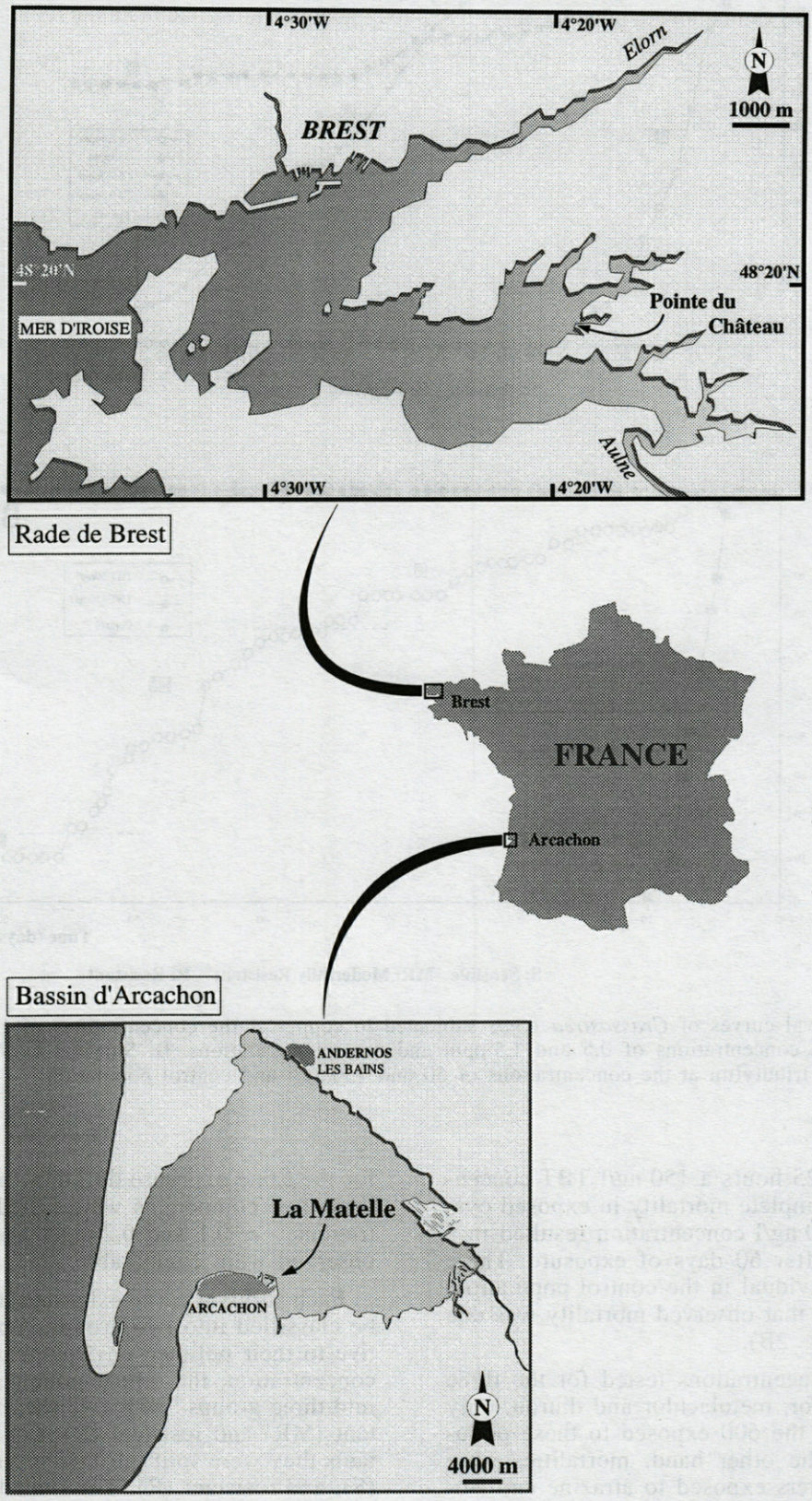


Fig. 1. – Sampling stations of *Crassostrea gigas* in the bay of Brest (Brittany, France) and in the bay of Arcachon (Aquitaine, France).

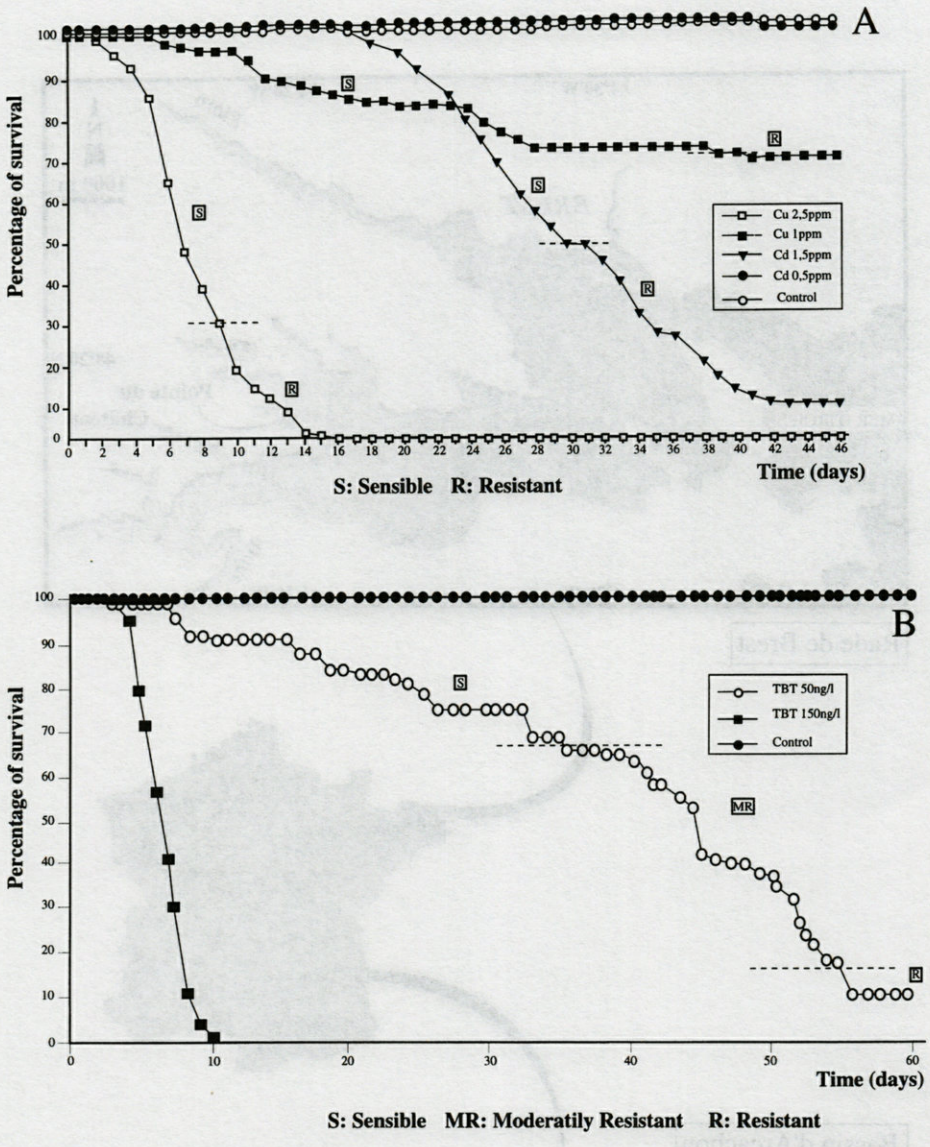


Fig. 2. – A, Survival curves of *Crassostrea gigas* subjected to copper at the concentrations of 1 and 2.5 ppm and to cadmium at the concentrations of 0.5 and 1.5 ppm and control populations. B, Survival curves of *Crassostrea gigas* subjected to tributyltin at the concentrations of 50 and 150 ng/l and control population.

In less than 225 hours a 150 ng/l TBT concentration caused complete mortality in exposed oysters whereas a 50 ng/l concentration resulted in a 90% mortality after 60 days of exposure. There was no dead individual in the control population, which confirmed that observed mortality was due to tributyltin (Fig. 2B).

At the two concentrations tested for the three pesticides, alachlor, metolachlor and diuron, only 5 oysters among the 600 exposed to these pollutants died. On the other hand, mortalities were recorded for oysters exposed to atrazine and isoproturon (Fig. 3). The survival curves obtained for these two last pollutants at the two concentrations tested look alike. However, it seems that isoproturon had faster and stronger effects than atrazine for the same exposure duration. In addition, when these two compounds were tested at two concentrations, *i.e.* 0.1 and 0.2 mg/l, the mortality rates observed were comparable.

Each survival curve exhibited that oysters could be classified into two groups, more or less sensitive to their polluted environment. For each TBT concentration, the whole population was divided into three groups : sensitive (S), moderately resistant (MR) and resistant (R). For the other pollutants they were split into two groups, *i.e.* sensitive (S), and resistant (R). The limit between the two groups was determined from the point of inflexion in survival curves. The genetic characteristics of these groups expressed as allelic and genotypic frequencies, heterozygosity rate were thus compared.

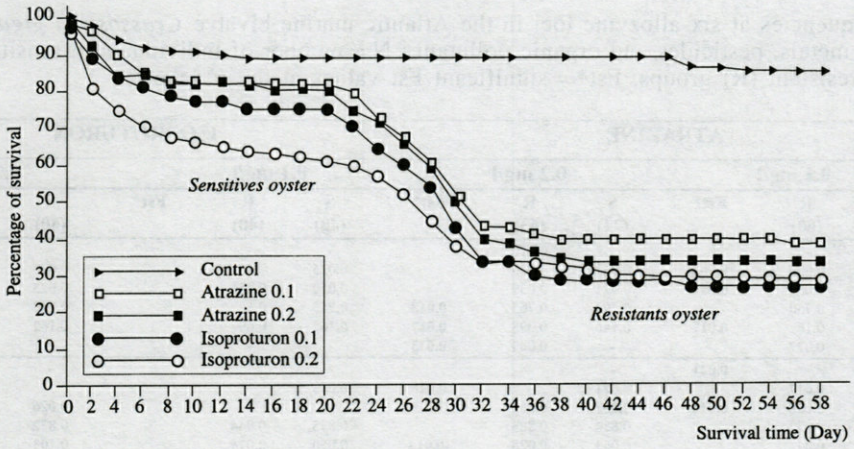


Fig. 3. – Survival curves of *Crassostrea gigas* subjected to atrazine and isoproturon at the concentrations of 0.1 and 0.2 mg/l and control population.

Genetic data analysis

Allelic frequencies at a given locus were compared in the two populations, *i.e.* Pointe du Château and La Matelle, and did not present any significant difference. For each pollutant and concentration, allelic frequencies were analysed with the Fst test in the S, MR and R populations. More or less noticeable differences were observed in the distribution of several alleles. This is illustrated by the significant values listed in Table I. It should be noted that, sometimes, the same allele can be counter-selected or favoured depending on the pollutant concentration. In the present work, alleles with the same trend were considered as probable genetic markers. However, this choice must be strengthened by a comparison of allelic frequencies in the different groups. Very low frequencies were found for some alleles that were thus excluded. The different genetic indicators retained are given in Table II.

The genetic data obtained in heavy metals environment were processed with the Cox model; this exhibited that the genotype had no significant influence (at the 5% level) on the survival rate of oysters whatever the concentrations tested.

The Cox model highlighted that, for 50-ng/l tributyltin, only the *Aat-2* locus had a significant statistical Chi-square value; this suggests that oyster genotype significantly affects its survival time. The analysis of the survival curves obtained with this model evidenced that the 90/100 genotype is at a higher frequency in the tributyltin resistant oysters (Fig. 4). The genetic data from the two oyster groups exposed to tributyltin were pooled and showed that the locus had a significant Chi-square value ($\chi^2 = 56.36$, df = 5, p = 0.011). This highly confirms the role played by some genotypes in oyster survival. A similar correlation was observed for the 100/102 genotype at the locus although the probability at this locus was not significant.

Only the *Pgm* locus at 0.1 mg/l of isoproturon showed a significant χ^2 value ($\chi^2 = 18.65$, df = 4, p = 0.0009). From the survival curves analysis (Fig. 5) it is obvious that the 98/105 and 105/105 genotypes survive longer than other genotypes. All the genetic data from subjects exposed to isoproturon were pooled; this showed that some genotypes at the *Pgm* locus significantly affected oyster survival. The 105/105 genotype seems to confer a better capacity to resist isoproturon whereas the 100/100 and 98/98 genotypes are more common in susceptible individuals. For atrazine, a correlation was found for the *Pgm* locus when all the data from oysters exposed to atrazine were gathered although the probability be significant only at the 10% level.

At the population level oysters from the Bay of Arcachon exposed to atrazine and isoproturon presented significant heterozygote deficiencies at the *Ak* (Fis = 0.131, $\chi^2 = 32.12$, df = 6), *Cap-1* (Fis = 0.328, $\chi^2 = 142.87$, df = 4) and *Pgm* (Fis = 0.243, $\chi^2 = 142.60$, df = 7) loci. For the *Cap-1* and *Pgm* loci, these deficiencies were extremely high. Oysters sampled from the Bay of Brest also exhibited significant deficiencies in heterozygotes at the *Ak* (Fis = 0.124, $\chi^2 = 35.67$, df = 4), *Pgm* (Fis = 0.094, $\chi^2 = 35.87$, df = 7) and *Pgdh* (Fis = 0.167, $\chi^2 = 64.70$, df = 6) loci (Table III).

Heterozygosity at different loci was considered with respect to pollutant class and concentration; this exhibited that its rates varied at locus level. As a rule, a 150 ng/l tributyltin concentration favoured the survival of individuals heterozygous at *Pgdh*, *Aat-2*, *Cap-1* and *Pgm* loci. On the other hand, a 50-ng/l concentration favoured individuals homozygous at the *Pgi* and *Pgdh* loci.

Whatever isoproturon concentration used, heterozygotes were counter-selected at any locus. With the two atrazine concentrations studied, heterozygotes were favoured at *Ak* and *Cap-1* loci.

Table I. – Allele frequencies at six allozyme loci in the Atlantic marine bivalve *Crassostrea gigas* due to controlled pollutions by heavy metals, pesticides and organic pollutant : N = number of individuals in sensitive (S), moderately resistant (MR) and resistant (R) groups. Fst* = significant Fst values at the a' level.

		ATRAZINE						ISOPROTURON					
		0.1 mg/l			0.2 mg/l			0.1 mg/l			0.2 mg/l		
	N	S (25)	R (60)	Fst*	S (24)	R (63)	Fst*	S (40)	R (40)	Fst*	S (40)	R (53)	Fst*
Ak	90	-	-		-	0.010		-	-		-	-	
	95	0.080	0.009	**0.062**	0.042	0.020		0.025	-		0.025	0.011	
	98	0.040	0.054	**0.016**	0.021	0.039		0.050	0.056		0.025	0.078	**0.016**
	100	0.760	0.750		0.792	0.765	**0.013**	0.750	0.833		0.788	0.789	
	102	0.100	0.161	**0.017**	0.146	0.098	**0.017**	0.162	0.097		0.162	0.100	**-0.014**
	105	0.020	0.027		-	0.069	**0.033**	-	-		-	0.022	
Pgi	75	0.021	-	**0.021**	-	-		-	-		-	-	
	80	-	0.017		0.021	-	**0.018**	0.013	-		-	-	
	90	0.042	0.008	**0.016**	0.063	0.065		-	-		0.026	0.060	
	100	0.875	0.932		0.854	0.889		0.875	0.944		0.872	0.890	
	105	0.063	0.042		0.063	0.028	**-0.014**	0.050	0.014		0.103	0.040	
	110	-	-		-	0.009		0.013	-		-	0.010	
Cap-1	95	0.020	-	**0.019**	-	0.033		-	-		0.013	0.010	
	98	0.040	0.058		0.104	0.100		0.090	0.063		0.075	0.051	
	100	0.860	0.858		0.854	0.767	**0.019**	0.821	0.875		0.775	0.847	
	102	0.040	0.067		0.021	0.050		0.051	0.050		0.125	0.061	
	105	0.040	0.017		0.021	0.050		0.038	0.013		0.013	0.031	
Pgm	90	0.021	-	**0.021**	0.042	-	**0.056**	-	0.026		-	0.020	
	95	0.083	0.066	**-0.014**	0.104	0.059		0.050	0.066		0.103	0.038	**0.020**
	98	0.104	0.197		0.229	0.186		0.138	0.289	**-0.048**	0.180	0.298	**0.025**
	100	0.333	0.484	**0.025**	0.229	0.500	**0.120**	0.400	0.487		0.282	0.442	**0.038**
	102	0.063	0.032	**0.046**	0.104	0.034	**0.026**	0.025	0.039	**-0.012**	0.077	0.029	**0.024**
	105	0.292	0.189		0.229	0.153		0.100	0.079	**-0.015**	0.231	0.144	**0.012**
	110	0.083	0.025	**0.022**	0.021	0.008		0.15	-	**0.133**	0.077	0.019	**0.045**
	115	-	-		0.042	-	**0.056**	0.100	-	**0.083**	0.051	-	

		CUIVRE						CADMIUM			TRIBUTYLTIN							
		2.5 ppm			1 ppm			1.5 ppm			50 ng/l				150 ng/l			
	N	S (63)	R (27)	Fst*	S (30)	R (60)	Fst*	S (48)	R (42)	Fst*	S (32)	MR (58)	R (10)	Fst*	S (14)	MR (68)	R (18)	Fst*
Aat-2	90										0.030	0.052	0.200	**0.027**	0.036	0.081	0.083	
	100										0.773	0.578	0.500	**0.055**	0.786	0.603	0.500	**0.029**
	110										0.197	0.368	0.300	**0.057**	0.178	0.316	0.417	
Ak	90	-	0.027	**0.131**	-	-		-	-		-	-	-		-	0.008	-	
	95	0.059	0.107		0.033	0.008	**0.015**	0.010	0.012		-	0.035	0.050		-	0.029	0.028	
	98	-	-		0.100	0.042		0.042	0.107	**0.017**	0.106	0.043	-	**0.018**	-	0.015	-	
	100	0.735	0.705		0.800	0.825		0.854	0.702	**0.054**	0.742	0.833	0.700		1	0.808	0.916	**0.051**
	102	0.206	0.152		0.050	0.125	**0.018**	0.083	0.155		0.152	0.087	0.250	**0.027**	-	0.139	0.056	**0.028**
	105	-	0.009	**0.017**	0.017	-		0.010	0.024		-	-	-		-	-	-	-
Pgi	80	-	-		-	-		0.021	0.024		0.030	0.008	-		-	0.014	-	
	90	0.029	0.036		0.083	0.033		0.021	0.060		0.015	0.026	-		0.036	0.045	0.056	
	100	0.897	0.946		0.883	0.925		0.906	0.845		0.894	0.921	0.900		0.928	0.919	0.944	
	105	0.044	0.018		0.034	0.042		0.042	0.071		0.015	0.035	-		-	-	-	
	110	0.029	-	**0.027**	-	-		0.010	-		0.045	0.008	0.100	**0.034**	0.036	0.022	-	
Pgdh	95	0.015	-		-	-		-	0.012		0.015	-	-		-	-	-	
	98	0.029	0.044		-	0.033	**0.013**	0.031	0.012		0.015	0.008	0.088		-	-	-	
	100	0.691	0.789		0.783	0.775		0.771	0.821		0.864	0.900	0.912		1	0.860	0.778	**0.041**
	102	0.103	0.134	**0.075**	0.066	0.117	**-0.016**	0.104	0.059	**-0.014**	-		-		-	0.074	0.138	
	105	0.132	0.053	**0.041**	0.100	0.067		0.062	0.071		0.106	0.092	-		-	0.051	0.028	
	110	0.029	0.009		0.050	0.008	**0.027**	-	0.012		-	-	-		-	0.015	0.056	
	115	-	-		-	-		-	0.012									
Cap-1	95	-	-		0.016	0.025		-	-		0.015	0.017	-	**0.027**	-	0.007	-	
	98	0.147	0.071	**0.027**	0.133	0.125		0.104	0.071		0.091	0.123	0.150		0.036	0.104	0.111	
	100	0.794	0.776	**0.014**	0.750	0.750		0.844	0.881		0.818	0.754	0.750		0.964	0.787	0.778	**0.024**
	102	0.044	0.143	**0.014**	0.100	0.083		0.031	0.047		0.061	0.079	0.100		-	0.088	0.027	
	105	0.015	0.009		-	0.0167		0.021	-		0.015	0.026	-		-	0.014	0.084	
Pgm	90	-	-		0.017	-		-	0.012		0.015	-	-		-	0.007	0.027	
	95	0.073	0.116	**0.013**	0.083	0.067		0.083	0.097		0.091	0.052	0.100		0.036	0.058	0.083	
	98	0.132	0.107	**0.022**	0.050	0.067		0.042	0.134		0.076	0.087	0.050		0.036	0.126	0.139	
	100	0.588	0.518		0.567	0.625		0.646	0.524		0.667	0.623	0.500		0.786	0.604	0.584	
	102	0.088	0.125		0.100	0.075		0.104	0.097		0.030	0.079	0.050		0.071	0.139	0.111	
	105	0.103	0.107		0.167	0.116		0.083	0.61		0.091	0.157	0.300	**0.024**	0.071	0.066	0.056	
	110	0.147	0.027		0.016	0.050		0.041	0.073		0.030	-	-					

Copper and cadmium had opposite effects on heterozygosity at some loci. Indeed, copper favoured individuals homozygous at the *Pgi, Ak* and *Pgdh* loci and heterozygous at the *Cap-1* locus. On the other hand, cadmium had the opposite effect at the same loci (Table III).

Table II. – Potential genetic indicators in *C. gigas* for the studied pollutants : (S) allele counter-selected by the pollutant; (R) allele favoured by the pollutant.

	TRIBUTYLTIN	COPPER	CADMIUM	ATRAZINE	ISOPROTURON
GENETIC INDICATORS	Aat-2^{90} (R)	Pgdh^{102} (R)	Ak^{98} (R)	Ak^{95} (S)	Ak^{98} (R)
	Aat-2^{110} (R)	Pgdh^{105}(S)	Pgdh^{102} (S)	Ak^{98} (R)	Ak^{102} (S)
	Ak^{98} (S)	Cap-1^{98} (S)		Pgi^{105} (S)	Pgm^{98} (R)
	Pgm^{105} (R)			Pgm^{95} (S)	Pgm^{105} (R)
				Pgm^{102} (S)	Pgm^{110} (S)
				Pgm^{110} (S)	

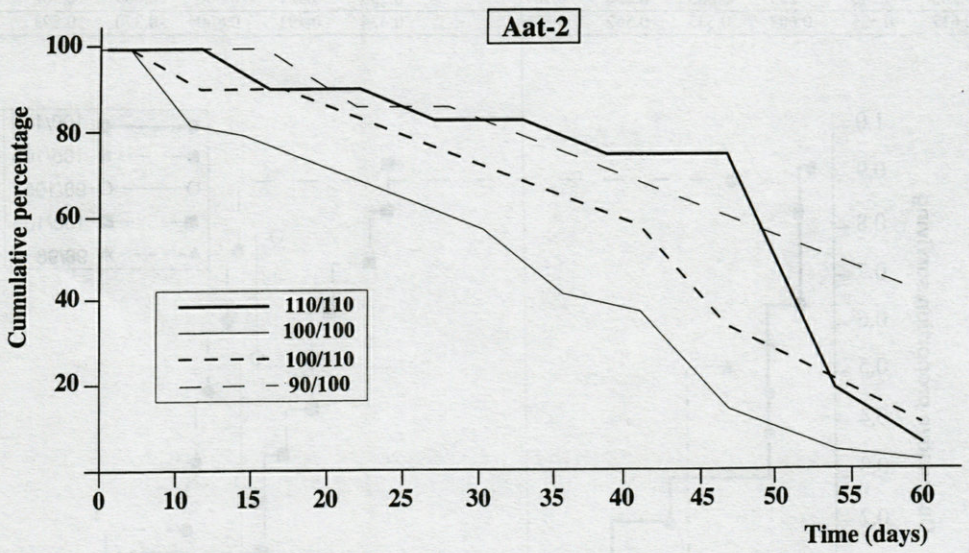


Fig. 4. – Cox's model : curves of cumulative percentage of survival of the main genotypes at the *Aat-2* locus in tributyltin contamination experiments at the concentration of 50 ng/l.

DISCUSSION

For a clear understanding of the present study goals, a precise definition of "allelic indicator" should be given. It can be described as an allele whose frequency of occurrence will be modified in a predictable way by the presence of a given pollutant in the environment. This allele is either counter-selected by pollution, and thus the term "pollution sensitivity indicator" can be used, or favoured by this pollutant, and there, the term "resistance indicator" is appropriate. Monitoring these two types of indicators is of the utmost interest as the fluctuations in frequency of these alleles depend on the improvement or degradation in environment quality. As a rule, the allele frequencies of sensitivity indicators increase with a decrease in the concentration of a given environmental pollutant. With increasing pollution levels, individuals carrying the alleles favoured by pollutants have a better chance of survival.

When tested concentrations differed by only 2 or 3, genetic data analysis showed that, whatever the pollutant added, a same allele could be counter-selected or favoured. This reduces the choice among alleles potentially useful as specific genetic indicators. When the two concentrations give the same pattern of evolution and/or when the Fst values confirm a significant difference between the frequency distributions, we can conclude that this allele is a good indicator.

Indicators characterisation evidenced that each pollutant has a specific impact on several gene loci. This specificity has already been observed in many species. Ben Schlomo & Nevo (1988) demonstrated that in *Palaemon elegans* some genotypes at the *Pgm* locus could be counter-selected or favoured with cadmium or mercury which led them to suggest genotype adaptability. In other

Table III. – Heterozygosity rates in the S, MR and R groups and Fis values for the studied loci in the two populations (* : significant at the 5% level).

	ATRAZINE				ISOPROTURON				
	0.1 mg/l		0.2 mg/l		0.1 mg/l		0.2 mg/l		
	S	R	S	R	S	R	S	R	Fis
Ak	0.404	0.408	0.350	0.399	0.408	0.293	0.352	0.361	**0.131***
Pgi	0.228	0.129	0.262	0.205	0.229	0.106	0.229	0.203	**0.065**
Cap-1	0.255	0.255	0.259	0.396	0.315	0.228	0.378	0.275	**0.328***
Pgm	0.774	0.686	0.817	0.685	0.774	0.666	0.816	0.692	**0.243***

	CUIVRE				CADMIUM		TRIBUTYLTIN						
	2.5 ppm		1 ppm		1.5 ppm		50 ng/l			150 ng/l			
	S	R	S	R	S	R	S	MR	R	S	MR	R	Fis
Aat-2							0.333	0.491	0.800	0.349	0.530	0.569	**-0.022**
Ak	0.412	0.393	0.300	0.283	0.250	0.404	0.393	0.280	0.600	-	0.325	0.156	**0.124***
Pgdh	0.441	0.321	0.333	0.250	0.250	0.287	0.212	0.193	0.200	-	0.252	0.372	**0.167***
Pgi	0.206	0.089	0.200	0.150	0.187	0.262	0.212	0.158	0.200	0.135	0.153	0.105	**-0.008**
Cap-1	0.265	0.286	0.233	0.383	0.250	0.167	0.333	0.421	0.500	0.069	0.362	0.375	**0.067**
Pgm	0.617	0.625	0.667	0.533	0.562	0.536	0.424	0.491	0.800	0.370	0.593	0.617	**0.094***

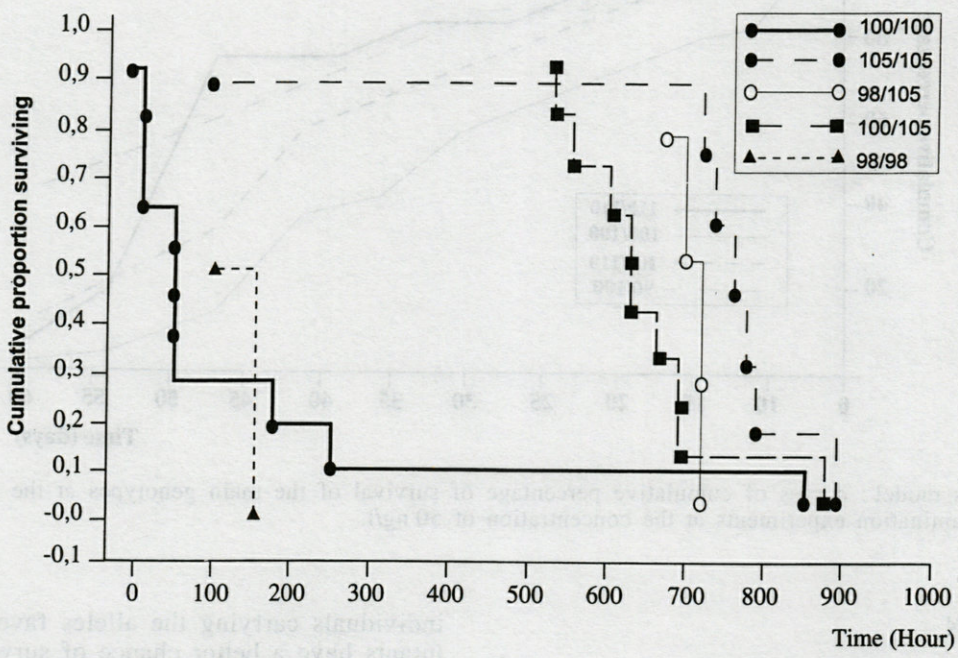


Fig. 5. – Cox's model : curves of cumulative percentage of survival of the main genotypes at the *Pgm* locus in isoproturon contamination experiments at the concentration of 0.1 mg/l.

studies (Lavie & Nevo 1986) performed on the same heavy metals, similar results were obtained for the *Pgdh* and *Pgi* loci which carried alleles and showed genotypes characteristic of metal-resistance or -sensitivity. Our results underline that the allele of *Ak* and *Pgm* loci seem to be the most susceptible to contamination by cadmium or copper. At 1.5 ppm cadmium concentration, the results obtained are comparable to those of De Nicola *et al.* (1992). These authors also evidenced a counter-selection of heterozygotes for the Pgm locus which confirms our results on cadmium in *Crassostrea gigas*. Homozygosity favoured at the *Pgm* locus was also demonstrated in our experiments carried out with atrazine and isoproturon; however, opposite results were obtained with tributyltin. De Nicola *et al.* (1992) did not establish a relationship between cadmium and the counter-selection of heterozygotes at the *Pgi* locus in *Idotea baltica*. Others authors (Lavie & Nevo 1986; Chagon & Guttman 1989), however, have shown a counter-selection of heterozygotes at the *Pgi* locus in experiments with cadmium. Our results underline that homozygotes were favoured at the same locus under copper contamination conditions. The work carried out by Mortimer & Hughes (1991) on the crab *Heloecius cordiformi* showed that individuals heterozygous at the *Pgi*

locus were favoured by an organophosphorous larvicide. We obtained similar results at the *Pgi* locus when atrazin and isoproturon were administered.

