

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/236619579>

A tribute to Luiz Saldanha

Book · January 2001

CITATION

1

READS

641

3 authors, including:



Manuel Biscoito

Museu de História Natural do Funchal

173 PUBLICATIONS 2,737 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Armando Jorge Teles Almeida

University of Lisbon

90 PUBLICATIONS 761 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



Oceanic Observatory of Madeira - OOM [View project](#)



BIONET [View project](#)



Zauchlorgnathus spinifer x1



x 0.5



x 1/4
Heracti


Dezembro 2001
FUNCHAL - MADEIRA
Editado pela Câmara Municipal do Funchal

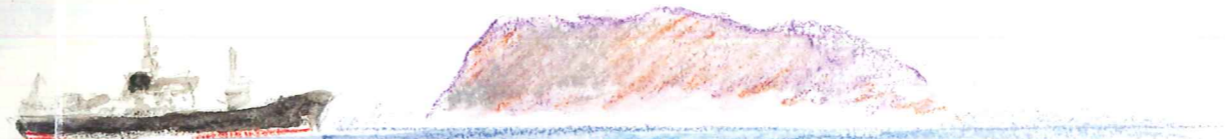
Crosst

A TRIBUTE TO LUIZ SALDANHA

Manuel Biscoito, Armando J. Almeida & Pedro Ré (Editors)

Museu
Municipal
do Funchal
(História Natural)
Suplemento
N.º 6

A TRIBUTE TO LUIZ SALDANHA



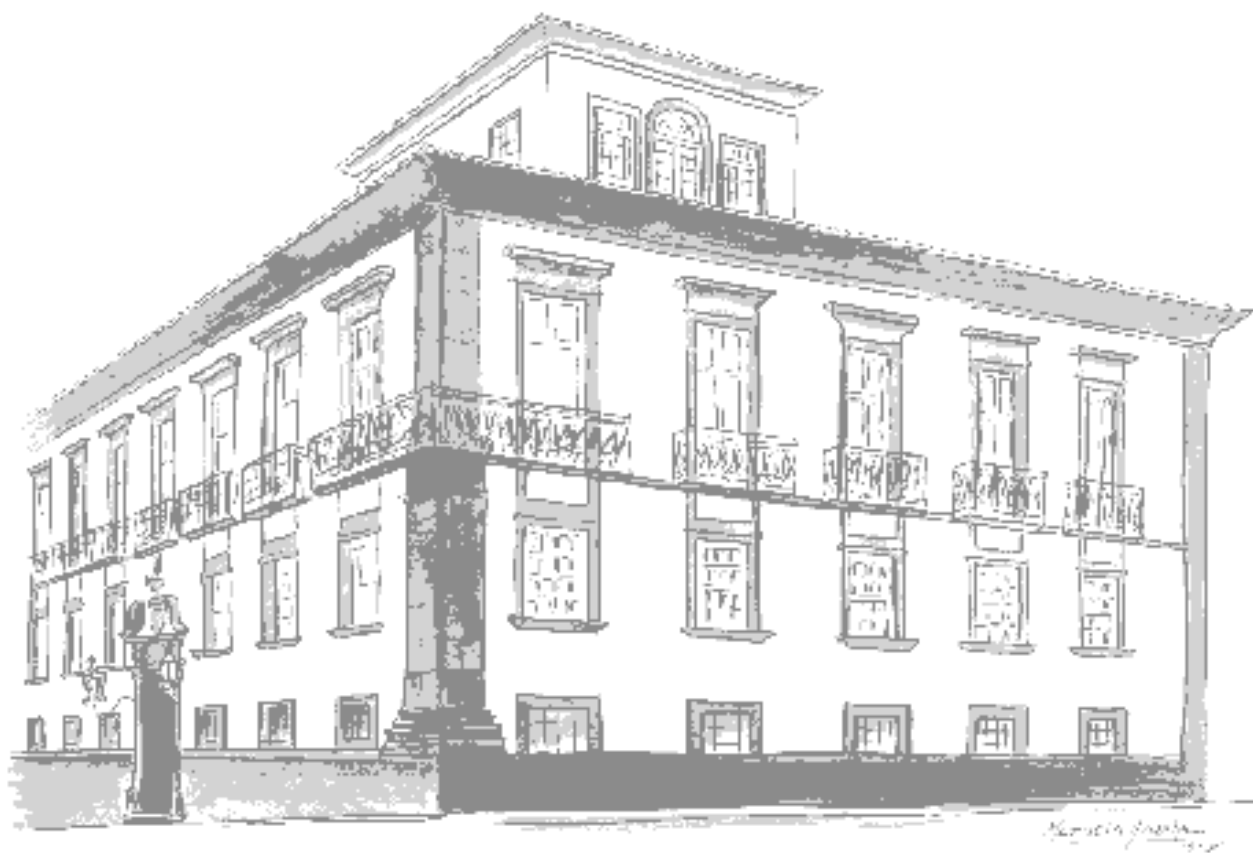
Le "Marion Dufresne" à la Croque du Navire
Possession - (21) Av 76



Luiz Saldanha
at
the Kerguelen islands
in March, 1981, during
the R/V "Marion Dufresne"
MD 82 Cruise

Cover drawings by
Luiz Saldanha

**BOLETIM
DO
MUSEU MUNICIPAL DO FUNCHAL
(HISTÓRIA NATURAL)**
Suplemento N.º 6



**Dezembro 2001
FUNCHAL - MADEIRA**

Edição: Departamento de Ciência
da Câmara Municipal do Funchal

This volume has been co-sponsored by:

FUNDAÇÃO

LUSO-AMERICANA

ISSN 0870 - 3876

BOLETIM
DO
MUSEU MUNICIPAL DO FUNCHAL
(HISTÓRIA NATURAL)
Suplemento N.º 6

A TRIBUTE TO LUIZ SALDANHA

MANUEL BISCOITO, ARMANDO J. ALMEIDA & PEDRO RÉ
(Editors)



Dezembro de 2001
FUNCHAL - MADEIRA

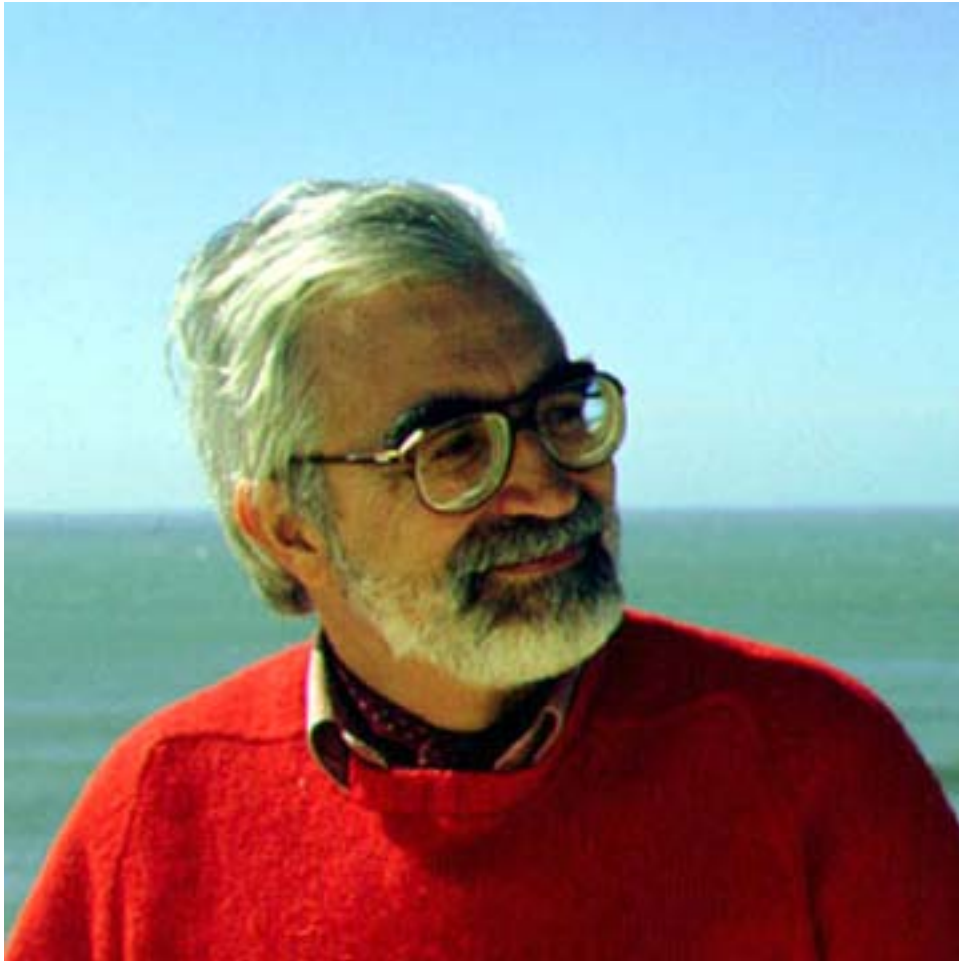
Editado pela Câmara Municipal do Funchal

Composição: M. M. F. (H. N.) & Editorial "Eco do Funchal"
Impresso na EDITORIAL "ECO DO FUNCHAL"

ÍNDICE

	Página
Miguel Saldanha – Luiz Saldanha, o meu pai	i
Pedro Ré, Armando J. Almeida & Manuel Biscoito – Luiz Vieira Caldas Saldanha, passion for the sea	5
Nicole Boury-Esnault, Jean-Georges Harmelin, M. Ledoyer, Luiz Saldanha & H. Zibrowius – Peuplement benthique des grottes sous-marines de Sagres (Portugal, Atlantique Nord-Oriental).....	15
Jean-Georges Harmelin – <i>Puellina saldanhai</i> n. sp., a new Cribrimorph Cheilostome (Bryozoa: Gymnolaemata) from dark cave environment of Southern Portugal.....	39
Jean-Claude Quéro – Colocongridae (Pisces: Anguilliformes) de Nouvelle-Calédonie (Pacifique Sud-Ouest). Description de <i>Coloconger saldanhai</i> sp. n.	53
Alan Logan – Recent cave-dwelling Brachiopods from Western Portugal and Madeira	65
Daniel Desbruyères, Karine Olu, Ana Colaço, Thierry Comtet, Pierre-Marie Sarradin, Manuel Biscoito & Yves Fouquet – Composition et distribution des communautés associées à l’hydrothermalisme océanique au point triple des Açores sur la Dorsale Médio-Atlantique	75
Armando J. Almeida, L. Amoedo & Luiz Saldanha – Fish assemblages in the seagrass beds at Inhaca Island (Mozambique).....	111
M. L. Harmelin-Vivien, Jean-Georges Harmelin & Armando J. Almeida – Structure of fish assemblages on coastal rocky shores of the Azores.....	127
Luís Cancela da Fonseca, P. Duarte & F. Pombo Gaspar – Trophic group patterns of macrobenthos in brackish coastal systems.....	139
Luís Cancela da Fonseca, J. M. Bernardo, A. M. Costa, M. Falcão & C. Vale – Seasonal chemical changes and eutrophication of a land-locked coastal lagoon (St. André, SW Portugal)	167
François J. Meunier – Morphologie et structure des écailles du poisson-chirurgien <i>Ctenochaetus striatus</i> (Quoy et Gaimard, 1825) (Teleostei, Acanthuridae).....	187
Jacqueline Carpine-Lancre – Francisco Afonso Chaves, homme de science, homme de bien	199
Afonso Marques & Armando J. Almeida – Otolith morphology of <i>Nezumia sclerorhynchus</i> and <i>Nezumia aequalis</i> (Macrouridae): a useful tool to species identification and ecological studies	205

Maria Teresa Dinis – Aquaculture and aquatic resources.....	213
Diana Boaventura & Pedro Ré – Vertical and horizontal distribution of sublittoral macrobenthic communities in the Arrábida / Espichel Coast (Portugal)	221
Orlando J. Luís, Catja Behrschmidt, Luís Narciso & Luiz Saldanha – Lipid and fatty acid composition of some deep-sea fishes from the hydrothermal vent site Lucky Strike	243
Patrick M. Arnauld & Jean M. Beurois – L' <i>Ichtyandre</i> (1901) d'Etienne Peau, un scaphandre autonome oublié de l'histoire de la plongée	269
Vitor C. Almada, Miguel Henriques & Emanuel J. Gonçalves – The study of inshore fishes in Portugal – A brief history and prospects for the future	289
José Calvário – Characterization of the Tagus estuary macrobenthic communities.....	313
Lev Fishelson – Community structure and fish and invertebrate biodiversity in marine ecosystems: the consequences of our actions	331
João Carlos Marques – Diversity and Biodiversity: What might be their significance in the scope of sustainable development?.....	349
François Doumenge – Grandeur et décadence de l'halieutique industrielle méditerranéenne.....	363
V. M. Korovina, A. V. Neyelov & P. Voronina – Anatomy and histology of the alimentary tract of the Antarctic toothfish <i>Dissostichus mawsoni</i> Norman (Pisces: Nototheniidae).....	421
Deborah Mary Power – Thyroid gland development in a marine teleost, <i>Sparus aurata</i> (Linnaeus, Sparidae).....	433
Richard Gordon Miller – A review of the Genus <i>Aethotaxis</i> (Pisces: Nototheniidae), its phylogenetic status, physiology and dispersal	445
Armando J. Almeida – List of publications of Luiz Saldanha from 1959 up to 2001.....	463



Luiz Vieira Caldas Saldanha (1937-1997)

LUIZ SALDANHA O MEU PAI

Por MIGUEL SALDANHA ¹

Naquele mergulho, em Agosto de 1978, apesar de estarmos nos Açores, mais precisamente na zona do navio afundado “Dori”, em frente a Ponta Delgada, a água estava pouco transparente. Tínhamos acabado de dar uma volta pelo navio e preparavamos para regressar à superfície. Nesse dia e a essa hora, fazia-se sentir uma corrente mais forte que o habitual e depressa fomos levados para fora da vertical do “Dori”, onde o barco de apoio nos aguardava à superfície.

Dessa forma, foi preciso “dar à barbatana” para compensar a corrente que nos afastava. O meu Pai e o Pedro Ré iam a uns 4 metros à minha frente, eu, no meu segundo verão de mergulhos e com os meus 13 anos de idade, seguia-os. A inconsciência da situação levou-me a deter a atenção num *Spherooides* que vagueava no fundo, alguns metros por baixo de mim.

De repente, apercebo-me que estava completamente perdido. O Pai e o Pedro tinham desaparecido na água esverdeada.

Do meu equipamento naquele ano, ainda não constavam nem profundímetro, nem relógio, nem bússola e as referências no fundo não eram nenhuma. Quem conheça a zona do “Dori”, sabe que em torno do navio, o fundo é monotonamente arenoso. Senti uma angústia profunda. Talvez tenha pressentido o fim. Vagueei em círculos, a meia água, durante alguns minutos, que me pareceram uma eternidade. O desespero apoderava-se de mim. Tinha a ideia de que, se viesse à superfície sózinho, era arrastado pela corrente para o largo, como uma rolha.

Subitamente viro-me e torno a ver o meu Pai que tinha voltado para trás à minha procura. Após um breve instante, fez-me sinal com a mão, como quem diz: “Ai, levás, levás...”. Escusado será dizer que rejubilei de alívio.

¹ Estrada da Rebelva, lt 2, 1º D, 2785-596 S. Domingos de Rana, Portugal. E-mail: msaldanha@geosub.pt

Já à superfície, fomos realmente arrastados para longe, e por sorte, recolhidos por outra embarcação que passava nas imediações.

Este episódio ilustra a sensação de segurança e reconforto que a presença do meu Pai conferia à minha existência.

Mesmo passados alguns anos sobre este episódio, quando a partir dos meus vinte anos deixámos de morar juntos e conseqüentemente não nos víamos com frequência, conscientemente senti sempre o reconforto da sua presença na minha vida. Não só por saber que podia contar com ele, o meu melhor amigo, mas também por sentir a sua influência na minha pessoa, nos meus gostos, na minha bagagem cultural ou nos meus valores éticos. Essa influência nunca foi forçada, mas sim, naturalmente transmitida.

É bom contemplar, já com uma certa distância, o que foi o iniciar de uma carreira que se pode considerar brilhante.

Luiz Saldanha, cresceu numa família onde não havia grandes estímulos ao estudo das ciências naturais. O meu Avô, João Saldanha, era um homem espartano nos hábitos e bastante sisudo. Embora na sua juventude tivesse sido um grande desportista, como homem maduro, apenas o mundo dos negócios lhe parecia interessar. Foi um tio do meu Pai, Eduardo da Cunha Serrão (casado com a irmã do meu Avô), quem mais o influenciou no cultivo da veia artística. O gosto pela pintura, pelas colecções de brinquedos antigos, pelas colecções de “soldadinhos” e de militar em geral e pela etnografia. Foi talvez também responsável pela sua curiosidade científica. Sendo Eduardo Serrão, arqueólogo, meu Pai em jovem, acompanhava-o em algumas escavações e conseqüentes triagens de achados.

No entanto, o espírito “coca-bichinhos”, como dizia a minha Avó, e que mais tarde o levou para a Biologia, foi exclusivamente genuino, sem que ninguém do seu *entourage*, fosse directamente influente.

Certa vez na praia de Parede, local onde a família passava férias regularmente e onde, umas décadas mais tarde, ele veio a residir, contou-me que enquanto criança de 6 ou 7 anos, costumava ali brincar, imaginando aventuras de piratas e transformando em ilhas misteriosas as lages de rocha descobertas na maré baixa. Provavelmente terá sido esse ambiente intertidal de intenso cheiro a maresia e de uma extraordinária profusão de vida marinha, que lhe despertou a vocação. Talvez o facto de ter pertencido aos escuteiros da Igreja de S. Luís dos Franceses, em Lisboa, também tenha contribuído para isso. Nos seus cadernos de escuteiro, já é possível ver os apontamentos, que desenhava meticulosamente, sobre pistas de mamíferos e aves.

Com os seus 15 anos, os seus interesses já estavam praticamente definidos. As colecções de animais fixados em formol começavam a ocupar as prateleiras do seu quarto de rapaz (de tal forma que, por vezes, tinha de dormir de janela aberta mesmo no Inverno), juntamente com alguns quadros já da sua autoria, e objectos diversos de algum

valor etnográfico, que começava a juntar.

Contava a minha Avó que, em certa ocasião, tinha ido lá a casa um operário (talvez um canalizador) e que sem tecer qualquer comentário teria visto o quarto do meu Pai. Nesse mesmo dia, à hora do jantar tocaram à porta e era o operário acompanhado de um amigo, que pedia licença para visitar o museu...

Com 17 anos, em Espanha, no âmbito de uma das suas primeiras viagens, entabulou os primeiros contactos de interesse “profissional” (na altura interessavam-lhe as técnicas de conservação de espécimes para colecção). A partir de então e para o resto da vida, relacionou-se sempre de forma descomplexada com os seus colegas estrangeiros, o que lhe valeu não só a estima e consideração destes, mas o reconhecimento do seu valor pelas diversas instituições estrangeiras por onde passou.

Embora estas facetas pareçam coadunar-se com alguém pouco versado para questões práticas da vida, tal não era tanto assim. Luiz Saldanha era também dotado de bastante coragem física. Em jovem, foi atleta de luta Greco-romana no Ginásio Club Português, provavelmente por influência do próprio Pai, antigo praticante, e do Avô materno, Humberto Vieira Caldas, que ainda foi seu treinador. Foi ainda, durante um ano, detentor de um título europeu da classe de Leves.

Foi dos pioneiros do mergulho em Portugal. Com cerca de 18 anos, já aluno do curso de Ciências Biológicas da Faculdade de Ciências de Lisboa, fez o seu primeiro mergulho em Sesimbra, com um escafandro emprestado, sem fato isotérmico, uma raridade naquele tempo, com o corpo besuntado de vaselina e duas grossas camisolas de lã.

Alguns meses depois, através do seu relacionamento com o Professor Mário Ruivo, do então Instituto de Biologia Marinha, participa na sua primeira campanha oceanográfica, que decorreu na costa sul de Portugal, a bordo do navio “Faial”. Conhece então o Professor Jean M. Perez da Station Marine d’Endoume de Marselha, com quem passa a corresponder-se.

Por essa altura, surge também a hipótese “despachar” o serviço militar de uma forma semelhante à do exército suíço – exercícios aos fins de semana e umas semanas seguidas de vez em quando. Adere a essa modalidade por forma a poder frequentar as aulas da Faculdade. Infelizmente algum tempo depois, um decreto anula essa modalidade e tem de passar a fazer tropa em regime normal. Algumas dificuldades económicas em casa, levam-no a prolongar o tempo de tropa através de contratos. Uma forma de ter o seu sustento assegurado.

Já licenciado e prestes a passar à disponibilidade, rebenta a guerra em Angola e é mobilizado para uma comissão de quase 3 anos. Serve numa unidade operacional no Norte de Angola, onde, em algumas ocasiões em combate, assiste ao tombar dos camaradas a seu lado.

Apesar das difíceis condições a que estava sujeito, esses anos em Angola foram riquíssimos para a sua faceta de naturalista.

Durante o tempo de licença, aproveita para viajar juntamente com a minha Mãe (que o tinha seguido para Angola e estava colocada como professora de liceu no norte), coligindo material e informação tanto da fauna como de outros aspectos de natureza etnográfica das diferentes regiões que visita e que mais tarde virá a publicar ¹.

Ao longo da sua comissão, a família na metrópole, recebia caixotes cheios de peças etnográficas, peles e animais montados ².

Para ilustrar esta obstinação colecionista, refira-se o episódio de transportar para Lisboa, na sua bagagem pessoal, durante a viagem de regresso da comissão em Angola a bordo do paquete “*Uíge*”, um pequeno crocodilo vivo! A certa altura da viagem, o réptil escapando-se do compartimento em que viajava, foi salvo *in extremis* de cair ao mar, tendo Luiz Saldanha apanhado o animal pela cauda, na altura em que este saltava borda fora! Já em Lisboa, o crocodilo, depois de passar uns dois dias na banheira da família Saldanha, foi finalmente entregue ao Jardim Zoológico de Lisboa, onde teve um resto de existência longo e calmo.

Meu Pai regressa assim de Angola em 1965, cheio de experiências, mas felizmente sem os traumatismos psicológicos, apresentados por tantos da sua geração que também por lá passaram. Certamente que as suas actividades de naturalista o salvaram da obsessão do medo da morte e de outros horrores de que muitos eram vítimas.

Nasci logo após regresso de Angola dos meus pais (a minha concepção terá sido em Luanda).

Nas minhas primeiras memórias de infância (a partir dos meus dois anos de idade) recordo-me do meu Pai como o meu companheiro de brincadeiras, para além da habitual imagem de herói que as crianças têm dos pais nos primeiros anos de vida.

Recordo-me de passar muito tempo próximo do meu Pai. Ensinava-me a desenhar, ajudava-me nos deveres de casa, era comum quando de manhã me levava à escola, ajudar-me a decorar os versos e a tabuada. Apesar da situação remuneratória do meu Pai não ser muito famosa naquele tempo, optou por me pôr a mim e mais tarde à minha irmã, a estudar na Escola Francesa. Tinha a preocupação de nos dar a melhor preparação.

Só me custavam muito as suas ausências em viagem, que com o tempo se foram tornando mais frequentes. Talvez por estar muito habituado a estar próximo dele. Os seus regressos eram por mim ansiosamente esperados e lembrar-me-ei sempre da felicidade que sentia nas suas chegadas, carregadas de presentes.

A minha infância foi povoada por uma série de heróis da banda desenhada (franco-belga), que me chegavam através das revistas trazidas pelo meu Pai. Hoje, com distância, sinto que o achava capaz das mesmas proezas que os outros heróis. Em comparação com os pais dos outros miúdos com quem me dava, o meu Pai era

mergulhador, tinha sido soldado na guerra, caçara hipopótamos, mergulhava em batiscafo, tinha sido atleta de luta greco-romana, desenhava muito melhor que qualquer outra pessoa que eu conhecia. Curiosamente, não gostava de futebol. Este último ponto era o que mais o distinguia de todos os outros pais.

Tive a sorte de ir gostando das mesmas actividades que o meu Pai. Recordo-me hoje do agrado que ele sentia a contar as minhas proezas de mergulhador com doze anos de idade. Orgulhava-se do meu desembaraço e fez-me um grande favor, ao qual me sinto grato. Deu-me toda a liberdade desde então. A partir daí fez-me sentir responsável pelos meus actos e eu, esforcei-me por não o deixar ficar mal.

Forçosamente, depois da minha adolescência, os nossos caminhos divergiram um pouco. Orgulhosa e idealisticamente, não quis seguir biologia, para grande pena do meu Pai. Quis evitar ter uma vida profissional sempre na sombra do nome dele.

Optei pelas geologias e hidrografias. À paixão pelo Mar é que não escapei.

Enfim, em termos gerais é difícil, falarmos do nosso Pai. É quase impossível fazer um juízo isento em relação ao trabalho por ele realizado e à obra deixada. No entanto, facilmente sou levado a concluir que tenho o privilégio de ser filho de um homem que profissionalmente empreendeu uma obra excepcional, tanto na divulgação e sensibilização do público para questões como o conhecimento e a protecção do meio marinho, como na formação das gerações de biólogos marinhos portugueses nos últimos 25 anos.

Muitos dos que com ele aprenderam e trabalharam tornaram-se profissionais de qualidade científica reconhecida.

Uma grande auto-confiança e um espírito interessado, permitiram empreender uma obra, criar e consolidar uma escola, quantas vezes remando contra a tacanhês e mediocridade reinantes.

Como ser humano, pertenceu a uma estirpe em vias de extinção. A dos naturalistas com espírito aventureiro, que veêm o mundo com olhos de artista. Veja-se o seu gosto por viagens às paragens mais diversas como aos desertos, às terras austrais, à África, ao Polo Norte ou às profundidades abissais.

Hoje em dia, passados alguns anos sobre o seu desaparecimento físico, a toda a hora continuo a sentir presente a sua memória. Talvez que nesta fase da minha vida, eu tenda a sublimar recordações, talvez como compensação por não poder falar com ele, por não lhe poder pedir opinião sobre esta ou aquela questão.

Enfim, sinto que para além da óbvia dívida biológica, lhe devo grande parte da minha maneira de ver o mundo. Vejo nele exemplo de coragem, perseverança e um campeão na determinação em alcançar objectivos.

Por tudo o que ele me transmitiu e por aquilo que sou, só me posso sentir afortunado.

NOTAS

¹ 1965 – As espécies cinegéticas do Norte de Angola. *Caça e tiro ao voo*, 7: 32-33 e 36.; 1966 – Fauna do Noroeste de Angola. *Geographica*, 8: 2-15.; 1967 – Vasos cerâmicos Angolanos - seu paralelismo com os pré-históricos europeus. *Geographica*, 10 (Coll. E. da Cunha Serrão): 34-54.; 1968 – Notas etnográficas - Noroeste de Angola. *Geographica*, 13: 7-85 D.;

² Alguns destes viriam, mais tarde, a fazer parte de colecções do Museu Nacional de História Natural.



Extract from the illustrated diary made by Luiz Saldanha during the mission “Arquipélagos 84” to Madeira and Selvagens islands in July 1984.
(Coll. Miguel Saldanha).

LUIZ VIEIRA CALDAS SALDANHA PASSION FOR THE SEA

By P. RÉ *, A. J. ALMEIDA * & M. BISCOITO **

With 1 figure

RESUMO. Após doença prolongada, faleceu no dia 16 de Novembro de 1997 o Professor Doutor Luiz Vieira Caldas Saldanha, Professor Catedrático do Departamento de Zoologia e Antropologia da Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa e responsável pelo Laboratório Marítimo da Guia. O desaparecimento do Prof. Luiz Saldanha constituiu, para além de um choque para os seus mais directos colaboradores, colegas e alunos, uma perda irreparável para a comunidade científica e para o país. Referir em poucas linhas a vida e obra de Luiz Saldanha não é tarefa fácil. Foi o Prof. Luiz Saldanha que iniciou em Portugal, no Departamento de Zoologia e Antropologia da Faculdade de Ciências de Lisboa, o ensino universitário das disciplinas de Oceanografia Biológica e Ictiologia, bem como de outras disciplinas no âmbito da Biologia Marinha. Foi responsável pela formação científica de numerosos biólogos marinhos, que mais tarde viriam a integrar os corpos docentes e de investigação de inúmeras Universidades e Institutos de Investigação Portugueses. Como responsável pelo Laboratório Marítimo da Guia, desenvolveu trabalho pioneiro no domínio da Biologia Marinha, tendo publicado numerosos trabalhos fundamentais para o desenvolvimento desta ciência em Portugal. Liderou inúmeros projectos de investigação de âmbito nacional e internacional. Foi presidente do Instituto Nacional de Investigação das Pescas e mais tarde Presidente do IMAR/Instituto do Mar. No exercício destas funções contribuiu de um modo decisivo para o desenvolvimento e coordenação das Ciências e Tecnologias do Mar em Portugal.

* Faculty of Sciences of the University of Lisbon, Department Animal Biology, Guia Marine Laboratory, Estrada do Guincho, 2750-642 Cascais, Portugal. E-mail: pedrore@mail.telepac.pt; aalmeida@fc.ul.pt

** Funchal Municipal Museum (Natural History), Rua da Mouraria, 31, 9004-546 Funchal, Madeira, Portugal. E-mail: manuel.biscoito@mail.cm-funchal.pt

O seu desaparecimento surge no momento em que ultimava diversas obras de síntese relativas a temas marinhos. Em 1995 foi o impulsionador e principal responsável pela realização do Simpósio comemorativo do 1º Centenário da Oceanografia Portuguesa, cujas importantes contribuições foram já editadas em livro. Em 1999 foi condecorado postumamente pelo Presidente da República com as Insígnias de Grande-oficial da Ordem de Santiago da Espada. Esta publicação, realizada pelos seus colaboradores mais próximos, tem por finalidade perpetuar a memória de LUIZ SALDANHA.

ABSTRACT. After a long illness Luiz Vieira Caldas Saldanha died on November 16, 1997. He was a full professor in the Department of Zoology and Anthropology at the Faculty of Science in the University of Lisbon and was also responsible for the Guia Marine Laboratory. LUIZ SALDANHA's death was not only a shock for his closest collaborators, colleagues and students but also an immense loss for the scientific community and for Portugal. To describe the achievements of LUIZ SALDANHA in a few lines is not an easy task. As well as establishing university courses to teach Biological and Fisheries Oceanography he also initiated other Marine Biology courses elsewhere in Portugal. He was also responsible for the scientific training of many marine biologists who would later join the teaching and research staff of many Portuguese universities and research institutions. As scientific co-ordinator of the Guia Marine Laboratory his innovative pioneering work in the area of marine biology was outstanding. He published numerous works that were fundamental to the development of this scientific field in Portugal; sadly, he passed away before he could complete several overviews summarising his contributions to marine science. He led many national and international research projects. He was Chairman of the National Institute of Fisheries Research and later, Chairman of the Institute of Marine Research (IMAR) where he contributed decisively to the development and co-ordination of marine science and technology in Portugal. It was, in, 1995, LUIZ SALDANHA's suggestion to convene a symposium to commemorate the First Centenary of Portuguese Oceanography, he was largely responsible for the outstanding success of this event and the edited proceedings were published in Arquivos of the Bocage Museum. In 1999 he was posthumously decorated with the Insignia of "Grande-Oficial da Ordem de Santiago da Espada" by the President of the Republic. This publication is a tribute to LUIZ SALDANHA from some of his friends and adherents and aims to be a contribution not only to marine science but also perpetuate his memory.

LUIZ VIEIRA CALDAS SALDANHA was born in Lisbon on December 16, 1937 and died after a prolonged illness, in Cascais on November 16, 1997.

His primary and secondary school education took place in *Lisbon's French School, the Lycée Français Charles Lepierre*. Even at that time, his interest in nature led him to establish a small "museum" at home.

In 1961 he graduated in Biological Sciences from the Faculty of Sciences of Lisbon, having completed his final subjects while serving an extensive 7-year compulsory military service, which posed many constraints. A year after his graduation he was called up to serve in Africa, and was part of a combat unit for almost two and a half years in the Northern Angola Intervention Zone (1962-65). While in Africa he collected numerous samples that he later deposited in the *Museu Bocage (Natural History Museum)*. As a result, he only commenced his professional career at the age of 27, first as a Naturalist with the *Museu Bocage* (August, 1965) and then as a Researcher in the Anthropological and Zoological Laboratory and Museum (*Museu Bocage*) of the Faculty of Sciences of Lisbon, (FCL) (July, 1970 to December, 1974). His research activities as a Naturalist with the Museum led him to conduct various internships and research work for foreign institutions ¹.

In November 1974 he received a PhD from the Faculty of Sciences of the University of Lisbon (Speciality – Animal Ecology), earning the highest classification *Louvor e Distinção* for his thesis. He worked as Assistant Professor from January 1975 to October 1978, and was then appointed Associate Professor after passing the respective competitive examination (1978). He served as Full Professor with the Faculty of Sciences of Lisbon from December 1, 1979 until the time of his death.

Sadly, a fire in the Faculty of Sciences of Lisbon in March, 1978, completely destroyed his laboratory, equipment, zoological study materials, manuscripts of work in progress, notes, books and articles as well as part of his African zoological collection which he had put together in the Bocage Museum.

His desire to share his knowledge with both the academic community and the general public, led him to organise frequent discussion groups, where he discussed his scientific research works. These works included a large number of studies related to the sea ², in which he never forgot the human and ethnographic characteristics of the peoples with which he came into contact. An immediate result of these group discussions was that students from the Faculty of Sciences of the University of Lisbon (then located in the *Escola Politécnica in Lisbon*), requested that he create several disciplines in the area of Marine Biology. This was the origin of the first university courses in Portugal in the disciplines of Biological Oceanography and Ichthyology, as well as other marine biology disciplines. Later the Marine Biology and Biological Oceanography Section of the Department of Zoology and Anthropology of the Faculty of Sciences of the University of Lisbon was founded in 1975. In the same year, LUIZ SALDANHA re-opened and re-activated the Guia Maritime Laboratory (LMG) in Cascais, together with

several of his enthusiastic students (BAUCHOT & MARQUES, 1998). LUIZ SALDANHA was also one of the pioneers in Portugal of scientific scuba diving.

From 1975 onwards he was responsible for the scientific training of many marine biologists, who later served on the research and teaching staff of various Portuguese universities and research institutes. His academic activity focused principally on teaching academic disciplines in the area of Biological Oceanography and Marine Biology, supervising PhD theses and graduate students and also participating in various selection juries of universities and research institutions in Portugal and abroad.

His scientific interests focused on the domain of Marine Ecology and Biological Oceanography, specifically in regard to animal life and biological processes at great sea-depths, as well as coastal, tropical and polar ecosystems, which earned him the title of “Man of the Seven Seas” (SACADURA, 1994).

The wealth of his scientific and academic activities led journalists and commentators to refer to him as “the reformer of Portuguese oceanography” (CORREIA, 1997; FIRMINO, 1997).

His work as a naturalist led him to do several journeys to different desert areas, travelling in traditional caravans and also using various land vehicles³. Throughout his travels, LUIZ SALDANHA took photographs and always kept a small diary, richly illustrated with his sketches and watercolour paintings. His travel logs and watercolours, together with some of his photographs, have been displayed in various exhibitions organised in his honour (FIRMINO, 1999). His interest in the arts fuelled his hobby collecting lead soldiers, which he painted, created or modified, in order to assemble small dioramas that won prizes on several occasions in specialised exhibitions.



Fig. 1 - Luiz Saldanha (at left) in a scuba-diving expedition in the area of Marseille (France), in 1967.

During his scientific career he was responsible for and collaborated in various research projects, many of an applied character, with a strong emphasis on nature conservation ⁴.

His concern with nature conservation began at an early age, well before he was appointed Chairman of the Nature Protection Society. In 1965 he presented a project to set up an underwater reserve in the Arrábida coast to the Ministry of the Navy, together with colleagues and friends from the *Centro Português de Actividades Subaquáticas*. It was precisely in this area that the “Professor Luiz Saldanha” Marine Park was created 33 years later. During his scientific missions to the Azores, which were subject of a series of television documentaries – “O Mar e a Terra”, he identified various areas as zones that should be subject to special protection.

All these areas now form part of protected zones within the Azores Archipelago.

His body of scientific work (over 130 papers) ⁵ has frequently been cited in national and international bibliographies.

LUIZ SALDANHA was a member of various editorial committees of national and international scientific magazines. He took part in numerous international meetings, sometimes as a guest speaker and on other occasions as the keynote speaker for plenary sessions, together with international scientific and political-scientific meetings (within the framework of the ICES, *European Science Foundation*, *International Oceanographic Commission*, as Chairman of the National Institute of Fisheries Research - INIP). In 1987/1991, as part of the STD-CEE programme, he was member of an assessment panel of research projects in Asia (Malaysia, Thailand, Vietnam and China).

His enthusiasm for marine science led him to consider setting up an Institute that would bring together all researchers connected to Marine Sciences and Technologies in Portugal. He was unable to complete this dream, but did set up IMAR – the Institute of Marine Research ⁶ on October 3, 1991 with various researchers from different Institutions, and was its first Chairman. The Faculty of Sciences of the University of Lisbon is one of the associated and founding Institutions. At the time of his death, LUIZ SALDANHA was the Chairman of the General Assembly of IMAR, and also held many other posts in other bodies ⁷.

Several national and foreign researchers dedicated various species to him in recognition of his scientific knowledge and work ⁸. He has also been subject to several honorary tributes both during his life and posthumously ⁹.

A considerable part of LUIZ SALDANHA’s scientific library and memorabilia is currently deposited in the Funchal Marine Biology Station, and in November 29, 1999, the “Professor Luiz Saldanha Information and Documentation Centre” was inaugurated in the Funchal Marine Station.

REFERENCES

BAUCHOT, M.-L. & A. MARQUES:

1998. Luiz Vieira Caldas Saldanha (1937-1997). *Cybium*, **22** (1): 5-6.

CORREIA, C. P.:

1997. Isso não é notícia. *Diário de Notícias*, December 14: 19.

FIRMINO, T.:

1997. O reformador da oceanografia. *Jornal o Público*, November 18: 28.

1999. Aguarelas de um oceanógrafo. *Jornal o Público*, November 16: 30.

SACADURA, J. P.:

1994. Luiz Saldanha, o homem dos Sete Mares. *Forum Ambiente*, **8**: 13-15.

NOTES

¹ In the *Centre d'Océanologie de Marseille* (France), *Museum Océanographique de Monaco* (Monaco), *Museum Nationale d'Histoire Naturelle de Paris* (France), *Institute of Oceanographic Sciences* (U. K.), *Scripps Institution of Oceanography* (U. S.), *Chesapeake Biological Laboratory* (U. S.) and the *Smithsonian Institution - National Museum of Natural History* (U. S.).

² 1957 – N. R. P. “Faial” Bio-oceanographic mission – Portuguese coast; 1966 – Oceanographic campaign on board the “Jean Charcot” research ship in Madeira; 1967 – Marine ecology work in the island of Port-Cros (France) and French mediterranean coast (scuba-diving); 1965 until 1993 – Frequent scuba-diving scientific missions and exploration in the Portuguese mainland coast, the Azores and Madeira, several of long duration; 1969 – Submarine exploration trip to Mozambique and Angola; 1971 – Bio-Azores Oceanographic mission on board the “Jean Charcot” research ship; 1976 – Oceanographic mission on board the R/V “Marion Dufresne” in the Tropical and sub-Antarctic Indian Ocean (Kerguelen, Crozet, Marion and Prince Edward Islands); 1981 – Scientific Mission in the Kerguelen islands. Ecological study of the fish populations within and around the coast (scuba-diving); 1981 – Scientific mission in the coral reefs of the islands of Reunion and Mauritius; 1982 – Underwater observations off La Jolla - California; 1983 – Oceanographic mission on board the R/V “Discovery”. Abyssal Plain of the River Tagus; 1984 – Scientific Mission in the coastal waters of Senegal (underwater work); 1984 – “Archipelagos” Scientific Mission in the Selvagens and

Madeira organised by the Vasco da Gama Aquarium; 1985 – ARDOUKOBA expedition, in the Djibouti coral reefs; 1985 – Underwater observations in Vancouver island - Canada; 1985 – Oceanographic mission “Fluxatlante” on board the R/V “Suroit” organised between the Azores and Brest; 1986 – Oceanographic mission in the Indian Ocean: Exploration of the coral reefs of Reunion and Melinde (Kenya); Oceanographic mission on board the R/V “Marion-Dufresne” and work in the crater of St. Paul island (from the camp located on the island); 1986 – Scuba-diving in the Canary islands in order to observe *Heteroconger longissimus* populations; 1988-89 – Scientific mission on board the R/V “Noruega” in the waters of Guinea-Bissau, study of living resources; 1991 – Oceanographic mission on board the R/V “Polarstern” in the Arctic (Spitzberg); 1993 – Ichthyological mission in the Red Sea (Israel and Egypt); 1993 – Mission on board the R/V Atlantis with the “Alvin” submersible in the Azores. Discovery of hydrothermal vents; 1994 – Mission on board the R/V “Nadir”, with the “Nautile” submersible in the Azores. Discovery of hydrothermal vents; 1993 and 1994 – Underwater exploration in Mozambique, Kenya, Zanzibar and the island of Pemba (coral reefs); 1994 – Exploration of the underwater park of Garajau - Madeira.

³ 1963 – Moçamedes; 1982 – California and Arizona; 1983 – Southern Morocco; 1984 – Grande Erg Oriental (Algeria); 1987 – Erg Oriental (Tunisia); 1990 – Hoggar (Algeria); 1993 – Sinai; 1993 – Sonora (Arizona).

⁴ He supervised the works of the following projects: Environmental study of the Tagus Estuary (CNA, PNUD) 1977-1982; Site study for the implantation of a Nuclear power station in Ferrel (EDP) (1978-1979); Site study for the implantation of a power station in Sines (EDP) (1980); Forecast of the feather effect of heated water from the Sines power station on marine organisms (EDP) (1981); Site study (aquatic biology) and forecast of the impact of the Alqueva Dam; Situation study (aquatic biology) of the Aguieira Dam (1984); Site study for the placement of the Guia outfall sewer; Current state of Portuguese living marine resources and measures for their conservation (Ministry of the Environment, 1989); Study of coastal lagoon and estuary eco-systems (INIC) (1984-1987). EEC Projects (in which he co-ordinated the Portuguese collaborators): Natural variability and the prediction of change in marine benthic ecosystems (CEE - DG XII) (1987-1989); Oceanic communities and their influence on the fluxes of material through the deep water column and across the sediment-water interface (CEE - MAST I) (1990-1993); Evaluation of the STD II Programme (1987-1991). Research evaluation-Rep. 52 CEE (1991-1992); Case study in Agro-Industrial development in

Portugal. EEC Programme - Innovation in Agro-Biotechnology (1993).

⁵ See publications list in this Volume.

⁶ IMAR, Private non-profit institution whose main objectives are: i) promotion of pure and applied research initiatives within the framework of Maritime Sciences and Technologies, Aquatic Environments and related areas; ii) contribution for the transfer or scientific and cultural knowledge specifically through advanced training initiatives (post-graduate training); iii) promotion of exchange of knowledge and information with equivalent associations in Portugal and abroad, and iv) Provision of services.

⁷ Scientific co-ordination of the Guia Maritime Laboratory and Section of Marine Biology and Biological Oceanography in the Zoology and Anthropology Department of the Faculty of Sciences of the University of Lisbon; Member of the Scientific Council of the Albert I, Prince of Monaco Foundation (*Institut Océanographique de Paris and Musée Océanographique de Monaco*); Deputy Chairman of the *Oceanographic Commission of the International Union of the History and Philosophy of Science - Division of History of Science*; Portuguese Delegate in the *European Science Foundation*, in the Oceanographic Commission. Main duties performed: Chairman of the National Institute of Fisheries Research; Deputy Chairman of the *International Council for the Exploration of the Sea*, Member of its Consultative Committee on fishing, of the Publications Committee and the Delegates Committee (representative of Portugal); Counsellor (Natural Sciences) to the National Institute of Scientific Research - INIC; Deputy Chairman and then Secretary of the *European Ichthyologic Union*; Chairman of the Zoology and Anthropology Department, Faculty of Sciences of the University of Lisbon; Chairman of the Management Board of the Nature Protection League; Chairman of the General Meetings' Board of the Nature Protection League; Deputy Chairman of the Portuguese Society of Natural Sciences; Member of the Higher Council of Science and Technology; National Delegate in the EEC (DGXII) for the *Marine Science and Technology* programme (MAST); Member of merit of the Committee for study and utilisation of the sea-bed (CEALM). Founder and Chairman of the Scientific Council and of the Management Board of the Institute of the Sea (IMAR).

⁸ Species that have been dedicated to him: 1983 – *Charaxes lucretius saldanhai* (Bivar de Sousa, A., 1983. Contribution to knowledge of Lepidoptera insects in Angola (3rd note). Data on the occurrence of the *Charaxes* genus (Lep. Nymphalidae) in Angola (1st part). *Minutes of the 1st Iberian Congress of Entomology*: 114-118. Leon, 7-10/6/1983). 1999 – *Ophidion saldanhai* (Matallanas, J. & Brito, A. - Description of *Ophidion saldanhai* sp. Nov. from the Cape Verde Islands. *Journal of Fish Biology*, 55: 931-936). 1999 – *Ilyophis saldanhai* (Karmovskaya, E. S. & Parin, N. V., 1999. A new species of the Genus *Ilyophis* (Synaphobranchidae, Anguilliformes) from the Broken Spur Hydrothermal Vent Field (Mid-Atlantic Ridge). *Journal of Ichthyology*, 39 (5): 352-362). In this volume – *Puellina saldanhai* (Harmelin, J.-G. – 2001 – *Puellina saldanhai*

n. sp., a new cribrimorph cheilostome (Bryozoa: Gymnolaemata) from dark cave environment of southern Portugal. *Boletim do Museu Municipal do Funchal* (Supl. 6). *Coloconger saldanhai* (Quéro, J.-C. – 2001 – Colocongridae (Pisces: Anguilliformes) de Nouvelle-Calédonie (Pacifique sud-ouest). Description de *Coloconger saldanhai* sp. n. *Boletim do Museu Municipal do Funchal* (Supl. 6). In publication – *Geocharis saldanhai* (Serrano, A. R. M. & Aguiar, C. A. S., in publication - Two new *Geocharis* Ehlers, 1883 from Portugal (Coleoptera, Carabidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie*).

⁹ *During his life*; Knight of the Order of the Academic Palms (France); Official of the Order of Grimaldi (Mónaco); Manley Bendall Award, medal of Albert I, Prince of Monaco; Golden Trident of the Accademia Internazionale de Scienze e Techniche Subacquee Ustica, Italy; Member of honour of the “Groupe d'études des milieux estuariens et littoraux (France)”; Presented to the French Academy of Sciences as a foreign researcher.

Posthumously; 20/03/1998 – the Luiz Saldanha award was created by the Institute of the Sea (IMAR); 05/06/1998 – Exhibition - “Watercolour paintings by Luiz Saldanha – a Travel Log of a Naturalist. Djibouti”. Ria Formosa Natural Park; 28/07/1998 – “Professor Luiz Saldanha” Marine Park in Arrábida; 28/07/1998 – Exhibition “Diary of a Naturalist on his Travels” Arrábida Natural Park; 1998 – “Luiz Saldanha” Portuguese-French Oceanographic Mission “Luiz Saldanha” on board the R/V “Nadir”.

Attribution of the name “Monte Luiz Saldanha” to an outcrop within the AMAR segment (Mid-Atlantic Ridge of the Azores) 16/10/1998 – “Sala Luiz Saldanha” in the Lisbon Oceanarium; 16/11/1999 – Insignia of the “Grande-Oficial da Ordem de Santiago da Espada”; 16/11/1999 – Exhibition - “Luiz Saldanha – Naturalist of the XXth century”, Lisbon Geographical Society; 16/11/1999 – Edition of the commemorative medal of the Day of the Sea with the effigy of Professor Luiz Saldanha; 16/11/1999 – “Day of the Sea – Homage to Professor Luiz Saldanha” edition of a Postcard and commemorative stamp by the Portuguese Postal Service (CTT); 28/11/1999 – “Professor Luiz Saldanha” Information and Documentation Centre in the Funchal Marine Biology Station; 03/04/2000 – Exhibition - “Photographs by Luiz Saldanha – A symbolic homage by FCUL” the Faculty of Sciences of the University of Lisbon. A street in Cascais was named after Prof. Luiz Saldanha (2001).

PEUPLEMENT BENTHIQUE DES GROTTES SOUS-MARINES DE SAGRES (PORTUGAL, ATLANTIQUE NORD-ORIENTAL)

Par N. BOURY-ESNAULT¹, J.-G. HARMELIN¹, M. LEDOYER²,
L. SALDANHA³ et H. ZIBROWIUS¹

Avec 2 figures

ABSTRACT. The benthic communities of 8 submarine caves from Sagres area (southern Portugal) have been surveyed by scuba diving (organismic and photographic sampling). These relatively shallow (vault: 10-16 m depth) and large (maximum length: 115 m) caves are subjected to relatively strong water circulation (waves, tides), except for some small more confined dark areas. As a result and with reference to Mediterranean caves, the community typically associated to dark, confined cavities is limited to those few calmer recesses despite the wide extension of darkness. Conversely, communities typical of shaded and semi-dark parts expand widely inside the caves, together with some rheophylic invertebrates. Five physiognomic zones have been distinguished in these caves. Species richness of sponges, scleractinians and bryozoans appears to be lower than in dark caves of the Mediterranean. The most interesting faunal traits of these caves are: (i) the occurrence of rich mixed populations of brachiopods (5 species) and of mysids (2 species) in remote parts; (ii) the occurrence of some species formerly considered as Mediterranean endemics; (iii) the absence of some expected species (*e.g.* *Corallium rubrum*); (iv) the replacement of several Mediterranean species, highly diagnostic of cave environment, by vicariant sibling species, *e.g.* in the genera *Aplysina* (sponges), *Puellina* (bryozoans), *Hemimysis* (mysids).

¹ Centre d'Océanologie de Marseille, UMR CNRS 6540: *DIMAR*, Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie de Lions, F-13007 Marseille, France. E-mail: esnault@com.univ-mrs.fr

² 4, Crech Ar Fur, Le Brestan, 22610 Pleubian, France.

³ † Deceased (1937-1997). Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, Laboratório Marítimo da Guia, Estrada do Guincho, 2750-642 Cascais, Portugal.

RESUMO. As comunidades bentônicas de oito grutas submarinas da área de Sagres (Sul de Portugal) foram observadas em mergulho com escafandro autónomo, tendo sido documentadas fotograficamente e amostradas biologicamente. Estas grutas, em profundidades variando entre os 10 e os 16 m e atingindo um comprimento máximo de 115 m, estão sujeitas a fortes movimentos de água (ondas e marés) excepto nas partes mais confinadas e escuras. Como resultado e comparando com grutas mediterrânicas, a comunidade tipicamente associada às cavidades escuras e confinadas, está limitada e estes pequenos locais, pese embora a larga extensão de escuridão. Em contrapartida, as comunidades típicas das partes ensombradas ou de penumbra, distribuem-se largamente nas grutas, em conjunto com alguns invertebrados reofílicos. Cinco zonas fisionómicas foram identificadas nestas grutas. A riqueza específica em esponjas, escleractiniários e biozoários parece ser menor do que nas grutas do Mar Mediterrâneo. Os aspectos faunísticos mais interessantes nestas grutas são: (i) a ocorrência de ricas comunidades mistas de braquiópodes (5 espécies) e misidáceos (2 espécies) nas partes mais remotas; (ii) a ocorrência de algumas espécies consideradas endémicas do Mediterrâneo; (iii) ausência de certas espécies esperadas (por ex: *Corallium rubrum*); (iv) a substituição de várias espécies mediterrâneas, consideradas altamente diagnósticas de ambiente cavernícolas, por espécies vicariantes, por ex.: nos géneros *Aplysina* (esponjas), *Puellina* (briozoários e *Hemimysis* (misidáceos).

INTRODUCTION

Les peuplements des grottes sous-marines présentent un grand intérêt écologique, en particulier à cause de l'intensité des gradients physiques (lumière, circulation hydrologique, sédimentation) qui s'y déploient. La distribution des organismes, régie par ces gradients, se traduit par une succession d'assemblages dont les particularités diffèrent de manière très marquée en fonction de la distance à l'entrée (CINELLI *et al.*, 1977; FICHEZ, 1991; LABOREL & VACELET, 1959; LABOREL, 1960; HARMELIN *et al.*, 1985; ZABALA *et al.*, 1989). Les parties obscures et confinées des grottes sous-marines sont considérées comme représentant un mésocosme des grands fonds (HARMELIN *et al.*, 1985; VACELET *et al.*, 1994). Leur étude approfondie sur la côte méditerranéenne provençale a permis une appréciation plus précise de la biodiversité des peuplements des habitats aphotiques, en particulier ceux de la pente continentale, avec lesquelles les grottes partagent de nombreux éléments faunistiques.

La côte de l'Algarve est une région-clé du point de vue biogéographique entre la Méditerranée et l'Atlantique nord-oriental. Dans la région de Sagres, elle est riche en grottes sous-marines karstiques, qui n'ont jamais été étudiées.

Les principales questions qui se posaient étaient: (i) est-ce que les grands traits de la bionomie de grottes tels qu'ils ont été reconnus dans les grottes méditerranéennes se retrouvent dans ces grottes atlantiques? (ii) est-ce que les principaux descripteurs de la structure et de la composition des peuplements cavernicoles sont les mêmes? (iii) est-ce que la relative proximité de la Méditerranée alliée aux similitudes d'habitat va favoriser la présence d'espèces connues comme endémiques méditerranéennes ou ayant un caractère méditerranéen accentué (mais pouvant être distribuées dans les parages occidentaux du détroit de Gibraltar)? ou, au contraire, est-ce que la fragmentation accentuée de cet habitat va avoir pour effet l'existence d'espèces vicariantes très proches de leurs homologues méditerranéens? (iv) est-ce que les parties obscures présentent les mêmes originalités faunistiques qu'en Méditerranée?

Cette étude n'est qu'une approche préliminaire, qui sera approfondie pour certains groupes.

MATERIEL ET METHODES

Cadre et conditions de l'étude

Les grottes de Sagres ont fait l'objet d'une campagne d'études sur le terrain du 1 au 11 septembre 1986 dans le cadre d'un programme de coopération scientifique franco-portugaise. Cette campagne était organisée et dirigée par le Professeur LUIZ SALDANHA. Les observations, les relevés topographiques et la collecte d'échantillons ont été faits en plongée. Ces données ont été complétées par des relevés photographiques à différentes échelles de la faune fixée et mobile.

Sites étudiés

Généralités - Huit grottes sous-marines (dont six principales) proches de Sagres ont été visitées. L'une d'elles est située sous un des îlots Martinhal tandis que les sept autres sont distribuées le long du promontoire au sud du port de Sagres, entre Ponta da Baleeira et Ponta da Atalaia (Fig. 1). Ces grottes sont de taille diverse, mais la plupart sont relativement grandes, jusqu'à environ 115 m de long; elles s'ouvrent à faible profondeur (entre 6-8 m et 18 m de profondeur au plancher à marée basse) et sont exposées à la houle. L'action de celle-ci et des mouvements de marées se manifeste dans la plus grande partie des grottes, comme l'attestent des observations directes et des signes indirects (rareté des dépôts vaseux, présence de *ripple-marks* sur les portions sableuses, fréquence d'invertébrés fixés rhéophiles, gorgones, en particulier, dans les parties reculées des grottes les plus grandes). Certaines de ces grottes présentent une poche d'air, qui peut être en communication avec l'extérieur; cette particularité tend à accentuer la dynamique hydrologique à l'intérieur des grottes (effet de pompe). Dans

tous les cas, l'éclairement au niveau des parois est rapidement très diminué et les parties obscures sont très étendues. Trois grottes (Nossa Senhora, des Cierges, de la Donzelle) offrent de petites chambres annexes où l'obscurité est totale et la circulation est particulièrement atténuée par rapport aux chambres principales.



Fig. 1 - Localisation des grottes étudiées sur la côte sud-ouest du Portugal. a. La flèche indique la région de Sagres détaillée en b. L'échelle représente 200 km. b. Détail de la région de Sagres. L'une des grottes est localisée au sein des Ilhotes do Martinhal, et les 5 autres sur la côte au sud de la Ponta da Baleeira indiquée par une étoile. L'échelle représente 1 km.

1. Grotte Martinhal. Cette grotte est située sous le flanc ouest de l'îlot Martinhal; sa topographie est complexe avec une entrée principale s'ouvrant à 16 m de profondeur, haute (> 3 m) et large, une entrée latérale moins profonde (8 à 10 m) et nettement moins haute, une chambre principale d'une trentaine de mètres de long, dont le plancher en pente présente un relief accentué par un gros bloc et comprend des portions de vase. Cette chambre principale se prolonge par trois diverticules étroits, dont deux remontent sur une vingtaine de mètres et se rejoignent au delà d'un pilier à 8 m de profondeur. La présence de gorgones *Leptogorgia* au fond d'un de ces diverticules indique que la circulation de l'eau reste forte au fond de cette grotte grâce à un système de failles. A l'extérieur de la grotte, le fond est parsemé de gros blocs.

2. Grotte Nossa Senhora. C'est la plus vaste des grottes étudiées: 115 m de long et une quarantaine de mètres dans sa plus grande largeur. Elle comprend une grande

salle antérieure, qui s'élargit après un court vestibule, et une salle postérieure séparée de la première par deux piliers; le plus gros de ceux-ci détermine avec la paroi ouest de la grotte un couloir étroit d'une trentaine de mètres de long, où débouche un diverticule aveugle en pente, d'environ 10 m de long. La salle antérieure, de plus de 50 m de long, s'ouvre sur l'extérieur à 12 m de profondeur (à marée basse) et son plancher, parsemé de blocs, remonte à 10 m; elle est haute et présente une partie aérienne, qui se poursuit jusqu'au bout de la salle postérieure (isolement d'une poche d'air postérieure à marée haute). Cette salle postérieure est en obscurité totale; elle est longue de 65 m et sa hauteur se réduit de plus en plus vers le fond, où la profondeur au plancher est limitée à 1-2 m. Le pourtour des deux salles est irrégulier, avec de nombreux recoins, poches, fissures déterminant autant de microhabitats. Du fait de l'étendue des parties aériennes dans cette grotte, la circulation doit être notable par mer agitée dans les deux salles principales, comme l'atteste la rareté des dépôts de sédiments fins et la présence de gorgones *Eunicella verrucosa* à 50 m de l'entrée.

3. Grotte de Cierges. Cette cavité s'ouvre sous la même voûte que la précédente et à la même profondeur. Elle s'enfonce de manière rectiligne sur environ 25 m et s'élève par une série de replats recouverts d'une pellicule de vase jusqu'à une petite chambre obscure dans sa partie terminale; celle-ci est pourvue d'une petite poche d'air et ornée de stalactites, dont la couleur claire et le peuplement essentiellement constitué de serpulides pourraient être un signe d'écoulements d'eau douce fréquents.

4. Grotte du Cap. Cette grotte est localisée au fond d'une crique étroite, à proximité du cap Atalaia; la profondeur à l'entrée est d'environ 10 m. Elle est longue d'environ 70 m, parsemée de gros blocs et de taches de sable; elle est soumise à un fort hydrodynamisme sur toute son étendue (présence de *ripple-marks*).

5. Grotte de la Donzelle. Cette grotte s'ouvre à la profondeur de 18 m sous un grand surplomb qui contribue à l'atténuation de la lumière et des actions hydrodynamiques. Une première salle encombrée de gros blocs se poursuit par un petit couloir inférieur et par une chambre supérieure pourvue de diverticules, qui s'élèvent jusqu'à 3-4 m de profondeur. Divers indices, physiques (parois noircies d'oxydes polymétalliques) et faunistiques, indiquent que les diverticules de cette chambre supérieure présentent un calme hydrodynamique prononcé.

6. Tunnel. Ce tunnel de 50 à 70 m de long est coudé, avec un petit diverticule latéral, et traverse une petite pointe; les profondeurs au plafond et au plancher sont d'environ 6-8 m et 12 m.

Les deux autres grottes visitées au cours de la mission sont de taille plus modeste.

RESULTATS

1. - Eléments sur quelques groupes majeurs de la faune cavernicole

1. 1. - Spongiaires

La richesse spécifique des spongiaires est relativement élevée dans les grottes de Sagres puisque 70 espèces (7 Calcarea et 63 Demospongiae) y ont été recensées dont au moins 4 sont des espèces nouvelles pour la Science: une éponge de la classe Calcarea *Guancha* n. sp., et 3 espèces de la classe Demospongiae *Aplysina* n. sp., *Spirastrella* n. sp., *Rhabderemia* n. sp. Ces espèces seront décrites dans une publication ultérieure. Les démosponges se répartissent en 2 Homosclerophorida, 6 Tetractinellida, 9 Hadromerida, 6 Halichondrida, 13 Axinellida, 10 Poecilosclerida, 4 Haplosclerida, 6 Dendroceratida, 4 Dictyoceratida, 2 Chondrosida et 1 Verongida. Cette richesse spécifique est cependant plus faible que celle répertoriée dans les grottes de la côte provençale par POULIQUEN (1971), où 119 espèces avaient été dénombrées mais avec un échantillonnage bien plus considérable. Cependant, on peut noter que les nombres d'espèces d'Halichondrida, d'Axinellida, de Poecilosclerida, de Dendroceratida, de Chondrosida, et de Verongida sont à peu près équivalents dans les deux études, tandis que la richesse spécifique des Homosclerophorida (8 espèces), des Tetractinellida (16 espèces), et des Hadromerida (15 espèces) est nettement plus élevée dans les grottes provençales.

Deux espèces auparavant considérées comme des endémiques méditerranéennes sont récoltées pour la première fois à l'extérieur de la Méditerranée, *Pachastrissa pathologica* (Schmidt) et *Axinella vacoleti* Pansini. Deux autres espèces, *Crambe crambe* (Schmidt) et *Diplastrella bistellata* (Schmidt), n'avaient été trouvées en Atlantique qu'au niveau du détroit de Gibraltar (CARBALLO, 1994) et ont donc ici leur signalisation la plus occidentale. Enfin, c'est la deuxième signalisation en Atlantique d'*Isops intuta* (Topsent), espèce précédemment récoltée au large des côtes du Maroc par 1500 m de fond (BOURY-ESNAULT *et al.*, 1994).

Dans la zone semi-obscurité des grottes de Sagres, l'espèce la plus remarquable est une éponge encroûtante bleue, *Hymedesmia versicolor* (Topsent), qui est présente aussi bien sur les parois verticales que sur les blocs rocheux du plancher. Le contingent d'espèces d'éponges cornées est caractérisé par la présence de *Spongionella pulchella* (Sowerby), les autres espèces étant les mêmes que celles de la biocénose des grottes semi-obscurité (GSO) méditerranéennes (*Spongia virgultosa* (Schmidt), *Spongia agaricina* (Pallas), *Dysidea fragilis* (Montagu), *Ircinia fasciculata* (Pallas), *Pleraplysilla spinifera* (Schulze), etc.). La démosponge *Aplysina cavernicola* Vacelet, qui est abondante dans la biocénose GSO des grottes méditerranéennes, est remplacée par une autre espèce d'*Aplysina*, nouvelle pour la Science. Toutefois, cette espèce est très petite et n'est pas un élément aussi majeur pour la physionomie et la biomasse de

la zone semi-obscurité que son analogue méditerranéen. Avec l'accroissement de la distance à l'entrée, le contingent d'espèces cornées diminue et est remplacé par un contingent de Tetractinellida avec, en particulier, *Stryphnus mucronatus* (Schmidt), *Geodia cydonium* (Jameson), *Isops intuta*, *Erylus euastrum* (Schmidt). Parmi les autres espèces typiques de cette zone semi-obscurité en Méditerranée, on retrouve *Corticium candelabrum* Schmidt, *Oscarella lobularis* (Schmidt), *Chondrosia reniformis* Nardo, *Raspaciona aculeata* Johnston, *Reniera fulva* Topsent, *Petrosia ficiformis* Poiret, ainsi que *Clathrina clathrus* (Schmidt), éponge calcaire caractéristique des zones soumises à un hydrodynamisme important (BOROJEVIC, 1967). Dans les grottes de Martinhal et de Nossa Senhora, nous avons noté la présence de la Chondrosida *Thymosia guernei* Topsent, éponge caractéristique de biotopes du circalittoral dans l'Atlantique nord-est, qui est ici à la limite sud de sa zone d'extension géographique. Dans la zone de l'entrée, on observe *Crambe crambe*, *Phorbas tenacior* (Topsent) et *Phorbas fictitius* (Bowerbank), tandis que dans la partie terminale de cette zone semi-obscurité ainsi que dans les zones obscures, on trouve *Reniera mucosa* Griessinger et *Dendroxea lenis* (Topsent). Il faut souligner l'absence remarquable dans cette zone d'*Agelas oroides* (Schmidt), qui accompagne généralement *Aplysina cavernicola* (autre espèce manquante) avec la même fréquence dans les grottes semi-obscurité de Méditerranée.

Dans la zone obscure des grottes, le contingent d'espèces cornées a complètement disparu. Inversement, on retrouve *Chondrosia reniformis*, qui est grise et massive dans les parties semi-obscurité et devient ici blanche, sphérique et plus petite, ainsi que *Dendroxea lenis*, et le contingent de Tetractinellida, surtout représenté dans ces parties obscures par *Isops intuta*, *Dercitus bucklandi* (Bowerbank), et *Pachastrissa pathologica*. Cette dernière, connue à l'origine du bathyal, est aussi fréquente dans les chambres obscures des grottes méditerranéennes. *Aaptos aaptos* (Schmidt), *Mycale massa* (Schmidt), *Diplastrella bistellata* Sarà, sont également présentes dans ces zones obscures, ainsi que les nouvelles espèces de *Spirastrella* et de *Rhabderemia*. Sur les replats horizontaux et dans les zones de calme relatif où une sédimentation fine peut se manifester, comme dans la grotte des Cierges, on trouve de nombreux spécimens de *Tethya citrina* Sarà & Melone et un faciès à Axinellida et Halichondrida représentés surtout par *Acanthella acuta* Schmidt, *Axinella verrucosa* (Esper), de petits spécimens d'*Axinella polypoides* Schmidt, *Axinella vaceleti*, *Axynissa digitata* (Cabioch), *Ciocalypa penicillus* Bowerbank, *Scopalina lophyropoda* Schmidt, etc.

1. 2. - Cnidaires scléactiniaires

L'inventaire des scléactiniaires observés et récoltés dans les 8 grottes proches de Sagres comprend 11 espèces: *Balanophyllia regia* Gosse, *Caryophyllia inornata* (Duncan), *C. smithii* Stokes & Broderip, *Coenocyathus anthophyllites* Milne Edwards & Haime, *C. cylindricus* Milne Edwards & Haime, *Hoplangia durotrix* Gosse, *Leptopsammia pruvoti* Lacaze-Duthiers, *Paracyathus pulchellus* (Philippi),

Phyllangia mouchezii (Lacaze-Duthiers), *Pourtalesmilia anthophyllites* (Ellis & Solander), *Polycyathus muelleræ* (Abel).

Certaines espèces ont une importance physiologique spectaculaire au niveau des peuplements des grottes visitées (en particulier, *L. pruvoti*), mais ce groupe comprend beaucoup moins d'espèces que les spongiaires et les bryozoaires. Ceci est une règle générale pour la faune de la Méditerranée et de l'Atlantique nord-oriental, qui s'élève à environ 80 espèces seulement, toutes profondeurs confondues. Ces 11 espèces étaient décrites et signalées dans la monographie de ce groupe par ZIBROWIUS (1980).

A l'exception de *Coenocyathus anthophyllites*, *C. cylindricus* et *Pourtalesmilia anthophyllites*, les espèces de cette liste sont bien connues aussi dans la région de Marseille, dans des grottes et/ou dans d'autres milieux littoraux. Dans les grottes de Sagres, elles occupent essentiellement les mêmes places qu'on leur connaît dans les grottes provençales. *Caryophyllia inornata*, *Hoplangia durotrix*, *Leptopsammia pruvoti* et *Polycyathus muelleræ* sont typiques des parois et des plafonds, tantôt mêlés, tantôt formant des faciès quasi-monospécifiques. Ainsi, *H. durotrix* tend à dominer dans les poches des plafonds où la circulation et l'échange d'eau sont plus réduits. De ces espèces principales, *P. muelleræ* est celle qui semble la plus apte à coloniser avec des colonies encroûtantes les surfaces subhorizontales des planchers (dalles, blocs) dès que l'agitation de l'eau y est suffisante pour empêcher le recouvrement permanent par le sédiment. C'est sur ces planchers non ou à peine envahis par du sédiment fin qu'on trouve aussi *Caryophyllia smithii*, *Paracyathus pulchellus*, et *Balanophyllia regia*. Cette dernière espèce n'entre pas dans les grottes de la côte provençale, mais vit à l'extérieur sur la roche, parmi les algues photophiles et dans les creux et fissures inclinés tapissés d'algues calcaires en croûte. Toutefois, dans la région de Naples, *B. regia* existe aussi sur le plancher de certaines grottes dans une situation similaire à celle observée dans les grottes de Sagres.

A la différence des espèces précédentes, *Phyllangia mouchezii* n'a été récolté à Sagres que dans la grotte de Martinhal (quelques corallites allongés et de grande taille, mais perforés et érodés, et quelques petits calices vivants). Sur la côte provençale, *P. mouchezii* est surtout représenté par des rares colonies à l'entrée de grottes (une seule petite colonie trouvée en obscurité avancée: grotte-tunnel de l'île Jarre). Cette espèce est plus fréquente dans le sud et l'est de la Méditerranée et dans le détroit de Gibraltar (Isla de Tarifa et Ceuta, plongées de P. LÓPEZ-GONZÁLEZ et H. Z. en 1998).

A noter que dans les grottes de Sagres, nous n'avons pas trouvé *Monomyces pygmaea* (Risso), pourtant connu sur la côte Portugal d'une grotte entre le Cabo Espichel et Sesimbra et aussi de dragages (ZIBROWIUS, 1980), ainsi que de la côte nord de l'Espagne (ALTUNA PRADOS, 1994a, 1994b). Dans les grottes de Sagres, on pourrait s'attendre à trouver cette espèce sur les dalles à peine envasées, avec *Caryophyllia smithii* et *Paracyathus pulchellus*. *Madracis pharensis* (Heller), caractéristique des

plafonds dans des grottes en Méditerranée et aux Açores (ZIBROWIUS, 1976) est également absent.

De toute évidence, malgré un certain nombre d'espèces en commun et qui occupent à peu près les mêmes places, les faunes des grottes des environs de Sagres et de la côte provençale ont chacune leurs particularités. Dans les grottes de Sagres, les espèces «surprises» sont *Coenocyathus anthophyllites*, *C. cylindricus* et *Pourtalosmilia anthophyllites*.

Coenocyathus anthophyllites a été trouvé en abondance dans la partie supérieure de la seule grotte des Cierges. Cette espèce était déjà connue du Portugal mais à des profondeurs de 100 à 300 m au large du Cabo São Vicente et au large de Setúbal (ZIBROWIUS, 1980). Jusqu'à présent, la seule récolte à faible profondeur était celle par J. G. HARMELIN en 1977 à l'île d'Alboran, vers 35-40m, dans un fond à laminaires (ZIBROWIUS, 1980).

Coenocyathus cylindricus a été trouvé sous forme de petites colonies isolées dans trois grottes (Martinhal, Nossa Senhora, Cap). Cette espèce peu connue avait été récoltée sur les côtes atlantiques du Maroc par 75-158 m de profondeur (dragages de R. Ph. DOLLFUS, "Vanneau"; ZIBROWIUS, 1980, 1983a).

Pourtalosmilia anthophyllites a été obtenu dans les grottes de Martinhal et de Donzelle. Dans cette dernière, les colonies atteignaient une grande taille (> 20 cm). Cette espèce est peut-être plus abondante dans les grottes de Sagres qu'il ne ressort de nos observations et prélèvements car les polypes isolés ou en petits groupes peuvent être confondus avec *Caryophyllia inornata*. Des plongées récentes (P. LÓPEZ-GONZÁLEZ et H. Z. en 1998) dans le détroit de Gibraltar (Isla de Tarifa) ont montré que *P. anthophyllites* y est assez commun sous des surplombs vers 15-35 m.

Considérant la biodiversité observée, on peut être tenté de considérer qu'il est remarquable qu'on ait trouvé autant d'espèces lors d'une première prospection dans un milieu n'ayant encore fait l'objet d'aucune exploration systématique prenant en compte les scléactiniaires dans cette zone géographique. Le nombre est proche de celui (12) des espèces reconnues dans les grottes à Marseille (Méditerranée nord-orientale) au cours de nombreuses années d'investigation (ZIBROWIUS, 1980, et résultats inédits), et correspond à environ 44% de la faune répertoriée dans les habitats littoraux du golfe ibéro-marocain.

Cependant, cet inventaire pourrait être plus riche car certaines espèces sont beaucoup plus rares que d'autres et difficiles à reconnaître *in situ*. Ainsi, l'expérience acquise en Méditerranée montre qu'il est utile d'examiner les bioclastes extraits de sédiments vaseux des zones les plus reculés et les plus calmes des grottes pour y trouver la trace de l'existence de certaines petites espèces difficiles ou impossibles à repérer *in situ* (exemple: *Guynia annulata* Duncan, espèce minuscule et cryptique qui ressemble plutôt à un tube de serpule). Or, de tels prélèvements de sédiment n'ont pas été faits lors de notre campagne.

Du point de vue biogéographique, notre inventaire ne présente pas de grandes surprises. Des 11 espèces répertoriées, 8 sont connues de localités nettement plus septentrionales sur les côtes de l'Atlantique nord-oriental: *Phyllangia mouchezii* au Portugal, à l'entrée de l'estuaire du Sado (ZIBROWIUS & SALDANHA, 1976), *Paracyathus pulchellus* (par dragage) et *Polycyathus muelleræ* sur la côte nord de l'Espagne, dans la partie intérieure du golfe de Gascogne (ALTUNA, 1984; ALTUNA PRADOS 1994a, 1994b), les 5 autres (*Balanophyllia regia*, *Caryophyllia smithii*, *C. inornata*, *Hoplangia durotrix*, *Leptopsammia pruvoti*) jusqu'en Bretagne, dans la Manche, ou même sur les côtes sud de l'Angleterre et de l'Irlande (ZIBROWIUS, 1980; ALTUNA PRADOS, 1994a, 1994b). La présence de ces espèces dans la région de Sagres est ainsi plutôt banale. Dans ce contexte biogéographique, il convient d'insister sur une absence remarquée: nous n'avons pas trouvé la moindre trace d'*Astroides calycularis* (Pallas), Dendrophylliidae colonial d'une couleur orangé vif et ainsi facile à repérer. Pourtant, les falaises, surplombs et grottes configurées comme celles étudiées à Sagres conviendraient à cette espèce si son aire de répartition s'étendait aussi loin. Or, *A. calycularis*, si typique du SW de la Méditerranée et très abondant dans le détroit de Gibraltar (Isla de Tarifa, Ceuta), ne semble pas dépasser, vers l'ouest, la partie intérieure du golfe ibéro-marocain (ZIBROWIUS & SALDANHA, 1976; ZIBROWIUS, 1980, 1983b, 1995). On le connaît ainsi du cap Spartel au Maroc et de Cadix en Espagne (plongées en 1998 de P. LÓPEZ-GONZÁLEZ et H. Z.).

1. 3. - Polychètes serpulides et spirorbes

Par commodité, les Spirorbidae, autre famille de polychètes à tube calcaire, sont traités ici avec les Serpulidae. La plus grande partie du matériel récolté dans les grottes de Sagres a été identifiée (H. Z.), les lacunes au présent inventaire ne concernant que les petits Spirorbidae sénestres et dextres, et des représentants de *Apomatus/Protula* et de *Filograna/Salmacina*, groupes qui nécessiteraient des révisions détaillées. *Serpula concharum* et *S. vermicularis* sont aussi problématiques: ces noms sont traditionnellement utilisés pour des ensembles d'espèces plus ou moins semblables et les «vrais» *S. concharum* et *S. vermicularis* restent à définir d'après des individus topotypiques.

Au total, les récoltes faites dans les grottes de Sagres comprennent une vingtaine d'espèces; SERPULIDAE: *Apomatus/Protula* sp.; *Filograna/Salmacina* sp.; *Filogranula annulata* (Costa); *Filogranula calyculata* (Costa); *Hydroides pseudouncinatus* Zibrowius; *Janita fimbriata* (Delle Chiaje); *Josephella marenzelleri* Caullery & Mesnil; *Pomatoceros lamarckii* (Quatrefages); *Pomatoceros triqueter* (Linnaeus); *Semivermilia crenata* (Costa); *Serpula cavernicola* Fassari & Móllica; *Serpula concharum* Langerhans; *Serpula vermicularis* Linnaeus; *Spiraserpula massiliensis* (Zibrowius); *Spirobranchus polytrema* (Philippi,); *Vermiliopsis striaticeps* (Grube). SPIRORBIDAE: *Pileolaria militaris* Claparede; *Protolaeospira striata* (Quievreux).

Cette faune est moins diversifiée que celle des grottes de la côte provençale. Malgré un échantillonnage conséquent, on constate l'absence dans nos récoltes, d'espèces qui, dans les grottes provençales, caractérisent les zones très obscures, confinées et appauvries: *Metavermilia taenia* Zibrowius, *Semivermilia torulosa* (Delle Chiaje) et *Vermiliopsis monodiscus* Zibrowius. D'autres espèces, typiques en Méditerranée des zones semi-obscurées à faune bien diversifiée et bien représentées aussi dans le coralligène, sont également absentes à Sagres: *Placostegus «crystallinus» sensu* Zibrowius, *Serpula lobiancoi* Rioja, *Spirobranchus lima* (Grube) et *Vermiliopsis labiata* (Costa). Si certaines de ces formes sont connues ailleurs dans l'Atlantique, d'autres ne le sont pas encore (*P. «crystallinus»*, *S. lima*, *V. monodiscus*).

Aucune zonation bien tranchée n'a été constatée dans les grottes de Sagres, contrairement à certaines grottes provençales où le peuplement des zones les plus confinées se distingue nettement de ceux des parties antérieures. *Janita fimbriata* qui, sur la côte provençale, est l'une des espèces typiques de ce type d'habitat, était rare dans nos récoltes à Sagres (Martinhal, Cierges). *Filogranula annulata* et *Semivermilia crenata*, également très cryptiques, n'étaient pas abondants dans nos prélèvements. La fréquence jusque dans les zones reculées de *Pomatoceros triqueter* et *Protolaeospira striata* semble liée à l'hydrodynamisme soutenu dans ces grottes subissant largement l'effet des marées. *Pomatoceros lamarckii*, qui occupe typiquement des niveaux plus superficiels hors des grottes que *P. triqueter*, a été trouvé dans plusieurs grottes (individus isolés). *Spirobranchus polytrema* est rare par rapport à *P. triqueter*, à l'inverse de ce qui est observé dans les grottes provençales.

Spiraserpula massiliensis est abondant dans les grottes de Sagres (notamment Martinhal, Nossa Senhora, Cierges), formant par endroits des agrégats de tubes en croûtes ou concrétions saillantes (de l'ordre d'un décimètre). A l'origine, cette espèce fut décrite de grottes provençales où les agrégats de tubes ne forment que des croûtes peu étendues, la partie distale des tubes pouvant se dresser pour former un «gazon». Or, des constructions notables sont aussi observées en Méditerranée, mais hors des grottes: à Marseille, pierres sur fonds vaseux et dans le port de commerce; à Banyuls, sur des fonds rocheux du large, dans des eaux particulièrement turbides.

Serpula cavernicola, espèce de grande taille, à tube massif toujours blanc et sans carènes dentelées, avait été décrit sommairement, avec l'assertion non commentée qu'elle diffère de *Serpula vermicularis*. Le matériel type, provenant d'une petite grotte superficielle de Sicile, a pu être examiné à l'université de Catania. C'est en effet une espèce bien distincte qui existe également sur les côtes provençales, à Port-Cros (grotte de Bagaud) et dans le détroit de Gibraltar (Isla de Tarifa, récoltes de H. Z. en 1998). Cette espèce de grande taille n'est pas particulièrement cavernicole et vit plutôt sous des surplombs, à l'entrée et dans les parties antérieures de grottes, mais jamais dans les zones confinées. A Sagres, *S. cavernicola* a été trouvé dans au moins 5 grottes (Martinhal, Nossa Senhora, Cierges, une grotte en couloir simple en mode battu, une

grotte-auvent courte). Dans la grotte complexe Nossa Senhora, elle a été trouvée à différents endroits, jusqu'au fond de la deuxième salle.

Du point de vue biogéographique, la faune de serpulides et de spirorbes des grottes de Sagres ne présente pas de particularités marquantes. *Hydroides pseudouncinatus*, représentant d'un genre à nombreuses espèces en Méditerranée (dont de récents migrants lessepsiens), avait déjà été récolté au Portugal. La présence de *Serpula cavernicola* s'accorde bien avec sa vaste répartition écologique en Méditerranée, où elle était passée inaperçue à cause de confusion avec *Serpula vermicularis*.

1. 4. - Brachiopodes

Avec seulement 14 espèces (LOGAN, 1979; LOGAN & ZIBROWIUS, 1994; SIMON & WILLENS, 1999; LOGAN & LONG, 2001), la faune des brachiopodes de la Méditerranée est réduite par rapport à celle de l'Atlantique nord-oriental, mais 7 espèces (50% du contingent méditerranéen) sont présentes dans les grottes provençales: *Argyrotheca cistellula* (Searles-Woods), *A. cordata* (Risso), *A. cuneata* (Risso), *Novocrania anomala* (Müller), *Megathiris detruncata* (Gmelin), *Megerlia truncata* (Linnaeus), *Tethyrhynchia mediterranea* Logan.

En explorant les grottes de la région de Sagres, il était donc intéressant de faire attention à ce groupe connu pour ses espèces cavernicoles et cryptiques, parfois de très petite taille. Le présent compte rendu de nos observations et récoltes n'est qu'un aperçu préliminaire et n'aborde pas les problèmes taxonomiques que certains genres pourraient présenter (pour plus de détails voir LOGAN, 2001 ce volume). L'abondance des brachiopodes sur les parois des chambres les plus reculées est un des traits les plus remarquables des grottes de Sagres.

Cinq espèces, dans quatre genres, sont représentées: *Argyrotheca cistellula*, *A. cuncata*, *Megathiris detruncata*, *Megerlia truncata* et *Novocrania anomala*.

Par endroits, les assemblages plurispécifiques de brachiopodes sont denses et faciles à repérer grâce à l'abondance des grandes formes (*Novocrania*, *Megathiris*). Nous les avons trouvés dans divers diverticules (en particulier de Nossa Senhora) et dans des zones obscures de plafonds et de parois de salles plus grandes (Martihal, Nossa Senhora, Cierges, Donzelle), dans un environnement apparemment calme. Toutefois, des assemblages d'une composition semblable étaient également présents dans des habitats exposés à des mouvements d'eau plus intenses (longues grottes en mode battu, en simple couloir ascendant, près de Ponta da Atalaia).

Des individus isolés de *Megerlia truncata* (espèce ne formant apparemment pas de peuplements denses) ont été trouvés dans divers échantillonnages dans trois grottes (Nossa Senhora, Cierges, grotte superficielle en simple couloir près de la «grotte du Cap»). Cette espèce est donc davantage représentée dans les grottes de Sagres que dans celles de la côte provençale où elle n'avait été trouvée que dans la seule grotte du

Figuier, sur des blocs éboulés. Des prospections plus récentes ont montré que *M. truncata* est moins rare dans des grottes aux Baléares (Menorca) et en Adriatique (Croatie). En Méditerranée, *M. detruncata* est fréquent à partir du circalittoral profond. A noter qu'à Sagres nous n'avons pas trouvé *Tethyrhynchia mediterranea*, espèce minuscule de grottes en Méditerranée qui semble caractériser un niveau de confinement avancé.

1. 5. - Bryozoaires

L'inventaire des bryozoaires récoltés dans les grottes de Sagres est encore très partiel et concerne essentiellement les assemblages occupant (i) la chambre supérieure obscure de la grotte de la Donzelle, dont les caractéristiques environnementales sont les plus proches de celles rencontrées dans les grottes obscures méditerranéennes et, (ii) le diverticule obscur gauche de la grotte Nossa Senhora. Toutefois, les observations visuelles, les relevés macrophotographiques et des inventaires préliminaires permettent de dégager quelques traits marquants de cette faune, en particulier concernant la distribution des grands types de formes coloniales.

La particularité la plus évidente est l'absence de grandes formes dressées rigides. Ces grandes espèces érigées, pour la plupart des Chéilostomes Ascophorina, tels que *Myriapora truncata* (Pallas), *Smittina cervicornis* (Pallas), *Adeonella calveti* (Canu & Bassler), et *Reteporella* spp., sont généralement très fréquentes à l'entrée des grottes et cavités de Méditerranée en condition de semi-obscurité. La seule grande espèce calcifiée dressée observée dans la zone explorée était *Pentapora foliacea* (Ellis & Solander), qui formait de grandes colonies hémisphériques (jusqu'à 50 cm de diamètre) sur les roches à l'extérieur des grottes (15-20 m de profondeur). Les formes dressées souples sont mieux représentées, en particulier par le Flustridae *Chartella papyracea* (Ellis & Solander), qui forme des peuplements denses sur les parois verticales des grottes, à faible distance de leur entrée (conditions de semi-obscurité) après le faciès à *Corynactis viridis* et avant celui à *Leptopsammia pruvoti* (cf. éléments de zonation, ci-dessous). D'autres espèces dressées souples de plus petites dimensions, appartenant aux genres *Scrupocellaria* et *Bugula*, ont été trouvées à une plus grande distance de l'entrée, dans les zones à brachiopodes et à *Leptopsammia*. La forme semi-dressée "celleporiforme" est bien représentée par *Celleporina caminata* (Waters). Cette espèce développe dans les grottes de Sagres des colonies en boules qui peuvent atteindre 1 cm de diamètre, et qui forment de agrégats sur les parois obscures au niveau des faciès à *Leptopsammia* et à brachiopodes. En Méditerranée, *C. caminata* développe des colonies généralement ramifiées de petite taille, avec des branches cylindriques de faible diamètre (< 0,5 cm). Les grandes formes encroûtantes paraissent peu fréquentes, même à l'entrée des grottes et dans leurs parties semi-obscurées, contrairement à ce qui est observé dans les mêmes conditions en Méditerranée nord-occidentale (HARMELIN, 1986). Une seule espèce de ce type zoarial, du genre

Schizomavella, semblait avoir une certaine importance physiologique au début de la zone à *Leptopsammia* dans les grottes Martinhal et Nossa Senhora. Les petites formes encroûtantes, généralement de croissance déterminée, semblent surtout fréquentes dans les parties les plus reculées des grottes. Elles abondaient ainsi dans la chambre supérieure obscure de la grotte Donzelle sur les parois rocheuses et sur les parties mortes des colonies du scléactiniaire *Pourtalosmia anthophyllites*. La faune de bryozoaires identifiée dans le matériel récolté dans cette petite chambre obscure comprend 30 espèces, qui se répartissent en 4 Cyclostomata et 26 Cheilostomata dont 5 Anascina, 5 cribrimorphes et 16 Ascophorina. La structure taxonomique de cet assemblage diffère donc sensiblement de celle des assemblages typiques des grottes obscures de Méditerranée nord-occidentale, qui comprennent une proportion nettement plus élevée de cyclostomes et de cribrimorphes et beaucoup moins d'ascophores (HARMELIN, 1986, 1997). Toutefois, parmi ces espèces, on trouve un lot de cavernicoles qui sont régulièrement rencontrés dans les grottes obscures méditerranéennes telles que: *Ellisina gautieri* Fernandez Pulpeiro & Reverter Gil, *Crassimarginatella crassimarginata* (Hincks), *C. maderensis* (Waters), *Haplopoma sciaphilum* Silén & Harmelin, *Escharoides coccinea* (Albidgaard), *Escharina dutertrei* (Audouin), *E. hyndmanni* (Johnston), *E. vulgaris* (Moll). Dans les grottes de Sagres, il est intéressant de remarquer que l'Anascina *C. crassimarginata* présente son morphotype méditerranéen, caractérisé par des aviculaires vicariants dont le rostre est pourvu d'une gouttière distale alors qu'il est arrondi chez le morphotype atlantique. Ce dernier a pourtant été rencontré de part et d'autre du détroit de Gibraltar, à plus grande profondeur (HARMELIN & d'HONDT, 1993). De même, l'Ascophorina crypto-bathyal *Escharina dutertrei* est représenté par sa sous-espèce méditerranéenne *protecta*, qui a été définie par ZABALA *et al.* (1993) comme étant caractérisée par la présence d'une paire de lobes en aile triangulaire de part et d'autre de l'orifice autozooidal. Toutefois, ces lobes sont ici très courts et inconstants sur les zoïdes non ovicellés. Une espèce de cribrimorphe très abondante dans la chambre supérieure de la grotte de la Donzelle est très voisine de *Puellina cassidainsis* (Harmelin), qui est typique des habitats cavernicoles et des roches profondes de Méditerranée. La constance de différences morphologiques, principalement au niveau de la plage sous-orale et de l'ovicelle, déjà observées sur des spécimens des Canaries (HARMELIN, 1984), a justifié la création d'une espèce nouvelle (HARMELIN, 2001). L'absence dans les cryptes obscures des grottes de Sagres d'espèces très typiques de cet habitat en Méditerranée mérite d'être notée. Certaines d'entre elles ne sont connues que du bassin méditerranéen, comme *Setosella cavernicola* Harmelin et *Coronellina fagei* (Gautier), ou sont considérées comme des endémiques méditerranéennes dont l'aire d'extension peut déborder à l'ouest du détroit de Gibraltar, comme *Puellina radiata* (Moll) et *P. pedunculata* Gautier (HARMELIN & d'HONDT, 1993). Toutefois, parmi ces espèces manquantes, on remarque aussi des espèces atlanto-méditerranéennes, comme *Puellina venusta*

Canu & Bassler et *Porella minuta* (Norman). Dans le diverticule obscur gauche de la grotte Nossa Senhora, l'assemblage de bryozoaires associés aux brachiopodes *Novocrania* couvre une large part du substrat mais est très peu diversifié: seulement huit espèces ont été observées, parmi lesquelles deux chélostomes encroûtants unilamellaires, *Puellina setosa* (Waters) et *Chorizopora brongnarti* (Audouin), sont très largement dominants.

1. 6. - Crustacés

Plusieurs crustacés décapodes considérés comme typiques des grottes obscures en Méditerranée (GILI & MACPHERSON, 1987; LEDOYER, 1968; PÉRÈS, 1967) ont été rencontrés dans les parties obscures des grottes de Sagres. Ainsi, la crevette *Stenopus spinosus* Risso, l'anomoure *Galathea strigosa* (Linnaeus), *Herbstia condyliata* (Fabricius), le crabe *Dromia personata* (Linnaeus), la petite cigale de mer *Scyllarus arctus* (Linnaeus) étaient présents dans les diverticules obscurs des grottes de Martinhal et de Nossa Senhora. Un crabe rose très agile, (?) *Euchirograpsus liguricus* Milne Edwards, a été observé dans la partie la plus reculée de la grotte de Nossa Senhora (identification P. NOEL, MNHN, Paris, d'après une macrophoto).

La particularité la plus marquante de la faune carcinologique des grottes de Sagres est la présence de mysidacés en essaims denses dans les portions les plus obscures et abritées de quatre grottes sur les six explorées: Martinhal, Nossa Senhora, Cierges et Donzelle. Deux espèces de mysidacés sont mélangées dans les essaims: *Hemimysis spinifera* Ledoyer et *H. sophiae* Ledoyer (LEDOYER, 1989). La première espèce se caractérise par une très grande taille pour une espèce du genre *Hemimysis* et par des caractères morphologiques chez les mâles qui pourraient être représentatifs d'un nouveau sous-genre (LEDOYER, 1989). Dans la grotte Nossa Senhora (= grotte du Grand Salon; LEDOYER, 1989), *H. spinifera* était dominante: elle représentait 82% de l'échantillon prélevé au coin gauche de la salle postérieure, le reste du prélèvement étant des *H. sophiae*. Cette dernière est très voisine de *H. speluncola* Ledoyer, qui est l'espèce la plus répandue dans les grottes obscures de Méditerranée nord-occidentale (LEDOYER, 1989). Les caractères de *H. sophiae* indiquent qu'elle pourrait être l'espèce atlantique à partir de laquelle *H. speluncola* s'est différenciée en Méditerranée (LEDOYER, 1989). *Hemimysis spinifera* n'est pas connue en Méditerranée et semble être une espèce typiquement atlantique; elle a été retrouvée en 1994 dans la Manche, au Havre, dans un habitat cryptique artificiel (récolte J. P. LAGARDÈRE, identification M. LEDOYER).

1. 7. - Echinodermes

Les observations ne concernent que quelques grandes espèces. L'espèce la plus fréquente était l'ophiure *Ophiocomina nigra* (Abildgaard), parfois rassemblée en grand nombre, en particulier sur le plancher et au pied des parois latérales de la salle antérieure

de la grotte Nossa Senhora, où elle est distribuée jusque dans le fond du diverticule obscur gauche. Une autre ophiure, *Ophiopsila* sp., était présente dans la même grotte. L'astérie *Marthasterias glacialis* (Linnaeus) était relativement fréquente sur les parois dans des conditions de distance à l'entrée et d'éclaircissement (pénombre à obscurité totale) très variées. L'holothurie *Holothuria forskali* Delle Chiaje était présente sur les parois des diverticules obscurs des grottes Martinhal et Nossa Senhora avec des téguments partiellement décolorés. Un crinoïde, *Antedon* sp., était localisé dans les fissures des parois latérales de la grotte Nossa Senhora. Aucun échinide n'a été remarqué dans les grottes.

1. 8. - Poissons

Parmi la douzaine d'espèces de poissons rencontrées dans les grottes de Sagres, quatre espèces sont typiques des habitats cryptiques plus ou moins obscurs: le Gadidae *Phycis phycis* (Linnaeus), le congre *Conger conger* (Artedi), l'Apogonidae *Apogon imberbis* (Linnaeus), et le gobie *Thorogobius ephippiatus* (Lowe). Ces quatre espèces ont été rencontrées dans les diverticules les plus reculés et sous les gros blocs à l'intérieur des grottes. Un poisson plat, *Zeugopterus punctatus* (Bloch), était relativement fréquent dans les failles et dans les portions obscures des grottes de Martinhal, Nossa Senhora et Donzelle. Le Gadidae *Trisopterus luscus* (Linnaeus) était présent en groupe depuis l'extérieur des grottes jusque dans leurs parties obscures (Nossa Senhora, Martinhal). Un spécimen de *Plectorhinchus mediterraneus* (Guichenot) a été observé dans une faille de la grotte des Cierges. Cette espèce peu fréquente est distribuée dans l'Atlantique marocain et en Méditerranée, le long des côtes du Maghreb (FISHER *et al.*, 1987) et dans le sud de l'Espagne (Almuñecar: observ. J.-G. HARMELIN). Deux serrans, *Serranus cabrilla* (Linnaeus) et *S. atricauda* Günther, étaient présents à l'entrée des grottes, ainsi que le Pomacentridae *Chromis chromis* (Linnaeus).

2. - Eléments de zonation

Les dimensions généralement vastes des grottes étudiées et leur topographie parfois complexe offrent un large éventail de conditions d'environnement entre l'entrée et les parties les plus reculées. Toutefois, la circulation active des masses d'eau tend à uniformiser dans de nombreux cas la distribution spatiale des éléments les plus marquants de la physionomie des peuplements des parois. Une zonation à cinq niveaux peut cependant être définie à partir des observations faites dans les grottes Martinhal, Nossa Senhora, Cierges et Donzelle (Fig. 2).

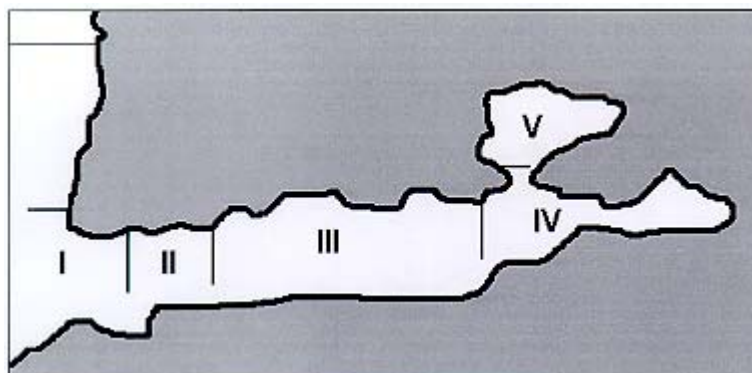


Fig. 2 - Zonation des peuplements des grottes de Sagres comportant 5 ensembles marqués par la dominance physiologique de quelques espèces. Zone I: faciès à *Corynactis viridis* (cnidaire) et à *Phorbas fictitius* et *P. tenacior* (spongiaires); zone II: faciès à *Spongionella pulchella* (spongiaire), à *Chartella papyracea* (bryzoaire Flustridae) et à alcyonaires; zone III: zone à *Hymedesmia diversicolor* (spongiaire), à *Leptopsammia pruvoti* (cnidaire), à *Celleporina caminata* (bryzoaire), et à brachiopodes; zone IV: zone à Tetractinellida (spongiaires), à *Puellina setosa* (bryzoaires), à brachiopodes et à *Hemimysis spinifera* et *H. sophiae* (mysidacés); zone V: zone à *Puellina saldanhai* n. sp. (bryzoaire) et à Tetractinellida.

La première zone, limitée à l'entrée des cavités, est caractérisée par un faciès à *Corynactis viridis* dans lequel on retrouve les démosponges *Anchinoe fictitius* et *A. tenacior*. Une seconde zone, relativement peu étendue, peut se définir à partir de la fréquence du bryzoaire *Chartella papyracea*, de la démosponge *Spongionella pulchella* et des alcyonaires. La troisième zone occupe la plus grande partie des grottes en conditions de lumière très atténuée. Elle est marquée par l'abondance du scléractiniaire *Leptopsammia pruvoti*, du bryzoaire *Celleporina caminata*, de brachiopodes et de la démosponge bleue *Hymedesmia versicolor*. Les peuplements des zones 2 & 3 correspondent à la biocénose des grottes semi-obscurées. La quatrième zone a été définie à partir des peuplements des diverticules obscurs présentant un confinement modéré (e.g. dans la grotte Nossa Senhora). Ces peuplements se caractérisent par une abondance particulière en mysidacés, en *Puellina setosa* (bryzoaire), par une fréquence encore grande en brachiopodes et en Tetractinellida, tels que *Isops intuta*, *Dercitus bucklandi* et *Pachastrissa pathologica*. La cinquième zone concerne la petite chambre obscure supérieure de la grotte de la Donzelle, qui présente des conditions plus marquées de confinement que les autres parties obscures des grottes visitées. Cette zone est caractérisée par la présence d'un riche peuplement de bryzoaires cryptiques comprenant *Puellina* n. sp., et des trois tétractinellides déjà

distribuées dans la zone 4. Des scyphozoaires (*Stephanoscyphistoma*) peuvent être fréquents dans cette zone et les mysidacés y sont encore abondants. Les peuplements des zones 4 et 5 correspondent à la biocénose des grottes obscures

DISCUSSION

La caractéristique majeure de ces grottes est liée à la circulation des masses d'eau provoquée par la conjonction de la marée et de l'exposition à la houle du large et qui, dans la plupart des cas, semble se manifester jusque dans les parties les plus éloignées de l'entrée.

De ce fait, bien que l'éclairement au niveau des parois diminue très vite en fonction de la distance à l'entrée, les peuplements correspondant à la biocénose des grottes semi-obscures (GSO) s'étendent profondément à l'intérieur de ces grottes. La circulation de la masse d'eau permet à la fois aux larves d'atteindre des zones plus éloignées de l'entrée et aussi fournit les apports de nourriture nécessaires au maintien de ces peuplements, considérés comme ayant des exigences trophiques plus grandes que ceux typiques des zones obscures confinées (HARMELIN *et al.*, 1985; FICHEZ, 1991).

La conséquence de cette circulation est une réduction des zones confinées, et une absence quasi totale de l'envasement si caractéristique des planchers des grottes, sauf sur certains replats protégés. Le même phénomène est observé dans les tunnels obscurs en Méditerranée (HARMELIN, 1969). La richesse spécifique pour tous les groupes paraît, en première approximation, plus faible que celle des grottes méditerranéennes.

Dans les assemblages correspondant à la biocénose GSO, ce qui est le plus notable est l'absence de certains éléments physionomiquement marquants, comme (i) *Corallium rubrum*, qui est un des éléments les plus caractéristiques des grottes semi-obscures méditerranéennes (LABOREL & VACELET, 1961) et qui est pourtant présent dans cette zone géographique (ZIBROWIUS *et al.*, 1984), (ii) les grands bryozoaires dressés calcifiés, tels que *Myriapora truncatum* et *Smittina cervicornis*, et (iii) les grands spongiaires *Agelas oroides* et *Aplysina cavernicola*.

Dans les assemblages des parties obscures, il faut aussi souligner l'absence remarquable de plusieurs espèces de bryozoaires et d'éponges caractéristiques des peuplements des faciès obscurs des grottes de la côte provençale, en particulier l'éponge calcaire à squelette hypercalcifiée *Petrobiona massiliana* Vacelet & Lévi, et l'éponge Tetractinellida (lithistide) *Discodermia polydiscus* Bocage (POULIQUEN, 1971). A ce niveau des grottes, on note le remplacement des mysidacés *Hemimysis speluncola*, *H. lamornae* et *H. margalefi* par *H. spinifera* et *H. sophiae* (LEDOYER, 1989). Une différence de structure taxonomique est observée dans les assemblages des bryozoaires des zones obscures, qui peut être liée aux différences d'ordre trophique: dans la crypte

obscur de la grotte de la Donzelle, il y a une prédominance des ascophores (groupe le plus récent et dynamique des bryozoaires) alors que ceux-ci tendent à disparaître dans les parties les plus confinées des grottes méditerranéennes (HARMELIN, 1997), déficientes en apports trophiques (FICHEZ, 1991). L'abondance des brachiopodes sur les parois des chambres obscures évoque ce qui a été observé par JACKSON *et al.* (1971) dans des grottes de Jamaïque.

En conclusion, malgré des différences physiques et faunistiques, les grands traits de la bionomie de grottes tels qu'ils ont été définis dans les grottes méditerranéennes, c'est-à-dire la succession de deux biocénoses GSO et GO, se retrouvent dans ces grottes atlantiques (HARMELIN *et al.* 1985).

Malgré quelques absences remarquables signalées ci-dessus, on retrouve les principaux descripteurs des peuplements cavernicoles, au moins au niveau de la famille ou de l'ordre, quand ce ne sont pas les mêmes espèces.

La proximité relative de la Méditerranée alliée aux similitudes d'habitat a sans doute favorisé la présence de formes auparavant considérées comme endémiques méditerranéennes strictes telles les spongiaires *Pachastrissa pathologica* (Schmidt) et *Axinella vacoleti* Pansini. Inversement, c'est peut-être la fragmentation accentuée de cet habitat qui a eu pour effet l'existence d'espèces vicariantes très proches de leurs homologues méditerranéens telles les spongiaires *Aplysina* n. sp. (Boury-Esnault, *in prep.*) et *Aplysina cavernicola*, les bryozoaires *Puellina* n. sp. (HARMELIN, 2001) et *Puellina cassidainis*, et les mysidacés *Hemimysis sophiae* et *Hemimysis spelunca*.

Les parties obscures présentent certaines des originalités faunistiques des grottes méditerranéennes comme les essaims de mysidacés dans les parties les plus reculées, et la tétractinellide *Pachastrissa*. Mais, surtout, cette structuration horizontale reflète la répartition verticale des espèces présentes dans cette zone du golfe-ibéro-marocain (SALDANHA, 1995; BOURY-ESNAULT *et al.*, 1994) avec, vers l'entrée des grottes, des peuplements correspondant à la zone infralittorale, puis, plus loin, les peuplements correspondant à la zone circalittorale superficielle (peuplement à Axinellida par exemple) et, enfin, dans la zone la plus confinée, des peuplements correspondant à la zone circalittorale profonde et au bathyal (peuplement à Tetractinellida avec en particulier *Pachastrissa pathologica* et *Isops intuta*).

BIBLIOGRAPHIE

ALTUNA, A.:

1984. *Polycyathus muelleræ* (Abel, 1959) (Scleractinia: Cnidaria) en la costa Vasca, con ampliación de su distribución geográfica. Lurralde, Donostia, **1984**: 145-149.

ALTUNA PRADOS, A.:

- 1994a. *Estudio faunístico, ecológico y biogeográfico de los cnidarios bentónicos de la costa Vasca. Pamplona*. Tesis doctoral, Universidad de Navarra, 698 p.
1994b. El orden Scleractinia (Cnidaria, Anthozoa) en la costa Vasca; consideraciones generales y especies litorales. Kobie, Bilbao, (Ser. ciencias naturales), **22**: 67-82.

BIANCHI, C. N.:

1981. Policheti Serpuloidei. Guide per il riconoscimento delle specie animali delle acque lagunari e costiere italiane. **5**: 187 p., 66 fig. Consiglio Nazionale delle Ricerche (Genova), AQ/1/96.

BOROJEVIC, R.:

1967. Importance de l'étude de la répartition écologique pour la taxonomie des éponges calcaires. *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, **15**: 116-119.

BOURY-ESNAULT, N., M. PANSINI & M. J. URIZ:

1994. Spongiaires bathyaux de la mer d'Alboran et du golfe ibéro-marocain. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, **160**: 1-174.

CARBALLO, J. J. L.:

1994. *Taxonomía, zoogeografía y autoecología de los Poríferos del Estrecho de Gibraltar*. Tesis Doctor en Biología. Universidad de Sevilla: Facultad de Biología, Departamento de Fisiología y Biología Animal.

CINELLI, F., E. FRESI, L. MAZZELLA, M. PANSINI, R. PRONZATO & A. SVOBODA:

1977. Distribution of benthic phyto- and zoocoenoses along a light gradient in a superficial marine cave. In: *Biology of Benthic Organisms. 11th European Symposium on Marine Biology, Galway, October 1976* (eds.: B. F. Keegan, P. O. Ceidigh et P. J. S. Boaden), pp. 173-183. Pergamon Press, Oxford.

FASSARI, G. & E. MÓLLICA:

1991. Una nuova specie di Serpulidae (Annelida Polychaeta) di grotta. *Animalia*, Catania, **18**: 261-267.

FICHEZ, R.:

1991. Suspended particulate organic matter in a Mediterranean submarine cave. *Marine Biology*, **108**: 167-174.

FISHER, W., M. L. BAUCHOT & M. SCHNEIDER:

1987. *Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. (Révision 1). Méditerranée et Mer Noire. Zone de pêche 37. Volume II. Vertébrés.* FAO, Rome. 761-1530 pp.

GILI, J. M. & E. MACPHERSON:

1987. Crustáceos Decápodos capturados en cuevas submarinas del litoral Balear. *Investigación Pesquera*, **51** (Supl. 1): 285-291.

HARMELIN, J.-G.:

1969. Bryozoaires des grottes sous-marines obscures de la région marseillaise. *Téthys*, **1**: 793-806.
1984. Bryozoaires des peuplements sciaphiles de Méditerranée: révision de *Cribrilina setosa* Waters, 1899, et description de deux nouvelles espèces de *Cribrilaria* (Bryozoa Cheilostomata). *Zoologica Scripta*, **13** (2): 81-88.
1986. Patterns in the distribution of bryozoans in the Mediterranean marine caves. *Stygologia*, **2** (1-2): 10-25.
1997. Diversity of bryozoans in a Mediterranean sublittoral cave with bathyal-like conditions: role of dispersal processes and local factors. *Marine Ecology Progress Series*, **153**: 139-152.
2001. *Puellina saldanhai* n. sp., a new cribrimorph cheilostome (Bryozoa: Gymnolaemata) from dark cave environment of southern Portugal. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, Supl. n.º **6**: 39-52.

HARMELIN, J.-G. & J.-L. d'HONDT:

1993. Transfers of bryozoan species between the Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea via the Strait of Gibraltar. *Oceanologica Acta*, **16** (1): 63-72.

HARMELIN, J.-G., J. VACELET & P. VASSEUR:

1985. Les grottes sous-marines obscures: un milieu extrême et un remarquable biotope refuge. *Téthys*, **11** (3-4): 214-229.

JACKSON, J. B. C., T. F. GOREAU & W. D. HARTMAN:

1971. Recent brachiopod-coralline sponge communities and their paleoecological significance. *Science*, **173**: 623-625.

LABOREL, J.:

1960. Contribution à l'étude directe des peuplements sciaphiles sur substrat rocheux en Méditerranée. *Recueil des travaux de la Station Marine d'Endoume*, **33**: 117-173.

LABOREL, J., & J. VACELET:

1959. Les grottes sous-marines obscures en Méditerranée. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **248**: 2619-2626.
1961. Répartition bionomique du *Corallium rubrum* LMCK dans les grottes sous-marines. *Commission internationale pour l'exploration scientifique de la Mer Méditerranée, Rapports et Procès-verbaux*, **16** (2): 464-469.

LEDOYER, M.:

1968. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome (Région de Marseille, principalement). IV - Synthèse de l'étude écologique. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, **44** (60): 125-295.
1989. Les Mysidacés (Crustacea) des grottes sous-marines obscures de Méditerranée nord-occidentale et du proche Atlantique -Portugal et Madère). *Marine Nature*, **2** (1): 39-62.

LOGAN, A.:

1979. The Recent Brachiopoda of the Mediterranean Sea. *Bulletin de l'Institut océanographique*, Monaco, **72** (1434): 112 p., 10 pl., 22 fig.
2001. Recent cave-dwelling brachiopods from western and southern Portugal and Madeira. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, Supl. n.º **6**: 67-76.

LOGAN, A. & H. ZIBROWIUS:

1994. A new genus and species of rhynchonellid (Brachiopoda, Recent) from submarine caves in the Mediterranean Sea. *P. S. Z. N. I.: Marine Ecology*, **15** (1): 77-88.

LOGAN, A. & S. LONG:

2001. Shell characteristics and geographical distribution of *Neocrania* species in the northeastern Atlantic and Mediterranean Sea. *Proceedings of the Millenium Brachiopod Congress, 10-14 July, 2000, London, U. K.*

LÓPEZ-GONZÁLEZ, P.:

1993. *Taxonomía y zoogeografía de los anthozoos del Estrecho de Gibraltar y areas proximas*. Sevilla: Tesis doctoral, Universidad de Sevilla, 568 p., 62 pl.

PÉRÈS, J. M.:

1967. The Mediterranean benthos. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, **5**: 449-533.

POULIQUEN, L.:

1971. Les spongiaires des grottes sous marines de la région de Marseille: écologie et systématique. *Téthys*, **3** (4): 717-758.

SALDANHA, L.:

1995. *Fauna submarina atlântica. Portugal continental, Açores, Madeira*. Mem Martins: Publicações Europa-América Lda.

SIMON, E. & G. WILLEMS:

1999. *Gwynia capsula* (Jeffreys, 1859) and other recent brachiopods from submarine caves in Croatia. *Bulletin de l'Institute royal des sciences naturelles de Belgique. Biologie*, **69**: 15-21.

VACELET, J., N. BOURY-ESNAULT & J.-G. HARMELIN:

1994. Hexactinellid cave, a unique deep-sea habitat in the scuba zone. *Deep-Sea Research*, **41** (7): 965-973.

ZABALA, M., T. RIERA, J. M. GILI, M. BARANGE, A. LOBO & J. PEÑUELAS:

1989. Water flow, trophic depletion, and benthic macrofauna impoverishment in a submarine cave from the western Mediterranean. *P. S. Z. N. I.: Marine Ecology*, **10** (3): 271-287.

ZIBROWIUS, H.

1976. Les Scléactiniaires des grottes sous-marines en Méditerranée et dans l'Atlantique nord-oriental (Portugal, Madère, Canaries, Açores). *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, **40**: 516-545.
1980. Les scléactiniaires de la Méditerranée et de l'Atlantique nord-oriental. *Mémoires de l'Institut océanographique*, Monaco, **11**: 1-284, 107 pl.
- 1983a. Scléactiniaires récoltés par R. Ph. Dollfus sur la côte atlantique du Maroc (campagnes du «Vanneau» 1923-1926). *Bulletin de l'Institut scientifique*, Rabat, **5** (1981): 1-12.
- 1983b. Nouvelles données sur la distribution de quelques scléactiniaires «méditerranéens» à l'Est et à l'Ouest du détroit de Gibraltar. *Commission internationale pour l'exploration scientifique de la Mer Méditerranée, Rapports et Procès-verbaux*, **28** (3): 307-309.
1995. The «southern» *Astroides calycularis* in the Pleistocene of the northern

Mediterranean - an indicator of climatic changes (Cnidaria, Scleractinia). *Geobios*, **28** (1): 9-16.

ZIBROWIUS, H. & L. SALDANHA:

1976. Scléactiniaires récoltés en plongée au Portugal et dans les archipels de Madère et des Açores. *Boletim da Sociedade Portuguesa de Ciências Naturais*, **16**: 91-114.

ZIBROWIUS H., V. MONTEIRO MARQUES & M. GRASSHOFF:

1984. La répartition du *Corallium rubrum* dans l'Atlantique. *Téthys*, **11** (2): 163-170.

ADDENDUM

Une douzième espèce, *Dendrophyllia ramea* (LINNAEUS, 1758) est à ajouter à l'inventaire des scléactiniaires trouvées à Sagres dans les grottes sous-marines. Une colonie vivante, à polypes épanouis, a été photographiée par J.-G. HARMELIN (avril 2001) à 14 m de profondeur dans une grotte annexe au tunnel. Solidement fixée sur une marche du plancher par une base étalée et environ 20 cm de haut, elle consiste d'un tronc massif et de courtes branches sur lesquelles les calices sont arrangés en deux rangées opposées. Les polypes épanouis, et en particulier leur tentacules, sont d'un jaune plus pâle que le jaune orangé des tissus revêtant le tronc et les branches. Par comparaison, des spécimens de *Leptopsammia pruvoti* visibles en arrière-fond, paraissent davantage jaune que le jaune orangé de *D. ramea*. Ceci n'est pas la première observation de *D. ramea* dans les grottes de Sagres. L. SALDANHA y avait déjà prélevé une branche de cette espèce, d'environ 10 cm de long, vers 8 m de profondeur. L'échantillon en question, montré à H. ZIBROWIUS (avril 1977) a été perdu lors de l'incendie du Museu Bocage (18.3.1978). *D. ramea* a sa limite plus au nord sur la côte du Portugal.

***PUELLINA SALDANHAI* N. SP., A NEW CRIBRIMORPH
CHEILOSTOME (BRYOZOA: GYMNOLAEMATA) FROM DARK
CAVE ENVIRONMENT OF SOUTHERN PORTUGAL**

By J.-G. HARMELIN ¹

With 9 figures and 1 table

ABSTRACT. A new species of cribrimorph bryozoan, *Puellina saldanhai* n.sp., is described from material collected in dark recesses of a submarine cave of Sagres area (southern Portugal). It is closely related to *P. cassidainsis* Harmelin, which occupies similar cave habitat in the Mediterranean, and with which Canarian specimens of *Puellina saldanhai* have been formerly mistaken. Differences between these species concern mainly the structure of the suboral bar and that of the ovicell.

RESUMO. Uma nova espécie de briozoário cribrimorfo, *Puellina saldanhai* n. sp. é descrita a partir do material colhido nos recantos escuros de uma gruta submarina em Sagres (Portugal). Esta espécie tem afinidades com *P. cassidainsis* Harmelin, que ocupa um habitat semelhante no Mar Mediterrâneo e com a qual, espécimes agora identificadas como *P. saldanhai* oriundos das Ilhas Canárias, haviam sido confundidos. As principais diferenças entre as duas espécies dizem respeito às estruturas da barra sub-oral e do ovicelo.

¹ Centre d'Océanologie de Marseille, UMR CNRS 6540: DIMAR, Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie de Lions, F-13007 Marseille, France. E-mail: jharmel@com.univ-mrs.fr

INTRODUCTION

The biogeography of the Atlanto-Mediterranean region is particularly interesting considering the complex geologic history of this area. The major geologic and climatic changes that have occurred since the closing of the Indian Ocean (20 MY) have considerably affected the exchanges between the Atlantic and Mediterranean basins, and were responsible of successive phases of faunal transfers with periods of isolation, extinction, and renewal (PÉRÈS, 1985). The present-day hydrology through the Straits of Gibraltar and in adjacent areas is marked (since 18,000 years; VERGNAUD-GRAZZINI *et al.*, 1989) by an upper Atlantic inflow and a deep Mediterranean outflow. This pattern has shaped the recent Atlantic-Mediterranean faunal exchanges, favouring the transfer of propagules available in the Atlantic upper layers (< 200 m depth) towards the Mediterranean.

The bryozoan fauna of the Atlanto-Mediterranean region comprises a majority of species common to both the north east Atlantic and the Mediterranean basin (GAUTIER, 1962; HARMELIN, 1992; HAYWARD, 1974; LÓPEZ de la CUADRA & GARCÍA-GÓMEZ, 1994; ZABALA, 1986), species with wider geographic distribution (including some alleged cosmopolitan species), and a large number of Mediterranean endemics. However, many species classified within these categories need a thorough re-evaluation of their status. Several species with an Atlanto-Mediterranean distribution display distinct Atlantic and Mediterranean morphotypes, as revealed by detailed morphological studies. These more or less pronounced but constant differences address the question of their significance as systematic criteria: are they only indicative of present-day environmental control on local populations (*e. g.* due to differences in hydrology or trophic resources), or phenetic signatures of profound genetic divergence between Atlantic and Mediterranean allopatric populations? For some of these species, characterization of distinct morphotypes has not led to any systematic decision (*e. g.* *Crassimarginatella crassimarginata*: HARMELIN & d'HONDT, 1993, Figs. 7-8; *Puellina cassidainsis*: HARMELIN & ARISTEGUI, 1988, Fig. 10 G-H). In other species (*e. g.* *Puellina setiformis*, *P. pseudoradiata*: HARMELIN & ARISTEGUI, 1988; *Escharina dutertrei*: ZABALA *et al.*, 1993), the Atlantic and Mediterranean morphotypes have been classified in different subspecies.

Shallow-water submarine caves are particularly valuable as reference habitat for between-region faunal comparisons, specially because their dark and quiet environment shows a noted worldwide homogeneity (HARMELIN *et al.*, 1985). This habitat appears to be specially favourable to some bryozoan genera, which generally show a second distribution peak on the upper slope (“crypto-bathyal” species, HARMELIN, 1986). The cribrimorph genus *Puellina* Jullien, 1886 is most typical of this distribution pattern (HARMELIN, 1986): around 70% of the 14 *Puellina* species recorded in the regional pool (0-500 m depth) from Provence (French Mediterranean)

inhabit nearshore dark caves. Life in dark caves and/or on deep-water hard substrates implies fragmented spatial distribution and higher probability for allopatric speciation. Thus, better knowledge of the Atlantic cave biota should bring stimulating comparisons with their Mediterranean counterparts. The area of Sagres (southern Portugal) is a key region for investigating these relationships because of its geographical location (western approaches of the Straits of Gibraltar) and the frequency of submarine caves along its rocky shore.

A survey of the communities of eight caves of Sagres area was performed in October 1986 within the frame of the Portuguese-French cooperation programme for scientific research in oceanography (BOURY-ESNAULT *et al.*, 2001).

During this survey, an abundant collection of cave bryozoans was made, including a *Puellina* species formerly ascribed to *P. cassidainsis* (HARMELIN, 1984). Morphological analyses of this material and comparisons with *P. cassidainsis* from Mediterranean localities confirmed the occurrence of phenetic differences already stressed on Canarian specimens (ARISTEGUI, 1984; HARMELIN, 1984). A species status, *P. saldanhai* n. sp., was thus attributed to these Atlantic specimens.

MATERIAL AND METHODS

Studied site

A large population of *P. saldanhai* was sampled by SCUBA diving in a dark room of Donzelle Cave, one of the eight caves of Sagres area that have been explored during the 1986 survey. This cave contrasted with the other caves of this area by its quieter environment in terms of water movements due to its topography which determined more cryptic conditions. This cave comprised a main chamber whose entrance was located at 15-18 m depth under a vast overhang at the bottom of a cliff, and an upper small room (3-5 m depth) communicating with the former through a short and narrow corridor. This upper room presented walls darkened by ferro-manganese oxides, which are typical of totally dark cave and deep-sea environments (HARMELIN *et al.*, 1985). The sessile fauna of this dark room (BOURY-ESNAULT *et al.*, 2001) was characterized by the abundance in *Isops intuata* (Porifera; identification by N. BOURY-ESNAULT), brachiopods, Scyphozoa, and *Pourtalosmilia anthophyllites* (Ellis & Solander, 1786), a colonial scleractinian (identification by H. ZIBROWIUS). The rocky substrata of this room and the skeletons of *P. anthophyllites* were encrusted by a rich bryozoan assemblage (> 30 species) including numerous colonies of *P. saldanhai* n. sp.

Study methods

Cleaned (sodium hypochlorite) and uncleaned colonies of *P. saldanhai* were examined with a stereomicroscope and a Hitachi S-570 SEM after gold coating. Measurements (Fig. 1) and counts (costae, oral spines) were carried out on at least 6

colonies under the stereomicroscope at high magnification using a micrometric eyepiece according to the procedure used by BISHOP & HOUSEHAM (1987) and HARMELIN & ARISTEGUI (1988). For the autozooidal dimensions (L1, L2), 10 measurements were made per colony. Means were calculated from pooled data. The colonial structure, i.e. the proportions in non-ovicellate autozooids, ovicellate autozooids, avicularia, and kenozooids occurring in each colony, was assessed from counts made on several (5-10 per colony), small (around 2 mm²) colony portions using either the SEM or the stereomicroscope. Twelve colonies of *P. saldanhai* were considered for this assessment.

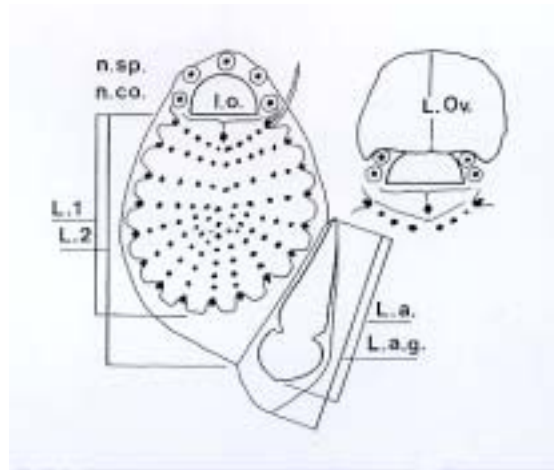


Fig. 1 - Measurements taken into account. Abbreviations; L1: length of frontal shield of autozooid; L2: length of frontal shield + proximal gymnocyst; l. o.: width of non-ovicellate orifice; n. co.: number of costae; L. Ov.: length of ovicell; L. a.: length of avicularium without proximal gymnocyst; L. a. g.: length of avicularium with proximal gymnocyst. From HARMELIN & ARISTEGUI (1988).

RESULTS

Puellina saldanhai n.sp.

- Type specimens. Holotype: Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (LBIMM.BRY 20209).

Paratypes: Museu Municipal do Funchal (MMF 30421); Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (LBIMM.BRY 20210).

- Type-locality: Donzelle Cave, 3-5 m depth, Sagres, Southern Portugal.

- *Derivatio nominis*: This species is dedicated to late Professor LUIZ SALDANHA, University of Lisboa and Guia Marine Laboratory, who was the coordinator of the survey of the submarine cave communities of Sagres area in 1986.

Synonymy

Cribrilaria setosa: HARMELIN, 1978; p. 189.

Cribrilaria cassidainsis: ARISTEGUI, 1984; p. 220, Figs. 47b, 48b, 50a; Pl. 10, Figs. 1-2.

Cribrilaria cassidainsis: HARMELIN, 1984; p. 86 (*pars*), Fig. 13.

Puellina cassidainsis: HARMELIN & ARISTEGUI, 1988, Fig. 10G.

? *Cribrilaria radiata*: COOK, 1985, Pl. 9, Fig. E (= BMNH 1972.3.3.1).

Description

Colony encrusting, unilaminar, of moderate size (commonly less than 100 zooids), often with ribbon-like shape. Autozooids generally longer than broad. Gymnocyte narrow laterally, of moderate width proximally (Fig. 2). Frontal shield (pericyte) of autozooid sub-oval, well calcified, flat or slightly convex, with 10-16 costae (usually 12-14). Costae smooth, with basal portion rounded and slightly prominent, bearing a small pelmatidium often occluded by calcification, sometimes forming an irregular thickening at the center of the shield (Fig. 5). First (distal) pair of costae generally more prominent and thicker than the other costae (Fig. 2). Intercostal pores small to very small, except for those of the distal row (i. e. just below the apertural bar), reniform, with one (occasionally two) median denticle on the inner side, often occluded by calcification (Fig. 4).

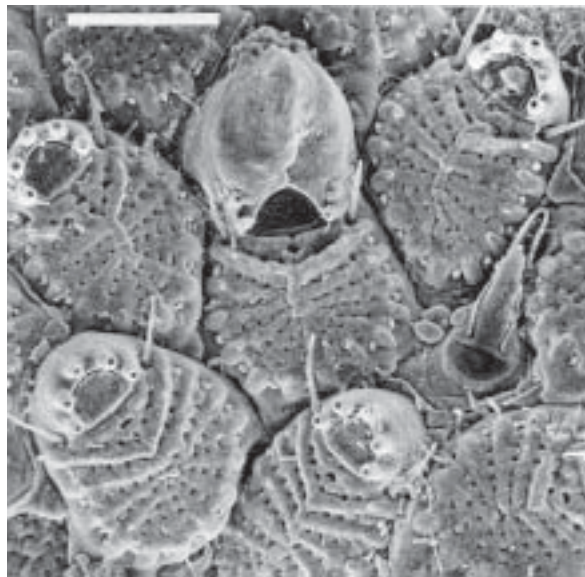


Fig. 2 - *P. saldanhai* n. sp., portion of uncleaned colony with 5 autozooids including one ovicellate (ovicell of type B) zooid, and one avicularium. Donzelle Cave, Sagres. Scale bar: 200 μ m.

Distal setoid papillae robust and long (length = $1/2$ to $2/3$ x L1; Fig. 1). Orifice of non-ovicellate autozoid D-shaped, wider than long (width = 1.25 - 1.38 x length); orifice of ovicellate autozoid broader than the former (Fig. 2). Oral spines 5 in non-ovicellate autozoid (Figs. 2, 4), 4 in ovicellate zoid (Figs. 2, 7), with thick, conical, basal portion, apparently without apophysis above the joint. Apertural bar triangular, of variable height, with two low distal tubercles bearing a peltatidium, a well open median sub-oral lacuna with a small proximal denticle, located centrally on the bar or on its proximal half (Fig. 4). Ovicells relatively infrequent (Fig. 3), of type A (majority) and type B (around 40%; Figs. 7, 9; see below), both co-occurring in fertile colonies; ovicell length not significantly different from width (LOV / wOV = 0.97 ± 0.11 ; n = 21), with a median rounded crest often flanked by 2-4 radiating lateral crests or knobs. Avicularia moderately variable in size, shape, and location; with gymnocyst generally well developed laterally and proximally, often grouped at the lateral border of colony (Figs. 2, 5); rostrum pointed, with sides slightly convex at mid-height or straight, with beak often curved downwards; old avicularia with proximal uncalcified area occluded by a minute costate shield (Fig. 5). Kenozooids with radiate costate shield, not rare (cf. below).

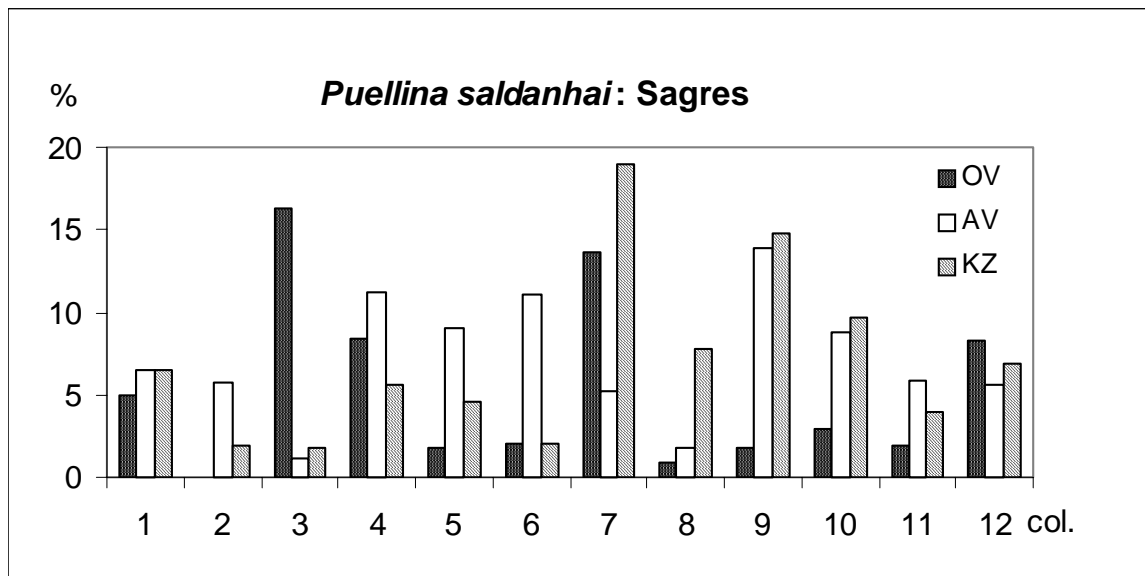
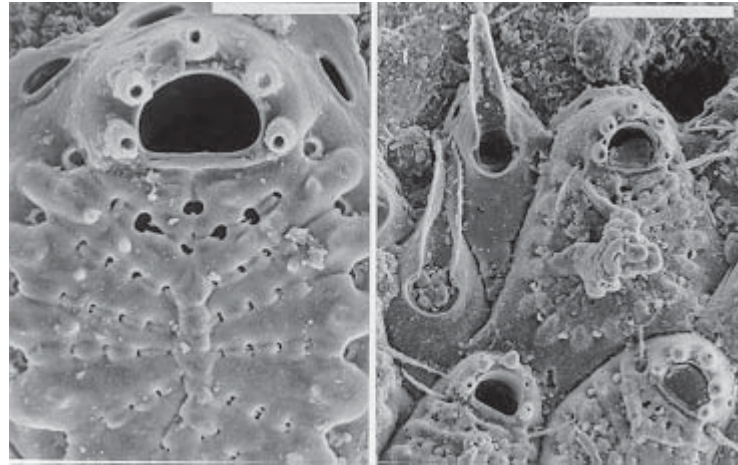


Fig. 3 - Proportions in ovicellate zooids (OV), avicularia (AV), and kenozooids (KZ) relative to the whole number of zooids (non-ovicellate autozooids not plotted) in 12 colonies of *Puellina saldanhai* n. sp. collected in Donzelle Cave, Sagres (southern Portugal).



P. saldanhai n. sp. from Donzelle Cave, Sagres. Fig. 4 (left) - Distal portion of a marginal autozoid showing the distal pore-chambers, the orifice and apertural zone, and the intercostal lacunae. Scale bar: 200 μ m. Fig. 5 (right) - Lateral border of a colony with 2 avicularia (the lower is regenerated and an autozoid bearing an irregularly bulging frontal shield due to extra-growth of some costae. Scale bar: 200 μ m.

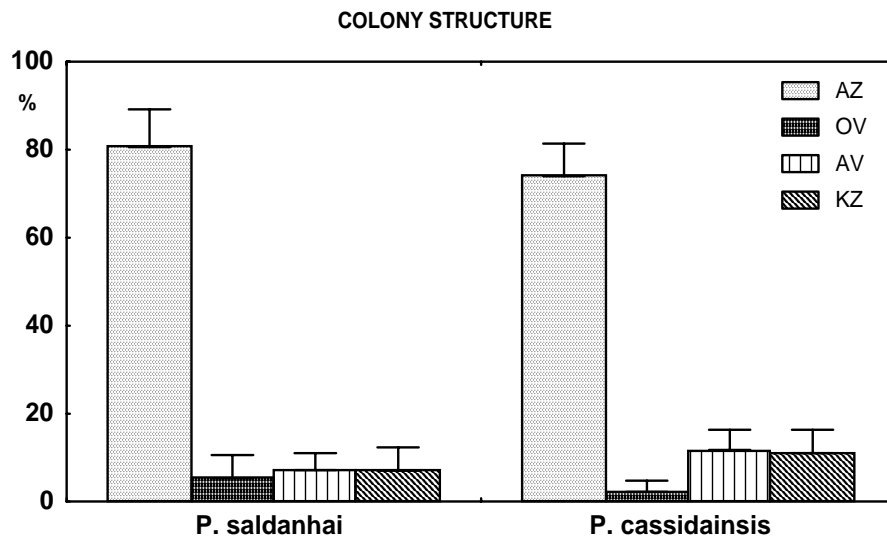


Fig. 6 - Colony structure of *Puellina saldanhai* and *P. cassidainis*: mean proportions in non-ovicellate zooids (AZ), ovicellate zooids (OV), avicularia (AV), and kenozooids (KZ) from samples (*P. s.*: 12 colonies, 1220 zooids; *P. c.*: 10 colonies, 952 zooids) collected in type-localities (*P. s.*: Donzelle Cave, Sagres; *P. c.*: Trémies Cave, Cassis).



Ovicellate autozooids. Fig. 7 (left) - *Puellina saldanhai* n. sp. (Donzelle Cave, Sagres), with ovicell of type B (associated to a distal kenozooid) and orifice bearing 4 spines. Scale bar: 100 μ m. Figure 8 (right) - *Puellina cassidainsis* (3PP Cave, La Ciotat, French Mediterranean), with ovicell of type A (associated to a distal autozooid) and orifice bearing 2 spines. Scale bar: 100 μ m.

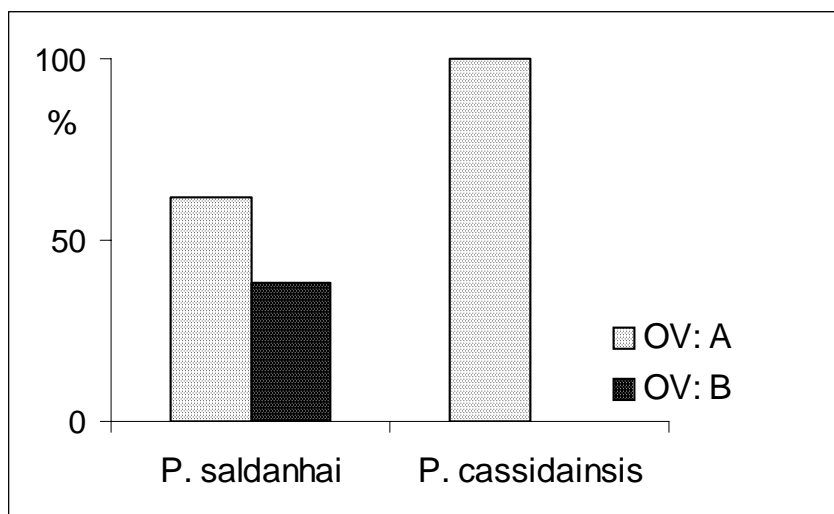


Fig. 9 - Proportions in ovicells of category A (associated to distal autozooid) and category B (associated to distal kenozooid) in *Puellina saldanhai* (110 ovicells; 20 colonies from type-locality) and *P. cassidainsis* (110 colonies; 32 colonies from type-locality and 8 other localities).

Variability of characters and comparison with *P. cassidainsis*

The general morphological features of *P. saldanhai* and *P. cassidainsis* are very similar: no major differences were noticed between the shapes of frontal shields, costae, lacunae, ovicells, avicularia of these two species (for *P. cassidainsis*, see HARMELIN, 1984: Figs. 9-13). Colonies of *P. saldanhai* from Sagres cave frequently present irregularly developed costae, which can form an irregular bump in the center of the frontal shield (Fig. 5). This feature may be specific of this local population, as it has not been observed in Canarian specimens.

Two dimensions of *P. saldanhai* and *P. cassidainsis*, the length of the costulate shield (L1) and the avicularium length (LAV), were statistically compared with the same sampling design (six colonies per species and ten measurements per colony for L1; 28 avicularia per species). For both species, colonies came from their type-locality (*P. s.*: Sagres cave; *P. c.*: Trémies Cave, Cassis, French Mediterranean). There were no significant between-species differences in both measurements (1-way ANOVAs on $\sin x$ transformed data; L1: $F = 0.534$; d. f. = 1.118; $p = 0.47$; LAV: $F = 0.023$; d. f. = 1.54; $p = 0.88$). Higher values of the coefficient of variation (CV = 11.4% vs. 8.9% for L1; 13.7% vs. 9.0% for LAV) suggest that variability of both dimensions is greater in *P. saldanhai* than in *P. cassidainsis*. The relative size of the proximal gymnocyst of autozooids is smaller in *P. saldanhai* than in *P. cassidainsis* as attested by the ratio L1/L2 significantly higher in the former (Table 1).

TABLE 1 - Morphometric and meristic characters of *P. saldanhai* and *P. cassidainsis* from similar sampling designs. Abbreviations according to figure 1; n. sp. AZ: number of oral spines on non-ovicellate autozooids; n. sp. Ov.: number of oral spines on ovicellate autozooids. Dimensions in μm . Mean \pm standard deviation (number of measurements).