The *Pgi* and *Pgm* loci are often involved in heavy metal contamination experiments and have been extensively studied. The mechanisms of interactions between these enzyme systems and the metal ions have also been dealt with in many studies on marine species. Heavy metals such as copper, cadmium, zinc or mercury act on the active sites of membrane proteins, and more particularly, on the sites involved in the cellular transport of calcium (Gnassia-Barelli *et al.* 1995). Dixon & Webb (1971) and Gottlieb & Greve (1981) have shown that the catalytic efficiency of isozymes at the *Pgi* locus depends on metallic ion interactions with the thiol groups of proteins. The *Pgm* locus has been extensively studied by Milstein (1961a, b, c) who demonstrated a strong *Pgm* competitive inhibition between the usual metallic ion involved at the protein active site (ion Mg^{2+}) and pollutant ions. This ion substitution blocks the active site and inactivates the enzyme by "poisoning" it. *Palaemon elegans* tissues were histologically studied with staining techniques by Ben-Schlomo & Nevo (1988) who confirmed these results. In addition, Milstein studies (*op. cit.*) continued by Boyer (1970) have highlighted that competition reactions depend on pollutant nature.

TBT action mechanisms differ from those observed on heavy metals : this organic pollutant is fixed by both membrane proteins and phospholipids, and thus functionally and structurally alters the plasma membrane. This destabilization of the membrane structure entails changes in cellular permeability (Moore 1985). Very high TBT concentrations sometimes lead to the disruption of the plasma membrane and to the release of cellular content (Byington *et al.* 1974). These results suggest that the *Aat-2* locus may be an appropriate TBT pollution indicator as it codes an enzyme involved in osmoregulation. In mollusc bivalves and certain fish species, TBT acts preferentially on immunocytes whose chemiluminescence activity decreases proportionally with increasing TBT concentrations (Fisher *et al.* 1990; Dunier & Siwicki 1993). Tributyltin has various effects such as growth alterations in *Crassostrea gigas* juveniles at 5 ng/l concentration (Nell & Chvojka 1992), problems of shell thickening in oysters at 2 ng/l (Alzieu *et al.* 1981-1982, 1986), and female sex changes in a number of gastropod species (Bryan *et al.* 1986; Ellis & Pattisina 1990).

The survival capability of individuals relies on the pollution resistance mechanisms at their disposal to withstand pollution. These detoxification processes differ and depend on the pollutant nature. During tributyltin detoxification, TBT is transformed into dibutyltin (DBT) and, subsequently, into monobutyltin (MBT) (Maguire 1987). It has been shown that DBT and MBT are 50 to 1 000 times less toxic than TBT itself (Wong *et al.* 1982; Wester & Canton 1987); this toxicity depends on the species studied. The resistance to heavy metals relies on other detoxification processes. Okasaki & Paniertz (1981) demonstrated that detoxification activity was relatively high in *C. gigas* and that metal concentrations decreased more rapidly in internal tissues such as the digestive gland than in external tissues. These authors showed that detoxification activity was particularly intense for heavy metals such as copper, cadmium, zinc, mercury or iron. Others studies have revealed that, even though heavy metal concentrations were high in *C. gigas* tissues, their toxicity was partially neutralized by sequestering metals into the blood amoebocytes (George *et al.* 1978; Thomson *et al.* 1985).

Atrazine is an herbicide which acts on the process of photosynthesis by inhibiting electron transport in photosystem II. It indirectly affects stomata opening, transpiration, ion transport, reactions involving energy supply and plant hormone- and ion-balances (Ebert & Dumford 1976). Atrazine toxicity has been widely studied in invertebrates using the LC 50 methodology and the results obtained depend on species and exposure times. The LC 50 of *C. gigas* is about 30 mg/l for a 48-hour exposure time, but it is reduced to 1 mg/l when this time is extended to 96 hours (Maecek *et al.* 1976). Exposure time seems to be a more crucial factor than concentration for the survival of oysters. Our results showed that LC 50 was observed after a 30-day exposure at 0.1 and 0.2 mg/l atrazine concentrations. In other invertebrates, toxicity values for atrazine ranged within 94 µg/l and 1 g/l (Eisler 1989; Premazzi & Stecchi 1990). Though pesticides be known to alter the genetic structure at the population level (Tsakas & Krimbes 1970; Pasteur & Sinegre 1975, Hughes *et al.* 1991), only few studies dealing with pesticides impacts on genetic populations have been carried out up to now. However, none of them concerned isoproturon although it seems to behave like atrazine. Nowadays, alachlor and metolachlor replace atrazine, strictly forbidden in EEC in maize cultivation. From the results presented here these two herbicides seem less toxic than atrazine; however, their toxicity may increase at higher concentrations.

Our experiments carried out on different pollutants revealed, through the examination of six allozyme loci, the selective action of these biocides on the genetic structure of the Pacific oyster *C. gigas*. These pollutants have repercussions on the mortality levels; they can alter the development and survival of the populations in their natural environment. These results are in general

agreement with those obtained by other authors on other species. Identifying these biological indices is the first step to implement a monitoring program in littoral ecosystems.

ACKNOWLEDGMENTS – The authors wish to thank M. Johnson and M.C. Friocourt for her useful English corrections and A. Paimbeni for illustrations. This work was supported by the RDM (Marine Diversity Network).

REFERENCES

ALLENDORF F.W., LEARY R.F. 1986. Heterozygosity and fitness in natural populations of animals. *In* M. E. Soulé, ed. Conservations Biology : The Science of Scarcity and Diversity. Sinauer Associates, Sunderland, MA : 57-76.

ALZIEU C., HERAL M., THIBAUD Y., DARDIGNAC M.J., FEUILLET M. 1981 (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.

ALZIEU C., SANJUAN J., DELTRIEL J.P., BOREL M. 1986. "Tin Contamination in Arcachon Bay : Effects on Oyster Shell Abnormalities." *Mar. Pollut. Bull.* **15** : 494-498.

BATTAGLIA B., BEARDMORE J.A. (eds) 1978. Marine Organisms, Genetics Ecology and Evolution. Plenum Press, New York.

BELKIR K., BORSA P., GOUDET J., BONHOMME F. 1996. GENETIX, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome et Populations, CNRS UPR 9060, Université de Montpellier, Montpellier.

BEN-SHLOMO R., NEVO E. 1988. Isozyme Polymorphism as Monitoring of Marine Environments : The Interactive Effect of Cadmium and Mercury Pollution on the Shrimp, *Palaemon elegans*. *Mar. Pollut. Bull.* **19** (7) : 314-317.

BOYER P.D. 1970. The enzymes. Academic Press, New York, NY.

BRYAN G.W., GIBBS P.E., HUMMERSTONE J.G., BURT G.R. 1986. "The Decline of the Gastropod *Nucella lapillus* Around South-West England : Evidence for the Effect of Tributyltin from Antifouling Paints," *J. Mar. Biol. Assoc.* UK. **66** : 611-640.

BYINGTON K.H., YEH R.Y., FORTE L.R. 1974. The hemolytic activity of some trialkyltin and triphenyltin compounds. *Toxicol. Pharmacol.* **27** : 236-240.

CANN P. 1995. Flux de nutriments d'origine agricole vers la rade de Brest. *Ingénieries*, n° sp. : 37-44.

CHAGON N.L., GUTTMAN S.I. 1989. Differential survivorship allozyme genotypes in mosquitofish population exposed to copper or cadmium. *Environ. Toxicol. Chem.* **8** : 319-326.

COX D.R., OAKES D. 1984. Analysis of survival data, London, Chapman and Hall. 191.

DE NICOLA M., GAMBARDELLA C. AND GUARINO S.M. 1992. Interactive Effects of Cadmium and Zinc Pollution on PGI and PGM Polymorphisms in *Idotea baltica*. *Mar. Pollut. Bull.* **20** (12) : 619-21.

DIXON M., E.C. WEBB 1971. Enzymes, 950 p. London : Longman.

DUNIER M., SIWICKI A.K. 1993. Effects of pesticides and other organic pollutants in the aquatic environment on immunity of fish : a review. *Fish. Shellfish. Immunol.* **57** : 423-438.

EBERT E., DUMFORD D.W. 1976. Effects of triazine herbicides on the physiology of plants. *Residue Rev.* **65** : 2-103.

EISLER R. 1989. Atrazine hazards to fish, wildlife, and invertebrates : a synoptic review. Contaminant Hazard Reviews Report 18. Biological Report 85. U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, DC.

ELLIS D.V., PATTISINA L.A. 1990. Widespread Neogastropod Imposex : A Biological Indication of Global TBT Contamination. *Mar. Pollut. Bull.* **21** : 248-253.

FISHER W.S., WISHKOVSKY A., CHU F.L.C 1990. Effects of tributyltin on defense-related activities of oyster hemocytes. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* **19** : 354-360.

GEORGE S.G., PIRIE B.J.S., CHEYNE A.R, COOMBS T.L., GRANT P.T. 1978. Detoxication of metals by marine bivalves : an ultrastructural study of the compartmentation of copper and zinc in the oyster *Ostrea edulis*. *Mar. Biol.* **45** : 147-156.

GNASSIA-BARELLI M., ROMEO M., PUISEUX-DAO S. 1995. Effects of cadmium and copper contamination on calcium content of the bivalve *Ruditapes decussatus*. *Mar. Environ. Res.* **39** : 325-328.

GOTTLIEB L.D., GREVE L.C. 1981. Biochemical properties of duplicated isozymes of phosphoglucose isomerase in the plant *Clarkia xantiana*. *Biochem. Genet.* **19** : 155-172.

HUGHES J.M., HARRISON D.A., ARTHUR J.M. 1991. Genetic variation at the *Pgi* locus in the mosquito fish *Gambusia affinis* (Poecilidae) and a possible effect on susceptibility to an insecticide. *Biol. J. Linnean Soc.* **44** : 153-167.

LAVIE B., NEVO E. 1986. Genetic selection of homozygote allozyme genotypes in marine gastropods exposed to cadmium pollution. *The Science of the Total Environment* **57** : 91-98.

LI C.C., HORVITZ D.G. 1953. Some methods of estimating the inbreeding coefficient. *Amer. J. Hum. Genet.* **95** : 107-117.

LESSIOS H.A. 1992. Testing electrophoretic data for agreement with Hardy-Weinberg expectations. *Marine Biology.* **112** : 517-523.

MAECEK K.J., BUXTON K.S., SAUTER S., GNILKA S., DEAN J.W. 1976. Chronic toxicity of atrazine to selected aquatic invertebrates and fishes. EPA 600/76-047. Final Report. U.S. Environmental Protection Agency, Duluth, MN.

MAGUIRE R.J. 1987. Environmental aspects of tributyltin. *Applied Organometallic Chem.* **1** : 475-498.

MICHEL P., AVERTY B. 1995. Tributyltin contamination in the Brest roadstead. Actes de rencontre scientifique internationale, programme rade de Brest, 14-16 mars (Brest, France) 2 : 1-9.

MILLER R.G. 1980. Simultaneous statistical inference. Springer Verlag, New York.

MILSTEIN C. 1961a. On the mechanism of activation of phosphoglucomutase by metal ions. *Biochem. J.* **7** : 574-584.

MILSTEIN C. 1961b. The mechanism of activation of phosphoglucomutase by chelating agents. *Biochem. J.* **7** : 584-590.

MILSTEIN C. 1961c. Inhibition of phosphoglucomutase by trace metals. *Biochem. J.* **7** : 591-596.

MOORE M.N. 1985. Cellular responses to pollutants. *Mar. Poll. Bull.* **16** : 134-139.

MORAGA D., OSADA M., LUCAS A., NOMURA T. 1989. Génétique biochimique de populations de *Crassostrea gigas* en France (côtes atlantiques) et au Japon (Miyagi). *Aquat. Living Resour.* **2** : 135-143.

MORTIMER M.R., HUGHES J.M. 1991. Effects of Organophosphate Pollution on Genetic Structure in Two Species of Estuarine Crabs. *Mar. Pollut. Bull.* **7** : 352-359.

NELL J.A., CHVOJKA R. 1992. The effect of bis-tributyltin oxide (TBTO) and copper on the growth of juvenile Sydney rock oysters *Saccostrea commercialis* (Iredale and Roughley) and Pacific oysters *Crassostrea gigas* Thunberg. *The Science of the Total Environment.* **125** : 193-201.

NEVO E., PEARL T., BAILES A., WOOL D. 1981. Mercury selection of allozyme genotypes in shrimps. *Experientia* **37** : 1152-1154.

NEVO E., LAVIE B., BEN-SHLOMO R. 1988. Population genetic structure of marine organisms as detectors and monitors of marine pollution. FAO/UNEP. *Scient. Reports.* **24** : 37-49.

OKASAKI R.K., PANIERTZ M.H. 1981. Depuration of Twelve Trace Metals in Tissues of the Oysters *Crassostrea gigas* and *C. virginica. Mar. Biol.* **63** : 113-120.

PASTEUR N., SINEGRE G. 1975. Esterase polymorphism and sensitivity to Dursban organophosphorus insecticide in *Culex pipiens pipiens* populations. *Biochemical Genetics.* **13** : 789-803.

PASTEUR N., PASTEUR P., BONHOMME F., CATALAN J., BRITTON-DAVIDIAN J. 1987. Manuel technique de génétique par électrophorèse des protéines. Ed. Lavoisier, 217 p.

PATRIS T., LEFEBVRE M., TROADEC L., LAPLANCHE A. 1995. Pollution chimique et bactérienne dans les eaux de ruissellement pluvial sur le bassin versant du Stang Alar. *Ingénieries*, n° sp. : 51-58.

PREMAZZI G., STECCHI R. 1990. Evaluation of the impact of atrazine on the aquatic environment. EU 12569. Review. Commission of European Communities. Brussels, Belgium.

REGOLI F. 1992. Lysosomal responses as a sensitive stress index in biomonitoring heavy metal pollution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **93** : 63-69.

RICE S.D., SHORT J.W., STICKLE W.B. 1989. Uptake and Catabolism of Tributyltin by Blue Crabs Fed TBT-Contaminated Prey. *Mar. Environ. Res.* **27** : 137-145.

SINDERMANN C.J., ESSER S.C., GOULD E., McCAIN B.B., McHUGH J.L., MORGAN R.P., MURCHELANO R.A., SHERWOOD M.J., SPITZER P.R. 1982. Effects of pollutants on fishes. Proceedings of the Symposium of Ecological Stress. *Estuarine Res. Fed. Columbia.* 23-38.

STEPHENSON M. 1991. A Field Bioassay Approach to Determining Tributyltin Toxicity to Oysters in California. *Mar. Environ. Res.* **32** : 51-59.

SWOFFORD D.L., SELANDER R.B. 1981. BIOSYS-1 : a computer program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *J. Hered.* **72** : 72-78.

SWOFFORD D.L., SELANDER R.B. 1989. BIOSYS-1 : a computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics. User's manual. 43 p.

THOMAS S., DURAND G. 1995. Suivi des pesticides dans la rade de Brest. *Ingénieries*, n° sp. : 95-102.

THOMSON J.D., PIRIE B.J.S., GEORGE S.G. 1985. Cellular metal distribution in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thun.), determined by quantitative X-Ray microphobe analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **85** : 37-45.

TSAKAS S., KRIMBES C.B. 1970. The genetics of *Dacus oleae*. IV. Relation between adult esterase genotype and survival to organophosphate insecticides. *Evolution.* **24** : 807-815.

WESTER P.W., CANTON J.H. 1987. Histopathological study of *Poecilia reticulata* (guppy) after long-term exposure to bis(tri-n-butyltin)oxide (TBTO) and di-n-butyltindichloride (DBTC). *Aquatic Toxicology.* **10** : 143-165.

WONG P.T.S., CHAU Y.K., KRAMAR O., BENGERT G.A. 1982. Structure-toxicity relationship of tin compounds on algae. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **39** : 483-488.

WORKMAN P.L., NISWANDER J.D. 1970. Population studies on Southern Indian tribes. II. Local genetic differenciation in the Papago. *Am. J. Hum. Genet.* **22** : 24-49.

WRIGHT S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to system of mating. *Evolution.* **19** : 395-420.

Reçu le 4 février 1997; received February 4, 1997
Accepté le 12 may 1997; accepted May 12, 1997

VIE MILIEU, 1997, 47 (4) : 367-374

RECENT ADVANCES IN THE USE OF MOLECULAR TECHNIQUES TO ASSESS THE GENETIC DIVERSITY OF MARINE PHOTOSYNTHETIC MICROORGANISMS

F. PARTENSKY, L. GUILLOU, N. SIMON, D. VAULOT

Station Biologique, CNRS et Université P.-et-M.-Curie (Paris 6), 29682 Roscoff cedex, France

18S RRNA
FLOW CYTOMETRY
MOLECULAR PROBES
PHOTOSYNTHETIC PICOPLANKTON
PHYLOGENY
PROCHLOROCOCCUS

ABSTRACT. – Despite its important ecological role, especially in oligotrophic parts of the world oceans and seas, the picophytoplankton (i.e. photosynthetic cells smaller than 2-3 µm) remains poorly known at the taxonomic level. In this paper, we have summarized major results of our own and collaborative work concerning the taxonomy of two of the major types of organisms which constitute the picophytoplankton : the eukaryotic picoplankton and the recently discovered, prokaryotic genus *Prochlorococcus*. For picoeukaryotes, we have developed a method using fluorescently labeled class – (or lower taxonomic levels) – specific gene probes, which hybridize with 18S rRNA molecules that possess the target sequence. Labeled cells can then be detected by flow cytometry. Although this method proved useful to characterize new isolates in culture, it still needs to be improved before it can be applied to natural samples. Alternative methods have been developed to study the intra-generic diversity of *Prochlorococcus*, including RFLP (restriction fragment length polymorphism) and sequencing of photosynthetic genes in several strains of *Prochlorococcus*. These experiments demonstrated that there was a very large genetic diversity between the different isolates available in culture. Two genes, the *pcb* gene encoding the major chlorophyll *a/b*-protein complex and the *cpeA* and *cpeB* genes encoding a novel type of phycoerythrin, proved to be useful as genetic markers for future field studies on the diversity of this important micro-organism.

18S RRNA
CYTOMETRIE EN FLUX
SONDES MOLECULAIRES
PICOPLANCTON PHOTOSYNTHETIQUE
PHYLOGENIE
PROCHLOROCOCCUS

RÉSUMÉ. – Malgré son rôle écologique important, tout particulièrement dans les zones oligotrophes des océans mondiaux, le picophytoplancton (c'est-à-dire les cellules photosynthétiques de taille inférieure à 2-3 µm) reste mal connu au niveau taxonomique. Dans cet article, nous avons résumé les principaux résultats de travaux réalisés dans notre laboratoire ou en collaboration et concernant la taxonomie des deux types majeurs d'organismes constituant le picophytoplancton : les picoeucaryotes et *Prochlorococcus*, un genre procaryotique récemment découvert. Pour les picoeucaryotes, nous avons développé une méthode utilisant des sondes spécifiques de Classes (ou de niveaux taxonomiques inférieurs), qui sont marquées avec des fluorochromes. Elles s'hybrident à l'intérieur des cellules avec les molécules d'ARNr 18S, si celles-ci possèdent la séquence-cible. Les cellules peuvent ainsi être détectées par cytométrie en flux. Bien que cette méthode se soit avérée utile pour caractériser des souches en culture, elle nécessite quelques améliorations supplémentaires avant de pouvoir être appliquée aux échantillons naturels. Des méthodes différentes ont été développées pour étudier la diversité intra-générique de *Prochlorococcus*. Celles-ci incluent la RFLP (restriction fragment length polymorphism) et le séquençage de gènes photosynthétiques chez plusieurs souches de *Prochlorococcus*. Ces expériences ont démontré qu'il y avait une très large diversité génétique entre les différentes souches disponibles en culture. Deux gènes, le gène *pcb* qui code pour la partie protéique du principal complexe chlorophylle *a/b*-protéine et les gènes *cpeA* and *cpeB* qui codent pour un nouveau type de phycoérythrine, apparaissent être de bons marqueurs génétiques pour de futures études sur la diversité de cet important microorganisme *in situ*.

I. INTRODUCTION

Molecular biology techniques have been introduced in oceanography less than a decade ago and have already led to spectacular advances. "Historically", Giovannoni *et al.* (1990) made one of the first significant steps in this new field in the early 90's by isolating total DNA from a natural sample collected in the Sargasso Sea and amplifying the 16S rRNA gene, using the Polymerase Chain Reaction (PCR). After having cloned and sequenced these genes, they were able to build a phylogenetic tree of the bacterioplanktonic community. They showed that (1) a large genetic diversity existed, even if the gene pool analyzed came from a single water sample, and (2) none of the sequenced genes exactly matched those already present in data banks. These authors also designed a radio-labeled oligonucleotide probe complementary to the sequenced genes and showed by specific hybridization that one of the unknown populations (SAR 11), related to the α-proteobacteria, accounted for 12% of the total 16S rRNA pool, as estimated using a universal probe. The outstanding conclusions of this work were (1) that it is not necessary to isolate and culture populations to trace their occurrence and (2) that the gene sequences obtained from the field can be directly compared to that of other natural communities or previously isolated organisms. More recently, similar approaches have allowed to discover that a significant fraction of the bacterial community of coastal temperate areas of Atlantic and Pacific oceans (DeLong 1992), aphotic oceanic zones (Fuhrman *et al.* 1993) and frigid waters of Antarctica (DeLong *et al.* 1994) was constituted of Archaea, prokaryotes which were previously thought to be restricted to environments displaying extreme conditions such as deep sea hydrothermal vents or hyperhaline habitats.

Most papers published to date on the application of molecular methods to marine biology have aimed at studying the genetic diversity and/or phylogenetic relationships within natural communities of micro-organisms (mainly heterotrophic bacteria) using rRNA sequences. The choice of the rRNA (most often 16S for plastids and prokaryotes, 18S for eukaryotes) is justified because it is a universal marker which comprises both variable and conserved regions, which can be selectively targeted depending on the taxonomic resolution needed (e.g. Class, Family, Genus or species). Genes encoding rRNA are those for which the sequence database is the most important, which greatly facilitates gene sequence comparisons and the search for specific genetic markers. In addition, rRNA constitutes more than 95% of the total cellular RNA content and possesses a rather large size (> 1.5 kb). This molecule is also ecologically relevant since the cell content of rRNA, which can be quantified using *in situ* hybridization, provides an index of the metabolic activity and growth rate of a population (DeLong *et al.* 1989; Simon *et al.* 1995). Much fewer studies have investigated either other structural genes such as *rpoC* encoding one of the subunits of the RNA polymerase (Palenik 1994), or ecologically more important, but not as ubiquitous, genes such as the *nifH* gene, which encodes the dinitrogenase reductase and is implicated in the fixation of atmospheric nitrogen (N_2; Kirshtein *et al.* 1993).

There are several other important marine planktonic communities, besides heterotrophic bacteria, which diversity remains poorly known at the genetic level. Tremendous advances in the knowledge of those communities may also be expected from the application of molecular techniques. Among them, the picophytoplankton (i.e. photosynthetic cells smaller than 2-3 μm in size) not only plays a very important role in the biogeochemical cycling of carbon, especially in oligotrophic parts of the world oceans and seas, but it also constitutes an essential compartment of the microbial food webs. In the present paper, we briefly summarize the major results of our own or collaborative work concerning two of the major types of organisms which constitute the picophytoplankton : the eukaryotic picoplankton (Simon *et al.* 1994) and the recently discovered, prokaryotic genus *Prochlorococcus* (Chisholm *et al.* 1988, 1992). These two groups account, about equally, for up to 80% of the photosynthetic biomass in vast areas of the intertropical open oceans (Campbell *et al.* 1994, Partensky *et al.* 1996). The approaches and methods we are developing to study the genetic diversity within these two groups are different because we are dealing with distinct taxonomic levels (intra-classes *vs.* intrageneric) and cell sizes. Thus, picoeukaryotes diversity can be studied using fluorescently labeled class– (or lower taxonomic levels)– specific gene probes which hybridize with 18S rRNA molecules possessing the target sequences. Marked cells can then be detected by epifluorescence microscopy or flow cytometry. In contrast, for *Prochlorococcus*, this method is not as adequate due to the smallness of cells. *Prochlorococcus* intra-generic diversity must therefore be studied by alternative methods such as comparing gene sequences from different clones or from amplified DNA fragments from natural samples. The approach we are developing for *Prochlorococcus* is therefore similar to that used previously by others to study heterotrophic bacteria, but with a focus on photosynthetic genes, which have the advantage of being absent from heterotrophs.

Table I. – Characteristics of probes directed against taxa to which belong various picophytoplanktonic and small nanoplanktonic organisms.

Level	Probe name	Specificity	Target sequence (5' → 3')	Start position	Reference organism	Reference
Domain	Euk309R	Eukaryotes	AGGTCTGTGATGCCC			Lim *et al.* (1993)
Supra-class	CHLO01	Chlorophytes	CACCACCAGGCGTGGAGC	1152	*Chlamydomonas reinhardtii*	Simon *et al.* (1995)
	CHLO02	Chlorophytes	AAAGTTGGGGGCTCGAAG	973	*Chlamydomonas reinhardtii*	Simon *et al.* (submitted)
	NCHL01	Non-Chlorophytes	CACCACCAGGAGTGGAGC	1152	*Chlamydomonas reinhardtii*	Simon *et al.* (1995)
Class	PRYMN01	Prymnesiophyceae	AGCATTTGCCAGGGATGT	946	*Phaeocystis globosa*	Lange *et al.* (1996)
	PRYMN02	Prymnesiophyceae	GTCAGGGGCACTCGTATTCC	877	*Phaeocystis globosa*	Simon *et al.* (submitted)
	PELA01	Pelagophyceae	AGCGTCGAACAAGGACGT	957	*Pelagomonas calceolata*	Simon *et al.* (submitted)
	PELA02	Pelagophyceae	GATTGGGATTGATTGTTGC	1554	*Pelagomonas calceolata*	Simon *et al.* (submitted)
	CHRY01	Chrysophyceae	GACCTTGGTCTATTTTGT	809	*Ochromonas danica*	Simon unpublished
Genus	PHAEO01	*Phaeocystis*	ACGAGTCCACCTCGACCG	1488	*Phaeocystis globosa*	Lange *et al.* (1996)
	Micro/Manto01	*Mantoniella squamata* *Micromonas pusilla*	CGACCTCGTTCTGCGGTG	219	*Chlamydomonas reinhardtii*	Knauber *et al.* (1996)
	Micro/Manto02	*Mantoniella squamata* *Micromonas pusilla*	TCATACGCTACTCTTAGCGCAGTGACT	1330	*Chlamydomonas reinhardtii*	Knauber *et al.* (1996)
	Pycno	*Pseudoscourfieldia marina* *Pycnococcus provasolii*	ATCTCGACTTCGGAAGAGACG	178	*Chlamydomonas reinhardtii*	Knauber *et al.* (1996)
	CCMP1194	unidentified coccoid prasinophytes (CCMP* 1194, CCMP 1202 and CCMP 1407)	ACCAATCGCTTCGGCGTTTT	228	CCMP 1194	Knauber *et al.* (1996)

*Center for the Culture of Marine Phytoplankton, Bigelow Laboratory, MA, USA

II. DIVERSITY OF THE MARINE EUKARYOTIC PICOPHYTOPLANKTON

Tiny micro-algae forming the eukaryotic picophytoplankton are generally coccoid or flagellated cells with very few specific morphological features. They can hardly be discriminated, even at the Class level, by classical methods such as optical microscopy (Andersen *et al.* 1993, Potter *et al.* 1997). The accurate identification of newly isolated strains therefore often requires a combination of sophisticated techniques, such as electron microscopy, HPLC pigment analyses and sometimes 18S rRNA gene sequence analyses, which need much time and expertise. Consequently, the systematics of these micro-organisms is in constant evolution, with the frequent discovery of new species or taxa. For example, several species belonging to the Chrysophyceae have been moved into the newly described class of Pelagophyceae (Andersen *et al.* 1993). Nowadays, the characterization of taxonomic groups in complex natural assemblages remains problematic even using the sophisticated techniques evoked above and alternative methods are needed in order to circumvent these difficulties.

In situ hybridization with 18S rRNA oligonucleotide probes is one of the most promising techniques to study the diversity of this eukaryotic picoplankton. Relevant probes are chosen after examination of 18S rRNA gene sequence alignments and the identification of regions that are specific of a pre-determined taxonomic level. A short oligonucleotide (ca. 20 base pairs) which is complementary to this specific sequence is then designed, and coupled with a fluorescent molecule (generally fluorescein or rhodamine). This probe is then incubated with the cells to be identified (culture or natural population) after permeabilizing the cell wall. Cells which possess the target rRNA sequence become fluorescent and can be discriminated from the control either by epifluorescence microscopy or by flow cytometry (Fig. 1). Protocols are detailed elsewhere (Simon *et al.* 1995; Lange *et al.* 1996; Marie *et al.* 1997).

Probes targeted to algal groups ranging from divisions to species have been designed (Table I) and tested against cultures of pico- or nanophytoplankton by whole cell hybridization. Using appropriate hybridization conditions, fluorescent probes label their intended target specifically, i.e. their complementary sequence in rRNA molecules. A single nucleotide difference can be discriminated provided that stringent hybridization conditions are used (e.g. for CHLO and NCHLO probes).

This set of probes still needs to be expanded until there is at least one probe per major class and ideally per major genus or species of the picophytoplankton. As mentioned above, the fina-

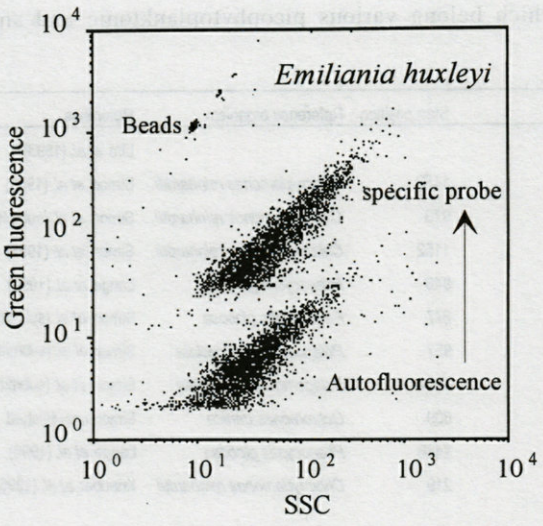


Fig. 1. – Flow cytometric analysis of a nanoplanktonic (*Emiliana huxleyi*) strain before and after hybridization with the CHRO01 probe labelled with fluorescein isothiocyanate (FITC).

lity of this approach is to study the diversity of this complex community in the field. In practice, when applying the *in situ* hybridization methods to natural samples of picoeukaryotes, several drawbacks have to be circumvented, including (1) rRNA content is a function of the status of cells so that cells growing slowly, as it may be the case in oligotrophic waters, have a significantly lower signal than rapidly dividing cells, (2) the loss of red chlorophyll fluorescence, resulting from the permeabilization necessary to allow the probe to enter the cell, makes it difficult to recognize populations in a complex assemblage by flow cytometry and (3) the different centrifugation steps often result in cell loss. Once these problems are solved or minimized by optimizing the different steps of the hybridization protocol (L. Guillou, unpublished), we will be able to tackle intriguing ecological questions. For example, is there a small number of ubiquitous species which dominate the biomass of the photosynthetic picoeukaryotic community in vast areas of the world ocean or numerous species with restricted environmental ranges? Also we will be able to study how given taxa are linked to specific environmental conditions.