Measurements	<i>P. saldanhai</i>	<i>P. cassidainsis</i>
L1	240.8 \pm 19.9 (60)	236.4 \pm 22.1 (39)
L2	285.4 \pm 27.0 (60)	300.7 \pm 34.7 (37)
L1 / L2	0.85 \pm 0.04 (60)	0.78 \pm 0.06 (37)
l. o.	68.1 \pm 2.1 (30)	68.3 \pm 4.3 (39)
L. a.	243.6 \pm 33.4 (28)	250.0 \pm 28.3 (28)
L. a. g.	335.4 \pm 43.2 (28)	363.4 \pm 36.5 (28)
L. Ov.	191.0 \pm 19.1 (21)	229.7 \pm 10.4 (16)
n. sp. AZ.	5	5
n. sp. Ov.	4	2
n. co.	13.0 \pm 0.6	11.9 \pm 1.0

However, besides these between-species similarities, several characters appear to show constant differences between *P. saldanhai* and *P. cassidainsis*.

The occurrence of a relatively large lacuna on the median suture of the apertural bar is a constant feature in *P. saldanhai* (Fig. 4), while in *P. cassidainsis*, the apertural bar is typically devoid of median lacuna (Fig. 8). A single exception to this diagnostic trait was found on a deep-water colony (Cassidaigne Canyon, Marseilles region, 300 m depth), which otherwise displayed other characters typical of *P. cassidainsis* (ovicellated orifice with two spines, no ovicell of type B).

The potentialities in developing different ovicell types differ strikingly in the two species, and may be indicative of phyletic relationships. Three subgenera of *Puellina* were distinguished by BISHOP & HOUSEHAM (1987) partly from differences in ovicell types. *Puellina* species classified in subgenus *Cribrilaria* typically have ovicells of category A, which are “produced during the budding of an autozoid distal to the maternal autozoid, and (are) a proximal component of the distal autozoid” (BISHOP & HOUSEHAM, 1987). In subgenus *Glabilaria*, ovicells are of category B, i. e. associated to a distal kenozooid with a costate frontal shield, while ovicells of type C, which are budded prior to distal zooids, characterize the subgenus *Puellina*. However, as noticed by HARMELIN & ARISTEGUI (1988), intermediate features can occur in some species, indicating that these subdivisions correspond more to nodes in a continuum of morphological variability rather than to clearly distinct categories within the genus *Puellina*. Examination of ovicell types showed that *Puellina saldanhai* is one of those species with mixed characters and therefore differs clearly from *P. cassidainsis*. In a sample of 110 ovicells from 20 colonies of *P. saldanhai* from Donzelle Cave, 61.8% of ovicells were of category A and 38.2% of category B (Figs. 7, 9). In *P. cassidainsis*, ovicells of category A (Figs. 8-9) occurred without exception in a sample of same size (110 ovicells from 32 colonies collected in Marseilles’ area in 5 shallow-water dark caves and 4 deep-water sites ranging from 120 to 300 m depth).

Puellina cassidainsis has been first described (HARMELIN, 1984) as having either two oral spines on ovicellate (maternal) autozooids (material from north-western Mediterranean; Fig. 8), or four spines (material from Canary Islands referred here to *P. saldanhai*) as in most species referred to subgenus *Cribrilaria*. In ovicellate Mediterranean specimens of *P. cassidainsis*, the two spines may be occasionally provided with a small, blunt, proximal apophysis (HARMELIN, 1984: Fig. 10), which may be interpreted as remnant of the missing second pair. In *Puellina saldanhai*, ovicellate zooids bear without exception four oral spines (Figs. 2, 7).

Specimens from Canary Islands ascribed to *P. cassidainsis* by ARISTEGUI (1984); HARMELIN (1984) and HARMELIN & ARISTEGUI (1988) show typical characters of *P. saldanhai*: apertural bar with a median lacuna, ovicellated orifices with four oral spines, and ovicells frequently associated to a distal costate kenozooid

(see ARISTEGUI, 1984: Pl. 10, Fig. 1). The Ghanean specimen illustrated by COOK (1985, Pl. 9E) as *Cribrilaria radiata* (a Mediterranean endemic; HARMELIN, 1992) might belong to *P. saldanhai* considering the avicularium and apertural bar features. The diagnostic characters of *P. cassidainsis* evidenced from specimens collected in the north-western Mediterranean, i. e. apertural bar without median lacuna, ovicell of only type A, ovicellated orifice with two spines, were also observed in specimens from Algeria (Annaba, Cap de Fer, 85-130 m depth; R. V. "Ichthys", 1983; HARMELIN, unpublished data), i. e. from a locality washed by the superficial Atlantic waters circulating in the Mediterranean (GUIBOUT, 1987). This may indicate that the phenotype of *P. cassidainsis* is stable enough to be not modified when the Mediterranean hydrological features are modified by the Atlantic flow.

Analysis of colony structure in terms of proportions in different zooid types (Fig. 6) indicates significant differences between *P. saldanhai* and *P. cassidainsis* (2 x 4 contingency table; $\chi^2 = 52.02$; d. f. = 3; $p < 0.001$). The proportion in autozooids is higher in the former ($80.5 \pm 8.6\%$ vs. $74.0 \pm 7.4\%$) while inter-colony variability of this proportion is relatively low in both species (CV = 11 vs. 10%). Avicularia and kenozooids occur in similar proportions (Fig. 6), which are lower in *P. saldanhai* (around 7% vs. 11% in *P. c.*); however, in every case, the inter-colony variability is high (CV ranging from 38.5 % for the avicularia of *P. saldanhai* to 75.1% for the kenozooids of *P. cassidainsis*). In both species, the relative frequency of ovicells is highly variable among colonies (CV = 100-110%; Fig. 3). Consequently, the higher mean proportion in ovicellate zooids observed in *P. saldanhai* (5.3 vs. 2.2%) is not significantly different from that in *P. cassidainsis*.

Remarks about other cribrimorphs coexisting with *P. saldanhai* in Sagres' caves

The cribrimorph fauna dwelling in the caves of Sagres area appears to be noticeably less diverse than the one from north-western Mediterranean caves. Four other cribrimorph species were found in a preliminary census: *Puellina setosa* (WATERS, 1899), *P. hincksi* (FRIEDL, 1917), *Collarina* sp., and *Membraniporella nitida* (JOHNSTON, 1838). *Puellina setosa* was the dominant species of a paucispecific bryozoan assemblage (8 species) from a dark recess of another cave of the same area (Nossa Senhora Cave), which was seemingly submitted to more active water circulation than the room sheltering the population of *P. saldanhai* (BOURY-ESNAULT *et al.*, 2001). Thus, *Puellina* species particularly frequent in Mediterranean caves, such as *P. radiata* (Moll, 1803) and *P. pedunculata* (Gautier, 1956), were not observed despite the occurrence of those "crypto-bathyal" Mediterranean endemics on the western side of the Strait of Gibraltar (Harmelin & d'Hondt, 1993).

ACKNOWLEDGEMENTS

I am grateful to all members of the Portuguese-French team who assisted me during dives in Sagres caves. I am particularly indebted to late Professor LUIZ SALDANHA, with whom so much exciting projects were shared during a long friendly collaboration.

BIBLIOGRAPHY

ARISTEGUI, J.:

1984. *Briozoos Quilostomados (Ectoprocta, Cheilostomata de Canarias: Estudio sistematico, faunistico y biogeografico)*. Tesis Doctoral, Facultad de Biología, Universidad de La Laguna, Las Palmas, pp. iii + 524, 31 Pls.

BISHOP, J. D. D. & B. C. HOUSEHAM:

1987. *Puellina* (Bryozoa; Cheilostomata; Cribrilinidae) from British and adjacent waters. *Bulletin of the British Museum (Natural History). Zoological Series*, **53** (1): 1-63.

BOURY-ESNAULT, N., J.-G. HARMELIN, M. LEDOYER, L. SALDANHA & H.

ZIBROWIUS:

2001. Peuplement benthique des grottes sous-marines de Sagres (Portugal, Atlantique nord-oriental). *Boletim do Museu Municipal do Funchal*. Supl. n.º 6: 15-38.

COOK, P. L.:

1985. Bryozoa from Ghana. A preliminary survey. Koninklijk Museum voor Midden-Afrika, Tervuren, Belgie. *Zoologische Wetenschappen, Ann.*, **238**: 1-315.

GAUTIER, Y. V.:

1962. Recherches écologiques sur les Bryozoaires Chilostomes en Méditerranée occidentale. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, **38** (24): 1-434.

GUIBOUT, P.:

1987. *Atlas hydrologique de la Méditerranée*. Ifremer & Shom, Paris, 150 pp.

HARMELIN, J.-G.:

1978. Sur quelques cribrimorphes (Bryozoa, Cheilostomata) de l'Atlantique oriental.

2001 Harmelin, *Puellina saldanhai* n. sp. from dark cave environment of southern Portugal 51

Téthys, **8**: 173-192.

1984. Bryozoaires des peuplements sciaphiles de Méditerranée : révision de *Cribrilina setosa* Waters, 1899, et description de deux nouvelles espèces de *Cribrilaria* (Bryozoa Cheilostomata). *Zoologica Scripta*, **13** (2): 81-88.
1986. Patterns in the distribution of bryozoans in the Mediterranean marine caves. *Stygologia*, **2** (1-2): 10-25.
1992. Facteurs historiques et environnementaux de la biodiversité de la Méditerranée: L'exemple des bryozoaires. *Revue de Paléobiologie*, **11** (2): 503-511.

HARMELIN, J.-G. & J. ARISTEGUI:

1988. New Cribrilinidae (Bryozoa, Cheilostomata) from the upper bathyal of the Atlanto-Mediterranean region. *Journal of Natural History*, **22**: 507-535.

HARMELIN, J.-G. & J. L. d'HONDT:

1993. Transfers of bryozoan species between the Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea via the Strait of Gibraltar. *Oceanologica Acta*, **16** (1): 63-72.

HARMELIN, J.-G., J. VACELET & P. VASSEUR:

1985. Les grottes sous-marines obscures: un milieu extrême et un remarquable biotope refuge. *Téthys*, **11** (3-4): 214-229.

HAYWARD, P. J.:

1974. Studies on the cheilostome bryozoan fauna of the Aegean island of Chios. *Journal of Natural History*, **8**: 369-402.

LÓPEZ de la CUADRA, C. M. & J. C. GARCÍA-GÓMEZ:

1994. Zoogeographical study of the Cheilostomatida from the Straits of Gibraltar. In: *Biology and Palaeobiology of Bryozoans* (eds.: P. J. Hayward, J. S. Ryland & P. D. Taylor), pp. 107-112. Olsen & Olsen, Fredensborg.

PÉRÈS, J. M.:

1985. History of the Mediterranean biota and the colonization of the depths. In: *Key Environments. Western Mediterranean* (ed.: R. Margalef), pp. 198-232. Pergamon Press, Oxford, U. K.

VERGNAUD-GRAZZINI, C., M. CARAP, J. C. FAUGÈRES, E. GONTHIER, C. PUJOL & J. F. SALIÈGE:

1989. Mediterranean outflow through the Strait of Gibraltar since 18 000 years B. P. *Oceanologica Acta*, **12** (4): 305-324.

ZABALA i LIMOUSIN, M.:

1986. Fauna dels Briozous dels Països Catalans. *Institut d'Estudis Catalans. Arxius de la Secció de Ciències*, Barcelona, **84**: 1-834.

ZABALA, M., P. MALUQUER & J.-G. HARMELIN:

1993. Epibiotic bryozoans on deep-water scleractinian corals from the Catalonia slope (western Mediterranean, Spain, France). *Scientia Marina*, **57** (1): 65-78.

**COLOCONGRIDAE (PISCES: ANGUILLIFORMES) DE
NOUVELLE-CALÉDONIE (PACIFIQUE SUD-OUEST).
DESCRIPTION DE *COLOCONGER SALDANHAI* SP. N.**

Par JEAN-CLAUDE QUÉRO ¹

Avec 4 figures

RÉSUMÉ. Parmi les Anguilliformes récoltés de 1985 à 1986 au cours des campagnes Musorstom dans la zone économique de la Nouvelle-Calédonie, 12 exemplaires appartiennent à la famille des Colocongridae, signalée pour la première fois dans cette région: 8 *Coloconger scholesi* Chan, 1967, qui, en fonction de la taille, présentent de fortes variations morphologiques; les 4 autres, caractérisés principalement par la présence de crocs prémaxillaires, un tégument résistant et des pores non visibles à l'oeil nu, leur pigmentation n'étant pas sensiblement différente de celle du corps, ont été décrits comme une espèce nouvelle: *Coloconger saldanhai* sp. n.

ABSTRACT. The present study includes the specimens collected in 1985 and 1986 during the oceanographic cruise Musorstom in the New-Caledonian waters. Among the Anguilliform fishes, 12 specimens are Colocongridae, a new recorded family for the area: 8 specimens are *Coloconger scholesi* Chan, 1967 with big ranges of variation of morphometric proportions according to the length, the 4 other specimens, characterised by some premaxillary fangs, a stout tegument and the pores of same coloration as the surrounding tegument, are described as a new species *Coloconger saldanhai* n. sp.

RESUMO. Colocongridae (PISCES: ANGUILLIFORMES) da Nova Caledónia (Pacífico sudoeste). Descrição de *Coloconger saldanhai* n. sp. O presente estudo inclui os espécimes colhidos em 1985 e 1986 no decurso da missão oceanográfica Musorstom na água da Nova Caledónia. Dos peixes Anguilliformes

¹ IFREMER, Station de La Rochelle - L' Houmeau, Ichtyologie, Place du Séminaire, Boîte Postale n.º 7, 17137 L' Houmeau, France. E-mail: mythomas@ifremer.fr

capturados, 12 espécimes pertencem à família Colocongridae, a qual é assim assinalada pela primeira vez, para a área. Oito espécimes pertencem à espécie *Coloconger scholesi* Chan, 1967, os quais apresentavam grandes variações morfológicas com o tamanho. Os 4 restantes, caracterizados principalmente por terem presas premaxilares, um tegumento resistente e poros da mesma coloração do que a do tegumento e não visíveis à vista desarmada, são aqui descritos com nova espécie, *Coloconger saldanhai* n. sp.

INTRODUCTION

Dans les collections de poissons Anguilliformes récoltés au cours des campagnes Musorstom d'exploration de la faune bathyale effectuées de 1984 à 1989 dans la zone économique de la Nouvelle-Calédonie (RICHER DE FORGES, 1990), nous avons trouvé 12 spécimens de la famille des Colocongridae. Parmi eux, 8 exemplaires ont été attribués à *Coloconger scholesi* Chan, 1967; les 4 autres, présentant des différences importantes avec les espèces connues de cette famille, à une espèce nouvelle *Coloconger saldanhai* sp. n.

MÉTHODES

Les mensurations ont été réalisées au balustre selon les indications fournies par SALDANHA & MERRETT (1982). Les vertèbres et les rayons des nageoires ont été dénombrés sur des radiographies.

Les abréviations utilisées sont les suivantes: MNHN: Muséum national d'Histoire naturelle de Paris; cc: chalut à crevettes; cp: chalut à perche; dw: drague wren; st: station; ex.: exemplaire; A: anale; D: dorsale; f. branch.: fente branchiale; haut.: hauteur; interoc.: interoculaire (espace); LT: longueur totale; mâch. inf.: mâchoire inférieure; mâch. sup.: mâchoire supérieure; mus.: museau; pect.: pectorale; postoc.: postoculaire (distance); préA: avant l'anale; pré an: longueur préanale de l'extrémité du museau à l'origine de l'anale; pré D: avant l'origine de la dorsale; prédors.: longueur prédorsale de l'extrémité du museau à l'origine de la dorsale; T: longueur de la tête.

Coloconger scholesi Chan, 1967 (Fig. 1)

MATÉRIEL EXAMINÉ

MNHN 1995-385: 1 ex.: 400 mm LT, Musorstom 5 N. O. «Coriolis» st.: cp. 324 (14.10.1986), 21° 15, 01'S, 157° 51' 33E, 970 m; MNHN 1995-394: 2 ex.: 209 et 244 mm LT, Musorstom 5, N. O. «Coriolis», st.: cc 367 (19.10.1986), 19° 36, 80'S,

158° 53, 20'E, 855-830 m; MNHN 1995-406: 1 ex. 398 mm LT, Musorstom 5, N. O. «Coriolis», st.: cc. 390 (22.10.1986), 21° 00, 90'S, 160° 50, 30'E, 745-825 m; MNHN 1995-408: 1 ex.: 445 mm LT, Musorstom 5, N. O. «Coriolis» cc. 384 (21.10.1986) 19° 42, 40'S, 158° 50, 80'E, 772-756 m; MNHN 1995-409: 2 ex.: 290 et 395 mm LT, Biocal, N. O. «Jean Charcot» cp. 31 (29.08.1985) 23° 07, 26' - 23° 08, 70'S, 166° 50, 45' - 166° 51, 55'E, 850 m; MNHN, 1995-411: 1 ex.: 524 mm LT, Musorstom 5, N. O. «Coriolis», st.: dw. 337 (15.10.1986), 19° 53, 80'S, 158° 38, 00'E, 412-430 m.

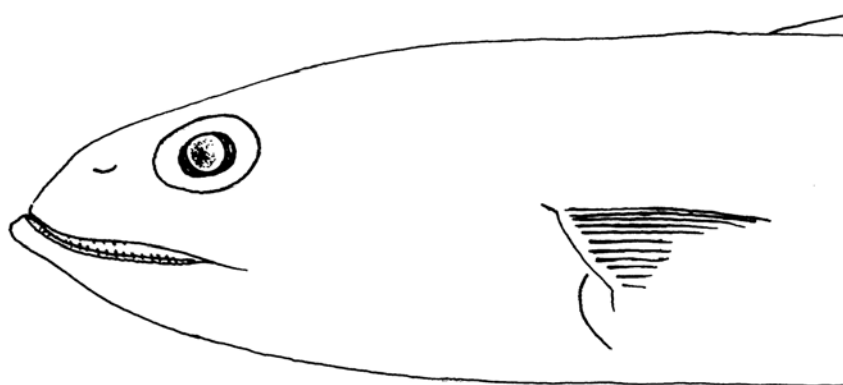


Fig. 1 - Tête de *Coloconger scholesi* de 209 mm LT.

DIAGNOSE

Coloconger à tégument fragile avec des pores bien visibles, fortement pigmentés de sombre, à hauteur du corps comprise 7,1 à 9,1 fois dans LT, à museau plus long que le diamètre de l'oeil, à distance postoculaire nettement plus grande que la moitié de la tête, à commissure buccale au niveau du bord postérieur de l'oeil, avec 1 seule rangée de dents prémaxillaires et sans crocs prémaxillaires; avec 72 à 77 pores avant l'anus et 76 à 88 vertèbres abdominales.

DESCRIPTION

Caractères morphométriques.- En pourcentage de la longueur préanale: tête: 26,8-32,7; prédors.: 30,3-37,1; haut. à la pect.: 16,4-21,8; tronc: 64,1-70,9. En pourcentage de la longueur totale: tête: 17,3-20,2; prédors.: 19,6-23,0; préan.: 61,7-66,2; tronc: 39,7-45,2. En pourcentage de la longueur de la tête: prédors.: 104,7-125,0, haut. à la pect.: 54,3-81,1, haut. à l'anus: 42,00-60,9; mus.: 16,8-25,6; mâch. sup.: 31,7-39,1; mâch. inf.: 32,1-40,4; oeil: 14,8-24,6; interoc.: 19,2-26,1; postoc.: 55,8-67,3; f. branch.: 14,8-19,7; pect.: 44,5-50,7.

Caractères méristiques (5 ex.)- Vertèbres: Préd: 14-18; préA: 83-88; total: 144-157; rayons aux pectorales: 19-23; Rayons: D, avant l'anus (n = 4): 89-98. Pores de la ligne latérale avant les pectorales: 5-7; avant l'anus (3 ex.): 72-76. Pores céphaliques supratemporaux: 3 (5: 1 ex.).

REMARQUES

Les exemplaires à pores visibles du fait de leur coloration plus foncée que le reste du corps, sont morphologiquement séparables en trois groupes, l'un comprenant les exemplaires de 209 (Fig. 1) et 244 mm LT (MNHN 1995-394) caractérisés par une mandibule nettement saillante et recourbée antérieurement vers le haut, une fente branchiale très petite comprise 2 à 3 fois dans l'oeil, une hauteur du corps au niveau des pectorales inférieure à la distance postoculaire et une largeur interoculaire égale ou plus petite que l'oeil et plus petite que le museau. Un second groupe de 5 exemplaires de 290 à 445 mm LT (MNHN 1995-385, 1995-406, 1995-408 et 1995-409) présentant les caractères de *C. scholesi* indiqués dans les descriptions antérieures (CHAN, 1967; KARRER, 1982): des mâchoires, subégales, une fente branchiale de dimension voisine du diamètre oculaire, une hauteur de corps au niveau des pectorales généralement supérieure à la distance postoculaire, et une largeur interoculaire plus grande que le diamètre de l'oeil et de dimension voisine de celle du museau; un troisième groupe ne comportant qu'un seul exemplaire de 524 mm LT (MNHN 1995-411) présentant une très grande distance postoculaire 1.5 fois comprise dans la longueur totale de la tête, une largeur interoculaire nettement supérieure, non seulement au diamètre de l'oeil, mais également au museau et 5 pores supratemporaux, en outre un museau légèrement plus grand que l'oeil, une mâchoire inférieure légèrement saillante, des fentes branchiales sensiblement égales au diamètre de l'oeil.

Les poissons de ces trois groupes présentent tous une seule rangée de dents sur le prémaxillaire et des caractères méristiques (nombre de vertèbres prédorsales et préanales, de pores sur la ligne latérale avant les pectorales et avant l'anus) se situant dans les intervalles de variations de *C. scholesi*. Chez ces 8 exemplaires, la commissure buccale se trouve située au niveau du bord postérieur de l'oeil comme l'indique KARRER (1982) et non pas de la pupille comme le signale SMITH (1989). En outre, la distance dorso-pectorale (prédorsale moins la tête) en pourcentage de la longueur de la pectorale présente de grandes variations: 9,5% chez un exemplaire, de 29 à 52% chez les 5 autres. Le plus grand spécimen possède 5 pores supratemporaux au lieu de 3 généralement présents chez *C. scholesi*. Toutefois, KARRER (1982) a, à deux reprises, observé 5 pores chez cette espèce. Malgré les fortes différences morphologiques observées chez les poissons de nos 3 groupes, nous pensons qu'ils appartiennent tous à la même espèce. Cette dernière subirait des modifications importantes au cours de sa croissance; la mandibule, de saillante à recourbée antérieurement chez le jeune, tendrait à avoir la

même taille que la mâchoire supérieure et à être horizontale chez l'adulte; l'espace interoculaire, les fentes branchiales, la hauteur du corps de petites dimensions chez les juvéniles deviennent proportionnellement plus grands avec l'âge.

DISTRIBUTION

Les 8 *C. scholesi* des eaux néocalédoniennes ont été capturés entre 412 et 970 m de profondeur. L'espèce est connue dans l'océan Indien occidental de l'Afrique du sud à la Tanzanie (KARRER, 1982; CASTLE, 1986), de la Mer de Chine méridionale (CHAN, 1967) et du nord-est et sud-est de l'Australie (PAXTON *et al.*, 1989). L'espèce est nouvelle pour la faune néocalédonienne.

Coloconger saldanhai sp. n. (Figs. 2-4)

MATÉRIEL EXAMINÉ

Holotype: MNHN 1995-402: 283 mm LT, Musorstom 4, N. O. «Vauban», st.: cc.202 (20.09.1985) 18° 58, 00'S, 163° 10, 50'E, 580 m; Paratypes: MNHN 1998-597: 3 ex.: 272, 276 et 292 mm LT, Musorstom 4, N. O. «Vauban», st.: cc. 202 (20.09.1985) 18° 58, 00'S, 163° 10, 50'E, 580 m.

DIAGNOSE

Coloconger avec: les pores à pigmentation pas plus foncée que le reste du corps; des yeux de grande taille compris 3,4 à 3,6 fois dans la longueur de la tête; une distance postoculaire un peu inférieure à la moitié de la tête, 2 à 2,3 fois la longueur de la tête; 2 ou 3 pores supratemporaux; un museau un peu plus petit que le diamètre de l'oeil; les mâchoires sensiblement égales; la commissure buccale au niveau du bord postérieur de la pupille; une distance interoculaire plus petite (parfois égale) au diamètre horizontal de l'oeil et égale ou un peu plus grande que le museau; une fente branchiale plus petite que le diamètre de l'oeil (1,4 à 1,7 fois dans l'oeil); à dents antérieures du prémaxillaire agrandies, pointues et recourbées.

DESCRIPTION

Caractères morphométriques (holotype/paratypes).- En pourcentage de la longueur préanale: tête: 27,6/27,2-30,0; prédors.: 33,5/34,5-35,8; haut. à la pect.: 17,6/16,5-17,3; tronc: 69,4/67,1-71,0. En pourcentage de la longueur totale: tête: 16,6/16,2-17,5; prédors.: 20,1/20,2-21,3; préan.: 60,1/58,2-60,9; tronc: 41,7/39,0-42,7. En pourcentage de la longueur de la tête: prédors.: 121,3/115,7-131,8; haut. à la pect.:

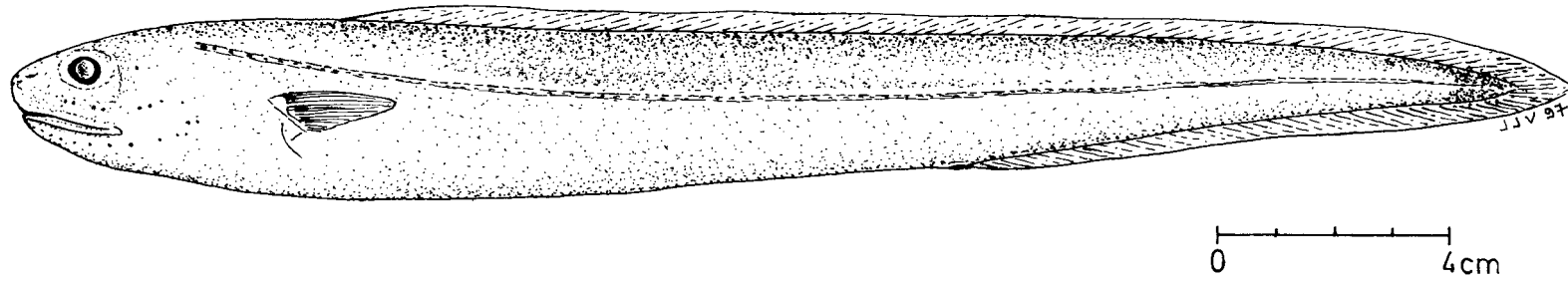


Fig. 2 - *Coloconger saldanhai* sp. n.

63,8/54,9-63,6; haut. à l'anus: 46,8/48,9-54,5; mus.: 23,4/21,3-27,3; mâch. sup.: 38,3/38,3-40,9; mâch. inf.: 38,3/38,3-40,9; oeil: 27,7/27,4/29,8; interoc.: 25,5/21,3-29,5; postoc.: 48,9/43,2-49,0; f. branch.: 19,1/17,0-18,2; pect.: 40,4/43,1-47,7.

Caractères méristiques (holotype/paratypes).- Vertèbres: pré D: 16/14-16; pré A: 76/77-79; total: 147/148-149. Rayons: D, avant l'anus 103/99-102, total (n = 2): 217-227; A (2): 122-126; Pect.: 23/21-23. Pores de la ligne latérale, avant les pectorales: 3/4; avant l'anus: 72(1). Pores céphaliques: supratemporaux 2/3(1); supraorbitaires: 6; postorbitaires: 2; infraorbitaires: 8; préoperculomandibulaires: 12.

Corps anguilliforme (Fig. 2), tête et tronc sensiblement de même hauteur, queue courte (environ 2,5 à 2,6 fois dans la longueur totale), élevée et fortement comprimée. Tronc 2,2 à 2,6 fois plus long que la tête, anus juste en avant de l'anale.

Tête massive (Fig. 3). Oeil grand, arrondi, en vue latérale, situé dans la partie dorsale, son bord postérieur dorsal à peu près au milieu de la tête; espace interoculaire large et aplati, un peu plus étroit ou égal au diamètre de l'oeil.

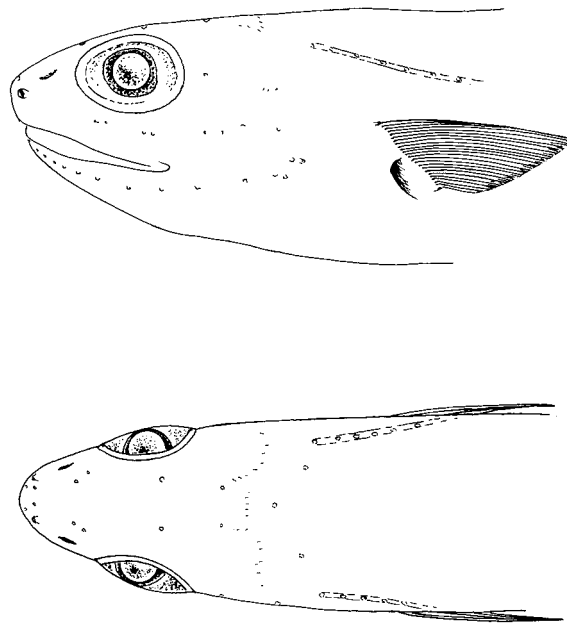


Fig. 3 - Tête de *Coloconger saldanhai* sp. n.

Museau plus court que le diamètre de l'oeil, fortement arrondi, peu proéminent. Fente buccale, presque horizontale, la mâchoire étant légèrement recourbée dorsalement vers l'avant, la commissure au niveau de la pupille, lèvre faiblement développée recouvrant latéralement les dents. Présence d'un pli peu marqué à la mâchoire inférieure.

Narines de dimensions comparables, l'antérieure, au niveau de la moitié

inférieure de l'oeil, en tube court dirigé postéroventralement à orifice échancré vers le haut et vers le bas; narine postérieure sensiblement au milieu du museau et à la même hauteur que le centre de la pupille, en pore cerné d'un rebord pourvu en avant d'une large valve.

Dents petites (Fig. 4), 2 rangées écartées sur le prémaxillaire, une antérieure avec de 5 à 7 (ex. de 292 mm LT) crocs recourbés, fragiles, une postérieure avec de 5 à 8 dents. Sur le maxillaire, une rangée antérieure, puis 2 rangées postérieures de dents tranchantes de taille décroissante vers l'arrière; vomer sans dents; sur le mandibulaire, 2 rangées de dents aplaties à tranchantes, certaines à pointe aiguë inclinée vers l'arrière, les externes de plus grande taille que les internes.

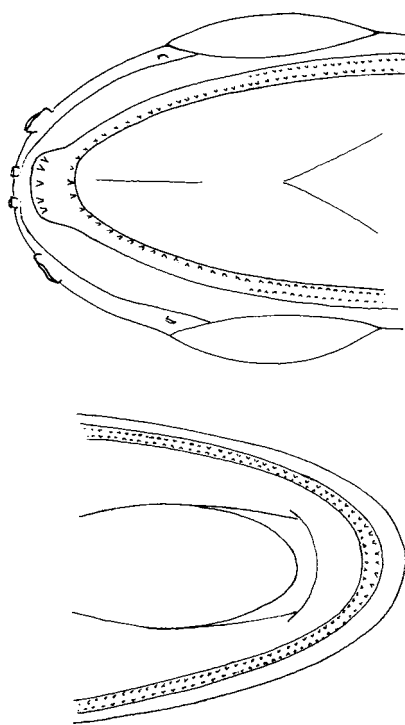


Fig. 4 - Disposition des dents chez *Coloconger saldanhai* sp. n.

Langue spatulée, arrondie, charnue. Fente branchiale oblique en croissant, plus petite que l'oeil, à bord supérieur en avant du milieu de la base de la pectorale; isthme interbranchial égal à 1,4 à 2,2 fois la hauteur de la fente branchiale.

Pores céphaliques à l'extrémité de tubes généralement très courts, plus grands sur la partie postérieure de la tête. Pores peu ou pas pigmentés de sombre. 6 supraorbitaires, 2 postorbitaires, 8 infraorbitaires, 12 préoperculomandibulaires et 2 supratemporaux.

Dorsale avec 217 à 227 rayons, son origine au-dessus de la moitié postérieure de la pectorale et de la 14^{ème} à la 16^{ème} vertèbre; anale avec 122 à 126 rayons, son origine immédiatement en arrière de l'orifice urogénital, au niveau de la 76^{ème} à la 79^{ème} vertèbres. Dorsale et anale réunies à la caudale lancéolée.

Pectorales avec 21 à 23 rayons, larges et aiguës, insérées obliquement au-dessous du milieu du flanc, à une distance de la ligne latérale équivalente à sa propre largeur. Peau nue.

Ligne latérale s'étendant du milieu de l'espace postoculaire jusqu'à environ l'origine de la caudale, oblique de la tête jusqu'au niveau de l'anus, puis au milieu du flanc jusqu'à la caudale. Des pores tubulaires, parfois dédoublés au bord ventral, aplatis postérieurement 3 à 4 avant les pectorales, 72 sur un exemplaire avant l'anus. Des appendices filiformes colorés de noir sur la tête et par endroits sur la ligne latérale.

Corps beige plus foncé sur la région dorsale; ligne sombre en dessous de la dorsale, bord supérieur de l'orbite foncé; nageoires impaires claires, tache foncée sur la base de la caudale près de la ligne latérale peu pigmentée. Cavités buccale et branchiale claires.

DISTRIBUTION

C. saldanhai n'est connu que des eaux néocalédoniennes, à 580 m de profondeur.

DISCUSSION

La famille des Colocongridae, séparée de celle des Congridae depuis les travaux de MATSUBARA (1955), d'ASANO (1962), de BLACHE & BAUCHOT (1976) et de CASTLE (1984), ne comportant qu'un genre *Coloconger* Alcock, 1889, représenté par 5 espèces proches (SMITH, 1989): *C. meadi* Kanazawa, 1957 de l'Atlantique occidental, *C. cadenati* Kanazawa, 1961 de l'Atlantique oriental, *C. raniceps* Alcock, 1889 et *C. scholesi* Chan, 1967 de l'océan Indien et du Pacifique ouest et *C. japonicus* Machida In: OKAMURA & KITAJIMA, 1984 du Pacifique ouest. Cette étude révèle l'existence d'une 6^{ème} espèce pour la famille, d'une quatrième pour l'Indo-Pacifique. Ce nouveau poisson avec sa queue nettement plus courte que le reste du corps, l'absence de dents sur le vomer, le développement des pores de la ligne latérale appartient aux Colocongridae mais il diffère nettement des autres: n'étant pas pigmentés de sombre, les pores ne sont pas nettement visibles à l'oeil comme chez *C. scholesi* par exemple; le tégument est adhérent et ne se déchire pas aisément comme chez les autres *Coloconger*; les dents antérieures du prémaxillaire beaucoup plus développées que les autres dents de la mâchoire forment des crocs non présents chez les autres représentants de la famille. Toutes ces différences amènent à penser qu'il peut s'agir d'un genre

nouveau, problème que voulait résoudre LUIZ SALDANHA après étude ostéologique de la tête d'un exemplaire.

Nous présentons ci-après une clé permettant de séparer les Colocongridae de l'Indo-Pacifique:

Clé des Colocongridae Indo-Pacifique

- 1a Des crocs prémaxillaires; tégument adhérent, peu déchirable; pores non pigmentés de sombre, peu visibles à l'œil nu; ligne latérale claire; commissure buccale au niveau du bord postérieur de la pupille; [origine de la dorsale sous la 14ème à la 16ème vertèbre; 72 pores de la ligne latérale avant l'anus D: 217-227; A: 122-126]. Nouvelle-Calédonie.....*Coloconger saldanhai* sp. n
- 1b Pas de crocs prémaxillaires; tégument fragile, aisément déchirable, pores pigmentés de sombre nettement visibles à l'œil nu; commissure buccale au niveau du bord postérieur de l'œil.....2
- 2a 2 rangées de dents prémaxillaires; œil plus grand que le museau 3,1 à 4,2 fois dans T; distance postoculaire, généralement plus petite à parfois légèrement plus grande que la moitié de la tête (44,8 à 54,3% T) [origine de la dorsale sous la 11ème à la 13ème vertèbre; 62 à 69 pores de la ligne latérale avant l'anus; D: 210-214; A: 115-119]. Indo-Pacifique continental de La Réunion et de Madagascar au Japon.....*Coloconger raniceps*
- 2b 1 seule rangée de dents prémaxillaires, œil plus petit que le museau, compris 4,8 à 6,2 fois dans T; distance postoculaire nettement plus grande que la moitié de la tête (54,5% à 70,1% de T.).....3
- 3a Corps très élevé, sa hauteur maximale comprise 5,4 à 7,4 fois dans la longueur totale; tête déprimée en avant du bord postérieur de l'œil; 71 à 72 vertèbres abdominales; 60 à 70 pores avant l'anus (D: 203-220; A: 97-109). Mer de Chine au Japon.....*Coloconger japonicus*
- 3b Corps assez élevé, sa hauteur comprise 7,1 à 9,1 fois dans la longueur totale (chez l'adulte); tête non déprimée en avant du bord postérieur de l'œil; 76 à 88 vertèbres abdominales; 72 à 77 pores avant l'anus (D: 184-241; A: 72-110). De l'Afrique du sud à la Mer de Chine, Australie nord et est, Nouvelle Calédonie.....*Coloconger scholesi*

ETYMOLOGIE

En souvenir de notre ami LUIZ SALDANHA, nous lui dédions cette nouvelle espèce de Colocongridae, que nous avons découverte ensemble. Notre collaboration à l'étude des Anguilliformes, commencée avec des poissons de l'île de la Réunion (SALDANHA & QUÉRO, 1994; QUÉRO & SALDANHA, 1995) avait été si fructueuse et

agréable que nous avons décidé de continuer avec du matériel d'autres provenances, dont la Nouvelle Calédonie.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier Bernard Seret de l'Orstom pour nous avoir donné à étudier ce matériel, Jean-Claude Hureau et Guy Duhamel du Muséum d'Histoire naturelle de Paris pour nous avoir fourni les radiographies, Jean-Jacques Vayne et Nicole Maryvonne Thomas de l'Ifremer - La Rochelle / L'Houmeau, l'un pour la réalisation de l'illustration, l'autre pour la mise au propre du manuscrit.

REFERENCES

ASANO, H.:

1962. Studies of the congrid eels of Japan. *Bull. Misaki Mar. Biol. Inst. Kyoto Univ.*, **1**: 143 p.

BLACHE, J. & M. L. BAUCHOT:

1976. Contribution à la connaissance des poissons anguilliformes de la côte occidentale d'Afrique. 16^e note: les familles des Congridae et des Colocongridae. *Bull. I. F. A. N.*, **38** sér. A (3): 369-444.

CASTLE, P. H. J.:

1984. Notacanthiformes and Anguilliformes development. In: *Am. Soc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Publ.* (eds.: H. G. Moser *et al.*), Ontogeny and Systematic of fishes, **1**: 62-93.
1986. Congridae. In: *Smith's Sea Fishes* (eds.: M. M. Smith & P. C. Heemstra), pp. 161-165. Springer-Verlag.

CHAN, W. L.:

1967. A new species of congrid eel from the South China Sea. *J. Nat. Hist.*, **1**: 97-112.

KANAZAWA, R. H.:

1957. A new species of eel, *Coloconger meadi*, and new records for the ateleopid fish *Ijimaia antillarum* How. Riv., both from the Gulf of Mexico. *Copeia*, **3**: 234-235.
1961. A new eel, *Coloconger cadenati* and a redescription of the hererocongrid eel, *Taenioconger longissimus* (Gthr) both from the coast of Senegal. *Bull. I. F. A. N.*, **23**, sér. A (1): 108-115.

KARRER, C:

1982. Anguilliformes du canal de Mozambique (Pisces, Teleostei). *Faune trop. ORSTOM*, Paris, **XXIII**: 1-116.

MATSUBARA, K.:

1955. *Fish Morphology and Hierarchy*. Part 1. Ishizaki shoten, Tokyo: pp. xi + 789.

OKAMURA, O. & T. KITAJIMA (Eds.):

1984. *Fishes of the Okinawa trough and adjacent waters*. Japan Fisheries Resource Conservation Association, **1**: 414 pp.

PAXTON, J. R., D. F. HOESE, G. R. ALLEN & J. E. HANLEY:

1989. Colocongridae. In: *Zoological Catalogue of Australia*, Vol. 7, pp. 144. Pisces Petromyzontidae to Carangidae.

QUÉRO, J. C. & L. SALDANHA:

1995. Poissons Anguilliformes de l'île de la Réunion (océan Indien): description d'une nouvelle espèce. *Cybium*, **19** (1): 61-88.

RICHER de FORGES, B.:

1990. Les campagnes d'exploration de la faune bathyale dans la zone économique de la Nouvelle-Calédonie. Explorations for bathyal fauna in the New Caledonian economic zone. In: *Mém. Mus. natn Hist. nat.*, Vol. 6 (A) (ed.: A. Crosnier), Résultats des campagnes Musorstom, **145**: 9-54.

SALDANHA, L. & J.-C. QUÉRO:

1994. *Channomuraena bauchotae* (Anguilliformes: Muraenidae), nouvelle espèce de l'île de la Réunion, océan Indien. *Cybium*, **18** (3): 307-313.

SALDANHA, L. & N. R. MERRETT:

1982. A new species of the deep-sea eel genus *Ilyophis* Gilbert (Synphobranchidae) from the eastern North Atlantic, with comments on its ecology and intrafamilial relationship. *J. Fish. Biol.*, **21**: 623-636.

SMITH, D. G.:

1989. Family Colocongridae. In: *Memoir Sears Found. Mar. Res*, 1, part 9, Vol. 1 (ed.: E. B. Böhlke), pp. 413-417. Fishes of the Western North Atlantic.

RECENT CAVE-DWELLING BRACHIOPODS FROM WESTERN PORTUGAL AND MADEIRA

By ALAN LOGAN ¹

With 2 figures and 2 tables

ABSTRACT. A checklist of Recent brachiopod species collected by HELMUT ZIBROWIUS, LUIZ SALDANHA and colleagues from shallow caves in western Portugal near Sesimbra (Estremadura) in 1969 and at Sagres (Algarve) in 1986 is given. Comparisons are made with occurrences of these species from similar habitats in the Mediterranean and north-eastern Atlantic. A morphometric analysis of collections of *Megathiris detruncata* (Gmelin) from La Ciotat (France), Sagres (Portugal) and Madeira (Portugal) indicates there are significant differences in the width, thickness and, most importantly, the width-thickness index between the Mediterranean and north-eastern Atlantic occurrences which may represent a cline. Differences in thickness are accentuated by extreme abrasion of the umbones of both valves around the area of attachment of specimens from Sagres and Madeira.

RESUMO. No presente trabalho é apresentada uma lista de espécies recentes de braquiópodes, colhidas por HELMUT ZIBROWIUS, LUIZ SALDANHA e outros colegas, em grutas costeiras perto de Sesimbra (Estremadura) em 1969 e em Sagres (Algarve) em 1986. São efectuadas comparações com ocorrências destas espécies em habitats similares do Mediterrâneo e do Atlântico nordeste. Uma análise morfométrica de *Megathiris detruncata* (Gmelin) colhida em La Ciotat (França), Sagres e Madeira (Portugal) indica que existem diferenças significativas na largura, espessura e, acima de tudo, no índice largura/espessura, entre as ocorrências mediterrâneas e nordeste Atlânticas, o que pode significar uma clina. As diferenças na espessura são acentuadas pela extrema abrasão dos umbos de ambas as valvas, à volta da região de fixação, nas espécimes de Sagres e da Madeira.

¹ Centre for Coastal Studies and Aquaculture, University of New Brunswick, Saint John, New Brunswick, E2L 4L5, Canada. E-mail: logan@unbsj.ca

INTRODUCTION

Recent brachiopods are commonly found in shaded, light-poor environments and, in mid-latitudes, have been recorded from submarine caves from the Mediterranean (LOGAN, 1979; LOGAN & NOBLE, 1983; LOGAN & ZIBROWIUS, 1994; RUGGIERO, 1996), the west coast of Portugal (ZIBROWIUS & SALDANHA, 1976; LOGAN, 1979), the Canary Islands (LOGAN, 1988b) and the Madeira archipelago (LOGAN, 1979). These brachiopods, which can reach high densities, are part of an animal-dominated sessile community of scleractinian corals, bryozoans, serpulids, sponges and the foraminiferan *Homotrema rubrum*.

There are presently 12 species of brachiopods recorded from caves in the Mediterranean (LOGAN, 1979; LOGAN & ZIBROWIUS, 1994, but see BRUNTON, 1988), plus the recent discovery of *Gwynia capsula* from caves of Privlaka, Losinj Island, Croatia, by ERIC SIMON (*pers. comm.*) Eight of these 13 species occur in shallow coastal caves of the type described by LOGAN & ZIBROWIUS (1994). Five of these 8 species have so far been identified from shallow caves off the west coast of Portugal from specimens collected by HELMUT ZIBROWIUS and LUIZ SALDANHA. These caves occur: 1) between Sesimbra and Cape Espichel in the Estremadura region at a depth of 3-6 m, with specimens collected in August of 1969, and 2) at Sagres in the Algarve region at a depth of 3-17 m, with specimens collected in September of 1986. More information on their distribution in the Sagres caves has been given by BOURY-ESNAULT *et al.*, 2001.

Brachiopods identified from Sesimbra and Sagres caves

Neocrania anomala (Müller)

This cementing inarticulate species is common on cave walls, particularly in the caves of Sagres. It is common throughout the Mediterranean, although BRUNTON (1988) believes that the eastern Mediterranean populations belong to a different species. It is presently known in the north-eastern Atlantic islands only by a single specimen from the Cape Verde islands (LOGAN, 1988b) but is otherwise relatively common (BRUNTON & CURRY, 1979; ANADÓN, 1994).

Argyrotheca cistellula (Searles-Wood)

This diminutive species occurs at both localities but is more common on the Sagres cave walls at depths between 2-10 m. It is often associated with *Gwynia capsula* (Jeffreys) in other areas (BRUNTON & CURRY, 1979; LOGAN *et al.*, 1997) but the latter species has not yet been found in the Portuguese caves. *A. cistellula* is

distinguished from other species of Atlantic and Mediterranean *Argyrotheca* by its extremely small size (< 1.5 mm wide), smooth yellow-brown shell and distinctively transverse outline, as well as by marked internal differences (LOGAN, 1979).

Argyrotheca cuneata (Risso)

This species is represented by a total of 6 specimens collected from 2 caves at Sagres at 3-5 m depth. Only 2 of the 6 specimens show the distinctive pink stripes between the broad ribs but there is no doubt as to the identity of the others, since a colourless variety can occur (LOGAN, 1979). *A. cuneata* has been identified from the Canary and Cape Verde islands (LOGAN, 1983, 1988a) and from the Middle Miocene of south-eastern Poland by BITNER (1990).

Megerlia truncata (Linnaeus)

This species is normally a deeper water species in both the north-eastern Atlantic (COOPER, 1981; LOGAN, 1983, 1988a; ANADÓN, 1994) and the Mediterranean, but two examples were identified from the Grotte de Figuier, near Marseille, north-western Mediterranean, at a depth of 12m (LOGAN, 1979). J.-G. HARMELIN recently collected several individuals of this species from a cave in Menorca, Balearic Islands, at 8 m depth (H. ZIBROWIUS, *pers. comm.*). A total of 8 individuals of this species have been found in three caves at Sagres. They range in depth from 2-10 m and confirm the occasional occurrence of this otherwise bathyal zone species in shallow cryptic habitats. *M. truncata* has been described from the Middle Miocene of south-eastern Poland by BITNER (1990) and the Pleistocene of southern Italy by RUGGIERO (1985).

Megathiris detruncata (Gmelin) (Figs. 1 and 2)

This highly-variable species is relatively common at Sagres in the deepest recesses of caves at 3-15 m, while 13 specimens have been collected from Sesimbra caves. The species is common throughout the Mediterranean (LOGAN, 1979; LOGAN & NOBLE, 1983; TEMPLADO & LUQUE, 1986) and north-eastern Atlantic (BRUNTON & CURRY, 1979; LOGAN, 1983, 1988a; ANADÓN, 1994). Juveniles of this species are difficult to distinguish from colourless specimens of *Argyrotheca cuneata*, in which case the nature of the internal septa in the dorsal valve must be investigated. The differences between populations of *M. detruncata* from the north-western Mediterranean, southern Portuguese coast and Madeira are discussed below.

Morphometric analysis of *Megathiris detruncata*

JEFFREYS (1858) remarked on a variety of *Megathiris detruncata* from Guernsey and Madeira which is longitudinally oval and only faintly costate, unlike the typical form of this species, which is more transverse and costate. He goes on to say that these specimens may therefore belong to a distinct and undescribed species. LOGAN (1979, p. 56) reported that “an unusually large and robust form, with a highly convex pedicle valve, has been found around the coasts of Madeira and southern and south-eastern Portugal” and later (1983, p. 176) noted that “examples of an unusually large variety of this species, characterised by a highly convex pedicle valve and flat, very worn, almost catacline cardinal areas, were collected by the Zarco expedition in 1966 from very shallow water (30-50 m) around the Madeira Archipelago. Similar specimens have been obtained from the deepest recesses of caves at 3-15m depth from the Algarve and Estremadura regions of western Portugal by Saldanha, often attached to scleractinian corals (ZIBROWIUS & SALDANHA, 1976). The extreme wear in the beak region of both valves appears to be responsible for the catacline appearance of the cardinal areas and suggests that the morphological variation in this species may be phenotypically controlled, although why this should be most prevalent in cave-dwelling individuals is not yet understood.”

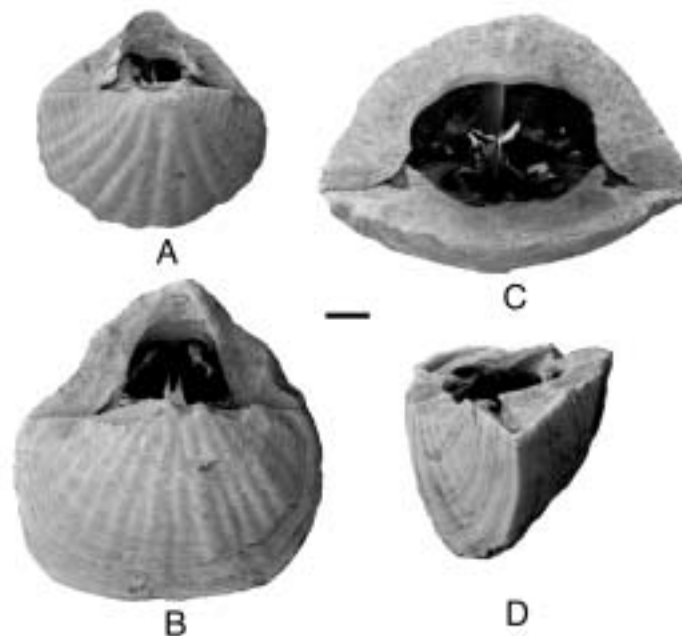


Fig. 1 - SEM's of *Megathiris detruncata* showing unworn specimens (A, B) and those with extreme abrasion of beak areas of both valves (C, D). A from La Ciotat, B from Sagres, C and D from Madeira. Pedicles missing. Scale bar is 1 mm.

The typical Mediterranean form of *M. detruncata* has 10-14 distinct costae, as DAVIDSON (1887) described, while the specimens from Sagres and Madeira have a similar number of fainter costae, similar to those described by JEFFREYS (*op. cit.*) from Guernsey and Madeira. Almost all specimens show some degree of wear in the beak regions of both valves, due to the extremely short pedicle and the rotational movement of the animals around their attachment point, the specimens from Sagres and Madeira being considerably more worn than their Mediterranean counterparts (Fig. 1C, D). On unworn specimens the length and width are approximately equal (Fig. 1A, B).

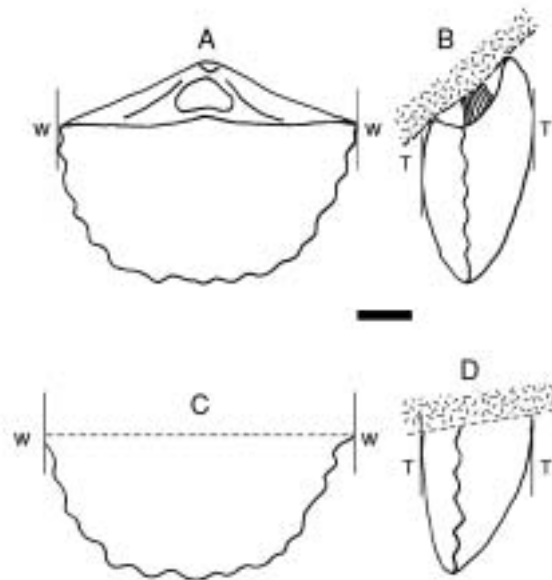


Fig. 2 - Diagrams to show how measurements W and T were made on *Megathiris detruncata* from La Ciotat, Sagres and Madeira. A and B show only slight abrasion of beak regions typical of La Ciotat examples, with pedicle in place. Pecked line on C and D indicates plane of abrasion typical of Sagres and Madeira examples, where the hinge area is closely adpressed to the substrate (shaded). Scale bar is 1 mm.

In an effort to quantify these real (or apparent) differences, samples from: 1) Gameau cave, near La Ciotat, France, in the north-western Mediterranean, collected by ZIBROWIUS & HARMELIN in 1992 from 6-8 m depth; 2) Sagres, southern Portugal, north-eastern Atlantic, cave with stalagmites (“grotte des cierges” in BOURY-ESNAULT *et al.*, 2001), 4-5 m depth, collected by ZIBROWIUS in 1986; and 3) Ponta da Oliveira, Caniço de Baixo, Madeira, north-eastern Atlantic, lava cave at 12 m depth, collected by LOGAN & WIRTZ in 1993, were examined. The dimensions measured were maximum width (W) of the whole (bivalved) shell and maximum thickness (T) of the whole

(bivalved) shell, which usually occurs at or near the cardinal areas (Fig. 2). Because of the wear on the beak regions, width was regarded as a more accurate indicator of age than length. Since the samples were not randomly collected, the ratio of width:thickness (W/T index) was calculated for each locality and statistically compared. The summary statistics are shown in Table 1 and the results of the one-way ANOVA and Tukey's HSD tests in Table 2.

The mean width of specimens from La Ciotat was significantly less than those of the other two localities, which were not significantly different from each other. This, plus the reduced range of W at La Ciotat, indicates that the Mediterranean specimens are generally smaller than their eastern Atlantic counterparts. The mean thickness increases significantly from east to west (i. e. from La Ciotat to Sagres to Madeira). Since, as previously mentioned, the samples were non-randomly collected, the index W/T was used, as this is independent of growth stage where growth is essentially isometric (see LOGAN, 1979, Fig. 15 and this study). Statistical tests (Table 2) showed that there are significant differences in W/L among the three localities, the ratio decreasing westwards from the northern Mediterranean in the east to Madeira in the west. The fact that these differences are gradual suggests that they are varieties or morphs of a single highly variable species exhibiting a cline from the Mediterranean to the eastern Atlantic. The differences in thickness are accentuated by the amount of abrasion resulting from the closeness of attachment and perhaps the relative hardness of the substrate to which they are attached.

TABLE 1 - Summary statistics for *Megathiris detruncata* for W, T and W/T from La Ciotat, Sagres and Madeira (localities 1, 2 and 3, respectively). The data are normally distributed (normal probability plots) and variances are homogenous (Fmax test), hence no transformations are necessary. SD = standard deviation, Var. = variance. Number of individuals measured is 65 for each locality. All measurements in millimeters.

PARAMETER	W			T			W/T		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Mean	6.31	6.90	6.87	2.79	3.58	3.87	2.27	1.94	1.81
SD	0.79	0.67	0.87	0.36	0.50	0.71	0.19	0.16	0.23
Var.	0.63	0.45	0.73	0.13	0.25	0.50	0.04	0.02	0.05
Min.	4.63	5.16	4.96	1.98	2.81	2.32	1.80	1.56	1.39
Max.	7.82	8.37	8.26	3.60	5.28	5.92	2.75	2.30	2.39
Range	3.19	3.21	3.27	1.62	2.47	2.57	0.95	0.74	1.00

TABLE 2 - One-way ANOVA and Tukey HSD tests for W, T and W/T for *Megathiris detruncata* from La Ciotat, Sagres and Madeira (localities 1-3). ANOVAs tested the null hypotheses that there are no differences in the mean width, thickness and width/thickness index, respectively, among localities. Numbers in Tukey's HSD tests are p-values; an asterisk indicates a significant difference.

ONE-WAY ANOVA						TUKEY'S HSD TEST			
	SS	df	MS	F	P	1	2	3	Locality
W						-			1
Effect	14.230	2	7.115	11.782	0.000015	* 0.00007	-		2
Error	115.942	192	0.604	Null hypothesis rejected		* 0.00015	0.97037	-	3
T						-			1
Effect	40.687	2	20.343	68.938	0.000000	* 0.00002	-		2
Error	56.659	192	0.295	Null hypothesis rejected		* 0.00002	* 0.00827	-	3
W/T						-			1
Effect	7.477	2	3.739	99.960	0.000000	* 0.00002	-		2
Error	7.184	192	0.037	Null hypothesis rejected		* 0.00002	* 0.00023	-	3

ACKNOWLEDGEMENTS

Helmut Zibrowius (Marseille) and Luiz Saldanha (Lisbon) kindly sent brachiopods from their collections. Peter Wirtz (Madeira) helped collect specimens from Madeira and Tom Tomascik (Vancouver) aided in the statistical analysis. Zibrowius read the first draft of the manuscript. Financial aid was received from NSERC of Canada. This is publication number 20 of the Centre for Coastal Studies and Aquaculture of the University of New Brunswick.

REFERENCES

ANADÓN, N.:

1994. Braquiópodos actuales de la plataforma y talud continental de la costa central de Asturias (Norte de España). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Biol.)*, **91**: 65-77.

BITNER, M. A.:

1990. Middle Miocene (Badenian) brachiopods from the Roztocze Hills, south-eastern Poland. *Acta Geologica Polonica*, **40**: 129-157.

BRUNTON, C. H. C.:

1988. Some brachiopods from the eastern Mediterranean Sea. *Israel Journal of Zoology*, **35**: 151-169.

BRUNTON, C. H. C. & G. B. CURRY:

1979. British brachiopods. *Synopses of the British fauna (New Series)*, **17**: 64 p. The Linnaean Society of London, Academic Press.

COOPER, G. A.:

1981. Brachiopoda from the Gulf of Gascogne, France (Recent). *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, **44**: 35 p.

DAVIDSON, T.:

1887. A monograph of Recent Brachiopoda. Part II. *Transactions of the Linnaean Society of London*, Series 2, Volume **IV**: 75-182.

JEFFREYS, J. G.:

1858. Gleanings in British Conchology. *Annals and Magazine of Natural History*, Series 3, Volume 2, Number **XIV**: 117-133.

LOGAN, A.:

1979. The Recent Brachiopoda of the Mediterranean Sea. *Bulletin de l'Institut Océanographique*, **72** (1434): 112 p., Monaco.
1983. Brachiopoda collected by CANCAP I-III expeditions to the south-east North Atlantic. 1976-1978. *Zoologische Mededelingen*, **57** (18): 165-189.
- 1988a. Brachiopoda collected by CANCAP IV and VI expeditions to the south-east North Atlantic. 1980-1982. *Zoologische Mededelingen*, **62** (5): 59-74.
- 1988b. A new thecideid genus and species (Brachiopoda, Recent) from the south-east North Atlantic. *Journal of Paleontology*, **62** (4): 546-551.

LOGAN, A. & J. P. A. NOBLE:

1983. Recent Brachiopods from Malta. *Central Mediterranean Naturalist*, **1** (2): 33-42.

LOGAN, A. & H. ZIBROWIUS:

- (1994). A new genus and species of rhynchonellid (Brachiopoda, Recent) from submarine caves in the Mediterranean Sea. P. S. Z. N. *Marine Ecology*, **15**: 77-88.

LOGAN, A., D. I. MacKINNON & J. E. PHORSON:

1997. Morphology, distribution, life habits and phylogenetic affinities of the Recent brachiopod *Gwynia capsula* (Jeffreys). P. S. Z. N. *Marine Ecology*, **18**: 239-252.

RUGGIERO, E. T.:

1985. Paleoeologia e biostratigrafia delle calcareniti a brachiopodi di Castro (Lecce). *Bolletino della Società dei Naturalisti in Napoli*, **92**: 347-413.
1996. Notes on living brachiopod ecology in a submarine cave off the Campania coast, Italy. In: *Brachiopods* (eds.: P. Copper & J. Jin), pp. 227-231). Proceedings of the Third International Brachiopod Congress, Sudbury, Ontario, Canada, 2-5 Sept. 1995. A. A. Balkema, Netherlands.

TEMPLADO, J. & A. A. LUQUE:

1986. Braquiópodos de los fondos de *Corallium rubrum* (L.) próximos a la isla de Alboran (SE de España). *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, **3** (4): 111-114.

ZIBROWIUS, H. & L. SALDANHA:

1976. Scléactinaires récoltés en plongée au Portugal et dans les archipels de Madère et des Açores. *Boletim da Sociedade Portuguesa de Ciências Naturais*, **16**: 91-114.

COMPOSITION ET DISTRIBUTION DES COMMUNAUTÉS ASSOCIÉES À L'HYDROTHERMALISME OCÉANIQUE AU POINT TRIPLE DES AÇORES SUR LA DORSALE MÉDIO-ATLANTIQUE

Par DANIEL DESBRUYÈRES ¹, KARINE OLU ¹, ANA COLAÇO ², THIERRY COMTET ¹,
PIERRE-MARIE SARRADIN ¹, MANUEL BISCOITO ³ et YVES FOUQUET ⁴

Avec 1 figure, 4 cartes, 3 tableaux, 2 planches et 1 appendix

ABSTRACT. During the DIVA and AMORES programmes, three hydrothermal fields located at increasing depth on the Southwestern arm of the Azores Triple Junction were studied using the deep manned submersible Nautile during five cruises. In these three vent fields (RAINBOW, LUCKY STRIKE and MENEZ GWEN), the hydrothermal habitats differ by their depth, chemistry of the fluid and of the underlying rocks. Hydrothermal communities are dominated by a new species of *Bathymodiolus* for the shallowest two sites and by swarms of *Caridea* shrimps *Rimicaris exoculata* and *Mirocaris fortunata* for the deepest one. We describe herein the composition of these communities. No major difference between previously described communities on MAR and in the ATJ area allows to confirm the existence of a distinct faunal province in this region.

RÉSUMÉ. Au cours des programmes DIVA et AMORES, trois champs hydrothermaux actifs situés sur la branche sud-ouest du point triple des Açores, ont été étudiés au cours de campagnes de plongée du submersible NAUTILE. L'environnement hydrothermal dans ces trois zones (RAINBOW, LUCKY-STRIKE et MENEZ GWEN) diffère par la profondeur, la chimie du fluide et la composition des roches sous-jacentes. Les communautés associées à l'hydrothermalisme sont dominées par les modioles appartenant à une espèce de *Bathymodiolus* en cours de description pour les champs les moins profonds et

¹ Département Environnement Profond, Centre de Brest de l'IFREMER, BP 70, 29280 Plouzané, Cédex, France. E-mail: daniel.desbruyeres@ifremer.fr

² Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, Laboratório Marítimo da Guia, Estrada do Guincho, Forte N. Sr.^a da Guia, 2750-642 Cascais, Portugal.

³ Museu Municipal do Funchal (História Natural), Rua da Mouraria, 31, 9004-546 Funchal, Madeira, Portugal. E-mail: manuel.biscoito@mail.cm-funchal.pt

⁴ Département Géosciences Marines, Centre de Brest de l'IFREMER, BP 70, 29280 Plouzané, Cédex, France.

par les Caridea *Rimicaris exoculata* et *Mirocaris fortunata* pour le champ le plus profond. Aucune différence majeure entre les peuplements de ces trois champs et les autres peuplements connus sur la ride médio-atlantique ne permet de confirmer l'existence d'une province biogéographique distincte dans la région des Açores.

RESUMO. No decurso dos programas DIVA e AMORES, três campos hidrotermais activos, situados no braço sudoeste do Ponto Triplo dos Açores, foram estudados com o batíscafo NAUTILE. O ambiente hidrotermal nestas três zonas (RAINBOW, LUCKY STRIKE e MENEZ GWEN) difere pela profundidade, química dos fluidos e composição das rochas subjacentes. As comunidades associadas ao hidrotermalismo nos campos menos profundos, são dominadas por mexilhões pertencentes a uma espécie nova do género *Bathymodiolus*, cuja descrição está em curso. Nos campos mais profundos, dominam os camarões Caridea *Rimicaris exoculata* e *Mirocaris fortunata*. Nenhuma diferença maior entre os povoamentos destes três campos e os dos outros existentes na Crista Médio-Atlântica, foi encontrada, não se confirmando assim a existência de uma província biogeográfica distinta na região dos Açores.

INTRODUCTION

Alors que la découverte des sources hydrothermales sur les dorsales océaniques date de 1977 (LONSDALE, 1977) au large des Iles Galápagos, l'exploration de la dorsale médio-atlantique n'a été réalisée qu'à partir de 1985 (voir VAN DOVER (1995) pour revue). Deux champs profonds principaux TAG (26° N) et SNAKE PIT (23° N) situés par environ 3500 m de profondeur ont fait l'objet de plusieurs études d'écologie (SEGONZAC, 1992; VAN DOVER *op. cit.*) conduisant à décrire des peuplements très différents de ceux de la ride du Pacifique oriental. Ces peuplements atlantiques profonds sont dominés par les crevettes Caridea, en particulier par des essaims de *Rimicaris exoculata*. En 1992, la campagne américaine FAZAR¹ localisait incidemment un site situé par 1700 m de profondeur et 37° 18' de latitude nord (LUCKY STRIKE). Une étude préliminaire de la composition des peuplements de ce champ a été réalisée au cours de six plongées du submersible américain ALVIN²; elle conduisait (VAN DOVER, DESBRUYÈRES *et al.*, 1993) à proposer l'existence de deux provinces biogéographiques distinctes sur la ride médio-atlantique.

¹ Campagne dirigée par CHARLES LANGMUIR et composante du programme franco-américain FARA.

² Campagne LUCKY STRIKE dirigée par CHARLES LANGMUIR en mai-juin 1993.

Par la suite, les programmes de l'Union européenne MAST 2 – MARFLUX/ATJ³ et MAST 3 – AMORES⁴ ainsi que les campagnes⁵ de plongée du submersible français NAUTILE ont poursuivi et complété l'exploration de la zone du point triple des Açores en étendant ses limites bathymétriques. La campagne américaine «Lustre'96»⁶ a permis une reconnaissance presque extensive de la zone LUCKY STRIKE en utilisant le R. O. V. JASON. Quatre segments (AMAR, FAMOUS, LUCKY STRIKE et MENEZ GWEN) ont été soigneusement cartographiés à l'aide du sondeur multifaisceau EM 12 du N/O «L'Atalante» et les anomalies géochimiques ont été recherchées dans la colonne d'eau afin de localiser les zones de possible activité hydrothermale (GERMAN, RICHARDS *et al.*, *sous presse*; CHARLOU, BOUGAULT *et al.*, 1993). En moins de 2° de latitude, 3 champs hydrothermaux importants ont été localisés à des profondeurs variant entre 800 et 2400 m dans un environnement physico-chimique très variable du fait des variations de pression hydrostatique et de la chimie des roches sous-jacentes. L'étude des peuplements associés, initiée pour le champ hydrothermal LUCKY STRIKE par (VAN DOVER, DESBRUYÈRES *et al.*, 1996), fait objet du présent travail et nous a permis de tester l'hypothèse formulée par (VAN DOVER, DESBRUYÈRES *et al.*, 1993) de l'existence de deux provinces biogéographiques sur la ride médio-atlantique.

Le Professeur LUIZ SALDANHA a été l'un des instigateurs et l'un des acteurs principaux de ce programme d'étude de l'hydrothermalisme profond dans la zone du point triple jusqu'à ce que sa maladie l'éloigne du laboratoire; il a participé activement, jusqu'en 1994, aux plongées américaines et françaises sur LUCKY STRIKE en y apportant sa grande connaissance de la faune profonde atlantique; il avait activement travaillé à édifier les liens forts entre les équipes portugaises et françaises. Cette coopération efficace se poursuit à travers l'étude de cette zone située en partie dans la zone économique exclusive du Portugal, mais aussi à travers d'autres opérations dans l'Océan mondial.

³ Coordinateur HENRI BOUGAULT, IFREMER, France.

⁴ Campagne FLORES dirigée par Y. FOUQUET en juillet-août 1997, campagne MARVEL dirigée par DANIEL DESBRUYÈRES et ANNE-MARIE ALAYSE en août-septembre 1997, campagne PICO dirigée par DANIEL DESBRUYÈRES en juin-juillet 1998. Programme AMORES coordonné par DANIEL DESBRUYÈRES.

⁵ Campagne DIVA 1 dirigée par Y. FOUQUET en mai 1994 et la campagne DIVA 2 dirigée par D. DESBRUYÈRES et ANNE-MARIE ALAYSE en juin-juillet 1994.

⁶ DANIEL FORNARI et SUSAN HUMPHRIS co-dirigeaient cette campagne.

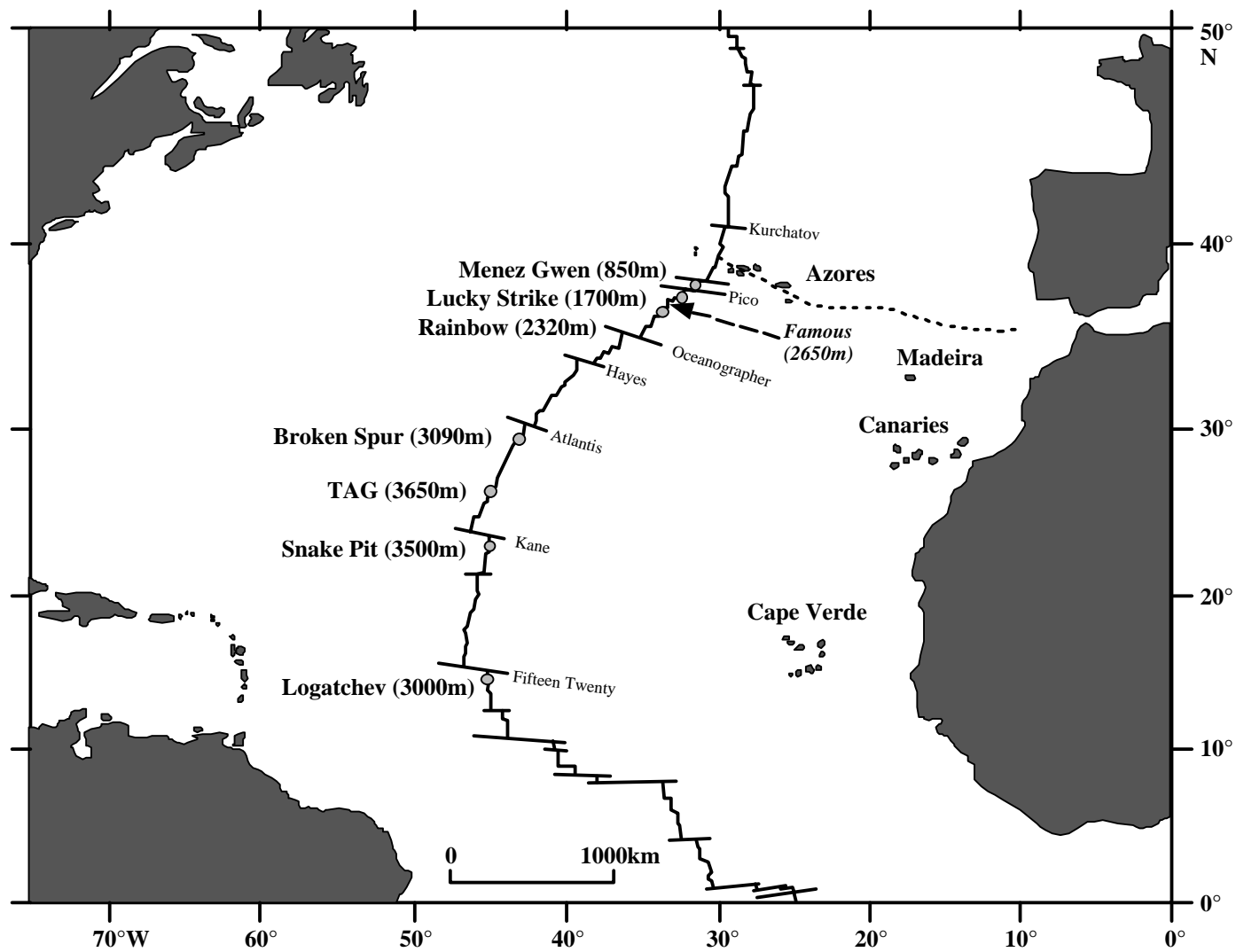
MATÉRIELS ET MÉTHODES

Notre étude se fonde sur des observations *in situ* faites à partir des submersibles, sur l'analyse des enregistrements vidéoscopiques effectués au cours des plongées ainsi que sur l'étude au laboratoire des collections d'organismes effectuées par la pince du bras télémanipulé du submersible. Les organismes triés au centre de tri d'océanographie biologique de l'IFREMER ont été distribués dans un réseau international de taxinomistes. A l'échelle des champs hydrothermaux, la localisation des sites actifs est effectuée par une navigation acoustique «base longue» et par l'utilisation pour le navire de surface d'un positionnement GPS différentiel. Des marqueurs passifs sont disposés sur le fond par le submersible afin de permettre, lors des plongées submersibles, une bonne fiabilité du retour sur zone, plongée après plongée. Les trajets des submersibles et les sites ont été placés sur les cartes bathymétriques EM 12 en utilisant le logiciel de Système d'Information Géographique ArcView[®].

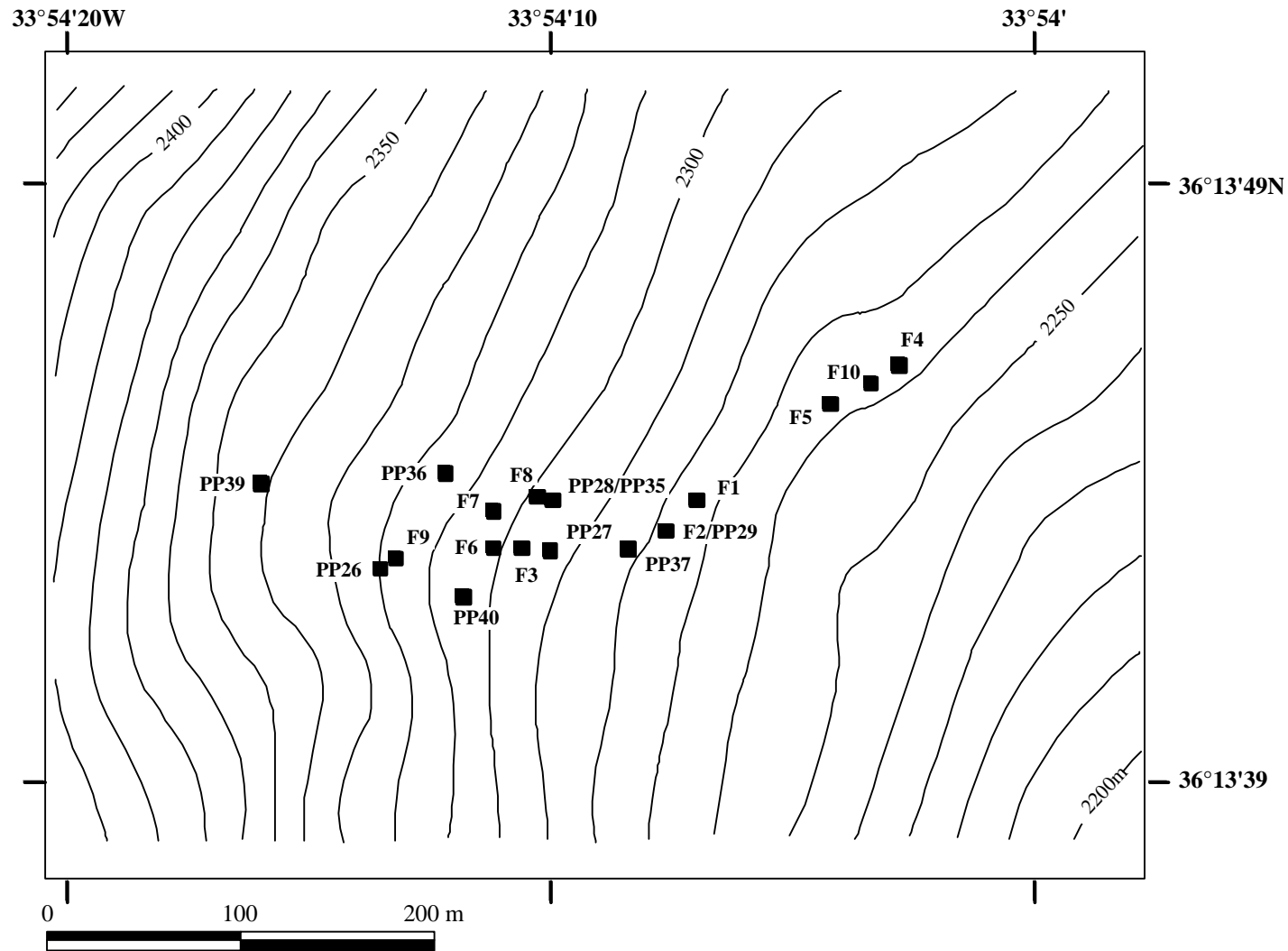
Au niveau des sites actifs, des reconstitutions photo-mosaïque ont été réalisées à l'aide du logiciel Erdas Imagine[®] et certains sites cartographiés en 3D en utilisant des techniques de triangulation fondées sur la reconnaissance d'amers et des estimations de surface rapportées à la taille d'objets connus. Des mesures ponctuelles de température ont été effectuées par la sonde manipulée par le submersible, et des séries temporelles de température ont été recueillies dans les différentes populations d'organismes par des enregistreurs HOBO et MICREL (FORNARI, VAN DOVER *et al.*, 1994). Les prélèvements d'eau autour des organismes ont été effectués à l'aide de multiprélèvement. Ce dispositif est constitué de 4 bouteilles de 200 ml en titane. Ces bouteilles sont purgées à l'hélium puis mises sous vide avant utilisation. Le remplissage est ensuite basé sur la différence de pression intérieure / extérieure. Ce multiprélèvement est manipulé par le submersible. Les canules de prélèvement sont couplées à une sonde de température autonome Micrel permettant de connaître la température du prélèvement. Les analyses sont effectuées à bord, par potentiométrie pour le pH (électrode pour milieu riche en H₂S), par colorimétrie pour ΣS (ΣS = H₂S + HS⁻ + S²⁻) par la méthode de FONSÉLIUS (1983). Le méthane est dosé par chromatographie gazeuse.

Présentation de la zone d'étude

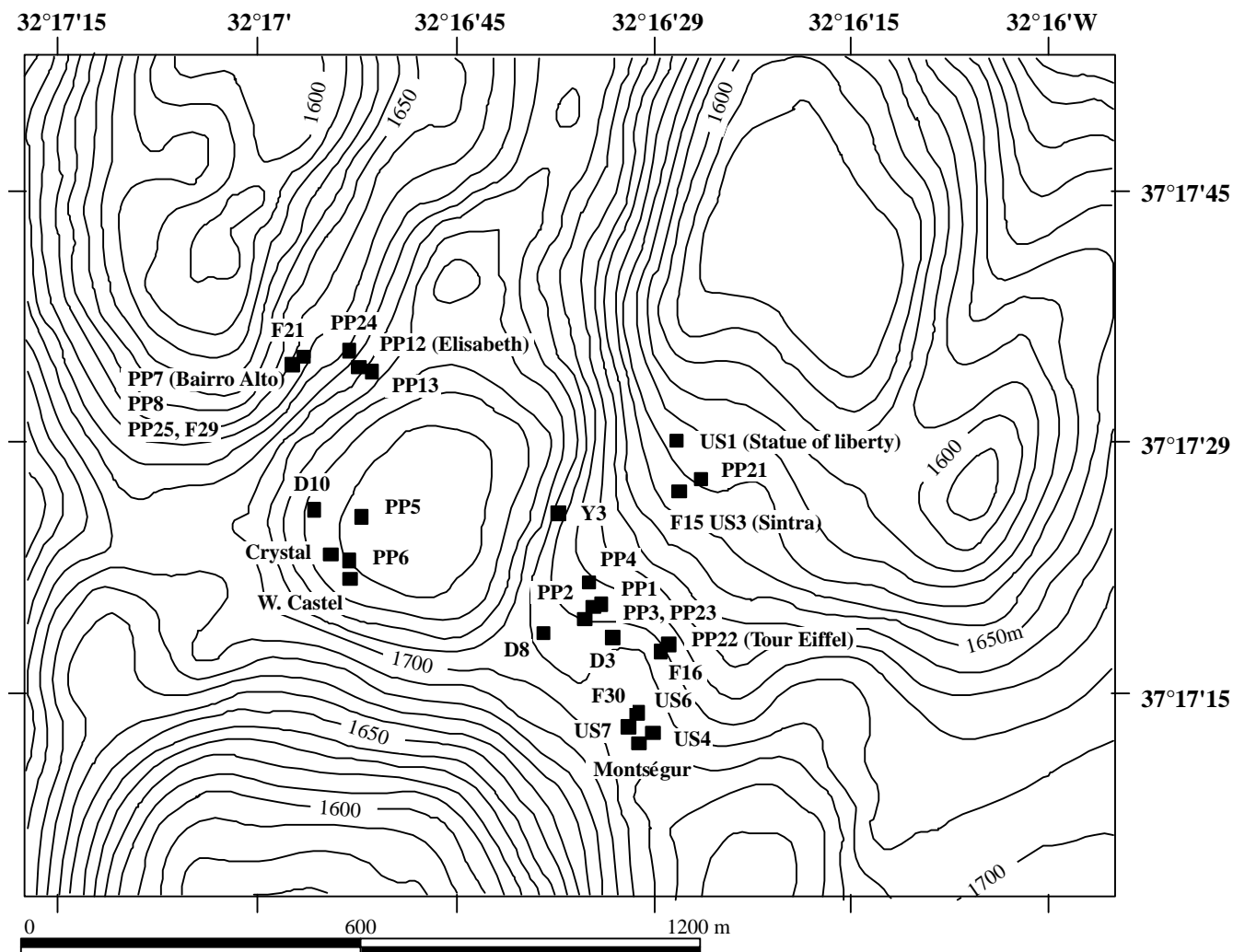
Dans la région des Açores, trois plaques océaniques s'affrontent (plaques européenne, nord-américaine et africaine). De plus, un panache mantellique de roches très chaudes est présent sous la zone du point chaud des Açores provoquant la remontée de la ride (2800 m sur le segment AMAR, 800 m sur le segment MENEZ GWEN). Les taux d'accrétions varient entre 1,5 mm/an pour la branche sud-est du point triple, 12 mm/an pour la branche nord et 22 mm sur le bras sud-ouest. Du sud vers le nord, nous avons visité trois zones (Carte 1) de caractéristiques distinctes:



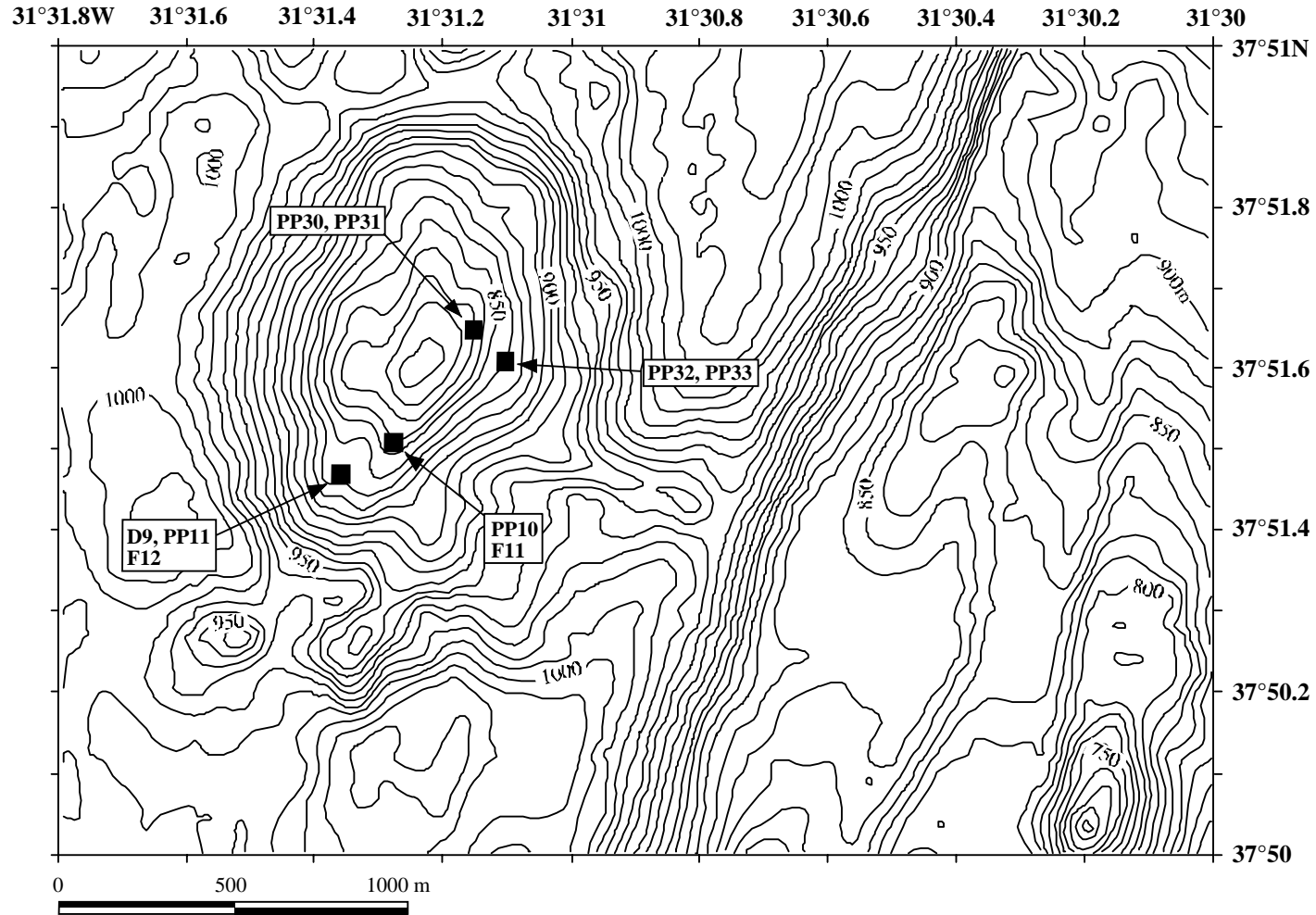
Carte 1 - Champs hydrothermaux de la dorsale médio-atlantique situés entre l'équateur et 50° N. (Carte établie d'après un document de D. NEEDHAM (1997)).



Carte 2 - Lever bathymétrique EM 12 réalisé au cours de la campagne FLORES (JUILLET, 1997) et localisation des sites hydrothermaux dans le champ Rainbow. La dénomination des sites fait référence au numéros des marqueurs placés (F: campagne FLORES; PP: campagnes MARVEL et PICO).



Carte 3 - Lever bathymétrique EM 12 réalisé au cours de la campagne FLORES (JUILLET, 1997) et localisation des sites hydrothermaux dans le champ LUCKY STRIKE. Les lettres précédant le numéro des marqueurs font références aux campagnes (US: campagnes LUCKY STRIKE et LUSTRE; D: campagne DIVA 1; F: campagne FLORES; PP: campagnes DIVA 2, MARVEL et PICO).



Carte 4 - Lever bathymétrique EM 12 réalisé au cours de la campagne FLORES (JUILLET, 1997) et localisation des sites hydrothermaux dans le champ MENEZ GWEN. Les lettres précédant le numéro des marqueurs font références aux campagnes (D: campagne DIVA 1; F: campagne FLORES; PP: campagnes DIVA 2, MARVEL et PICO).

Le champ hydrothermal RAINBOW (36° 13, 80' N) situé sur le segment nord-AMAR est la plus profonde (2270 et 2320 m) des zones actives étudiées (Carte 2). Le champ hydrothermal couvre une surface de 250 m x 60 m (FOUQUET, 1997). Il est situé à l'intersection de la ride et d'une faille non-transformante; des roches ultrabasiques y affleurent et seule une veine de basalte située à un kilomètre à l'est du champ hydrothermal a pu être localisée (FOUQUET, CHARLOU *et al.*, 1997). Ce contexte ultrabasique et les processus de séparation de phase conduisent à un enrichissement des dépôts en cuivre et en zinc ainsi qu'à des fluides chauds (360° C) de forte chlorinité (> 750 mmol/kg), de faible pH (< 3), très enrichis en gaz (par exemple, CH₄ jusqu'à 2,2 mmol/kg selon DONVAL, CHARLOU *et al.* (1997) mais relativement pauvres en H₂S (< 2,5 mmol/kg selon DOUVILLE, CHARLOU *et al.* (1997)). Le mélange de ce fluide surchauffé avec l'eau de mer environnante dont la température est de 3,76° C provoque une intense précipitation minérale.

Dans le segment LUCKY STRIKE (37° N à 37° 35' N), la vallée axiale est large (~15 km) et profonde (~950 m). Au centre de cette vallée, se trouve un volcan composite qui forme un haut topographique d'environ 430 m d'altitude et de 13 km de long sur 7 km de large. Ce volcan est divisé en deux parties par une vallée axiale orientée N-S; la partie occidentale est composée de trois cônes volcaniques entourant un lac de lave d'environ 300 m de diamètre et présentant des laves très fraîches (Carte 3). Le champ hydrothermal LUCKY STRIKE, qui encercle ce lac, est l'un des champs hydrothermaux les plus étendus, connus actuellement dans l'océan moderne. Ses caractéristiques principales sont une profondeur relativement faible (~1700 m) et le contrôle du système hydrothermal par ce lac de lave (FOUQUET, ONDRÉAS *et al.*, 1995; FOUQUET, CHARLOU *et al.*, *soumis*). Les fluides hydrothermaux dont la température est comprise entre 170° C et 324° C ont de faibles teneurs en H₂S (< 3 mmol/kg), en métaux ainsi qu'une forte concentration en baryum et en gaz (CH₄ jusqu'à 0,85 mmol/kg selon CHARLOU, DONVAL *et al.*, (*soumis*)). La chlorinité du fluide est voisine de celle de l'eau de mer (500-520 mmol/kg). Les caractéristiques des fluides (température, chlorinité et teneur en gaz) sont variables selon les sites (CHARLOU, DONVAL *et al.*, *soumis*). La température mesurée à l'extérieur des zones actives est de 4,55° C.

Le champ MENEZ GWEN, découvert pendant la campagne DIVA 1, se trouve sur le segment volcanique compris entre 37° 35' N et 38° N, juste au nord du segment LUCKY STRIKE (Carte 4). Le système principal est composé d'un volcan circulaire de 700 m d'altitude et de 17 km de diamètre (FOUQUET, CHARLOU *et al.*, *soumis*). Un graben axial de 2 km de largeur coupe en deux son sommet. Le fond de ce graben est couvert de laves lobées relativement récentes, alors que les murs sont constitués de laves prismatiques surmontées par une couche d'*ejecta* volcaniques. Le champ hydrothermal MENEZ GWEN est situé sur les pentes d'un petit volcan qui se développe sur le plancher dans la partie nord de ce graben.

Composition faunistique

Dans cette zone du point triple, la faune liée à l'hydrothermalisme actif est dominé par des moulières abondantes du Mytilidae *Bathymodiolus* n. sp.⁷ ainsi que par des populations de trois espèces de crevettes Caridea (*Rimicaris exoculata*, *Mirocaris fortunata* et *Chorocaris chacei*). Un polychète Polynoidae est presque toujours observé vivant en commensal dans la cavité palléale des modioles; morphologiquement, il est indiscernable de *Branchipolynoe seepensis*. Cependant, une étude récente par CHEVALDONNÉ, JOLLIVET *et al.*, (1998), basée sur l'étude de séquences de l'ADN, remet en cause l'appartenance des échantillons des sources hydrothermales atlantiques à cette espèce décrite des zones d'émission de fluides froids de Floride. Le crabe Bythograeidae *Segonzacia mesatlantica* représente le nécrophage – carnivore le plus fréquent dans les moulières. La composition faunistique établie à ce jour à partir des échantillons récoltés au cours des campagnes françaises dans cette région est donnée dans l'Appendix 1.

Au fur et à mesure des progrès de l'étude des sites, le nombre d'espèces répertoriées et/ou décrites s'accroît: 32 espèces signalées seulement pour le champ RAINBOW récemment découvert, contre 66 espèces pour LUCKY STRIKE et 35 espèces pour MENEZ GWEN. Ces chiffres prennent plus de signification lorsqu'on les compare au nombre d'espèces présentes sur des sites hydrothermaux mieux connus comme celui des Galápagos (70 espèces) ou de 13° N sur la ride du Pacifique oriental (89 espèces). Le taux d'endémisme⁸ spécifique est faible comparé à celui du Pacifique oriental (48 à 72% contre 90 à 95%) et augmente avec la profondeur. Dans les champs les moins profonds, les espèces bathyales carnivores viennent, se nourrir des organismes hydrothermaux comme nous l'avons observé à MENEZ GWEN pour le crabe Geryonidae *Chaceon affinis* (BISCOITO et SALDANHA, 2000) et à LUCKY STRIKE pour les poissons *Cataetix laticeps* et *Hydrolagus affinis* (SALDANHA et BISCOITO, 1997; MARQUES et PORTEIRO, 1998).

Distribution de la faune sur chaque champ hydrothermal

MENEZ GWEN

Plusieurs sites ont été localisés au sud-ouest et à l'est sur les pentes du volcan (Carte 4) à des profondeurs comprises entre 865 et 840 m. Le fluide chaud émis par les cheminées est translucide et sa température maximale est de 300° C. Un flux diffus

⁷ Espèce dont la description est actuellement sous-presse. Cette espèce est commune aux trois sites explorés.

⁸ Du milieu hydrothermal.

est observé à la base des cheminées. De nombreux dépôts de baryte, d'anhydrite et de silice sont observés dans les champs actifs (FOUQUET, CHARLOU *et al.*, *soumis*). Le fluide a une chlorinité plus faible (360-380 mmol/kg) qu'à LUCKY STRIKE et une concentration faible de H₂S (1,8 mmol/kg). Par rapport à tous les autres sites de la ride médio-atlantique, ce fluide est enrichi dans tous les autres gaz (CH₄ jusqu'à 2,2 mmol/kg) et appauvri en métaux ce qui est une conséquence de la faible pression hydrostatique (CHARLOU, DONVAL *et al.*, *soumis*). La température de l'eau de mer, mesurée à l'extérieur des zones actives est de 8,80° C.

Les deux sites localisés au sud-sud-ouest du volcan à 850 m de profondeur environ sont situés sur une pente où les *ripple marks* sont abondants dus à des courants dont la vitesse peut atteindre 0,5 à 1 m.s⁻¹. Sur le site PP 10 / FI 11 les précipités hydrothermaux (barytine, silice, anhydrite) couvrent une aire dont le diamètre est d'environ 50 m. Des cheminées d'anhydrite de un à deux mètres de hauteur sont présentes au sommet de ce mont hydrothermal peu élevé. La température mesurée est de 269° C dans un des fumeurs et de 12° C à sa base. Quelques petits groupes de modioles (*Bathymodiolus* n. sp.) sont présents, constitués de quelques dizaines d'individus dont les tailles maximales sont comprises entre 1 et 6 cm: ils couvrent des surfaces d'environ 500 cm². Quelques crabes Geryonidae (*Chaceon affinis*) sont présents à proximité.

Un troisième site, plus important, (marqueurs D 9, PP 11, F 12) est présent sur un épaulement de la pente (site MENEZ GWEN *sensu stricto*) entre 860 m et 842 m de profondeur. Il est bordé dans sa partie supérieure par un champ de laves en coussin et latéralement par des éboulements. La périphérie du site est occupée par une ceinture peu dense d'hydrides. De nombreux poissons bathyaux sont présents alentour du site (*Chaunax* sp., *Trachyscorpia cristulata echinata*, *Neocyttus helgae*, *Epigonus telescopus*, *Beryx splendens* (SALDANHA et BISCOITO, 1997)). Le centre de ce site est occupé par des dépôts d'anhydrite et de barytine d'où diffuse un fluide réfringent dont la température varie entre 10 et 40° C (Planche I, photo 3). Un fumeur situé sur l'épaulement nord-ouest émet un fluide dont la température est de 277° C. A la limite entre les laves et les dépôts d'anhydrite se trouvent des colonies très importantes de *Bathymodiolus* n. sp. dont la taille maximale de coquille (des échantillons prélevés) est de 111 mm (Planche I, photo 2). Ces modioles sont dépourvues de Polynoidae commensal. Sur les coquilles, de nombreux gastéropodes patelliformes sont présents, en particulier *Protolira valvatoides* et une nouvelle espèce du genre *Lepetodrilus*. Quelques petites populations de modioles (quelques centaines d'individus) sont présentes sur des éboulis basaltiques. Elles sont constituées principalement de grands individus (l > 40 mm) mais les deux cohortes les plus jeunes (modes 4 mm et 18 mm) sont cependant présentes et représentent environ 20% de la population (COMTET et DESBRUYÈRES, 1998). Les densités estimées pour les modioles sont de 200 à 700 individus. m⁻². Certaines de ces populations sont couvertes par des mattes bactériennes

très importantes. La température enregistrée pendant plusieurs heures dans ces peuplements pendant la campagne DIVA 2 est en général comprise entre 10 et 26° C, le pH varie entre 6,4 et 6,9 et les concentrations en hydrogène sulfuré entre < 0,5 et 1,2 $\mu\text{mol.kg}^{-1}$. Sur ce site, un autre enregistrement de température indique des températures plus élevées dans une population de Mytilidae recouvertes de bactéries filamenteuses avec une moyenne sur 4 jours de 41,2° C; cependant, la position exacte de l'extrémité de cette sonde n'a pu être déterminée avec certitude. Des mesures effectuées lors de la campagne MARVEL montrent que les températures enregistrées au niveau des modioles sont moins élevées que ne le laissent croire les mesures précédentes (Tableau 1), avec un maximum de 12,6 °C et des variations d'assez faible amplitude (Tableau 2). Ces différences proviennent de la difficulté de positionnement de la sonde dans un gradient de température très marqué où les populations de modioles jouxtent un fluide de température plus élevée (38,8° C de moyenne, Tableau 3). Sur les dépôts actifs (parois de cheminées) et entre les modioles se trouvent des populations importantes de *Chorocaris chacei*. Le Bythograeidae *Segonzacia mesatlantica* est le prédateur – nécrophage indigène le plus important tandis que plusieurs *Chaceon affinis* viennent se nourrir de modioles sur le site.

TABLEAU 1 - Caractéristiques physico-chimiques du microenvironnement des modioles et crevettes sur les 3 sites de l'ATJ.

		Menez Gwen	Lucky Strike	Rainbow
modioles	T° C *	8.8-12.6	5.3-15	4.4-5.5
	pH	6.4-6.9	6.3-7.6	7.4
	H ₂ S $\mu\text{mol kg}^{-1}$	0.5-1.2	< LD°-37	0.7-10.7
	CH ₄ $\mu\text{mol kg}^{-1}$	non analysé	< LD-0.5	< LD-0.3
crevettes	T° C *		7.5-34	8-27
	pH		6.1-7.3	6.0-7.0
	H ₂ S $\mu\text{mol kg}^{-1}$		1-54	0.4-22
	CH ₄ $\mu\text{mol kg}^{-1}$		0.2-2.5	5-60

* mesures ponctuelles
 ° < LD: < limite de détection

Les deux sites localisés par 842 m et 866 m sur le flanc oriental (PP 32 et 33 et PP 30 et 31) ont des caractéristiques faunistiques voisines de celles des sites décrits ci-dessus, le site le plus profond (PP 32 et 33) étant le plus étendu. Des bulles de gaz sont émises sur toute la surface active. La température mesurée dans un des fumeurs est de 300° C. Les populations de modioles sont très importantes et couvrent pratiquement toutes les surfaces rocheuses disponibles. Contrairement aux sites

précédemment étudiés les tailles des individus de cette population sont très hétérogènes et les petits individus sont très fréquents ; ces modioles abritent le ver commensal *Branchipolynoe* aff. *seepensis*, mais les taux d'infestation sont bas (~10%). De nombreux gastéropodes sont présents sur les modioles. Les dépôts hydrothermaux (anhydrite) sont couverts de flocculats bactériens fragiles, remis en suspension par les propulseurs du sous-marin. La population de geryons est importante à la périphérie et dans le site (plusieurs dizaines d'individus). Un spécimen appartenant au genre *Gaidropsarus* (Pisces: Gadidae) a été observé dans les failles entre les modioles.

TABLEAU 2 - Enregistrements de température dans des colonies de modioles de différentes tailles et dans un «diffuseur» (fracture) situé à quelques centimètres des modioles. L'observation des écart-types montre une stabilité relative des mesures dans le temps. Légendes des illustrations.

	Position de la sonde	Durée d'enregistrement	Température °C
Menez Gwen	colonie de modioles	48 h	9.79 ± 0.47
Menez Gwen	colonie de modioles	12 h	9.63 ± 0.39
Lucky Strike (Tour Eiffel)	moules de grande taille	6 jours	11.35 ± 2.56
Lucky Strike (Bairro Alto)	moules de petite taille	5 jours	6.61 ± 0.85
Lucky Strike (Bairro Alto)	moules de petite taille	5 jours	5.15 ± 0.72
Lucky Strike (Bairro Alto)	diffuseur (crevettes)	5 jours	38.8 ± 3.8
Lucky Strike (Bairro Alto)	moules de grande taille	6 jours	8.22 ± 1.7

LUCKY STRIKE

Les sites hydrothermaux sont répartis (Carte 3) tout autour du lac de lave, plus particulièrement dans les zones sud-est et nord-ouest. Ils sont composés à la fois d'édifices actifs bien définis comme EIFFEL TOWER, Y3 ou ELISABETH d'où est émis un fluide de température élevée, mais aussi de zones où l'hydrothermalisme est plus diffus. La décharge hydrothermale (Fig. 1) s'effectue par des édifices de haute température riches en cuivre (fumeurs noirs) dont les conduits sont ouverts et dont les fluides ont des températures voisines de 325° C, par des cheminées riches en baryum et en zinc dont la température d'émission est inférieure à 250° C mais aussi sous des surplombs (*flanges*) à des températures de 200° C et à travers les failles des plaques (*slabs*) de sulfures massifs à des températures inférieures à 100° C (FOUQUET, CHARLOU *et al.*, *soumis*). Un tableau de synonymie entre les noms attribués par les missions françaises et américaines donnant la répartition des marqueurs passifs sur les sites (Tableau 3) est proposé.

TABLEAU 3 - Nomenclature des différents sites dans le champ LUCKY STRIKE et des marqueurs associés.

Nom site	Marqueurs PP	Marqueurs Diva	Marqueurs Florès	Marqueurs US
Statue of Liberty				US1
Sintra	PP21		F15	US3
L'aiguille / M. Soares	PP4		F24	
Petit chimiste	PP1			
Près de Fantôme	PP3 - PP23			
	PP2			
Tour Eiffel	PP22	DII, IV, V, VI	F16	
Chimiste		DIII		
Isabel		DVIII	F22	
			F30	US6
				US7
				US4
Montségur				
				White Castel
Hélène	PP6		F17 - F18	Crystal vent
Pico	PP5			
Nuno		DX	F19	
Bairro Alto (ex. Pagodes)	PP7 - PP8 PP25		F29 - F21	
Elisabeth	PP12 - PP13			Jason
	PP24			
Y3		DI	F14	2608 site

Deux très grands sites (EIFFEL TOWER et ELISABETH, diamétralement opposés par rapport au lac de lave, dominant le champ hydrothermal LUCKY STRIKE; ils seront utilisés ici comme modèle de distribution (Fig. 1). Constitués d'un édifice actif d'environ 10 m d'altitude pour une largeur de 8 à 10 m; ils émettent un fluide noir et chaud dont la température est respectivement de 324° C et 313° C. A leur base et sur leur flancs, des surplombs, riches en barytine et en sulfures de fer et de zinc emprisonnent un fluide dont la température est de 200° C environ. Des petits fumeurs émettant un fluide translucide et des diffuseurs sont fréquemment observés sur les parois et les épaulements de l'édifice avec des températures comprises entre 115° et 250° C. Les parois de ces édifices sont recouvertes de *Bathymodiolus* n. sp. sauf sur les tombants recouverts de dépôts friables d'anhydrite et de barytine (Planche II, photo 8) et sur lesquelles sont observés des populations plus ou moins importantes de *Mirocaris fortunata*. Le Polynoidae *Branchipolynoe* aff. *seepensis* est présent dans pratiquement tous les individus récoltés, et au nombre de 1 à 4 individus par hôte.

Certaines zones de la moulière sont couvertes par des tapis denses de bactéries filamenteuses (Planche II, photo 7). Dans les prélèvements faits dans la moulière, de nombreuses espèces accompagnatrices sont observées, en particulier les gastéropodes des genres *Protolira*, *Peltospira*, *Lepetodrilus* et *Shinkailepas* et les amphipodes de l'espèce *Luckia striki*. Sur les parois de petits diffuseurs actifs de faible et moyenne températures (30° à 90° C par exemple sur un petit diffuseur à EIFFEL TOWER) on observe des groupes de plusieurs dizaines d'individus très actifs de *Chorocaris chacei*. De nombreux spécimens du Bythograeidae *Segonzacia mesatlantica* sont présents dans la moulière, une forte proportion d'individus étant recouverte par des bactéries filamenteuses. Sur le pourtour du site, quelques espèces de filtreurs de petite taille sont observés en faible densité dans les fissures (par exemple des cirripèdes pédonculés) ainsi que des petits carnivores sessiles comme *Candelabrum phrygium* (hydrozoaire).

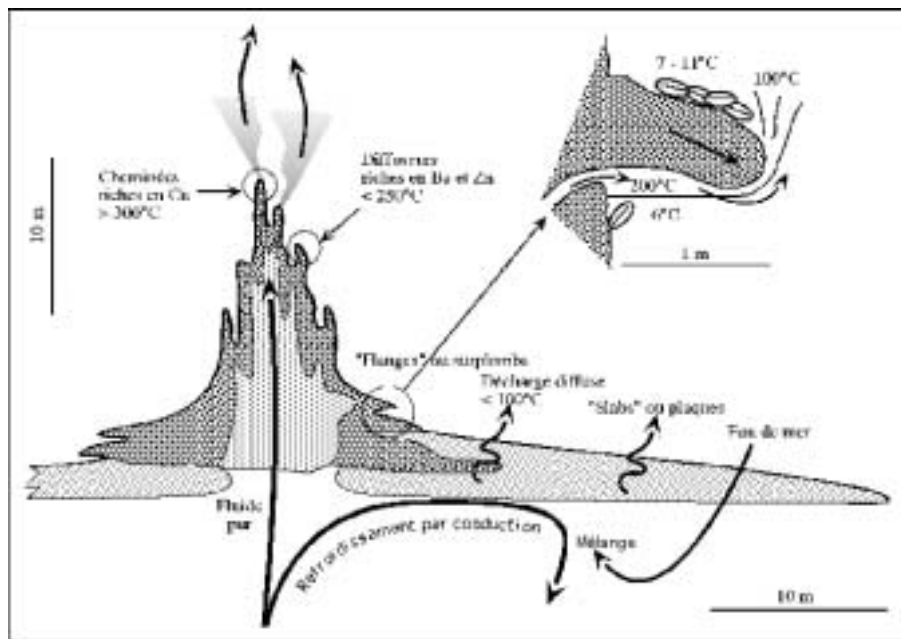


Fig. 1 - Représentation schématique d'une section transversale d'un site hypothétique du champ hydrothermal LUCKY STRIKE (adapté d'après FOUQUET, CHARLOU *et al.*, (soumis)).

L'ichtyofaune du domaine bathyal est abondante autour du site où elle fait de fréquentes incursions: la chimère *Hydrolagus pallidus* est fréquente, deux à trois individus de *Cataetys laticeps* sont toujours présents à la base de EIFFEL TOWER ainsi que plusieurs individus de *Gaidropsarus* n. sp. qui vivent à la base du fumeur dans des crevasses de l'édifice ; *Lepidion schmidti* est lui aussi observé dans cette zone (SALDANHA et BISCOITO, 1997; *soumis*). Sur le site ELISABETH, les crevettes

Chorocaris chacei et *Mirocaris fortunata* sont très abondantes. Les modioles sont présentes sur les arêtes est et ouest de l'édifice. Les mattes bactériennes sont très abondantes sur l'ensemble.

La répartition des modioles sur EIFFEL TOWER a particulièrement retenu notre attention (Planche II, photos 7 et 8). Une simple observation directe des populations montre qu'il existe une ségrégation spatiale de taille dans une population de *Bathymodiolus* (COMTET, 1998; COMTET et DESBRUYÈRES, 1998) à l'intérieur d'un même site. L'étude des spectres de taille dans des échantillons récoltés sur des substrats isolés (blocs ou fragments de sulfures) à l'intérieur d'un site montre que les petits individus dominent sur les zones peu actives alors que les grands individus sont présents dans les zones les plus actives, sur les parois des fumeurs à proximité des zones d'émission. Ainsi certains prélèvements sont dominés (75%) par les individus appartenant à la première cohorte (mode 4,35 mm) alors que d'autres échantillons sont composés de 63% d'individus appartenant aux cohortes plus âgées (modes 13 à 91 mm). L'étude des micro-environnements montre un accroissement des valeurs moyennes de la température avec la taille (~6° C en moyenne pour les petites tailles et environ 12° C pour les grandes tailles (Tableau 4)) mais aussi de sa variabilité temporelle. Les paramètres chimiques liés suivent une même tendance: relation inverse du pH et de la taille, (les grands individus étant à des pH moyens de 7 tandis que les petits individus sont à des pH moyens de 7,5), relation proportionnelle avec la concentration en sulfures (1 $\mu\text{mol.kg}^{-1}$ à 10 $\mu\text{mol.kg}^{-1}$). Cette ségrégation spatiale a été attribuée à des phénomènes de croissance différentielle et/ou de compétition intraspécifique. Il semble que l'hypothèse d'une compétition intraspécifique (JOHNSON, CHILDRESS *et al.*, 1994; COMTET et DESBRUYÈRES, 1998) et d'une migration dans le gradient de sulfure au cours de la croissance soient les hypothèses la plus vraisemblable, attestées par différentes observations effectuées *in situ*⁹ et *in vitro*¹⁰.

Au nord-est du lac de lave se trouve le site Y3 constitué d'une cheminée de 12 m d'altitude environ et d'un petit édifice situé à la base qui comporte un surplomb actif. Sur les 5 m inférieurs du fumeur, formés par une superposition de surplombs, il n'existe que peu d'activité ; de nombreuses modioles de grande taille y sont présentes sur les faces supérieures des surplombs, plus ou moins couvertes de particules minérales noires. Le gastéropode prédateur *Phymorhynchus* est présent en petites populations parmi les modioles. Au fur et à mesure de la remontée le long du fût de la cheminée des failles longitudinales se dessinent. La partie supérieure du fût comporte de nombreux précipités d'anhydrite et des mattes bactériennes. Quelques groupes de *Rimicaris*

⁹ Expériences de colonisation de substrats vierges.

¹⁰ Elevage de jeunes modioles dans des gradients de sulfure (P. DANDO, comm. pers.).

exoculata sont présents dans les fissures tandis que les populations de *Mirocaris fortunata* peuplent les tombants. Le sommet de la cheminée comporte plusieurs fumeurs noirs.

La plupart des autres sites visités est composée d'édifices de taille plus réduite pour lesquels nous prendrons le modèle du site BAIRRO ALTO. Ce site, situé au nord-ouest du lac de lave est composé de quatre édifices sphéroïdes dont la hauteur varie entre 2 et 4 mètres. Ils sont couronnés par quelques diffuseurs actifs de faible taille. Ils sont constitués latéralement d'une juxtaposition de surplombs actifs qui piègent un fluide chaud dont la température est voisine de 200° C produisant un effet de miroir à l'interface entre le fluide chaud et l'eau de mer (Planche II, photo 6). Au pied de ces édifices se trouvent des colonies de zoanthaires et quelques *Candelabrum phrygium* dans des zones où aucune anomalie de température n'est décelée. Deux espèces de crevettes (*Chorocaris chacei* et *Mirocaris fortunata*) ainsi que quelques modioles sont présentes à proximité de l'interface inférieure. A la marge du surplomb, la température est voisine de 100° C et aucun animal n'y est observé. Des populations importantes de modioles et de crevettes sont présents sur la face supérieure du surplomb à proximité d'une sortie de fluide (Planche II, photo 5) où la température est voisine de 10° C. Dans cet environnement, plusieurs individus de l'oursin *Echinus alexandri* ont été observés sur les sites STATUE OF LIBERTY et SINTRA. Bien que cette espèce soit répandue dans l'Atlantique nord, elle semble venir se nourrir sur les sites actifs. La faune associée est la même que précédemment décrite sur les fumeurs. Dans toute le champ hydrothermal, les fissures résultant de la fracture des *slabs* sont colonisée par des Mytilidae, même dans des zones sans activité apparente.

RAINBOW

Trente sites actifs ont été observés sur la zone explorée (Carte 4). Ils sont alignés suivant une direction générale d'environ N 60 alors que sur chaque site, les édifices sont alignés sur une direction N 40. Sur la partie occidentale du champ hydrothermal les fumeurs noirs sont localisés sur les flancs et le sommet d'une crête étroite de 10 à 20 m d'altitude orientée N 40.

Les sites actifs de ce champ hydrothermal présentent une morphologie très variable depuis des fumeurs noirs très actifs mais peu élevés (quelques décimètres à un mètre environ) jusqu'à des sites très développés présentant plusieurs dizaines de cheminées atteignant 8 m d'altitude et comportant des fumeurs en ruche et des diffuseurs. Les fumeurs supposés être les plus «jeunes» et les plus actifs sont situés aux extrémités occidentale et orientale du champ hydrothermal. La zone ouest a le relief le plus tourmenté alors que les sites de la zone orientale sont situés sur un plateau sédimentaire. Les sites les plus développés (les plus âgés ?) sont au centre du champ hydrothermal (PP 28/35 et PP 29/37). Ils sont composés à la fois d'édifices actifs et

de fumeurs en cours d'«extinction». La composition et la densité de la faune hydrothermale montrent une grande variabilité en fonction de la géomorphologie des sites.

Les sites les plus jeunes et les plus actifs sont presque azoïques (Planche I, photo 1) si ce n'est à leur périphérie où des espèces sessiles sont présentes (éponges comme *Cladorhiza* sp. et *Euchelipluma pristina*, hydrozoaires comme *Candelabrum phrygium*). Des hydraires forment aussi des feutrages assez denses sur les substrats durs alentours. Dans la région est, des Chaetopteridae du genre *Phyllochaetopterus* peuvent former des populations assez denses dans le sédiment proche des sites. Sur la crête active située à l'ouest du champ, la crevette *Caridea Mirocaris fortunata* a été observée en populations assez denses ainsi que quelques individus de *Rimicaris exoculata* et de *Chorocaris chacei*. Seule exception parmi ces sites jeunes, le fumeur PP 26 présente une population de modioles de plusieurs dizaines d'individus de petite taille.

Le site PP 29 est un exemple des édifices complexes de la zone centrale du champ (Planche II, photos 1 et 4). Situé à 2283 m de profondeur, c'est un ensemble de 14 cheminées qui couvrent une surface au sol de 6,5 m x 4,5 m (~30 m²). Ces cheminées peuvent atteindre 8 m de hauteur, et la surface des parois représente un développement de 70 m² environ. Sur les quatorze cheminées, trois seulement sont actives: deux sont des fumeurs noirs relativement actifs, la troisième émet lentement un fluide peu chargé en particules. Deux des onze cheminées non actives semblent cependant diffuser faiblement à leur base. Dans les zones chaudes, les cheminées sont couvertes soit par des oxydes de manganèse (aspect pulvérulent noir) soit par des oxydes de fer (couleur rouille). La température mesurée au sommet du diffuseur est comprise entre 22 et 63° C. Des populations de *Mirocaris fortunata* couvrent les oxydes de manganèse et une partie importante (38%) des oxydes de fer avec des densités très élevées (1200 individus.m⁻² à 2800 individus.m⁻²). Dans ces zones actives, la température est comprise entre 11 et 18° C, le pH est compris entre 6,8 et 7,5 et la concentration en sulfures est comprise entre 0,4 et 21 µmol.kg⁻¹. Des «essaims» très denses (> 3000 individus.m⁻²) de *Rimicaris exoculata* sont présents dans les dépressions entre les cheminées et dans certaines failles des parois, sur des surfaces comprises entre ¼ et 1/20 de m² (Planche II, photos 1, 2 et 4). Les températures mesurées dans ces «essaims» sont comprises entre 9 et 25° C, le pH est compris entre 6,4 et 7,2 et la concentration en sulfures entre 0,4 et 17 µmol.kg⁻¹. L'ensemble de ces populations de *Rimicaris* couvre 37% de la surface totale. Dans les zones peu actives, sur les oxydes de fer, de petites populations de *Bathymodiolus* n. sp. composés d'individus de grande taille sont observées (Planche II, photo 4). Dans ces moulières, la température mesurée est voisine de 7° C, le pH est compris entre 7,4 et 8 et la teneur en sulfures varie de 0,4 à 12 µmol.kg⁻¹. Elles couvrent environ 22% de la surface totale de ce faciès. Seuls trois individus de Bythograeidae ont été observés sur ce site. Au pied des cheminées, dans des zones couvertes de

particules hydrothermales, les peuplements sont dominés par les modioles (Planche II, photo 3) qui couvrent la moitié de la surface occupée par ce faciès, des populations de *M. fortunata* (50 à 200 individus.m⁻²) et de *Chorocaris chacei* (< 10 individus.m⁻²).

DISCUSSION

Les premières observations des champs peu profonds (800-1700 m) de la zone du point triple des Açores, LUCKY STRIKE (Van DOVER, DESBRUYÈRES *et al.*, 1993) puis MENEZ GWEN (DESBRUYÈRES, ALAYSE *et al.*, 1994), dominés par les modioles *Bathymodiolus* n. sp. contrastaient avec celles effectuées sur les autres sites découverts plus au sud et plus profonds, SNAKE PIT (23° N - 3480 m) et TAG (26° N - 3650 m) dominés par les crevettes – *Rimicaris exoculata* en particulier – (RONA, KLINKHAMMER *et al.*, 1986; GALKIN et MOSKALEV, 1990; GEBRUK, PIMENOV *et al.*, 1993; SEGONZAC, 1992). Cette différence suggérait l'existence de mécanismes d'isolement tels la profondeur ou les failles transformantes et zones de fracture et l'existence de deux provinces biogéographiques le long de la ride médio-atlantique (Van DOVER, DESBRUYÈRES *et al.*, 1993; DESBRUYÈRES, ALAYSE *et al.*, 1994). Par la suite la description des champs BROKEN SPUR (29° N - 3000 m) (MURTON, Van DOVER *et al.*, 1995; COPLEY, TYLER *et al.*, 1997) et LOGATCHEV (14° 45 N - 3000 m) (GEBRUK, MOSKALEV *et al.*, 1997) montrait des peuplements dominés par les crevettes malgré des abondances plus faibles (*R. exoculata* ne formant pas d'«essaims» à BROKEN SPUR et *Mirocaris keldyshi* à LOGATCHEV), et confirmait la dominance des crevettes sur les champs hydrothermaux situés au sud de la zone de fracture Atlantis par 3000 m de profondeur et plus. Enfin, le champ hydrothermal RAINBOW découvert à des latitude et profondeur intermédiaires (36° N - 2300 m) montre plutôt des peuplements proches de ceux de SNAKE PIT ou TAG avec des populations denses de crevettes, aussi bien *Rimicaris exoculata* qui forme de larges agrégats que *Mirocaris fortunata* abondante sur tous les sites de ce champ. Les modioles sont présentes, avec la même espèce que celle observée à LUCKY STRIKE et MENEZ GWEN ; même si la population est sur certains site assez abondante, elle est localisée au pied des édifices comme sur les sites de SNAKE PIT ou TAG, et comporte très rarement des individus de petite taille. Si l'on considère les espèces dominantes et leur contribution relative aux peuplements, on peut donc différencier les champs hydrothermaux LUCKY STRIKE et MENEZ GWEN des autres champs de la ride médio-atlantique. Si l'on considère l'ensemble des espèces prélevées, malgré une ressemblance apparente entre les communautés des champs de LUCKY STRIKE et MENEZ GWEN, le calcul des indices de Jaccard nous montre que leur similitude faunistique au niveau spécifique est faible (~20% entre MENEZ GWEN et LUCKY STRIKE). La similitude est du même ordre entre RAINBOW et MENEZ GWEN (20%) alors qu'elle est légèrement plus élevée (27%) entre RAINBOW et LUCKY STRIKE. Il faut comparer ces coefficients à la

valeur bien supérieure de 40% obtenue entre les champs de l'EPR situés par 13° N et 21° N, géographiquement plus éloignés (1000 km) et séparés par les failles transformantes RIVERA et OROZCO. De même, la similitude faunistique spécifique entre le champ RAINBOW et le champ SNAKE PIT est faible (22%), malgré la ressemblance générale des communautés des deux sites. La biogéographie est influencée par des facteurs écologiques locaux et des facteurs historiques. Pour ce qui est des facteurs historiques, l'homogénéité des populations liées à l'hydrothermalisme le long d'une ride active est fonction du nombre de sites relais existant entre deux champs hydrothermaux, de l'absence de discontinuité majeure dans la ride (failles transformantes ou plaques continentales). Un modèle linéaire croissant de distribution des panaches hydrothermaux en fonction du taux d'expansion a été proposé par (BAKER, GERMAN *et al.*, 1995) et récemment rediscuté à la suite de la localisation de plusieurs champs actifs sur une dorsale ultra-lente (Van DOVER, 1998). GERMAN, PARSON *et al.*, (1996) localisent 7 panaches hydrothermaux sur 200 km de ride entre 38° et 36° N sans que l'on puisse donner une relation univoque entre l'existence de panache et celle d'un champ hydrothermal au sens actuellement admis. En effet, des panaches importants comme celui du segment FAMOUS n'ont pu être mis en relation avec une activité hydrothermale paroxysmale malgré un effort intense d'exploration. L'espacement entre zones actives est probablement plus grand sur les rides lentes que sur les rides rapides et les échanges entre métapopulations doivent de ce fait être plus réduits que sur les rides rapides ou ultra-rapides. Cependant, les distances entre les champs connus dans cette zone sont relativement faibles (89 kilomètres entre MENEZ GWEN et LUCKY STRIKE, 183 km entre LUCKY STRIKE et RAINBOW). Les principales différences faunistiques observées entre les champs hydrothermaux LUCKY STRIKE et MENEZ GWEN proviennent de l'appauvrissement en espèces endémiques de l'hydrothermalisme et une augmentation de la pénétration d'espèces bathyales et non de phénomènes de vicariance. Les peuplements de ces deux champs et celui de la zone RAINBOW diffèrent sans doute plus en réponse aux conditions environnementales que sous l'action des mécanismes d'isolement géographiques de métapopulations peu distantes (la faille Pico située entre LUCKY STRIKE et RAINBOW ne provoque qu'un décrochement de 45 km).

La variation bathymétrique liée à la présence du point chaud des Açores, semble provoquer progressivement un changement du micro-environnement hydrothermal non seulement entre champs différents mais aussi entre les sites d'un même champ comme observé à LUCKY STRIKE, sous l'action des phénomènes de séparation de phases. A ce phénomène s'ajoutent les variations chimiques liées à la présence de roches ultrabasiques sur le champ RAINBOW. Cependant, les concentrations en composés nutritifs (H_2S et CH_4) et les températures varient peu d'un champ à l'autre de même que les concentrations en ions métalliques, à l'exception du fer. Ainsi, la température et la concentration en éléments nutritifs du fluide ne permettent pas d'expliquer les

différences observées dans les espèces dominantes entre les zones LUCKY STRIKE et MENEZ GWEN d'une part et la zone RAINBOW d'autre part. Par contre, flux particulaire est d'un ordre de grandeur plus élevé à RAINBOW que dans les deux autres champs hydrothermaux (KHRIPOUNOFF, comm. pers.) et l'augmentation de la concentration en particules minérales toxiques et agressives dans le fluide pourrait être à RAINBOW un facteur défavorable au développement des moulières. En effet, *Bathymodiolus* n. sp. qui vit en symbiose trophique avec deux souches bactériennes, l'une méthanotrophe, l'autre sulfo-oxydante (FIALA-MÉDIONI, CAVANAUGH *et al.*, 1996) conserve un comportement de filtreur: les mouvements d'eau dans l'espace palléal permettent d'alimenter ses symbiotes en composés nutritifs (H_2S et CH_4). La grande extension des moulières dans les zones hydrothermales peu profondes où le fluide est peu chargé en particules a également été signalée dans le bassin nord-fidjien (DESBRUYÈRES, ALAYSE-DANET *et al.*, 1994) ainsi que à Minami-Ensei Knoll et sur le Suiyo Seamount (HASHIMOTO and OKUTANI, 1994). De plus, la dominance des substrats meubles empêche les possibilités d'installation à la marge des sites actifs de la zone RAINBOW où la précipitation minérale particulièrement importante limite le développement des moulières au niveau des fumeurs eux-mêmes. Au contraire, dans la zone LUCKY STRIKE, le fluide peu chargé en particules et riche en gaz permet le développement des moulières aussi bien sur les parois des fumeurs que dans les fissures multiples des «slabs» où les jeunes modioles peuvent trouver des zones d'installations à l'écart des populations d'adulte. L'étude des sites opposés de la zone MENEZ GWEN est révélatrice de l'importance de la disponibilité des surfaces permettant l'installation des post-larves: les laves en coussin sont abondantes dans la zone active sur les pentes orientales du volcan forment de nombreux micro-biotopes et permettent le développement d'une moulière à forte hétérogénéité de taille (comportant de nombreux individus de petite taille) alors que ces surfaces basaltiques ne sont que marginales sur le site occidental dont la surface est dominée par les précipités hydrothermaux pulvérulents peu propice à la fixation des modioles par leurs filaments byssaux. Dans ce site l'hétérogénéité de taille de la population de modioles, cantonnée aux quelques substrats durs des épaulements, est faible, les cohortes les plus âgées éliminant probablement les nouveaux venus par compétition intraspécifique. La nature des structures par lesquelles s'échappent le fluide hydrothermal (cheminées, diffuseurs, fractures) semble également jouer un rôle dans la répartition des espèces dominantes. En effet, les diffuseurs très actifs nombreux sur les édifices des sites de la zone RAINBOW, comme sur les sites de SNAKE PIT (les «ruches») sont très attractifs pour les crevettes *R. exoculata* et *M. fortunata* alors que les moulières sont bien développées sur les sites où le fluide s'échappe par des fractures.

La faible représentation de *Rimicaris exoculata* à LUCKY STRIKE (site Y3) et son absence à MENEZ GWEN est difficilement explicable puisque *Mirocaris fortunata* et *Chorocaris chacei* sont présents sur ces deux derniers sites, même si leur

abondance est variable ; un contrôle biogéographique paraît donc improbable. L'absence de *R. exoculata* peut être expliquée par l'absence du micro-environnement dans lequel elle se nourrit (SEGONZAC, 1992; SEGONZAC, SAINT LAURENT *et al.*, 1993) ou de son occupation par les modioles adultes qui les excluraient par compétition interspécifique. La nature du substrat pourrait être un facteur déterminant la répartition des crevettes *R. exoculata*. En effet ces dernières se nourrissent de bactéries libres ou associées à des particules minérales; le développement des ces différentes populations bactériennes est lié à la disponibilité des composés réduits dans le fluide et sous forme de précipités solides au niveau des parois et diffuseurs actifs (Van DOVER, FRY *et al.*, 1988; SEGONZAC *et al.*, 1993). Une explication serait donc à rechercher dans les réactions géochimiques à l'interface fluide /eau de mer / paroi du fumeur et dans le renouvellement des populations bactériennes. Les deux autres espèces de crevettes ont probablement d'autres exigences environnementales du fait de leur régime alimentaire différent: *Chorocaris chacei* est supposé majoritairement nécrophage (SEGONZAC, de SAINT-LAURENT *et al.*, 1993) et est rencontrée dans les moulières des sites de LUCKY STRIKE et MENEZ GWEN, et sur le champ RAINBOW comme sur celui de SNAKE PIT dans les zones de diffusion faible au pied des édifices. *Mirocaris fortunata*, capable de se nourrir aussi bien de bactéries filamenteuses ou d'autres types bactériens que de matière organique provenant des moules (POND, SEGONZAC *et al.*, 1997), possède présente des exigences beaucoup moins strictes que *R. exoculata* et est ainsi présente sur la totalité des sites des trois champs hydrothermaux de l'ATJ.

Les peuplements des deux champs actifs les moins profonds de la zone ATJ, diffèrent des autres sites de la dorsale médio-atlantique principalement par la dominance de *Bathymodiolus* n. sp. La communauté du champ RAINBOW, malgré la relativement faible profondeur (2320 m), et l'existence de failles transformantes (HAYNES, ATLANTIS, puis KANE et FIFTEEN TWENTY) est proche par sa composition et sa biodiversité de celle des sites TAG, BROKEN SPUR et SNAKE PIT malgré les cas de vicariances entre espèces accompagnatrices. Les différences chimiques liées à la présence de roches ultrabasiques ne semblent pas apporter de modifications majeures de la composition faunistique et l'on peut considérer qu'il n'existe qu'une seule province biogéographique sur les sites hydrothermaux de la ride médio-atlantique entre 15° 40' N et 38° N. C'est cette même communauté que l'on retrouve lorsque la profondeur diminue, et que les propriétés du fluide sont affectées par les processus de séparation de phase. Quand la teneur en particules du fluide diminue, les filtreurs symbiotrophes deviennent dominants par rapport aux mangeurs de dépôts et les espèces bathyales périphériques pénètrent dans la zone active pour se nourrir. La stabilité spatio-temporelle supposée des champs hydrothermaux des dorsales lentes, et la fragmentation relative du milieu conduit cependant à une faible similitude spécifique entre sites au niveau des espèces accompagnatrices.

REMERCIEMENTS

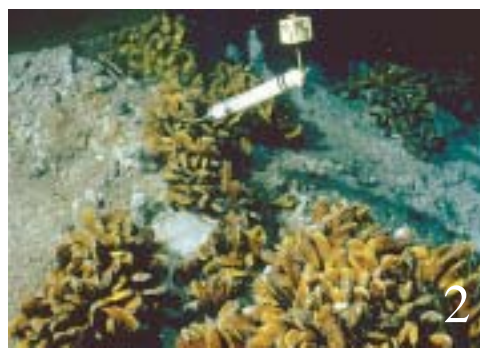
Aucun travail en grande profondeur n'est possible sans la participation complice des équipages des navires et des submersibles habités. Il nous est particulièrement agréable de remercier pour leur aide efficace et amicale les officiers et les équipages des navires océanographiques «Nadir» et «L'Atalante» ainsi que les pilotes et les techniciens du submersible NAUTILE pour leur grande compétence et pour leur intérêt pour notre travail. La description faunistique n'est possible que grâce à une coopération avec les taxinomistes qui étudient le matériel et qui nous communiquent le plus rapidement possible leurs manuscrits. Patrick Briand, Jacques Kerdoncuff et Philippe Rodier ont assuré le travail technique à la mer et Violaine Martin les dessins de cet article. Nous remercions Charles Langmuir d'avoir invité l'un de nous (DD) à la campagne «LUCKY STRIKE» en 1993. Daniel Fornari et Susan Humphris nous ont communiqué le rapport de la campagne américaine «Lustre» dans la zone LUCKY STRIKE. Cindy Van Dover nous a aidé à constituer la liste faunistique présentée ici. Ce travail a été financé par IFREMER (France), par la «Fundação para a Ciência e Tecnologia (Programa Praxis XXI)» (Portugal) et par L'Union européenne dans le cadre du quatrième programme communautaire de recherche et développement (MAST3 AMORES - CT MAS3 950040).

Planche I (Page ci-contre):

Photo 1 - Champ hydrothermal RAINBOW, fumeur isolé de la région orientale du champ.

Photos 2 et 3 - Champ hydrothermal MENEZ GWEN; populations de *Bathymodiolus* n. sp. installées sur des substrats durs en marge des zones de diffusions. Remarquer les émissions de fluide clair et chaud sur la Photo 3.

Photo 4 - Reproduction d'une aquarelle représentant un fumeur du champ LUCKY STRIKE réalisée au cours de la campagne «DIVA 2» par le Professeur LUIZ SALDANHA.



4

Planche II

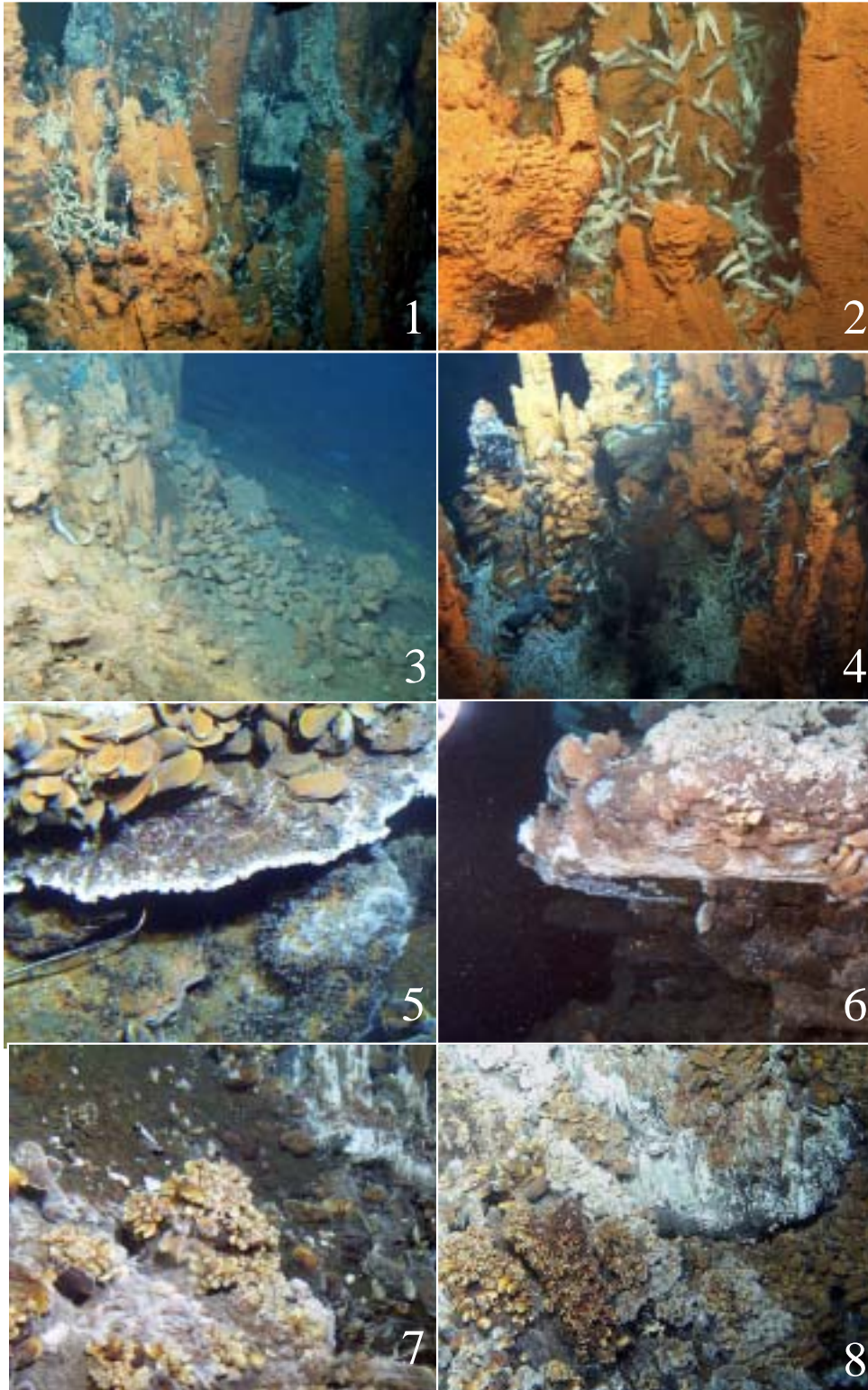
Photos 1 et 2 - Site PP 28 du champ hydrothermal Rainbow, essaims de *Rimicaris exoculata* sur des cheminées recouvertes d'oxydes de fer.

Photo 3 - Vue de la pente basale des fumeurs où sont présentes des moulières recouvertes d'oxydes et de particules hydrothermales. Le poisson visible au centre à gauche est un Zoarcidae nouveau du genre *Pachycara*.

Photo 4 - Même site. Remarquer au centre de la photographie le fluide noir qui est émis à travers un essaim de *R. exoculata*. Sur le fumeur inactif à gauche de la vue, une population de modiole de grande taille.

Photos 5 et 6 - Surplombs actifs (site Bairro Alto) en vue supérieure (5) et de contre plongée (6). Remarquer la zone azoïque située en bordure de la structure.

Photos 7 et 8 - Vues de la base et de la paroi du site TOUR EIFFEL montrant la ségrégation spatiale des différentes cohortes de *Bathymodiolus* n. sp. ainsi que la présence de mattes bactériennes sur certains groupes de modioles.