III. DIVERSITY OF *PROCHLOROCOCCUS*

The reasons to study *Prochlorococcus* diversity are slightly different from those justifying the interest for picoeukaryotes. *Prochlorococcus* can easily be identified and counted by flow cytometry without the use of any specific marker, in contrast to eukaryotes (Chisholm *et al.* 1988; Vaulot *et al.* 1990). However, this genus is very ubiquitous since it proliferates in most oceans and seas from 45°N to 45°S. This raises the question of whether widely separated populations are genetically homogeneous. Moreover, in oligotrophic areas, cells of this genus can sustain growth and photosynthesis under a very wide range of irradiances from the surface (100% incident sun light) to depths of ca. 100-200 m receiving less than 0.1% of the incident light irradiance (Olson *et al.* 1990; Campbell and Vaulot 1993). Thus, one can wonder whether this remarkable ability may result from highly efficient adaptation mechanisms of the photosynthetic apparatus and/or of a large genetic diversity. The observation at certain depths of several *Prochlorococcus* populations distinguishable by their mean chlorophyll fluorescence, a parameter linked to the intracellular ratio of divinyl-chlorophyll (DV-Chl) *a* to *b* (Partensky *et al.* 1996), as well as by their different DNA contents (Campbell and Vaulot 1993), strongly suggest that the genus *Prochlorococcus* is in fact constituted by several genetically distinct populations (or "species"?).

With these hypotheses in mind, we initiated an international, collaborative work on the genetic diversity of this micro-organism in culture. The main aims of this work were to study the genetic diversity among isolates, to understand how this diversity may translate at the biochemical and physiological levels and to obtain the molecular tools necessary to study the diversity of natural populations (i.e. *Prochlorococcus*-specific gene sequences).

As a first step, restriction fragment length polymorphism (RFLP) patterns from strains isolated from different locations were compared (Scanlan *et al.* 1996). The technique consisted of extracting chromosomal DNA, digesting it with various restriction enzymes then probing the DNA fragments on a Southern blot with radio-labeled probes for photosynthetic genes. The probes used were heterologous fragments of *rbcL*, *rbcS*, *woxA* and *psbA* genes, encoding the large and the small subunits of the Rubisco, the 33 kDa extrinsic protein of photosystem II (PS II), and one of the reaction center proteins of PS II, respectively. Use of photosynthetic gene probes was necessary to avoid the risk of hybridizing DNA fragments from heterotrophic contaminants from the culture. This study revealed an extensive genetic variation among strains, which were grouped into two main clusters. Unexpectedly, the strains seem to cluster according to isolation depth (i.e. near surface vs. deep isolates) rather than to geographic origin (Scanlan *et al.* 1996). As we pointed out earlier, *in situ* observations suggest that different populations of *Prochlorococcus* characterized by different DV-Chl *a*/*b* ratios may coexist at given sites.

The population having a high DV-Chl *a/b* ratio dominates the upper layer while the one with a low ratio dominates the deeper layer. Thus isolates from different depths can in fact be differentiated by their respective pigment ratios.

The next step was therefore to characterize *Prochlorococcus* strains representative of two extreme pigment types. *P. marinus* SS120, isolated from 120 m in the Sargasso Sea has a DV-Chl *a/b* ratio lower than 1, while *Prochlorococcus* sp. MED4, isolated from surface waters on the Mediterranean Sea, has a ratio about ten times higher (Moore *et al.* 1995). Preliminary physiological studies showed that these strains also exhibit shifted irradiance optima for growth and photosynthesis (Partensky *et al.* 1993 ; Moore *et al.* 1995), which is consistent with the different depths from which they were isolated. Such a large difference in Chl *a/b* ratios implies differences in the content or structure of the light-harvesting complexes (or antennae), since most Chl *b* is concentrated in these complexes. A comparative biochemical study of antenna complexes confirmed this hypothesis (Partensky *et al.* 1997). The major Chl *a/b* complexes of SS120 are made of several, abundant apoproteins in the range 34-38 kDa while for MED4, there is only one major and less abundant antenna apoprotein of 32.5 kDa. Moreover, the relative concentration of these complexes varies more with growth irradiance in SS120 than MED4, suggesting that both the structure and the regulation of antenna complexes differ between these two strains (Partensky *et al.* 1997).

To go further in the comparison of these two *Prochlorococcus* types, a characterization of the antenna genes was initiated. The N-terminal sequence of the major antenna apoproteins from both strains were obtained. They were identical between the two *Prochlorococcus* strains and interestingly showed strong homology with a protein, CP 43' (Laudenbach and Straus 1988), found in abundance in iron-depleted cyanobacteria (Partensky and LaRoche 1994). Using these informations, primers were designed and the corresponding antenna gene (so-called *pcb*, for prochlorophyte chlorophyll *a/b*-protein) was amplified and sequenced in both strains (LaRoche *et al.* 1996). The percentage of identity between the antenna proteins of the two strains, as derived from gene sequences, is only 76%, which indicates a very large genetic distance. This molecular study also confirmed the homology of *Prochlorococcus* antenna with the cyanobacterial gene *isiA*, encoding CP 43', and provided new insights about the phylogeny of this micro-organism. Importantly, it confirmed its close relationship with Cyanobacteria, as previously suggested by sequence data obtained for the genes encoding the 16S rRNA gene (Urbach *et al.* 1992), a subunit of the RNA polymerase gene (*rpoC*; Palenik and Haselkorn, 1992) and the D1 protein of the reaction center of photosystem II (*psbA*; Hess *et al.* 1995).

The search for genes which could allow to discriminate the different pigment types of *Prochlorococcus* led to another important discovery. *P. marinus* SS120 was found to possess functional *cpeA* and *cpeB*-like genes, coding for the α and β subunits of a novel phycoerythrin (Hess *et al.* 1996). This phycobilin-binding protein is part of the phycobilisomes, supra-molecular complexes which play the role of antennae in cyanobacteria. The occurrence of low amounts of phycoerythrin in SS120 cells was shown by immuno-blotting with an heterologous antibody. This protein was also found to bind two types of chromophores, phycourobilin and phycoerythrobilin, similar to the ones found in marine *Synechococcus* cyanobacteria. Unexpectedly, no traces of phycoerythrin at the protein and gene levels were found in *Prochlorococcus* MED4 nor in several other strains isolated from near surface. These data obtained from cultures seem to be corroborated by flow cytometric data from the field, which show that deep *Prochlorococcus* have a significant orange fluorescence attributable to phycoerythrin, while near surface populations have none (Hess *et al.* 1996). The phycoerythrin genes could thus well constitute genetic markers specific of *Prochlorococcus marinus*, a species representative of deep populations, but not of other species.

Further sequencing work is still needed on additional *Prochlorococcus* isolates as well as on related organisms, such as marine *Synechococcus*, to know if *Prochlorococcus*-specific *pcb* primers and *P. marinus*-specific *cpeA/B* primers may be designed in order to amplify DNA from natural *Prochlorococcus* populations and to study their genetic diversity. Elucidation of the extent and role of genetic variability within this genus is essential to understand how environmental stress influences community structure and function. A preliminary study of the variability of natural "cyanobacterial" populations (i.e. including *Prochlorococcus*) from one station and one depth of the Sargasso Sea was recently achieved by amplifying, cloning and sequencing a RNA polymerase gene (Palenik 1994). However, the true extent of the genetic diversity within the genus *Prochlorococcus* in the field and the role of abiotic factors in maintaining this diversity remain poorly assessed.

IV. CONCLUSION

Although the applications of molecular biology to oceanography are still in their infancy, Falkowski and LaRoche (1991) predicted that they could

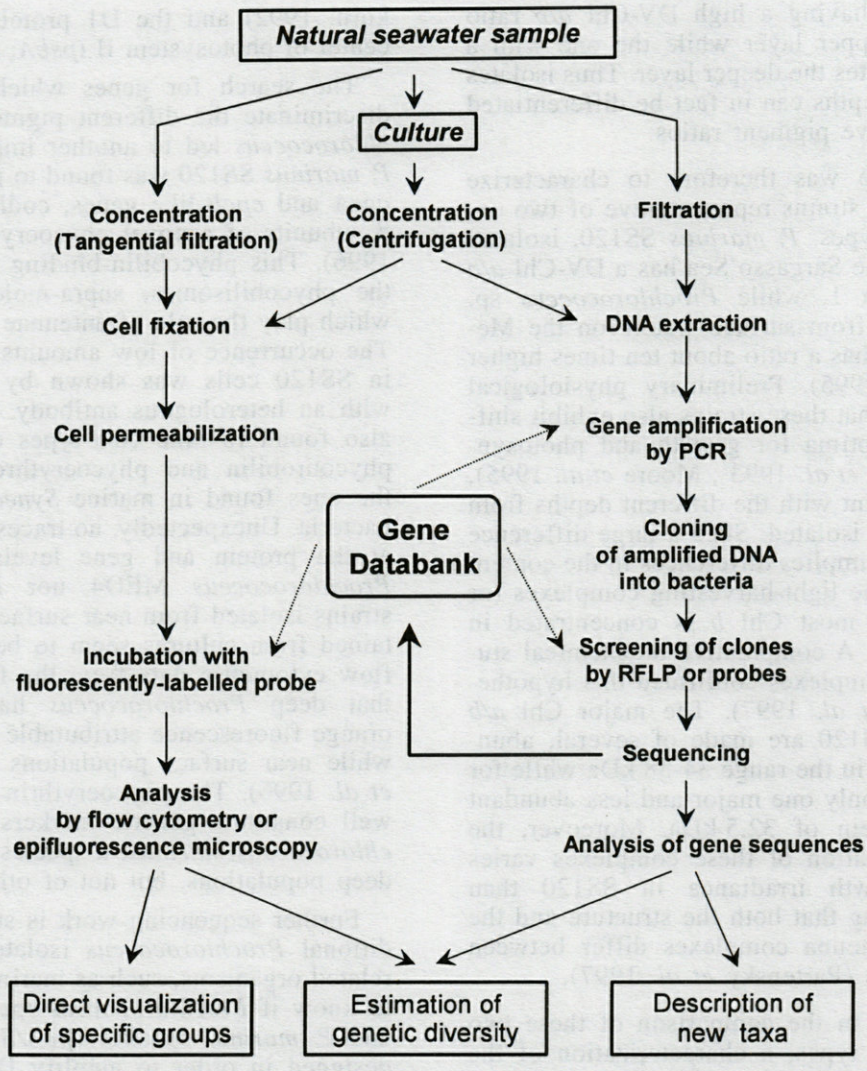


Fig. 2. – Flow chart of the main methods available to characterize natural samples or cultures of marine picophytoplankton. Dotted arrows indicate that new gene sequences may be used to further improve molecular probes or PCR amplification primers.

resolve a number of oceanographic questions, including microbial metabolism, photosynthesis regulation and limitation of phytoplankton growth by nutrients. To date however, most studies have focused on the genetic diversity and/or phylogenetic relationships within natural communities of micro-organisms. This is also the case with our study of picoeukaryotes, but our interest in *Prochlorococcus* largely exceeds the simple knowledge of the extent of its genetic diversity.

Figure 2 summarizes the two main methods that are available for characterizing marine picophytoplankton. As concerned the picoeukaryotes, the *in situ* hybridization method constitutes a very good tool for rapidly identifying newly isolated strains in culture. However, since current protocols are not optimized for all taxonomic groups, this application often requires a slight optimization of the method for new groups. Moreover, this and other drawbacks still prevent the straightforward use of this method for characterizing individual species or groups within complex natural assemblages of picoeukaryotes. Moreover, the majority of picoplanktonic cells are naked and possess a thin plasmic membrane. Because of their subsequent fragility, it is possible that many groups may escape detection. Therefore, beside improving current *in situ* hybridization methods to make them applicable to natural samples, it is clear that a good assessment of picoeukaryote diversity in the field will also require complementary analyses, such as the sequencing of clones obtained after amplification of 18S RNA genes from natural picoeukaryote populations (Fig. 2).

The study of the diversity within the *Prochlorococcus* genus is in a more prospective stage.

We are still trying to find photosynthetic genes which may constitute good markers to identify the different clades (or species) of *Prochlorococcus* with the aim of studying its genetic diversity in the field.

ACKNOWLEDGMENTS – This work was presented at the "Symposium on the Biodiversity in Dispersive Environment" held in Paris on 18-19 November 1996. It was supported by an 'Action Spécifique' funded the EC Program MAST III, the CNRS-Sciences de l'Univers, the French National Programme on Biodiversity and the ACC-SV7. Laure Guillou's PhD grant was funded by the Région Bretagne. We thank D. Marie for help with flow cytometry measurements.

REFERENCES

ANDERSEN R.A., SAUNDERS G.W., PASKIND M.P., J. SEXTON 1993. Ultrastructure and 18S rRNA gene sequence for *Pelagomonas calceolata* gen. and sp. nov. and the description of a new algal class, the Pelagophyceae *classis* nov. *J. Phycol.* **29** : 701-715.

CAMPBELL L., NOLLA H.A., D. VAULOT 1994. The importance of *Prochlorococcus* to community structure in the central North Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* **39** : 954-961.

CAMPBELL L. & D. VAULOT 1993. Photosynthetic picoplankton community structure in the subtropical North Pacific Ocean near Hawaii (station ALOHA). *Deep-Sea Res.* **40** : 2043-2060.

CHISHOLM S.W., OLSON R.J., ZETTLER E.R., WATERBURY J., GOERICKE R., N. WELSCHMEYER 1988. A novel free-living prochlorophyte occurs at high cell concentrations in the oceanic euphotic zone. *Nature* **334** : 340-343.

CHISHOLM S.W., FRANKEL S.L., GOERICKE R., OLSON R.J., PALENIK B., WATERBURY J.B., WEST-JOHNSRUD L., ZETTLER E.R. 1992. *Prochlorococcus marinus* nov. gen. nov. sp. : an oxyphototrophic marine prokaryote containing divinyl chlorophyll *a* and *b*. *Arch. Microbiol.* **157** : 297-300.

DELONG E.F. 1992. Archaea in coastal marine environments. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **89** : 5685-5689

DELONG E.F., WICKHAN G.S., PACE N.R. 1989. Phylogenetic stains : ribosomal RNA-based probes for the identification of single cells. *Science* **243** : 1360-1363.

DELONG E.F., WU K.Y., PRÉZELIN B.B., JOVINE R.V.M. 1994. High abundance of Archaea in antarctic marine picoplankton. *Nature* **371** : 695-697.

FALKOWSKI P.G., LAROCHE J. 1991. Molecular biology in studies of ocean processes. *Int. Rev. Cytol.* **128** : 261-303.

FUHRMAN J.A., McCALLUM K., DAVIS A.A. 1993. Phylogenetic diversity of subsurface marine microbial communities from the Atlantic and Pacific oceans. *Appl. Environ. Microbiol.* **59** : 1294-1302.

GIOVANNONI S.J., BRITSCHGI T.B., MOYER C.L., FIELD K.G. 1990. Genetic diversity in Sargasso Sea bacterioplankton. *Nature* **345** : 60-63.

HESS W.H., PARTENSKY F., VAN DER STAAY G.W.M., GARCIA FERNANDEZ J.M., BÖRNER T., VAULOT D. 1996. Coexistence of phycoerythrin and a chlorophyll *a/b* antenna in a marine prokaryote. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **93** : 11126-11130.

HESS W.R., WEIHE A., LOISEAUX-DE GOER S., PARTENSKY F., VAULOT D. 1995. Characterization of the single *psbA* gene of *Prochlorococcus marinus* CCMP 1375 (Prochlorophyta) *Plant Mol. Biol.* **27** : 1189-1196.

KIRSHTEIN J.D., ZEHR J.P., PAERL H.W. 1993. Determination of N_2 fixation potential in the marine environment : application of the polymerase chain reaction. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **95** : 305-309.

KNAUBER D.C., BERRY E.S., FAWLEY M.W. 1996. Ribosomal RNA-based oligonucleotide probes to identify marine green ultraphytoplankton. *J. Euk. Microbiol.* **43** : 89-94.

LANGE M., GUILLOU L., VAULOT D., SIMON N., AMANN R.I., LUDWIG W., MEDLIN L.K. 1996. Identification of the class Prymnesiophyceae and the genus *Phaeocystis* with ribosomal RNA-targeted nucleic acid probes detected by flow cytometry. *J. Phycol.* **32** : 858-868.

LAUDENBACH D.E., STRAUS N.A. 1988. Characterization of a cyanobacterial iron stress-induced gene similar to *psbC*. *J. Bacteriol.* **170** : 5018-5026.

LAROCHE J., VAN DER STAAY G.W.M., PARTENSKY F., DUCRET A., AEBERSOLD R., LI R., GOLDEN S.S., HILLER R.G., WRENCH P.M., LARKUM A.D., GREEN B. 1996. Independent evolution of the prochlorophyte and green plant chlorophyll *a/b* light-harvesting proteins *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **93** : 15444-15248.

LIM E.L., AMARAL L.A., CARON D.A., DELONG E.F. 1993. Application of rRNA-based probes for observing nanoplanktonic protists. *Appl. Environ. Microbiol.* **59** : 1647-1655.

MARIE D., SIMON N., GUILLOU L., PARTENSKY F., VAULOT D. 1997. Flow cytometry analysis of marine picoplankton. *In* Current Protocols in Cytometry. Edited by S. Demaggio : (in press).

MOORE L.R., GOERICKE R., CHISHOLM S.W. 1995. The comparative physiology of *Synechococcus* and *Prochlorococcus* isolated from the subtropical open ocean : Growth regulation by light and temperature. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **116** : 259-275.

OLSON R.J., ZETTLER E.R., ALTABET M.A., DUSENBERRY J.A., CHISHOLM S.W. 1990. Spatial and temporal distributions of prochlorophyte picoplankton in the North Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res.* **37** : 1033-1051.

PALENIK B. 1994. Cyanobacterial community structure as seen from RNA polymerase gene sequence analysis. *Appl. Environ. Microbiol.* **60** : 3212-3219.

PALENIK B., HASELKORN R. 1992. Multiple evolutionary origins of prochlorophytes within the cyanobacterial radiation. *Nature* **355** : 267-269.

PARTENSKY F., BLANCHOT J., LANTOINE F., NEVEUX J., MARIE D. 1996. Vertical structure of

picophytoplankton at different trophic sites of the subtropical northeastern Atlantic Ocean. *Deep Sea Res.* I **43** : 1191-1213.

PARTENSKY F., HOEPFFNER N., LI W.K.W., ULLOA O., VAULOT D. 1993. Photoacclimation of *Prochlorococcus* sp. (Prochlorophyta) strains isolated from the North Atlantic and the Mediterranean Sea. *Plant Physiol.* **101** : 295-296

PARTENSKY F., LAROCHE J. 1994. N-terminal sequence of the light-harvesting antenna of the marine prochlorophyte *Prochlococcus marinus* is similar to that of CP43', a pigment-protein complex induced during iron-depletion in *Synechococcus* cyanobacteria. Proceed. VIII Intern. Symp. on Phototrophic prokaryotes, Urbino, 10-15 Sept. 1995 : 39.

PARTENSKY F., LAROCHE J., WYMAN K., FALKOWSKI P.G. 1997. The divinyl-chlorophyll *a/b* complexes of two strains of the oxyphototrophic marine prokaryote *Prochlorococcus* – characterization and response to changes in growth irradiance. *Photosynth. Res.* **51** : 209-222.

POTTER D., LAJEUNESSE T.C., SAUNDERS D.W., ANDERSEN R.A. 1997. Convergent evolution masks extensive biodiversity among coccoid picoplankton. *Biodiv. Conserv.* **6** : 99-107.

SCANLAN D.J., HESS W.R., PARTENSKY F., SCANLAN J., VAULOT D. 1996. High degree of genetic variation in *Prochlorococcus* (Prochlorophyta) revealed by RFLP and RAPD analysis. *Eur. J. Phycol.* **31** : 1-9.

SIMON N., BARLOW R.G., MARIE D., PARTENSKY F., VAULOT D. 1994. Flow cytometric analysis of oceanic photosynthetic picoeucaryotes. *J. Phycol.* **30** : 922-935.

SIMON N., CAMPBELL L., NOLLA H., VAULOT D., MEDLIN L. Oligonucleotide probes for the identification of three algal groups by fluorescent whole-cell hybridization. *Aqu. Microb. Ecol.* (submitted).

SIMON N., LEBOT N., MARIE D., PARTENSKY F., VAULOT D. 1995. Fluorescent *in situ* hybridization with rRNA-targeted oligonucleotide probes for identifying small sized phytoplankton by flow cytometry. *Appl. Env. Microbiol.*, **61** : 2506-2513.

URBACH E., ROBERTSON D.L., CHISHOLM S.W. 1992. Multiple evolutionary origins of prochlorophytes within the cyanobacterial radiation. *Nature* **355** : 267-269.

VAULOT D., PARTENSKY F., NEVEUX J., MANTOURA R.F.C., LLEWELLYN C. 1990. Winter presence of prochlorophytes in surface waters of the northwestern Mediterranean Sea. *Limnol. Oceanogr.* **35** : 1156-1164.

Reçu le 7 mars 1997; received March 7, 1997
Accepté le 8 avril 1997; accepted April 8, 1997

VIE MILIEU, 1997, 47 (4) : 375-380

NEW PERSPECTIVES IN BIOGEOGRAPHY OF CORAL REEF FISH IN THE PACIFIC USING PHYLOGEOGRAPHY AND POPULATION GENETICS APPROACHES

S. PLANES*, R. GALZIN

Ecole Pratique des Hautes Etudes, URA CNRS 1453,
Laboratoire d'Ichtyoécologie Tropicale et Méditerranéenne,
Université de Perpignan, 66860 Perpignan Cedex, France

BIOGEOGRAPHY
DIVERSITY
SPECIATION
POPULATION GENETIC
CORAL REEF FISH
INDO-PACIFIC

ABSTRACT. – The Indo-Pacific area has been recognised as the most diverse biogeographic area among marine ecosystems. This diversity shows gradient with higher diversity in the Indonesia-Philippines area and decrease of species richness going East in the Pacific islands. Three major theories (center of origins, center of accumulation, and center of overlap) have proposed mechanisms that lead to higher diversity in the Indonesian-Philippines area. Up to now, classic biogeography based on species richness is unable to distinguish the most likely model among the three. We investigate genetic approach as a new tool that could give evolutionary perspective in biogeography. The rationale of such an approach is that genetic diversity has been found to be correlated to species richness. First results on coral reef fishes, revealed a hierarchy of the factors affecting the genetic diversity and consequently the species richness.

BIOGÉOGRAPHIE
DIVERSITÉ
SPÉCIATION
GÉNÉTIQUE DES POPULATIONS
POISSONS DES RÉCIFS CORALLIENS
INDO-PACIFIQUE

RÉSUMÉ. – La province biogéographique Indo-Pacifique est certainement l'écosystème marin le plus diversifié. Cependant, cette diversité n'est pas homogène; très forte dans la région Indonésie-Philippines, elle diminue plus on s'éloigne en direction des îles situées à l'Est. Trois théories ont été proposées pour expliquer la forte diversité de la région Indonésie-Philippines : centre de dispersion, centre de convergence et centre de recouvrement. Les recherches en biogéographie, uniquement basées sur l'étude de la richesse spécifique, ont été incapables jusqu'à présent de distinguer la plus vraisemblable de ces trois théories. Nous pensons qu'une analyse génétique pourrait fournir les réponses souhaitées, en terme d'évolution. Les fondements d'une telle approche reposent sur le fait que la diversité génétique peut être corrélée à la richesse spécifique. Les premiers résultats obtenus sur les Poissons des récifs coralliens semblent hierarchiser les facteurs affectant la diversité génétique et, par cela même, la richesse spécifique.

INDO-PACIFIC BIOGEOGRAPHY

The Indo-Pacific area contains thousands of marine species which make of this ecosystem one of the most diverse among marine habitats. Such a high diversity is not uniformly distributed over the Pacific plate but shows gradient of species richness that extends from the highly diverse center of the Indonesian-Philippines area to the surrounding archipelagos laying East (Briggs, 1974). Reasons for the present-day distribution are complex and are the subject of fascinating studies, much of which are fairly recent and ongoing.

Among the several hypotheses that have been proposed to explain biogeographic patterns in the Pacific Ocean (see review in Rosen 1988), three major theories (center of origins, center of accumulation, and center of overlap) can be distinguished (Palumbi 1996). Basically, they proposed mechanisms that lead to a high diversity in the Indonesian-Phillipines area (Fig. 1). The center of origins theory suggests that the Indonesian-Phillipines area is the place were speciation takes place and that new species diffuse to peripheral habitats such as Pacific archipelagos (Ekman 1953). As an opposite view, it has been proposed that speciation has more chance to occur in isolated peripheral archipelagos and new species would be transported to the Indonesian-Phillipines area via prevailing currents (Ladd 1960). In this case the Indonesian-Phillipines area can be viewed as a center of accumulation, consequence of migrations of new species from peripheral archipelagos. Fi-

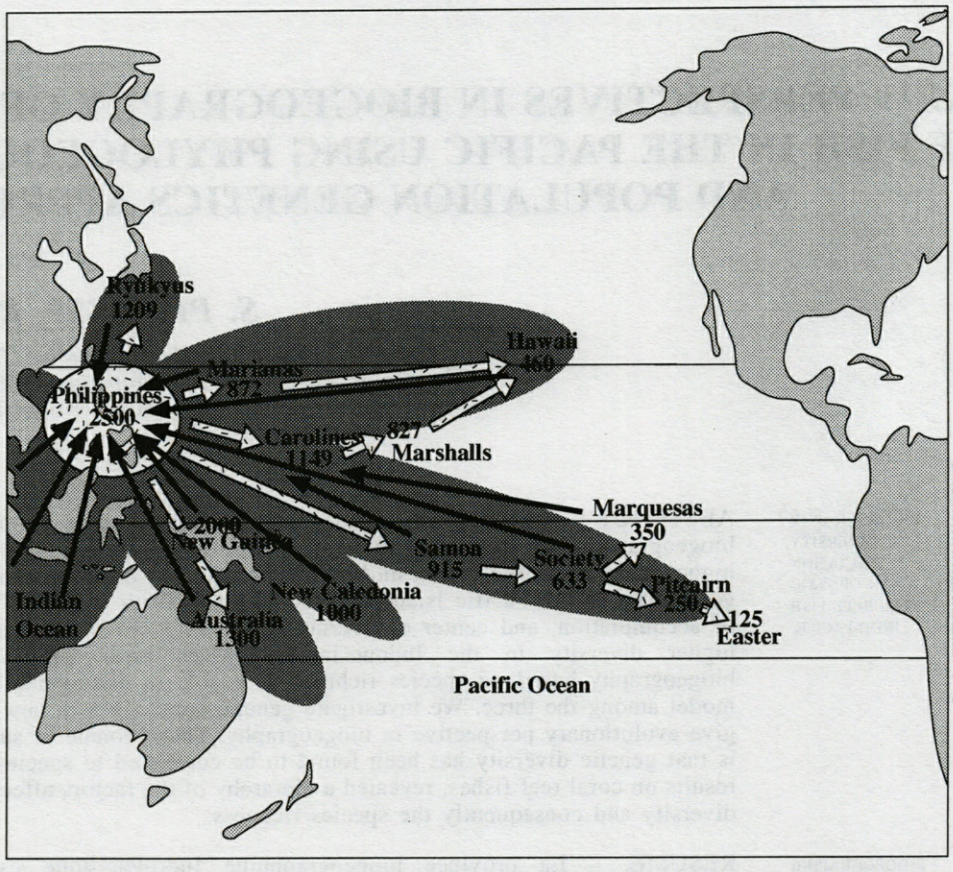


Fig. 1. – Map of the Pacific Ocean area indicating species richness of shorefish. The three major theories proposed to explain the species distribution and more specially the high diversity in the Indonesia-Philippines area are also represented : center of origins with white arrows, center of accumulation with black arrows, and center of overlap with grey ellipses.

nally, the third theory describes a center of overlap where the high diversity of the Indonesian-Phillipines area corresponds to a cross-road of several biogeographic provinces. These biogeographic provinces could result from past geological events or present environmental conditions and overlap in the Indonesian-Phillipines area where they create high species diversity. Many studies on corals, sea-grasses, molluscs and fishes (Salvat 1971; Springer 1982; Vermeij 1987; Rosen 1988; Kay 1990; Wallace *et al.* 1989; Jokiel and Martinelli 1992; Mukai 1992; Pandolfi 1992; Stoddart 1992; Veron 1995) have investigated species distribution and support one or the other of the theory. However, up to now, it appears that there is no consensus on which model may be more generally suitable.

INTEREST OF THE POPULATION GENETICS APPROACH

Population genetics can contribute in this debate, in the sense that using intra-specific markers, such as allozymes, gives a new opportunity to distinguish diversity of different islands and/or archipelagos. Up to recent years biogeographic surveys were restricted to compare the number of species or taxa between areas. The population genetics approach gives a new view in biogeographic research because it reveals the structure of genetic variability of marine species. Allelic variation within a species can be used to track patterns of migration. Concordance of species-level and allele-level biogeography have already been demonstrated in some places in the sense that processes determining species distribution are similar to those controling gene flows (Avise 1994). Consequently, patterns of gene flow, computed from allelic variations within a species, can contribute to explain the origin of species in an evolutionary perspective. In addition, the analysis of genetic markers can help : (1) to distinguish sibling species (Knowlton, 1993) and to provid new data on species diversity; (2) to determine divergence time between species or populations once appropriate calibration is made (Martin *et al.* 1992); (3) and finally to calibrate relationships between species (phylogenies) and to identify derived species.

Such approaches were already developed for giant clam using allozymes (Benzie 1994) and for sea urchin using mitochondrial DNA (Palumbi 1996). Both surveys showed differentiation between populations despite the dispersal capacities inferred from the pelagic larval phase of both species. The giant clam study showed that gene flows were favoured along latitudinal gradient in the Indo-West Pacific. In fact, populations appeared genetically homogeneous within similar latitudes while major differences occurred between samples located on different latitudes. Such a pattern is opposite to diversity clines in the entire fauna which show a decreasing gradient going East along the same latitudes. Research on sea urchin revealed a pattern opposite to giant clams one. Clines of mtDNA variation within species were similar to the total species diversity ones. However, these results are both based on the analysis of single species, while a multi-species analysis would be necessary to average variation in genetic patterns between species.