RÉFÉRENCES

BAKER, E. T., C. R. GERMAN et H. ELDERFIELD:

1995. Hydrothermal plumes over spreading-center axes: global distributions and geological inferences. *Seafloor Hydrothermal Systems*. R. A. Z. S. E. Humphris, L. S. Mullineaux and R. E. Thomson, American Geophysical Union. **91**: 47-71.

BISCOITO, M. et L. SALDANHA:

2000. Occurrence of *Chaceon affinis* (Decapoda: Geryonidae) in the vicinity of a hydrothermal vent site (on the Mid-Atlantic Ridge). *Journal of Crustacean Biology*, **20** (1): 128-131.

CHARLOU, J.-L., H. BOUGAULT, J.-P. DONVAL, H. PELLÉ, C. LANGMUIR et T. F. S.:

1993. Seawater CH₄ concentration over the Mid-Atlantic Ridge from the Hayes F. Z. to the Azores Triple Junction. *Eos, Transactions, American Geophysical Union Spring meeting*: 1993.

CHARLOU, J.-L., J.-P. DONVAL, E. DOUVILLE, J. KNOERY et Y. FOUQUET:

- soumis*. Geochemistry of hydrothermal fluids collected at Lucky Strike (37° 17' N) and Menez Gwen (37° 50' N) hydrothermal fields, South of the Azores Triple Junction on the Mid-Atlantic Ridge (DIVA 1 cruise, May 1994). *Journal of Geophysical Research, B*.

CHEVALDONNÉ, P., D. JOLLIVET, R. A. FELDMAN, D. DESBRUYÈRES, R. A. LUTZ et R. C. VRIEJENHOEK:

1998. Commensal scale-worms of the genus *Branchipolynoe* (Polychaeta: Polynoidae) at deep-sea hydrothermal vents and cold-seeps. *Cahiers de Biologie Marine*, **39**: 347-350.

COMTET, T.:

1998. *Structure des populations, reproduction, croissance et phylogéographie des Mytilidae des champs hydrothermaux Lucky Strike et Menez Gwen (37° 17' N et 37° 50' N sur la dorsale médio-atlantique)*. Thèse en Océanographie Biologique. Brest, France, Université de Bretagne Occidentale: 244 pp.

COMTET, T. et D. DESBRUYÈRES:

1998. Population structure and recruitment in mytilid bivalves from the Lucky Strike and Menez Gwen hydrothermal vent fields (37° 17' N and 37° 50' N on the Mid-Atlantic Ridge). *Marine Ecology Progress Series*, **163**: 165-177.

COPLEY, J. T. P., P. A. TYLER, B. J. MURTON et C. L. Van DOVER:

1997. Spatial and interannual variation in the faunal distribution at Broken Spur vent field (29° N, Mid-Atlantic Ridge). *Marine Biology*, **129**: 723-733.

DESBRUYÈRES, D., A. M. ALAYSE-DANET, S. OHTA et S. P. O. B. A. STARMER:

1994. Deep-sea hydrothermal communities in Southern Pacific back-arc basins (the North Fiji and Lau Basins): Composition, microdistribution and food-web. *Marine Geology*, **116**: 227-242.

DONVAL, J.-P., J.-L. CHARLOU, E. DOUVILLE, J. KNOERY, Y. FOUQUET, E.

PONCEVERA, P. JEAN-BAPTISTE, M. STIEVENARD et C. GERMAN:

1997. High H₂ and CH₄ content in hydrothermal fluids from Rainbow site newly sampled at 36° 14' N on the AMAR segment, Mid-Atlantic Ridge (diving Flores cruise, July 1997). Comparison with other MAR sites. *Eos, Transactions, American Geophysical Union*, **78** (46): 832.

DOUVILLE, E., J.-L. CHARLOU, J.-P. DONVAL, J. KNOERY, Y. FOUQUET, P.

BIENVENU et P. APPRIOU:

1997. Trace elements in fluids from the new Rainbow hydrothermal field (36° 14' N, MAR): a comparison with other Mid-Atlantic fluids. *Eos, Transactions, American Geophysical Union*, **78** (46): 832.

FIALA-MÉDIONI, A., C. CAVANAUGH, P. DANDO et C. Van DOVER:

1996. Symbiotic mussels from the Mid-Atlantic ridge: Adaptations to trophic resources. *Journal of Conference Abstracts*, **1** (2): 788.

FORNARI, D., C. L. Van DOVER, T. SHANK, R. LUTZ et M. OLSSON:

1994. A versatile, low-cost temperature sensing device for time-series measurements at deep sea hydrothermal vents. *BRIDGE Newsletter*, **6**: 40-47.

FOUQUET, Y.:

1997. Geological setting and composition of hydrothermal sulfide deposits along the Mid-Atlantic Ridge. Volcanic control versus tectonic control of sulfide mineralisation. *Eos, Transactions, American Geophysical Union*, **78** (46): 832.

FOUQUET, Y., H. ONDRÉAS, J.-L. CHARLOU, J.-P. DONVAL, J. RADFORD-KNOERY, I.

COSTA, N. LOURENÇO et M. K. TIVEY:

1995. Atlantic lava lakes and hot vents. *Nature*, **377**: 201.

FOUQUET, Y., J.-L. CHARLOU, H. ONDRÉAS, J. RADFORD-KNOERY, J.-P. DONVAL, E.

DOUVILLE, R. APPRIOUAL, P. CAMBON, H. PELLÉ, J.-Y. LANDURÉ, A. NORMAND, E.

PONSEVERA, C. GERMAN, L. PARSON, F. BARRIGA, I. COSTA, J. RELVAS et A.

RIBEIRÀ:

1997. Discovery and first submersible investigations on the Rainbow hydrothermal field on the MAR (36° 14 N). *Eos, Transactions, American Geophysical Union*, **78** (46): 832.

FOUQUET, Y., J.-L. CHARLOU, J.-P. DONVAL, J. RADFORD-KNOERY, H. ONDRÉAS, P.

CAMBON, H. BOUGAULT, J. ETOUBLEAU, F. J. A. S. BARRIGA, I. M. A. COSTA, N.

LOURENÇO et M. K. TIVEY:

- soumis*. Hydrothermal processes on shallow volcanic segments: Mid Atlantic Ridge near the Azores Triple Junction. *Journal of Geophysical Research*, *B*.

GALKIN, S. V. et L. I. MOSKALEV:

1990. Hydrothermal fauna of the Mid-Atlantic Ridge. *Oceanology*, **30** (5): 624-627.

GEBRUK, A. V., L. I. MOSKALEV, P. CHEVALDONNÉ, S. M. SUDARIKOV et P.

CHERNYAEV:

1997. Hydrothermal vent fauna of the Logatchev area (14° 45' N, MAR): preliminary results from first Mir and Nautilé dives in 1995. *InterRidge News*, **6** (2): 1-8.

GEBRUK, A. V., N. V. PIMENOV et A. S. SAVVICHEV:

1993. Feeding specialization of bresiliid shrimps in the TAG site hydrothermal community. *Marine Ecology Progress Series*, **98**: 247-253.

GERMAN, C., L. M. PARSON et H. SCIENTIFIC TEAM:

1996. Hydrothermal exploration near the Azores Triple Junction: Tectonic control of venting at slow-spreading ridges? *Earth and Planetary Science Letters*, **138**: 93-104.

GERMAN, C. R., K. J. RICHARDS, M. D. RUDNICKI, J. L. CHARLOU et T. F. S. PARTY:

- soumis*. Topographic control of a dispersing hydrothermal plume. *Earth and Planetary Science Letters*.

HASHIMOTO, J. et T. OKUTANI:

1994. Four new mytilid mussels associated with deepsea chemosynthetic communities around Japan. *Venus (Japanese Journal of Malacology)*, **53** (2): 61-83.

JOHNSON, K. S., J. J. CHILDRESS, C. L. BEEHLER et C. M. SAKAMOTO:

1994. Biochemistry of hydrothermal vent mussel communities: the deep-sea analogue to the intertidal zone. *Deep-Sea Research*, **41** (7): 993-1011.

LONSDALE, P. F.:

1977. Clustering of suspension-feeding macrobenthos near abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centers. *Deep-Sea Research*, **24** (4065): 857-863.

MARQUES, A. et F. PORTEIRO:

1998. Hydrothermal vent mussel *Bathymodiolus thermophilus* (Bivalvia: Mytilidae): diet item of *Hydrolagus affinis* (Pisces, Chimeridae). *InterRidge News* **7** (1): 21.

MURTON, B. J., C. Van DOVER et E. SOUTHWARD:

1995. Geological setting and ecology of the Broken Spur hydrothermal vent field: 29° 10' N on the. *Hydrothermal vents and processes*. C. L. W. L. M. Parson, D. R. Dixon. London, The Geological Society of London. **87**: 33-41.

POND, D. W., M. SEGONZAC, M. V. BELL, D. R. DIXON, A. E. FALLICK et J. R. SARGENT:

1997. Lipid and lipid carbon stable isotope composition of the hydrothermal vent shrimp *Mirocaris fortunata*: evidence for nutritional dependence on photosynthetically fixed carbon. *Marine Ecology Progress Series*, **257**: 221-231.

RONA, P. A., G. KLINKHAMMER, T. A. NELSEN, J. H. TREFRY et H. ELDERFIELD:

1986. Black smokers, massive sulphides and vent biota at the Mid-Atlantic Ridge. *Nature*, **321**: 33-37.

SALDANHA, L. et M. BISCOITO:

1997. Fishes from the Lucky Strike and Menez Gwen hydrothermal vent sites (Mid-Atlantic Ridge). *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, **49** (283): 189-206.
- soumis*. *Gaidropsarus maui* a new species of Gadid fish from the Lucky Strike hydrothermal vent site (mid-Atlantic Ridge) and the Biscay Slope. *Copeia*.

SEGONZAC, M.:

1992. Les peuplements associés à l'hydrothermalisme océanique du Snake Pit (dorsale médio-atlantique; 23° N, 3480 m): composition et microdistribution de la mégafaune. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série III*, **314**: 593-600.

SEGONZAC, M., M. de SAINT LAURENT et B. CASANOVA:

1993. L'énigme du comportement trophique des crevettes Alvinocarididae des sites hydrothermaux de la dorsale médio-atlantique. *Cahiers de Biologie Marine*, **34**: 535-571.

Van DOVER, C. L.:

1995. Ecology of Mid-Atlantic Ridge hydrothermal vents. In: *Hydrothermal vents and*

processes (eds.: L. M. Parson, C. L. Walker & D. R. Dixon), London, *Geological Society Special Publication*, **87**: 257-294.

1998. Vents at higher frequency. *Nature*, **395**: 437-438.

Van DOVER, C. L., D. DESBRUYÈRES, L. SALDANHA, A. FIALA-MEDIONI et C. LANGMUIR:

1993. A new faunal province at the LUCKY STRIKE hydrothermal vent field. *Eos*, **74** (43): 100.

Van DOVER, C. L., D. DESBRUYÈRES, M. SEGONZAC, T. COMTET, L. SALDANHA, A. FIALA-MÉDIONI et C. LANGMUIR:

1996. Biology of the Lucky Strike hydrothermal field. *Deep-Sea Research*, **43** (9): 1509-1529.

Van DOVER, C. L., B. FRY, J. F. GRASSLE, S. HUMPHRIS et P. A. RONA:

1988. Feeding biology of the shrimp *Rimicaris exoculata* at hydrothermal vents on the Mid-Atlantic Ridge. *Marine Biology*, **98**: 209-216.

APPENDIX 1

Composition faunistique des trois zones actives explorées (MG: MENEZ GWEN, LS: LUCKY STRIKE, R: RAINBOW).

	Genus	Species	MG	LS	R	déterm.
Hexactinellidae	<i>Asbestopluma</i>	<i>pennatula</i>		*		Vacelet
	<i>Asbestopluma</i>	<i>infundibulum</i>		*		<i>id</i>
	<i>Cladorhiza</i>	aff. <i>grimaldi</i>		*		<i>id</i>
	<i>Euchelipluma</i>	<i>pristina</i>		*		<i>id</i>
Anthozoa	<i>Lophelia</i>	sp.		*		Zibrowius
	<i>Stegolaria</i>	<i>geniculata</i>			*	Vervoort
Hydrozoa	<i>Candelabrum</i>	<i>phrygium</i>		*		<i>id</i>
	<i>Eudendrium</i>	sp.		*		Marques
	<i>Eudendrium</i>	<i>rameum</i>			*	Marques
Polychaeta	<i>Cladocarpus</i>	<i>formosus</i>			*	Vervoort
	<i>Amathys</i>	<i>lutzi</i>		*	*	Desbruyères
	<i>Archinome</i>	<i>rosacea</i>			*	Desbruyères
	<i>Branchipolynoe</i>	aff. <i>seepensis</i>	*	*	*	<i>id</i>
	<i>Phyllochaetopterus</i>	sp.			*	<i>id</i>
	<i>Eunice</i>	<i>norvegica</i>	*			<i>id</i>
	<i>Cf. Hesiolyra</i>	sp.		*		<i>id</i>
	<i>Levensteiniella</i>	n. sp.		*		Pettibone
	<i>Lugia</i>	sp.		*		Desbruyères
	<i>Opisthotrochopodus</i>	n. sp.		*	*	Pettibone
<i>Prionospio (Minuspio)</i>	n. sp1		*	*	Desbruyères	
<i>Prionospio (Minuspio)</i>	sp. 2		*	*	<i>id</i>	

(Cont. APPENDIX 1)

	Genus	Species	MG	LS	R	déterm.
Monoplacophora	<i>Rokopella</i>	n. sp.			*	Warén et Bouchet
Gastropoda	<i>Alvania</i>	n. sp.	*	*		<i>id</i>
	<i>Amphissa</i>	<i>acuticostata</i>	*			<i>id</i>
	<i>Calliostoma</i>	<i>obesula</i>	*			<i>id</i>
	<i>Dendronotus</i>	<i>comtetii</i>		*		Valdes et Bouchet
	<i>Emarginula</i>	sp.	*			Warén et Bouchet
	<i>Laeviphitus</i>	n. sp.		*	*	<i>id</i>
	<i>Lepetodrilus</i>	n. sp.	*	*	*	<i>id</i>
	<i>Lirapex</i>	n. sp.		*		<i>id</i>
	<i>Mitrella</i>	<i>nitidunila</i>			*	<i>id</i>
	<i>Neusas</i>	<i>marshalli</i>	*			<i>id</i>
	<i>Orbitestella</i>	n. sp.		*		<i>id</i>
	Orbitestellidae n. gn.	n. sp.	*	*	*	<i>id</i>
	<i>Paraletopsis</i>	n. sp.		*		<i>id</i>
	<i>Peltospira</i>	n. sp.		*		<i>id</i>
	<i>Phymorhynchus</i>	n. sp.		*		<i>id</i>
	<i>Protolira</i>	<i>valvatoides</i>	*	*	*	<i>id</i>
	<i>Protolira</i>	<i>thorvalldssoni</i>	*	*	*	Warén
	<i>Pseudorimula</i>	<i>midatlantica</i>		*		Warén et Bouchet
	<i>Pseudosetia</i>	<i>azorica</i>	*			<i>id</i>
	<i>Shinkailepas</i>	n. sp.	*	*	*	<i>id</i>
<i>Strobiligera</i>	<i>brychia</i>	*			<i>id</i>	
<i>Xylodiscula</i>	n. sp.	*	*	*	<i>id</i>	
Bivalvia	<i>Bathymodiolus</i>	n.sp.	*	*	*	Von Cosel et Comtet

(Cont. APPENDIX 1)

	Genus	Species	MG	LS	R	déterm.
Pycnogonida	<i>Sericosura</i>	<i>heteroscela</i>		*		Child
Halacarida	<i>Halacarellus</i>	<i>alvinus</i>		*		Bartsch
	<i>Copidognathus</i>	<i>alvinus</i>		*		Bartsch
Copepoda	<i>Aphotopontius</i>	<i>atlanteus</i>	*	*		Humes et Segonzac
	<i>Aphotopontius</i>	<i>temperatus</i>		*		Humes
	<i>Stygiopontius</i>	<i>rimivagus</i>				Humes et Segonzac
Ostracoda	<i>Bathyconchoecia</i>	<i>pauluda</i>	*	*		Carbonel
	<i>Bairdia</i>	sp.	*			<i>id</i>
	<i>Bythocypris</i>	sp.	*			<i>id</i>
	<i>Krithe</i>	sp.	*			<i>id</i>
	? <i>Pontocypris</i>	sp.	*	*		<i>id</i>
Amphipoda	<i>Eurythenes</i>	? <i>grillus</i>		*	*	Bellan Santini
	<i>Luckia</i>	<i>striki</i>		*		<i>id</i>
	<i>Bouvierella</i>	<i>curtimana</i>		*		<i>id</i>
	<i>Gitanopsis</i>	<i>alvina</i>		*		<i>id</i>
Decapoda	<i>Acanthephyra</i>	<i>eximia</i>		*		Biscoito
	<i>Acanthephyra</i>	<i>purpurea</i>		*		<i>id</i>
	<i>Kemphyra</i>	sp.			*	<i>id</i>
	<i>Nematocarcinus</i>	<i>exilis</i>		*		<i>id</i>
	<i>Chaceon</i>	<i>affinis</i>	*			<i>id</i>
	<i>Paromola</i>	<i>cuvieri</i>	*			<i>id</i>
	<i>Segonzacia</i>	<i>mesatlantica</i>	*	*	*	Guinot
	<i>Alvinocaris</i>	aff. <i>markensis</i>		*		Saint-Laurent
	<i>Mirocaris</i>	<i>fortunata</i>	*	*	*	Segonzac
	<i>Chorocaris</i>	<i>chacei</i>		*	*	<i>id</i>
	<i>Rimicaris</i>	<i>exoculata</i>		*	*	<i>id</i>

(Cont. APPENDIX 1)

	Genus	Species	MG	LS	R	déterm.
Echinida	<i>Echinus</i>	<i>alexandri</i>		*		<i>id</i>
Ophiurida	<i>Ophioctenella</i>	<i>acies</i>		*	*	Tyler
Chondrichthyes	<i>Apristurus</i>	<i>maderensis</i>		*		Biscoito et Saldanha
	<i>Etmopterus</i>	<i>princeps</i>		*		<i>id</i>
	<i>Centroscymnus</i>	<i>coelolepis</i>		*		<i>id</i>
	<i>Deania</i>	<i>profundorum</i>	*			<i>id</i>
	<i>Hydrolagus</i>	<i>affinis</i>		*		<i>id</i>
	<i>Hydrolagus</i>	<i>pallidus</i>		*		<i>id</i>
Osteichthyes	<i>Cataetyx</i>	<i>laticeps</i>		*		<i>id</i>
	<i>Chaunax</i>	sp.	*			<i>id</i>
	<i>Chiasmodon</i>	<i>niger</i>		*		<i>id</i>
	<i>Coelorhynchus</i>	<i>labiatus</i>		*		<i>id</i>
	<i>Epigonus</i>	<i>telescopus</i>	*			<i>id</i>
	<i>Gaidropsarus</i>	n. sp.		*		<i>id</i>
	<i>Gaidropsarus</i>	sp.	*			<i>id</i>
	<i>Halosaurus</i>	<i>johnsonianus</i> ?			*	<i>id</i>
	<i>Laemonema</i>	<i>robustum</i> ?	*			<i>id</i>
	<i>Lepidion</i>	<i>schmidti</i>	*	*	*	<i>id</i>
	<i>Pachycara</i>	sp.			*	Biscoito et Almeida
	<i>Mora</i>	<i>moro</i>	*			Biscoito et Saldanha
	<i>Nezumia</i>	<i>sclerorhynchus</i>		*		<i>id</i>
	<i>Polyacanthonotus</i>	<i>rissoanus</i> ?		*	*	<i>id</i>
	<i>Simenchelys</i>	<i>parasitica</i>	*	*		<i>id</i>
	<i>Synaphobranchus</i>	<i>kaupi</i>	*	*		<i>id</i>
	<i>Trachyscorpia</i>	<i>crutulata echinata</i>	*			<i>id</i>

FISH ASSEMBLAGES IN THE SEAGRASS BEDS AT INHACA ISLAND (MOZAMBIQUE) - COLD SEASON

By A. J. ALMEIDA ¹, L. AMOEDO ¹ & L. SALDANHA †

With 2 figures and 7 tables

ABSTRACT. The fish communities in the seagrass beds at Inhaca Island (Mozambique) were sampled in three stations during the cold season (July-August 1993). On the whole, 66 species of fishes belonging to 34 families were collected by trawling. Cluster and factorial correspondence analyses showed that the fish community structure was different at the three stations. These structural differences were attributed to the type of seagrass association and to the proximity of mangrove and coral reef areas. Differences between day and night samples attest to the occurrence of marked circadian changes between nocturnal and diurnal components of this seagrass fish community. Carnivorous fishes were dominant both in number and biomass while herbivorous and omnivorous species were less represented in these assemblages.

RESUMO. As comunidades ictiológicas dos fundos de fanerogâmicas da Ilha da Inhaca (Moçambique) foram amostradas em 3 estações durante a estação a estação fria (Julha-Agosto de 1993). No total, 66 espécies de peixes pertencendo a 34 famílias foram colhidas com arrasto. A análise dos dados mostrou que as comunidades ictiológicas tinham estruturas diferentes nas 3 estações. Estas diferenças foram atribuídas ao tipo de associação vegetal e à distância às áreas de coral e de mangal. Diferenças entre as amostragens diurnas e nocturnas atectam a ocorrência de ciclos circadianos marcados e a sua influência nas comunidades. Espécies carnívoras foram dominantes, quer em número, quer em biomassa, em relação às herbívoras e omnívoras.

¹ Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, Departamento de Biologia Animal, Laboratório Marítimo da Guia, Estrada do Guincho, 2750-642 Cascais, Portugal. E-mail: aalmeida@fc.ul.pt

† Deceased (1937-1997). Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, Laboratório Marítimo da Guia, Estrada do Guincho, 2750-642 Cascais, Portugal.

INTRODUCTION

Seagrass beds are among the most productive marine ecosystems in the world and generally have an important role as nursery habitat (BAELDE, 1990; BLABER *et al.*, 1992; ALMEIDA, 1994).

There is a worldwide homogeneity in the occurrence of some fish families in seagrass beds. For example, the Syngnathidae and Gobiidae were present at 24 of 25 seagrass bed localities studied around the World and among the 10 more abundant families (HOWARD & KOEHN, 1985). Similarly, Monacanthidae, Sparidae, Labridae, Gerridae and Tetraodontidae were also recorded at 25 different localities around the world by BELL & POLLARD (1989).

The ichthyofauna of seagrasses at Inhaca Island is poorly known: 43 species were listed by MacNAE & KALK (1962) and only 10 species were recorded by SMITH (1969). In tropical areas, fish from seagrass beds have been studied in Madagascar (VIVIEN, 1974; HARMELIN-VIVIEN, 1983), the Caribbean region (WEINSTEIN & HECK, 1979; ROBBLEE & ZIEMAN, 1984; HECK & WEINSTEIN, 1989; BAELDE, 1990; BOUCHON-NAVARO *et al.*, 1992), Papua New Guinea (BROUNS & HEIJS, 1985), Australia (BLABER *et al.*, 1992), and isolated areas in the Pacific (JONES & CHASE, 1975). In Southern Africa, WHITFIELD (1989) also studied the ichthyofauna in *Zostera capensis* beds.

Study area

The island of Inhaca is located off the east coast of Africa, at about 32 km from Maputo (Mozambique); it forms part of the barrier between the bay of Maputo and the Indian Ocean (Fig. 1).

All sampling stations were located in high-density seagrass beds, which were exploited by local fishermen. Sampling was undertaken at three locations in order to study the fish fauna associated with two types of mixed seagrass beds: *Thalassodendron ciliatum* / *Cymodocea serrulata* and *Thalassia hemprichii* / *Halodule wrightii*. These different species and associations are distributed around Inhaca Island at about 5-6 m depth (high tide) and are geographically sorted (BANDEIRA, 1991) (Fig. 1).

MATERIAL AND METHODS

Fishes were collected in 1993 during the cold season (June-August) at three stations located in areas with different seagrass beds associations (Fig. 1). Station I and II were located in areas with the *Thalassodendron ciliatum* / *Cymodocea serrulata* association while Station III was characterised by the *Thalassia hemprichii* / *Halodule wrightii* association. Sampling was performed at high tide in the daytime on each of the moon phases by means of a beam trawl net (rectangular mouth of 50 x 150 cm and 1 cm

mesh aperture) towed during 10 minutes at a velocity of 1.5 knots (sixteen trawls in total). At station I sampling was also carried out at night. After identification, the collected individuals were measured to the nearest millimetre (total length), and weighted to the nearest milligram (total weight). The stomach contents were weighed and preserved in 5% formalin for later analysis.

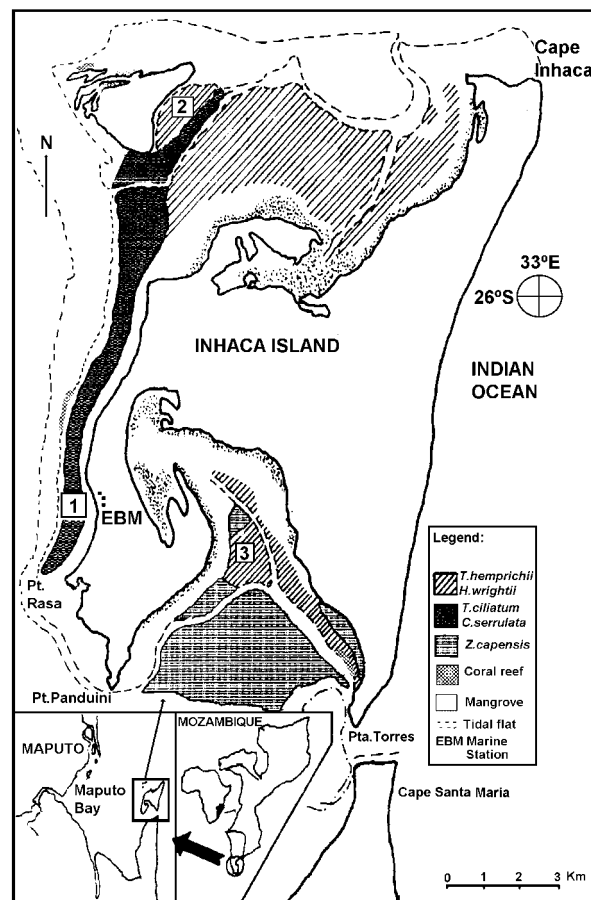


Fig. 1 - Sampling areas:

- 1 - Estação de Biologia Marinha - Station I
- 2 - Banco da Sangala - Station II
- 3 - Saco da Inhaca - Station III

Cluster analysis of the sixteen samples, based in the number of individuals of the 66 species was used with rough data to compute a Bravais-Pearson correlation coefficient symmetrical matrix. UPGMA was employed for the construction of the dendrogram and the software used for was NTSYS-PC v. s. 1.6 by JAMES F. ROHLF.

RESULTS

The sixteen samples supplied 1290 individuals representing 66 species and 34 families (Tables 1, 2, 3 and 4). The most speciose families were the Labridae (5 species), the Scorpaenidae (4 species) and the Syngnathidae (4 species). Only 17 species were found in the three stations. Species found exclusively in a single locality were relatively numerous: 15 species at station III (Saco), 8 species at station II (Banco da Sangala) and 11 at station I (Estação de Biologia Marinha).

At station I, the diurnal assemblage (Table 1) was characterised by the important contribution of two species: *Paramonocanthus barnardi* (22,1% of individual numbers, 17% of biomass) and *Apogon nigripinnis* (13,8% of individual numbers, 19,9% of biomass). *Aeoliscus punctulatus* was another important species in term of numbers (16,4%) but represented only 4,5% of the whole biomass. Conversely, *Leptoscarus vaigiensis* was represented by few individuals (3,9%), but which accounted for 26% of the whole biomass. Night trawls contributed with the double of individuals in comparison to day trawls and six species were caught only at night: *Parupneus cinnabarinus*, *Upeneus tragula*, *Plotosus nkunga*, *Scorpaenodes littoralis*, *Epinephelus andersoni* and a juvenile of *Sphyraena* sp. (only one individual of each species was captured). The most important species in the night samples (Table 2) were *Siganus sutor* (17,8% in numbers, 18,6% in biomass), *Pelates quadrilineatus* (21% in numbers, 11,4% in biomass), *P. barnardi* (16,1% in numbers, 8% in biomass), *A. nigripinnis* (10,1% in numbers, 9,5% in biomass), and *L. vaigiensis* (23,5% in biomass but only 3,4% in numbers).

At Station II (Table 3) two species were dominant in numbers and biomass: *P. barnardi* and *S. sutor*. At this station too, *L. vaigiensis* was dominant in biomass (14,5%). Eight species were captured exclusively at this station: *Antennarius pictus*, *Scorpaenopsis gilbosa*, *Hippocampus histrix*, *Hippocampus kuda*, *Arothron imaculatus* (with one individual each), *Lophodiondon calori* (two individuals), *Lethrinus hypselopterus* (8 individuals) and *Lethrinus rubrioperculatus* (four individuals).

Station III (Table 4) was characterised by the presence of 15 species that have not been collected at the other stations: *Foa brachygramma*, *Bothus pantherinus*, *Pseudorhombus arsius*, *Cynoglossus durbanensis*, *Amblyogobius albimaculatus*, *Amblyogobius sphynx*, *Vanderhostia delagoae*, *Stethojulis strigiventer*, *Parapercis xanthosoma*, *Nemipterus bipuntatus*, *Dascyllus trimaculatus*, *Dendrochirus brachypterus*, *Epinephelus marginatus*, *Solea bleekeri* and *Crenidens crenidens*.

The influence of the moon phases on the different distribution of fishes and therefore on their catchability (*i. e.* their apparent abundance) is attested by our results: during full moon the individuals were less abundant when compared to the numbers obtained during the new moon.

Cluster and factorial correspondence analyses based on species abundance data in the 16 samples showed that the structure of the fish community differed between the three localities and between day and night (Fig. 2).

The number of species, specimens and the total biomass as well as the diversity and evenness indices (in number and weight) obtained at each station are summarized in Table 5.

The number of young fishes (total length less than half of that of adults) represented almost 50% of the total catch (Table 6). However, some species occurred in the sampled seagrass beds as adults, such as *L. vaigiensis*, *P. barnardi*, *Novaculichthys macrolepidotus*, *Syngnathoides biaculeatus* and some sea horses (RANDALL, 1983).

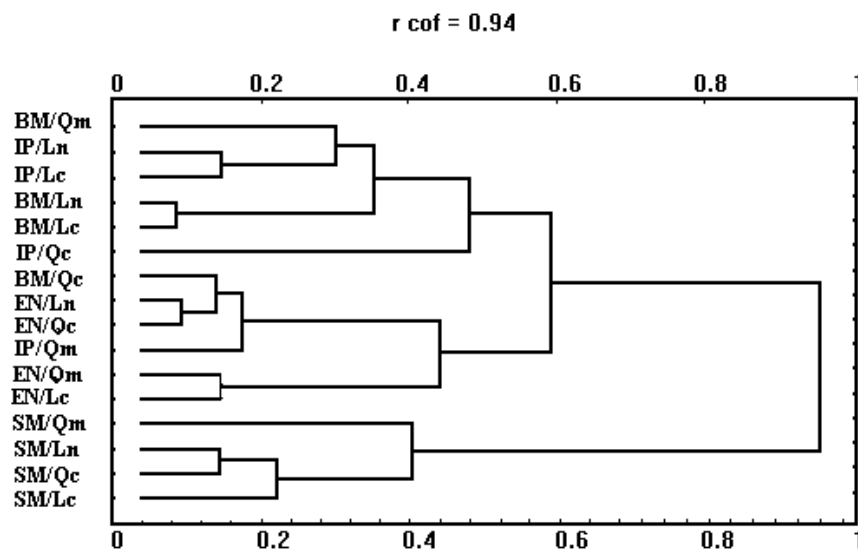


Fig. 2 - Cluster analysis of the different fish samples collected at Ilha da Inhaca. (**BM** - Estação de Biologia Marinha (day); **EN** - Estação de Biologia Marinha (night); **IP** - Banco da Sangala; **SM** - Saco; **Qm** - third quarter of the moon; **Ln** - new moon; **Qc** - first quarter of the moon; **Lc** - full moon).

Stomach contents

In a selected sub-sample of 10 species (387 stomach contents analysed) carnivorous fishes were dominant in species number (six species: *Parascorpaena mossambica*, *Platycephalus indicus*, *Sorsogona prionata*, *Apogon cooki*, *A. nigripinnis*,

F. brachygramma). Herbivores comprised three species (*Scarus tricolor*, *L. vaigiensis* and *S. sutor*) and one species, *P. barnardi*, was omnivorous.

The whole species pool (66 species) was classified according to three trophic categories (carnivorous, herbivorous, omnivorous) as indicated by our stomach content analyses and data available in the literature (VIVIEN, 1973; FOURMANOIR & LABOUE, 1976; RANDALL, 1983; Van Der ELST, 1988; FISHER *et al.*, 1990). Carnivorous fishes are the most important category (60,9% in abundance, 53,2% in biomass) (Table 7). The highest proportion of carnivorous fishes was found at station III (79,96% in number and 83,2% in biomass) as few omnivorous fishes were present and herbivorous fishes were represented by juveniles (Table 7).

DISCUSSION

The high number of species (66) found in the seagrass beds at Inhaca Island may result from the composite nature of these seagrass beds. At Tuléar (Madagascar), HARMELIN-VIVIEN (1983) also reported a higher richness of the fish fauna in mixed species seagrass beds than in single-species ones.

Station III (Saco) differs clearly from the other localities in terms of (i) species composition (15 species exclusive of this station, absence of several species that were abundant in the other stations, such as *P. quadrilineatus*, *N. macrolepidopus* and *Chrysiptera annulata*), (ii) abundance and biomass structure (due particularly to the contributions of *P. barnardi*, *S. prionata*, *P. mossambica*, *Lethrinus lentjan*, *Saurida gracilis*, *Aeoliscus punctulatus* and *Syngnathoides biaculeatus*), (iii) demographic structure (greater proportion of juveniles), (iv) habitat utilization (greater number of benthic fishes such as *Bothus pantherinus*, *Pseudorhombus arsius*, *Cynoglossus durbanensis*, *Papilloculiceps longiceps*, *P. indicus*, *S. prionata*, *Solea bleekeri*), and (v) trophic structure (almost absence of omnivorous species, low number of herbivorous species).

These differences can be explained by the habitat features resulting from the seagrass association *Thalassia hemprichii* / *Halodule wrightii* that occurred at Station III: the coverage of the bottom by these seagrasses was less complete and uniform than in areas covered by the *Thalassodendron ciliatum* / *Cymodocea serrulata* association and their leaves were less exuberant and less dense.

Other environmental features may induce the between-site differences observed among the ichthyological populations. The proximity of two other ecosystems, a vast mangrove and a small barrier of corals, may be responsible for these differences as already referred by other authors (KIKUCHI 1974; KIKUCHI & PÉRÈS, 1977; HARMELIN-VIVIEN, 1983; POLLARD, 1984; BAELDE, 1990). At low tide the water that had been warmed over the Saco platform is pushed offshore towards Ponta de Torres, where corals are abundant, while at high tide a cold stream of offshore waters covered

the Saco area. The fishes can use these streams for moving in search of better places for feeding or breeding.

The high number of young fishes observed in these localities is a characteristic of seagrass beds (BAELDE, 1990).

The differences observed at Station I between day and night samples (abundance and diversity greater at night) are in accordance with the results of other studies around the world (HARMELIN-VIVIEN, 1983; WEINSTEIN & HECK, 1979; ALMEIDA, 1988; BLADER, *et al.*, 1992).

TABLE 1 - List of species obtained during the day at Station I. **N** - number of individuals, **B** - biomass (g).
(☾ - first quarter of the moon; ● - full moon; ☽ - third quarter of the moon; ○ - new moon).

	Estação de Biologia Marinha (Day)								Ind/sp	Biom/sp
	11.7.93 ☾		20.7.92 ●		27.7.93 ☽		2.8.93 ○			
	N	B	N	B	N	B	N	B		
<i>Ptarmus jubatus</i>	0	0	0	0	0	0	1	3,18	1	3,18
<i>Apogon cooki</i>	0	0	1	5,87	0	0	2	15,6	3	21,47
<i>Apogon nigripinnis</i>	0	0	15	170,36	1	15,89	16	236,56	32	422,81
<i>Petroscirtes breviceps</i>	0	0	0	0	1	3,24	1	7,46	2	10,7
<i>Aeoliscus punctulatus</i>	5	12,21	14	46,22	7	22,87	12	12,71	38	94,01
<i>Novaculichthys macrolepidopus</i>	0	0	0	0	2	13,33	1	12,83	3	26,16
<i>Pteragogus flagellifer</i>	0	0	5	35,46	0	0	1	12,82	6	48,28
<i>Stethojulis interrupta</i>	1	5,3	0	0	1	1,88	2	8,18	4	15,36
<i>Lethrinus lentjan</i>	2	24,42	0	0	0	0	0	0	2	24,42
<i>Lethrinus nebulosus</i>	0	0	1	8,56	1	14,22	1	9,65	3	32,43
<i>Cantherrhines fronticinctus</i>	0	0	1	33,21	0	0	0	0	1	33,21
<i>Paramonocanthus barnardi</i>	7	54,78	21	155,88	9	52,8	14	96,95	51	360,41
<i>Parupeneus indicus</i>	0	0	0	0	0	0	1	14,38	1	14,38
<i>Sorsogona prionata</i>	1	27,98	0	0	1	12,51	0	0	2	40,49
<i>Chrysiptera annulata</i>	1	3,71	5	21,55	2	9,73	0	0	8	34,99
<i>Stegastes fasciolatus</i>	0	0	0	0	0	0	2	28,08	2	28,08
<i>Calotomus spinidens</i>	0	0	1	32,22	3	51,84	1	38,51	5	122,57
<i>Leptoscarus vaigiensis</i>	0	0	2	62,55	1	1,04	6	489,41	9	553
<i>Parascorpaena mossambica</i>	0	0	2	43,21	1	23,25	1	24,69	4	91,15
<i>Siganus sutor</i>	0	0	2	11,89	5	21,79	2	18,07	9	51,75
<i>Hippocampus camelopardalis</i>	0	0	2	7,02	0	0	0	0	2	7,02
<i>Syngnathoides biaculeatus</i>	4	25,67	1	7,31	3	10,89	2	12,97	10	56,84
<i>Saurida gracilis</i>	0	0	0	0	1	28,26	0	0	1	28,26
<i>Pelates quadrilineatus</i>	1	6,07	6	48,4	23	83,97	1	4,57	31	143,01
<i>Canthigaster solandri</i>	0	0	0	0	0	0	1	2,66	1	2,66
TOTAL	22	160,1	79	689,71	62	367,51	68	1049,3	231	2123,63

TABLE 2 - List of species obtained during the night at Station I. **N** - number of individuals, **B** - biomass (g).
(☾ - first quarter of the moon; ● - full moon; ☽ - third quarter of the moon; ○ - new moon).

	Estação de Biologia Marinha (Night)								Ind/sp	Biom/sp
	10.7.93 ☾		18.7.93 ●		26.7.93 ☽		3.8.93 ○			
	N	B	N	B	N	B	N	B		
<i>Ptarmus jubatus</i>	5	14,41	0	0	0	0	0	0	5	14,41
<i>Apogon cooki</i>	7	48,02	4	38,68	16	136,3	2	19,85	29	242,88
<i>Apogon nigripinnis</i>	30	350,1	8	88,72	16	169,3	3	43,6	57	651,72
<i>Petroscirtes breviceps</i>	2	71,82	0	0	2	7,12	0	0	4	78,94
<i>Aeoliscus punctulatus</i>	0	0	5	13,96	4	14,04	0	0	9	28
<i>Cynoglossus lachneri</i>	11	140,8	1	15,45	1	18,08	0	0	13	174,3
<i>Pletorhinchus flavomaculatus</i>	2	71,56	0	0	1	22,35	0	0	3	93,91
<i>Pteragogus flagellifer</i>	1	21,75	10	145	1	1,14	0	0	12	167,89
<i>Lethrinus lentjan</i>	6	39,89	7	70,8	6	64,1	1	6,9	20	181,69
<i>Lethrinus variegatus</i>	0	0	3	11,09	0	0	0	0	3	11,09
<i>Lutjanus fulviflamma</i>	3	46,82	3	75,25	1	16,84	0	0	7	138,91
<i>Paramonocanthus barnardi</i>	26	119,7	38	293	22	136,7	0	0	86	549,36
<i>Parupeneus cinnabarinus</i>	0	0	0	0	1	6,27	0	0	1	6,27
<i>Parupeneus indicus</i>	0	0	2	114,4	0	0	0	0	2	114,35
<i>Upeneus tragula</i>	0	0	1	12,79	0	0	0	0	1	12,79
<i>Lactoria cornuta</i>	1	7,52	0	0	0	0	0	0	1	7,52
<i>Sorsogona prionata</i>	6	52,4	2	43,65	2	34,36	1	7,11	11	137,52
<i>Plotosus lineatus</i>	2	22,74	4	50,42	1	19,81	0	0	7	92,97
<i>Plotosus nkunga</i>	0	0	0	0	1	22,82	0	0	1	22,82
<i>Chrysiptera annulata</i>	2	7,5	1	4,7	4	19,81	0	0	7	32,01
<i>Calotomus spinidens</i>	8	19,33	1	28,77	0	0	1	39,88	10	87,98
<i>Leptoscarus vaigiensis</i>	3	217,6	10	700,6	5	695,8	0	0	18	1614,08
<i>Scarus tricolor</i>	1	13,05	0	0	0	0	0	0	1	13,05
<i>Parascorpaena mossambica</i>	2	30,46	1	35,17	2	47,56	0	0	5	113,19
<i>Scorpaenodes littoralis</i>	1	2,72	0	0	0	0	0	0	1	2,72
<i>Epinephelus andersoni</i>	0	0	1	170	0	0	0	0	1	170
<i>Siganus sutor</i>	55	417,8	14	403,5	8	139,5	18	315,9	95	1276,7
<i>Sphyraena sp.</i>	1	0,24	0	0	0	0	0	0	1	0,24
<i>Hippocampus camelopardalis</i>	1	0,84	0	0	0	0	0	0	1	0,84
<i>Syngnathoides biaculeatus</i>	2	5,97	2	15,43	3	19,68	1	7,38	8	48,46
<i>Pelates quadrilineatus</i>	21	97,01	43	327,1	38	285,2	10	75,53	112	784,76
<i>Canthigaster solandri</i>	0	0	1	4,67	0	0	0	0	1	4,67
TOTAL	199	1820	162	2663	135	1877	37	516,1	533	6876,04

TABLE 3 - List of species obtained Station II. **N** - number of individuals, **B** - biomass (g).
(☾ - first quarter of the moon; ● - full moon; ☽ - third quarter of the moon; ○ - new moon).

	Banco da Sangala								Ind/sp	Biom/sp
	12.7.93 ☾		18.7.93 ●		28.7.93 ☽		31.7.93 ○			
	N	B	N	B	N	B	N	B		
<i>Antennarius pictus</i>	0	0	0	0	1	122	0	0	1	122
<i>Apogon nigripinnis</i>	0	0	2	23,7	0	0	0	0	2	23,7
<i>Aeoliscus punctulatus</i>	0	0	2	5,94	2	6	5	17,71	9	29,65
<i>Chaetodon auriga</i>	0	0	0	0	2	6	2	9,46	4	15,46
<i>Cynoglossus lachneri</i>	0	0	0	0	1	17,73	0	0	1	17,73
<i>Lophodiodon calori</i>	0	0	0	0	1	13,48	1	35,94	2	49,42
<i>Pletorhinchus flavomaculatus</i>	0	0	1	11,89	0	0	0	0	1	11,89
<i>Cheilio inermes</i>	0	0	1	150	0	0	0	0	1	150
<i>Novaculichthys macrolepidopus</i>	0	0	12	213,33	0	0	0	0	12	213,33
<i>Pteragogus flagellifer</i>	0	0	9	23,98	0	0	1	25,55	10	49,53
<i>Stethojulis interrupta</i>	1	3,06	0	0	13	45,89	0	0	14	48,95
<i>Lethrinus hypselopterus</i>	0	0	1	14,25	7	83,61	0	0	8	97,86
<i>Lethrinus rubrioperculatus</i>	0	0	0	0	4	13,93	0	0	4	13,93
<i>Lutjanus fulviflamma</i>	0	0	0	0	5	98	0	0	5	98
<i>Paramonocanthus barnardi</i>	3	10,19	39	323,18	13	97,47	25	255,42	80	686,26
<i>Lactoria cornuta</i>	0	0	0	0	0	0	1	25,99	1	25,99
<i>Papilloculiceps longiceps</i>	0	0	1	126	0	0	0	0	1	126
<i>Platycephalus indicus</i>	0	0	0	0	1	245	0	0	1	245
<i>Sorsogona prionata</i>	0	0	1	18,72	0	0	2	70,93	3	89,65
<i>Plotosus lineatus</i>	0	0	0	0	2	161,24	0	0	2	161,24
<i>Chrysiptera annulata</i>	1	10,19	1	3,69	1	3,71	1	1,89	4	19,48
<i>Calotomus spinidens</i>	0	0	1	20,54	1	28,6	4	88,95	6	138,09
<i>Leptoscarus vaigiensis</i>	3	93	9	254,78	5	156,03	1	32,78	18	536,59
<i>Scarus tricolor</i>	0	0	0	0	0	0	1	19,1	1	19,1
<i>Parascorpaena mossambica</i>	0	0	1	25,19	0	0	0	0	1	25,19
<i>Scorpaenopsis gibbosa</i>	0	0	1	8,51	0	0	0	0	1	8,51
<i>Siganus sutor</i>	2	59,31	15	222,12	8	118,28	5	81,01	30	480,72
<i>Hippocampus camelopardalis</i>	0	0	6	29,01	0	0	0	0	6	29,01
<i>Hippocampus histrix</i>	0	0	0	0	1	2,67	0	0	1	2,67
<i>Hippocampus kuda</i>	0	0	1	9,48	0	0	0	0	1	9,48
<i>Syngnathoides biaculeatus</i>	1	13,37	0	0	7	61,83	6	45,79	14	120,99
<i>Saurida gracilis</i>	0	0	0	0	1	24,24	0	0	1	24,24
<i>Pelates quadrilineatus</i>	4	23,82	1	12,76	0	0	1	34,04	6	70,62
<i>Arothron immaculatus</i>	1	18,2	0	0	0	0	0	0	1	18,2
<i>Ablabys binotatus</i>	0	0	0	0	0	0	3	74,42	3	74,42
TOTAL	16	231,14	105	1497,1	76	1305,7	59	818,98	256	3852,9

TABLE 4 - List of species obtained at Station III. **N** - number of individuals, **B** - biomass (g). (☾ - first quarter of the moon; ● - full moon; ☽ - third quarter of the moon; ○ - new moon).

	Saco da Inhaca									
	10.7.93 ☾		17.7.93 ●		25.7.93 ☽		31.7.93 ○		Ind/sp	Biom/sp
	N	B	N	B	N	B	N	B		
<i>Apogon nigripinnis</i>	5	69,06	0	0	4	55,31	0	0	9	124,37
<i>Foa brachygramma</i>	16	32,8	11	18,71	24	33,71	13	24,17	64	109,39
<i>Petroscirtes breviceps</i>	3	23,06	3	17,14	1	10,74	0	0	7	50,94
<i>Bothus pantherinus</i>	1	0,63	0	0	0	0	0	0	1	0,63
<i>Pseudorhombus arsius</i>	1	96	0	0	0	0	0	0	1	96
<i>Aeoliscus punctulatus</i>	0	0	3	11,41	0	0	0	0	3	11,41
<i>Chaetodon auriga</i>	0	0	0	0	3	22,41	0	0	3	22,41
<i>Cynoglossus durbanensis</i>	1	27,71	0	0	0	0	0	0	1	27,71
<i>Amblygobius albimaculatus</i>	0	0	0	0	1	31,28	0	0	1	31,28
<i>Amblygobius sphynx</i>	2	145,93	0	0	0	0	1	16,53	3	162,46
<i>Vanderhorstia delagoae</i>	1	-	0	0	0	0	0	0	1	-
<i>Plectorhinchus flavomaculatus</i>	0	0	0	0	1	23,94	0	0	1	23,94
<i>Cheilio inermes</i>	0	0	0	0	0	0	1	86,74	1	86,74
<i>Pteragogus flagellifer</i>	0	0	0	0	3	37,07	0	0	3	37,07
<i>Stethojulis interrupta</i>	1	3,52	1	2,33	3	6,52	3	11,93	8	24,3
<i>Stethojulis strigiventer</i>	1	3,44	0	0	0	0	0	0	1	3,44
<i>Lethrinus lentjan</i>	11	69,59	2	10,57	2	5,35	7	23,6	22	109,11
<i>Lethrinus nebulosus</i>	0	0	1	12,62	0	0	2	15,77	3	28,39
<i>Lethrinus variegatus</i>	1	7,01	0	0	3	13,6	6	11,77	10	32,38
<i>Lutjanus fulviflamma</i>	2	25,78	0	0	0	0	1	22,7	3	48,48
<i>Paramonocanthus barnardi</i>	1	6,44	0	0	1	9,56	0	0	2	16
<i>Parapercis xanthozona</i>	1	19,6	0	0	0	0	0	0	1	19,6
<i>Parupeneus indicus</i>	0	0	0	0	1	2,96	0	0	1	2,96
<i>Nemipterus bipuntatus</i>	13	-	0	0	0	0	0	0	13	-
<i>Papilloculiceps longiceps</i>	1	98	0	0	0	0	0	0	1	98
<i>Platycephalus indicus</i>	2	328,6	1	57,48	0	0	0	0	3	386,08
<i>Sorsogona prionata</i>	6	75,75	2	106,33	3	80,34	5	86,05	16	348,47
<i>Plotosus lineatus</i>	12	2,2	0	0	0	0	0	0	12	2,2
<i>Dascyllus trimaculatus</i>	0	0	0	0	0	0	1	5,97	1	5,97
<i>Calotomus spinidens</i>	1	-	0	0	0	0	3	35,55	4	35,55
<i>Leptoscarus vaigiensis</i>	6	1,29	2	1,27	1	2,16	5	72,81	14	77,53
<i>Scarus tricolor</i>	1	4,98	2	2,77	4	12,5	0	0	7	20,25
<i>Dendrochirus brachypterus</i>	0	0	0	0	2	7,94	0	0	2	7,94
<i>Parascorpaena mossambica</i>	9	103,03	2	22,74	0	0	3	18,98	14	144,75
<i>Epinephelus marginatus</i>	1	56,39	0	0	0	0	0	0	1	56,39
<i>Siganus sutor</i>	9	86,15	2	22,74	0	0	5	57,26	16	166,15
<i>Solea bleekeri</i>	1	21,23	0	0	0	0	0	0	1	21,23
<i>Crenidens crenidens</i>	2	25,76	1	12,47	0	0	0	0	3	38,23
<i>Hippocampus camelopardalis</i>	0	0	1	1,96	0	0	0	0	1	1,96
<i>Syngnathoides biaculeatus</i>	2	5,99	1	5,12	0	0	0	0	3	11,11
<i>Saurida gracilis</i>	4	36,36	1	10,12	0	0	2	33,77	7	80,25
<i>Ablabys binotatus</i>	0	0	0	0	0	0	1	7,97	1	7,97
TOTAL	118	1376,3	36	315,78	57	355,39	59	531,6	270	2579,04

TABLE 5 - Numbers of species and individuals, and corresponding biomass (in grammes) obtained in each sample (10 min trawl); values of diversity indice (H') and evenness calculated for species abundance and biomass.

	Est. Biologia		Sangala	Saco
	Day	Night		
N.º of species	25	32	35	42
N.º individuals	229	531	255	267
Biomass (g)	2247,4	5545,86	3740,7	2573,8
Diversity (H'n)	2,42	2,51	2,66	3,01
Diversity (H'w)	2,43	2,47	2,83	3,08
Evenness (En)	1,34	1,49	1,85	1,71
Evenness (Ew)	0,65	0,67	0,67	0,69

TABLE 6 - Proportion (%) of juveniles and adults at the three stations.

	Estação de Biologia Marinha (I)		Banco de Sangala (II)	Saco da Inhaca (III)	Total
	Day	Night			
Adults (%)	65.1	42.96	56.64	45.42	50.15
Juvenils (%)	34.9	57.04	43.36	54.58	49.85

TABLE 7 - Contribution of the three trophic categories in terms of species numbers (sp), relative abundance (% N) and relative biomass (% W) at the three sampled localities, and of three prominent species.

	Estação de Biologia (Station I)						Sangala (Station II)			Saco (Station III)			Total		
	Day			Night			sp	%N	%B	sp	%N	%B	sp	%N	%B
	sp	%N	%B	sp	%N	%B									
Carnivorous	16	62,9	43,6	21	58,4	46,7	27	45,1	50	42	79,6	83,2	49	60,9	53,2
Herbivorous	6	14,4	37,7	6	25,4	45,1	5	23	31	6	18,1	13,8	9	21,3	35,3
Omnivorous	3	23,1	18,7	3	16,6	8,2	3	31,9	19	3	2,2	2,9	7	17,7	11,4
<i>L. vaigiensis/Herbivorous</i>	-	27,3	69	-	13,3	52	-	30,5	44,9	-	28,6	21,7	-	21,4	51
<i>S. sutor/ Herbivorous</i>	-	27,3	6,5	-	70,4	41,1	-	50,8	40,3	-	32,6	46,6	-	53,6	36,2
<i>P. barnardi/Omnivorous</i>	-	96,2	90,9	-	97,7	97,8	-	97,6	94	-	33,3	21,7	-	95,6	91,5

ACKNOWLEDGEMENTS

Thanks are due to Domingos Gove (Director of the «Estação de Biologia Marinha da Inhaca») for the facilities offered, to Adriano Macio Jr. for all enlightments. An anonymous referee helped to improve the manuscript quality.

This study was carried out within an EC Project Contract n.º TS30114: «Inter linkages Between Eastern African Coastal Ecosystems».

REFERENCES

ALMEIDA, A. J. T.:

1988. Estrutura, dinâmica e produção da macrofauna acompanhante dos povoamentos de *Zostera noltii* e *Zostera marina* do estuário do Rio Mira. Dissertação de candidatura ao grau de Doutor apresentada à Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, 363 pp.

ALMEIDA, A. J.:

1994. Macrofauna acompanhante de Zosteraceas. Importância na conservação do meio marinho. *Professor Germano da Fonseca Sacarrão*. Museu Bocage: 125-144

BAELDE, P.:

1989. Differences in the structures of fish assemblages in *Thalassia testudium* beds in Guadeloupe, French West Indies, and their ecological significance. *Marine Biology*, **105**: 163-173.

BANDEIRA, S. O.:

1991. *Distribuição e Taxonomia das Ervas Marinhas da Ilha da Inhaca*. Tese de Licenciatura. Universidade Eduardo Mondlane. Maputo, Moçambique. 61 pp.

BELL, J. D. & D. A. POLLARD:

1989. Ecology of fish assemblages and fisheries associated with seagrasses. In: *Biology of seagrass - A treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region* (eds.: A. W. D. Larkum, A. J. McComb & S. A. Shepherd), pp 565-609. Elsevier.

BLADER, S. J. M., D. T. BREWER, J. P. SALINI, J. D. KERR & C. CONACHER:

1992. Species composition and biomass of fish in tropical seagrasses at Groote Eylandt, Northern Australia. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, **35**: 605-620.

BOUCHON-NAVARO, Y., C. BOUCHON & M. LOUIS:

1992. L'Ichtyofaune des herbiers de phanérogames marines de la baie de Fort-de-France (Martinique, Antilles Françaises). *Cybium*, **16** (4): 307-330.

BROUNS, J. J. W. & F. M. L. HEIJS:

1989. Tropical seagrass systems in Papua New Guinea. A general account of the environment, marine flora and fauna. *Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Proceedings Series C, Biological and Medical*, **88**: 145-182.

FISCHER, W., I. SOUSA, C. SILVA, A. FREITAS, J. M. POUTIERS, W. SCHNEIDER, T. C. BORGES, J. P. FÉRAL & A. MASSINGA:

1990. *Guia de Campo das Espécies Comerciais Marinhas e de Águas Salobras de Moçambique*. Fichas FAO de identificação de espécies para actividades de pesca. Organização das Nações Unidas para a Agricultura e Alimentação. 424 pp.

FOURMANOIR, P. & P. LABOUTE:

1976. *Poissons des Mers Tropicales*. Editions du Pacifique

HARMELIN-VIVIEN, M. L.:

1983. Étude comparative de l'ichtyologie des herbiers de phanerogames marines en milieux tropical et temperé. *Revue écologique (Terre Vie)*, **38**: 179-210.

HECK, K. L. & M. P. WEINSTEIN:

1989. Feeding habits of juvenile reef fishes associated with Panamanian seagrass meadows. *Bulletin of Marine Science*, **45**: 629-636.

HOWARD, R. K. & J. D. KOEHN:

1985. Population dynamics and feeding ecology of pipefish (Syngnathidae) associated with eelgrass beds of Western Port, Victoria. *Australian Journal of Marine and Freshwater Reserch*, **36**: 70-361.

JONES, R. S. & J. A. CHASE:

1975. Community structure and distribution of fishes in an enclosed high island lagoon in Guam. *Micronesica*, **11**: 127-148.

KIKUCHI, T. & J.-M. PÉRÈS:

1977. Consumer ecology of seagrass beds. In: *Seagrass ecosystems. A scientific perspective* (eds.: C. P. McRoy & Helfferich), pp. 147-193.

KIKUCHI, T.:

1974. Japanese contributions on consumer ecology in eelgrass (*Zostera marina* L.)

beds, with special reference to trophic relationships and resources in inshore fisheries. *Aquaculture*, **4**: 60-145.

MacNAE, W. & M. KALK:

1962. The fauna and flora of sand flats at Inhaca Island, Moçambique. *Journal of Animal Ecology*, **32**: 93-128.

MANN, K. H.:

1982. *Ecology of Coastal waters. A systems approach*. London, Blackwell. Scientific Publications, (Studies in Ecology, **8**). 322 pp.

POLLARD, D. A.:

1984. A review of ecological studies on seagrass fish community, with particular reference to recent studies in Australia. *Aquatic Botany*, **18**: 3-42.

RANDALL, J. E.:

1983. *Red Sea Reef Fishes*. Immel Publishing Limited, London. 192 pp.

ROBBLEE, M. B. & J. C. ZIEMAN:

1984. Diel variation in the fish fauna of a tropical seagrass feeding ground. *Bulletin of Marine Science*, **34**: 335-345.

SMITH, J. B. L.:

1969. The marine fishes of Inhaca. In: *A Natural History of Inhaca Island* (eds.: W Macnae & M. Kalk). 163 pp. Mozambique. Witwatersrand, University Press. Johannesburg.

Van Der ELST, R.:

1988. *A Guide to the common Sea Fishes of Southern Africa*. Struik Publishers. 398 pp.

VIVIEN, M. L.:

1973. Contribution a la connaissance de l'éthologie alimentaire de l'ichtyofaune du platier interne des récifs coralliens de Tuléar (Madagascar) *Téthys*, **5**: 221-308.
1974. Ichtyofaune des herbiers de Phanerogames marines du Grand Récif de Tuléar (Madagascar) I.: Les peuplements et leur distribution écologique. *Téthys*, **5**: 425-436.

WEINSTEIN, M. P. & K. L. HECK:

1979. Ichthyofauna of Seagrass Meadows along the Caribbean coast of Panama and in

the Gulf of Mexico: Composition, structure and community ecology. *Marine Biology*, **50**: 97-107.

WHITFIELD, A. K., L. E. BECKLEY, B. A. BENNETT, G. M. BRANCH, H. M. KOK, I. C. POTTER & R. P. Van Der ELST:

1989. Composition, species richness and similarity of ichthyofaunas in eelgrass *Zostera capensis* beds of southern Africa. *South African Journal of Marine Science*, **8**: 251-259.

STRUCTURE OF FISH ASSEMBLAGES ON COASTAL ROCKY SHORES OF THE AZORES

By M. L. HARMELIN-VIVIEN¹, J.-G. HARMELIN¹ & A. J. ALMEIDA²

With 4 tables

ABSTRACT. The structure of fish assemblages was investigated from the surface down to 25 m depth on Azorean rocky shores. A total of 57 fish species was recorded by visual censuses, most species (66%) occurring in the whole depth range studied. Fish abundance was dominated by 11 species, mainly sparids, labrids, carangids and pomacentrids, which constituted over 88% of the total number of individuals recorded. The trophic structure of the fish assemblages studied in the Azores was characterized by the dominance of benthic mesocarnivores and high proportions of herbivores and pelagic macrocarnivores.

RESUMO. A estrutura das comunidades ictiológicas dos fundos rochosos dos Açores foi estudada desde a superfície até aos 25 m de profundidade. Um total de 57 espécies de peixes foi identificado com recurso a censos visuais. A maioria das espécies (66%) ocorreu em toda a gama de profundidades estudada. A fauna ictiológica era dominada, em termos de abundância, por 11 espécies, principalmente pertencentes às famílias Sparidae, Labridae, Carangidae e Pomacentridae, os quais constituíram mais de 88% do número total de indivíduos observados. A estrutura trófica das comunidades ictiológicas estudadas nos Açores apresentou-se dominada por meso-carnívoros bentónicos e proporções elevadas de herbívoros e macro-carnívoros pelágicos.

¹ Université de la Méditerranée, Centre d'Océanologie de Marseille, (UMR CNRS 6540: *DIMAR*), Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie de Lions, 13007 Marseille, France.

² IMAR, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, Departamento de Biologia Animal, Laboratório Marítimo da Guia, Estrada do Guincho, Forte N. Sr.^a da Guia, 2750-642 Cascais, Portugal. E-mail: aalmeida@fc.ul.pt

INTRODUCTION

The archipelago of the Azores, located in the north-eastern Atlantic, represents a “crossroads” where fish species of different geographic origins meet (LLORIS *et al.*, 1991; BRIGGS, 1996). Recently, two checklists of marine fishes of the Azores have been published, indicating that about five hundred fish species occur in that area (ARRUDA, 1997; SANTOS *et al.*, 1997). Intertidal fish assemblages, especially the family Blenniidae, have been well investigated (ARRUDA, 1979; ALMEIDA & HARMELIN-VIVIEN, 1983; SANTOS, 1992; SANTOS *et al.*, 1994, 1995b), but few studies have been published on the distribution of coastal species in deeper waters (PATZNER & SANTOS, 1993; TEMPERA & SANTOS, 1998). During the Bio-Oceanographic survey in the Azores organized in 1979 by the late Professor Luiz Saldanha, the distribution of fishes on coastal rocky shores was studied by visual censuses from the surface down to 40 m, but only preliminary results have been presented in a manuscript of limited circulation (HARMELIN & HARMELIN-VIVIEN, 1979). In the present study, we reanalyse the data obtained in 1979 and present the spatial distribution of fish species according to depth on Azorean coastal rocky shores.

MATERIAL AND METHODS

Sites and visual censuses. The archipelago of the Azores, located between 37°-40° latitude North and 24°-32° longitude West in the north-eastern Atlantic, is composed of nine islands and some small islets. Five islands of the Archipelago were visited during the Bio-Oceanographic Survey in 1979. Visual censuses of fishes were performed by the circular point method (HARMELIN-VIVIEN *et al.*, 1985), mostly between the surface and 25 m depth, with occasional deeper dives (30-42 m). The mean areas sampled by circular points were 350-450 m² during 10 to 15 minutes of observation. During each dive the number of species, number of individuals and size of fishes were recorded on a plastic slate. A total of 27 quantitative censuses were done on five islands, São Miguel (11), Faial (5), Pico (1), São Jorge (2) and Graciosa (8). To specify the ecological distribution of fish species, three depth ranges were distinguished, 0-10 m (n = 9), 11-17 m (n = 10) and 18-25 m (n = 8) for the analysis of data.

List of species. The list of species presented in Table 1 differs slightly from the list in HARMELIN & HARMELIN-VIVIEN (1979) because we verified the identification of several species using underwater photographs taken in the Azores in 1979 and 1991 by J.-G. HARMELIN, and took into account the nomenclature and synonymy of species according to SANTOS *et al.* (1997). Changes due to earlier misidentification are as follows: *Muraena augusti* misidentified as *Gymnothorax maderensis* in 1979, *Chelon labrosus* instead of *Mugil* sp., *Mycteroperca fusca* in

place of *Epinephelus alexandrinus*, *Seriola rivoliana* instead of *Caranx lugubris*, *Tripterygion delaisi delaisi* in place of *Tripterygion* sp., *Labrus bergylta* (green morph) misidentified as *Labrus viridis*, *Sphyaena viridensis* in place of *Sphyaena sphyraena*, *Scorpaena maderensis* for *Scorpaena* sp., and *Sphoeroides marmoratus* for *Sphoeroides spengleri*. Other changes due to synonymy were indicated in SANTOS, *et al.* (1997).

Feeding categories. Seven feeding categories were distinguished according to the main food and feeding behavior of fish species, following the classification of BELL & HARMELIN-VIVIEN (1983) which differs slightly from the classification given by AZEVEDO (1995). Category 1: herbivores (species ingesting over 90% of algae or seagrasses); category 2: omnivores (feeding on both vegetal and animal prey, including detritivores like *Chelon labrosus*); category 3: zooplanktivores or microcarnivores (*Boops boops* was included in this category although it may ingest some floating plant material); category 4: mesocarnivores of the family Labridae (feed mainly on molluscs and small crustaceans); category 5: other mesocarnivores (feed mainly on small crustaceans, polychaetes, molluscs and sessile invertebrates); category 6: nectobenthic macrocarnivores (prey mostly on large crustaceans, cephalopods and fish); category 7: pelagic macrocarnivores (prey on fish, cephalopods, and some crustaceans).

RESULTS

A total of 57 species belonging to 28 families were recorded on the rocky shores of the Azores in 1979 (Table 1). The most diversified families were Labridae (7 spp.), Blenniidae (7 spp.), Carangidae (5 spp.), Sparidae (5 spp.) and Serranidae (4 spp.). Among them, 33 fish species were observed on all the islands surveyed (indicated with an asterisk on Table 1). These species were the most common, as they generally presented high percentages of occurrence at all depth ranges, and also the most numerous, as they formed more than 90% of the total number of individuals recorded.

TABLE 1 - Fish species recorded by visual censuses in the Azores in 1979. Spatial distribution on rocky shores according to depth, with indication of feeding category (diet), mean density (D = mean number of fish per census) and percentage of occurrence (% O = percentage of censuses in which the species was present). (+): species observed between 30 and 42 m deep; - : species not observed in the depth range. The list is organized according to NELSON (1994) and SANTOS *et al.* (1997), and an asterisk indicates the fish species recorded around all the islands surveyed.

	Diet	D 0-10m	D 11-17m	D 18-25m	>30m	%O 0-10m	%O 11-17m	%O 18-25m
Dasyatidae								
<i>Dasyatis pastinaca</i> (Linnaeus, 1758)*	6	0.11	0.20	0.50		11	20	38
Myliobatidae								
<i>Mobula mobular</i> (Bonnaterre, 1788)	7	0.11	-	-	(+)	11	-	-
<i>Myliobatis aquila</i> (Linnaeus, 1758)*	6	0.22	0.20	0.75		22	10	63
Muraenidae								
<i>Gymnothorax unicolor</i> (Delaroche, 1809)*	6	0.11	0.20	0.75		11	20	50
<i>Muraena augusti</i> (Kaup, 1856)	6	0.33	-	-		22	-	-
<i>Muraena helena</i> Linnaeus, 1758	6	0.22	-	0.12	(+)	22	-	13
Synodontidae								
<i>Synodus saurus</i> (Linnaeus, 1758)	6	-	0.30	-		-	30	-
Phycidae								
<i>Phycis phycis</i> (Linnaeus, 1766)*	6	-	0.20	0.50		-	20	50
Mugilidae								
<i>Chelon labrosus</i> (Risso, 1826)*	2	22.33	1.70	0.37		44	20	25
Belonidae								
<i>Belone belone gracilis</i> (Lowe, 1839)	7	-	3.00	-		-	10	-
Macroramphosidae								
<i>Macroramphosus scolopax</i> (Linnaeus, 1758)	5	-	0.90	-		-	20	-
Scorpaenidae								
<i>Scorpaena maderensis</i> Valenciennes, 1833*	6	1.22	2.40	1.00		44	80	25
<i>Scorpaena notata</i> Rafinesque, 1810	6	0.11	20	0.37		11	10	13
<i>Scorpaena scrofa</i> Linnaeus, 1758	6	-	-	-	(+)	-	-	-
Serranidae								
<i>Anthias anthias</i> (Linnaeus, 1758)	3	-	-	-	(+)	-	-	-
<i>Epinephelus marginatus</i> (Lowe, 1834)*	6	0.11	0.30	1.87		11	30	88
<i>Mycteroperca fusca</i> (Lowe, 1836)	6	0.22	0.10	0.25		22	10	25
<i>Serranus atricauda</i> Günther, 1874*	6	1.33	3.10	2.75	(+)	56	90	88
Apogonidae								
<i>Apogon (Apogon) imberbis</i> (Linnaeus, 1758)*	3	0.33	1.30	0.87	(+)	22	50	25
Pomatomidae								
<i>Pomatomus saltator</i> (Linnaeus, 1766)	7	-	0.10	-		-	10	-

(Cont. TABLE 1)

	Diet	D 0-10m	D 11-17m	D 18-25m	>30m	%0 0-10m	%0 11-17m	%0 18-25m
Carangidae								
<i>Pseudocaranx dentex</i> (Bloch & Schneider, 1801)	7	4.00	0.20	6.00		33	10	38
<i>Seriola dumerili</i> (Risso, 1810)*	7	1.33	0.20	0.75		33	10	25
<i>Seriola rivoliana</i> Cuvier, 1833	7	-	-	3.75		-	-	13
<i>Trachinotus ovatus</i> (Linnaeus, 1758)*	7	32.67	10.50	16.87		56	20	38
<i>Trachurus picturatus</i> (Bowdich, 1825)	7	16.67	22.50	9.37		22	20	13
Sparidae								
<i>Boops boops</i> (Linnaeus, 1758)*	3	33.33	89.00	50.62		78	100	75
<i>Diplodus sargus cadenati</i> de la Paz, Bauchot & Daget, 1974*	5	51.56	40.20	46.50	(+)	89	90	88
<i>Pagellus acarne</i> (Risso, 1826)*	5	40.67	16.50	16.87		67	60	38
<i>Pagellus bogaraveo</i> (Brünnich, 1768)	5	0.78	-	-		11	-	-
<i>Sarpa salpa</i> (Linnaeus, 1758)*	1	36.56	28.70	40.25		78	80	75
Mullidae								
<i>Mullus surmuletus</i> Linnaeus, 1758*	5	5.44	2.50	0.62		67	70	38
Kyphosidae								
<i>Kyphosus sectator</i> (Linnaeus, 1766)*	1	0.11	0.30	0.25		11	20	13
Pomacentridae								
<i>Abudefduf luridus</i> (Cuvier, 1830)*	2	1.67	2.90	2.25		67	90	75
<i>Chromis limbata</i> (Valenciennes, 1833)*	3	13.22	26.70	8.37	(+)	22	100	88
Labridae								
<i>Centrolabrus trutta</i> (Lowe, 1833)*	4	10.56	1.50	1.87	(+)	78	80	63
<i>Coris julis</i> (Linnaeus, 1758)*	4	27.56	41.90	38.37		100	90	88
<i>Labrus bergylta</i> Ascanius, 1767*	4	0.11	0.50	1.75		11	40	50
<i>Labrus bimaculatus</i> Linnaeus, 1758	4	-	-	-	(+)	-	-	-
<i>Pseudolepidaplois scrofa</i> (Valenciennes, 1839)*	4	0.78	1.10	0.87		44	70	50
<i>Symphodus (Crenilabrus) mediterraneus</i> (Linnaeus, 1758)*	4	0.44	0.40	0.37	(+)	33	20	25
<i>Thalassoma pavo</i> (Linnaeus, 1758)*	4	7.89	1510	4.00		100	90	88
Scaridae								
<i>Sparisoma (Euscarus) cretense</i> (Linnaeus, 1758)*	1	0.78	0.50	0.50		33	40	50
Tripterygiidae								
<i>Trypterygion delaisi delaisi</i> Cadenat & Blache, 1971*	5	0.78	0.60	0.25		33	50	25
Blenniidae								
<i>Coryphoblennius galerita</i> (Linnaeus, 1758)	2	0.22	-	-		11	-	-
<i>Lipophrys pholis</i> (Linnaeus, 1758)	2	0.22	-	-		11	-	-
<i>Lipophrys trigloides</i> (Valenciennes, 1836)	2	0.67	-	-		33	-	-
<i>Ophioblennius atlanticus atlanticus</i> (Valenciennes, 1836)*	1	3.11	0.30	0.25		89	20	25
<i>Parablennius incognitus</i> (Bath, 1968)	2	0.78	-	-		22	-	-
<i>Parablennius parvicornis</i> (Valenciennes, 1836)	1	0.56	-	-		11	-	-
<i>Parablennius ruber</i> (Valenciennes, 1836)*	2	2.56	1.00	0.87		89	40	38

(Cont. TABLE 1)

	Diet	D 0-10m	D 11-17m	D 18-25m	>30m	%0 0-10m	%0 11-17m	%0 18-25m
Gobiidae								
<i>Thorogobius ephippiatus</i> (Lowe, 1839)	5	-	0.10	-	(+)	-	10	-
Gobiidae sp.*	5	0.33	8.20	-		22	20	-
Sphyraenidae								
<i>Sphyraena viridensis</i> Cuvier, 1829*	7	5.78	0.7	62		33	50	25
Scombridae								
<i>Sarda sarda</i> (Bloch, 1793)	7	1.33	0.20	16.25		22	10	38
Bothidae								
<i>Bothus podas maderensis</i> (Lowe, 1834)	5	-	0.40	-		-	30	-
Balistidae								
<i>Balistes carolinensis</i> Gmelin, 1789*	5	1.78	1.10	1.25		44	10	13
Tetraodontidae								
<i>Sphoeroides marmoratus</i> (Lowe, 1839)*	5	1.67	1.70	137		67	80	75

TABLE 2 - Rank and percentage in density (%D) of the most abundant fish species recorded in the Azores and mean total abundance of fish per census in the three depth range surveyed.

Fish species	0 - 10 m		11 - 17 m		18 - 25	
	Rank	%D	Rank	%D	Rank	%D
<i>Chelon labrosus</i>	7	6.7	-	0.5	-	0.1
<i>Trachinotus ovatus</i>	5	9.8	9	3.2	5	6.0
<i>Trachurus picturatus</i>	8	5.0	6	6.8	8	3.3
<i>Boops boops</i>	4	10.0	1	27.0	1	18.0
<i>Diplodus sargus cadenati</i>	1	15.5	3	12.2	2	16.5
<i>Pagellus acarne</i>	2	12.2	7	5.0	5	6.0
<i>Sarpa salpa</i>	3	11.0	4	8.7	3	14.3
<i>Chromis limbata</i>	9	4.0	5	8.1	9	3.0
<i>Centrolabrus trutta</i>	10	3.2	-	0.5	-	0.5
<i>Coris julis</i>	6	8.3	2	12.7	4	13.6
<i>Thalassoma pavo</i>	11	2.4	8	4.6	-	1.4
<i>Sarda sarda</i>	-	0.4	-	158	7	5.8
Mean total abundance of fish/census (SD)	332.67 138.21		330.00 139.84		281.25 223.97	

Distribution with depth. The number of fish species recorded decreased slightly with depth, 47 species being observed between the surface and 10 m depth, 44 species between 11 and 17 m, and 41 species between 18 and 25 m. Only 13 species were observed deeper during a few dives between 30 and 42 m depth. The mean overall abundance was about 300 individuals per census and did not vary with depth (Table 2; ANOVA, $F = 0.342$, $p = 0.713$). Most species (38) were observed from the surface

down to 25 m. The bulk of the fish abundance was constituted by only 11 species, *i. e.* by decreasing order of total abundance: *B. boops*, *D. sargus cadenati*, *C. julis*, *S. salpa*, *P. acarne*, *T. ovatus*, *C. limbata*, *T. picturatus*, *T. pavo*, *C. labrosus* and *C. trutta*. These species formed 88.1% of the fish abundance in the 0-10 m depth range, 89.3% at 11-17 m and 88.5% at 17-25 m.

In the shallower waters (0-10 m), the fish assemblage was characterized by the presence of seven species of Blenniidae, the high abundances of the mugilid *C. labrosus* and the wrasse *C. trutta*, the presence of the devil ray *M. mobular* and the abundance of several mid-water species such as *S. dumerili*, *T. ovatus* and *P. acarne*. Only two among the blenniid species, *O. atlanticus* and *P. ruber*, were observed in deeper waters, but their abundance was maximum between the surface and 5 m depth. Between 11 and 17 m, the most abundant species were the sparids *B. boops*, *D. sargus cadenati* and *S. salpa*, the damselfish *C. limbata* and the labrids *C. julis* and *T. pavo* (Tables 1 and 2). The two pomacentrids *A. luridus* and *C. limbata* exhibited their highest abundance in this depth range, as well as the serranid *S. atricauda*, and the labrids *C. julis*, *P. scrofa* and *T. pavo*. Between 18 and 25 m depth, the six dominant species remained the same. In this depth range, serranids were more numerous, especially the dusky grouper *E. marginatus*. The abundance of the labrid *L. bergylta* was maximum in this depth range. Three species were recorded only deeper than 30 m, the scorpaenid *S. scrofa*, the zooplanktophagous serranid *A. anthias* which formed large schools and the labrid *L. bimaculatus*.

TABLE 3 - Trophic structure of fish assemblages on rocky shores of the Azores expressed as percentages of fish abundance (%) in each depth range.

Feeding category	N of species	0 - 10 m %	11 - 17 m %	18 - 25 m %
1 - Herbivores	5	12.36	9.03	14.67
2 - Omnivores	7	8.55	1.69	1.24
3 - Zooplanktivores	4	14.09	35.45	21.29
4 - Mesocarnivores (labrids)	7	14.23	18.33	16.80
5 - Mesocarnivores (other families)	11	30.96	21.88	23.78
6 - Benthic macrocarnivores	13	1.20	2.27	3.15
7 - Pelagic macrocarnivores	10	18.60	11.33	19.06

Trophic structure. The trophic structure of the fish assemblage did not vary much with depth (Table 3). The main trophic guild was formed by the mesocarnivores (categories 4 and 5) which represented around 40% of the fish abundance at all depths. The zooplanktivores were the second largest trophic guild and were particularly abundant between 11 and 17 m depth. The third trophic guild, by decreasing order of abundance,

was the pelagic macrocarnivores which represented 11% to 19% of the fish recorded on the rocky shores of the Azores. The herbivores constituted 9 to 15% of the fish abundance, and were dominated by the sparid *S. salpa*. The omnivores were important only in shallow waters (*C. labrosus* and most blenniids), whereas the benthic macrocarnivores were the least abundant trophic guild despite a high species richness. The relative abundance of benthic macrocarnivores increased slightly with depth, but remained at a low level (3%).

DISCUSSION

Despite the particular interest of the archipelago of the Azores in terms of biogeographic relationships, due to its remote position in the mid-Atlantic (LORIS *et al.*, 1991; SALDANHA, 1995; SANTOS *et al.*, 1995a), little attention has been paid to the ecological distribution of fish species along the coasts except for a few studies on intertidal fish assemblages on rocky and sandy areas (ARRUDA, 1979; NASH *et al.*, 1994; SANTOS *et al.*, 1994; AZEVEDO *et al.*, 1995). In the present paper, we described the qualitative, quantitative and trophic structure of the fish assemblage on the rocky shores of the Azores in three depth ranges from the surface down to 25 m depth. The fish assemblages observed appeared to be quite homogeneous (> 66% of species recorded in the three depth ranges) and numerically dominated by a small number of species (11 forming over 88% of the abundance at all depths). The most abundant species belonged to the families Sparidae, Labridae, Carangidae and Pomacentridae. However, the shallower zone differed from the deeper zones by the abundance of blenniids, mugilids and several pelagic species which only occurred there. The most conspicuous inhabitants of the intertidal rock pools are blenniids, the distribution, biology and behavior of which have been thoroughly investigated in the Azores (see references in SANTOS *et al.*, 1997), where they are the most conspicuous inhabitants of the intertidal rock pools. As also noticed by PORTEIRO *et al.* (1996), *Coris julis* and *Thalassoma pavo* were the most abundant wrasses observed during the Bio-Oceanographic Survey in the Azores. They also observed as we did, that *Centrolabrus trutta* was most abundant in shallow waters, whereas *Labrus bergylta* and *L. bimaculatus* were more abundant in deep water. We observed an increasing abundance of large individuals of the dusky grouper *Epinephelus marginatus* with depth, while juveniles colonised very shallow habitats. Similarly, AZEVEDO *et al.* (1995) found a great abundance of juveniles of the dusky grouper in tide pools.

The trophic structure of fish assemblages observed between the surface and 25 m depth on rocky shores of the Azores differed from that described by AZEVEDO (1995), which was based on the number of species in each feeding category and not on numbers of individuals. For instance, benthic macrocarnivores were highly diversified (13 species), but presented very low abundances. Few fish species were herbivorous

(4), but the population of at least one species, *Sarpa salpa*, was large. The trophic structure of the fish assemblages surveyed in the Azores was characterized by higher proportions of pelagic macrocarnivores and herbivores (respectively 11-19% and 9-15% of the fish abundance) than those from visual censuses undertaken in other islands of the Macaronesian archipelagos, Portugal and the Mediterranean Sea in similar habitats and depth range. In Madeira, pelagic macrocarnivores constituted 12% and herbivores 4% of the fishes recorded by ANDRADE *et al.* (1995), whereas in El Hierro, Canary Islands, these two trophic guilds represented respectively only 1% and 5% (BORTONE *et al.*, 1991). On continental Portugal, pelagic macrocarnivores formed 0.5% of the fish abundance observed in the marine reserve of Berlenga, and herbivores 4% (ALMEIDA, 1996). In the marine reserve of Port-Cros, NW Mediterranean, they represented respectively only 0.8% and 2% of the abundance of fishes recorded at 10-15 m by HARMELIN (1987).

The fish assemblage described from the rocky shores of the Azores was highly similar to those described with similar methods (visual censuses) in Madeira by ANDRADE & ALBUQUERQUE (1995) and in El Hierro, Canary islands, by BORTONE *et al.* (1991), with about 2/3 of the species in common (Table 4). The proportions of species in common with fish assemblages from continental Europe were markedly lower: 33% of that recorded on Portugal coasts by ALMEIDA (1996), and only 25-27% of assemblages from north-western Mediterranean (HARMELIN, 1987; GARCIA RUBIES, 1997). These contrasting affinities clearly attested the biogeographic specificity of the fish fauna of the Macaronesian Archipelagos (LLORIS *et al.*, 1991).

TABLE 4 - Number of fish species (N total) recorded by visual census on rocky habitats on different islands of the Macaronesian Archipelagos, continental Portugal and in the Mediterranean Sea, with indication of the number of species in common with the Azores (N common) and the percentage represented (%) by these species in the local fish assemblages.

Site	N total	N common	%	Reference
Madeira	31	20	64.5	Andrade and Albuquerque, 1995
El Hierro, Canary Is.	47	30	63.8	Bortone <i>et al.</i> , 1991
Berlenga, Portugal	51	17	33.3	Almeida, 1996
Medas Is., Spain	65	18	27.7	Garcia Rubies, 1997
Port-Cros Is., France	47	12	25.5	Harmelin, 1987

ACKNOWLEDGEMENTS

We express our thanks to the Portuguese Navy, the Government of the Azores, the University of the Azores, the Agriculture Services of the Azores, and the local diving Clubs for their efficient help and support during this survey. Special thanks are expressed to João Gomes and Pedro Ré for diving and sampling assistance. This paper is dedicated to the late Professor Luiz Saldanha, our friend and colleague, who organized the Bio-Oceanographic survey in the Azores.

REFERENCES

ALMEIDA, A. J.:

1996. Structure and spatial variability of the rocky fish fauna in the protected marine «Reserva natural da Berlenga» (Portugal). *Arquivos do Museu Bocage*, Nova Série, **2** (35): 633-642.

ALMEIDA, A. J. & M. L. HARMELIN-VIVIEN:

1983. Quelques notes sur des Blenniidae observés et capturés aux Açores en 1979 (Pisces: Blenniidae). *Cybium*, **7**: 39-45.

ANDRADE, C. A. P. & F. M. M. ALBUQUERQUE:

1995. Fish assemblages associated with bottom habitats on the south coast of Madeira. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, Suplemento n.º **4**: 9-20.

ARRUDA, L. M.:

1979. On the study of a sample of fish captured in the tidal range at Azores. *Boletim da Sociedade Portuguesa de Ciências Naturais*, **19**: 5-36.
1997. Checklist of the marine fishes of the Azores. *Arquivos do Museu Bocage*, Nova Série, **3** (2): 13-164.

AZEVEDO, J. M. N.:

1995. Food web of the Azorean shallow water marine ichthyological communities: a guild approach. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, Suplemento n.º **4**: 29-53.

AZEVEDO, J. M. N., J. B. RODRIGUES, M. MENDIZABAL & L. M. ARRUDA:

1995. Study of a sample of dusky groupers, *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834), caught in a tidal pool at Lajes do Pico, Azores. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, Suplemento n.º **4**: 55-64.

BELL, J. D. & M. L. HARMELIN-VIVIEN:

1983. Fish fauna of French Mediterranean *Posidonia oceanica* seagrass meadows. II: Feeding habits. *Téthys*, **11**: 1-14.

BORTONE, S. A., J. Van TASSEL, A. BRITO, J. M. FALCÓN & C. M. BUNDRICK:

1991. A visual assessment of the inshore fishes and fishery resources off El Hierro, Canary Islands: A baseline survey. *Scientia Marina*, **55**: 529-541.

BRIGGS, J. C.:

1996. *Global Biogeography. Development in Paleontology and Stratigraphy*, 14. Elsevier Science, 472 pp.

GARCIA RUBIES, A.:

1997. *Estudi ecològic de les poblacions de peixos litorals sobre substrat rocòs a la Mediterrània occidental: efectes de la fondària, el substrat, l'estacionalitat i la protecció*. PhD Thesis, Department of Ecology, University of Barcelona, 261 pp.

HARMELIN, J.-G.:

1987. Structure et variabilité de l'ichtyofaune d'une zone rocheuse protégée en Méditerranée (Parc National de Port-Cros, France). *P. S. Z. N. I: Marine Ecology*, **8**: 263-284.

HARMELIN, J.-G. & M. L. HARMELIN-VIVIEN:

1979. Mission Bio-Océanographique 1979 aux Açores: Rapport préliminaire. In: Missão Bio-Oceanográfica Açores 79 (Coord.: L. Saldanha), 4 pp. + 4 tables. Faculdade de Ciências de Lisboa.

HARMELIN-VIVIEN, M. L., J.-G. HARMELIN, C. CHAUVET, C. DUVAL, R. GALZIN, P. LEJEUNE, G. BARNABE, F. BLANC, R. CHEVALIER, J. DUCLERC & G. LASSERRE:

1985. Evaluation visuelle des peuplements et populations de poissons: Méthodes et problèmes. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, **40**: 467-539.

LLORIS, D., J. RUCABADO & H. FIGUEROA:

1991. Biogeography of the Macaronesian ichthyofauna (The Azores, Madeira, the Canary Islands, Cape Verde and the African enclave). *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, **43** (234): 191-241.

NASH, R. D. M., R. S. SANTOS & S. J. HAWKINS:

1994. Diel fluctuations of a sandy beach fish assemblage at Porto Pim, Azores. *Arquipélago - Life and Marine Sciences*, **12A**: 75-86.

NELSON, J. S.:

1994. *Fishes of the World* (3rd. Edition). John Wiley & Sons, Inc., New York, 600 pp.

PATZNER, R. A. & R. S. SANTOS:

1993. Ecology of rocky littoral fishes of the Azores. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **159**: 423-427.

PORTEIRO, F. M., J. P. BARREIROS & R. S. SANTOS:

1996. Wrasses (Teleostei: Labridae) of the Azores. *Arquipélago - Life and Marine Sciences*, **14A**: 23-40.

SALDANHA, L.:

1995. *Fauna submarina Atlântica - Portugal continental, Açores, Madeira* (2^a Edição). Publicações Europa-América, Lisboa, 364 pp.

SANTOS, R. S.:

1992. *Behavioural ecology, phenology and ethology of an intertidal blenny, Parablennius sanguinolentus parvicornis (Valenciennes in Cuvier & Valenciennes 1836) (Pisces: Blenniidae), from the Azores*. PhD Thesis. Department of Environmental and Evolutionary Biology, University of Liverpool, 293 pp.

SANTOS, R. S., F. M. PORTEIRO & J. P. BARREIROS:

1997. Marine fishes of the Azores. Annotated checklist and bibliography. *Arquipélago - Life and Marine Sciences*, Suplemento **1**: 1-244.

SANTOS, R. S., R. D. M. NASH & S. J. HAWKINS:

1994. Fish assemblages on intertidal shores of the Island of Faial, Azores. *Arquipélago - Life and Marine Sciences*, **12A**: 87-100.

1995b. Age, growth and sex ratio of the Azorean rock-pool blenny, *Parablennius sanguinolentus parvicornis*. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, **75**: 751-754.

SANTOS, R. S., S. J. HAWKINS, L. R. MONTEIRO, M. ALVES & E. J. ISIDRO:

1995a. Marine research, resources and conservation in the Azores. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **5**: 311-354.

TEMPERA, F. & R. S. SANTOS:

1998. Spatial variability of fish assemblages in the Pico-Faial channel (Azores-Portugal). International Symposium on «Behaviour and conservation of littoral fishes», Lisboa, April 1998, Abstract, p. 71.

Date received: 21-04-1998.

TROPHIC GROUP PATTERNS OF MACROBENTHOS IN BRACKISH COASTAL SYSTEMS

By L. CANCELA DA FONSECA ^{1,3}, P. DUARTE ², F. POMBO GASPAR ¹

With 11 figures and 2 tables

ABSTRACT. The trophic group structure of subtidal soft bottom macrofaunal communities of three estuarine/lagoonal systems (SW Portugal) suggests, in spite of the hydrological and sedimentological differences, some general trends. Two of these water bodies - Odeceixe and Aljezur - have estuarine characteristics but the third - Carrapateira - is usually closed to the sea. While in the first two the fauna is predominantly estuarine, lagoonal species are dominant in the latter. Each *taxon* was assigned to, at least, one of the following trophic groups: suspension-feeders, deposit-feeders, carnivores and herbivores. In Odeceixe and Aljezur the spatial site distribution of the trophic groups showed a gradient in their relative importance. Carnivores reached their maximal proportion in well calibrated sands occurring at river mouths, whilst, suspension-feeders were mainly related to upstream more stable sandy sediments. The deposit-feeders, the dominant group, reached their maximal proportion in sediments with higher levels of organic matter. No clear pattern was observed concerning the herbivores. The faunal composition of Carrapateira was more homogeneous, and the sediment more uniform, thus similar results were only apparent after the opening to the sea caused by strong rainfall. The dynamics associated with tidal currents and fluvial discharge seemed to play a major role in the control of the structural pattern of the trophic groups. This can be supported by the response of the Carrapateira macrobenthic communities which quickly changed to the predictable pattern described for the other systems after the inlet opening.

KEY WORDS: Macrobenthos, trophic functional groups, estuaries, SW Portugal.

¹ Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, Laboratório Marítimo da Guia / IMAR, Estrada do Guincho, Forte N. Sr.^a da Guia, 2750-642 Cascais, Portugal. E-mail: lfonseca@ualg.pt

² Universidade Fernando Pessoa, Departamento de Ciências e Tecnologia, 4200 Porto, Portugal.

³ IPIMAR, Centro Regional de Investigação Pesqueira do Sul, Av. 5 de Outubro, 8700-305 Olhão, Portugal.

RESUMO. A estrutura dos grupos tróficos das comunidades subtidais da macrofauna bentónica de três sistemas estuarino-lagunares (SO de Portugal), sugere a existência de tendências gerais, apesar das diferenças sedimentológicas e hidrológicas. Dois destes sistemas – Odeceixe e Aljezur – apresentaram características estuarinas, mas o terceiro – Carrapateira – esteve normalmente encerrado e sem contacto com o mar. Enquanto nos dois primeiros a fauna foi predominantemente estuarina, as espécies lagunares foram dominantes no último. Cada *taxon* foi associado a pelo menos uma das funções tróficas seguintes: suspensívoros, detritívoros, carnívoros e herbívoros. Em Odeceixe e Aljezur a distribuição espacial dos grupos tróficos evidenciou a existência de um gradiente de acordo com a respectiva importância relativa. A função ‘carnívoros’ atingiu a proporção máxima nas areias bem calibradas das embocaduras, enquanto que a ‘suspensívoros’ foi predominantemente associada às areias mais estáveis situadas um pouco a montante. A função ‘depositívoros’ que constituiu o grupo dominante, registou a proporção máxima nos sedimentos com maior teor de matéria orgânica. Ao grupo ‘herbívoros’, não pode ser associado nenhum padrão de distribuição definido. A composição faunística da Carrapateira foi mais homogénea, tal como o sedimento, pelo que resultados similares aos dos sistemas anteriores só foram referenciados após o estabelecimento da comunicação com o mar na sequência de fortes precipitações. A dinâmica associada às correntes de maré e à escorrência fluvial pareceu ser o principal controlador do padrão estrutural dos grupos tróficos, tanto mais que as comunidades do macrobentos da Carrapateira responderam rapidamente após o estabelecimento da comunicação com o mar e à dinâmica que se lhe seguiu, ajustando-se ao padrão previsível e já descrito para os outros sistemas.

PALAVRAS-CHAVE: Macrobentos, grupos tróficos funcionais, estuários, SO de Portugal.

INTRODUCTION

In spite of the controversial about Lindeman’s concept (LINDEMAN, 1942) of discrete trophic levels (COUSINS, 1985), it is generally agreed that ecosystems are occupied by a major group of “multitrophic level” species (COMMITO & AMBROSE Jr., 1985) that interconnect with each other building a complex trophic network, and structuring the ecological communities. Different authors explained the varying importance of distinct trophic groups along different estuarine or lagoonal gradients, stressing the importance of the physical environment (i.e. turbulence and its effect on the sedimentary environment (PEARSON, 1971), biological interactions or both (RHOADS & YOUNG, 1970; PEARSON & ROSENBERG, 1987).

The relative importance of any trophic group along a given gradient is a function of a complex set of physico-chemical and biological factors, whose understanding is far beyond the state of our present knowledge. Despite this, the analysis of the changing importance of a trophic group along a gradient may provide an interpretable guide to the changing ecological structure and its relationship with the variation of some environmental factors (PEARSON, 1971; PEARSON & ROSENBERG, 1978; CHARDY & CLAVIER, 1988; GAMBI *et al.*, 1992).

The purpose of this study was to analyse the trophic-group structure of three estuarine/lagoonal systems, Odeceixe, Aljezur and Carrapateira, at the end of little rivers, which drain to the West coast of Algarve. We attempted to reveal and discuss the patterns observed, based on the spatial distribution and relative importance of these functional groups.

The most widely accepted classification of the marine and estuarine benthic species, according to their feeding behaviours, recognises four major trophic groups: suspension-feeders, deposit-feeders, carnivores and herbivores (PEARSON & ROSENBERG, 1978, 1987; CHARDY & CLAVIER, 1988). We used this classification for the present study due to its relative simplicity and precision in contrast with more detailed ones (*e. g.* GAMBI *et al.*, 1992).

MATERIAL AND METHODS

Study area

The Portuguese SW coast remains one of the least disturbed coastlines of southern Europe. The high species richness is related to its estuaries that play a major role in the life cycle of several species (SILVA e COSTA *et al.*, 1983). Odeceixe, Aljezur and Carrapateira estuarine systems are at the end of small torrential rivers draining part of the SW of Portugal with catchment areas of 250 Km², 200 Km² and 111 Km², respectively. The average rainfall is higher from October to March (PULLAN, 1988) and the driest months are July and August. Their discharge to the sea is frequently prevented by the development of sand barriers, reason why they can be considered estuarine/lagoonal systems.

A two year study concerning water, sediment and macrobenthos was undertaken in 1984-85. During this period, Odeceixe and Aljezur were permanently opened to the sea, whilst Carrapateira was usually closed, except in winter after heavy rainfall (MAGALHÃES *et al.*, 1987).

Sampling design

Several sampling stations were chosen in the terminal sections of the three estuarine/lagoonal systems, (Fig. 1). From March 1984 to December 1985 quarterly lowtide sediment samples were collected at each station. In addition, surface and bottom

data on salinity, dissolved oxygen, temperature and pH were obtained by *in situ* with sensors. Subtidal sediment samples were collected with a hand corer for grain-size, total organic matter and sediment phytopygment analysis. Samples (0.1 m² of total area) were collected and sieved through a 1 mm square mesh sieve (JOSEFSON, 1986) for the study of the macrobenthos. Details on the physical characterisation and macrobenthic communities of the three systems described can be found on earlier studies (MAGALHÃES *et al.*, 1987; DUARTE, 1988; MAGALHÃES, 1988; CANCELA DA FONSECA & MAGALHÃES, 1989; MAGALHÃES & CANCELA DA FONSECA, 1989; COSTA *et al.*, 1988; COSTA *et al.*, 1989; COSTA *et al.*, 1990).

Trophic groups

The identified *taxa* were assigned to at least one of the following trophic groups: suspension-feeders, deposit-feeders, carnivores and herbivores. The assignment of a *taxon* to a group was done by first dividing the number of individuals of that *taxon* by the number of functional groups in which it could be included. The obtained results were then added to the totals of each group. Data were converted to percentages as a measure of the relative importance of each group. These calculations were done for each sampling point and sampling season. The use of carnivores, herbivores, suspension- and deposit-feeders throughout this paper refers not to an organism as individual, but to its simple or multitrophic function within the system described *i. e.*, a “functional individual” (DUARTE *et al.*, 1990).

The assignment of each taxon to the appropriate trophic group was based on: HUNT (1925), MUUS (1967), MASSÉ (1972), NAYLOR (1972), FENCHEL *et al.* (1975), KOFOED (1975 a, b), FAUCHALD & JUMARS (1979), TACHET *et al.* (1980), LEVINTON & BIANCHI (1981), MARCHAND (1981), BRINKHURST (1982), JOSEFSON (1986), CERETTI & POLUZZI (1988), R. ROSENBERG (pers. com.) and J. C. MARQUES (pers. com.).

Statistics

For the purposes of this work two data sets were used for each ecosystem: The abundance and the numerical percentage of the trophic groups at each sampling station and sampling time. The abundance values were analysed by Pearson correlation coefficients between all pairs of trophic groups and by Principal Components Analysis (PCA), with values for all sites and sampling campaigns. The PCA analysis was carried out on log transformed data. In this case, the largest principal component obtained is an overall abundance component, related to the original variables by coefficients of the same sign, whereas the other components represent proportional variation in abundance if they have coefficients of opposite sign (GREEN, 1979). This allows analysing not only total abundance, but also relative abundance patterns. The direct usage of percentage data in PCA is not recommended due to the poor statistical behaviour of percentage data.

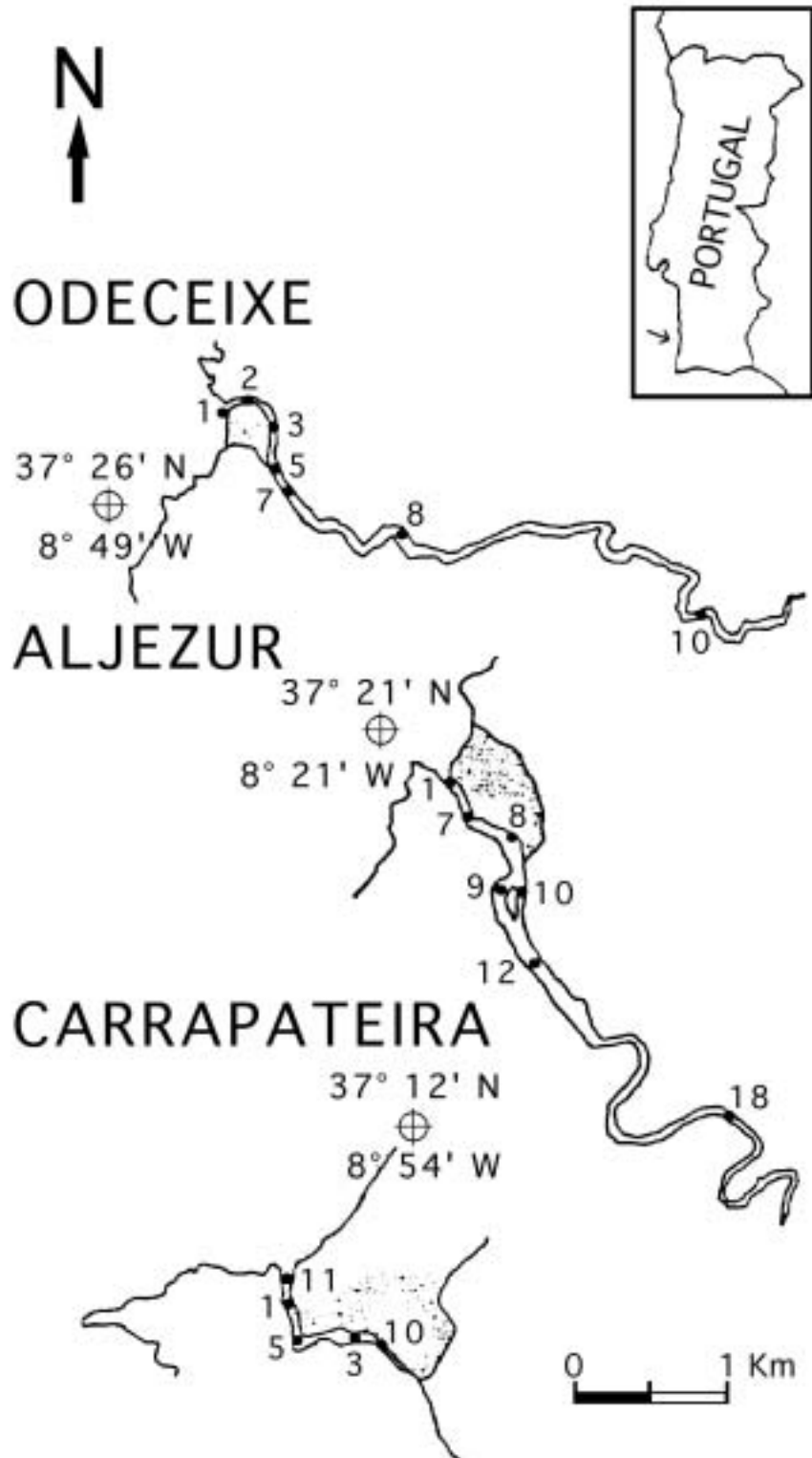


Fig. 1 - Location of the three study sites and sampling points (SW Portugal).

RESULTS

Environmental draft

According to previous studies (MAGALHÃES *et al.*, 1987), no critical values of dissolved oxygen were recorded. Salinity ranged between 0 and 37‰. Odeceixe had a maximum of 37‰ (St.1, September 1985) and a minimum of 0‰ (St.10, December 1984, June 1985 and St.1, 2, 3, 7, 8 and 10 at March 1985, after heavy rainfall). In Aljezur, salinity values of a similar range (37‰ at St.1 - December 1985 and 0‰ at St.18 - June 1985) were also observed. In Carrapateira, a maximum of 20.5‰ (St.1 - December 1985) and a minimum of 0‰ (St. 3 and 10 - March and June 1985) were observed. In general, the salinity variations were very strong, especially at Odeceixe and Aljezur and did not follow a predictable pattern.

The study of grain size distribution showed four sedimentary areas: i) sands in all the sampling points of Carrapateira, and near the mouth of Odeceixe and Aljezur rivers, followed by ii) sandy-muds and iii) muds at Aljezur (St. 18) or iv) sandy-gravelly muds at Odeceixe (St. 10). The organic matter content of the sediments was higher in the upstream muddy stations of Odeceixe and Aljezur, and minimal in the sandy ones. All the Carrapateira stations were poor in organic matter, with values comparable to those obtained from the sandy sediments of the other two systems (MAGALHÃES *et al.*, 1987).

The highest average values of Chlorophyll *a* found in the upper layer of the silty-sandy sediments emphasise the importance of those intermediate sedimentary situations for the production of the microphytobenthos. In contrast, the lowest values were always found in clean sands near the river inlets. The highest recorded water mass values of Chlorophyll *a* were also coincident with the brackish situations, corresponding to intermediate values of salinity (COSTA *et al.*, 1988).

Macrobenthic fauna

The number of macrozoobenthos species that have been identified in each of the three systems studied were 78, 107 and 141, in Odeceixe, Aljezur and Carrapateira, respectively (Table 1). At Odeceixe and Aljezur, the benthic fauna was mainly estuarine, while Carrapateira presented a faunal composition predominantly lagoonal. The most abundant *taxa* in Odeceixe and Aljezur were polychaete and oligochaete worms (*Scoloplos armiger*, *Streblospio shrubsolii*, *Capitella capitata*, *Hediste diversicolor*, *Alkmaria rominji*, *Tubifex* sp. - both systems - and *Stylaria lacustris* in Odeceixe), gastropod snails (*Hydrobia ulvae* at both systems, and *Potamopyrgus jenkinsi* in Aljezur), bivalve molluscs (*Cardium edule* and *Scrobicularia plana* - both systems - and *Cardium glaucum* - Aljezur), crustacean isopods and amphipods (*Cyathura carinata*, *Eurydice pulchra*, *Sphaeroma hookeri*, *Haustorius arenarius*, *Pontocrates arenarius*, *Gammarus* sp., *Corophium orientale*) and insects: Tanipodinae indet. in

Odeceixe, and Chironomidae indet. in Odeceixe and Aljezur (DUARTE, 1988; COSTA *et al.*, 1990).

Odeceixe and Aljezur systems showed a shift from dominance by *taxa* of marine origin like *Eurydice pulchra*, at the mouth of the rivers, to typically estuarine ones as *H. diversicolor*, *S. shrubsolei*, *H. ulvae*, *C. edule*, *S. plana*, *C. carinata*. Finally, at the upstream stations, the influence of land drainage was reflected by the presence of insects, both larvae and adults (COSTA *et al.*, 1990).

This marine estuarine shift, could also be seen at Carrapateira, but with a greater mixing of *taxa* of marine or riverine affinities. Colonisation by, and/or recruitment of marine *taxa* was observed after the lagoon opening in March 1985 and several times during spring tides when the sea water entered into the lagoon. The polychaetes were only represented by *H. diversicolor*, and one of the most abundant oligochaetes was *Nais communis*. The gastropods *P. jenkinsi* and *Physa* spp., the isopods (*E. pulchra*, *S. hookeri*), amphipods (*Gammarus chevreuxi*, *C. orientale*) and the larvae of chironomids were some of the most abundant *taxa*. Oligochaetes and Insects were the major groups as deduced from the respective number of *taxa* present in the lagoon (MAGALHÃES, 1988; CANCELA DA FONSECA & MAGALHÃES, 1989; MAGALHÃES & CANCELA DA FONSECA, 1989). Globally, the riverine macrozoobenthic *taxa* were more abundant in Carrapateira than in Odeceixe or Aljezur.

Trophic groups

All significant correlations between the numerical abundance of the trophic groups (Table 2) were positive. In Odeceixe and Aljezur all correlations were positive although in the latter there was only one significant value – between the herbivores and the deposit-feeders.

The results on the abundance of the trophic groups along the estuarine/lagoonal gradients, expressed by its distance from the inlets, are shown in Figs. 2, 3 and 4. It can be seen that the abundance of the groups exhibited peaks at different locations along the mentioned gradient. In Odeceixe, Aljezur and Carrapateira the most abundant group are the deposit-feeders. In Carrapateira the less abundant group are the suspension-feeders, whereas in the other two systems the suspension-feeders are comparable in abundance with the herbivores and the carnivores.

The PCA scores obtained for the abundance of the trophic groups are shown in Figs. 5, 6 and 7. All the coefficients of the first component (Factor 1) are positive for the three systems. This is an abundance component and it suggests a positive relation between the abundance of the trophic groups. This is roughly in accordance with the predominantly positive correlation coefficients referred before. The second and the third components (Factors 2 and 3) have both positive and negative coefficients. In all three systems the carnivores and the herbivores have coefficients of the same sign in opposition to the suspension and the deposit-feeders, in relation to Factor 2. Regarding

the third component the opposing groups are the suspension and the deposit-feeders, on one side and the herbivores and the carnivores, on the other side. The obtained results suggests that there were opposing patterns on the relative abundance of the different trophic groups but not on their total abundance.

TABLE 1 - Number of species of macrozoobenthos per major taxa collected from the three estuaries during the sampling period (1984/86).

	<u>Odeceixe</u>	<u>Aljezur</u>	<u>Carrapateira</u>
Hydrozoa	1	1	–
Turbelaria	–	2	4
Nemertina	3	2	–
Nematoda	–	1	10
Polychaeta	10	30	1
Oligochaeta	4	2	38
Hirudinea	–	–	1
Sipunculida	–	2	–
Polyplacophora	1	–	–
Gastropoda	2	9	15
Bivalvia	6	13	6
Acari	1	–	1
Ostracoda	1	–	2
Cirripedia	–	1	–
Tanaidacea	1	–	–
Isopoda	5	9	5
Amphipoda	9	20	3
Decapoda	4	10	2
Ephemeroptera	5	–	3
Plecoptera	1	–	1
Odonata	3	–	11
Heteroptera	–	–	4
Homoptera	–	–	1
Coleoptera	11	–	16
Trichoptera	–	–	1
Diptera	9	1	10
Bryozoa	1	1	6
Echinodermata	–	3	–
Total	78	107	141

TABLE 2 - Symmetric correlation matrixes between the abundance of the trophic groups (Marked (bold) correlations are significant at $p < 0.05$).

Odeceixe (n = 54)	Herbivores	Carnivores	Suspension- feeders
Carnivores	0.60		
Suspension- feeders	0.20	0.44	
Deposit-feeders	0.43	0.48	0.71

Aljezur (n = 53)	Herbivores	Carnivores	Suspension- feeders
Carnivores	0.02		
Suspension- feeders	-0.06	0.22	
Deposit-feeders	0.62	0.09	0.26

Carrapateira (n = 37)	Herbivores	Carnivores	Suspension- feeders
Carnivores	0.20		
Suspension- feeders	-0.02	-0.08	
Deposit-feeders	0.90	0.34	-0.03

The results on the numerical percentage of the trophic groups along the estuarine/lagoonal gradients, expressed by its distance from the inlets, are shown in Figs. 8, 9 and 10. It can be seen that the numerical importance of the groups exhibited peaks at different locations along that gradient. At river mouth the carnivores had their maximal percentage values. Upstream, the suspension-feeders reached their maximal values in relation to more stable sandy sediments. The deposit-feeders, the dominant group, had maximal values in muddy sediments with higher organic matter contents.

This pattern was clearly observed at Odeceixe and Aljezur in 5 out of 8 sampling campaigns, and partially in the other 3 (Figs. 8 and 9). The results obtained for Carrapateira were similar only after the opening of the inlet channel by strong rainfall (March 1985 - Fig. 10). In this case, however, the observed gradient of numerical importance was not related to different types of sediments, since all stations were located on well calibrated sands, poor in organic matter. The maximum value for the numerical importance of the carnivores appeared at the mouth of the river (St.11, Fig. 1).

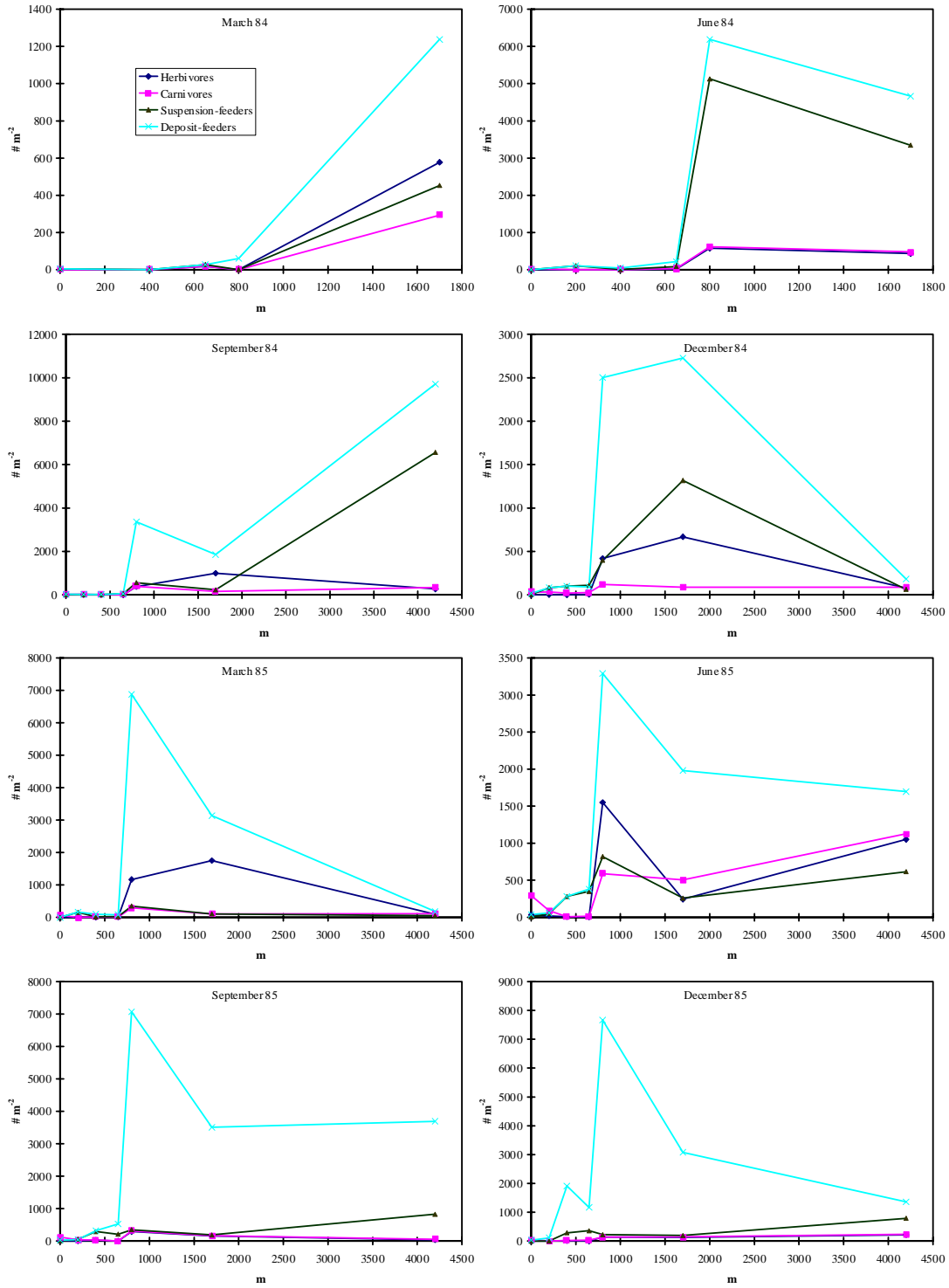


Fig. 2 - Abundances (individuals per m²) of the herbivores, carnivores, suspension and deposit-feeders as a function of distance from the sea in Odeceixe.

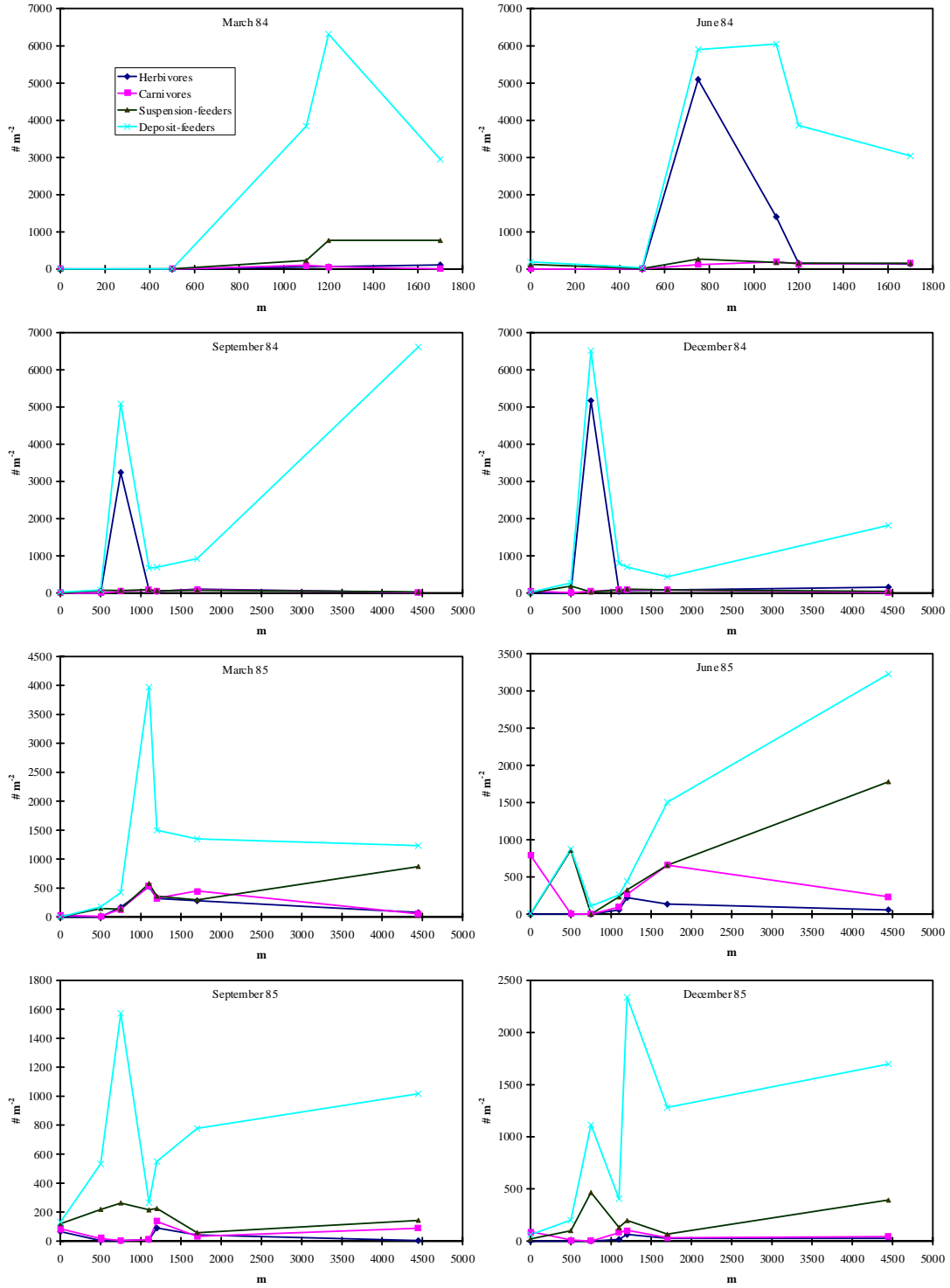


Fig. 3 - Abundances (individuals per m²) of the herbivores, carnivores, suspension and deposit-feeders as a function of distance from the sea in Aljezur.

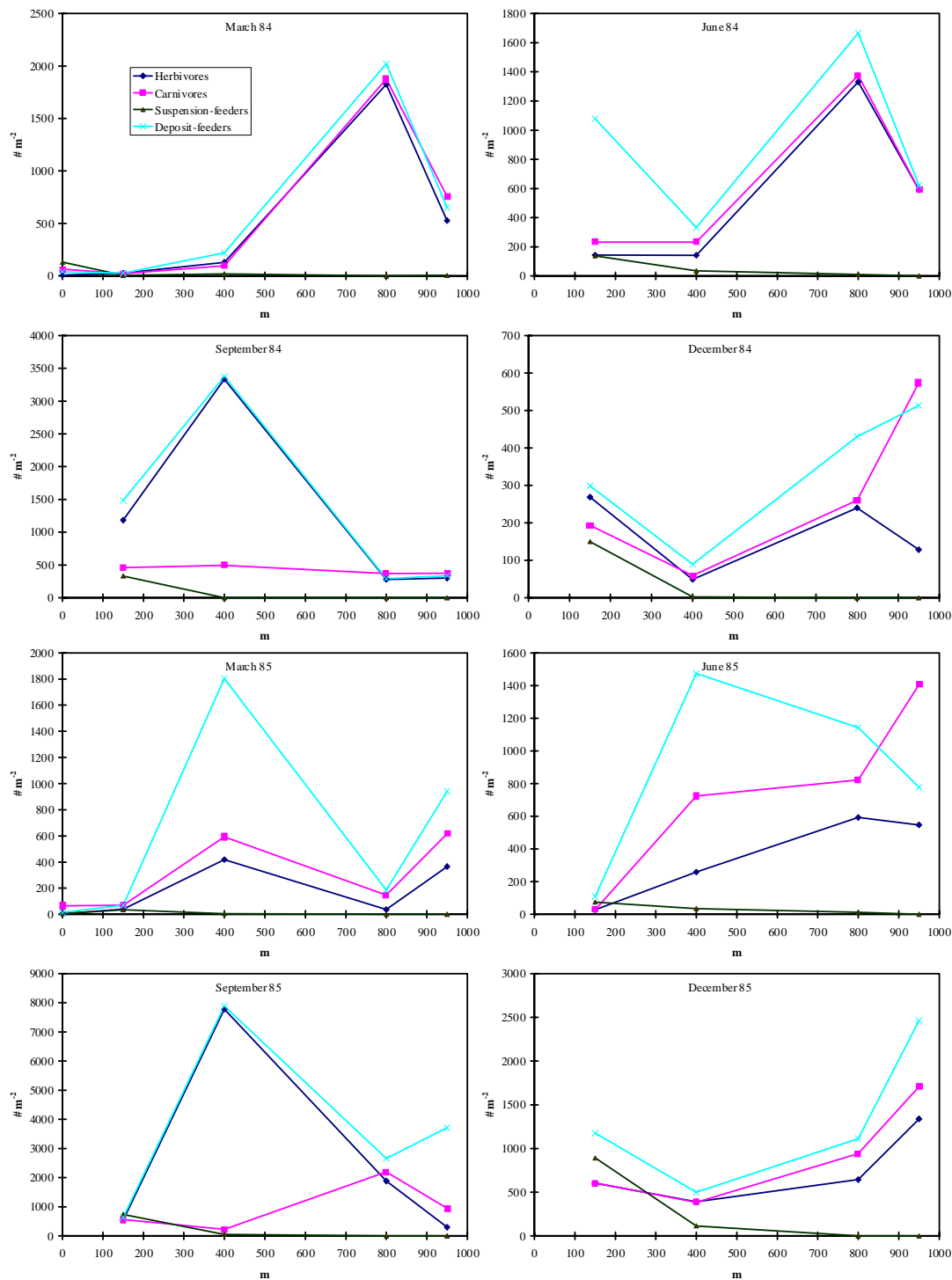


Fig. 4 - Abundances (individuals per m²) of the herbivores, carnivores, suspension and deposit-feeders as a function of distance from the sea in Carrapateira.

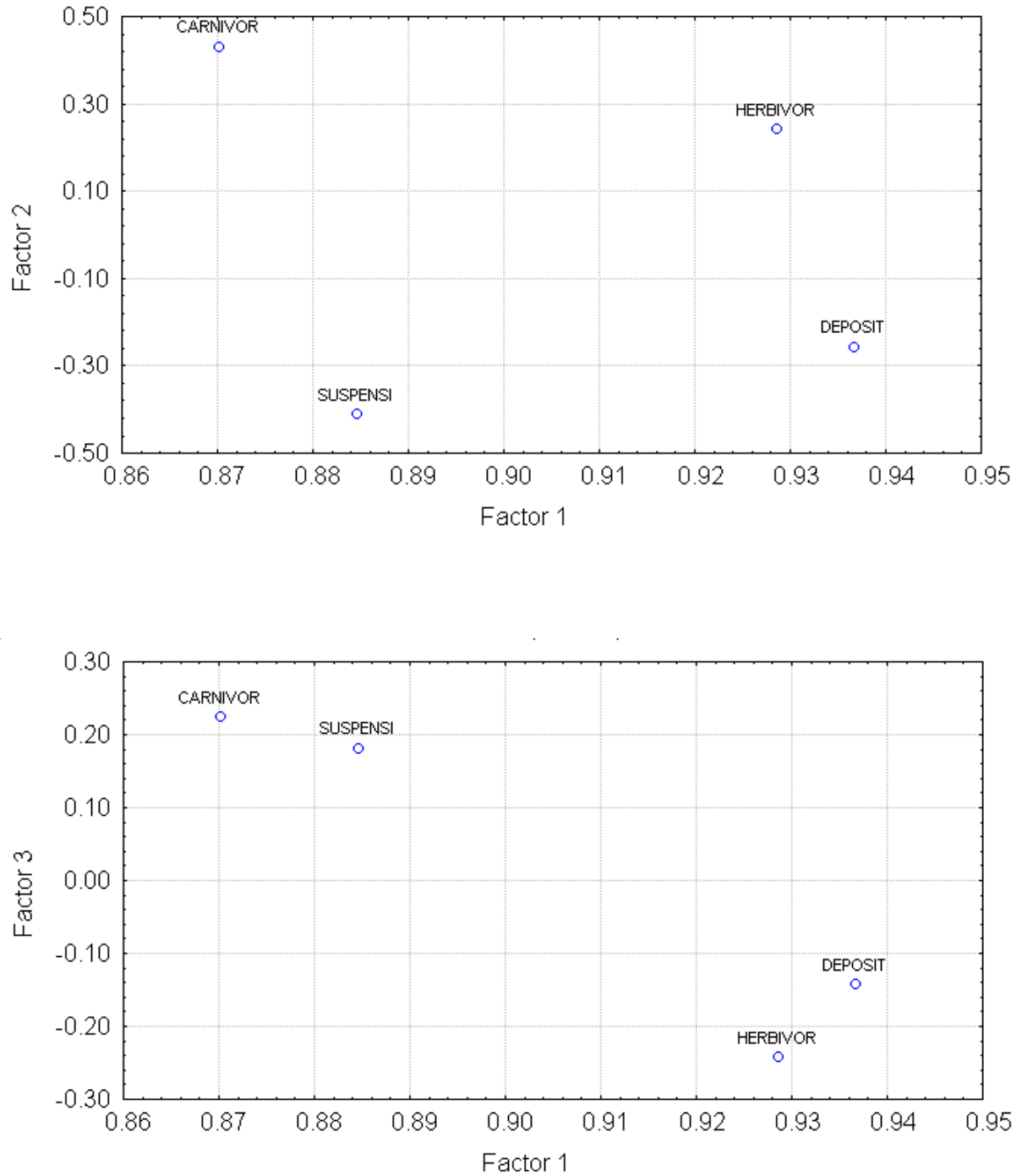


Fig. 5 - PCA results (first, second and third axis loadings) for Odeceixe trophic group abundances.

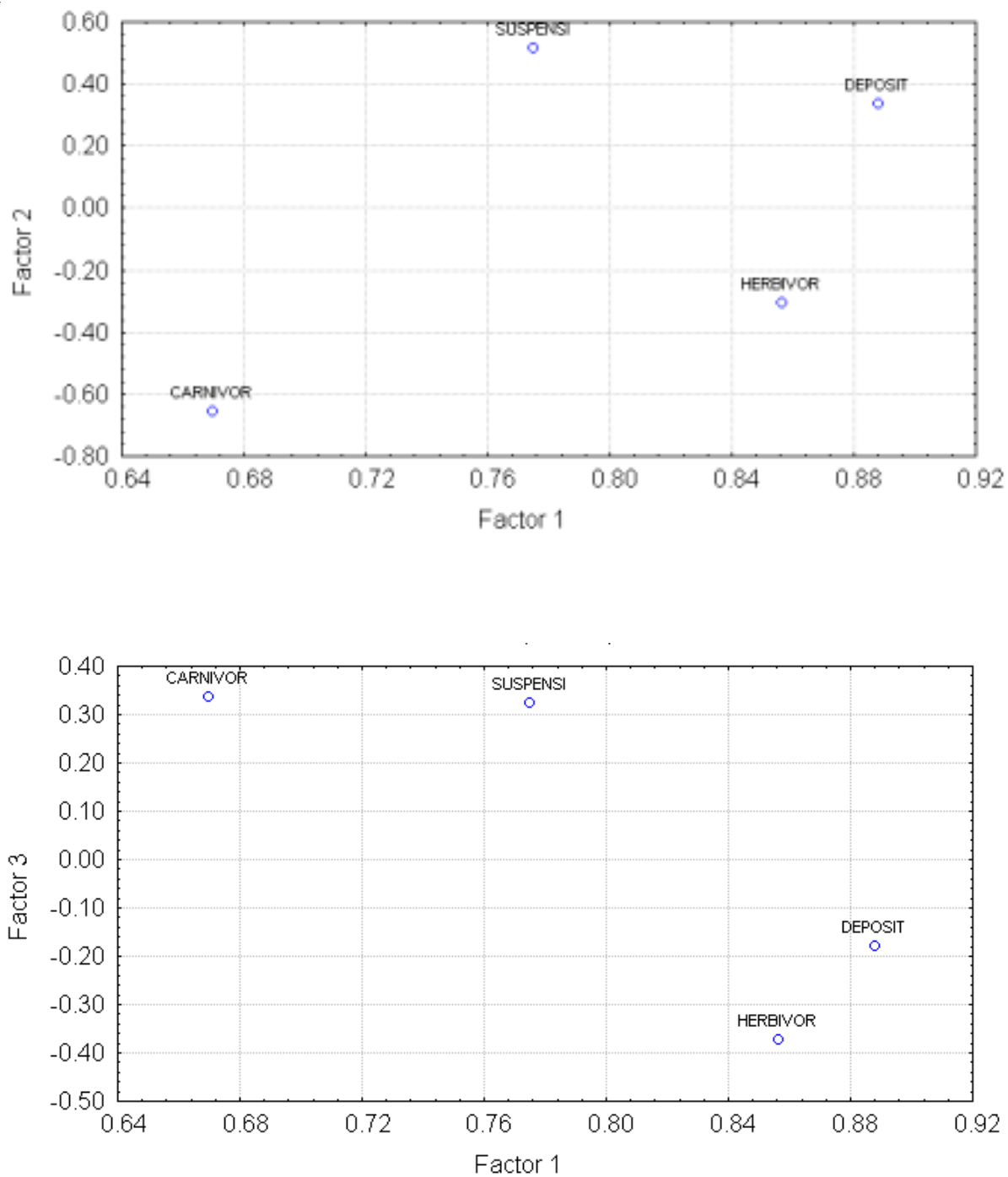


Fig. 6 - PCA results (first, second and third axis loadings) for Aljezur trophic group abundances.

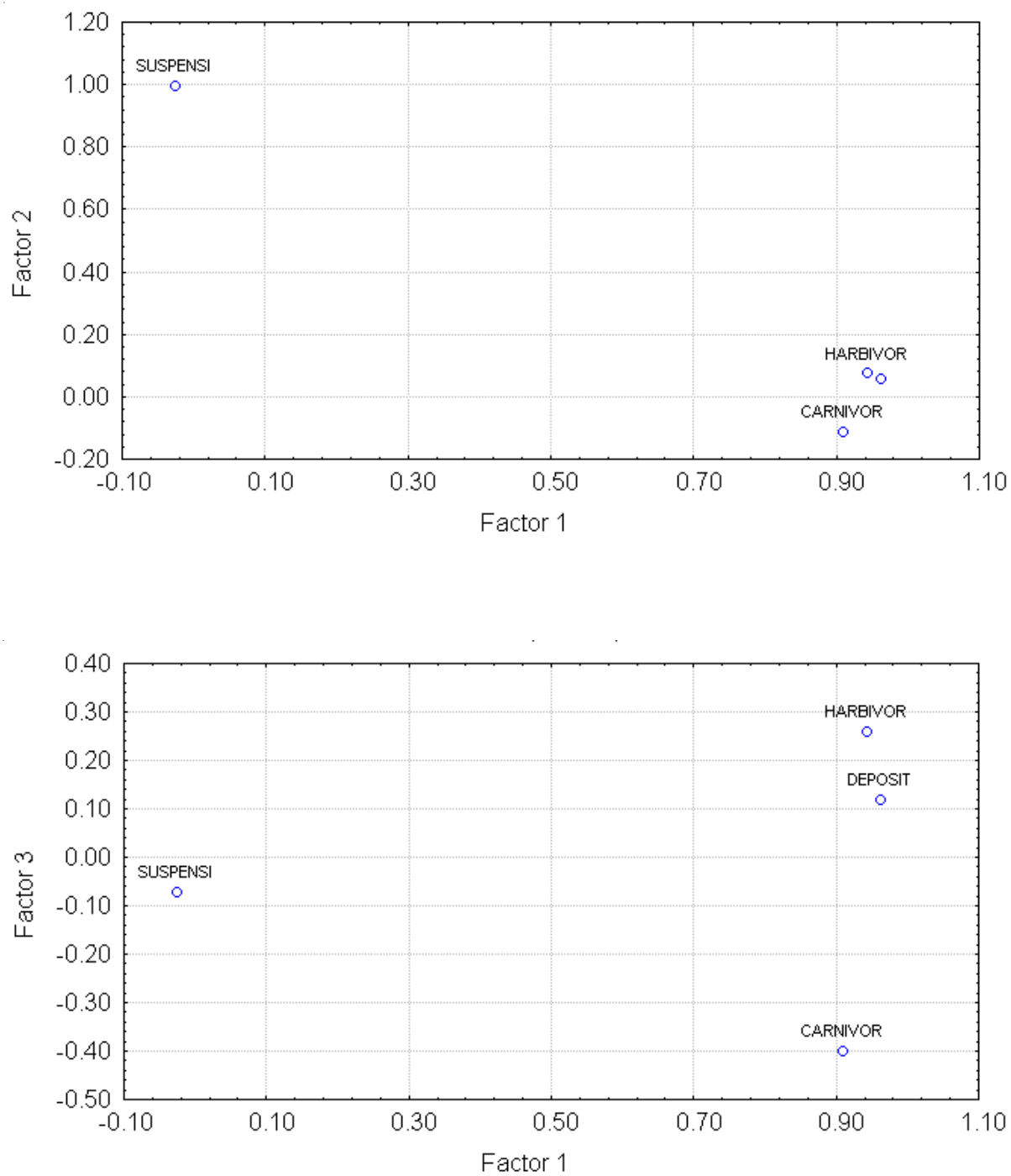


Fig. 7 - PCA results (first, second and third axis loadings) for Carrapateira trophic group abundances.

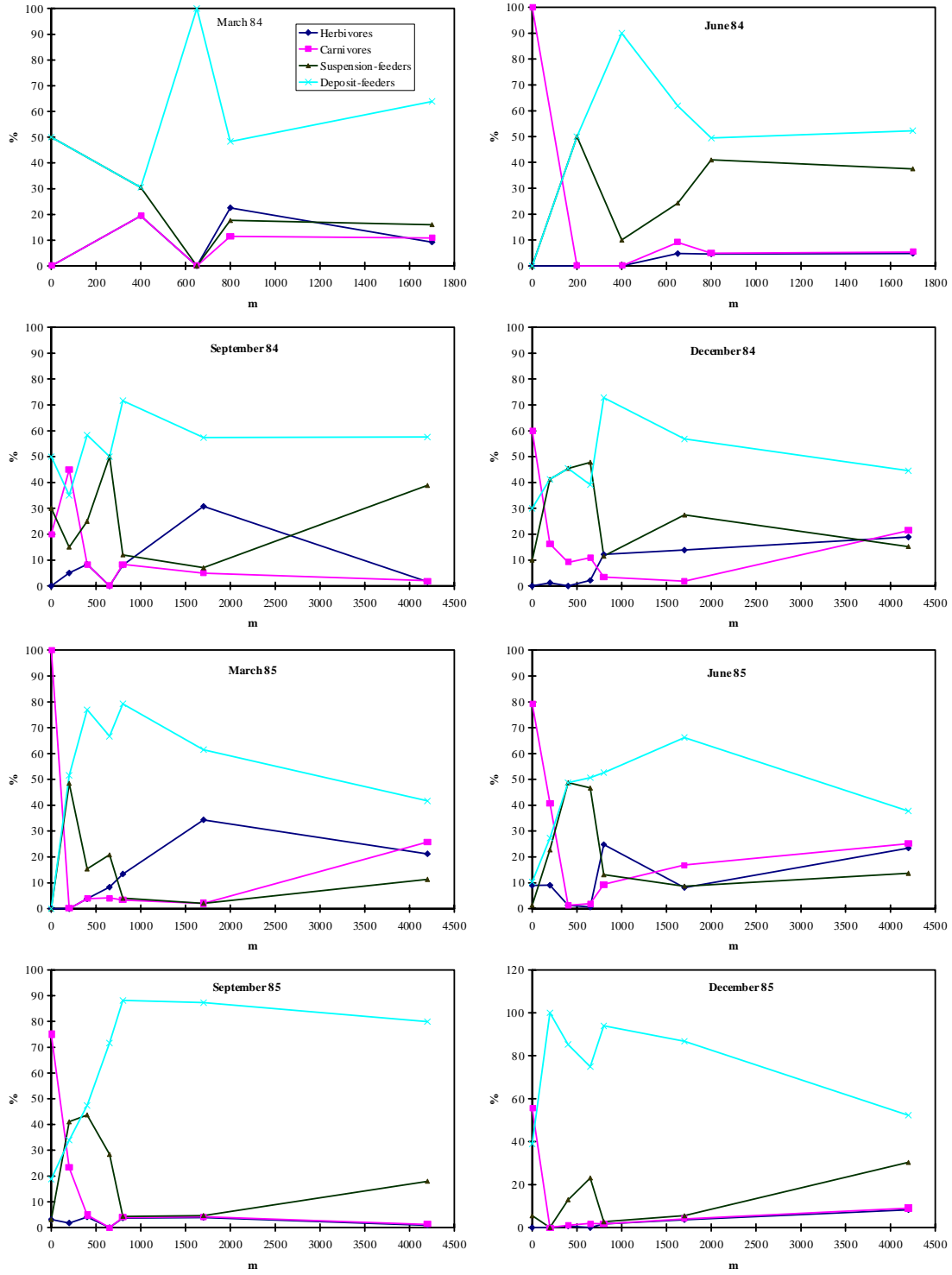


Fig. 8 - Percent importance of the herbivores, carnivores, suspension and deposit-feeders as a function of distance from the sea in Odeceixe.