INDO-PACIFIC CORAL REEF FISHES MODEL

The Indo-Pacific region, which strechs from the Red Sea to the Polynesian Islands, contains the world's largest shorefish fauna estimated at over 4 000 species (Springer 1982; Myers 1989). As we mentioned previously, the distribution of species richness shows higher diversity in the Indonesian-Phillipines area which decreases further East, in the Pacific islands (Fig. 1). According to species lists, we can observe four major steps in terms of diversity : (1) about 2 500 species in the Indonesian-Phillipines waters; (2) around 1 000 to 1 300 species in Micronesica and Australia; (3) about 600 further East in the Hawaiian and Polynesian island and (4) finally only 200 remain in isolated island such as Pitcairn, Eastern of Johnston islands.

Most coral reef fishes have a pelagic larval stage, resulting in a life history with two distinct phases. Pelagic and benthic stages differ in almost all characteristics from morphology to size, habitat, food and behaviour. Although a few types of larvae complete their pelagic stage in the immediate vicinity of their natal reef, the large majority apparently moves some distance away from the reef to more open water (Leis, 1991). The common idea is that planktonic larvae are dispersed from their spawning sites. This transport is fundamental in maintaining the integrity of species and avoiding speciation that could result from isolation. Evidence to support this broad hypothesis initially came from surveys of marine invertebrates : species with planktonic larvae are reported to be more widely distributed (Shuto 1974; Scheltema and Williams 1983), to have genetically more homogeneous populations (Scheltema 1977) and to persist longer in the fossil records (Hansen 1978; Scheltema 1978). Similarly, it has been hypothesised that species with long larval planktonic stage will tend to have larger distribution than species with shorter ones (Thorson 1961; Scheltema and Williams 1983). Data on fish fauna are far less extensive, only a few studies were devoted to the duration and the distribution of planktonic larvae and results have suggested similar hypothesis (Rosenblatt *et al.* 1972; Leis, 1984; Avise *et al.* 1987; Waples and Rosenblatt 1987). Such initial surveys were limited to the analysis of the relationship between planktonic duration and population structure because of the difficulty of measuring the duration of the planktonic larval stage which was estimated by rearing larvae to metamorphosis. Recent progress in using otoliths to estimate larval stage duration in counting daily rings up to the "settlement mark" give more reliable data to address the relationship between planktonic duration and population structure (Victor 1986). Up to now, studies developed on coral reef fish fauna of the Indo-Pacific (Thresher and Brothers 1985; Brothers and Thresher 1985; Thresher *et al.* 1989) did not show any correlation between either the size of distribution and larval distribution, or between the mean planktonic duration of a genus and either species richness or degree of endemism in that genus. The only significant result indicated that species with mean planktonic stages longer than 45 days were almost invariably broadly distributed across the Pacific, whereas those with shorter planktonic stages varied in the extent of their distributions (Brothers and Thresher 1985). However, Thresher *et al.* (1989) investigating Pomacentridae family did not find any correlation with planktonic larval duration.

EXAMPLES OF POPULATION GENETICS APPROACH ON CORAL REEF FISH

Up to now there is no general survey of coral reef fish realised over the Pacific and all genetic analyses are restricted to regional scales such as the Great Barrier Reef, Polynesian archipelagos, Hawaiian archipelago, etc. In reef fishes of the Pacific, results of genetic surveys ranged from panmixia (genetically homogeneous populations) within an archipelago (Shaklee 1984; Shaklee and Somollow 1984, Planes *et al.* 1993) to regional (Bell *et al.* 1982; Planes 1993; Doherty *et al.* 1995; Lacson and Clark 1995) and local (Planes 1993; Doherty *et al.* 1994; Johnson *et al.* 1993) differentiations. We will present three examples

and their interpretations in terms of mechanism to explain the observed population structures.

One of the largest study concerned the genetic structure of *Acanthurus triostegus* (Planes 1993) and *Dascyllus aruanus* (Planes *et al.* 1993) within French Polynesia. Each species showed a different genetic structure. *D. aruanus* populations appeared homogeneous overall the Polynesia while *A. triostegus* populations were highly structured with large genetic differences between islands. The genetic structure of populations of *A. triostegus* was directly linked with the major oceanic currents within the area and led authors to propose a "patchy population" model – a atypical metapopulation model – (Planes *et al.* 1996). Comparison of results obtained on *D. aruanus* and *A. triostegus* did not fit with the idea that species with long pelagic larval stages exhibit larger dispersals and consequently show higher gene flows between populations. In fact, *D. aruanus* larvae spend about 25 days in the ocean when *A. triostegus* ones stay about 60 days. Authors proposed that this contradiction was due to historical factors. During the last glaciation that occurred 10 to 8 thousand years B.P. the sea-levels was 120 meters under present sea-level and lagoons of classic Darwinian atolls that are of 50 to 70 meter deep at the maximum were completely dry. Because *D. aruanus* inhabits only lagoons, and such habitats were not available in French Polynesia during the last glaciation, we proposed that at that time the species was absent from the area and that the actual population is a result of a unique and recent recolonisation. Consequently there is not enough time for the appearance of genetic structures as a result of genetic drift. *A. triostegus* is more ubiquist and inhabits lagoons as well as oceanic slope. Because this fish could be maintained on oceanic slope, *A. triostegus* populations would be older and showing longer evolution with genetic differentiation due to long term genetic drift. This study suggested that oceanic currents as well as historical events affect the population structures between oceanic islands. In these interpretations, historical factors played a more crucial role than pelagic larval duration.

Doherty *et al.* (1995) selected seven species of coral reef fish, to provide a range of pelagic larval duration from 0-55 days, for genetic comparison between two regions of the Great Barrier Reef separated by 1 000 km. Only one species, an anemone fish, did not show significant heterogeneity among reefs within regions indicating chaotic genetic patchiness at local scales, probably arising from recruitment. After pooling regional variation, all but two species also showed significant regional differences. The two exceptions were a lutjanid and a surgeonfish, which had the longest pelagic larval durations. The logarithm of genetic differentiation between regions was correlated with pelagic larval duration by an inverse linear relationship that explained 85% of the variance among species. On this basis, it was estimated that larval periods longer than one month should result in enough gene flow to homogenize fish populations over half of the Great Barrier Reef. Comparisons with invertebrates taxa sampled over the same sites show that fish populations are more differentiated for a given pelagic larval duration. Such a differene between invertebrate and fish suggests that fish larvae may use their greater mobility to resist to dispersal using either their swimming abilities or favorable currents to limit dispersal. This study clearly demonstrates that within the fishes taxa the pelagic larval duration is a predominant factor explaining larval dispersal and colonisation. At the same time, Doherty *et al.* (1995) compared populations of the Great Barrier Reef with an outgroup (Chesterfield reefs) and confirmed the genetic homogeneity of mainland population but demonstrated that the relationship between pelagic larval duration and genetic differentiation does not apply to island systems. In the Great Barrier Reef, which represent a continuous reef matrix, the pelagic larval duration comes out as the major factor explaining the population structure. The Great Barrier Reef also was affected by sea-level variations but because it makes a geomorphological unit, the evolutions of different species were parallel and in that situation, the biology of each species the key factor of population structures. Evidence that historical events are predominant to biological ones can be found in the population structures observed in the Capricorn and Bunker reefs (located at the extreme south of the Great Barrier Reef where reefs are at their actual limit of extention). They show large genetic differences when compared to populations of the central Great Barrier Reef (Doherty *et al.* 1994)

Finally, population genetic structure of *Stegastes nigricans, Epinephelus merra* and *Acanthurus triostegus* was investigated throughout New Caledonia (Planes *et al.* in press). Each species was sampled in three sites all around the lagoon of New Caledonia. Analysis of genetic differentiation between sites showed inconsistent results between species, with limited gene flow in two species (*Acanthurus triostegus* and *Stegastes nigricans*) and homogeneity in one species (*Epinephelus merra*). Survey of hydrological and climatic data from the lagoon which surrounds New Caledonia suggests that the eastern and western sides of the lagoon could be isolated because they lie in water masses of different origin and this may explain the genetic differentiation found at local scale. Homogeneity in *Epinephelus merra* populations is possibly related to its low genetic diversity and the reproductive behaviour of members of this family.

CONCLUSIONS

Considering the three examples described previously, we can divide factors affecting genetic structure of coral reef population in the Pacific ocean into three majors groups. (1) Functional factors which are related to the ecology and the biology of each species. This includes parameters such as, reproduction behaviour or pelagic larval duration. (2) Historical factors such as colonisation or extinction consequent to sea-level variation, which will modify directly the population structure. (3) Physical factors including the effect of oceanic currents and/or the geomorphological structure of the reef. We have shown that the patterns observed along the Great Barrier Reef are not similar to those found around isolated island systems. In that case the genetic structures seem to fit an unusual metapopulation model where currents appear as the determining factors. The three major factors acting on the genetic structures are not equivalent : historical factors seem predominant to the other ones. Phylogeography and population genetics will in the future provide data to ascertain such a hierarchy and its biological consequences.

ACKNOWLEDGMENTS – This dicussion was initiated by the Marine Biodiversity Programm and we wish to thank F. Bonhomme, J. Benzie, P. Borsa, P. Doherty, R. Robertson, P. Sale for extended discussions on biogeography and the role of pelagic larval stage. This work is part of the Marine Biodiversity Programm and the French National Programm on Coral Reefs.

LITERATURE CITED

AVISE J.C. 1994. Molecular markers, natural history and evolution. Chapman and Hall, New York.

AVISE J.C., ARNOLD J., BALL R.M.JR., BERMINGHAM E., LAMB T., NEIGEL J.E., REEB C.A., SAUNDERS N.C., 1987. Intraspecific phylogeography : the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **18** : 489-522.

BELL L.J., MOYER J.T., NUMACHI K. 1982. Morphological and genetic variation in Japanese populations of the Anemone fish *Amphiprion clarkii*. *Mar. Biol.* **72** : 99-108.

BENZIE J.A.H. 1994. Patterns of gene flow in the Great Barrier Reef and the Coral Sea. *In* Genetics and Evolution of Aquatic Organisms. Edited by A.R. Beaumont, Chapman & Hall, London, England : 67-79.

BRIGGS J.C. 1974. Marine Zoogeography, McGraw-Hill, New York.

BROTHERS E.B., THRESHER R.E. 1985. Pelagic duration, dispersal and the distribution of Indo-Pacific coral reef fishes. *In* NOAA symposium series on undersea research 3. The ecology of deep and shallow reefs. Edited by M.L. Reaka, United States Department of Commerce, Washington D.C., USA : 53-69.

DOHERTY P.J., MATHER P., PLANES S. 1994. *Acanthochromis polyacanthus*, a fish lacking larval dispersal, has genetically differentiated populations at local and regional scales on the Great Barrier Reef. *Mar. Biol.* **121** : 11-21.

DOHERTY P.J., PLANES S., MATHER P. 1995. Gene flow and larval duration in seven species of fish from the Great Barrier Reef. *Ecology* **76** : 2373-2391.

EKMAN S. 1953. Zoogeography of the Sea. Sidgwick and Jackson, London.

HANSEN T.A. 1978. Larval dispersal and species longevity in Lower Tertiary gasteropods. *Science* **199** : 885-886.

JOKIEL P., MARTINELLI F.J. 1992. The vortex model of coral reef biogeography. *J. Biogeog.* **19** : 449-458.

JOHNSON M.S., HEBBERT D.R., MORAN M.J. 1993. Genetic analysis of population of north-western Australian fish species. *Austr. J. Mar. Freshwater Res.* **44** : 673-685.

KAY E.A. 1990. Cypraeidae of the Indo-Pacific : Cenozoic fossil history and biogeography. *Bul. Mar. Sci.* **47** : 23-43.

KNOWLTON N. 1993. Sibling species in the sea. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **24** : 189-216.

LACSON J.M., CLARK S. 1995. Genetic divergence of Maldivian and Micronesian demes of the damselfishes *Stegates nigricans*, *Chrysiptera biocellata*, *C. glauca* and *C. leucopoma* (Pomacentridae). *Mar. Biol.* **121** : 585-590.

LADD H.S. 1960. Origin of the Pacific island molluscan fauna. *Am. J. Sci.* **258** : 137-150.

LEIS J.M. 1984. Larval fish dispersal and the East Pacific Barrier. *Océanogr. Trop.* **19** : 181-192.

LEIS J.M. 1991. The pelagic stage of reef fishes : The larval biology of coral reef fishes. *In* The ecology of fishes on coral reefs, Edited by P.F. Sale, Academic Press Inc, 183-227.

MARTIN A.P., NAYLOR G.J.P., PALUMBI S.R., 1992. Rate of mitochondrial DNA evolution in sharks are slow compared to mammals. *Nature* **357** : 153-155.

MUKAI H. 1992. Biogeography of the tropical seagrasses in the western Pacific. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* **44** : 1-17.

MYERS R.F. 1989. Micronesian Reef Fishes. Coral Graphics ed. Guam, USA.

PALUMBI S.R. 1996. What can molecular genetics contribute to marine biogeography ? An urchin's tale. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **203** : 75-92.

PANDOLFI J.M. 1992. Successive isolation rather than evolutionary centers for the origination of the Indo-Pacific reef corals. *J. Biogeogr.* **19** : 593-609.

PLANES S. 1993. Genetic differentiation in relation to restricted larval dispersal of the convict surgeon fish *Acanthurus triostegus* in French Polynesia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **98** : 237-246.

PLANES S., BONHOMME F., GALZIN R. 1996. A genetic metapopulation model for reef fishes in oceanic islands : the case of the surgeonfish, *Acanthurus triostegus. J. Evol. Biol.* **9** : 103-117.

PLANES S., GALZIN R., BONHOMME F. 1993. Genetic structure of *Dascyllus aruanus* populations in French Polynesia. *Mar. Biol.* **117** : 665-674.

PLANES S., PARRONI M., CHAUVET C. Evidence of limited gene flow in three coral reef fish species in the lagoon of New Caledonia. *Mar. Biol.* (in press).

ROSEN B.R. 1988. Progress, problems and patterns in the biogeography of reef corals and other tropical marine organisms. *Helg. Meer.* **42** : 269-301.

ROSENBLATT R.H., MCCOSKER J.E., RUBINOFF I. 1972. Inod-West Pacific fishes from the Gulf of Chiriqui, Panama. *Nat Hist. Mus. L.A. County Cont. Sci.* **234** : 1-18.

SALVAT B. 1971. Biogéographie malacologique de la Polynésie à la lumière des récentes recherches sur l'histoire géologique des îles hautes et des atolls de cette région. *Atti. Soc. It. Sc. Nat. Mus. Civ. St. Nat. Milano* **112** : 330-334.

SCHELTEMA R.S. 1977. Dispersal of marine invertebrate organisms : paleobiogeography and biogeographic implication. *In* Concepts and methods of biostratigraphy, Edited by E.G. Kauffman and J.E. Hazels, Dowen, Hutchison and Ross, Strousburg, Pennsylvania : 72-108.

SCHELTEMA R.S. 1978. On the relationship between dispersal of pelagic larvae and the evolution of marine prosobranch gasteropods. *In* Marine organisms – genetics, ecology and evolution. Edited by B. Battaglia and J.A. Beardmore : 303-322.

SCHELTEMA R.S., WILLIAMS I.P. 1983. Long-distance dispersal of planktonic larvae and the biogeography and evolution of some polynesian and western pacific mollusk. *Bul. Mar. Sci.* **33** : 545-565.

SHAKLEE J.B. 1984. Genetic variation and population structure in the damsel fish, *Stegastes fasciolatus,* throughout the Hawaiian archipelago. *Copeia* **1984** : 629-640.

SHAKLEE J.B., SAMOLLOW P.B. 1984. Genetic variation and population structure in a deep water snapper, *Pristipomoides filamentosus,* in the Hawaiian archipelago. *Fish. Bull.* **82** : 703-713.

SHUTO T. 1974. Larval ecology of prosobranch gasteropods and its bearing on biogeography and paleontology. *Lethaia* **7** : 239-256.

SPRINGER V.G. 1982. Pacific plate Biogeography, with Special Reference to Shorefishes, Smithsonian Contribution to Zoology, Washington DC.

STODDART D.R. 1992. Biogeography of the Tropical Pacific. *Pacific Sci.* **46** : 276-293.

THORSON G. 1961. Length of larval life in marine bottom invertebrates as related to larval transport by ocean currents. *Am. Assoc. Adv. Sci. Publ.* **67** : 455-474.

THRESHER R.E., BROTHERS E.B. 1985. Reproductive ecology and biogeography of Indo-West Pacific angelfishes (Pisces : Pomacanthidae). *Evolution* **39** : 878-887.

THRESHE R.E., COLIN P.L., BELL L.J. 1989. Planktonic duration, distribution and population structure of western and central Pacific damselfishes (Pomacentridae). *Copeia* **1989** : 420-434.

VERMEIJ G. 1987. The dispersal barrier in the tropical Pacific : implications for molluscan speciation and extinction. *Evolution* **41** : 1046-1058.

VERON J.E.N. 1995. Corals in space and time. The biogeography and evolution of the Scleractinia. University of New South Wales Press, Sydney.

VICTOR B.C. 1986. Duration of the planktonic larval stage of one hundred species of Pacific and Atlantic wrasses (family Labridae). *Mar. Biol.* **90** : 317-326.

WALLACE C.C., PANDOLFI J.M., ROSS R., CRONIN T.M. 1989. Indo-Pacific coral biogeography : a case study from the *Acropora selago* group. *Austr. Syst. Bot. – Austr. Biogeogr.* **4** : 199-210.

WAPLES R.S., ROSENBLATT R.H. 1987. Patterns of larval drift in southernCalifornia marien shore fishes inferred from allozyme data. *Fish. Bull.* **85** : 1-11.

Reçu le 19 février 1997; received February 19, 1997
Accepté le 5 août 1997; accepted August 5, 1997

VIE MILIEU, 1997, 47 (4) : 381-387

WHY THE DIFFERENCE IN SPECIES NUMBERS OF COASTAL ECHINOIDS IN TWO TROPHIC GROUPS AT TERRE ADELIE (ANTARCTICA) : FUNCTIONAL OR HISTORICAL DIVERSITY ?

E. POULIN, J.-P. FÉRAL

Observatoire Océanologique de Banyuls, URA CNRS 2156, BP 44, 66651 Banyuls-sur-Mer cedex, France
(poulin@arago.obs-banyuls.fr, feral@arago.obs-banyuls.fr)

ECHINOID
ABATUS STERECHINUS
ANTARCTICA
FUNCTIONAL BIODIVERSITY
HISTORICAL BIODIVERSITY
BROODING
EVOLUTION

ABSTRACT. – The coastal echinoids found at Terre Adélie belong to two trophic groups. Herbivores are represented by the regular sea urchin, *Sterechinus neumayeri*, and deposit-feeders by three sympatric brooding species of *Abatus*. The coexistence of the latter is viewed in relation to long-term evolution of the clade, especially to brood protection, on the background of the tectonic and climatic history of the Antarctic continent.

OURSINS
ABATUS STERECHINUS
ANTARCTIQUE
BIODIVERSITE FONCTIONNELLE
BIODIVERSITE HISTORIQUE
INCUBATION
EVOLUTION

RÉSUMÉ. – Les oursins côtiers de Terre Adélie appartiennent à deux groupes trophiques. Les herbivores sont représentés par l'oursin régulier, *Sterechinus neumayeri*, les détritivores par trois espèces incubantes sympatriques du genre *Abatus*. La coexistence de ces dernières semble surtout liée à l'évolution à long terme du clade en relation avec le phénomène d'incubation et avec l'histoire tectonique et climatique du continent Antarctique.

The echinoids of Terre Adélie are the major coastal representatives of two different trophic groups, the herbivores and the deposit-feeders. *Sterechinus neumayeri* (Fig. 1A), an abundant regular echinoid which lives mainly on rock substrates, belongs to the first group. It grazes on diatoms and macro-algae but occasionally also on detritus and/or seal faeces (Pearse & Giese 1966). The second group includes several species of irregular echinoids of the genus *Abatus,* namely *A. ingens, A. shackletoni* and *A. nimrodi,* which remain partly or completely burrowed in muddy sediments (Fig. 1B). Two or even three species of *Abatus* are frequently found in sympatry. The simultaneous presence of these species of deposit-feeding echinoids allows one to envisage the following hypotheses :

1) The nature of the sediment offers the possibility of a differential use of the trophic resources by the various species.

2) The three deposit-feeding species illustrate the concept of functional analogues (Lawton & Brown 1993).

In this second hypothesis, the presence of these species would not be related to the functioning of the ecosystem, but would reflect the origin of echinoid diversity within Antarctica in relation to their mode of development. Indeed, in contrast to *Sterechinus neumayeri* which develops by means of a planktotrophic larva (pelagic, free and exotrophic), all the species of the genus *Abatus* are brood protecting (benthic, protected and endotrophic development).

In 1876, Thomson noticed the prevalence of non-pelagic development in benthic marine invertebrates of the Antarctic Ocean. Many studies provided support for this assumption, which became definitively established by the work of Thorson in 1950 and hence was named "Thorson's rule" by Mileikovsky (1971). It states that the frequency of pelagic development decreases from inter-tropical areas to higher latitudes, where the protected and/or benthic development prevails. For a long time unquestioned, "Thorson's rule" is seriously called in question today (Berkman *et al.* 1991; Pearse *et al.* 1991; Clarke 1992; Hain & Arnaud 1992; Pearse 1994; Féral *et al.* 1994, Pearse & Bosch 1994). Nonetheless many groups indeed show a high proportion of species with non-pelagic development in the Antarctic and sub-Antarctic zones. This is particularly true with echinoids. Among the 79 species of Antarctic and sub-Antarctic echinoids, which belong to 10 fa-

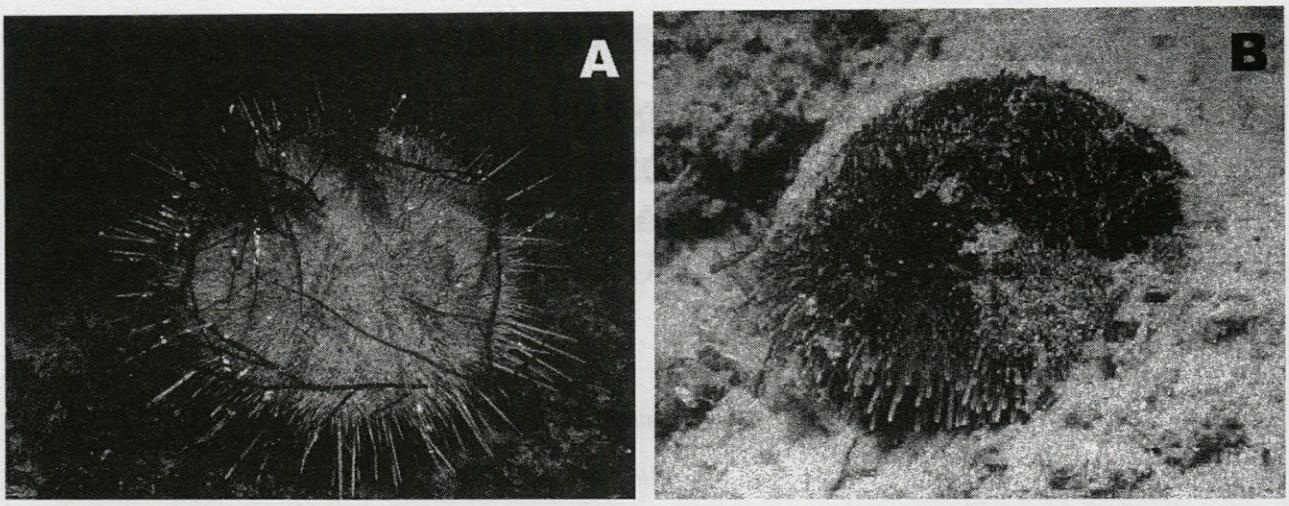


Fig. 1. – A, *Sterechinus neumayeri*, Terre Adélie, Ilot Sainte-Blanche, 20 m depth, diameter of test : 3 cm. B, *Abatus nimrodi*, Terre Adélie, Ilot Midwinter, 24 m depth, length : 4.5 cm, [photos by P. Laboute].

milies, 56 % brood their young, 34 % have planktotrophic larvae; for 10 % the developmental mode is unknown. In the coastal waters, which are most subjected to climatic variations, there are only 3 families of echinoids and the proportions of brooding species reaches 72 % (Poulin 1996).

For more than one century, scientists tried to explain the prevalence of such a development in the Antarctic Ocean and arrived at various assumptions on the significance of this phenomenon (Östergren 1912; Thorson 1950). In the majority of the cases, incubation was regarded as an adaptation to the Antarctic environmental conditions. This assumption was based on two ideas :

1, non-pelagic development evolved from the planktotrophy (Strathmann 1974, 1978; Hendler 1982; Wray & Raff 1991),

2, brooding species are widespread in the majority of the groups of marine invertebrates of the Antarctic Ocean.

The simultaneous presence of a derived character in phylogenetically distant groups was thus interpreted as the result of an evolutionary convergence. However, this conclusion is in contradiction with several observations.

1, occurrence of species with pelagic development in the Antarctic (Peck & Robinson 1994),

2, very weak representation of brood protection in the Arctic (Philip & Foster 1971; Dayton 1990),

3, existence of living or fossil species brooding in temperate and tropical seas (Emlet *et al.* 1987),

4, discovery of fossils of marsupial schizasterids of the genera *Tripylus* and *Abatus* (phylogenetically very close to the living species) that were living in temperate waters of Madagascar at the end of the Cretaceous (Lambert 1933) and of the Antarctic Peninsula at the Eocene (McKinney *et al.* 1988).

All these observations allow one to discard the role of the polar environmental conditions in the evolution of brood protection. Thus brooding of young cannot be regarded as an adaptation to the present Antarctic environment.

The problem of the prevalence of brood-protection in the Antarctic marine invertebrates, in particular among the echinoids, actually comprises two quite different questions (Poulin 1996; Poulin & Féral 1996) :

1, What is the adaptive significance of brooding ?

2, Which are the factors responsible for the evolutionary success of brood protection within Antarctica ?

One of the principal reasons for not understanding this phenomenon was confounding these two questions, which led to an explain of the evolutionary success of brooding in Antarctica based simply on its adaptive significance. To tackle this problem, we consider the effects of brood protection on isolation and genetic differentiation between populations within a species, and thus on the processes of speciation and extinction, which are responsible for the establishment of echinoid diversity in the Antarctic Ocean.

According to the biological theory of evolution, in which genetic differentiation is the fundamental element of the process of speciation, these various modes of development must have important consequences on the modes and the rates of speciation. For species with planktotrophic development, the pelagic larvae, which are transported by marine currents for several weeks or even for

Table I. – Relationships between developmental type and geographical scale of genetic differentiation in some echinoderms.

SPECIES	DEVELOPMENT TYPE	LARVAL STAGE DURATION	SCALE OF GENETIC DIFFERENTIATION	REFERENCES
HOLOTHURIOIDEA				
Leptosynapta clarki	brooder	0	< 25 km	Hess et al., 1988
ASTEROIDEA				
Linckia laevigata	planktotrophic	28 days	> 1000 km	Williams and Benzie, 1993
Leptasterias epichlora	brooder	0	< 25 km	Kwast et al., 1990
Leptasterias hexactis	brooder	0	< 25 km	Kwast et al., 1990
ECHINOIDEA				
Arbacia punctulata	planktotrophic	56 days	> 1000 km	Marcus, 1977
Heliocidaris tuberculata	planktotrophic	20 days	> 1000 km	McMillan et al., 1992
Heliocidaris erythrogramma	pelagic lecithotrophic	4 days	100-800 km	McMillan et al., 1992
Strongylocentrotus purpuratus	planktotrophic	weeks	> 1000 km	Palumbi and Wilson, 1990
Strongylocentrotus droebachiensis	planktotrophic	weeks	> 1000 km	Palumbi and Wilson, 1990
Lytechinus variegatus	planktotrophic	50 days	> 1000 km	Rosenberg and Wain, 1982
Echinocardium cordatum	planktotrophic	weeks	> 1000 km	Féral et al., 1995
Abatus cordatus	brooder	0	< 10 km	Poulin and Féral, 1994

several months, can cover long distances and thus permit the maintenance of a gene flow between distant populations (Table I). This genetic mixing makes it possible to prevent differentiation within the species over distances on the order of a thousand of kilometers, and thus to prevent speciation. On the other hand, the brood protecting species, like those of the genus *Abatus*, have a low dispersal capacity and their populations can be genetically differentiated at separating distances of a few kilometers (Table I). Thus they speciate at much higher rates than those developing *via* pelagic larvae.

One can thus propose a first model based on different rates of speciation between the species with pelagic development and those with benthic development, to explain the prevalence of the brooding species in the Antarctic. Association between brooding and a high rate of speciation would involve a faster increase in the number of species having such a mode of development compared with the number of species with planktotrophic development.

The weakness of this model of differential rates of speciation is that it is not specific to the Antarctic areas. Indeed, it predicts the increase in the relative number of the species with non-pelagic development independently of the considered area. However, in echinoids, as in the great majority of benthic marine invertebrate groups, planktotrophic development is largely dominant in temperate and tropical areas (Emlet *et al.* 1987; Raff 1987). Thus a model which supposes that taxa consisting of species with low dispersal capacity are characterized by high rates of speciation is not satisfactory and by itself cannot explain the current prevalence of the brooding species in the Antarctic echinoids. It neglects a fundamental process in the history of taxa, namely extinction.

During the Cretaceous (135-66 Myr), Antarctica, being still connected to Australia, was characterized by a temperate and wet climate (average temperatures about 10 °C to 15 °C; Clarke & Crame 1992). The separation of Australia from Antarctica, at the end of the Eocene (~38 Myr), coincided with the beginning of a progressive cooling of the climate (Ehrmann & Mackensen 1992). Since the end of the Miocene (~6 Myr), Antarctica was a continent largely or entirely covered by ice, and was characterized by an alternation of more or less intense glacial cycles. For the coldest periods, the extension of the polar caps on the continental shelf and the persistence of the ice-barrier on vast surfaces (Grobe & Mackensen 1992), considerably reduced the quantity of light received by surface waters and entailed an important fall of the productivity around Antarctica (Siesser 1995). The decrease in primary production during the ice ages and the impossibility of a displacement of the distribution areas of species of echinoids developing through a planktonic larval phase could have involved the disappearance of the majority of them. Moreover, in contrast to the Arctic, the presence of geographical, bathymetric and hydrological barriers around the Antarctic would have strongly limited or even prevented the processes of (re)colonisation. These various factors could thus be responsible for the current prevalence of the species of brooding echinoids (Poulin 1996; Poulin & Féral 1996).

The observed low diversity at the family level tends to suggest the possibility of complete extinction of clades consisting of species with planktonic development, and thus supports the model of differential rates of extinction. The brooding species, because of their holobenthic life cycle, would thus have better resisted to the changes of the environment during the ice ages. Brood pro-

tection, a strategy emerging prior to the establishment of the current Antarctic environmental conditions, could then be regarded as a "preadaptation" *sensu* Cuénot (1932; Gayon 1995) : a character already present in an organism, a population or a species, which gives to it a selective advantage during a change of the environmental conditions.

The present diversity of Antarctic echinoids with its prevalence of the brooding species, can be interpreted as the result of a process of selection at the level of the species (Arnaud 1992; Poulin 1996), by means of differential extinction and speciation rates which are related to the respective mode of development. During the glacial cycles which characterized the evolution of the Antarctic climate during the Cenozoic, a negative selection (filtering) acting by extinction, would have resulted in the disappearance of the majority of the species with planktonic development. During the same period, a positive selection would have allowed, through the processes of speciation, the multiplication of the brooding species. This scenario, which allows one to explain the long-term tendency of increase in the relative proportion of species of brooding echinoids, thus results from the combination of the model of differential rates of extinction with that of differential rates of speciation. This new model, which is here applied to the echinoids, will have to be tested for other groups of Antarctic marine invertebrates, taking account of their specificity.

The difference of the respective number of species in two different trophic groups, at the scale of the Antarctic Ocean or merely in Terre Adélie, could thus have an origin other than the availability or the richness of trophic resources. Accordingly, it would not be related to the functioning of the coastal Antarctic ecosystem, but rather to the origin and the establishment of the diversity of echinoids in Antarctica and ultimately to the difference of the speciation / extinction ratio between species having either a pelagic or a protected development. Thus, the structure of an ecosystem is not defined solely by its instantaneous functioning, but also by the evolutionary history of the species forming part of it.

ACKNOWLEDGMENTS – This work was supported by IFRTP (Institut Français de Recherche et de Technologie Polaire), programme n° 195 and by the RDM (Réseau *Diversité Marine*). We thank P. Laboute for taking so many beautiful underwater pictures. We are also grateful to J.M. Lawrence and S.v. Boletzky for reading the manuscript and improving the English text.

REFERENCES

ARNAUD P.M. 1992. Attitudine ed adattamento degli invertebrati bentonici antartici. *In* Atti 9° congres. Associaz. Ital. Oceano. Limnol.. Edited by G. Albertelli, W. Ambrosetti, M. Piccazzo & T. Ruffoni Riva, A.I.O.L., Genova : 3-8.

BERKMAN P.A., WALLER T.R. and ALEXANDER S.P. 1991. Unprotected larval development in the antarctic scallop *Adamussium colbecki* (Mollusca : Bivalvia : Pectinidae). *Antarct. Sci.* **3** : 151-157.

CLARKE A. 1992. Reproduction in the cold : Thorson revisited. *Invertebr. Reprod. Develop.* **22** : 175-184.

CLARKE A. and CRAME J.A. 1992. The southern ocean benthic fauna and climate change : a historical perspective. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* **338** : 299-309.

CUENOT L. 1932. La genèse des espèces animales (3e ed.). Félix Alcan, Paris.

DAYTON P.K. 1990. Polar Benthos. *In* Polar Oceanography, Part. B : Chemistry, Biology, and Geology, Academic Press, Inc. : 631-685.

EHRMANN W.U. and MACKENSEN A. 1992. Sedimentological evidence for the formation of an East Antarctic ice sheet in Eocene/Oligocene time. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **93** : 85-112.

EMILIANI C. 1961. The temperature decrease of surface sea-water in high latitudes and of abyssal-hadal water in open oceanic basins during the past 75 million years. *Deep-sea Res.* **8** : 144-147.

EMLET R.B., MCEDWARD L. and STRATHMANN R.R. 1987. Echinoderm larval ecology viewed from the egg. *In* Echinoderm Studies, vol. 2. Edited by M. Jangoux and J.M. Lawrence, Balkema, Rotterdam : 55-135.

FÉRAL J.-P., DERELLE É. and PHILIPPE H. 1994. Inferred phylogenetic trees of schizasterid echinoids from partial 28S ribosomal RNA sequences. *In* Genetics and Evolution of Aquatic Organisms. Edited by A.R. Beaumont, Chapman and Hall : 199-207.

FÉRAL J.-P., POULIN É., DERELLE É., GALLARDO S. and CHAMBON C. 1995. Genetic differentiation of *Echinocardium cordatum* as revealed by allozymes and rRNA sequencing. *In* Echinoderm Research 1995. Edited by R.H. Emson, A.B. Smith and A.C. Campbell. Balkema, Rotterdam, 41-42.

GAYON J. 1995. La préadaptation selon Cuénot (1866-1951). *Bull. Soc. zool. Fr.* **120** : 335-346.

GROBE H. and MACKENSEN A. 1992. Late quaternary climatic cycles as recorded in sediments from the Antarctic continental margin. *Antarct. Res. Ser.* **56** : 349-376.

HAIN S. and ARNAUD P.M. 1992. Notes on the reproduction of high-antarctic molluscs from the Weddell Sea. *Polar Biol.* **12** : 303-312.

HENDLER G. 1982. An echinoderm vitellaria with a bilateral larval skeleton : evidence for the evolution of ophiurid vitellariae from ophioplutei. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* **163** : 431-437.

HESS H., BINGHAM B., COHEN S., GROSBERG R.K., JEFFERSON W. and WALTERS L. The scale of genetic differenciation in *Leptosynapta clarki* (Heding), an infaunal brooding holothuroid. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **122** : 187-194.

JABLONSKI D. 1986. Larval ecology and macroevolution in marine invertebrates. *Bull. Mar. Sci.* **39** : 565-587.

JABLONSKI D. and LUTZ R.A. 1983. Larval ecology of marine benthic invertebrates : paleobiological implications. *Biol. rev.* **58** : 21-89.

KWAST K.E., FOLTZ D.W. and STICKLE W.B. 1990. Population genetics and systematics of the *Leptasterias hexactis* (Echinodermata : Asteroidea) species complex. *Mar. Biol.* **105** : 477-489.

LAMBERT J. 1933. Echinides de Madacascar communiqués par M. H. Besairie. *Annales géologiques du Service des Mines, Madagascar* **3** : 1-49.

LAWTON J.H. and BROWN V.K. 1993. Redundancy in ecosystems *In* Biodiversity and Ecosystem Function. Edited by E.-D. Schulze and H.A Mooney, Springer-Verlag, Berlin : 255-270.

MARCUS N.H. 1977. Genetic variation within and between geographically separated populations of the sea urchin *Arbacia punctulata*. *Biol. Bull.* **153** : 560-576.

MCKINNEY M.L., MCNAMARA K.J. and WIEDMAN L.A. 1988. Echinoids from the La Meseta formation (Eocene), Seymour Island, Antarctica. *Geol. Soc. Am. Mem.* **169** : 499-503.

MCMILLAN W.O., RAFF R.A. and PALUMBI S.R. 1992. Population genetic consequences of developmental evolution in sea urchins (genus *Heliocidaris*). *Evolution* **46** : 1299-1309.

MILEIKOVSKY S.A. 1960. On the distance of dispersal with marine currents of pelagic larvae of bottom invertebrates on the example of *Limapontia capitata* Müll (Gastropoda opistobranchia) from the Norwegian and Barents seas (Russ.). *Dokl. Akad. Nauk. SSSR* **135** : 965-967.

MILEIKOVSKY S.A. 1966. Range of dispersion of the pelagic larvae of benthic invertebrates by currents and the migratory role of this dispersion taking Gastropoda and Lamellibranchia as examples. *Okeanologiya* **6** : 482-492 (translation : *Acad. Sci. USSR Oceanology*, Scripta Technica : 396-404.

MILEIKOVSKY S.A. 1968a. Some common features in the drift of pelagic larvae and juvenile stages of bottom invertebrates with marine currents in temperate regions. *Sarsia* **34** : 209-216.

MILEIKOVSKY S.A. 1968b. Distribution of pelagic larvae of bottom invertebrates of the Norwegian and Barents seas. *Mar. Biol.* **1** : 161-167.

MILEIKOVSKY S.A. 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance : a re-evaluation. *Mar. Biol.* **10** : 193-213.

ÖSTERGREN H. 1912. Über die Brutpflege der Echinodermen in den südpolaren Küstengebieten. *Zeit. wissenschaft. Zool.* **101** : 325-341.

PALUMBI S.R. and WILSON A.C. 1990. Mitochondrial DNA diversity in the sea urchins *Strongylocentrotus purpuratus* and *S. droebachiensis*. *Evolution* **44** : 403-415.

PEARSE J.S. 1994. Cold-water echinoderms break "Thorson's rule". *In* Reproduction, larval biology and recruitment in the deep-sea benthos. Edited by C.M. Young and K.J. Eckelbarger. Columbia University Press, New York, 27-43.

PEARSE J.S. and BOSH I. 1994. Brooding in the Antarctic : Östergren had it nearly right. *In* Echinoderms through time. Edited by B. David, A. Guille, J.-P. Féral, and M. Roux. Balkema, Rotterdam : 111-120.

PEARSE J.S. and GIESE A.C. 1966. Food, reproduction, and organic constitution of the common antarctic echinoid *Sterechinus neumayeri* (Meissener). *Biol. Bull.* **130** : 387-401.

PEARSE J.S., MCCLINTOCK J.B. and BOSCH I. 1991. Reproduction of antarctic benthic marine invertebrates : tempos, modes, and timing. *Am. Zool.* **31** : 65-80.

PECK L.S. and ROBINSON K. 1994. Pelagic larval development in the brooding Antarctic brachiopod *Liothyrella uva*. *Mar. Biol.* **120** : 279-286.

PHILIP G.M. and FOSTER R.J. 1971. Marsupiate tertiary echinoids from South-Eastern Australia and their zoogeographic significance. *Paleontology* **14** : 666-695.

PIRRIE D. and MARSHALL J.D. 1990. High-paleolatitude Late Cretaceous paleotemperatures : new data from James Ross Island, Antarctica. *Geology* **18** : 31-34.

POULIN É. 1996. Signification adaptative et conséquences évolutives de l'incubation chez un invertébré marin benthique subantarctique, *Abatus cordatus* (Verrill, 1876) [Echinodermata : Spatangoida]. Thèse de doctorat, Université Montpellier II.

POULIN É. and FÉRAL J.-P. 1994. The fiction and the facts of antarctic brood protecting : population genetics and evolution of schizasterid echinoids. *In* Echinoderms through time. Edited by B. David, A. Guille, J.-P. Féral, and M. Roux. Balkema, Rotterdam, 837-844.

POULIN É. and FÉRAL J.-P. 1996. Why are there so many species of brooding antarctic echinoids? *Evolution* **50** : 820-830.

RAFF R.A. 1987. Constraint, flexibility and phylogenetic history in the evolution of direct development in sea urchins. *Dev. Biol.* **119** : 6-19.

ROSENBERG V.A. and WAIN R.P. 1982. Isozyme variation and genetic differentiation in the decorator sea urchin *Lytechinus variegatus* (Lamark, 1816). *In* Echinoderms : Procceding of the International Conference, Tampa Bay. Edited by J.M. Lawrence. Balkema, Rotterdam, 193-197.

SCHELTEMA R.S. 1971a. Larval dispersal as a means of genetic exchange between geographically separated populations of shallow-Water benthic marine gastropods. *Biol. Bull.* **140** : 284-322.

SCHELTEMA R.S. 1978. On the relationship between dispersal of pelagic veliger larvae and the evolution of marine prosobranch gastropods. *In* Marine Organisms : Genetics, ecologie and evolution. NATO Conference Series (Series IV Marine Sciences). Edited by B. Battaglia and J.J. Beardmore. Plenum Press, New York, 303-322.

SCHELTEMA R.S. 1986a. Long distance dispersal by planktonic larvae of shoal-water benthic invertebrates among Central Pacific islands. *Bull. Mar. Sci.* **39** : 241-256.

SCHELTEMA R.S. 1986b. On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates : an eclectic overview and summary of problems. *Bull. Mar. Sci.* **39** : 290-322.

SHUTO T. 1974. Larval ecology of prosobranch gastropods and its bearing on biogeography and paleontology. *Lethaia* **7** : 239-256.

SIESSER W.G. 1995. Paleoproductivity of the Indian Ocean during the Tertiary period. *Global and Planetary Changes* **11** : 71-88.

STRATHMANN R.R. 1974. Introduction to function and adaptation in Echinoderm larvae. *Thalassia Yougosl.* **10** : 321-339.

STRATHMANN R.R. 1978. The evolution and loss of feeding larval stages of marine invertebrates. *Evolution* **32** : 894-906.

STRATHMANN R.R. 1986. What controls the type of larval development ? summary statement for the evolution session. *Bull. Mar. Sci.* **39** : 616-622.

THOMSON C.W. 1876. Notice of some peculiarities on the mode of propagation of certain echinoderms of the southern seas. *Zool. J. Linn. Soc. London* **13** : 55-79.

THORSON G. 1950. Reproduction and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.* **25** : 1-45.

WILLIAMS S.T. and BENZIE J.A.H. 1993. Genetic consequences of long larval life in the starfish *Linckia laevigata* (Echinodermata : Asteroidea) on the Great Barrier Reef. *Mar. Biol.* **117** : 71-77.

WRAY G.A. and RAFF R.A. 1991. The evolution of developmental strategy in marine invertebrates. *Tr. Evol. Ecol.* **6** : 45-50.

Reçu le 20 mars 1997; received March 20, 1997
Accepté le 10 juin 1997; accepted June 10, 1997

VIE MILIEU, 1997, 47 (4) : 387-394

BIODIVERSITY THROUGH TWO GROUPS OF MICROZOOPLANKTON IN A COASTAL LAGOON (ÉTANG DE THAU, FRANCE)

C. ROUGIER, T. LAM HOAI

Laboratoire d'Hydrobiologie marine, UMR 5556,
Université de Montpellier II, 34095 Montpellier Cedex 5, France

MICROZOOPLANKTON
BIODIVERSITY
BIOMASS STRUCTURES
ENVIRONMENTAL IMPACT
MEDITERRANEAN COASTAL LAGOON

SUMMARY. – Between land and sea, coastal lagoons appear to be original entities, as compared to these two adjoining ecosystems. During 1994, a survey has been scheduled for the Etang de Thau, a 70 km^2 coastal lagoon of the north-western Mediterranean Sea, to explore the zooplankton function in the shellfish culture biocoenosis. In the present study, two groups of microzooplankton were especially emphasized, the tintinnids (Protozoa Ciliata) and the rotifers (Metazoa Rotatoria), which have not been studied on this site yet, and have often been absent from population studies related to marine or lagoon environments. Some patterns of biodiversity had been put forward through these taxocoenoses : *biomass diversity* (abundance difference between lagoon and sea, systematic biomass reduction toward the shellfish culture area inside the lagoon), *structural diversity* (lagoon-sea difference and similitude for the stations inside the lagoon, except when the E-SE winds affected the water masses), and *taxa diversity* (taxa contribution to the Shannon's diversity index which enabled to identify "characteristic" species and "destructuring" species).

MICROZOOPLANCTON
BIODIVERSITÉ
STRUCTURES DES BIOMASSES
IMPACT ENVIRONNEMENTAL
LAGUNE MÉDITERRANÉENNE

RÉSUMÉ. – Entre terre et mer, les lagunes littorales constituent des entités écologiques originales vis-à-vis des écosystèmes adjacents. Au cours de l'année 1994, un suivi a été effectué dans l'Etang de Thau, une lagune nord-méditerranéenne de 70 km^2 de superficie. Le but était d'évaluer la contribution du zooplancton dans le fonctionnement de la biocénose des tables conchylicoles. Ce suivi a permis de s'intéresser plus particulièrement à deux groupes du microzooplancton encore non étudiés jusqu'ici sur ce site, les Tintinnides et les Rotifères. A travers ces deux groupes, quelques aspects de la biodiversité ont pu être mis en évidence : une *diversité d'abondance* (biomasses différentes entre la lagune et la mer, appauvrissement systématique des biomasses dans la zone conchylicole), une *diversité de structure de peuplement* (différence mer-lagune et similitude des deux stations de l'étang tant que n'interfère pas l'action des vents E-SE), enfin une *diversité spécifique* (la contribution des taxons à l'indice de diversité de Shannon a permis d'identifier des espèces « caractéristiques » et des espèces « destructurantes »).

INTRODUCTION

Between land and sea, coastal lagoons appear to be original entities, as compared to these two adjoining ecosystems. During 1994, a survey has been scheduled for the Etang de Thau, a 70 km^2 coastal lagoon of the north-western Mediterranean Sea, with purpose to explore the zooplankton function in the shellfish culture biocoenosis (one fifth of the lagoon surface – Fig. 1, A, B, & C – produces yearly 40 000 tons of shellfish). In the present study, two groups of microzooplankton were especially emphasized, the tintinnids (Protozoa Ciliata) and the rotifers (Metazoa Rotatoria), which were only studied as qualitative information (Mathias & Tcherniakofsky 1932; Mathias & Euzet 1951, 1962), and have often been absent from population studies related to marine or lagoon environments. Through these two groups of microzooplankton, a feature of biodiversity will be examined.

Diversity in terms of the taxa composition and population abundances, as well as of their assemblage structures has been shown for the mesozooplankton in the Etang de Thau (Lam-Hoai & Amanieu 1989, Jouffre 1989). Besides, Lam Hoai *et al.* (1987) used the Divdrop procedure (Rajczy &

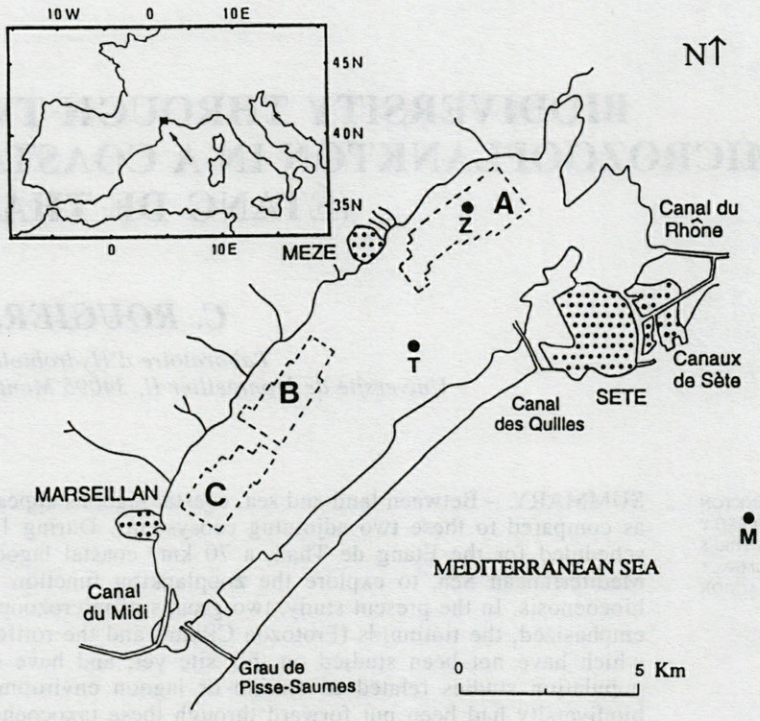


Fig. 1. – Etang de Thau and the shellfish culture sectors A, B and C. The three sampling stations, T, Z and M, are positioned inside and outside the lagoon.

Padisak 1983) to define characteristic species from faunistic lists of the mesozooplankton in the lagoon.

This experience conducted to look for how diversity of the tintinnid and rotifer populations took place in two sites inside the Etang de Thau, with and without anthropogenic impact, and in a marine station next to the lagoon, surveyed in different periods of the year.

MATERIAL AND METHODS

The data were obtained from two stations (T and Z, Fig. 1), and from another station (M) on the seaside. Station T is situated in the central area (7 m deep) while Station Z is positioned in middle of a shellfish culture area (A), near the lagoon NW bank (5 m deep), and not far from the Canaux de Sète (more than 10 m deep) through which most of the water exchanges between the lagoon and the sea occur. More details related to tidal movments and to the environment were given by Lam Hoai & Amanieu (1989)

The survey was carried out daily, during 1994 within four sampling periods : 21 to 25 March (1), 20 to 24 June (2), 26 to 30 September (3), and 28 November to 2 December (4). They corresponded approximately to the major events in the oyster culture (growth, reproduction, post-breeding and pre-wintering periods). As new input compensates any harwest process, it is supposed that no significant impact affects the shellfish culture system. The 5-day replicating method may reduce the variation in catch of zooplankton. Each daily zooplankton sample was made up of three vertical net tows in the station, from – 2 m deep up to the surface, by means of a net of 40 µm mesh size and 0.3 m diameter opening. The plankton material was then fixed in a neutral formol solution (4 %), slightly colored with the Rose Bengal to obtain the best contrast for sorting the organisms.

Because of the extremely high density of some samples, these were divided by successive fractions (Folsom splitter), so as to facilitate the sorting and to avoid clusters during the numeration process. The count of zooplankters, the measure of their size and the estimation of their biovolume were realized by an image analysis technique proposed by Lam Hoai (1991) and Lam Hoai & Gril (1991). In this technique, a zooplankton individual viewed under microscope appears in this device as a silhouette which depends on the image contrast. This silhouette may be characterized by its perimeter and its surface, which define a specific form factor. To access the third dimension of the object, a morphometric model which preserves the form factor of the organism, and therefore of its volume, was used. According to Mullin (1969) and Omori & Ikeda (1984), if the specific weight of an animal is close to 1, it is reasonable to consider the equivalence between its volume and its wet weight (1 $cm^3 \simeq 1g$). The density and wet biomass were expressed per cubic meter.

Records of environmental conditions complete the plankton sampling. Meteorological data were limited to the direction and force of the winds. They have been recorded *in situ* by B. Bibent (pers. com., 1995) with a CIMEL data logger meteorological station. The water

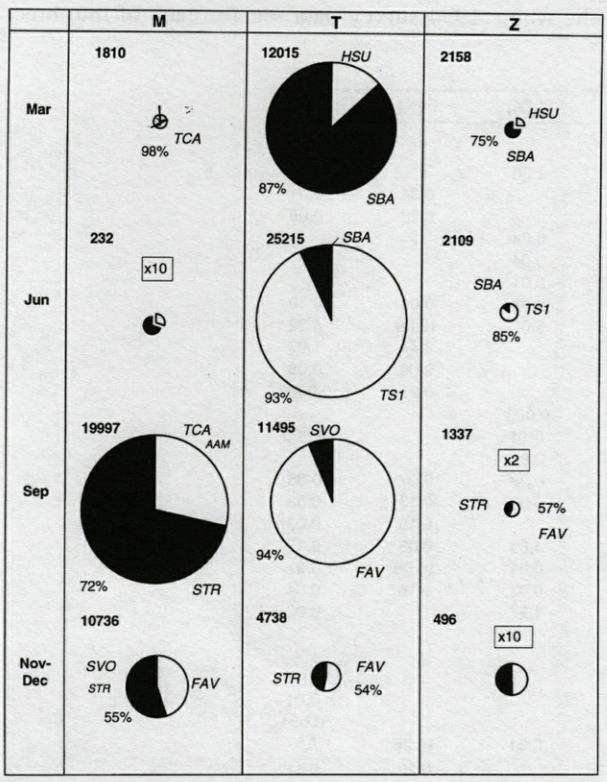


Fig. 2. – Total biomasses of the tintinnids and rotifers figured (top left corner) in proportion to the size of circular diagrams. Some diagrams were magnified by a magnification factor (framed number). The highest biomass percentage of the tintinnids (unfilled sectors) or of the rotifers (filled sectors) is positioned close to the corresponding sectors, so is the dominant population (see Table I for explanation of taxa codes).

temperature (°C) and the salinity (PSU) have been measured with a WTW 196 salinometer and a Tetracon 96T sensor cell.

Identification of tintinnids (ciliates) is made from their lorica, according to classifications of Jörgensen (1924), Kofoid & Campbell (1939), Margalef & Duran (1953) and Balech (1959). Nevertheless, Laval-Peuto & Brownlee (1986) underline the great variability of this shell. For this reason, *Tintinnopsis butschlii* is considered as a phenotype of *Tintinnopsis campanula* (TCA in Table I). Some tintinnids have not been identified to the specific level : *Tintinnopsis sp.*2 (TS2) and *Tintinnidium sp.* (TIN). *Favella spp.* taxa (FAV) mainly includes *Favella serrata* (Möb.) Jörgensen and sporadic individuals of *F. ehrenbergii* (Clap. & Lachm.) Jörgensen. Classification criteria of Voigt (*in* Koste 1978) as well as those of Rousselet (1909) Remane (1929), Hollowday (1949), Berzins (1960), Arndt *et al.* (1990), were used to identify the rotifers. The great majority of species encountered during 1994 belongs to an aloricate group, the Family of Synchaetidae.

The net microzooplankton composition (percentage) in each station (Table I) was computed from the wet biomass daily data. The tintinnid and rotifer 5-day averaged global biomasses were used to look for the abundance diversity in space and time (Fig. 2). The 5-day averaged biomasses from different populations of these two taxocoenoses form a basis for an exploration of their specific and structural diversities. If the Shannon (1948)'s diversity index is assumed to represent an abundance structure, the taxa contribution to this index may be estimated with the following Divdrop procedure, proposed by Rajczy & Padisak (1983) :

From a number of observations (spatial or temporal samples) on a biocoenosis or an assemblage, each sample j possesses a taxa abundance distribution (density or biomass) which may be represented by the Shannon's diversity index Hj (bits). This index was calculated from the zooplankton wet biomasses in this study. If one k taxa is removed from this sample, the new diversity index H_{jk} calculated with the remaining taxa differs from H_j by the quantity :

$$dH_{jk} = | H_j - H_{jk} | .$$

This difference in absolute value expresses the contribution of the k population to the diversity H_j. When its relative value dH_{jk} / H_j is superior to a threshold fixed to 0.05, one should admit that the k taxa may consistently contribute to the diversity of the sample j. It seems not to be reasonable to give any meaning to contribution values of the samples with no more than 3 taxa. It is equally evident that the procedure does not eliminate the arbitrary aspect concerning the minimum threshold contribution. However, the taxa contribution can be positive (+) or negative (-). In a given situation, the negative contribution of a taxa means that its removal from the assemblage has the consequence of an increase of the diversity index. Such a result may be due to a particular event which had affected this population.

RESULTS

During the 1994 survey, difference of temperature was estimated to 5.7 °C at the seaside M station, 9.2 °C in the central part of the lagoon (Station T) and 8.5 °C in the lagoon shellfish culture area (Station Z). The corresponding salinity differences over these sites were respectively 4.5 (PSU) at the seaside, 6 and 6.5 inside the lagoon.

Global abundance diversity of the tintinnid and rotifer taxocoenosis

In the coastal M station, tintinnids and rotifers wet biomasses were very low in the March and June periods (maximum 1810 $\mu g.m^{-3}$). They increased ten times by September (19997 $\mu g.m^{-3}$), especially because of blooms of the rotifer *Synchaeta triophtalma* (STR) and of the tintinnid *Tintinopsis campanula* (TCA). This level remained high (10736 $\mu g.m^{-3}$) by November-December (Fig. 2).

Table I. – Identified taxa with their percentages estimated from the whole 1994 survey data set, for each of the three sampling stations.

Taxa	Codes	M (%)	T (%)	Z (%)
Tintinnids				
Amphorides amphora (Cl. & L.)	AAM	1.60		0.01
Codonella acerca Jörg.	CAC		0.04	0.01
Codonella cratera (Leidy)	CCR		0.23	0.05
Codonella galea Hck.	CGA	0.04		
Codonellopsis morchella (Cl.)	CMO	0.04		
Codonellopsis orthoceros (Hck.)	COR	0.01		
Eutintinnus fraknoii Dad.	EFR	0.08	0.02	0.10
Favella spp.	FAV	5.07	12.39	4.22
Helicostomella subulata (Ehr.)	HSU		2.44	1.97
Metacytis mediterranea (Mereschk.)	MME		0.09	0.08
Parundella aculeata Jörg.	PAC		0.27	0.0003
Petalotricha ampulla (Fol) Kent	PAM	0.003		
Rhabdonella spiralis (Fol)	RSP	0.14		0.005
Salpingella acuminata (Cl. & L.)	SAC	0.01		
Stenosemella ventricosa (Cl.& L.)	SVE	0.28	0.07	0.35
Tintinnidium sp.	TIN	0.33	0.13	0.33
Tintinnopsis beroidea (Stein)	TBE		0.15	0.03
Tintinnopsis campanula (Ehr.)	TCA	4.69	0.03	0.17
Tintinnopsis corniger Hada	TCO	0.01	16.08	6.91
Tintinnopsis cylindrica Daday	TCY	0.03	0.16	0.04
Tintinnopsis sp2	TS2	1.27		0.02
Rotifers				
Brachionus plicatilis (Muller)	BRA			0.01
Colurella colurus (Ehr.)	CCO			0.001
Synchaeta baltica Ehr.	SBA	0.01	10.26	7.67
Synchaeta cecilia Rousselet	SCE		0.22	0.11
Synchaeta grimpei Remane	SGR	0.02		
Synchaeta neapolitana Rousselet	SNE	1.35	0.22	0.14
Synchaeta triophtalma Lauterborn.	STR	15.46	1.10	3.04
Synchaeta vorax Rousselet	SVO	4.42	0.80	0.61
Testudinella sp.	TES	0.001		
Trichocerca marina (Daday)	TMA	0.07	0.11	0.11

The evolution is different inside the lagoon where biomasses of these two groups of microzooplankton were already consistent in March. This period was marked by a very high abundance of *Synchaeta baltica* (SBA, 10376 $\mu g.m^{-3}$ at Station T). Tintinnid and rotifer biomasses reached the top level by June with more than 25000 $\mu g.m^{-3}$ at Station T (important bloom of *Tintinnopsis corniger*, TCO). But whatever is the season, the shellfish culture Station Z showed a very marked biomass depletion as compared to the observed abundance at Station T, where biomasses were approximately ten times higher.

Tintinnid and rotifer taxa diversity

During the four periods of the 1994 survey, the tintinnid specific richness (taxa number) in the lagoon central Station T was slightly lower than that at the seaside M station (13 versus 15). *A contrario*, the marine station included only four out of six rotifer species of the genus *Synchaeta* found at Station T. The shellfish culture Z station was completed with populations issued from coastal waters driven into the lagoon by E-SE winds such as the tintinnid *T. campanula* and especially the rotifer *S. triophtalma* in the September period.

Eight tintinnid taxa (AAM, CGA, CMO, COR, PAM, RSP, SAC, and TS2) and one sporadic rotifer species (SGR) were identified in the seaside station; six tintinnids (CGA, CCR, HSU, MME, PAC and TBE) and two rotifers (SCE, SBA) encountered only in the lagoon central station (Table I).