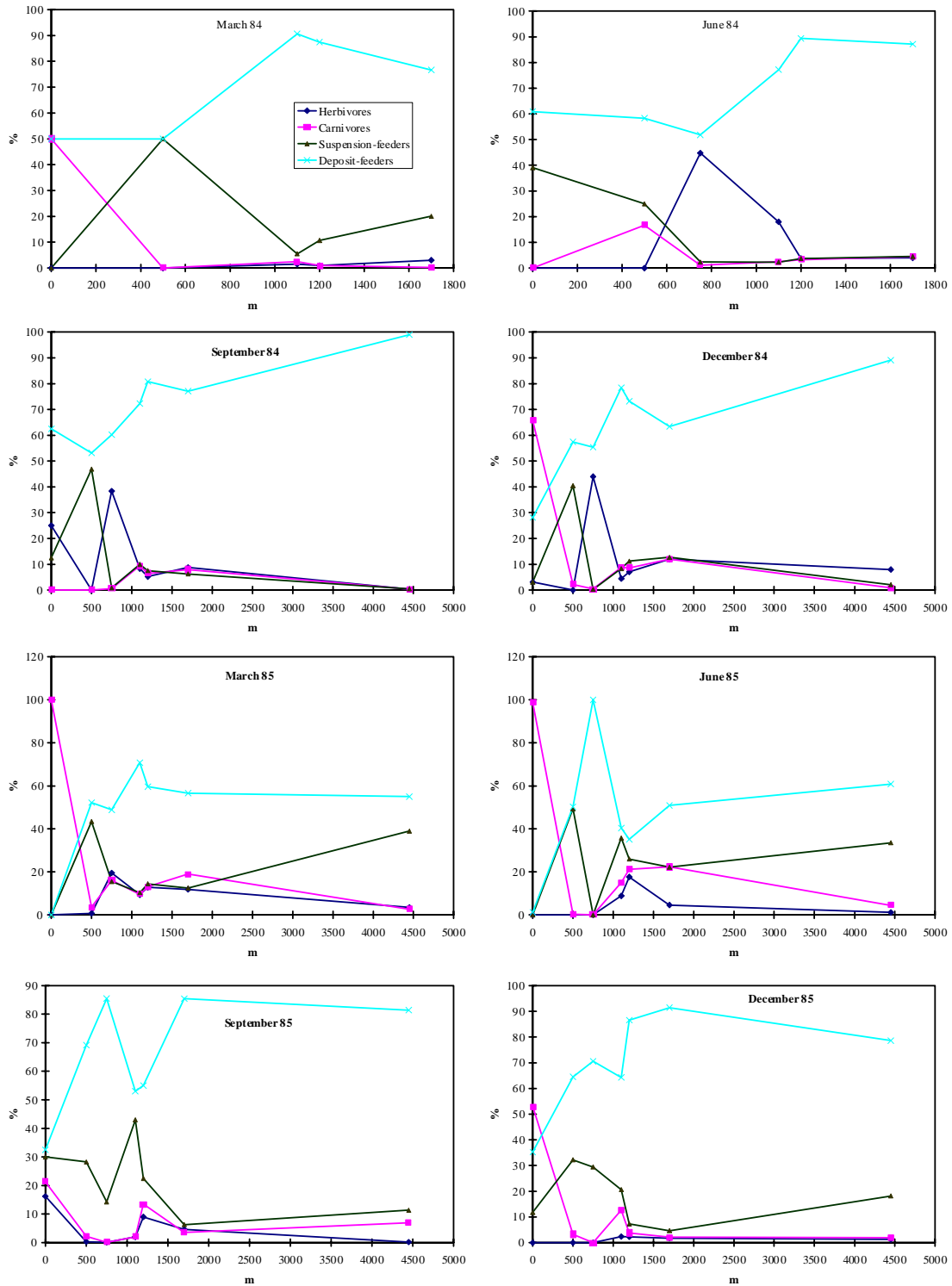


Fig. 9 - Percent importance of the herbivores, carnivores, suspension and deposit-feeders as a function of distance from the sea in Aljezur.

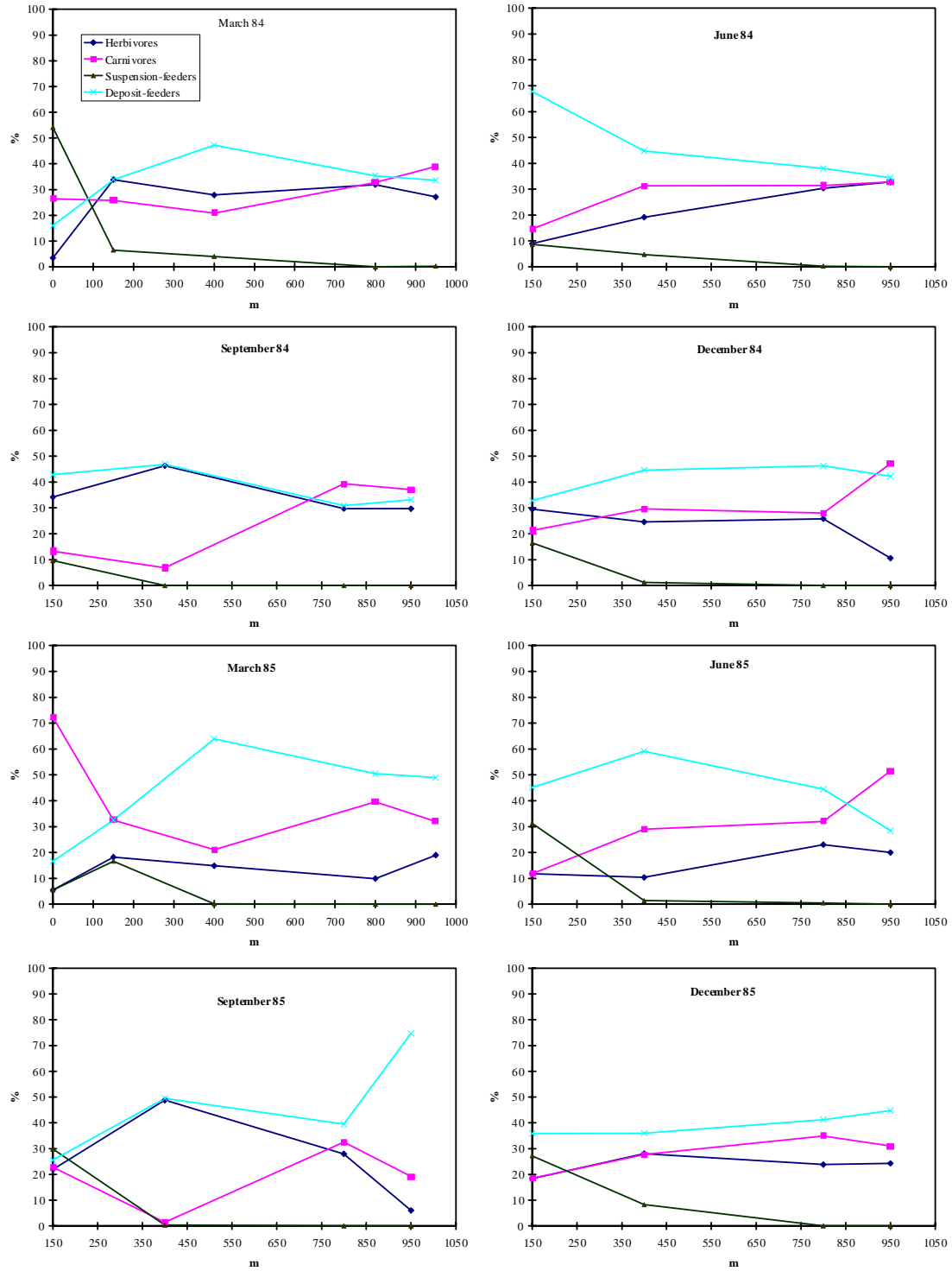


Fig. 10 - Percent importance of the herbivores, carnivores, suspension and deposit-feeders as a function of distance from the sea in Carrapateira.

During all the other sampling campaigns a different result was observed at Carrapateira. St. 11 was not sampled because of the presence, at its location, of a sand barrier closing the river mouth. The suspension-feeders showed maximal preponderance at the stations nearest to the sea, the carnivores on the more upstream stations and the deposit-feeders did not follow any particular trend. The obtained results suggest that outside of the March 1985 situation (open to the sea), the pattern observed for the variation of the different functions in the Carrapateira system was not as defined as those seen for the Odeceixe and Aljezur systems.

DISCUSSION

The maximal percentage of the trophic groups at different stations along the estuarine/lagoonal gradient, is in accordance with the opposing scores in the secondary axes of the PCA analysis, on log transformed abundance data. The presented results are not easily comparable with those obtained in other works, because different authors used different mesh diameter sieves to separate the macrofauna, and some expressed their results in biomass instead of numerical abundance. In spite of these differences, the observed patterns seem to agree, at least partially, with those referred by other authors (SANDERS, 1958; CARRIKER, 1967; RHOADS & YOUNG, 1970; PEARSON, 1971; GRAY, 1981; JARAMILLO *et al.*, 1984; CANCELA DA FONSECA, 1989; MAZE, *et al.*, 1993; PAIVA, 1993), emphasising the existence of gradients of trophic functions along physical gradients.

The fact that the trophic function "carnivores" reach its maximal proportion at the Odeceixe, Aljezur and March 85 Carrapateira river mouths, where the organic inputs are low and the turbulence highest due to wave action and tidal currents, are in accordance with CARRIKER (1967), PEARSON (1971) and PEARSON & ROSENBERG (1978).

Concerning the "functional suspension-feeder individuals", their expectable higher preponderance is in stable sandy sediments away from the maximum of the deposit-feeders. This was observed in all three systems and is in agreement with SANDERS (1968), RHOADS & YOUNG (1970), JARAMILLO *et al.* (1984) and MILLET & GUELORGET (1964). This may be due to: i) competition and mutual exclusion or both, as suggested by RHOADS & YOUNG (1970) in their amensalism hypothesis; ii) suspension-feeding activities may not be functional in very fine sediments submitted to resuspension, that may collapse their systems of food capture, as it happens in estuaries due to the "turbidity maxima" zone; iii) furthermore, the pattern of distribution of carnivores and suspension-feeders along these gradients may be related with their metabolism: these groups need higher concentrations of dissolved oxygen (CHASSÉ, 1972) which in these systems are usually found in clean sands, with lower levels of organic matter and high levels of pore water circulation near the sea inlets.

The high percentage of "functional deposit-feeders" is expected in fine

sediments with high organic matter content (SOKOLOVA, 1972; PEARSON & ROSENBERG, 1978; JARAMILLO *et al.*, 1984; LOSOVSKAYA, 1984; MURINA, 1984; AMBROGI *et al.*, 1989; CANCELA DA FONSECA, 1989; VAN DEN BRINK & VAN DER VELDE, 1991; MILLET & GUELORGET, 1994), as was observed at Odeceixe and Aljezur.

When an established sea→freshwater gradient exists, a general trend in the spatial distribution of the proportion of each trophic group can be suggested (Fig. 11), at least for carnivores, suspension-feeders and deposit-feeders. The response of the Carrapateira macrobenthic communities to the opening to the sea in March 1985, followed the above described pattern, which seem to be related with a homeostatic process. This apparently predictable pattern probably represents the best way the communities can adapt to exploit the existing resources under the influence of the environmental gradients established by tidal currents and fluvial discharge.

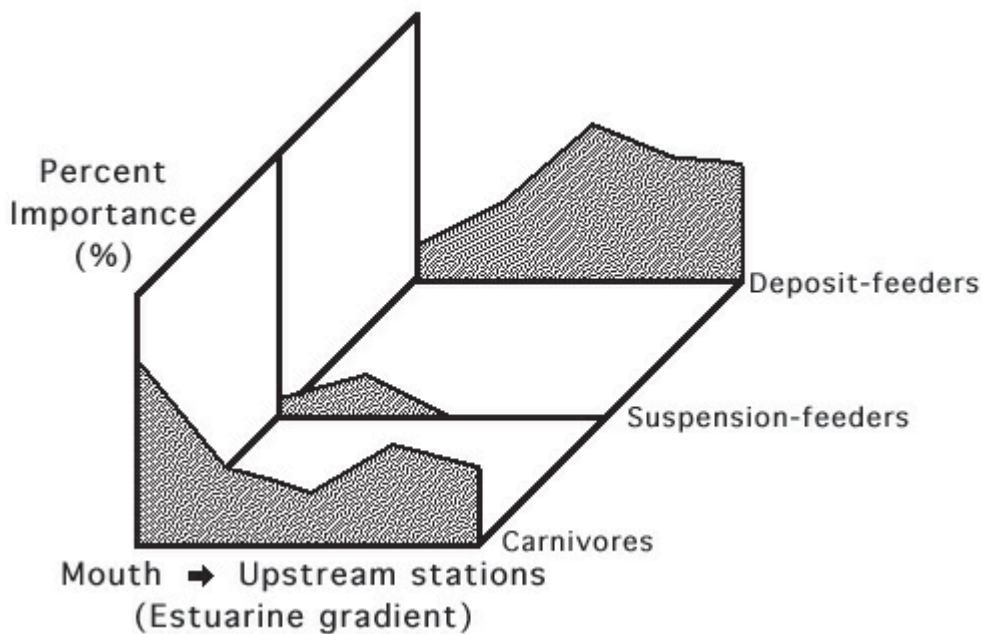


Fig. 11 - Percent importance of the carnivores, suspension and deposit-feeders along the estuarine gradients of Odeceixe, Aljezur and Carrapateira (March 1985). The plot shows the general trend obtained from the succession of peaks observed.

The results for Carrapateira in March 1985 clearly show the determinant role of the opening to the sea and the associated hydrodynamics on the establishment of the observed patterns. Moreover, it seems to confirm their predictability. Similar results have also been described for another Portuguese coastal lagoon (St. André lagoon), after the opening to the sea of its inlet channel (CANCELA DA FONSECA, 1989; DUARTE *et al.*, 1990).

Based on the trophic-dynamic aspects of ecology (LINDEMAN, 1942) and by analogy to the succession theory, the terminal sections of these small rivers, where the carnivores and the suspension-feeders reached their maximal proportions, may be viewed as oligotrophic ends. In this sense, the upstream stations, where the deposit-feeders have higher relative abundances, should correspond to eutrophic ends (PEARSON & ROSENBERG, 1978). Considering the results obtained in this study, there seems to be a shift from grazing to detritus pathways from the mouth of the rivers to the upstream stations. The study of the food webs along this type of estuarine/lagoonal gradients by means, for example, of immunological methods (FELLER *et al.*, 1979) could also be used to test this hypothesis.

The sedimentary homogeneity and low organic matter content of Carrapateira sediments disfavour the existence of clearly distinguishable oligotrophic and eutrophic ends. However, deposit-feeders are usually dominants in the stations with higher macrophyte biomass. It can be assumed that these stations correspond to a more eutrophic area inside the lagoon, in opposition to the inlet area where carnivores present a higher numerical importance following the connection to the sea (March 1985). Based on our functioning hypothesis stated above, the opening of the lagoon to the sea could be interpreted as an introduction of a new oligotrophic area with the establishment of a community where the trophic function "carnivores" have their maximal proportion.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors wish to thank Drs. Ana Manuel Costa and João Manuel Bernardo for all their support to this work and Drs. Francisco Andrade, Leonor Cancela, Jorge Cancela da Fonseca and an anonymous referee for their critical review of this paper. This work was sponsored in part by research grant PBIC/C/MAR/1298/92 from JNICT (Junta Nacional para a Investigação Científica e Tecnológica).

REFERENCES

AMBROGI, R., D. BEDULLI & A. OCCHIPINTI AMBROGI:

1989. Variazioni nella ripartizione tra gruppi trofici di organismi di fondo mobile nell'area marina del Delta Padano. *OEBALIA*, **15** N. S.: 47-55.

BRINKHURST, R. O.:

1982. *British and other marine and estuarine Oligochaetes. Keys and notes for the identification of the species.* Synopses of the British Fauna, No. 21. Cambridge Univ. Press. 127 pp.

CANCELA da FONSECA, L.:

1989. *Estudo da influência da "abertura ao mar" sobre um sistema lagunar costeiro: A Lagoa de Santo André.* Tese de Doutoramento, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, x + 355 pp.

CANCELA da FONSECA, L. & F. MAGALHÃES:

1989. Povoamentos bentónicos do sistema lagunar da Carrapateira. I. Primeiros resultados. *Comunicações e conclusões do 1º Congresso de Áreas Protegidas.* SNPRCN, Lisboa. 539-547 pp.

CARRIKER, M. R.:

1967. Ecology of estuarine benthic invertebrates: a perspective. In: *Estuaries* (ed.: G. H. Lauff), pp. 442-486. American Association for the Advance of Science Publisher, Washington.

CERETTI, E. & A. POLUZZI:

1988. Gli aggregati di *Conopeum seurati* sui substrati litici delle Valli di Comacchio. *Acta Naturalia de l' "Ateneo Parmense"*, **24**: 109-120.

CHARDY, P. & J. CLAVIER:

1988. Biomass and trophic structure of the macrobenthos in the south-west lagoon of New Caledonia. *Marine Biology*, **99**: 195-202.

CHASSÉ, C.:

1972. *Économie sédimentaire et biologique des estrans meubles des côtes de Bretagne.* Thèse Doctorat d'État, Université Paris VI, 293 pp.

COMMITO, J. A. & G. W. AMBROSE Jr.:

1985. Multiple trophic levels in soft-bottom communities. *Marine Ecology Progress Series*, **26**: 289-293.

COSTA, A. M., J. M. BERNARDO & L. CANCELA da FONSECA:

1988. Sistemas lagunares de Odeceixe, Aljezur e Carrapateira (SW de Portugal): confinamento e produtividade. *Actas do 5º Congresso sobre o Algarve*: 693-698.

COSTA, A. M., L. CANCELA da FONSECA, J. M. BERNARDO & I. MOITA:

1989. Sistemas lagunares de Odeceixe, Aljezur e Carrapateira (SW de Portugal): Algumas causas e implicações do seu assoreamento. *Comunicações e conclusões do 1º Congresso de Áreas Protegidas*. SNPRCN, Lisboa. 393-399 pp.

COSTA, A. M., M. CRISTO, P. DUARTE, J. E. FRANCO, H. M. ALVES, J. M. BERNARDO & L. CANCELA da FONSECA:

1990. Contribuição para a caracterização ecológica dos sistemas lagunares costeiros de Odeceixe e Aljezur. *Actas do 6º Congresso sobre o Algarve*, **2**: 497-503.

COUSINS, S.:

1985. Ecologists build pyramids again. *New Scientist*, **4**: 50-54.

DUARTE, P.:

1988. *O "estuário" da Ribeira de Aljezur: estrutura e funcionamento dos povoamentos macrobentónicos*. Estágio de Licenciatura em Biologia, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa. 123 pp.

DUARTE, P., F. MAGALHÃES, J. E. FRANCO & L. CANCELA da FONSECA:

1990. Trophic group patterns of macrobenthos: a way to understand macrobenthic communities? *9th Report on the Benthos Ecology Working Group - ICES*: 49-53.

FAUCHALD, K. & P. A. JUMARS:

1979. The diet of worms: a study of the polichaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, **17**: 193-284.

FELLER, R. J., G. L. TAGHON, E. D. GALLALHER, G. E. KENNY, P. A. JUMARS:

1979. Immunological methods for food web analysis in a soft-bottom benthic community. *Marine Biology*, **54**: 61-74.

FENCHEL, T., J. H. KOFOED & A. LAPPALAINEN:

1975. Particle size-selection of two deposit-feeders: the amphipod *Corophium volutator* and the prosobranch *Hydrobia ulvae*. *Marine Biology*, **30**: 119-128.

GAMBI, M. C., M. LORENTI, G. F. RUSSO, M. B. SCIPIONE & V. ZUPO:

1992. Depth and seasonal distribution of some groups of the vagile fauna of the *Posidonia*

oceanica leaf stratum: Structural and trophic analyses. *P. S. Z. N. I.: Marine Ecology*, **13**: 17-39.

GRAY, J. S.:

1981. *The ecology of marine sediments. An introduction to the structure and function of benthic communities.* Cambridge University Press. 185 pp.

GREEN, R. H.:

1979. *Sampling design and statistical methods for environmental biologists.* John Wiley & Sons. 257 pp.

HUNT, O. D.:

1925. The food of the bottom fauna of the Plymouth fishing grounds. *Journal of the Marine Biological Association of U. K.*, **13**: 560-599.

JARAMILLO, E., S. MUSLOW, M. PINO & H. FIGUEROA:

1984. Subtidal benthic macroinfauna in an estuary of south Chile: Distribution pattern in relation to sediment types. *Marine Ecology*, **5**: 119-133.

JOSEFSON, B.:

1986. Temporal heterogeneity in deep-water soft-sediment - an attempt to reveal temporal structure. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **23**: 147-169.

KOFOED, L. H.:

1975a. The feeding behaviour of *Hydrobia ventrosa* (Montagu). I. The assimilation of different components of the food. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **19**: 233-241.

1975b. The feeding biology of *Hydrobia ventrosa*. II. Allocation of the components of the carbon-budget and the significance of the secretion of dissolved organic material. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **19**: 243-256.

LEVINTON, J. S. & T. S. BIANCHI:

1981. Nutrition and food limitation of deposit-feeders. I. The role of microbes in the growth of mud-snails (Hydrobiidae). *Journal of Marine Research*, **39**: 531-545.

LINDEMAN, R. L.:

1942. The trophic dynamic aspect of Ecology. *Ecology*, **23**: 399-418.

LOSOVSKAYA, G. V.:

1984. Trophic structure of benthic fauna in the North-Western part of the Black Sea (in russ.). *Ecologia morya*, **18**: 43-47.

MAGALHÃES, F.:

1988. *Sistema lagunar da Bordeira/Carrapateira: caracterização ambiental e estudo dos povoamentos macrobentónicos*. Estágio de Licenciatura em Biologia, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa. 103 pp.

MAGALHÃES, F. & L. CANCELA da FONSECA:

1989. Povoamentos bentónicos do sistema lagunar da Carrapateira. II - Caracterização estrutural. *Comunicações do 2º Congresso de Áreas Protegidas*, SNPRCN, Lisboa. 605-615 pp.

MAGALHÃES, F., L. CANCELA da FONSECA, J. M. BERNARDO, I. MOITA, J. E. FRANCO & P. DUARTE:

1987. Physical characterization of Odeceixe, Aljezur and Carrapateira lagunary systems (SW Portugal). *Limnetica*, **3**: 211-218.

MARCHAND, J.:

1981. Observations sur l'écologie de *Crangon crangon* (Linné) et *Palaemon longirostris* H. Milne Edwards (Crustacea, Decapoda, Natantia). Estuaire interne de la Loire (France). *Vie et Milieu*, **31**: 83-92.

MASSÉ, H.:

1972. Contribution à l'étude de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux des cotes de provence. VI. - Données sur la biologie des espèces. *Tethys*, **4**: 63-84.

MAZE, R. A., M. LASTRA & J. MORA:

1993. Macrozoobenthos del estuario del Miño (NO de España), *Publicaciones Especiales del Instituto Español de Oceanografía*, **11**: 283-290.

MILLET, B. & O. GUELORGET:

1994. Spatial and seasonal variability in the relationships between benthic communities and physical environment in a lagoon system. *Marine Ecology Progress Series*, **108**: 161-174.

MURINA, G. V. V.:

1984. Distribution of macrozoobenthos in the Balearian Sea depending on the type of sediments (in russ.). *Ecologia morya*, **18**: 35-43.

MUUS, B. J.:

1967. The fauna of Danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of dominating

species in the shallow reaches of the mesohaline zone. *Meddelelser fra Danmarks Fiskeri-og-Havundersøgelser*, **5**: 1-316.

NAYLOR, E.:

1972. *British marine isopods*. Academic Press, London. 86 pp.

PAIVA, P. C.:

1993. Trophic structure of a shelf polychaete taxocoenosis in southern Brazil. *Cahiers de Biologie Marine*, **35**: 35-55.

PEARSON, T. H.:

1971. Studies on the ecology of the macrobenthic fauna of Lochs Linnhe and Eil, West Coast of Scotland. II. Analysis of the macrobenthic fauna by comparison of feeding groups. *Vie et Milieu*, Suppl. 2, **22**: 53-91.

PEARSON, T. H. & R. ROSENBERG:

1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **16**: 229-311.

1987. Feast and famine: structuring factors in marine benthic communities. In: *Organization of communities* (eds.: J. H. R. Gee & P. S. Giller), pp. 373-395. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

PULLAN, R. A.:

1988. A survey of the past and present wetlands of the western Algarve. *Portugal: Liverpool Papers in Geography*, No. 2. Dept. of Geography, Univ. Liverpool. 100 pp.

RHOADS, D. C. & D. K. YOUNG:

1970. The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *Journal of Marine Research*, **28**: 150-178.

SANDERS, H. L.:

1958. Benthic studies in Buzzards Bay. I. Animal-sediment relationships. *Limnology & Oceanography*, **3**: 245-358.

1968. Marine benthic diversity: A comparative study. *The American Naturalist*, **102**: 243-282.

SILVA e COSTA, A., L. PALMA & L. CANCELA da FONSECA:

1983. La côte sud-Ouest du Portugal. Une valeur écologique menacée. *Le Courier de la Nature*, **87**: 12-17.

SOKOLOVA, M. N.:

1972. Trophic structure of deep-sea macrobenthos. *Marine Biology*, **16**: 1-12.

TACHET, H., M. BOURNAUD & P. RICHOUX:

1980. *Introduction à l'étude des macroinvertébrés des eaux douces (Systématique élémentaire et aperçu écologique)*. Université de Lyon I et Association Française de Limnologie, Paris. 156 pp.

Van Den BRINK, F. W. B. & G. Van Der VELDE:

1991. Macrozoobenthos of floodplain waters of the rivers Rhine and Meuse in the Netherlands: a structural and functional analysis in relation to hydrology. *Regulated Rivers: Research & Management*, **6**: 265-277.

SEASONAL CHEMICAL CHANGES AND EUTROPHICATION OF A LAND-LOCKED COASTAL LAGOON (ST. ANDRÉ, SW PORTUGAL)

By L. CANCELA DA FONSECA ^{1,3}, J. M. BERNARDO ²,
A. M. COSTA ², M. FALCÃO ³ & C. VALE ⁴

With 7 figures and 1 table

ABSTRACT. Coastal lagoons are important reservoirs of continental material where, as a rule, exceptional conditions of primary production prevail. This exceptional primary production may itself disrupt these ecosystems, leading to dystrophic phenomena. Part of the accumulated allochthonous and autochthonous material is exported from lagoon to the sea, from which an important biological component is imported in return. It is known that interactions between sea and lagoon environments are of major importance to lagoonal biogeochemical and ecological cycles. St. André is an enclosed coastal lagoon, connected to the sea only for short periods of time (March/April) through a man-made channel. According to the magnitude of episodic freshwater and seawater inputs in winter, anoxic conditions in the stagnant bottom water may develop. High concentrations of nutrients, dissolved iron and dissolved manganese were measured in this water layer. It was found that the opening of the lagoon to the sea causes chemical modifications in the lagoon. Such changes appear to be related to hydrological and meteorological conditions over winter. As nutrients and other degradation products from the bottom are prevented from recycling within the lagoon, near-bottom reduced conditions may cause considerable damage, especially by eutrophication. Due to the strong reducing near-bottom conditions in 1986, sea-lagoon exchanges caused sharp chemical changes which in turn led to abnormal fish mortality in the lagoon.

¹ Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, Laboratório Marítimo da Guia / IMAR, Estrada do Guincho, Forte N. Sr.^a da Guia, 2750-642 Cascais, Portugal. E-mail: lfonseca@ualg.pt

² Departamento de Ecologia, Universidade de Évora, Rua Romão Ramalho, 59, 7000-671 Évora, Portugal.

³ IPIMAR, Centro Regional de Investigação Pesqueira do Sul, Av. 5 de Outubro, 8700-305 Olhão, Portugal.

⁴ IPIMAR, Av. Brasília, 1449-006 Lisboa, Portugal.

KEY WORDS: Coastal lagoon, nutrients, sediments, eutrophication, iron, fish mortality.

RESUMO. As lagoas costeiras são importantes receptáculos de material continental, sendo propícias a condições excepcionais de produção primária. Por outro lado, a intensa produtividade primária pode levar à ruptura destes ecossistemas, implicando fenómenos de distrofia. O material alóctono e autóctono acumulado nestas lagoas é, em parte, exportado para o mar e, por sua vez, uma parte relevante da respectiva componente biológica é importada da zona costeira. Vários estudos têm mostrado a grande importância das interações entre os ambientes marinho e lagunar no que respeita aos ciclos biogeoquímicos e ecológicos lagunares. A lagoa de St.º André é uma lagoa costeira fechada em que geralmente a ligação com o mar apenas se estabelece por curtos períodos (Março/Abril) através da abertura de um canal artificial. Em virtude das quantidades de água doce e de água salgada que recebe durante o Inverno, e da consequente estratificação da coluna de água podem desenvolver-se condições de anóxia na água estagnada junto ao fundo, na qual se obtiveram concentrações elevadas de nutrientes, ferro e manganês dissolvidos. Foi verificado que a abertura da lagoa ao mar conduz a alterações químicas, as quais parecem estar relacionadas com as condições hidrológicas e meteorológicas prevalecentes ao longo do Inverno. A dificuldade na reciclagem dos nutrientes e de outros compostos de degradação com origem no fundo da laguna, é provavelmente devida a condições redutoras que se desenvolvem junto ao fundo podendo, em casos extremos, levar à eutrofização. As trocas mar-laguna que ocorreram em 1986, quando se registaram condições fortemente redutoras junto ao fundo, provocaram alterações químicas abruptas e uma mortalidade anormal de peixes nesta lagoa costeira.

PALAVRAS-CHAVE: Lagoa costeira, nutrientes, sedimentos, eutrofização, ferro, mortalidade de peixes.

INTRODUCTION

The ecology of coastal lagoons is determined to a large extent by freshwater inputs and the mixing and circulation processes with the adjacent sea (POSTMA, 1981). In shallow environments, such as in land-locked lagoons, nutrient cycling is strongly influenced by internal processes such as sediment-water exchanges (LOEFF *et al.*, 1981; MARTENS, 1982), pelagic-benthic biota (NIXON, 1980; NOWICKI & NIXON, 1985) and light-dark cycling (ESCARAVAGE, 1990). Episodic inputs of freshwater and seawater to enclosed lagoons tend to create vertical density stratification in the absence of strong

mixing forces. This may promote the development of temporary anoxic conditions near the bottom, reflecting respiratory processes occurring in the sediment (SMETHIE, 1987).

Small rivers running towards the south-western coast of Portugal do not always reach the sea. Their discharge to the ocean is prevented by active beach-ridges, forcing their water to accumulate in small coastal lagoons. St. André (SW Portugal, with an area of 150 ha and an annual average depth of 1.8 meters) is one of these enclosed systems, except in late winter/early spring, when an inlet channel is artificially opened (Fig. 1). This exchange of water with the open sea is maintained for some weeks (usually 2-6 weeks), until tidal currents are no longer capable of destroying any incident barriers of sand created by wave action. The marine renewal and the maintenance of brackish characteristics are essential to the secondary productivity of the system (ANCELA DA FONSECA *et al.*, 1987a; ANCELA DA FONSECA, 1989; BERNARDO, 1990). As for most coastal lagoons, St. André lagoon is characterized by high vegetal biomass (mainly macrophytes) and by bottom sediments with high organic content (ANCELA DA FONSECA *et al.*, 1987b; ANCELA DA FONSECA, 1989). Ecological changes in summer generally referred to as dystrophic crises, have been observed (BERNARDO *et al.*, 1988).

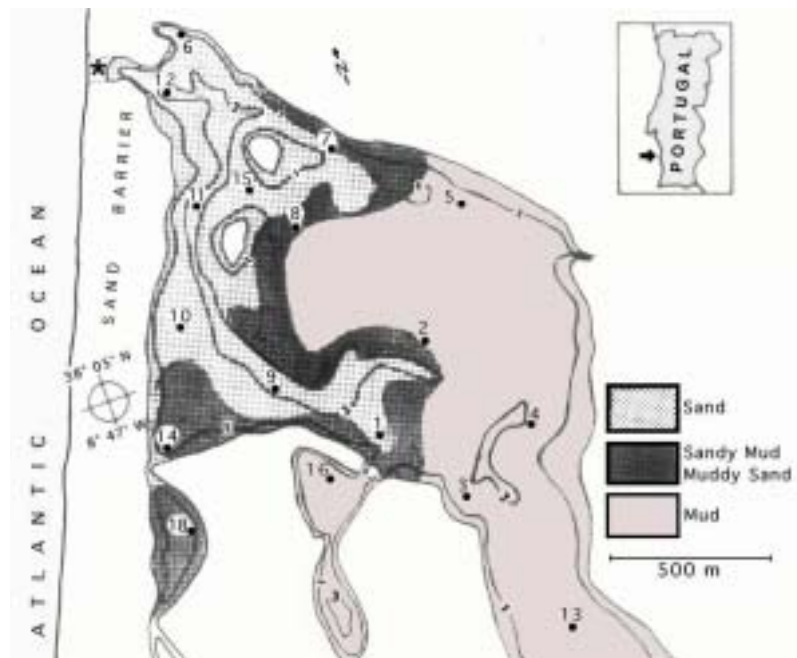


Fig. 1 - The St. André lagoon: bathymetry and sediment distribution. Monthly sampling stations (•) and April 1986 tidal cycle station (*) are indicated.

St. André is a sedimentation basin of mineral and organic terrestrial material, as is the rule in coastal lagoons. Also, significant macrophyte blooms develop each year in the inner lagoonal areas (ANCELA DA FONSECA, 1989). Both these materials promote and accelerate the organic enrichment of the sediment (ANCELA DA FONSECA *et al.*, 1987a and 1987b), endowing complex metabolic processes related to the recycling of nutrients. Decomposition of the bulk of settled organic material supplies nutrients to the lagoon, and very high nutrient concentrations are observed in the interstitial waters of the sediments (BERNARDO, 1990). Oxygen depletion in the sediment and overlying waters further enhances the nutrient release from the sediments (ANCELA DA FONSECA, 1989) thus increasing the eutrophication process. This paper describes the seasonal variation of water chemical characteristics at St. André lagoon over a two-year period, and reports on the sharp chemical modifications occurring during a brief opening of the beach ridge.

METHODS

The following surveys were carried out at St. André lagoon: (i) surface and bottom waters were collected monthly, from March 1984 to May 1986, at 17 stations distributed throughout the lagoon; (ii) inlet channel water was sampled hourly, over a 13-hour period in 4-5 April 1986; (iii) surface, bottom and pore waters were sampled, in March 1987, at stations 8, 9, 11 12 and 16.

Temperature, salinity, dissolved oxygen and pH were measured *in situ*. For chemical analyses water was collected with a 3-liter Van Dorn sampler. Turbidity was measured in the laboratory with a turbidimeter. Chlorophyll *a* and phaeopigments were determined spectrophotometrically in the filtered material obtained on Whatman GF/C filters, after extraction with 90% acetone in cool and dark conditions (LORENZEN, 1967). Analyses of nutrients were carried out in unfiltered water samples following the standard procedures described by STRICKLAND & PARSONS (1972) for phosphate, nitrate, nitrite and silicate, and by GRASSHOFF (1976) for ammonium. Nutrients of the March 1987 survey were determined on a Technicon Auto-Analyser. Pore water from the top sediment layer (0.5 cm) was separated by centrifugation and filtration (0.45 μm). Total dissolved iron and manganese were analyzed by direct atomic absorption spectrometry in filtered samples, previously acidified (pH = 2) and kept in nitrogen atmosphere.

In order to summarize the information, Principal Component Analysis (PCA) was utilized on the values of the physical-chemical water parameters for each sampling point. Data analysis was performed at Laboratório Marítimo da Guia (Tektronix 6130 Workstation), using programs by ANDRADE (1986).

RESULTS

Seasonal variation of salinity

Freshwater and seawater inputs occur mainly in winter and early spring. Monthly variations of salinity at the surface and on the bottom in the deepest zone of the lagoon (station 11) reflect the frequency and intensity of these inputs (Fig. 2). Lower salinities were observed in winter (February) when rainfall was higher. Salinities of 35‰ were recorded in March/April 1985 and in April/May 1986, due to the exchange of water with the sea. From the closure of the lagoon in April 1985 until late autumn, salinities at the surface and the bottom were similar, decreasing progressively with time from 35‰ to 15‰. In late autumn and winter, increases of both freshwater and seawater inputs resulted in a decrease of salinity near the surface (5‰), and in an increase near the bottom (25‰). Vertical density heterogeneity is then developed. Such stratification was observed throughout the lagoon in April 1986 (Fig. 3).

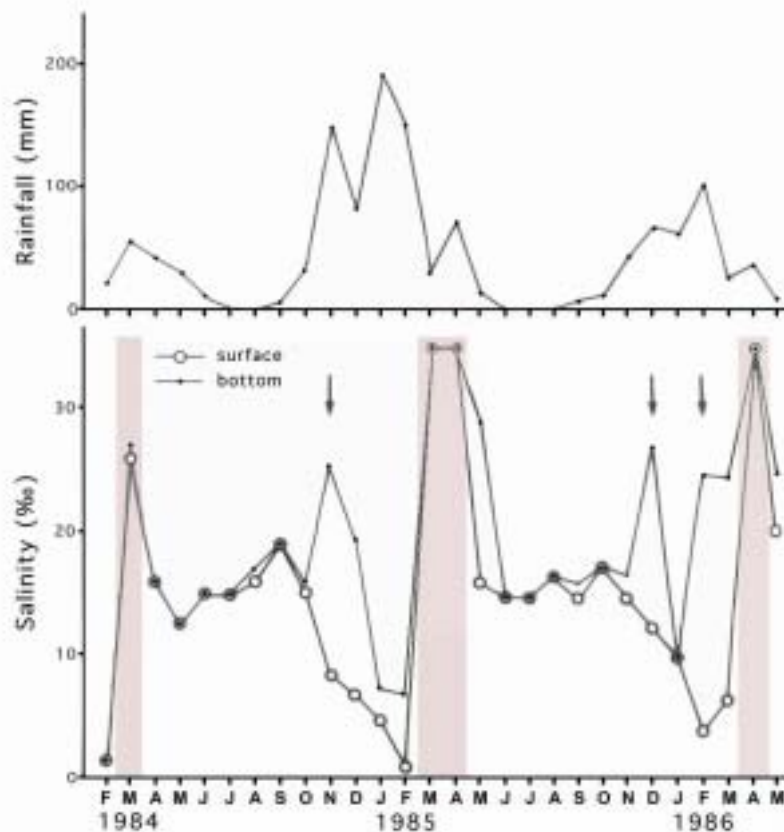


Fig. 2 - Salinity variation at station 11 (surface and bottom). Bars indicate sea connection periods and arrows indicate where seawater washes over the sand barrier. Monthly mean precipitation is also plotted.

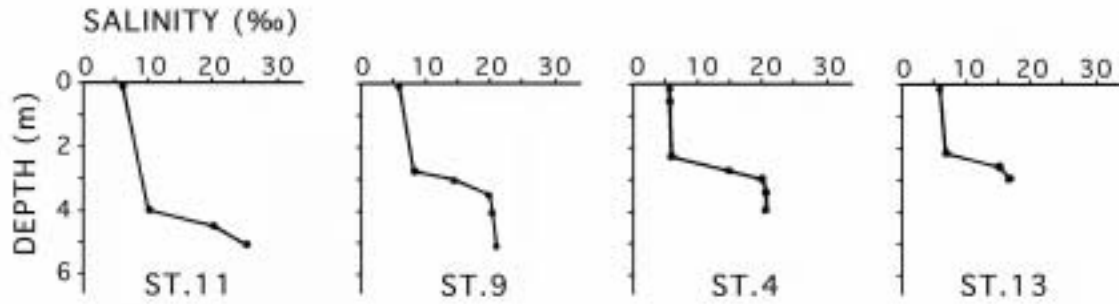


Fig. 3 - Vertical salinity profiles before the 1986 opening process (86/04/02).

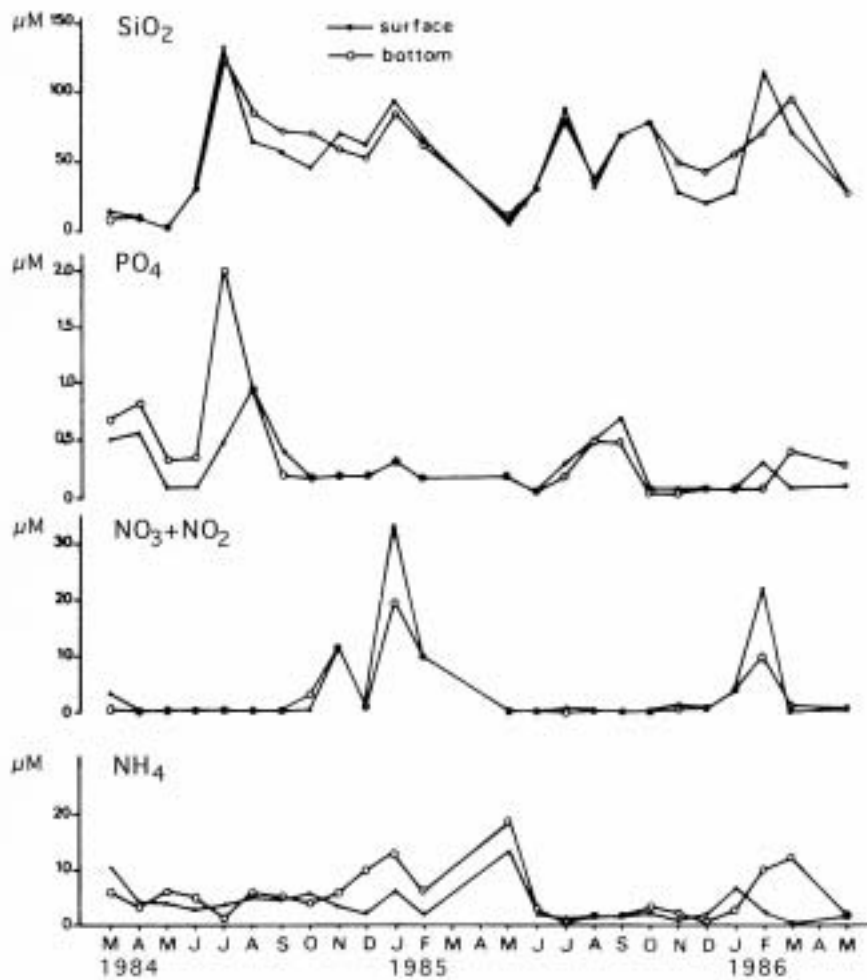


Fig. 4 - Surface and bottom monthly average values (17 stations) of silicates, phosphates, nitrate + nitrite and ammonium (μM).

Seasonal variation of nutrients

The mean concentrations (17 stations) of nitrates + nitrites, ammonium, silicates and phosphates, from March 1984 to May 1986, are shown in Fig. 4. A broad range of values were found: PO_4 from 0.1 to 2.1 μM , SiO_2 from 1 to 133 μM , NH_4 from 1 to 18 μM and $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$ from 0.1 to 33 μM . Seasonal peaks may be discerned for all the parameters. Sharp increases of $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$ were observed particularly at the surface during the periods of high precipitation. Though enhanced values of SiO_2 occurred during the rainy season, similar high values were also recorded in summer. In contrast sharp increases of PO_4 occurred only during the summer, particularly in July 1984 in the bottom waters. This indicates that run-off led to an increase in NO_3 , while the sediment appears to be the major source of PO_4 . For SiO_2 both external and internal sources produced seasonal peaks. The mean concentration of NH_4 also displayed a seasonal variation: higher values being recorded in winter and spring.

The near-bottom gradients of nutrients (NH_4 , NO_2 , NO_3 , PO_4 , SiO_2), dissolved oxygen, dissolved iron and dissolved manganese, developed in March 1987 under conditions of strong salinity gradient at station 11, are presented in Fig. 5. The low oxygenated near-bottom water is enriched with PO_4 , NH_4 , dissolved SiO_2 , dissolved Fe and dissolved Mn, stressing the importance of the sediment as an internal nutrient source.

Inter-annual variation of the lagoon winter characteristics

The density stratification occurring in late autumn and winter in the lagoon, varied from year to year. In February 1985, salinity varied within a narrow range, from 1‰ at the surface to 7‰ at the bottom. In March 1986, salinity reached 25‰ in the deepest zone, in contrast with a 6‰ near the surface (Fig. 2). These inter-annual differences reflect different freshwater-seawater inputs from year to year and may lead to modifications of the nutrient concentrations.

Principal component analysis (PCA) was used to describe the variability of water chemical characteristics found in February 1985, March 1986 and March 1987, *i. e.*, the pre-opening periods. The results of this multivariate method of analysis are presented in Fig. 6. Surface and bottom samples of all the surveyed stations correspond to a point on the plots. A general pattern may be discerned from these plots: surface samples remained closely associated, while bottom samples are spread along axis I. In 1985, a group including surface and shallow-bottom samples was close to that embracing deeper bottom samples. However, in 1986, the distance between positions of these groups was greater, and another group, corresponding to intermediate depth-bottom samples, can be discerned.

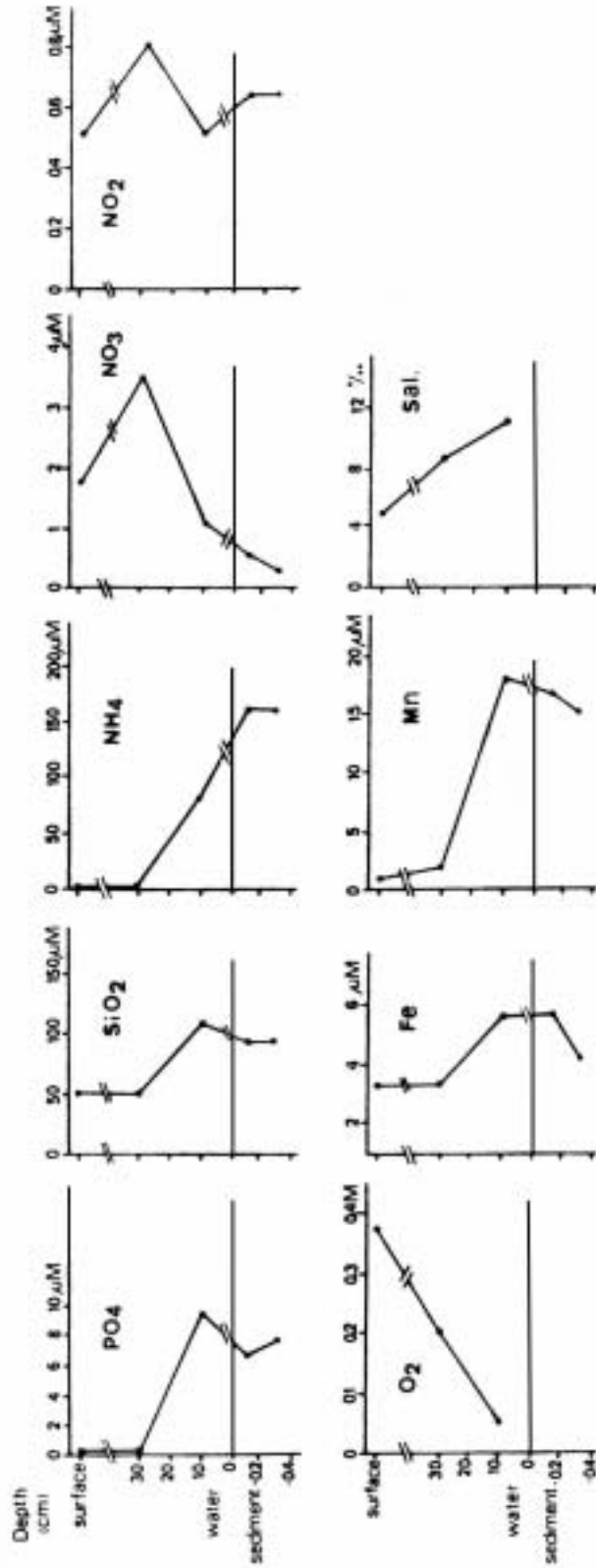


Fig. 5 - March 1987 vertical profiles of phosphates, silicates, ammonium, nitrate, nitrite, dissolved oxygen, iron, manganese (μM) and salinity (‰) at station 11.

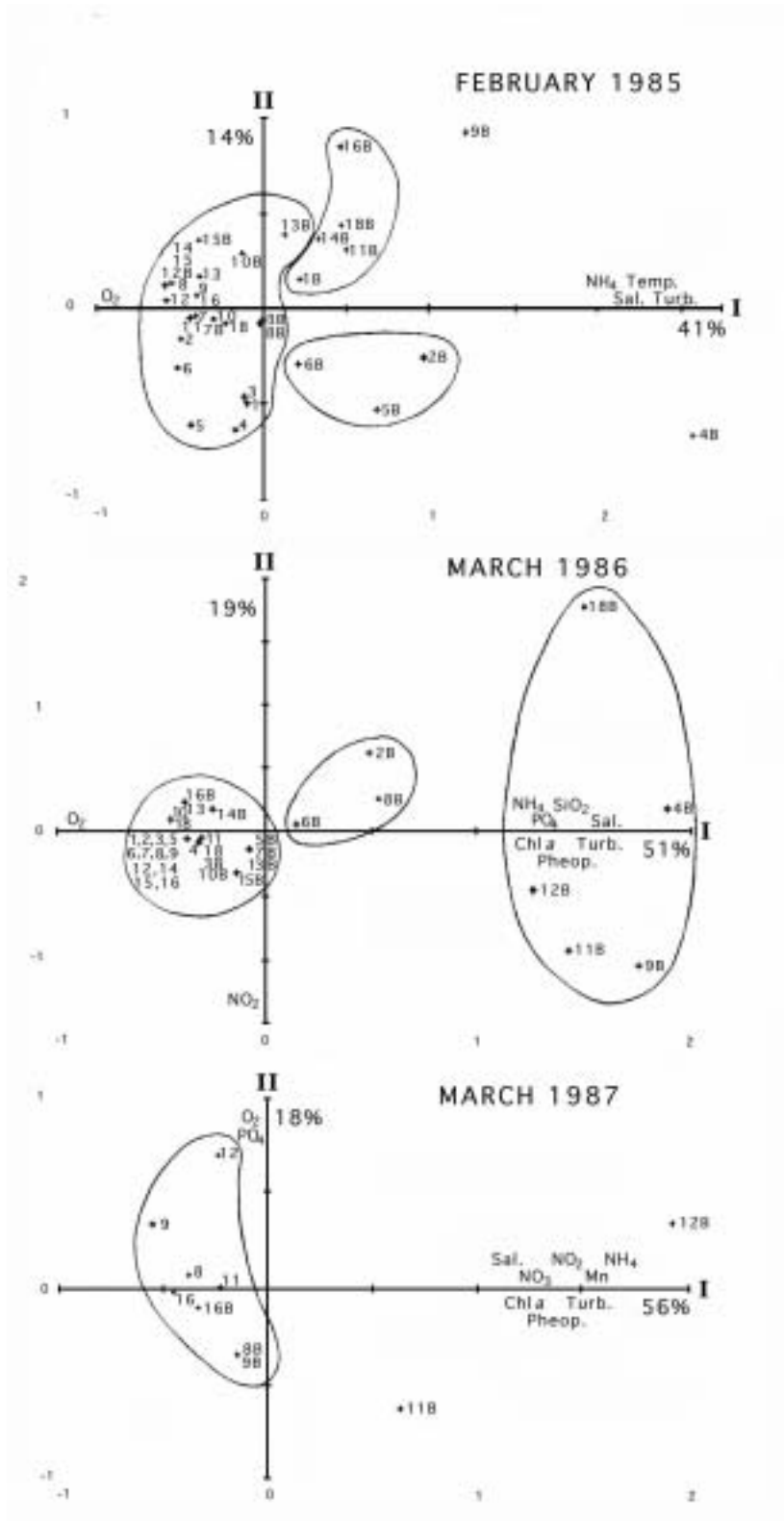


Fig. 6 - Principal component analysis for surface and bottom (B) water characteristics: (February 1985; March 1986; March 1987).

Different associations between parameters also can be discerned. While in 1985 and 1986, O₂ was the major contributor to the negative part of axis I, in 1987 this negative axis I was defined by opposition to the major contributors to its positive side. Only NH₄, Salinity, and Turbidity contributed constantly to the definition of the positive axis I. In February 1985, temperature was the other major contributor to this axis, while PO₄, SiO₂, and phytopigments (Chlorophyll *a* and Phaeopigments) in 1986, and NO₂, NO₃, Mn and phytopigments in 1987, were the new major contributors to the positive axis I.

Thus, multivariate analysis emphasizes the different characteristics between upper layer waters and the stagnant water stored in deep locations. In March 1986, water characteristics were different from the other pre-opening periods: the stronger vertical stratification conditioned the influence of the sediment-water exchange and consequently the composition of the bottom stagnant water.

Based on the PCA, lagoon water in March 1986 may be divided in four layers and their average composition estimated (Table 1): surface water and three groups of bottom waters with depth varying from 2.5 to 3 meters, 3 to 3.5 m and deeper than 3.5 m. The first two groups showed similar chemical characteristics, meaning that nutrients in the shallow areas of the lagoon (depth < 3 m) tend to be uniform. As water depth increases, dissolved oxygen decreased while salinity, nutrients, turbidity, chlorophyll *a* and pheopigments increased. The increments were particularly sharp for ammonium (3.5 μM) and phosphates (0.37 μM). Water remaining below 3.5 m depth contained low oxygen (< 38 μM) and was extremely nutrient rich, mainly with ammonium (42 μM) and phosphates (1.27 μM). These values are two orders of magnitude above those found in the upper layer. Standard deviations increase with depth, probably resulting from the spatial variability of sediment-water exchanges. This in turn may be due to the variation in organic matter content and grain-size distribution of the sediments (CANCELA DA FONSECA *et al.*, 1987b).

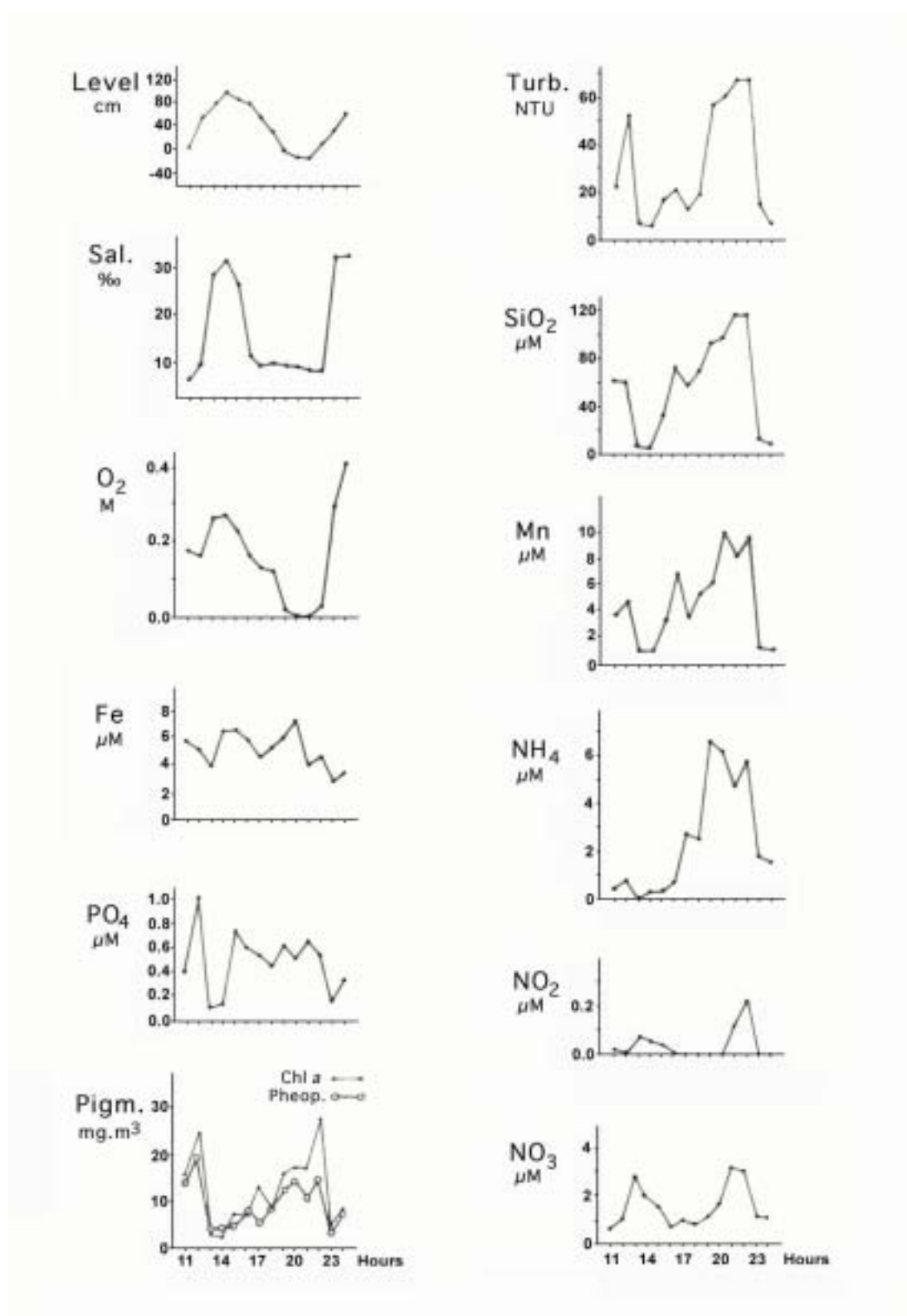


Fig. 7 - Tidal cycle variations of water characteristics at tidal cycle station (*) in April 1986.

TABLE 1 - Mean values and standard deviation of salinity (‰), O₂ (μM), T (°C), pH, Turbidity (NTU), Chlorophyll *a*, Pheopigments (μg. l⁻¹), NO₃⁻, NO₂⁻, NH₄⁺, SiO₂, PO₄²⁻ (μM) of surface (< 0.2 m) and three bottom water layers (2.5-3; 3-3.5 and > 3.5 m). Number of samples were 17, 8, 4, and 5, respectively, collected in 2 April 86.

Depth	S‰	O ₂ μM	T (°C)	pH	Turb NTU	Chl a μg L ⁻¹	Phaeo μg L ⁻¹	NO ₃ μM	NO ₂ μM	NH ₄ μM	SiO ₂ μM	PO ₄ μM
< 0.2 m	6.4±0.2	278±16	16±0.5	8.1±0.2	4.5±1.0	4.1±2.2	2.0±1.4	0.2±0.1	0.04±0.05	0.44±0.14	72±6	0.07±0.07
2.5-3 m	11.7±5.3	260±28	16±0.2	8.0±0.7	5.0±1.0	4.6±1.8	2.4±1.4	0.3±0.1	0.04±0.06	0.45±0.25	70±8	0.07±0.09
3-3.5 m	19.3±1.3	209±56	16±0.0	8.2±0.1	22±17	11±5.5	14±8.9	0.5±0.2	0.07±0.14	3.5±2.7	91±12	0.37±0.25
> 3.5 m	24.4±5.6	38±31	15±1.1	7.4±0.6	29±28	15±20	27±34	1.4±1.5	0.06±0.13	42±18	154±50	1.27±1.11

A tidal cycle survey in the inlet channel

On 4th April 1986 the sand barrier channel was opened and for a 20 hours period, lagoon water was continuously discharged. Based on water level variation and bathymetry a water discharge of 4.85 x 10⁶ m³ (87% of the initial volume) was estimated. Subsequently, the sea-lagoon exchanges were driven by the tide and were surveyed over a 13-hour period (Fig. 7). At the beginning, influxed water showed low salinity (6-10‰) and high silicates (62 μM), phosphates (0.4-1.0 μM), turbidity (22-50 NTU), chlorophyll *a* (13 μg. l⁻¹) and pheopigments (15 μg. l⁻¹). Salinity values indicate the return of the lagoonal water (*e. g.* Table 1). Based on salinity and water level, the return of 0.35 x 10⁶ m³ water was estimated. At the third hour of the survey, salinity increased to 32‰, dissolved oxygen reached saturated values and turbidity, chlorophyll *a*, pheopigments, phosphates and silicates decreased sharply (Fig. 7). This corresponds to the input of 0.55 x 10⁶ m³ of seawater.

When the lagoon started to spill again a sharp decrease in salinity, a gradual decrease of O₂ and an increase of nutrients were recorded. High values of pheopigments (27 μg. l⁻¹), ammonium (7 μM), nitrates (3 μM), silicates (120 μM), dissolved manganese (9 μM) and turbidity (65 NTU) were measured again. At the end of this period only 0.48 x 10⁶ m³ of water remained in the lagoon, about 35% corresponding to the seawater influx. Very low dissolved oxygen levels (< 10 μM) and a sulphide odor was noticed.

DISCUSSION

St. André lagoon is connected to the sea once a year in the same period – March/April. Though this connection always causes abrupt chemical changes and ecological

modifications in the lagoon, an abnormal fish mortality was observed for the first time in 1986 (CANCELA DA FONSECA, 1989; BERNARDO, 1990). This event was presumably related to the particular internal conditions developed in the lagoon during the winter of that year.

Water characteristics of isolated lagoons are greatly influenced by climatic and hydrological winter conditions (BARNES, 1980). In St. André due to the long dry seasons, most freshwater enters the lagoon in periods of rainfall, while the seawater influx follows two principal processes: (i) seawater overtopping the low sand barrier during storms is sinking to the bottom and (ii) exchange through the inlet channel opened in late winter and spring. Thus, in this lagoon the frequency and magnitude of the volume of seawater overtopping the sand barrier are ruled by wind and winter storms. Salinity variation of the lagoonal water during the closure indicates that overtopping is the major process of seawater input and that percolation through the sand barrier plays a minor role. Seawater settles on the bottom of the lagoon, eventually leading to vertical density stratification. This stratification starts in the deep main channel but can gradually extend to other zones as the seawater influx progresses (CANCELA DA FONSECA, 1989; BERNARDO, 1990).

When seawater inputs are smaller than the freshwater run-off, as occurred in 1985 and 1987, only a weak stratification occurs which tends to be destroyed by the effects of wind before the opening of the lagoon in early spring. High seawater influx, as occurred in winter 1986, leads to the development of different conditions. Wind-driven mixing did not act so efficiently, and strong density stratification in deeper zones was maintained for a longer period. Its destruction occurred only with the seawater renewal through the inlet channel. The strong vertical density stratification led to changes in the bottom water chemical characteristics. Under these conditions consumption of oxygen near the bottom by the oxidation of the abundant vegetal biomass (CANCELA DA FONSECA *et al.*, 1987b) was insufficiently balanced by production and diffusion of O₂. As a result, a reduced bottom water layer enriched in silicates, phosphates and reduced forms of nitrogen, dissolved iron and dissolved manganese developed. In other years of weaker density stratification, nutrients were mixed through the entire water column and eventually consumed by the organisms.

At the 1986 opening, lagoonal water being discharged showed very low O₂ and high concentration of nutrients (Fig. 7). A simple mass balance calculation for a conservative constituent as salinity indicates a complex mixing of water layers. The high values of nutrients in low-salinity water (9‰), must result from the mixing with rich-nutrient water. Low and uniform salinity values recorded at the second ebb discharge (9‰) might indicate the mixing of stagnant deep lagoonal water (24‰) with the previous

upper layer waters (6-7‰). However, mixing to a final salinity of 9‰ would lead to nutrient concentrations quite below the observed values (Fig. 7). Drainage of the nutrient-enriched overlying/pore water from recently air-exposed sediments to the water retained in deeper parts of the lagoon is the most probable cause for the high nutrient concentrations, as it was described elsewhere (POSTMA, 1988). In fact, about 80% of the sediments became exposed by the end of the second ebb period. Though such an area is also uncovered in other opening periods, drained water, enriched in dissolved iron and dissolved manganese (Fig. 5) coming into contact with oxygenated seawater may result in the flocculation of dissolved organic and inorganic matter (SHOLKOVITZ, 1976). In addition to the fresh material resulting from the precipitation of soluble iron and manganese, physical perturbation of the unconsolidated sediments may result in strong re-suspension. The overall result is the presence of large quantity of colloidal and particulate material in the water column. The observed fish mortality occurring during this opening may be due to all these factors. A large number of eels left the water, climbing over the sand where most eventually died. This reaction may come from the fact that they survive better in air than in poorly oxygenated or polluted water (TESCH, 1977). In water, 90% of the oxygen is absorbed across the gills, while in air about 2/3 of the oxygen absorption is cutaneous (BERG & STEEN, 1965). All specimens presented clear signs of stress apparently caused by asphyxiation. Beyond other stressing factors, such as low oxygen and a somewhat high ammonium, colloidal material, causing reduction of gas exchanges at the gills surface, may be the major cause for the observed mortality. A hypothesis concerning iron induced mortalities may also be stressed: precipitation of dissolved iron, alone or complexed to colloidal organic composites (MONTANI & OKAICHI, 1982), may obstruct the gills of fishes (MACHADO CRUZ, 1969) quickly leading to death by exhaustion and asphyxia.

To prevent eutrophication and maintain a “steady state”, the renewal of the lagoonal environment has a relevant role. By annually connecting the lagoon to the sea, man promotes a “sediment-wash” and a release of materials from the lagoon to the sea, which decreases its trophic state, maintains a brackish system and prevents its rapid transformation towards a eutrophicated freshwater pond. This is also essential to the main species important for local fisheries (ANCELA DA FONSECA, 1989; BERNARDO, 1990). However, in spite of the recognized benefit of marine renewal, dramatic ecological modifications may occur during the short-time period of exchange to the sea. The key-factors controlling the intensity of such changes seem to be the hydrological and meteorological conditions of winter. As nutrients and other degradation products from the bottom are prevented from re-cycle in the lagoon, near-bottom reduced conditions may result in considerable damage. With this in mind, one may suspect that St. André lagoon is under severe environmental stress, and it becomes hard to assess whether the changes are reversible.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors gratefully acknowledge Paula Pereira for a critical review of the manuscript, and Michael Heasman and Paula Pereira for improving the English. Two anonymous reviewers provided valuable comments on this manuscript which substantially improved the paper. Financial support was provided by the Junta Nacional de Investigação Científica e Tecnológica (JNICT), under the research grant PMCT/C/MAR/727/90.

REFERENCES

ANDRADE, F. A. L.:

1986. *O estuário do Mira: Caracterização geral e análise quantitativa da estrutura dos macropovoamentos bentónicos*. Tese de Doutoramento, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa: 1-393.

BARNES, R. S. K.:

1980. *Coastal Lagoons*. Cambridge University Press, Cambridge: 1-106.

BERG, T. & J. B. STEEN:

1965. Physiological mechanisms for aerial respiration in the eel. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **15**: 469-484.

BERNARDO, J. M.:

1990. *Dinâmica de uma lagoa costeira eutrófica (Lagoa de Santo André)*. Tese de Doutoramento, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa: 1-322.

BERNARDO, J. M., A. M. COSTA & L. CANCELA da FONSECA:

1988. Nutrient dynamics and dystrophy in a brackish coastal lagoon (St. André, SW Portugal). *Rapport de la Commission internationale pour la Mer Méditerranéenne*, **31** (2): 61.

CANCELA da FONSECA, L.:

1989. *Estudo da influência da "abertura ao mar" sobre um sistema lagunar costeiro: a Lagoa de Santo André*. Tese de Doutoramento, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa: 1-355.

CANCELA da FONSECA, L., A. M. COSTA & J. M. BERNARDO:

- 1987a. Seasonal variation of benthic and fish communities in a shallow land-locked coastal lagoon (St. André, SW Portugal). *Scientia Marina*, **53**: 663-669.