Structural diversity of the tintinnid and rotifer assemblages

It was assumed that an assemblage composition forms an abundance structure of this assemblage. Thus the structures of tintinnid and rotifer assemblages at the stations inside the lagoon (T & Z) did not differ significantly during the March and June periods : *S. baltica* (SBA), *H. subulata* (HSU) and *T. corniger* (TCO) were dominant populations in these stations (Fig. 2). Meanwhile a quite different structure was observed at the seaside M station : the major tintinnid component was *T. campanula* (TCA) population and the rotifers were represented by the occurrence of *Synchaeta vorax* (SVO) and the sporadic occurrence of *S. grimpei* (SGR), which was not found inside the lagoon. Assemblage structures at the T and Z stations were still similar, if hydrodynamic pattern

Table II. – Tintinnids' and rotifers' contribution to the Shannon's diversity index, HT and HR respectively during the 1994 survey. Sampling periods figured as rank numbers added to the station symbols M, T and Z. Characteristic populations are supposed to contribute to more than 5 % of the index value (+ and – plots), and minus plots (–) design "destructuring" species in the assemblage. T (tintinnids) and R (rotifers) list the number of characteristic populations over the assemblage global specific richness. The O symbols indicate taxa belonging to the assemblages with no more than 3 species groups (see Table I for explanation of taxa codes).

a. TINTINNIDS

Taxa	M1	M2	M3	M4	T1	T2	T3	T4	Z1	Z2	Z3	Z4
AAM			+									
CAC												
CCR							+				+	
CGA												
CMO				+								
COR												
EFR			+		+		+		+			
FAV		+	+	-		+	-	-		+	-	-
HSU					-	+	+		-	+		
MME							+				+	
PAC								+				
PAM												
RSP				+								
SAC												
SVE	+		+	+			+	+			+	+
TBE								+				+
TCA	+	+	+	+	+				+		+	
TCO		+				-	+			-	+	
TCY						+			+			+
TIN	+				+	+			+			
TS2			+	+								
HT	1.03	1.53	2.17	1.40	0.37	0.94	0.83	1.10	0.89	0.57	1.37	0.43
T	3/7	3/6	6/9	6/11	4/7	5/8	7/8	4/6	5/5	3/7	6/12	4/5

b. ROTIFERS

Taxa	M1	M2	M3	M4	T1	T2	T3	T4	Z1	Z2	Z3	Z4
BRA												
CCO												
SBA	+				0	+	+	+	+	+	+	+
SCE								+				+
SGR	+		+									
SNE			+				+				+	
STR	+	0	-	0	0	+	+	+	+	+	-	+
SVO		0	+	0		+	+	+		+	+	+
TES												
TMA	+			0		+	+	+		+	+	+
HR	1.96		0.78			1.51	0.78	1.80	0.41	1.44	1.11	1.88
R	4/4		4/7			4/4	5/5	5/6	2/4	4/4	5/6	5/7

was not disturbed by strong E-SE winds, which were frequent during the fall. As the Shannon's diversity index measures the assemblage structure in term of biomass, "characteristic" populations, identified by their contribution value to this index (Table II, symbols + and –), appeared to vary from one site to another, and from one period to another.

DISCUSSION

Tintinnids and rotifers constituted only a small fraction of the net collected zooplankton in the Etang de Thau : 20.4 % of the total zooplankton biomass, and 44.8 % of the microzooplankton biomass, according to the season and to the station. Nevertheless their function in the pelagic compartment is obvious. With a high capacity to rapidly colonize a habitat and to use a large spectrum of food resources such as organic matter, bacteria, pico- and nano-plankton (Fenchel 1980, Rassoulzadegan & Etienne 1981, Andersen & Sorensen 1986, Verity 1986, Bernard & Rassoulzadegan 1990, 1993), they may serve as a trophic link between the primary producers and the larger secondary producers (Hernroth, 1983). The matter recycling rate per unit weight of these taxocoenoses is higher than that of the copepods (Rassoulzadegan 1982) : a high efficiency metabolism and thus a considerable ecological role in the lagoon ecosystem might be expected.

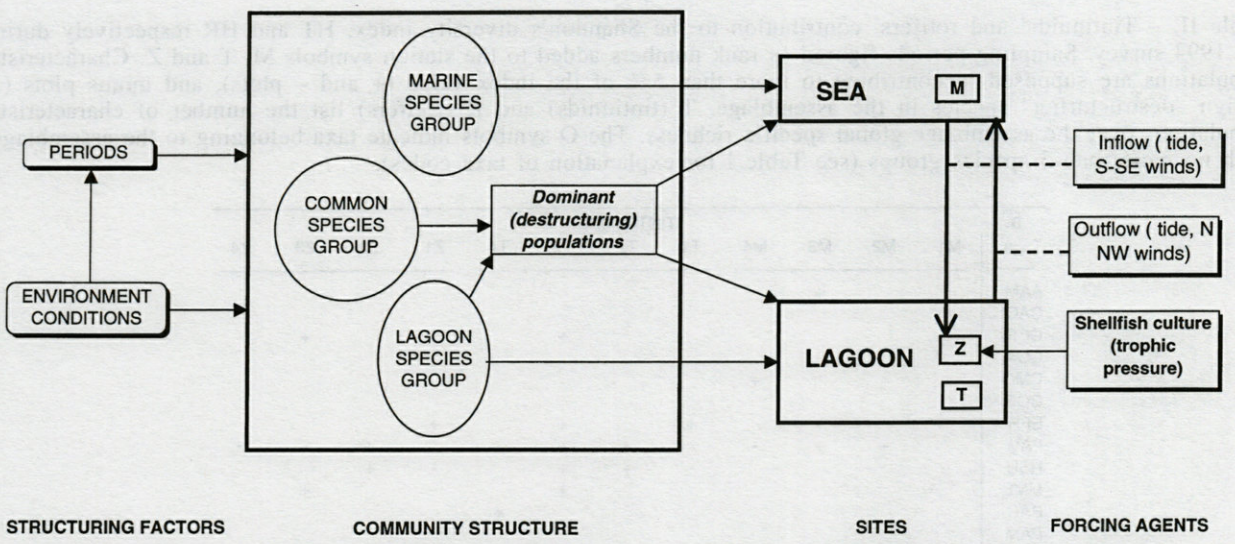


Fig. 3. – Synthetic chart summarizing biodiversity patterns through the tintinnid and rotifer components of the microzooplankton studied during the 1994 survey in the Etang de Thau.

Very low biomasses at Station Z were probably due to the trophic pressure from the oysters and the epibiotic fauna. Such a pressure acted directly upon this microzooplankton in appropriate size fractions (even if the preys were rejected by the filtering mechanism of greater-size predators, their chance of surviving remained reduced). Trophic pressure also indirectly operated upon the phytoplankton biomass, thus reducing the food resources for tintinnids and rotifers.

During the September period, the bloom of *S. triophtalma* population in the seaside station (85 % of rotifer biomass) was conspicuous in relation to the almost total absence of this taxa in the lagoon central area (1 % of rotifer biomass). This event could not be explained by food shortage for *S. triophtalma* at Station T, for cellular chlorophyll concentration were similar in the sea and in the lagoon, nor by predation, as potential predators, *Acartia sp., Podon sp.*, were present in the three stations. A possible causal factor was the competition with *F. serrata* (FAV), a tintinnid of greater size which had at Station T a biomass 15 fold higher than those observed at the two other stations. However, the fact that *S. triophtalma* high abundance occurred within the September survey (80 % of rotifer biomass), during the last two days of strong E-SE winds, pleads for a marine influence at Station Z. Hydrodynamic models proposed by Millet (1989) showed that during the E-SE wind periods, the north-east near shore area (including the Z Station), facing the Canaux de Sète, could be more influenced by the moving water masses than the central area (represented by Station T).

Modifications of the biocoenosis organization can be detected by means of the taxa contributions to the assemblage in an assumed steady state. The diversity index measures how the taxa abundances are distributed in an assemblage, hence measures its abundance structure. If such a structure is assumed to be a resulting state from ecological conditions within space and time, then the contribution of a given taxa to the assemblage can be estimated through the diversity index. The formerly designed as "characteristic" taxa had systematically contributed to more than 5 % to the assemblage diversity index. Among these taxa, a very high abundance level of a single population (e.g. ecological events, blooms,...) is responsible for the structure disturbance. It is the case of the tintinnids *Favella serrata* (FAV, inside the lagoon in September and in all the stations in November), of *Tintinnopsis corniger* (in June in the lagoon), and of *Helicostomella subulata* (HSU, in the lagoon in March). The same bloom effects were attributed to the rotifer *Synchaeta triophtalma* at the seaside and in the lagoon shellfish culture area in September, and *S.baltica* inside the lagoon in March. Among these "destructuring" populations (negative contribution to the Shannon's diversity index), one tintinnid (*H. subulata*) and one rotifer species (*S. baltica*) characterized the lagoon environment, the others were common to both of the marine and lagoon sites. The diversity contribution approach offers, in a more objective manner, a possibility to identify characteristic taxa from a faunistic list which can be modified over time and space, for example, by ecological events.

Some species appeared to prefer the lagoon environment. When studying the mesozooplankton in the Etang de Thau, Lam Hoai & Amanieu (1989) referred to them as members of the "plancton lagunaire". In fact, some tintinnid and rotifer populations were found during the 1994 survey,

exclusively in the samples from inside the lagoon. It can be noted that the inexpected occurrence of *S. baltica* (SBA) at the seaside (the first day of the March survey) could be explained by outflows from the lagoon during NW wind. The lagoon populations do not consist of eurythermic and/or euryhaline species well adapted to severe environmental conditions during the year, but they would rather be a succession of opportunistic taxa, taking advantage of available optimal conditions for their development.

CONCLUSION

Amanieu & Lasserre (1982) had underlined : besides dependence and interactions related to their location between land and sea, lagoons are subjected to internal and irregular variations, through which the biocoenosis may be submitted to abrupt and undamped evolution. Fluctuations of the overall biomasses of the tintinnids and rotifers, and variability of their taxa composition, as well as of their assemblage structures may express the populations' response to singular environmental conditions in the lagoon. Tintinnid and rotifer biomasses thus constitute a diversity of structures which would characterize a site and a period. A synthetic chart (Fig. 3) summarizes such diversity patterns through these two microzooplankton components and their functional implication in the lagoon ecosystem. The equilibrium state of these taxocoenoses appears to be precarious ; contributions of forcing agents (physical and biological constraints) and of structuring factors (seasonal processes and environmental conditions) are acting to preserve the biodiversity.

ACKNOWLEDGMENTS – This study was supported by the PNOC/OXYTHAU program and conducted with the collaboration of IFREMER-University of Montpellier II URM5. Meteorological data have been provided by B. Bibent. The authors would like to thank the CNRS-University of Montpellier II UMR 5556 colleagues and technical staff for their valuable contributions. They are also indebted toward Dr. M. Peuto-Moreau (Université de Nice) and Dr. R. Pourriot (CNRS-Université de Paris VI) for identifying respectively tintinnids and rotifers and for their advices.

REFERENCES

AMANIEU M. and LASSERRE G. 1982. Organisation et évolution des peuplements lagunaires. *Oceanol. Acta* n° SP : 201-213.

ANDERSEN P. and SORENSEN H.M. 1986. Populations dynamics and trophic coupling in pelagic microorganisms in eutrophic coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **33** : 99-109.

ARNDT H., SCHRÖDER C. and SCHNESE W. 1990. Rotifers of the Genus *Synchaeta-* an important Component of the Zooplankton in the Coastal Waters of the Southern Baltic. *Limnologica* **21** : 233-235.

BALECH E., 1959. Tintinnoinea del Mediterraneo. *Trab. Inst. esp. Oceanogr.* **28** : 1-88.

BERNARD C. and RASSOULZADEGAN F. 1990. Bacteria or microflagellates as a major food source for marine ciliates : possible implications for the microzooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **64** : 147-155.

BERNARD C. and F. RASSOULZADEGAN 1993. The role of picoplankton (cyanobacteria and plastidic picoflagellates) in the diet of tintinnids. *J. Plankton Res.* **15** (4) : 361-373.

BERZINS B. 1960. Zooplankton – Rotatoria III. CIEM. Sheet 86.

FENCHEL T. 1980. Suspension feeding in ciliated protozoa : structure and function of feeding organelles. *Arch. Protistenkd.* **123** : 239-260.

HERNROTH L. 1983. Marine pelagic rotifers and tintinnids – important trophic links in the spring plankton community of the Gullmar Fjord, Sweden. *J. Plankton Res.* **5** (6) : 835-846.

HOLLOWDAY E.D., 1949. A preliminary report on the Plymouth marine and brackish-water rotifera. *J. Mar. Biol. Ass.* **28** : 239-253

JÖRGENSEN E. 1924. Mediterranean tintinnidae. Rept. Danish Oceanograph. Exped. 1908-1910 to the Mediterranean and adjacent seas **2** (biol.) : 1-110.

JOUFFRE D. 1989. Etude de l'organisation spatiale du zooplancton dans l'étang de Thau (France) et de l'influence des échanges entre la lagune et la mer. Thèse Doc., Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, 243 p.

KOFOID C.A. and CAMPBELL A.S. 1939. Reports on the scientific results of the expedition to the Eastern Tropical Pacific. The Ciliata : The tintinnoinea. *Bull. Mus. Comp. Zool.* Harvard, **84** : 1-473.

KOSTE W. 1978. Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas. Gebrüder Borntraeger, Berlin, 2 vol.

LAM HOAI T. 1991. Zooplankton counted by image analysis and size-frequency distributions in a coastal lagoon. *Archiv. Hydrobiol.* **121** 3 : 147-159.1

LAM HOAI T. and AMANIEU M. 1989. Structures spatiales et évolution saisonnière du zooplancton superficiel dans deux écosystèmes lagunaires nord-méditerranéens. *Oceanol. Acta* **12** 1 : 65-77.

LAM HOAI T. and GRIL C. 1991. Biomasses et structures de taille du zooplancton hivernal dans une lagune nord-méditerranéenne. *Cah. Biol. Mar.* **32** : 195-193.

LAM HOAI T., LASSERRE G., and AMANIEU M. 1987. Utilisation de la diversité pour décider du choix des espèces à retenir dans un lot faunistique. *Acta Oecologia, Oecol. gener.* **8** 1 : 17-28.

LAVAL-PEUTO M. and BROWNLEE D.C. 1986. Identification and systematics of the Tintinnina (ciliophora) : Evaluation and suggestions for improvement. *Ann. Inst. océanogr.* Paris **62** : 69-84.

MARGALEF R. and DURAN M. 1953. Microplancton de Vigo, de octubre de 1951 a septiembre de 1952. *Publ. Inst. Biol. apl. Barcelona* **13** : 5-78

MATHIAS P. and EUZET L. 1951. Sur les Copépodes planctoniques de l'étang de Thau. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* **86** : 184-188.

MATHIAS P. and EUZET L. 1962. Le plancton du bassin de Thau (Etang des Eaux blanches). *Natur. Monspel. Sér. Zool.* **3** : 7-27.

MATHIAS P. and TCHERNIAKOFSKY P. 1932. Etude sur l'étang de Thau. *Bull. Soc. centr. Aquic. Pêche* **10-12** : 1-20.

MILLET B. 1989. Fonctionnement hydrodynamique du bassin de Thau. Validation écologique d'un modèle numérique de circulation (programme Ecothau). *Oceanol. Acta* **12** 1 : 37-46.

MULLIN M.M. 1969. Production of zooplankton in the ocean : the present status and problems. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **7** : 293-314.

OMORI M. and IKEDA T. 1984. Methods in marine zooplankton ecology. John Wiley & Sons, New York : 332 p.

RAJCZY M. and PADISAK J. 1983. DIVDROP analysis. A new method for interpretation of species importance in diversity changes. *Annls. Hist. nat. Mus. natn. Hung.* **75** : 97-105.

RASSOULZADEGAN F. 1982. Le rôle fonctionnel du microzooplancton dans un écosystème méditerranéen. Thèse Univ. P.-&-M.-Curie, Paris, 138p.

RASSOULZADEGAN F. and ETIENNE M. 1981. Grazing rate of the tintinnid *Stenosemella ventricosa* (Clap. and Lachm.) Jörg. on the spectrum of the naturally occurring particulate matter from a Mediterranean neritic area. *Limnol. Oceanogr.* **26** : 258-270.

REMANE A., 1929. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. L. XVI, t. VII, 156 p. Leipzig.

ROUSSELET C.F. 1909. The Genus *Synchaeta* : A Monographic Study, with Descriptions of Five New Species. *J. Roy. Micr. Soc.* 269-411.

SHANNON C.E. 1948. A mathematical theory of communications. *Bell System techn. J.* **27** : 379-423 & 623-656.

VERITY P.G. 1986. Grazing of phototropic nanoplankton by microzooplankton in Narragansett Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **29** : 105-115.

Reçu le 18 décembre 1996 ; received December 18, 1996
Accepté le 5 juin 1997 ; accepted June 5, 1997

VIE MILIEU, 1997, 47 (4) : 395-396

GENETIC DIVERSITY OF MEDITERRANEAN AND ANTARCTIC EUPHAUSIIDS (CRUSTACEA : EUPHAUSIACEA)

Diversité génétique d'Euphausiacés méditerranéens et antarctiques (Crustacea Euphausiacea)

C. THIRIOT-QUIÉVREUX, J. CUZIN-ROUDY, A. LEITÃO

Observatoire Océanologique, URA 2077, UPMC-CNRS-INSU, BP 28, 06230 Villefranche-sur-Mer, France

GENETICS
CHROMOSOME
EUPHAUSIACEA

ABSTRACT. – Preliminary results on chromosome number and morphology are given for nine euphausiid species from two distinct pelagic ecosystems, the Mediterranean Sea and the South Indian area of the Antarctic Ocean.

GÉNÉTIQUE
CHROMOSOME
EUPHAUSIACEA

RÉSUMÉ. – Des résultats préliminaires sur le nombre et la morphologie des chromosomes sont donnés pour neuf espèces d'Euphausiacés récoltées dans deux écosystèmes pélagiques distincts, la Mer Méditerranée et la région Sud-Indienne de l'Océan Antarctique.

Euphausiids, the pelagic crustaceans known as "krill", are world-wide distributed. The Antarctic krill, *Euphausia superba*, and the northern krill, *Meganyctiphanes norvegica* are key species of the pelagic ecosystem and serve as food for large marine invertebrates (squids) and vertebrates (fishes, birds, seals and whales). The 86 known euphausiid species (Baker *et al.* 1990) share a common morphology that distinguish them from other eucarids (decapods and mysids). But, neighbour species are difficult to recognize using morphological characters. Knowledge of the genetic structure of euphausiids may help to clarify their taxonomy and whether there are geographically isolated populations.

Euphausiid genetic differentiation has been studied using allozymes (e.g. Fevolden 1982, MacDonald *et al.* 1986). Yet, few cytogenetic studies have been published. The haploid chromosome number has been given for *Euphausia pacifica* (n = 16, Yabu and Kawamura 1981) and *Euphausia superba* (n = 16, Yabu and Kawamura 1984, and n = 17, Phan *et al.*, 1989). The karyotype of mediterranean *Meganyctiphanes norvegica* has been described by Thiriot-Quiévreux and Cuzin-Roudy (1995).

In the present work, the chromosome number and morphology of nine species of euphausiids were studied from male gonadal tissue using the method described in Thiriot-Quiévreux and Cuzin-Roudy (1995). The present paper reports preliminary results which will be later detailed (Thiriot-Quiévreux *et al.* in press).

Euphausiids were sampled in two distinct pelagic ecosystems : the Mediterranean Sea (*Meganyctiphanes norvegica*, *Nematoscelis megalops*, *Euphausia hemigibba*, *Euphausia krohni*, *Euphausia brevis*, *Nyctiphanes couchi*) and the South Indian area of the Antarctic Ocean (*Euphausia superba*, *Thysanoessa macrura* and *Thysanoessa vicina*).

The haploid chromosome number of the 9 species studied varied from n = 11 to n = 19 among the Mediterranean species, and from n = 13 to n = 20 for the Antarctic ones. The two species *Thysanoessa macrura* and *T. vicina*, which are not easily distinguished by morphological characteristics and have overlapping distributions in the Southern Ocean, show very distinct karyological features (n = 20 and n = 13 respectively).

Chromosome morphology was determined from mitotic metaphases or meiotic metaphases II. Heteromorphic sexual chromosomes were not observed in any of the studied species. The karyotypes of species sharing the chromosome number of n = 19 may be distinguished by the chromosome size and morphology (see Fig. 1).

The present data were compared to those from the litterature on peracarids and decapods (Nakamura *et al.*, 1988; Thiriot-Quiévreux, 1994). The euphausiid species studied here are characterized by an exceptionally large chromosome size and by a restricted range of haploid chromosome number (n = 11 to 20).

ACKNOWLEDGEMENTS – This work was supported by the RDM.

Fig. 1. – Karyotypes of two euphausiid species sharing the same chromosome number (n = 19). A, *Meganyctiphanes norvegica*. The chromosome pairs show a regular decreasing size and a similar metacentric morphology. B, *Nematoscelis megalops*. The last few chromosome pairs show a sharper decrease in size than in *Meganyctiphanes*, and two chromosome pairs (nos 6 and 12, see arrows) are submetacentric. Scale bar = 10 µm.

LITERATURE CITED

BAKER A. DE C., BODEN B.P., BRINTON E. 1990. A practical guide to the euphausiids of the world. Published by the British Museum (Natural History), London. 96 p.

FEVOLDEN S.E. 1982. Feeding habits and enzyme polymorphism in *Thysanoeassa raschi* and *Meganyctiphanes norvegica* (Crustacea : Euphausiacea). *Sarsia* **67** : 1-10.

MACDONALD C.M., WILLIAMS R., ADAMS M. 1986. Genetic variation and population structure of krill *(Euphausia superba* Dana) from the Prydz bay region of Antarctic waters. *Polar Biol.* **6** : 233-236.

NAKAMURA H.K., MACHII A., WADA K.T. 1988. A check list of decapod chromosomes (Crustacea). *Bull. Natl Res Inst. Aquaculture, Nansei* **13** : 1-9.

PHAN N.V., GOMES V., SUZUKI H., A.C. PASSOS M.J. DE 1989. Preliminary studies on chromosomes of Antarctic krill, *Euphausia superba* Dana. *Polar Biol.* **10** : 149-150.

THIRIOT-QUIÉVREUX C. 1994. Advances in cytogenetics of aquatic organisms. *In* : Genetics and Evolution of Aquatic organisms. Edited by A.R. Beaumont. Chapman & Hall : 369-388.

THIRIOT-QUIÉVREUX C., CUZIN-ROUDY J. 1995. Karyological study of the Mediterranean krill *Meganyctiphanes norvegica* (Euphausiacea). *J. Crust. Biol.* **15** : 79-85.

THIRIOT-QUIÉVREUX C., LEITÃO A., CUZIN-ROUDY J. Chromosome diversity in mediterranean and antarctic euphausiid species. *J. Crust. Biol.* in press.

YABU H., KAWAMURA A. 1981. Chromosomes of *Euphausia pacifica* Hansen (Crustacea : Euphausiidae). *Chromosome Information Service* **31** : 8-9.

YABU H., KAWAMURA A. 1984. Chromosomes of *Euphausia superba* Dana. *Bull Plankton Soc. Jpn* **31** : 61-63.

Reçu le 3 février 1997 ; received February 3, 1997
Accepté le 20 mars 1997 ; accepted March 20, 1997

VIE MILIEU, 1997, 47 (4) : 397-400

A COMPUTER SIMULATION TO EVALUATE THE IMPACT OF *CAULERPA TAXIFOLIA* ON MEDITERRANEAN BIODIVERSITY

J. DE VAUGELAS[1], A. MEINESZ[1], P. COQUILLARD[2], D. HILL[3]

[1] *Laboratoire Environnement Marin Littoral, UMR DIMAR CNRS, Université de Nice-Sophia Antipolis, Parc Valrose, 06108 Nice cedex 02, France*

[2] *Laboratoire d'Ecologie végétale et cellulaire, Université d'Auvergne, Clermont-Ferrand, France*

[3] *Laboratoire d'Informatique, Université Blaise-Pascal, ISIMA, Clermont-Ferrand, France*

E-mail : vaugelas@hermes.unice.fr

E-mail : benny@sp.isima.fr

Twelve years after its introduction in the north-western sector of the Mediterranean sea, the tropical alga *Caulerpa taxifolia* is still spreading at a quick pace (Meinesz & Hesse 1991). It expands on most substrata and ecosystems, from 2 to 100 m deep (Belsher & Meinesz 1995).

Within this range of depths, around thirty original phytal and animal communities may be distinguished when mapped at a precise scale (i. e. 1 : 2 000th or more) (Meinesz *et al.*, 1983). In places invaded by *C. taxifolia*, *ca.* twenty of these communities may be covered and affected at various degrees. Among these are the most characteristic species and ecosystems of the Mediterranean : seagrass beds of *Posidonia oceanica* (Villèle & Verlaque 1994) and *Cymodocea nodosa*, algal communities on rocky substratum (Verlaque & Fritayre 1994), biocoenoses of sandy and muddy substrate. *C. taxifolia* grows as well in polluted area such as the muddy-sand in harbour and marinas.

Based on detailed maps of the substrata and phytal communities, a computer model was designed to predict the rate and pattern of *C. taxifolia* invasion (Hill *et al.* 1996). Taking into account depth, substratum, season, temperature and spread of the alga, the computer model allows one to simulate several years of *C. taxifolia* spreading, starting from a single shoot. The fragmentation of the alga and the dissemination of small parts due to local currents is analyzed and compared with the real pattern observed underwater in selected areas, whose colonisation is followed from the very beginning (i. e. *La Darse* harbour and *Passable* beach in the semi-closed bay of Villefranche-sur-Mer or Cap Martin near Menton).

For the main types of ecosystems and biotops, the invasive behaviour is tested according to rules known from field observation, experiments and theoretical values. Differences of spreading pace are related to the way the substratum may or not trap the drifting fragments of *C. taxifolia*. The algal fragments tend to sink (they do not float when detached from the substrate), and to settle at the basis of large obstacles :

— in seagrass beds, the long leaves of *Posidonia* easily trap the drifting fragments, allowing only for a very local dispersion. Therefore, in seagrass beds, *C. taxifolia* grows as fast as in every other place and may produce as many fragments, but these remain within a few meters of the first point of settlement. After a few years, the patch becomes very dense, overgrowing the *Posidonia* leaves from august till november, when *C. taxifolia* growth is fastest,

— on the opposite, on sand, dead matte of *Posidonia* and on rocky substrata, the drifting of *C. taxifolia* fragments is less affected by obstacles and allows for a rapid expansion over large areas. The fragments may be spreaded over tenth of meters by the slightest current, until they settle, usually at the fringe of some obstacle (larger rock, fringe of the *Posidonia* bed).

These differences in fragments behaviour according to the type of substratum they are drifting over, are easily incorporated in the computer model. For each type of substratum, we define a pattern of dispersion (i. e. the mean distance at which a fragment is dispersed from its place of origin), and the number of fragments produced per square meter of *C. taxifolia* dense population.

As an example, a 5 years computer simulation is presented for the *La Darse* harbour in Villefranche-sur-Mer (Figs. 1, 2). The model parameters used for this station were also tested on the other stations as well. In excerpt, the real situation as of 1996, i. e. after 5 years of colonisation.

A good fit is observed for the densely covered surfaces (i. e. > 80 % cover) between the simulation (1.5 ha densely covered after 5 years) and

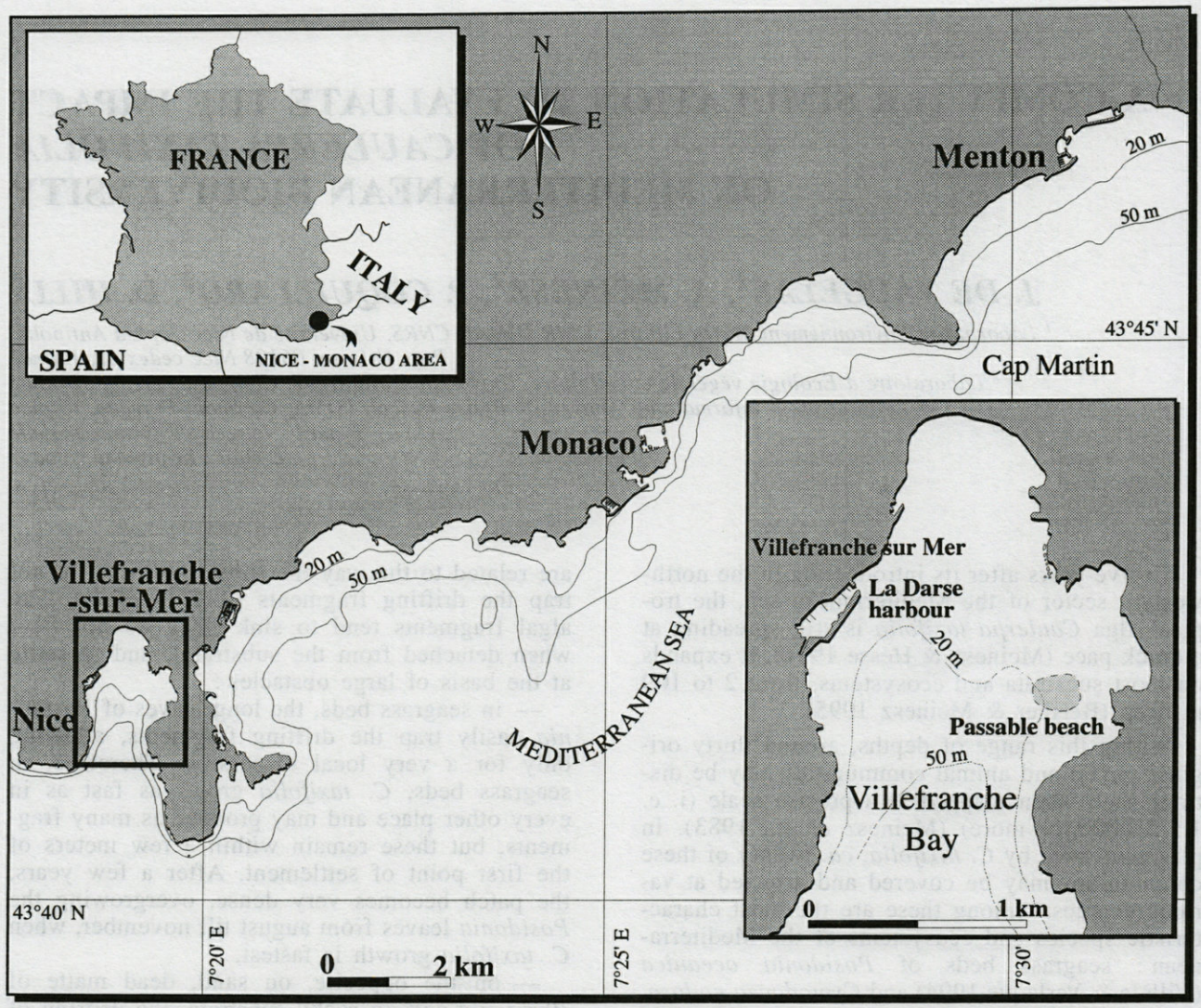


Fig. 1. – Situation map.

the real situation (1.8 ha covered). When considering the surfaces only slightly attained together with the densely covered zones, the fit is equally good : simulation gives 7.5 ha compared to the real situation, 8.1 ha.

Apart from the comparison of surfaces, the pattern of dispersion provided by the model is also realistic when compared to the *in situ* situation. The densest zones are situated inside the harbour, in sheltered places, while outside the fragments are dispersed over a zone ca. 200 m in radius. The dispersion of fragments around the harbour entrance is probably due to the local pattern of currents rather than to human action (the fishermen, whose nets may trap *C. taxifolia* fragments, are located in the old port of Villefranche-sur-Mer, located one mile north of *La Darse*).

The presence of *C. taxifolia* in the seagrass bed was first predicted by the model and then validated by the divers. Without the model, the presence of *C. taxifolia* in this area would have been largely underestimated as it is quite difficult to spot the small patches developping within the shelter of the long *Posidonia* leaves. From the model, precise instructions were given to the divers to look carefully between the *Posidonia* leaves. This close inspection revealed many small patches which had escaped from previous mapping investigations.

At this level of development, the computer model may help to significantly estimate the progressive replacement of original biocenoses by up to 100% cover of *C. taxifolia* fronds and rhizomes. In the studied region (Alpes-Maritimes), this generally occurs after the 3rd or 4th year of settlement on rocky substratum, including steep walls, but may take more years in seagrass beds where the lateral spread of fragments is obstructed by the dense leaves of *Posidonia*. To run a simulation, one only needs to know the distribution of

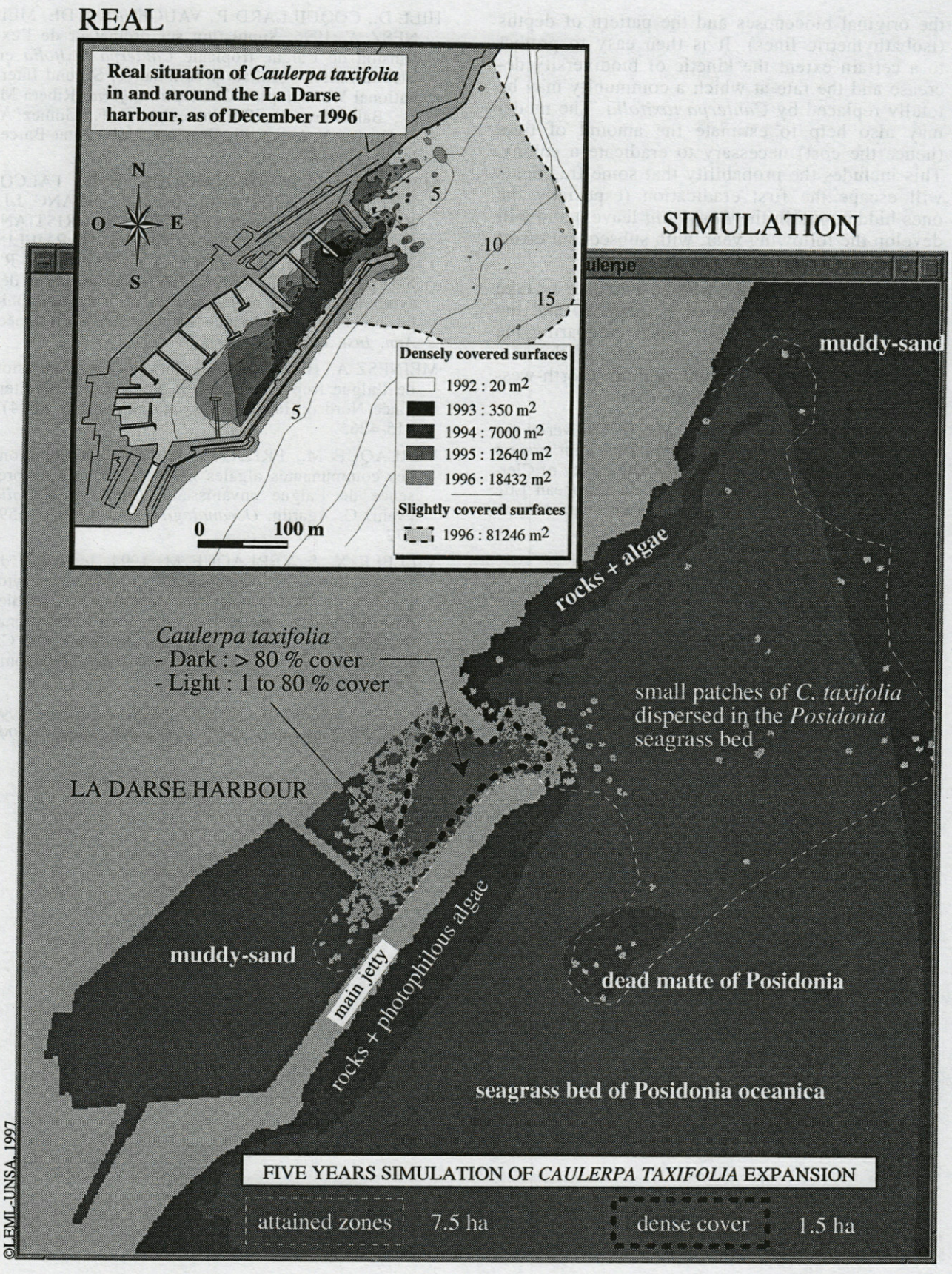


Fig. 2. – Example of a 5 year computer simulation for the La Darse harbour, Villefranche-sur-Mer (Alpes-Maritimes).

the original biocenoses and the pattern of depths (isobathymetric lines). It is then easy to predict to a certain extent the kinetic of biodiversity decrease and the rate at which a community may be totally replaced by *Caulerpa taxifolia*. The model may also help to estimate the amount of time (hence the cost) necessary to eradicate a colony. This includes the probability that some fragments will escape the first eradication (especially the ones hidden within the *Posidonia* leaves) and will develop the following year, with subsequent effort to clean the area.

The calibration phase will be pursued, to take into account the biomass of *C. taxifolia* and the effect of water temperature when comparing the growth pattern in warm (eastern part of the Mediterranean sea) versus cold regions (north-western part of the Mediterranean sea).

ACKNOWLEDGMENTS – We thank Ms. D. Chiaverini for her help when preparing the maps. This joint project between the University of Nice, the University of Clermont-Ferrand and ISIMA is part of an European Life DG 11 programme on *Caulerpa taxifolia* expansion in the Mediterranean sea.

REFERENCES

BELSHER T., MEINESZ A. 1995. Deep-Water distribution of the tropical alga introduced into the Mediterranean : *Caulerpa taxifolia*. *Aquatic Botany* **51** : 163-169.

HILL D., COQUILLARD P., VAUGELAS J. DE, MEINESZ A. 1996. Simulation sur ordinateur de l'expansion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée. Résultats préliminaires. Second International Workshop on *Caulerpa taxifolia*. Ribera M. A., Ballesteros E., Boudouresque C.-F., Gomez A. & Gravez V. (eds.), Publicacions Universitat Barcelona : 119-127.

MEINESZ A., BOUDOURESQUE C.-F., FALCONETTI C., ASTIER J.-M., BAY D., BLANC J.J., BOURCIER M., CINELLI F., CIRIK S., CRISTIANI G., DI GERONIMO I., GIACCONE G., HARMELIN J.-G., LAUBIER L., LOVRIC A.Z., MOLINIER R., SOYER J., VAMVAKAS C. 1983. Normalisation des symboles pour la représentation et la cartographie des biocénoses benthiques littorales de Méditerranée. *Ann. Inst. océanogr.* Paris **59** (2) : 155-172.

MEINESZ A., HESSE B. 1991. Introduction et invasion de l'algue tropicale *Caulerpa taxifolia* en Méditerranée Nord occidentale. *Oceanologica Acta* **14** (4) : 415-426.

VERLAQUE M., FRITAYRE P. 1994. Modifications des communautés algales méditerranéennes en présence de l'algue envahissante *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh. *Oceanologica acta* **17** (6) : 659-672.

VILLELE X. & VERLAQUE M. 1994. Incidence de l'algue introduite *Caulerpa taxifolia* sur le phytobenthos de Méditerranée occidentale : 1. L'herbier de *Posidonia oceanica* (L) Delile. First International Workshop on *Caulerpa taxifolia*, Boudouresque C.-F., Meinesz A. & Gravez V. (eds.), GIS Posidonie Publ., Fr. : 343-347.

Reçu le 4 août 1997 ; received August 4, 1997
Accepté le 7 novembre 1997 ; accepted November 7, 1997

BIODIVERSITY IN DISPERSIVE ENVIRONMENTS
BIODIVERSITÉ EN MILIEU DISPERSIF

18-20 novembre 1996

Programme des Communications
Congress programme

Liste des participants et du Comité scientifique
List of participants and of the Scientific Commitee

Programme des communications
Congress programme

Lundi 18 novembre 1996

8 h 30-10 h 00	***Accueil et enregistrement***
10 h 00	***Ouverture du colloque*** **(D. DOUMENC – MNHN, A. GUILLE – RDM, J. BOUCHER – IFREMER, J.-C. MOUNOLOU – CNRS, B. TRAMIER – ELF AQUITAINE)**

Inventaires et classifications *(Inventorying and classifications)*

10 h 40-11 h 00	**A. TOULMOND & S. GOFAS**. Inventaire de la flore et de la faune des Stations Marines métropolitaines.
11 h 00-11 h 20	**P. BOUCHET, N. COMINARDI, A. CROSNIER & B. RICHER de FORGES**. Le benthos profond de l'Indo-Pacifique : du *Challenger* aux campagnes MUSORSTOM.
11 h2 0-11 h 30	***Discussion***
11 h 30-11 h 50	**C.-F. BOUDOURESQUE**. Comment expliquer la diversité spécifique des macrophytes en Méditerranée ? Hypothèse d'un puits intermittent pour la biodiversité.
11 h 50-12 h 20	**J. VACELET**. Biodiversité et colonisation d'une « île bathyale » en milieu littoral. **J.-G. HARMELIN**. Origine de la biodiversité dans les habitats aphotiques littoraux : la faune bryozoologique profonde est-elle une source de colonisateurs ?
12 h 20-12 h4 0	**P. LOZOUET**. Aspects de l'évolution de la richesse spécifique chez des Gastéropodes fossiles.
12 h 40-13 h 00	***Discussion***

13 h 00-14 h 30	REPAS

Suivi de la biodiversité *(monitoring of biodiversity)*

14 h 30-14 h 50	**J.-L. BOUCHEREAU & T. LAM HOAÏ**. La faune littorale ichthyique des îles Lavezzi (Corse) entre 0 et 1 m de profondeur : inventaire, évaluation quantitative et recolonisation après défaunation expérimentale.
14 h 50-15 h 10	**D. AUGUSTIN, R. GALZIN & B. SALVAT**. Récifs coralliens et perturbations catastrophiques naturelles : Des réponses variées selon les peuplements.
15 h 10-15 h 30	**A. MEINESZ & J. de VAUGELAS**. Réseau d'observation de populations d'espèces pérennes de mode battu de la frange intertidale de Méditerranée.
15 h 30-15 h 50	**D. MORAGA & A. TANGUY**. Action anthropique sur la diversité génétique d'un bivalve marin, Crassostrea gigas : recherche de marqueurs génétiques.
15 h 50-16 h 00	***Discussion***

16 h 00-16 h 30	PAUSE

Invasion d'espèces *(species invasions)*

16 h 30-16 h 45	**P.Y. NOEL, E. TARDY & C. d'UDEKEM d'ACOZ**. Un nouvel envahisseur des côtes atlantiques françaises : le Crabe *Hemigrapsus penicillatus*.
16 h 45-17 h 15	**D. HAMON**. Effets de la prolifération de la Crépidule (*Crepidula fornicata*) sur la diversité de la macrofaune benthique en Baie de Saint-Brieuc (Manche occidentale). **C. VALLET, J.-C. DAUVIN, C. DUPUY & D. HAMON**. Diversité de la faune suprabenthique des fonds à Crépidule de la baie de Saint-Brieuc.
17 h 15-17 h 35	**J. De VAUGELAS, A. MEINESZ, D. HILL & P. COQUILLARD**. *Caulerpa taxifolia* : à partir de quel seuil peut-on modéliser une diminution de la biodiversité ?
17 h 35-17 h 45	***Discussion***

Mardi 19 novembre 1996

Mise en évidence de la biodiversité, les outils « moléculaires » *(assessing biodiversity, « the molecular tools »)*

09 h 00-09 h 15	**C. THIRIOT-QUIÉVREUX, J. CUZIN-ROUDY & A. LEITAO**. Diversité caryologique d'Euphausiacés méditerranéens et antarctiques.
09 h 15-09 h 30	**M.-J. CHRÉTIENNOT-DINET & C. COURTIES**. Biodiversité des microalgues : exemple des eucaryotes pico- et ultraplanctoniques de l'étang de Thau.
09 h 30-09 h 45	**L. GUILLOU, D. VAULOT, L.K. MEDLIN, N. SIMON**. Taxonomie moléculaire du picophytoplancton océanique grâce à l'utilisation de sondes moléculaires dirigées contre l'ARNr 18S.
09 h 45-10 h 00	**F. PARTENSKY**. Diversité génétique chez *Prochlorococcus*, l'organisme photosynthétique le plus petit et le plus abondant de la biosphère.
10 h 00-10 h 10	***Discussion***

Origine, maintien et changement de la biodiversité *(Origine, maintenance and change of biodiversity)*

10 h 10-10 h 30 **F. BONHOMME, L. BAHRI, P. BORSA, L. CHIKHI, P. GARCIA de LEON, M. NACIRI**. A propos du maintien Des différenciations génétiques en milieu dispersif.

10 h 30-10 h 50 **P. BORSA**. Biogéographie infraspécifique de la faune marine méditerranéenne.

10 h 50-11 h 00 ***Discussion***

11 h 00-11 h 30	PAUSE

11 h 30-11 h 50 **B. LAURIN, B. DAVID, T. CHONÉ & F. MAGNIEZ-JANNIN**. Structuration spatiale des espèces et disparité morphologique : l'échinide irrégulier *Echinocardium*.

11 h 50-12 h 10 **E. POULIN & J.-P. FÉRAL**. Origine de la différence du nombre d'espèces d'oursin dans deux groupes trophiques en Terre-Adélie : Diversité fonctionnelle ou historique ?

12 h 10-12 h 30 **J. DEUTSCH, E. MOUCHEL-VIELH, J.-M. GIBERT & C. RIGOLOT**. L'origine génétique de la biodiversité : le modèle Cirripèdes.

12 h 30-12 h 40 ***Discussion***

12 h 40-14 h 30	REPAS

14 h 30-14 h 50 **C. ENGEL, R. WATTIER, C. DESTOMBE & M. VALERO**. Flux géniques et analyse de paternité chez *Gracilaria gracilis*.

14 h 50-15 h 10 **S. PLANES & R. GALZIN**. Analyse de la biodiversité en relation avec l'évolution des écosystèmes, des espèces et des populations de poissons dans les récifs coralliens.

15 h 10-15 h 25 **M. CAROLA, G. GIRIBET, J.L.L. PRETUS, C. RAZOULS, A. PICARD & A.-M. GENEVIÈRE**. Étude préliminaire sur la différenciation génétique de trois populations de l'espèce d'amphipode *Echinigammarus pungens*, fondée sur les gènes mitochondriaux 16S et CoI.

15 h 25-15 h 35 ***Discussion***

Usage durable de la biodiversité *(sustainable use of biodiversity)*

15 h 35-15 h 55 **J. BOUCHER**. Biodiversité et ressources marines vivantes : Lacunes de connaissances, résilience des systèmes marins ou innocuité de la pêche ?

15 h 55-16 h 15 **P. CURY & O. ANNEVILLE**. Pêcheries peau de chagrin : la diversité marine menacée par des anecdotes.

16 h 15-16 h 25 ***Discussion***

16 h 25-16 h 50	PAUSE

16 h 50-17 h 05 **Y. ALDEBERT**. Ressources halieutiques démersales du golfe du Lion. Impact de l'exploitation sur la diversité ichtyologique.

17 h 05-17 h 20 **V. ALLAIN**. Biodiversité et stratégies démographiques des populations de poissons profonds de l'Atlantique Nord-Est soumises à la pression de la pêche.

17 h 20-17 h 50 **J.-P. LÉAUTÉ**. Etude de la biodiversité du peuplement halieutique du golfe de Gascogne. Evolution de la composition des débarquements des chalutiers artisans de La Rochelle de 1978 à 1993.
J.-C. POULARD. Spatialisation et structure trophique des assemblages d'espèces pêchées en mer Celtique et dans le golfe de Gascogne.

17 h 50-18 h 00 ***Discussion***

Mercredi 20 novembre 1996

Biodiversité fonctionnelle *(functional aspects of biodiversity)*

09 h 10-09 h 20 Introduction (G. Boucher)

09 h 20-09 h 40 **G. BOUCHER**. Biodiversité et productivité des écosystèmes.

09 h 40-10 h 00 **A. GRÉMARE**. Validation expérimentale du concept de groupe fonctionnel : Proposition de mise en application Dans les fonds de sables infralittoraux de la côte catalane.

10 h 00-10 h 10 ***Discussion***

10 h 10-10 h 30 **C. ROUGIER & T. LAM HOAI**. Biodiversité dans une lagune méditerranéenne à travers deux groupes Du microzooplancton.

10 h 30-10 h 50 **C. HILY & M. BOUTEILLE**. Rôle de l'espèce *Zostera marina* dans la structure et diversité des peuplements sédimentaires intertidaux.

10 h 50-11 h 10 **J. GRALL & M. GLÉMAREC**. Biodiversité des fonds de maerl : approche fonctionnelle et impacts anthropogéniques en Bretagne.

11 h 10-11 h 20 ***Discussion***

11 h 20-11 h 50	PAUSE

11 h 50	***DISCUSSION ET CONCLUSION***

Liste des participants et des membres du comité scientifique

List of participants and of the scientific committee

Les membres du comité scientifique sont signalés par (*) après leur nom.

Members of the scientific committee are marked (*).

Yvonne Aldebert
IFREMER – centre de Sète
1, rue Jean-Vilar
34200 Sète
Tél : 04 67 46 78 37 fax : 04 67 74 70 90
E-mail : Yvonne.Aldebert@ifremer.fr

Robert Barbault (*)
UPMC, Inst. Féd. d'Ecologie
7, quai Saint-Bernard, bat A, 7e ét., case 237
75252 Paris cedex 05
Tél : 01 44 27 56 71 fax : 01 44 27 27 34
E-mail : biodiv.barbault@snv.jussieu.fr

Guy Boucher (*) (co-organisateur)
MNHN, Biologie des invertébrés marins
URA 699, 57 rue Cuvier, Pav. Chevreul
75005 Paris
Tél : 01 40 79 38 01 fax : 01 40 79 31 09
E-mail : boucher@mnhn.fr

Philippe Bouchet
MNHN, Biologie des invertébrés marins
URA 699, 55 rue Buffon
75005 Paris
Tél : 01 40 79 31 03 fax : 01 40 79 30 89
E-mail : bouchet@mnhn.fr

Marie-Josèphe Chrétiennot-Dinet
Observatoire Océanologique, URA 2071
BP 44
66651 Banyuls-sur-mer cedex
Tél : 04 68 88 73 07 fax : 04 68 88 73 95
E-mail : mjdinet@arago.univ-perp.fr

Philippe Cury
ORSTOM
BP 5045
34032 Montpellier cedex 1
Tél : 04 67 41 94 10 fax :
E-mail : cury@orstom.rio.net

Christophe Destombe
Lab Génétique et Evolution des pop veg
URA 1185, Université Lille1, Bât. SN2
59655 Villeneuve d'Ascq
Tél : 03 20 43 49 91 fax : 03 20 43 69 79
E-mail : destombe@univ-lille1.fr

Carolyn Engel
Lab Génétique et Evolution des pop veg
URA 1185, Université Lille1, Bât. SN2
59655 Villeneuve d'Ascq
Tél : 03 20 43 49 91 fax : 03 20 43 69 79
E-mail : carolyn.engel@univ-lille1.fr

Serge Frontier (*)
Station marine, URA 1363
BP 80
62930 Wimereux
Tél : 03 21 99 29 00 fax : 03 21 99 29 01
E-mail :

Jacques Grall
UBO, URA 1513, Ecologie benthique
BP 809
29285 Brest cedex
Tél : 02 98 01 67 18 fax : 02 98 01 63 11
E-mail : jacques.grall@univ-brest.fr

Valérie Allain
IFREMER – centre de Lorient
8, rue François-Toullec
56100 Lorient
Tél : 02 97 87 73 10 fax : 02 97 83 41 06
E-mail : vallain@ifremer.fr

François Bonhomme (*)
Univ. Montpellier 2, URA 1493
Place Eugène-Bataillon, Cc 063
34095 Montpellier cedex 5
Tél : 04 67 14 38 87 fax : 04 67 14 45 54
E-mail : bonhomme@crit.univ-montp2.fr

Jean Boucher (*)
IFREMER – Centre de Brest
BP 70
29263 Plouzané
Tél : 02 98 22 46 15 fax : 02 98 22 45 47
E-mail : jboucher@ifremer.fr

Charles-François Boudouresque (*)
COM, Station marine d'Endoume, EP 75
Rue de la Batterie des Lions
13007 Marseille
Tél : 04 91 04 16 23 fax : 04 91 04 16 35
E-mail : boudour@com.univ-mrs.fr

Jacques Clavier
ORSTOM centre de Brest
BP 70
29280 Plouzané
Tél : 02 98 22 45 18 fax : 02 98 22 45 14
E-mail : clavier@orstom.fr

Jean-Claude Dauvin
Station Marine
BP 80
62930 Wimereux
Tél : 03 21 99 29 00 fax : 03 21 99 29 01
E-mail : jcd@loalit.univ-littoral.fr

Jean Deutsch
UPMC, Lab Evolution moléculaire
9, quai Saint-Bernard, bat B, case 241
75252 Paris cedex 05
Tél : 01 44 27 25 76 fax :
E-mail : jean.deutsch@snv.jussieu.fr

Jean-Pierre Féral (*) (co-organisateur)
Observatoire Océanologique, URA 2156
BP 44
66651 Banyuls-sur-mer cedex
Tél : 04 68 88 73 18 fax : 04 68 88 73 83
E-mail : feral@obs-banyuls.fr

Michel Glémarec (*)
UBO, URA 1513, Ecologie benthique
6, av. Le Gorgeu, BP 809
29287 Brest
Tél : 02 98 31 62 65 fax : 02 98 31 61 31
E-mail : jacques.grall@univ-brest.fr

Antoine Grémare
Observatoire Océanologique URA 2071
BP 44
66651 Banyuls-sur-mer cedex
Tél : 04 68 88 73 59 fax : 04 68 88 73 95
E-mail : gremare@obs-banyuls.fr

David Augustin
EPHE, URA 1453, Univ. Perpignan
Avenue de Villeneuve
66860 Perpignan cedex
Tél : 04 68 66 20 55 fax : 04 68 50 36 86
E-mail : etupol@univ-perp.fr

Philippe Borsa
Univ. Montpellier 2, URA 1493
Place Eugène-Bataillon, Cc 063
34095 Montpellier cedex 5
Tél : 04 67 14 38 87 fax : 04 67 14 45 54
E-mail : borsa@univ-montp2.fr

Jean-Luc Bouchereau
Lab. hydrolog. marine et continentale
UMR 5556, Univ. Montpellier 2, Cc 093
34095 Montpellier cedex 05
Tél : 04 67 14 36 76 fax : 04 67 14 37 19
E-mail : bouchero@hyd.univ-montp2.fr

Martha Carola
Observatoire Océanologique, URA 2071
BP 44
66651 Banyuls-sur-mer cedex
Tél : 04 68 88 73 06 fax : 04 68 88 73 95
E-mail :

Claude Courties
Lab. hydrolog. marine et continentale
UMR 5556, Univ. Montpellier 2, Cc 093
34095 Montpellier cedex 05
Tél : 04 67 14 47 62 fax : 04 67 14 37 19
E-mail : courties@univ-montp2.fr

Bruno David
Univ. Bourgogne, Centre des Sc. Terre
UMR 5561, 6, Boulevard Gabriel
21000 Dijon
Tél : 03 80 39 63 71 fax : 03 80 39 63 87
E-mail : bdavid@u-bourgogne.fr

Dominique Doumenc
MNHN, Biologie des invertébrés marins
URA 699, 55, rue Buffon
75005 Paris
Tél : 01 40 79 33 31 fax : 01 40 79 30 97
E-mail : doumenc@mnhn.fr

Françoise Fridlansky
UPR A 9061
Centre de Génétique Moléculaire
91198 Gif-sur-Yvette
Tél : 01 69 82 37 57 fax : 01 69 07 49 73
E-mail : fridlansky@cgm.cnrs-gif.fr

Nicole Gourbault
MNHN, Biologie des invertébrés marins
URA 699, 57, rue Cuvier, Pav. Chevreul
75231 Paris
Tél : 01 40 79 31 12 fax : 01 40 79 31 09
E-mail : gourbaul@mnhn.fr

Alain Guille (*)
Observatoire Océanologique
BP 44
66651 Banyuls-sur-mer cedex
Tél : 04 68 88 73 00 fax : 04 68 88 16 99
E-mail : aguille@obs-banyuls.fr

Michel Guillerme
ELF
CSJTF
64018 Pau
Tél : 05 59 83 62 41 fax : 05 59 83 62 60
E-mail :

Jean-Georges Harmelin
COM, Station marine d'Endoume, EP 75
Rue de la Batterie des Lions
13007 Marseille
Tél : 04 91 04 16 32 fax : 04 91 04 16 35
E-mail : jharmel@com.univ-mrs.fr

Thong Lam Hoaï
Lab. hydrolog. marine et continentale
UMR 5556, Univ. Montpellier 2, Cc 093
34095 Montpellier cedex 05
Tél : 02 98 01 62 70 fax : 02 98 01 63 11
E-mail : lamhoai@hyd.univ-montp2.fr

Bernard Laurin
Univ. Bourgogne, Centre des Sc. Terre
UMR 5561, 6 Boulevard Gabrie
21000 Dijon
Tél : 03 80 39 63 76 fax : 03 80 39 63 87
E-mail : blaurin@u-bourgogne.fr

Christian Lévêque (*)
ORSTOM
213, rue La Fayette
75480 Paris cedex 10
Tél : 01 48 03 76 86 fax : 01 48 03 75 26
E-mail : leveque@paris.orstom.fr

Enrique Martinez
Lab. Génétique et Evolution des pop. veg.
URA 1185, Université Lille I, Bât. SN2
59650 Villeneuve-d'Ascq
Tél : 03 20 43 49 91 fax : 03 20 43 69 79
E-mail : enrique.martinez@univ-lille1.fr

Jean-Claude Mounolou (*)
UPR A 9061
Centre de Génétique Moléculaire
91198 Gif-sur-Yvette
Tél : 01 69 82 37 56 fax : 01 69 82 43 83
E-mail : mounolou@cgm.cnrs-gif.fr

Frédéric Partensky
Station biologique UPR 9042
BP 74
29682 Roscoff cedex
Tél : 02 98 29 23 14 fax : 02 98 29 23 24
E-mail : partensk@sb-roscoff.fr

Elie Poulin
Observatoire Océanologique, URA 2156
BP 44
66651 Banyuls-sur-mer cedex
él : 04 68 88 73 85 fax : 04 68 88 73 98
E-mail : poulin@obs-banyuls.fr

Pierre-Guy Sauriau
CREMA
Place du séminaire – BP 7
17137 L'Houmeau
Tél : 02 46 50 06 23 fax : 02 46 50 06 00
E-mail : pgsauriau@ifremer.fr

Catherine Thiriot-Quiévreux (*)
Observatoire Océanologique, BP 28
URA 2077
06230 Villefranche-sur-mer
Tél : 04 93 76 38 25 fax : 04 93 76 38 93
E-mail : thiriot@ccrv.obs-vlfr.fr

Laure Guillou
Station biologique UPR 9042
BP 74
29682 Roscoff cedex
Tél : 02 98 29 23 23 fax : 02 98 29 23 24
E-mail : lguillou@sb-roscoff.fr

Christian Hily
UBO, URA 1513, Ecologie benthique
6, av. Le Gorgeu, BP 809
29287 Brest
Tél : 02 98 01 70 46 fax : 02 98 01 63 11
E-mail : Christian.Hily@univ-brest.fr

Gérard Lasserre
Lab. hydrolog. marine et continentale
UMR 5556, Univ. Montpellier 2, Cc 093
34095 Montpellier cedex 05
Tél : 04 67 14 47 60 fax : 04 67 14 37 19
E-mail : lasserre@hyd.univ-montp2.fr

Jean-Pierre Léauté
CREMA
Place du séminaire – BP 7
17137 L'Houmeau
Tél : 05 46 50 06 71 fax : 05 46 50 93 79
E-mail : jean.pierre.leaute@ifremer.fr

Pierre Lozouet
MNHN, Biologie des invertébrés marins
URA 699, 55, rue Buffon
75005 Paris
Tél : 01 40 79 31 05 fax : 01 40 79 30 89
E-mail : lozouet@mnhn.fr

Alexandre Meinesz
Lab. Environnement marin littoral, EP 75
Univ. Nice, Parc Valrose
06108 Nice
Tél : 04 92 07 68 46 fax : 04 92 07 68 49
E-mail : meinesz@hermes.unice.fr

Paul Nival (*)
Observatoire Océanologique, BP 28
URA 2077
06230 Villefranche-sur-mer
Tél : 04 93 76 38 14 fax : 04 93 76 38 34
E-mail : nival@ccrv.obs-vlfr.fr

Serge Planes
EPHE, URA 1453, Univ. Perpignan
Avenue de Villeneuve
66860 Perpignan cedex
Tél : 04 68 66 20 55 fax : 04 68 50 36 86
E-mail : planes@univ-perp.fr

Claude Razouls
Observatoire Océanologique, URA 2071
BP 44
66651 Banyuls-sur-mer cedex
Tél : 04 68 88 73 52 fax : 04 68 88 73 95
E-mail :

Alain Sournia (*)
CNRS, chargé de mission SDU et SDV
3, rue Michel-Ange, BP 287
75766 Paris cedex 16
Tél : 01 44 96 43 95 fax : 01 44 96 49 65
E-mail : alain.sournia@cnrs-dir.fr

André Toulmond (*)
Station biologique UPR 9042
BP 74
29682 Roscoff cedex
Tél : 02 98 29 23 05 fax : 02 98 29 23 26
E-mail : toulmond@sb-roscoff.fr

Dominique Hamon
IFREMER, centre de Brest
DEL/Ecologie, BP 70
29263 Plouzané
Tél : 02 98 22 44 70 fax : 02 98 22 45 48
E-mail : dhamon@ifremer.fr

Michèle Knoepffler
Observatoire Océanologique
BP 44
66651 Banyuls-sur-mer cedex
Tél : 04 68 88 73 58 fax : 04 68 88 73 95
E-mail :

Pierre Lasserre
UNESCO, Point focal pour la
1, rue Miollis
75732 Paris cedex 15
Tél : 01 45 68 40 67 fax : 01 40 65 98 97
E-mail : p.lasserre@unesco.org

Maryvonne Lehir
UBO, URA 1513, Ecologie benthique
6, av. Le Gorgeu, BP 809
29287 Brest
Tél : 02 98 01 67 18 fax : 02 98 01 63 11
E-mail : malehir@univ-brest.fr

Hong Luo
Lab. Génétique et Evolution des pop. veg.
URA 1185, Université Lille1, Bât. SN2
59650 Villeneuve-d'Ascq
Tél : 03 20 43 49 91 fax : 03 20 43 69 79
E-mail : valero@univ-lille1.fr

Dario Moraga
UBO, URA 1513, Biologie marine
6, av. Le Gorgeu, BP 809
29285 Brest
Tél : 02 98 01 62 70 fax : 02 98 01 63 11
E-mail : Dario.Moraga@univ-brest.fr

Pierre Noël
MNHN, Biologie des invertébrés marins
URA 699, 55, rue Buffon
75005 Paris
Tél : 01 40 79 30 98 fax : 01 40 79 30 89
E-mail : pnoel@mnhn.fr

Jean-Charles Poulard
IFREMER Laboratoire ECOHAL
rue de l'Ile-d'Yeu
44311 Nantes
Tél : 02 40 37 41 08 fax : 02 40 37 40 75
E-mail : jcpoular@ifremer.fr

Claude Rougier
Lab. hydrolog. marine et continentale
UMR 5556, Univ. Montpellier 2, Cc 093
34095 Montpellier cedex 05
Tél : 04 67 14 47 63 fax : 04 67 14 37 19
E-mail : lamhoai@hyd.univ-montp2.fr

Arnaud Tanguy
UBO, URA 1513, Biologie marine
6, av. Le Gorgeu, BP 809
29287 Brest
Tél : 02 98 01 62 70 fax : 02 98 01 63 11
E-mail : Arnaud.Tanguy@univ-brest.fr

Bernard Tramier (*)
ELF, Direction Environnement & Sécurité
Tour Elf, cedex 45
92078 Paris – La Défense
Tél : 01 47 44 21 72 fax : 01 47 44 25 90
E-mail :

Marc Troussellier (*)
Lab. hydrolog. marine et continentale
UMR 5556, Univ. Montpellier 2, Cc 093
34095 Montpellier cedex 05
Tél : 04 67 14 47 61 fax : 04 67 14 37 19
E-mail : troussel@hydrobio.univ-montp2.fr

Carole Vallet
MNHN, Biologie des invertébrés marins
URA 699, 57, rue Cuvier, Pav. Chevreul
75231 Paris cedex 05
Tél : 01 40 79 38 43 fax : 01 40 79 31 09
E-mail :

Jean Vacelet
COM, Station marine d'Endoume, EP 75
Rue de la Batterie des Lions
13007 Marseille
Tél : 04 91 04 16 27 fax : 04 91 04 16 35
E-mail : jvacelet@com.univ-mrs.fr

Jean de Vaugelas
Lab Environnement marin littoral, EP 75
Univ. Nice, Parc Valrose
06108 Nice
Tél : 04 92 07 68 45 fax : 04 92 07 68 49
E-mail : vaugelas@hermes.unice.fr

Myriam Valéro
Lab. Génétique et Evolution des pop. veg.
URA 1185, Université Lille I, Bât. SN2
59650 Villeneuve-d'Ascq cx
Tél : 03 20 43 49 91 fax : 03 20 43 69 79
E-mail : valero@univ-lille1.fr

Jacques Weber (*)
CIRAD GREEN
45 bis, avenue de la Belle Gabrielle
94736 Nogent-sur-Marne
Tél : 01 43 94 43 04 fax :
E-mail : weber@cirad.fr

VIE MILIEU, 1997, 47 (4) : 407-409

ANALYSE D'OUVRAGE
BOOK REVIEW

LA BIODIVERSITÉ SOUS TOUS SES ASPECTS

C. LÉVÊQUE, 1997. La biodiversité. P.U.F., Coll. *Que sais-je ?* n° 3166. Paris, 128 p. broché, 42 F.

Remarquable ! Enfin un petit livre écrit en bon français, qui nous présente de façon agréable, simple et très accessible, tout en étant très documenté, l'essentiel de ce qu'est la biodiversité. On y trouve ce que les uns et les autres placent le plus souvent derrière un vocable devenu familier au point qu'on en a parfois les oreilles rebattues, bien que le terme conserve une part de flou, voire d'équivoque tellement il est utilisé dans des contextes différents pour désigner ce qui intéresse particulièrement ses utilisateurs. Ceux-ci sont bien sûr des biologistes mais aussi des techniciens ou des décideurs de l'aménagement, des historiens ou des géographes, des économistes ou des marchands, des sociologues et bien sûr des hommes politiques. Comment s'étonner que les uns et les autres ne parlent pas exactement de la même chose ? Même parmi les biologistes, un moléculariste et un généticien des populations n'étudient pas la même biodiversité qu'un écologiste, qu'un botaniste tropical ou un taxonomiste spécialiste de micro-invertébrés terrestres ou aquatiques. Chacun a trop tendance, et cela est naturel, à considérer que la biodiversité c'est d'abord ce qu'il étudie et qui l'intéresse tout particulièrement au point qu'il ignore parfois les approches des autres. Et cette ignorance n'est pas toujours sans conséquences, même lorsqu'elle est involontaire, et qu'elle ne s'accompagne d'aucun mépris à l'égard des autres utilisateurs du concept de biodiversité.

Ces divers utilisateurs (ainsi que nous-même car chacun de nous, a été un jour, parfois à la façon de Monsieur Jourdain, ou sera un jour ou l'autre utilisateur du concept) n'auront plus d'excuse puisque chacun pourra maintenant, sans peine, et dans sa langue maternelle s'il est francophone, se familiariser un minimum avec les aspects de la biodiversité qu'il connaît le moins ou que bien souvent il ne soupçonne même pas, grâce au livre de Christian Lévêque.

Et petit n'est pas ici un mot qui minore. Au contraire, les enseignants de tous ordre, depuis ceux du Primaire qui est réellement fondamental au Supérieur ou qui se prétend tel, en passant par les professeurs du Collège et du Lycée, ne seront pas les seuls j'en suis certain à s'apercevoir que c'est une performance que d'avoir réussi en une centaine de pages seulement à traiter de façon sérieuse et pédagogique de tous les aspects de la biodiversité, sans être jamais ennuyeux et en ouvrant nombre d'horizons nouveaux. Il faut préciser en effet qu'à côté d'un rappel de données factuelles les plus fondamentales sur lesquelles repose le concept de biodiversité, l'auteur évoque en les présentant brièvement, différentes interprétations ou analyses conduisant à des conclusions parfois contradictoires. Diverses attitudes sont donc proposées à la réflexion du lecteur et même si le point de vue de l'auteur transparait souvent, les conclusions sont toujours présentées comme celles d'une partie de la communauté scientifique, comme les estimations actuelles d'un certain nombre d'experts, et non comme des certitudes absolues, ou des vérités scientifiques suffisamment établies pour être indiscutables. Nous ajouterons qu'en dépit de son format imposé par la Collection, ce volume est illustré par une bonne demi douzaine de photographies de l'auteur, photographies en couleur et bien choisies, pour leur intérêt à la fois documentaire et esthétique.

Si c'est en vain qu'on recherchera dans ce livre des données scientifiques ou des conclusions importantes qui puissent être contestées, une lecture critique permettra cependant de relever quelques points de détail qui pourraient peut-être faire l'objet de corrections ou de brefs compléments dans la prochaine édition du livre. Ainsi page 17 au Tableau 1 on voit apparaître les « Premiers mammifères placentaux » (sic) là où on s'attendrait plutôt à voir les « Premiers mammifères placentaires ». De même on lit à la page 22 que la mule est « issue du croisement de l'ânesse et du cheval » alors qu'un tel hybride serait plutôt un bardot et que la mule, comme le mulet, proviennent du croisement inverse, celui d'une jument avec un âne. Plus loin, l'auteur rapporte sans commentaire aucun (page 41) un « calcul » de Rasool qui estimait dans *Système Terre* (Flammarion, 1993), « que si la moitié de la forêt amazonienne était transformée en savanes, les précipitations pour-

raient diminuer globalement de 30 %». Sans nier l'importance des grandes forêts équatoriales et tropicales, et en tout premier de la forêt amazonienne, dans le fonctionnement du cycle de l'eau qu'elles alimentent indirectement ou directement par évapo-transpiration, un tel «calcul» mériterait probablement d'être vérifié ou au moins présenté avec un minimum de réserves ou de précautions, surtout lorsqu'on connaît le rythme actuel d'exploitation de la forêt au Brésil, en particulier depuis 5 ans. Dans le même chapitre traitant du rôle écologique de la biodiversité, l'accent est mis, à juste titre, sur les «espèces clés», cependant peut-être eût-il été également justifié de souligner l'importance des autres espèces qui sont les plus nombreuses lorsque l'on veut bien considérer celles qui sont de petite taille (Plancton, Microfaune des sols par exemple). En effet la productivité d'un écosystème dépend nécessairement de ce qui se passe au bas de la pyramide (conditionnant la fertilité du sol ou des eaux) et si les micro-arthropodes du sol ou du plancton renferment de nombreuses espèces qui ne sont pas, considérées individuellement, des espèces clés, beaucoup de ces espèces, pour interchangeables qu'elles soient (encore qu'on ne puisse guère le savoir tant qu'on ne les a pas repérées et étudiées), risquent de réagir de façon assez similaire en cas de perturbation. Si l'essentiel de ces espèces disparaît ou voit sa biomasse décroître, il y a une bonne probabilité pour que le fonctionnement de l'écosystème dans son ensemble se trouve sérieusement affecté. L'exemple remarquable des Poissons du Lac Victoria évoqué par l'auteur montre que la biodiversité peut diminuer avec une production globale accrue, mais les Poissons se situent vers le sommet d'une pyramide alimentaire aquatique et un tel exemple n'est certainement pas généralisable; des perturbations diminuant la diversité vers la base ou vers la fin d'un réseau trophique auront probablement des conséquences très différentes; à côté du concept important «d'espèce clé», peut-être conviendrait-il de mentionner aussi celui de «groupe fonctionnel clé» qui peut correspondre à tout un ensemble plurispécifique...

L'ouvrage de C. Lévêque comporte 9 chapitres qui, après une brève introduction historique traitent successivement :

1 – De ce qu'est la biodiversité, envisagée de la molécule à l'écosystème, et incluant la question clé des relations de l'homme avec la nature;

2 – De l'origine de la biodiversité, ce qui conduit l'auteur au rappel de notions fondamentales sur l'histoire du monde vivant, sur les mécanismes de l'évolution et de la spéciation et sur les variations géographiques de la biodiversité résultante;

3 – Des rapports entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes, ce qui amène l'auteur à rappeler les notions fondamentales de l'écologie en envisageant les diverses échelles d'appréhension du vivant où culmine l'hypothèse Gaï, présentée de façon particulièrement simple;

4 – Des usages et de la possible valorisation de la biodiversité, aussi bien dans le domaine des sciences, de l'agriculture et de l'alimentation humaine que dans celui des loisirs;

5 – Des enjeux économiques de la biodiversité, chapitre qui conduit le lecteur à une réflexion intéressante sur le prix qu'il doit payer, parfois sans le savoir, pour pallier les atteintes à la biodiversité, et sur les bénéfices à long terme que l'homme peut tirer du maintien de la biodiversité, trop souvent négligés par la logique de l'économie de marché qui privilégie le court terme;

6 – Des diverses conséquences, directes et indirectes, des activités humaines sur la biodiversité; ce thème étant plus connu que d'autres, le chapitre correspondant est le plus court et ne comporte que 10 pages;

7 – De la conservation de la biodiversité, de ses motivations les plus diverses aux modalités effectivement mises en œuvre;

8 – De l'importance de la prise en compte de la biodiversité dans tout projet ou programme de développement durable;

9 – Enfin des conventions internationales et des dispositions règlementaires françaises en faveur de la conservation des espèces, de la biodiversité et des milieux naturels. Les grands principes de ces conventions et règlementations sont brièvement présentés ainsi que les conditions souvent inégales et préoccupantes de leurs applications;

Une brève conclusion générale remet en perspective l'ensemble des aspects traités dans les divers chapitres, et en particulier le rôle respectif que doivent jouer les scientifiques et les acteurs du pouvoir politique; aux premiers il est rappelé qu'avec les recherches actuelles sur la biologie de la conservation ils ont mieux à faire que «d'assurer la chronique nécrologique des espèces disparues» et aux seconds que c'est à eux qu'il appartient, en s'appuyant sur les données de la science, de prendre les décisions parfois courageuses indispensables pour ralentir le rythme des destructions, et protéger, à long terme l'intérêt des populations humaines.

On voit l'intérêt exceptionnel de ce *Que sais-je ?* pour tous les enseignants, et bien sûr pour les étudiants, des disciplines concernées qui vont de la biologie à l'économie politique en passant par la géographie, et je serais tenté d'ajouter de l'ensemble des sciences humaines en pensant autant à la philosophie qu'à la sociologie. Pour l'enseignement primaire et l'enseignement secondaire, il contient suffisamment de données pour préparer les leçons qui seront consacrées à la diversité

biologique, et la préparation de ces leçons consistera surtout à choisir. Pour l'enseignement supérieur ce livre propose un cadre excellent qui peut être suivi, et éventuellement enrichi par l'ajout d'un certain nombre d'exemples concrets, qui n'avaient pas leur place dans le format imposé par la collection. Quant à l'auteur de ces lignes, qui a eu l'occasion de dispenser un enseignement sur l'origine, les aspects et l'évolution de la biodiversité, il peut témoigner que le livre de Christian Lévêque lui aurait fait gagner un temps considérable s'il avait pu en disposer l'an passé lorsqu'il a préparé cet enseignement, et il ne peut donc que le recommander vivement à tous ceux qui auront à aborder ces thèmes à l'occasion de conférences ou d'enseignement spécialisé.

Enfin, compte tenu de l'importance des bouleversements qui affectent l'économie des pays développés et de ceux du tiers-monde en cette fin de siècle, les préoccupations relatives à la conservation de la biodiversité et au développement durable font de la diversité biologique sous tous ses aspects un thème d'actualité qui doit nécessairement fugurer parmi les connaissances de tout homme un tant soit peu cultivé. Le livre de Christian Lévêque qui mérite sa place dans toute bibliothèque contemporaine, fait donc partie du viatique pour le 21^{e} siècle, répondant ainsi à l'une des ambitions premières de la collection *Que sais-je ?*

Claude BOUTIN

VIE ET MILIEU : Volume 47

TABLE DES MATIÈRES – *TABLE OF CONTENTS*

ALDEBERT Y. Demersal resources of the Gulf of Lions (NW Mediterranean) impact of exploitation on fish diversity 273

ALLAIN V., KERGOAT B. Biodiversité et stratégies démographiques des populations de Poissons profonds de l'Atlantique Nord-Est soumises à la pression de la pêche
Biodiversity and demographic strategies of exploited deep-sea fish populations from North-East Atlantic 283

ARFI R., BOUVY M. Colonisation de Bambous par les communautés bactériennes et algales en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire)
Bamboo colonization by bacterial and algal communities in Ebrié lagoon (Côte d'Ivoire). 189

BELLO G. Cephalopods from the stomach contents of demersal chondricthyans caught in the Adriatic Sea 221

BORSA P., NACIRI M., BAHRI L., CHIKHI L., GARCIA DE LEON F.J., KOUTOULAS G., BONHOMME F. Zoogéographie infra-spécifique de la mer Méditerranée. Analyse des données génétiques populationnelles sur seize espèces atlanto-méditerranéennes (Poissons et Invertébrés)
Infraspecific zoogeography of the Mediterranean : population genetic analysis on sixteen Atlanto-Mediterranean species (fishes and invertebrates) 293

BOUCHER G. Diversité spécifique et fonctionnement des écosystèmes : revue des hypothèses et perspectives de recherche en écologie marine
Species diversity and ecosystem function : a review of hypotheses and research perpectives in marine ecology 305

BUDELMANN B.U., TU Y. The statocyst-oculomotor reflex of Cephalopods and the vestibulo-oculomotor reflex of vertebrates : a tabular comparison 95

CANTONE G., LANERA P., SORDINO P. First record of *Longibrachium atlanticum* (Day, 1973) (Polychaeta, Onuphidae) in the Mediterranean sea 261

CHRETIENNOT-DINET M.-J., COURTIES C. Microalgal biodiversity : example of Pico– and ultraplanktonic eucaryotes of the Thau Lagoon 315

DEUTSCH J.S., MOUCHEL-VIELH E., GIBERT J.-M. The developmental origin of biodiversity : the case of the barnacles (cirripedes) 323

ENGEL C., WATTIER R., DESTOMBE C., VALERO M. Dispersal in a red haplo-diploid algal species : genetic structure and gene flow in *Gracilaria gracilis* 331

EZZEDDINE-NAJAI S. Maturation sexuelle d'*Eledone moschaa* (Cephalopoda, Octopoda) du golfe de Gabès (Tunisie, Méditerranée orientale)
Sexual maturation in Eledone moschata *(Cephalopoda, Octopoda) from the gulf of Gabes (Tunisia, eastern Mediterranean)* 69

FÉRAL J.-P., BOUCHER G. The French Marine Diversity Network 273

GISBERT E., CARDONA L., CASTELLO F. Diel feeding rhythm of grey mullet fry in north-eastern Spain 47

GRALL J., GLÉMAREC M. Biodiversité des fonds de Maerl en Bretagne : approche fonctionnelle et impacts anthropiques
Biodiversity of maerl beds in Brittany : functional approach and anthropogenic impacts 337

HARMELIN J.G., VACELET J. Clues to deep-sea biodiversity in a nearshore cave 349

HEYMER A. Réflexions sur la signification phylogénétique des stratégies reproductrices et de l'investissement mâle chez les Libellules (Hexapodes, Palaeoptères)
Phylogenetic reflections on the reproduction strategies and male investment in Odonata 229

JOUVENEL J.-Y. Inventaire de l'ichtyofaune dans la réserve naturelle marine de Cerbère/Banyuls-sur-Mer (Méditerranée N-O., France)
Inventory of Cerbère/Banyuls-sur-Mer marine reserve ichtyofauna (N.-W. Mediterranean, France) 77

KLEEMANN S., SCHIPP R. Some histological and cytological aspects of small arteries in *Nautilus pompilius* and *N. Macromphalus* 117

LAMPADARIOU N., AUSTEN M.C., ROBERTSON N., VLACHONIS G. Analysis of meiobenthic community structure in relation to pollution and disturbance in Iraklion harbour, Greece ... 9

LENZ S. Cilia in the epidermis of late embryonic stages and paralarvae of *Octopus vulgaris* (Mollusca : Cephalopoda) 143

LIBOIS R. Régime et tactique alimentaires de la Loutre (*Lutra lutra*) dans le Massif Central
Seasonal diet and feeding tactics of the European otter (Lutra lutra) *in Central France* 33

LOMBARTE A., SANCHEZ P., MORALES-NIN B. Intraspecific shape variability in statoliths of three cephalopod species 165

MARTINS M.C. The statoliths of *Loligo vulgaris* and *L. forbesi* hatchlings : preliminary morphological study 171

MEIERHOFER I., ATHIAS-BINCHE F. Biodiversité, phénologie et distribution des Coléoptères coprophages. Etude préliminaire des causes possibles d'isolement de leurs populations d'Acariens phorétiques
Biodiversity, phenology and distribution of coprophagous beetles. Preliminary study of possible causes of isolation in their phoretic mites (Acari) 247

MIQUEL J., BLASCO S., MARCHAND B., TORRES J., FELIU C. Etude en microscopie électronique à balayage de la femelle de *Pterygodermatites (Pterygodermatites) Plagiostoma* (Nematoda : Rictulariidae) chez un nouvel hôte
A scanning electron microscope study of the female of Pterygodermatites (Pterygodermatites) plagiostoma *(Nematoda, Rictulariidae) in a new host* 213

MORAGA D., TANGUY A. Effects of anthropogenic factors on genetic diversity in the marine bivalve *Crassostrea gigas* : search for genetic markers 353

PARTENSKY F., GUILLOU L., SIMON N., VAULOT D. Recent advances in the use of molecular techniques to assess the genetic diversity of marine photosynthetic microorganisms 365

PLANES S., GALZIN R. New perspectives in biogeography of coral reef fish in the Pacific using phylogeography and population genetics approaches 373

POULIN E., FÉRAL J.-P. Why the difference in species numbers of coastal echinoids in two trophic groups at Terre Adélie (Antarctica) : functional or historical diversity ?

Résumés/*Abstracts* (Functional morphology of cephalopods) 177

RIERA S., ESTEBAN A. Relations homme-milieu végétal pendant les cinq derniers millénaires dans la plaine littorale du Penedès (N-E de la Péninsule Ibérique)
Man-vegetation relationships during the last five millenia in the littoral plain of Penedès (NE Iberian Peninsula) 53

ROPER C.F.E., VECCHIONE M. *In situ* observations test hypotheses of functional morphology in *Mastigoteuthis* (Cephalopoda, Oegopsida) 87

ROUGIER C., LAM HOAI T. Biodiversity through two groups of microzooplankton in a coastal lagoon (Etang de Thau, France) 385

SANKARE Y., KODJO E., KOUASSI N'G. L'aquaculture en habitat artificiel (Acadja-enclos) : Modifications et transformations du milieu lagunaire (lagune Tendo – Côte d'Ivoire)
Aquaculture in artificial habitat (Acadja-enclos) : Modification and transformation of the lagoonal environment (Tendo lagoon – Ivory Coast) 25

SCHARENBERG A. Developmental aspects of embryonic integument in *Alloteuthis media* (Cephalopoda : Loliginidae) : A scanning electron microscopical study 149

SCHIPP R., FRONK B., KOPSCH M., POLENZ A. Functional morphological aspects of the cephalic aorta of *Sepia officinalis* L. (Mollusca : Cephalopoda) 111

SCHMIDTBERG H. The structure of suckers of newly hatched *Sepia officinalis, Loligo vulgaris*, and *Octopus vulgaris* 155

SOMASCHINI A., SAN MARTIN G. First report of *Syllides articulosus* (Polychaeta : Syllidae : Eusyllinae) for the Mediterranean sea 267

STELZNER S., SUNDERMANN G., FIORONI P. Structure and function of the duct of Kölliker in paralarvae of *Loligo vulgaris* Lam. (Cephalopoda) 161

THIRIOT-QUIÉVREUX C., CUZIN-ROUDY J., LEITAO A. Genetic diversity of Mediterranean and Antarctic euphausiids (Crustacea : Euphausiacea) 395

TRAUNSPURGER W. Bathymetric, seasonal and vertical distribution of feeding-types of nematodes in an oligotrophic lake 1

VECCHIONE M. Commentary of the international symposium on functional morphology of cephalopods 183

VAUGELAS J. DE, MEINESZ A., COQUILLARD P., HILL D. A computer simulation to evaluate the impact of *Caulerpa taxifolia* on Mediterranean 397

VECCHIONE M., YOUNG R.E. Aspects of the functional morphology of cirrate octopods : locomotion and feeding 101

VERSEN B., GOKORSCH S., LÜCHE J., FIEDLER A., SCHIPP R. Auricular-ventricular interacting mechanisms in the systemic heart of the cuttlefish *Sepia officinalis* L. (Cephalopoda).. 123

WESTERMANN B., SCHIPP R., HEMPELMANN G. Histochemical detection of different neurotransmitters in the digestive tract of *Nautilus pompilius* L. (Cephalopoda) 131

WILDENBURG G. Structure of the so-called olfactory organ of octopods after hatching : evidence for its chemoreceptive function 137

ZANDER C.D., NIEDER J. Interspecific associations in Mediterranean fishes : feeding communities, cleaning symbioses and cleaner mimics 203

JOUVENEL J.-Y. Inventaire de l'ichtyofaune dans la réserve naturelle marine de Cerbère/Banyuls-sur-Mer (Méditerranée N-O., France)
Inventory of Cerbère/Banyuls-sur-Mer marine reserve ichtyofauna (N.-W. Mediterranean, France) 77

Les référés suivants ont examiné les manuscrits publiés dans le tome 47. La rédaction leur exprime sa reconnaissance pour leurs analyses critiques.

The following persons have reviewed manuscripts published in volume 47. Their constructive comments have been valuable for the authors and are greatly appreciated by the editorial board.

Amann R., Bremen, Germany; Arnaud P., Marseille, France; Averof M., Heidelberg, Germany; Bachelet G., Arcachon, France; Behre K.E., Wilhelmshaven, Germany; Belsher T., Plouzané, France; Bergstad O.A., Bergen, Norway; Bhaud M., Banyuls-sur-Mer, France; Blanchot J., Nouméa, Nouvelle Calédonie; Boletsky S.von, Banyuls-sur-Mer, France; Bottema S., Groningen, Pays-Bas; Boucaud-Camou, Caen, France; Boucher-Rodoni R., Paris, France; Budelmann B.U., Galveston, USA; Chichery R., Caen, France; Chihara M., Tokyo, Japon; Clarke A., Cambridge, U.K.; Clarke M.R., Torpoint, Royaume-Uni; Collins M.B., Southampton, U.K.; Danielopol D.L., Mondsee, Autriche; Degraer S., Gent, Belgique; Fincke O.M., Norman Oklahoma, USA; Frenot Y., Paimpont, France; Gehring W.J., Basel, Suisse; Gibson, Oban Argyll, Scotland; Gieskes W.C., Haren, The Netherlands; Gislason H., Helsingor, Denmark; Gordon, Oban Argyll, Scotland; Haszprunar, München, RFA; Heip C., Yerseke, The Netherlands; Hernroth L., Fiskebackskil, Sweden; Hughes J.M., Nathan, Australie; Kier W.M., Chapel Hill, USA; Lambshead P.J.D., London, U.K.; Lebaron P., Banyuls-sur-Mer, France; Lévèque C., Paris, France; Lumaret J.P., Montpellier, France; Mattei X., Corse; Messenger J.B., Mounolou J.C., Gif-sur-Yvette, France; Nixon M., London, Royaume-Uni; Ozouf-Costaz C., Paris, France; Polunin N.V.C., Newcastle Upon Tyne, U.K.; Quignard J.-P., Montpellier, France; Rancurel P., Marseille, France; Rosen B.R., London, U.K.; Salemaa H., Helsinki, Finland; Sbordoni V., Roma, Italie; Senn D.G., Bâle, Suisse; Servais P., Bruxelles, Belgique; Shadwick R.E., San Diego, USA; Sheffiel, Royaume-Uni; Snelgrove P., Nova Scotia, Canada; Verlaque M., Marseille, France; Vincx M., Gent, Belgique; Weber J.-M., Neuchâtel, Suisse; Wells M., Cambridge, Royaume-Uni; Williams S.L., Dan Diego, USA; Young J.Z., Buckinghamshire, Royaume-Uni.

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 1997* *Commission paritaire n° 22217*

Imprimerie Louis-Jean, 05002 GAP cedex — Dépôt légal 1042 — Décembre 1997

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, 1997, 47 (4)

Life & Environment

SOMMAIRE – *SUMMARY*

The French marine diversity network — J.-P. FERAL, G. BOUCHER — 273

Demersal resources of the Gulf of Lions (NW Mediterranean). Impact of exploitation on fish diversity — Y. ALDEBERT — 275

Biodiversité et stratégies démographiques des populations de Poissons profonds de l'Atlantique Nord-Est soumises à la pression de la pêche

Biodiversity and demographic strategies of exploited deep-sea fish populations from North-East Atlantic — V. ALLAIN, B. KERGOAT — 285

Zoogéographie infra-spécifique de la mer Méditerranée. Analyse des données génétiques populationnelles sur seize espèces Atlanto-Méditerranéennes (Poissons et Invertébrés)

Infraspecific zoogeography of the Mediterranean : population genetic analysis on sixteen atlanto-mediterranean species (fishes and invertebrates) — P. BORSA, M. NACIRI, L. BAHRI, L. CHIKHI, F.J. GARCIA DE LEON, G. KOTOULAS, F. BONHOMME — 295

Diversité spécifique et fonctionnement des écosystèmes : revue des hypothèses et perspectives de recherche en écologie marine

Species diversity and ecosystem function : a review of hypothesis and research perpectives in marine ecology — G. BOUCHER — 307

Biodiversity of unicellular algae : example of Pico- and ultraplanktonic eucaryotes of the Thau Lagoon — M.-J. CHRÉTIENNOT-DINET, C. COURTIES — 317

The developmental origin of biodiversity : the case of the Barnacles (Cirripedes) — J.S. DEUTSCH, E. MOUCHEL-VIELH, J.-M. GIBERT — 325

Dispersal in a haplo-diploid red algal species : genetic structure and gene flow in *Gracilaria gracilis* — C. ENGEL, R. WATTIER, C. DESTOMBE, M. VALERO — 333

Biodiversité des fonds de Maerl en Bretagne : approche fonctionnelle et impacts antropiques

Biodiversity of Maerl beds in Brittany : functional approach and anthropogenic impacts — J. GRALL, M. GLÉMAREC — 339

Clues to deep-sea biodiversity in a nearshore cave — J.G. HARMELIN, J. VACELET — 351

Effects of anthropogenic factors on genetic diversity in the marine bivalve *Crassostrea gigas* : search for genetic markers — D. MORAGA, A. TANGUY — 355

Recent advances in the use of molecular techniques to assess the genetic diversity of marine photosynthetic microorganisms — F. PARTENSKY, L. GUILLOU, N. SIMON, D. VAULOT — 367

New perspectives in biogeography of coral reef fish in the Pacific using phylogeography and population genetics approaches — S. PLANES, R. GALZIN — 375

Why the difference in species numbers of coastal echinoids in two trophic groups at Terre Adélie (Antarctica) : functional or historical diversity ? — E. POULIN, J.-P. FÉRAL — 381

Biodiversity through two groups of microzooplankton in a coastal lagoon (Etang de Thau, France) — C. ROUGIER, T. LAM HOAI — 387

Genetic diversity of Mediterranean and Antarctic euphausiids (Crustacea : Euphausiacea) — C. THIRIOT-QUIÉVREUX, J. CUZIN-ROUDY, A. LEITÃO — 395

A computer simulation to evaluate the impact of *Caulerpa taxifolia* on Mediterranean biodiversity — J. de VAUGELAS, A. MEINESZ, P. COQUILLARD, D. HILL — 397

Programme du colloque/*programme of the congress* — 402

Liste des participants/*Participant list* — 404

Analyse d'ouvrage/*Book review* — 407

Table des matières du tome 47/*Table of contents* — 411

Analysé dans / *indexed in :* Animal Behaviourial Abstracts, Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts, Biological Abstracts, Bowker international Serials Data base, Current awareness in Biological Sciences, Excerpta Medica, Marine Science Contents Tables, Pascal (INIST-CNRS), Zoological Record.