- CANCELA da FONSECA, L., A. M. COSTA, J. M. BERNARDO & R. FONSECA:
1987b. Lagoa de Santo André (SW Portugal): Phytopigments as sedimentary tracers. *Limnetica*, **3** (2): 299-306.
- ESCARAVAGE, V.:
1990. Daily cycles of dissolved oxygen and nutrient content in a shallow fishpond: the impact of water renewal. *Hydrobiologia*, **207**: 131-136.
- GRASSHOFF, K. (Ed.):
1976. *Methods of seawater analysis*. Verlag Chemie, Weinheim: 1-317.
- LOEFF, M. M., Van Der RUTGERS, F. B. Van ES, W. HELDER & T. P. De VRIES:
1981. Sediment water exchanges of nutrients and oxygen on tidal flats in the Ems-Dollard estuary. *Netherlands Journal of Sea Research*, **15**: 113-129.
- LORENZEN, C. J.:
1967. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. *Limnology and Oceanography*, **12**: 343-346.
- MACHADO CRUZ, J. A.:
1969. Iron salts in ichthyopathology. A histological and histochemical experimental contribution. *Publicações do Instituto de Zoologia "Dr. Augusto Nobre"*, **106**: 1-46.
- MARTENS, C. S.:
1982. Biogeochemistry of organic-rich coastal lagoon sediments. *Oceanologica Acta*, Sp. Nb.: 161-167.
- MONTAINI, S. & T. OKAICHI:
1982. Iron in sediments and pore water of the Harima-Nada. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, **48** (10): 1473-1479.
- NIXON, S. W.:
1980. Between coastal marshes and coastal waters – a review of 20 years of speculation and research on the role of salt-marshes in estuarine productivity and water chemistry. 437-525 pp. In: P. Hamilton & K. MacDonald. *Estuarine and wetland processes*. Plenum Pub. Corp., New York.
- NOWICKI, B. L. & S. W. NIXON:
1985. Benthic nutrient remineralization in a coastal lagoon ecosystem. *Estuaries*, **8**: 182-190.

POSTMA, H.:

- 1981. Processes in the sediments and in the water-sediment interface. *UNESCO Technical Papers on Marine Science*, **33**: 111-117.
- 1988. Tidal flat areas. *Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies*, **22**: 102-121.

SHOLKOVITZ, E. R.:

- 1976. Flocculation of dissolved organic and inorganic matter during mixing of river water and seawater. *Geochimica Cosmochimica Acta*, **40**: 831-845.

SMETHIE, W. M.:

- 1987. Nutrient regeneration and denitrification in low oxygen fjords. *Deep-Sea Research*, **34**: 983-1006.

STRICKLAND, J. D. & T. R. PARSONS:

- 1972. A practical handbook for seawater analysis (2nd ed.). *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*, **167**: 1-310.

TESH, F. W.:

- 1977. *The eel: biology and management of anguillid eels*. Chapman and Hall, London: 1-434.

Port aux Galets
La Réunion
Mars 1976



Port aux Galets, La Réunion.

Extracted from Luiz Saldanha's diary of an oceanographic mission on board the
R/V "Marion Dufresne" in the Tropical and sub-Antarctic Indian Ocean
(Kerguelen, Crozet, Marion and Prince Edward Islands) in 1976.
(Coll. Miguel Saldanha).

**MORPHOLOGIE ET STRUCTURE DES ÉCAILLES DU
POISSON-CHIRURGIEN *CTENOCHAETUS STRIATUS*
(QUOY ET GAIMARD, 1825) (TELEOSTEI, ACANTHURIDAE)**

Par FRANÇOIS J. MEUNIER *

Avec 12 figures

RÉSUMÉ. Les écailles du poisson-chirurgien *Ctenochaetus striatus* (Acanthuridae) ont été étudiées au MEB et au microscope photonique. Elles montrent une organisation relativement proche de celle d'écailles élasmoïdes avec deux couches principales: 1) une couche externe superficielle plus ou moins épaisse, pratiquement dépourvue de limitante externe; 2) une plaque basale d'isopédine acellulaire qui se minéralise en partie par l'intermédiaire de petits corpuscules de Mandl. Si la structure des *ctenii* peut être rapprochée de celle de la lancette caudale, seule une étude comparée de l'ontogenèse de ces deux organes (écaille et lancette) pourra réellement établir leur degré de parenté.

ABSTRACT. Morphology and structure of the scales of the surgeonfish, *Ctenochaetus striatus* (Quoy et Gaimard, 1825) (Teleostei, Acanthuridae).

The scales of *Ctenochaetus striatus* (Acanthuridae) have been studied with SEM and photonic microscope. They show a structural organization relatively similar to that of elasmoid scales. There are two main layers: 1) the superficial external layer practically without "limiting layer"; 2) the basal plate made of an acellular isopedine which mineralizes progressively by the way of small Mandl's corpuscles. If the organization of the *ctenii* looks almost like the structure of the scalpel-like caudal spine, only a comparative study of the ontogeny of both organs (scale and scalpel-like caudal spine) could establish their relationship.

* Muséum National d'Histoire Naturelle, USM 403, Biodiversité et Dynamique des Communautés aquatiques, Département des Milieux aquatiques, 43, rue Cuvier, 75231 Paris, Cedex 05, France.
E-mail: meunier@mnhn.fr

RESUMO. As escamas do peixe cirurgiãõ *Ctenochaetus striatus* (Acanthuridae) foram estudadas com microscopia electrónica de varrimento e microscopia óptica. As escamas mostram uma organização relativamente próxima da das escamas elasmoides, com duas camadas principais: 1) uma camada externa superficial, mais ou menos espessa, praticamente desprovida da camada limitadora externa; 2) uma placa basal de isopedina acelular que se mineraliza em parte por intermédio dos pequenos corpúsculos de Mandl. Embora a estrutura das cténias seja semelhante à estrutura da lanceta caudal, só um estudo comparado da ontogenia destes dois órgãos (escama e lanceta) poderá realmente estabelecer o seu grau de parentesco.

INTRODUCTION

Les Acanthuridae sont des poissons téléostéens qui vivent dans les eaux marines tropicales au voisinage des récifs. Ils sont caractérisés par une ou plusieurs épines caudales ou “lancettes” (= *scalpel-like caudal spines*) coupantes localisées latéralement au niveau du septum horizontal (GUIASU et WINTERBOTTOM, 1993; NELSON, 1994) et qui peuvent causer de sévères coupures lorsqu’elles sont érigées (RANDALL, 1959; WINTERBOTTOM, 1971). Ces épines caudales, constituées entièrement de tissus osseux acellulaires plus ou moins remaniés (MONOD, 1959; MEUNIER et FRANCILLON-VIEILLOT, 1999), sont considérées par les auteurs comme des écailles transformées (MONOD, 1959). Cette assertion repose sur des observations très partielles, seule l’histologie des lancettes ayant été quelque peu étudiée (SOUCHÉ, 1935; MONOD, 1959; MEUNIER et FRANCILLON-VIEILLOT, 1999). Or leur nature osseuse les rendent, à priori, relativement différentes d’une écaille quant à leur organisation histologique. A notre connaissance, il n’existe aucune étude de la structure des écailles chez les Acanthuridae pour conforter l’hypothèse de parenté étroite. Il est donc nécessaire d’obtenir des données sur la composition histologique des écailles chez ces poissons mais aussi de leur ontogenèse pour envisager, ou non, de réels rapprochements avec les lancettes. Le présent travail est une étude morphologique (MEB) et histologique (lames minces et coupes semi-fines) de la structure des écailles d’un Acanthuridae du Pacifique *Ctenochaetus striatus* (QUOY et GAIMARD, 1825).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel étudié est constitué d’écailles prélevées sur la moitié postérieure du corps de six spécimens (122 à 236 mm, LT; 117 à 170 g), capturés près de l’Atoll de Moorea en Polynésie française. Les fragments de peau ont été fixés dans le formol 10% et conservés dans l’alcool 70°.

Des fragments de peau ont été déshydratés, puis inclus dans une résine polyester du groupe du stratyl (chronolite 2060). Après polymérisation complète, les échantillons sont débités avec une tronçonneuse à disque diamanté (Isomet) en tranches de 200 à 250 μm d'épaisseur. Après usure progressive avec des abrasifs de grain décroissant jusqu'à une épaisseur moyenne de 80 à 100 μm puis un polissage sur velours imprégné d'alumine, les lames minces sont microradiographiées (générateur CGR - Sigma 2060; paramètres d'exposition: 10 mA, 25 KV; film HRP SO 643), avant d'être observées au microscope photonique polarisant.

Des écailles sont arrachées de leur sac, débarrassées de l'épiderme qui les recouvre postérieurement et de divers débris cellulaires, par un traitement à l'eau de javel diluée (6% pendant quelques minutes pour l'étude des ornementsations de surface; au moins une heure pour l'analyse du front de minéralisation). Après lavage, déshydratation et séchage, les écailles sont métallisées et observées dans un microscope électronique à balayage (JEOL-SEM 35).

Pour l'analyse de l'organisation spatiale des fibrilles de collagène de la plaque basale, quelques écailles sont réhydratées puis fracturées dans l'azote liquide (MEUNIER et CASTANET, 1982; MEUNIER, 1987-88). Les fragments obtenus sont déshydratés et préparés pour le MEB (voir ci-dessus).

De petits échantillons de peau, d'environ 2 mm^2 , ont été réhydratés, décalcifiés pendant 2 semaines dans un mélange fixateur (1,5% de glutaraldéhyde + 1,5% de paraformaldéhyde dans du tampon cacodylate à 0,1 M) contenant 5% d'EDTA. Ils sont ensuite post-fixés dans une solution de tétr oxyde d'osmium à 1%, déshydratés et inclus dans l'Epon. Des coupes semi-fines (1 μm d'épaisseur) de diverses orientations ont été colorées au Bleu de Toluidine et observées au microscope photonique.

RÉSULTATS

Morphologie

Les écailles de *Ctenochaetus striatus* sont imbriquées, fines et souples. Elles ont une forme générale plus ou moins ovale (Fig. 1) et leur surface externe se divise classiquement en 4 champs: antérieur, postérieur et deux latéraux. La surface des écailles présente tout un ensemble d'ornementations.

La marge postérieure des écailles est bordée d'une rangée de structures épineuses, formées d'une pointe apicale et d'une base légèrement évasée (Fig. 2); ce sont des *ctenii*. Il y a plusieurs générations successives de *ctenii* mais seuls ceux de la dernière sont complets. Ces *ctenii* sont emboîtés sur des bases de *ctenii* plus anciens dont l'ensemble constitue le champ postérieur (Fig. 3). Ces anciens *ctenii* ont perdu leur pointes qui ont été érodées probablement par des ostéoclastes. On observe en effet à leur surface de petites alvéoles caractéristiques (Fig. 4) qui représentent des

lacunes de Howship indicatrices d'une action ostéoclastique (voir FRANCILLON-VIEILLOT *et al.*, 1990; RICQLÈS *et al.*, 1991). La surface des bases cténiales présente de petites dépressions profondes qui apparaissent comme des orifices de 1 à 3 μm de diamètre.

La surface de l'écaille montre de nombreux reliefs constitués essentiellement de crêtes plus ou moins radiaires dans le champ antérieur (Fig. 5), parallèles au bord de l'écaille dans les champs latéraux (Fig. 6). Toutes ces crêtes sont tapissées à leur surface de nombreuses sphérules (Fig. 7) d'une taille d'environ 1 μm au plus. Certaines de ces sphérules sont localisées au fond des dépressions séparant les crêtes. Dans la région du foyer, les crêtes disparaissent au profit de reliefs plus ou moins réticulés laissant apparaître des trous (Fig. 8).

Histologie

Les coupes semi-fines, comme les lames minces, révèlent que les écailles de *Ctenochaetus striatus* sont constituées de deux ensembles superposés: la couche superficielle et la plaque basale (Fig. 9).

La couche la plus superficielle, très chromophile sur les coupes semi-fines, est composée essentiellement par des fibrilles de collagène plus ou moins entremêlées. Cette organisation correspond à la couche externe d'une écaille élasmoïde (ZYLBERBERG *et al.*, 1992). Il ne semble pas y avoir de limitante externe ce qui doit être confirmé par une étude ultrastructurale.

Les *ctenii* sont constitués uniquement de fibrilles de collagène. Ils apparaissent, en fait, de la même nature que la couche externe avec laquelle ils sont en continuité (Fig. 9). Il est possible d'observer, sur les lames minces, de fins canalicules issus de la surface et pénétrant dans l'épaisseur des tissus constituant la base des *ctenii* (non illustré). Ces canalicules correspondent très certainement aux orifices révélés par le MEB sur ces structures (Fig. 2). Les *ctenii* sont complètement dépourvus de limitante externe.

Au niveau du foyer, la couche externe est nettement plus épaisse que dans les champs antérieur et latéraux. L'épaississement est dû au développement, à la surface de l'écaille, d'éléments collagéniques minéralisés qui délimitent des espaces "vides" dont certains sont béants sur l'extérieur (Fig. 10), d'où les "trous" révélés par le MEB (Fig. 8).

La plaque basale est constituée également de fibrilles de collagène qui forment des strates d'une épaisseur moyenne de 3 à 4 μm . Les fractures d'écailles dans l'azote liquide observées au MEB, ni les lames minces étudiées avec le microscope polarisant n'ont toutefois révélé la présence d'une organisation en contre-plaqué de la plaque basale c'est à dire avec une rotation régulière des directions fibrillaires d'une strate à la suivante.

La couche externe et les *ctenii* apparaissent normalement minéralisés (Fig. 11); de même, la plaque basale se charge d'éléments minéraux sur une bonne partie de son épaisseur (Fig. 11). La face profonde débarrassée des fibrilles collagéniques non minéralisées apparaît granuleuse. Le front de minéralisation est en fait constitué de nombreuses structures plus ou moins ovoïdes et de petite taille (environ 1,5 x 2,5 µm) qui sont des corpuscules de Mandl (Fig. 12).

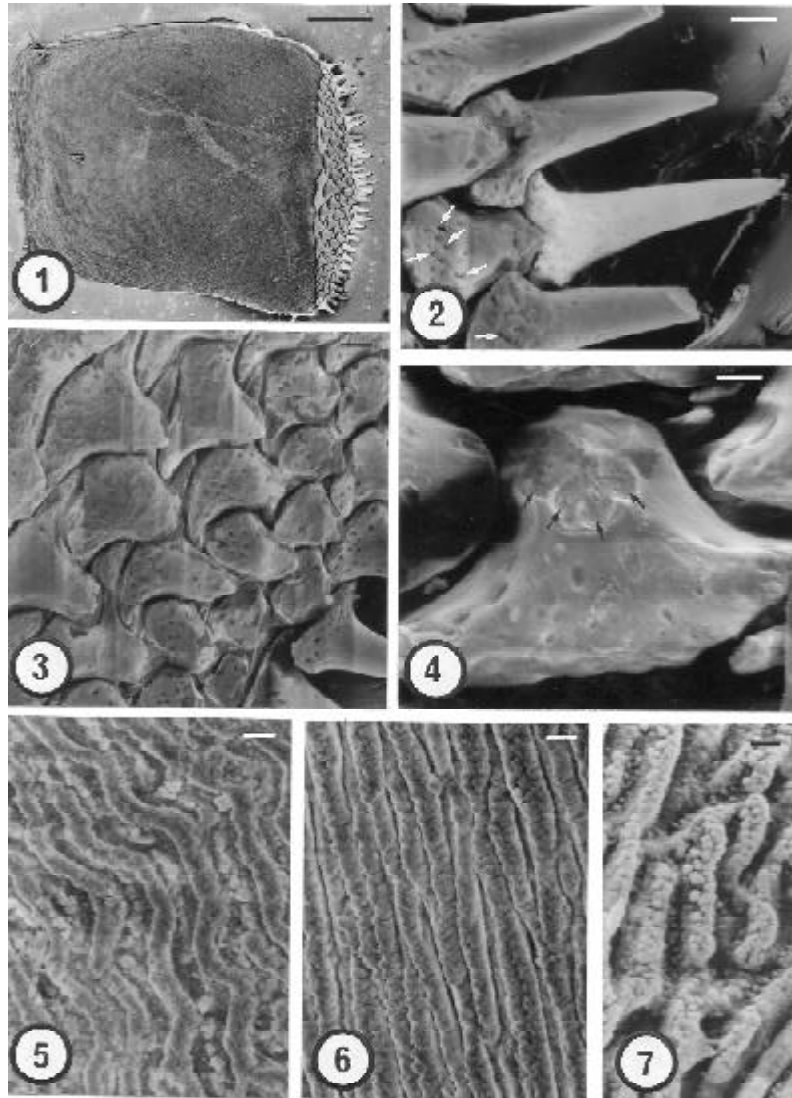
DISCUSSION

Les écailles de *Ctenochaetus striatus*, par leur morphologie comme par leur organisation générale (couche superficielle recouvrant une plaque basale stratifiée), entrent tout à fait dans la catégorie des écailles élasmoïdes (GOODRICH, 1907; BERTIN, 1944). Pourvues de *ctenii* sur leur marge postérieure, ce sont donc des écailles cténoïdes ce qui est tout à fait conforme à la position systématique des Acanthuridae parmi les Perciformes qui sont fréquemment caractérisés par ce type d'écailles (GOODRICH, 1907; BERTIN, 1958; ROBERTS, 1993; NELSON, 1994). ROBERTS (1993) a déterminé différents types d'écailles cténoïdes en relation avec la morphologie des *ctenii*. Celles de *Ctenochaetus striatus* entrent dans la catégorie des écailles cténoïdes à *ctenii* transformés.

Des différences non négligeables peuvent être détectées entre la structure des écailles de *Ctenochaetus striatus* et celles d'autres Téléostéens appartenant à des taxons aussi divers que les Cyprinidae (YAMADA, 1961; WATERMAN, 1970; MAEKAWA et YAMADA, 1971; ZYLBERBERG et MEUNIER, 1981; ZYLBERBERG et NICOLAS, 1982; SIRE *et al.*, 1997), les Characiformes (ZYLBERBERG et MEUNIER, 1996; MEUNIER, 1997) ou encore les Cichlidae (SIRE et MEUNIER, 1981; SIRE et GÉRAUDIE, 1983; SIRE, 1985, 1987) qui ont fait l'objet des études les plus approfondies. Ainsi, une limitante externe, structure quasiment dépourvue de fibrilles de collagène et très riche en protéoglycans (ZYLBERBERG *et al.*, 1992), qui est fréquente au dessus de la couche externe dans le champ postérieur, semble peu ou pas développée ici. L'organisation des fibrilles de collagène de la plaque basale qui forme habituellement un système original complexe dit en contre-plaqué et caractérisant l'isopédine (MEUNIER, 1983, 1984; 1987) n'est que partielle. Il n'a pas été possible de mettre en évidence un contre-plaqué même simplifié de type orthogonal (MEUNIER et CASTANET, 1982; MEUNIER, 1987-88). En revanche, la présence de corpuscules de Mandl montre bien que les caractéristiques des fibrilles de collagène de la plaque basale sont proches de celles décrites chez la majorité des écailles élasmoïdes étudiées chez les Téléostéens (SCHÖNBÖRNER *et al.*, 1981; MEUNIER, 1984; ZYLBERBERG *et al.*, 1992).

Une particularité histologique intéressante est la présence de prolongements cytoplasmiques qui pénètrent dans le tissu constituant la base des *ctenii*. Nous avons vu que les *ctenii* ont la même constitution histologique que la couche externe de l'écaille: des fibrilles de collagène entremêlées chargées de calcium et sans cellules incorporées; cet ensemble est un tissu osseux acellulaire (MEUNIER, 1987; FRANCILLON-VIEILLOT *et al.*, 1990). Une telle organisation est retrouvée pour les *ctenii* d'autres espèces, comme la perche (*Perca fluviatilis*) (ZYLBERBERG et MEUNIER, travaux en cours) ou le cichlidé *Cichlasana nigrofasciatum* (SIRE et ARNULF, 2000). Les *ctenii* de *Ctenochaetus striatus* sont donc constitués d'un tissu osseux dépourvu d'ostéocytes mais renfermant des prolongements cellulaires issus des scléroblastes de la surface de l'écaille. Des tissus similaires avec prolongements cytoplasmiques ont déjà été décrits dans la couche superficielle des scutes d'Ostraciidae (MEUNIER et FRANCILLON-VIEILLOT, 1995) et des écailles des Balistidae (MEUNIER et SIRE, travaux en cours). Pour ce qui concerne *Ctenochaetus striatus*, les lancettes sont également faites d'os acellulaire avec des prolongements cytoplasmiques issus des ostéoblastes superficiels (MEUNIER et FRANCILLON-VIEILLOT, 1999). Il existe donc une étroite similitude de composition histologique entre les *ctenii* et l'épine caudale chez cette espèce ce qui vient conforter l'hypothèse d'une écaille transformée pour la lancette des Acanthuridae. En fait, lorsque l'on observe le développement des écailles sur de jeunes larves d'Acanthuridae et plus particulièrement sur le genre *Acanthurus* (larve¹ de 11 mm LT), on constate que très vite il se forme, sur les toutes jeunes écailles, d'abord un seul *ctenius* sur le bord postérieur (MEUNIER, observations non publiées). D'autres *ctenii* viennent ensuite s'ajouter à ce premier. Comme à ce stade la lancette est déjà apparente (MEUNIER et FRANCILLON-VIEILLOT, 1999), on peut considérer qu'elle est homologue du premier *ctenius* d'une écaille. Cette hypothèse doit être testée notamment par une étude ontogénétique comparée des écailles et des lancettes pour vérifier quels groupes cellulaires interviennent dans les deux cas ce qui nécessite la possibilité de capturer de très jeunes stades de développement ou de maîtriser la fécondation artificielle et le développement larvaire dans cette famille de Téléostéens.

¹ N.° I. 25355, Australian Museum, Sydney.



Figures 1-7 - Ecailles de *Ctenochaetus striatus* observées au MEB.

Fig. 1 - Vue d'ensemble d'une écaille avec ses *ctenii* à l'extrémité du champ postérieur. (Echelle = 0,5 mm).

Fig. 2 - Détail de deux *ctenii*. Leur base s'articule sur d'anciens *ctenii* dont l'extrémité distale a été érodée. Les flèches indiquent des perforations du tissu osseux. (Echelle = 25 μ m).

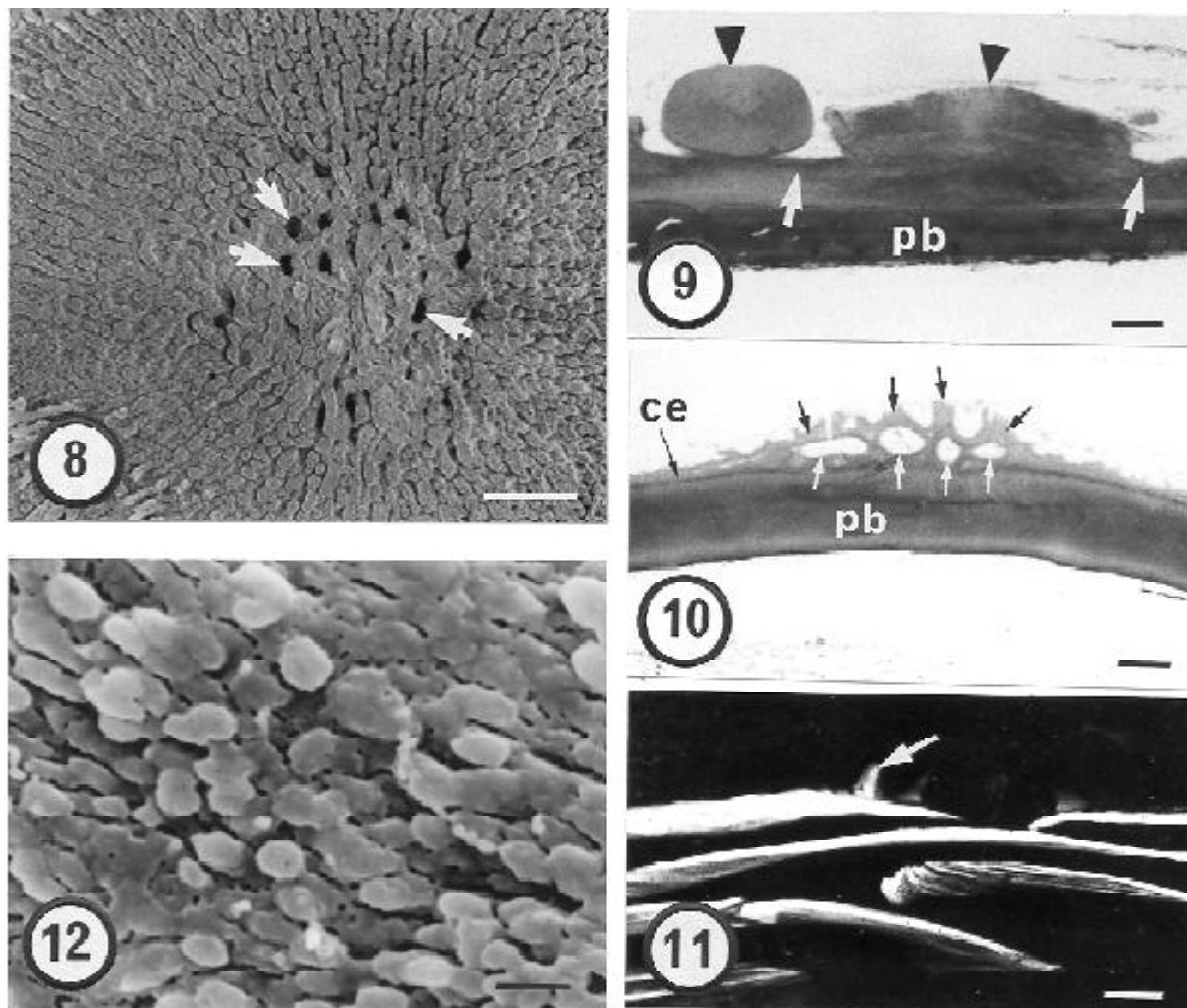
Fig. 3 - Détail du champ postérieur montrant l'emboîtement d'anciens *ctenii* réduits à leur base. (Echelle = 25 μ m).

Fig. 4 - Détail d'une base de *ctenius* montrant des surfaces d'érosion ostéoclastique (flèches) sur sa zone apicale. (Echelle = 10 μ m).

Fig. 5 - Crêtes à la surface du champ antérieur. (Echelle = 5 μ m).

Fig. 6 - Crêtes à la surface du champ latéral. (Echelle = 5 μ m).

Fig. 7 - Détail des crêtes montrant des reliefs hémisphériques. (Echelle = 3 μ m).



Figures 8-12 - Ecailles de *Ctenochaetus striatus*. Fig. 8 et 12: MEB; Fig. 9, 10: coupes transversales semi-fines; Fig. 11: microradiographie.

Fig. 8 - Surface de la région du foyer montrant l'aspect réticulé des ornements et la présence de divers orifices (flèches). (Echelle = 50 μm).

Fig. 9 - Coupe dans le champ postérieur montrant deux *ctenii* (têtes de flèches) ayant la même constitution histologique que la couche externe (flèches). (**pb** = plaque basale). (Echelle = 25 μm).

Fig. 10 - Coupe passant par le foyer et montrant les cavités (flèches blanches) délimitées par l'adjonction de nouvelles couches de matériel collagénique minéralisé (flèches noires). (**ce** = couche externe; **pb** = plaque basale). (Echelle = 25 μm).

Fig. 11 - La microradiographie révèle que la minéralisation des écailles (coupées transversalement) se développe sur la majeure partie de l'épaisseur de la plaque basale. La flèche signale un *ctenius*. (Echelle = 100 μm).

Fig. 12 - Détail du front de minéralisation de la plaque basale montrant de très nombreux corpuscules de Mandl de petite taille et de forme ovoïde. (Echelle = 2,5 μm).

REMERCIEMENTS

Je remercie le Professeur René Galzin qui m'a fourni les spécimens de *Ctenochaetus*, le Dr. Jeffrey M. Leis pour le prêt de plusieurs larves d'*Acanthurus* sp., ainsi que Mlle. F. Allizard et Mme. C. Chancogne pour leur assistance technique, respectivement pour les coupes semi-fines et pour le MEB.

RÉFÉRENCES

BERTIN, L.:

- 1944. Modifications proposées dans la nomenclature des écailles et des nageoires. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **69**: 198-202.
- 1958. Ecailles et sclérifications dermiques. In: *Traité de Zoologie*, (ed.: P. P. Grassé), **13**: 482-504. Masson, Paris.

FRANCILLON-VIEILLOT, H., V. de BUFFRÉNIL, J. CASTANET, J. GÉRAUDIE, F. J.

MEUNIER, J. Y. SIRE, L. ZYLBERBERG & A. de RICQLES:

- 1990. Microstructure and mineralization of Vertebrate skeletal tissues. In: *Skeletal biomineralization: Patterns, processes and evolutionary trends*, Vol. I (ed.: J. G. Carter), pp. 471-530. Van Nostrand Reinhold, New York.

GOODRICH, E. S.:

- 1907. On the scales of fish living and extinct, and their importance in classification. *Proceedings of the Zoological Society of London*, pp. 751-774.

GUIASU, R. C. & R. WINTERBOTTOM:

- 1993. Osteological evidence for the phylogeny of recent genera of surgeonfishes (Percomorpha, Acanthuridae). *Copeia*, (2): 300-312.

MAEKAWA, K. & J. YAMADA:

- 1972. Morphological identification and characterization of cells involved in the growth of the goldfish scale. *Japanese Journal of Ichthyology*, **19**: 1-9.

MEUNIER, F. J.:

- 1983. Les tissus osseux des Ostéichthyens. Structure, genèse, croissance et évolution. *Archives et Documents, Micro-Edition*, Institut d'Ethnologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, SN, 82-600-328, 198 pp.
- 1984. Spatial organization and mineralization of the basal plate of elasmoid scales in Osteichthyans. *American Zoologist*, **24**: 953-964.

1987. Os cellulaire, os acellulaire et tissus dérivés chez les Ostéichthyens: les phénomènes de l'acellularisation et de la perte de minéralisation. *L'Année Biologique*, **26**: 201-233.
- 1987-88. Nouvelles données sur l'organisation spatiale des fibres de collagène de la plaque basale des écailles des Téléostéens. *Annales de Sciences Naturelles, Zoologie*, 13^{ème} série, **9**: 113-121.
1997. Structure et minéralisation des écailles de quelques Characiformes de Guyane française. *Revue d'Hydrobiologie tropicale*, (1994), **27**: 407-422.

MEUNIER, F. J. & H. FRANCILLON-VIEILLOT:

1995. Structure et minéralisation des scutes d'*Ostracion lentiginosum* (Teleostei, Tetraodontiforme, Ostraciidae). *Annales de Sciences Naturelles, Zoologie*, 13^{ème} série, **16**: 33-47.
1999. Histological structure of the caudal spine of the surgeonfish *Ctenochaetus striatus* (Quoy & Gaimard, 1825) (Teleostei, Acanthuridae). In: *Proceedings of the 5th Indo-Pacific Fish Conference* (eds.: B. Séret & J.-Y. Sire), pp. 117-124. Nouméa, 1997, Société Française d'Ichtyologie, Paris.

MEUNIER, F. J. & J. CASTANET:

1982. Organisation spatiale des fibres de collagène de la plaque basale des écailles des Téléostéens. *Zoologica Scripta*, **11**: 141-153.

MONOD, T.:

1959. Notes sur l'épine latéro-caudale et la queue de l'*Acanthurus monroviae*. *Bulletin de l'I. F. A. N.*, **21**: 710-734.

NELSON, J. S.:

1994. *Fishes of the world*. 3^{ème} Ed., 600 p. J. Wiley & Son, New-York.

RANDALL, J. E.:

1959. Report of a caudal-spine wound from surgeonfish *Acanthurus lineatus* in the Society Islands. *Wasmann Journal of Biology*, **17**: 245-278.

RICQLÈS, A. de, F. J. MEUNIER, J. CASTANET & H. FRANCILLON-VIEILLOT:

1991. Comparative microstructure of bone. In: *Bone*, Vol. 3 (ed.: B. K. Hall), pp. 1-78. CRC Press, Boca Raton.

ROBERTS, C. D.:

1993. Comparative morphology of spined scales and their phylogenetic significance in the teleostei. *Bulletin of Marine Sciences*, **52**: 60-113.

SCHÖNBÖRNER, A. A., F. J. MEUNIER & J. CASTANET:

1981. The fine structure of calcified Mandl's corpuscles in teleosts fish scales. *Tissue and Cell*, **13**: 589-597.

SIRE, J. Y.:

1985. Fibres d'ancrage et couche limitante externe à la surface des écailles du Cichlidae *Hemichromis bimaculatus* (Téléostéen, Perciforme): données ultrastructurales. *Annales de Sciences Naturelles, Zoologie*, 13^{ème} série, **7**: 163-180.
1987. Structure, formation et régénération des écailles d'un poisson téléostéen, *Hemichromis bimaculatus* (Perciforme, Cichlidé). Thèse de doctorat ès-Sciences, Paris. *Archives et Documents, Micro-Edition*, Institut d'Ethnologie, Muséum national d'Histoire naturelle, SN87-600449, 262 pp.

SIRE, J. Y., A. QUILHAC, J. BOURGUIGNON & F. ALLIZARD:

1997. Evidence for participation of the epidermis in the deposition of superficial layer of scales in Zebrafish (*Danio rerio*): a SEM and TEM study. *Journal of Morphology*, **231**: 161-174.

SIRE, J. Y. & F. J. MEUNIER:

1981. Structure et minéralisation de l'écaille d'*Hemichromis bimaculatus* (Téléostéen, Perciforme, Cichlidé). *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, **122**: 133-150.

SIRE, J. Y. & I. ARNULF:

2000. Structure and development of the ctenial spines on the scales of a teleost fish, the cichlid *Cichlasana nigrofasciatum*. *Acta Zoologica*, **81**: 139-158.

SIRE, J. Y. & J. GÉRAUDIE:

1983. Fine structure of the developing scale in the cichlid *Hemichromis bimaculatus* (Pisces, Teleostei, Perciformes). *Acta Zoologica*, **64**: 1-8.

SOUCHÉ, G.:

1935. Contribution à l'étude des épines caudales de l'*Acanthurus chirurgus* Bl. *Bulletin de la Station Biologique d'Arcachon*, **32**: 33-38.

WATERMAN, R. E.:

1970. Fine structure of scale development in the teleost *Brachydanio rerio*. *Anatomical Record*, **168**: 361-380.

WINTERBOTTOM, R.:

1971. Movement of the caudal spine of some surgeonfishes (Acanthuriade, Perciformes). *Copeia*, (3): 562-566.

YAMADA, J.:

1961. Studies on the structure and growth of the scales in the goldfish. *Memories of Faculty of Fisheries, Hokkaido University*, **9**: 181-226.

ZYLBERBERG L., J. GÉRAUDIE, F. J. MEUNIER & J. Y. SIRE:

1992. Biomineralization in the integumental skeleton of the living lower Vertebrates. In: *Bone*, Vol. 4 (ed.: B. K. Hall), pp. 171-224. CRC Press, Boca Raton.

ZYLBERBERG L. & F. J. MEUNIER:

1981. Evidence of denticles and attachment fibres in the superficial layer of scales in two fishes: *Carassius auratus* L. and *Cyprinus carpio* L. (Cyprinidae, Teleostei). *Journal of Zoology, London*, **195**: 459-471.
1996. Ultrastructural data on the participation of melanophores to the formation of the cellular elasmoid scales in *Leporinus friderici* (Teleostei: Ostariophysi, Anostomidae). *Journal of Morphology*, **228**: 155-164.

ZYLBERBERG L. & G NICOLAS:

1982. Ultrastructure of scales in a teleost (*Carassius auratus* L.) after use of rapid freeze-fixation and freeze-substitution. *Cell Tissue Research*, **223**: 349-367.

FRANCISCO AFONSO CHAVES HOMME DE SCIENCE, HOMME DE BIEN

par Jacqueline CARPINE-LANCRE ¹

avec un portrait

Avant-propos

Les publications que Luiz Saldanha a consacrées à D. Carlos de Bragança suffiraient à le prouver: c'est bien ce «Souverain océanographe» qui a déterminé le choix de sa carrière. A maintes reprises, pendant nos conversations, Luiz a évoqué l'importance qu'avaient eue pour lui les visites faites dès l'enfance à l'*Aquário Vasco da Gama* où sont conservés les appareils utilisés par D. Carlos et les spécimens récoltés pendant ses opérations en mer.

Au cours des recherches qu'il a entreprises pour mieux connaître D. Carlos et son œuvre scientifique, Luiz a découvert une autre personnalité exceptionnelle: Francisco Afonso Chaves. Dès lors, tant aux Açores et au Portugal qu'à Monaco, il réunit les éléments d'un dossier considérable sur ce savant officier. Il est vrai que de multiples points communs existaient entre F. A. Chaves et Luiz: intelligence lumineuse; puissance de travail impressionnante; curiosité d'esprit qui ne se limitait pas aux sciences mais englobait aussi l'histoire et les arts; fierté d'appartenir à la communauté portugaise, associée à la plus large ouverture vers le monde; responsabilités assumées avec distinction sur le plan national et international.

Pour m'aider dans ma recherche de la correspondance envoyée et reçue par le Prince Albert I^{er} de Monaco, Luiz m'avait mise en relation avec les descendants de F. A. Chaves. Il m'a ainsi été possible, en 1994, de passer à Ponta Delgada deux semaines durant lesquelles le Docteur et Madame J. Estrela Rego et tous leurs parents m'ont réservé un accueil inoubliable, empreint de la plus grande courtoisie. A l'issue de ce séjour, j'ai rédigé une courte synthèse des impressions suscitées par l'examen de leurs

¹ La Verveine, 7, square Kraemer, F 06240 Beausoleil, France. E-mail: jacala@libertysurf.fr

archives familiales. Luiz avait tenu à m'exprimer combien il avait apprécié ces quelques pages, reproduites ici. Elles ne constituent en aucune façon la biographie d'une personnalité si riche; elles n'ont d'autre ambition que de donner un reflet d'une vie et d'un caractère attachants, tels qu'ils apparaissent dans un remarquable fonds d'archives.

Un destin injuste n'aura pas permis à Luiz de mener à bien l'étude qu'il souhaitait consacrer à F. A. Chaves. Nous devons à sa mémoire d'aider J. L. et I. Cogumbreiro qui ont mis en chantier, avec compétence et enthousiasme, un travail archivistique et historique destiné à mettre en valeur la figure de leur illustre aïeul.

Le souvenir de la personnalité et de l'œuvre de Francisco Afonso Chaves se perpétue aux Açores grâce aux organismes qui se sont placés sous son patronage. Mais sa contribution aux progrès des connaissances se maintient aussi à l'étranger. Ainsi, quiconque s'intéresse au Prince Albert F^r de Monaco et au Musée océanographique découvre vite le rôle qu'il a joué pour l'un comme pour l'autre.

Le Prince Albert a rencontré Chaves au cours d'une de ses premières campagnes océanographiques aux Açores. Il a aussitôt apprécié la compétence scientifique de ce jeune officier, sa vive intelligence, sa passion pour la recherche et sa parfaite éducation. Cette estime ne devait pas cesser de croître au fil des années. Le Prince en a donné deux témoignages éclatants. Tout d'abord, lorsqu'il a fondé l'Institut océanographique, il a choisi Chaves pour être l'un des trente membres, français et étrangers, du Comité de perfectionnement chargé de définir les orientations scientifiques de la Fondation. Par ailleurs, il l'a nommé successivement officier, commandeur et grand-officier de l'ordre de Saint-Charles. Dans les lettres qu'ils ont échangées durant plus de trente ans, le Prince s'exprime avec une cordialité et une confiance que l'on retrouve rarement avec ses autres correspondants.

Pour le Docteur Jules Richard, principal collaborateur du Prince et premier directeur du Musée océanographique, Chaves a été beaucoup plus qu'un collègue savant et sympathique; il a été un conseiller écouté, un ami très fidèle et d'une loyauté absolue. A sa mort, Richard lui a consacré une longue notice dans laquelle il retrace sa remarquable carrière scientifique et rend hommage à ses qualités humaines.

Quant aux collections du Musée océanographique, deux pièces d'un intérêt tout particulier ont été offertes par F. A. Chaves. La plus spectaculaire est le squelette de cachalot, capturé en 1906. D'un point de vue scientifique, l'une des plus importantes est l'anguille trouvée dans l'estomac d'un cachalot et dont la découverte apportait des données irréfutables sur la migration de ces poissons.

De longue date, le Professeur Luiz Saldanha s'est intéressé à F. A. Chaves. Il est venu à plusieurs reprises consulter les archives conservées à Monaco, tant au Palais Princier qu'au Musée océanographique. Une première synthèse de ces documents a été présentée au cours du Colloque organisé aux Açores, en 1988, pour commémorer le centenaire de la dernière campagne effectuée par le Prince Albert aux Açores à bord

de la petite goélette *Hirondelle*.

Les recherches bibliographiques et archivistiques ont été ensuite étendues à d'autres fonds d'archives, au Portugal et en France. Elles étaient destinées à éclairer les documents réunis dans l'ouvrage *Dom Carlos I Roi de Portugal, Albert I^{er} Prince de Monaco, souverains océanographes* publié par la Fondation Calouste Gulbenkian.

Mais la part prise par F. A. Chaves pour organiser et assurer le fonctionnement du Service météorologique des Açores n'a pu être qu'esquissée dans cet ouvrage. La question mérite une monographie détaillée. Dès ses premiers séjours aux Açores, le Prince Albert avait saisi, avec une rare clairvoyance, l'urgence d'établir dans l'archipel des observatoires météorologiques. Dans le réseau qui se développait depuis le milieu du XIX^e siècle, l'océan Atlantique constituait un vide qu'il importait de combler en installant des postes d'observations dans des îles parmi lesquelles les Açores occupaient une situation privilégiée. Pour mettre en place ce Service météorologique, les deux Souverains océanographes et F. A. Chaves ont dû résoudre des problèmes scientifiques, techniques, financiers et diplomatiques d'une extrême complexité.

La correspondance reçue par F. A. Chaves, souvent complétée par les minutes de ses réponses, est en partie conservée à Ponta Delgada par ses descendants. Un premier examen en a révélé l'importance quantitative (plus de deux cents correspondants) aussi bien que qualitative. Chaves a été en relations épistolaires avec des savants du monde entier, non seulement dans la plupart des pays européens, mais encore aux États-Unis, au Canada, en Afrique Sud et en Indonésie. Parmi eux figurent deux prix Nobel: Charles Richet (physiologie) et Fridtjof Nansen, prix Nobel de la paix, ainsi que de nombreux membres des Académies des sciences de Paris, de Lisbonne, de Belgique, de Madrid, des États-Unis, de la *Royal Society* de Londres et de la *Royal Society* d'Édimbourg.

Les domaines dans lesquels ces scientifiques étaient des spécialistes reconnus illustrent de façon passionnante la manière dont les thèmes de recherche de F. A. Chaves se sont développés et multipliés. Il commence par s'intéresser aux sciences naturelles (zoologie, botanique, géologie); puis il aborde la météorologie, le magnétisme terrestre, la volcanologie, l'océanographie. Pour toutes ces disciplines, il ne se contente pas d'une approche superficielle. Il établit une bibliographie détaillée, se tient au courant des progrès et des nouvelles publications. Il sollicite les avis et les conseils des meilleurs spécialistes. Avec autant de modestie que de souci d'efficacité, il tient à accomplir un voyage d'études à travers l'Europe et à faire un stage de plusieurs mois dans les observatoires météorologiques et magnétiques français afin de maîtriser les techniques les plus modernes et d'approfondir ses connaissances théoriques.

L'attachement très profond qu'il a toujours manifesté pour les Açores se traduit de multiples façons. Il met à profit un séjour en France pour travailler à l'Institut Pasteur et réunir les informations qui lui permettent d'installer le premier laboratoire bactériologique des Açores. La démarche était d'une importance capitale à une époque

où des épidémies obligeaient encore à interrompre, parfois durant plusieurs semaines, les relations entre l'archipel et le reste du monde. Il s'est aussi préoccupé de la lutte contre les rats qui contribuaient à propager certaines de ces épidémies. Lorsque le mildiou et le phylloxéra ont provoqué des ravages dans les vignobles des îles, il a demandé le concours d'experts pour y remédier. Il s'est efforcé de favoriser l'exploitation des ressources hydrothermales des îles.

L'accueil qu'il a réservé aux missions et aux voyageurs scientifiques, qui ont fait escale aux Açores ou sont venus y travailler, lui a valu la reconnaissance durable de ceux qui en ont bénéficié. Le Prince Albert I^{er} de Monaco et ses collaborateurs sont les plus illustres et ceux dont le souvenir s'est conservé jusqu'à nos jours en raison de leurs nombreux passages: treize campagnes du Prince se sont déroulées dans les parages de l'archipel. Mais la correspondance conservée dans les archives de sa famille témoigne de la gratitude que Chaves s'est acquise par l'hospitalité offerte aux membres des campagnes du *National*, du *Gauss*, du *Deutschland*, de la *Sylvana*, du *Pourquoi-Pas?*, de la *Dana*, aussi bien qu'au Professeur Théodore Barrois ou au Professeur Charles Richet.

La curiosité intellectuelle de F. A. Chaves ne s'est pas limitée aux nombreuses disciplines scientifiques déjà mentionnées. L'histoire et les créations artistiques des Açores l'intéressaient. Il se tenait au courant des nouveautés littéraires, comme en témoignent de discrètes allusions dans sa correspondance. Les progrès technologiques retenaient son attention, qu'il s'agisse de la photographie, des automobiles ou de la «télégraphie sans fil».

Dans la période si troublée sur le plan politique que le Portugal a connue, durant les dernières années de la Royauté et après la proclamation de la République, F. A. Chaves a prouvé qu'un véritable patriotisme n'exigeait ni reniement ni compromissions.

Homme de science, homme de bien, F. A. Chaves a aussi été homme de cœur. C'est avec discrétion mais efficacité qu'il est intervenu pour venir en aide à des personnes en difficulté, qu'il s'agisse de cas isolés ou de catastrophes comme l'inondation survenue à Povoação en 1896.

Les lettres envoyées et reçues par F. A. Chaves déjà localisées se caractérisent par une richesse et une diversité insoupçonnées. Elles contiennent une multitude d'informations non seulement sur sa personnalité, sur sa contribution au progrès scientifique, sur la vie aux Açores, mais aussi sur l'activité de ses nombreux et illustres correspondants. Par conséquent, il serait du plus haut intérêt de retrouver le reste de cette correspondance, dont une partie se trouve sans doute encore dans l'archipel et dont d'autres éléments sont conservés dans des archives publiques et privées, en Europe

et en Amérique du Nord. Ce travail de prospection doit aboutir à la publication de l'essentiel de ces documents. Ainsi seraient mis en valeur une figure attachante et l'archipel auquel il s'est dévoué corps et âme. Les historiens des sciences et les historiens des idées y trouveraient de précieux témoignages sur l'état des connaissances à son époque et leur évolution à laquelle F. A. Chaves a participé activement.



*Dr. Francisco Afonso Chaves
S. Miguel, Açores.*

Francisco Afonso Chaves, en juin 1922.
(photographie de Knud Stephensen, aimablement communiquée par Torben Wolff)

**OTOLITH MORPHOLOGY OF *NEZUMIA SCLERORHYNCHUS*
AND *NEZUMIA AEQUALIS* (MACROURIDAE):
A USEFUL TOOL TO SPECIES IDENTIFICATION
AND ECOLOGICAL STUDIES**

By AFONSO MARQUES ¹ & ARMANDO J. ALMEIDA ¹

With 2 figures, 2 tables and 1 plate

ABSTRACT. Otoliths of *Nezumia sclerorhynchus* and *N. aequalis* are described and compared. When studying the marine trophic relationships, its general shape and morphometry allows one to separated these two sympatric species.

KEY WORDS: Otoliths, Macrouridae, *Nezumia sclerorhynchus*, *Nezumia aequalis*.

RESUMO. São descritos e comparados os otólitos *sagitta* de *Nezumia sclerorhynchus* e de *N. aequalis*. No estudo das relações tróficas marinhas a sua forma e morfometria permitem distinguir qual destas duas espécies simpátricas foi predada.

PALAVRAS-CHAVE: Otólitos, Macrouridae, *Nezumia sclerorhynchus*, *Nezumia aequalis*.

¹ IMAR, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, Departamento de Biologia Animal, Laboratório Marítimo da Guia, Estrada do Guincho, Forte N. Sr.^a da Guia, 2750-642 Cascais, Portugal.

INTRODUCTION

Teleost saccular otoliths have the potential for being among the most important available tools to researchers in ichthyology, fisheries biology, palaeontology, archaeology, and related disciplines.

From the ichthyologist point of view, the descriptive study of otoliths is important to estimate age and growth pattern of teleosts. The otoliths are the only structures that consistently record daily events in the early life stages and annual events throughout life (JONES, 1992). They can also be useful regarding the trophic relationships among aquatic communities, as the presence of these structures in the digestive tract is an important clue to prey identification. They can be also of great help to establish relationships within gadiforms (NOLF & STEURBAUT, 1989) to which the species studied herein belongs.

Nezumia sclerorhynchus (Valenciennes, 1838) and *Nezumia aequalis* (Günther, 1878) are sympatric species on the Portuguese slope and quite abundant (SALDANHA *et al.*, 1995) below 500 m (MARQUES & ALMEIDA, 1998). To determine which species is present in a predator stomach content, the general shape of the otolith can be used to identify these two species.

Otoliths of *Nezumia aequalis*, collected off Iceland, were described by SCHMIDT (1968).

In this work we describe *Nezumia sclerorhynchus* otoliths and compare its shape with that of *Nezumia aequalis*.

MATERIAL AND METHODS

Specimens were collected in December 1995 off the Portuguese west coast during the IPIMAR Cruise "Recursos de Profundidade", at a depth of 870 m off Arrifana (37° 15' N; 09° 15' W). The material studied consisted of one hundred *Nezumia sclerorhynchus* and fifteen *N. aequalis* captured on the same haul.

Otoliths were extracted from all the *Nezumia aequalis* (ranging from 33.6 mm to 54.2 mm head length) and from the sixteen larger *Nezumia sclerorhynchus* (ranging from 31.4 mm to 47.8 mm head length). They were cleaned from *sacculus* remains and observed under a stereomicroscope and a JEOL Scanning Electron Microscope LV-5200 (SEM).

The following measurements in millimetres, were taken using a calibrated stereomicroscope eyepiece: HL = head length of the fish; OL = otolith length; OW = otolith width and OT = otolith thickness (SCHMIDT, 1968).

Ratios of selected measurements were calculated as follows: head length / otolith length; otolith length / otolith width and otolith length / otolith thickness, and their differences between *Nezumia sclerorhynchus* and *N. aequalis* were tested using *t*-test.

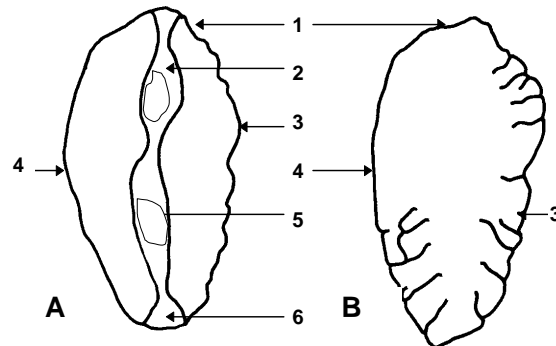


Fig. 1 - Saccular otoliths of *Nezumia sclerorhynchus* (A - inner face view of left sagitta; B - outer face view of right sagitta): 1 - rostrum; 2 - ostium; 3 - ventral margin; 4 - dorsal margin; 5 - sulcus; 6 - cauda.

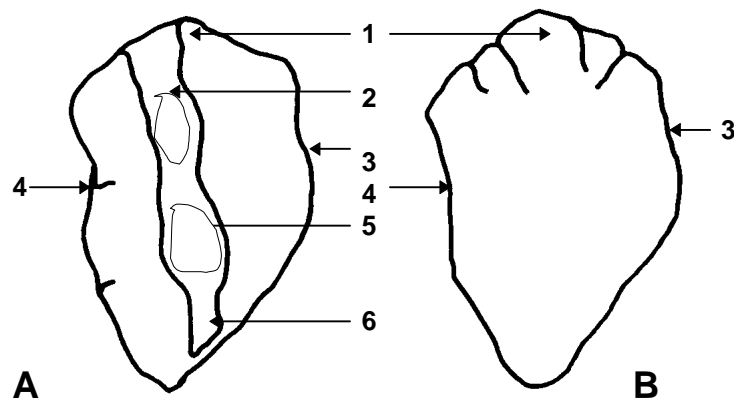


Fig. 2 - Saccular otoliths of *Nezumia aequalis* (A - inner face view of left sagitta; B - outer face view of right sagitta): 1 - rostrum; 2 - ostium; 3 - ventral margin; 4 - dorsal margin; 5 - sulcus; 6 - cauda.

RESULTS

Description of *Nezumia sclerorhynchus* saccular otolith:

This species has large otoliths (Fig. 1) as indicated by the mean HL/OL ratio 4.67. The outline is oval. Rostrum and antirostrum short and round. No excisura (deep sinus in the marginal outline where the sulcus ends anteriorly). The outer face is irregular and convex and the inner face is slightly convex. The dorsal margin is crenulated and less curved than the ventral margin. The highest point of the dorsal margin is the

anterodorsal dome. Outer face smooth. Ostium and cauda open. Sulcus extending full length of the otolith. Crista superior elevated and crista inferior slope shaped. Caudal colliculum plane (Plate I - A).

Otolith measurements (Table 1) are: Length (OL): 6.7 to 8.9 mm; Weight: 74.4 to 131.8 mg; Mean of HL/OL = 4.7 (ranging from 4.4 to 5.8); Mean of OL/OW = 1.8 (ranging from 1.6 to 2.0); Mean of OL/OT = 4.8 (ranging from 4.3 to 5.5).

Description of *Nezumia aequalis* saccular otolith:

This species has larger otoliths (Fig. 2) with a mean HL/OL ratio of 5.0. The outline is trapezoidal, the cranial end broad, with a short slightly rounded tip. Caudal end is thinner and ends up rounded. Antirostrum short and round having a slight excisura. The outer face is convex and the inner face flat. The highest point of the dorsal margin is the anterodorsal dome. Ostium open and cauda closed. Sulcus flat, extending full length. The ventral margin is almost even, but the caudal part can bear 1 to 3 little teeth. The dorsal margin is toothed strongly and more irregular (Plate I - B).

TABLE 1 - Meristic data, in millimetres, from *Nezumia sclerorhynchus* otoliths: HL - Fish head length; OL - Otolith length; OW - Otolith width; OT - Otolith thickness.

<i>Nezumia sclerorhynchus</i>				
N.º	HL (mm)	OL (mm)	OW (mm)	OT (mm)
1	31.9	7.1	3.7	1.6
2	34.9	7.4	4.5	1.6
3	35.8	7.9	4.2	1.6
4	36.3	8.2	4.2	1.6
5	36.3	7.7	4.0	1.6
6	41.0	8.9	4.8	1.6
7	42.1	8.7	4.5	1.8
8	47.8	8.2	4.7	1.6
9	36.2	7.4	4.0	1.6
10	40.1	8.4	4.5	1.8
11	36.9	7.6	4.2	1.6
12	34.7	7.4	4.0	1.4
13	31.4	6.7	3.9	1.5
14	32.0	6.9	3.7	1.6
15	38.7	8.4	4.7	1.8
16	39.7	8.4	4.7	1.6

TABLE 2 - Meristic data, in millimetres, from *Nezumia aequalis* otoliths: HL - Fish head length; OL - Otolith length; OW - Otolith width; OT - Otolith thickness.

<i>Nezumia aequalis</i>				
N.º	HL (mm)	OL (mm)	OW (mm)	OT (mm)
1	48.6	9.7	6.1	1.9
2	43.6	8.4	5.5	1.8
3	45.4	9.2	5.8	2.1
4	54.2	10.5	6.0	2.3
5	45.8	9.7	6.4	2.1
6	48.8	9.0	5.0	1.9
7	37.7	7.9	5.2	1.8
8	36.4	8.4	5.0	1.8
9	38.8	7.4	4.5	1.5
10	43.0	8.9	5.6	1.9
11	43.8	8.1	5.2	1.8
12	33.6	7.3	4.2	1.5
13	34.2	7.1	5.2	1.5
14	44.2	7.9	5.0	1.8
15	40.9	8.1	5.0	1.8

Otolith measurements (Table 2) are: Length (OL): 7.1 to 10.5 mm; Weight: 95.6 to 309.5 mg; Mean of HL/OL = 5.0 (ranging from 4.3 to 5.6); Mean of OL/OW = 1.6 (ranging from 1.5 to 1.8); Mean of OL/OT = 4.7 (ranging from 4.4 to 5.1).

CONCLUSION

Morphologically, sagitta of both species can be easily distinguished by their general shape, as those of *Nezumia sclerorhynchus* are much more oblong, have no excisura and the ventral margin is serrated. However, the latter feature is age-related, observed in juveniles of many macrourids (D. NOLF, pers. comm.).

The identification of these two species using the morphological shape of their otoliths is validated by the significant differences (*t*-test, $P = 0.05$) found for the OL/OW and HL/OL relationships.

This method allows one to identify the otoliths eventually present in a predator stomach content, and to conclude which *Nezumia* species was preyed and even estimate its size.

Plate I - Scanning Electron Micrography of the left otoliths of *Nezumia sclerorhynchus* (A) and *Nezumia aequalis* (B) (x 1.500) (e = excisura). Scale bar = 1 mm.



ACKNOWLEDGEMENTS

Authors are indebted to the late Professor Luiz Saldanha, Coordinator of the Mast Project MAS2 CT 920033, for his friendship and scientific guidance. Thanks are also due to former President of IPIMAR, Carlos Sousa Reis, the crew of the R/V “Noruega” and the Chief Scientist Maria José Figueiredo. The SEM was operated by Mónica Martins of the Centro de Biologia Ambiental (CBA), Faculty of Sciences of Lisbon. The authors thank Dr. D. Nolf for the valuable review of this paper and Mr. J. G. Quinn for revising the text. This work had the support of the EU MAS 2 CT 920033 Contract “Community structure and processes in the deep-sea benthos”.

REFERENCES

JONES, C. M.:

1992. Development and application of the otolith increment technique. In: *Canadian Special Publication Fisheries and Aquatic Sciences* (eds.: D. K. Stevenson & S. E. Campana), pp. 1-11. Otolith microstructure examination and analysis, **117**: 1-11.

MARQUES, A. & A. J. ALMEIDA:

1998. Notes on the biology of *Nezumia sclerorhynchus* (Valenciennes, 1838) and *Nezumia aequalis* (Günther, 1878) (Pisces: Macrouridae) from the Algarve slope, northeast Atlantic. *Cybium*, **22** (2): 21-29.

NOLF, D. & E. STEURBAUT:

- (?) Evidence from otoliths for establishing relationships within gadiforms. In: *Papers on the systematics of gadiform fishes* (ed.: D. Cohen), No 32. Science Series, Natural History Museum of Los Angeles County.

SALDANHA, L., A. J. ALMEIDA, F. ANDRADE & J. GUERREIRO:

1995. Observations on the diet of some slope dwelling fishes of southern Portugal. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*, **80** (2): 217-234.

SCHMIDT, W.:

1968. Vergleichend morphologische Studie über die Otolithen mariner Knochenfische. *Archiv für Fishereiwissenschaft*, **19** (1): 1-96.

AQUACULTURE AND AQUATIC RESOURCES

By MARIA TERESA DINIS ¹

With 1 figure and 1 table

ABSTRACT. Declining of marine fish populations worldwide have rekindled the interest in marine fish enhancement. Recent technological advances in marine fish culture, provide a basis for stocking hatchery-reared fry, in order to control the declining populations and the fishery yields. The role of aquaculture production for food, fish enhancement as well as production of endangered or threatened species depends on progress in larviculture. The increase understanding of the biological, ecological and technological components of aquaculture systems will enhance aquaculture as a long-term strategy of management and conservation of natural resources.

RESUMO. O declínio das populações de peixes marinhos a nível mundial fez aumentar o interesse na sua produção. Avanços tecnológicos recentes na aquacultura marinha lançaram as bases para a criação intensiva de alevins, por forma a controlar o declínio das populações e os rendimentos da pesca. A importância da produção em cativeiro para fins alimentares, ou melhoramento ou produção de espécies em perigo ou ameaçadas, depende da evolução da larvicultura. O aumento dos conhecimentos das componentes biológica, ecológica e tecnológica dos sistemas de aquacultura farão com que esta se torne numa estratégia de longo prazo na gestão e conservação dos recursos naturais.

¹ Universidade do Algarve, Centro de Ciências do Mar, UCTRA - Unidade de Ciências e Tecnologias dos Recursos Aquáticos, Campus de Gambelas, 8000-810 Faro, Portugal.

INTRODUCTION

Ocean and freshwater resources appeared to be virtually unlimited after World War II. The increase in exploitation and the application of new technologies allowed for an increase in total fish production from 21,9 million tons in 1948-52 to a peak of 100,3 million tons, including both fishery and aquaculture.

This peak in production was attained in 1988/89, but following that year the world production of animal aquatic living resources (fish, mollusks, crustaceans, etc.) has remained stable at a level of about 100 million metric tones per year. Thirty percent of this value is converted into fishmeal and used as stock feed.

These figures corroborate the work of RYTHER (1969) who, on the basis of the productivity of marine ecosystems, estimated that the potential quantity of fishery products from all the oceans was 200-250 million tons. Today it is obvious that the capture of all existing stocks would irreversibly alter the structure of food web, and RYTHER (*op. cit.*) has therefore proposed an estimated potential production of 100 million tons (Mt) per annum. This figure currently appears to be generally accepted (HJUL, 1973; BAILEY, 1988). And it is reinforced by the consensus that virtually all the established major world fisheries and the most recently discovered and exploited resources (Bering Sea, Falkland Islands, New Zealand and the Antarctic) are already fished at, if not beyond, their sustainable yield (NRC, 1992). Recent studies using two sets of data, the official landings statistics of Food and Agricultural Organization (FAO) and the trophic levels for 220 different species covering those statistics categories, reflect a gradual transition in landings from long-lived, high trophic level, piscivorous bottom fish toward short-lived, low trophic level invertebrates and planktivorous pelagic fish (PAULY *et al.*, 1998). The results of this study indicate that present exploitation patterns are unsustainable.

The human population is expected to reach 6 billion by the year 2000. If the increase in consumption continues at the current rate (annual per capita utilization has doubled since 1950) (NCR, 1992), an annual production of 138 Mt of fish will be needed.

The depletion of marine aquatic resources, caused by 1) over fishing; 2) environmental pollution, particularly for early life stages that are vulnerable to habitat degradation and water quality changes; and 3) the growing demand for fish and other aquatic organisms, has stimulated the development of freshwater and saltwater aquaculture all over the world, not only for food but also to enhance and replenish fisheries.

Production methods in aquaculture are as variable as the number of species cultured and range from those dependent on single operators and single pond production units, to those involving of multinational corporations and intensive rearing systems.

A wide range of production systems are also encountered worldwide due to

differences in economic and social systems, which may be more or less dependent on aquatic ecosystems and agricultural systems.

Today aquaculture represents the fastest growing component of the world food supply, and in all its variants forms accounts for around 30% of the total seafood wealth.

An Overview of Aquaculture Production

Aquaculture is an ancestral activity first practiced in the Indo-Pacific region where, according to written accounts, the first work in artificial reproduction in fish took place about 2500 BC.

Aquaculture can take various forms:

1) Extensive culture, where the growth of species corresponds to the natural productivity of the ecosystem, or where the productivity can be slightly increased by the addition of products which act as fertilizers in the aquatic medium. The level of production in extensive culture systems is always low, never reaching more than a few tons of kg/ha/year,

2) Intensive aquaculture, where production can reach a number of tons per ha/year, necessitating a high level of technology and investment. Intensive aquaculture tends to be developed where competition for the utilization of water and of land is imperative.

Basically, the first type is more appropriate as a model for a subsistence economy and the second for an industrial situation.

Aquaculture grown in recent years, reaching a total of around 21 million tons in 1995 (Table 1). - This represents 21% of total production of aquatic resources (FAO, 1997).

Asia is the principal producer, where aquaculture in the region accounts for 88% of global production by weight (BEVERIDGE *et al.*, 1997). In the context of world aquaculture output, freshwater culture represents 63% of total production (Fig. 1), where fishes represent 99,1% of the cultivated species. The opposite situation is observed with marine cultures, where mollusks represent the greater part of production (FAO, 1997).

At the present time, 102 fish species, 32 crustacean, 44 mollusk and 5 species of algae are cultivated worldwide.

The role of Aquaculture

Aquaculture can contribute to (HOLT, 1993):

- 1) Stock enhancement to augment or mitigate natural stocks
- 2) Aquaculture of food and ornamental fish to reduce exploitation of natural populations

- 3) Lab culture of threatened or endangered species as live gene banks and
- 4) Culture of test organisms for monitoring habitat quality

TABLE 1 - Total Aquaculture production by inland and marine waters (Mt).

		1986	1995
Fish, Crustacean, Mollusks (1)	TOTAL	8 827 247	20 938 326
	Inland Waters	5 819 613	13 773 943
	Marine Waters	3 007 634	7 164 383
Total Aquaculture (2)	TOTAL	12 245 800	27 768 284
	Inland Waters	5 820 894	13 774 481
	Marine Waters	6 424 906	13 993 803

Source: FAO, 1997

- (1) Includes all fishes, crustaceans, mollusks, frogs and other amphibians, turtles, sea-squirts and other tunicates, crabs, sea urchins, echinoderms and a miscellany of invertebrates.
- (2) Includes species generally not for human consumption (crocodiles, alligators, pearls, shell, corals, sponges).

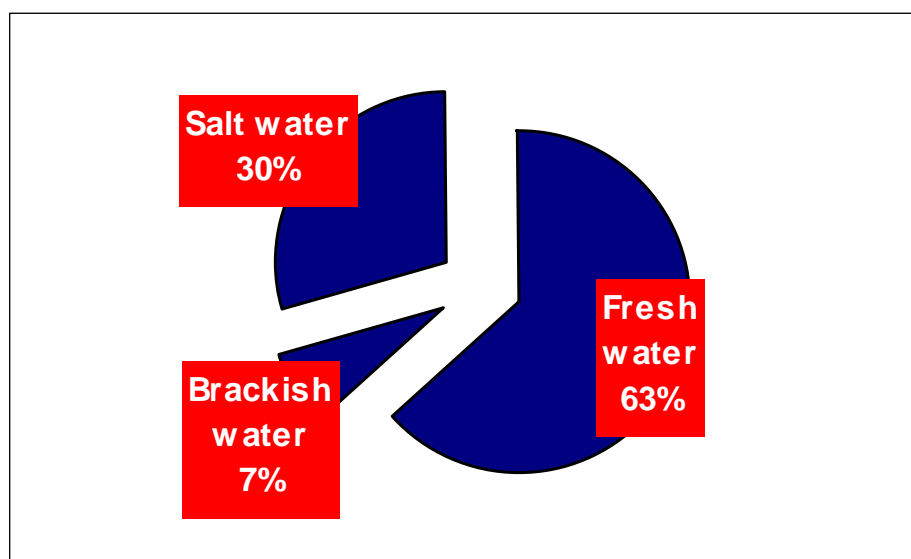


Fig. 1 - Marine, brackish and freshwater aquaculture (FAO, 1997).

Marine stock enhancement is not a new concept. Cod (*Gadus morhua*) larvae have been released into the Atlantic Ocean for nearly a hundred years beginning in the late nineteenth century. The principal technique used was hatchery based, as evident in the history of the Norwegian cod hatchery by Captain Dannevig. However, stock enhancement fell out of favor among fishery biologists after a half a century of hatchery releases produced no evidence of an increase yield (BLANKENSHIP & LEBER, 1995).

In the USA, the last of the early marine hatcheries closed in 1948, following 50 years of stocking marine fishes. Only Norway continued to propagate cod, even intensifying operations after 1950. The British lost interest before the Americans. When it was calculated that 20 million juvenile plaice would have to be stocked each year to increase the annual catch by just 5%, the British hatchery projects turned towards aquaculture for food instead of restocking programs (RICHARDS & EDWARDS, 1986).

However, in recent years, releases of salmon, striped bass, sturgeon and red drum fry are currently undertaken in the United States, for stock enhancement purposes (NCR, 1992).

Commercial aquaculture production systems may be divided into four categories: 1) flow-through systems; 2) enclosed natural water bodies (enclosures); 3) stagnant water ponds; and 4) recirculating systems. Each can be implemented at different levels of intensification, which interact with the neighboring aquatic environments in different ways (MIREs, 1995). Simultaneous with the development of aquaculture, the protection of aquatic environments has become a major concern, as the intensification of the production systems leads to an increase in suspended organic solids or dissolved matter such as carbon, nitrogen and phosphorous from the fish farm effluents, causing eutrophication.

However, a number of systems to minimize the negative impact of fish farm effluents have been developed. In land-based systems the effluents may be diverted to secondary retention ponds or to cultures of organisms capable of using the residual organic and dissolved components in the effluents. And thus, fish, macrophytes and bivalves can contribute to the purification of the outflow.

In flow-through systems and enclosures this is more difficult to control, however, improvements in the quality of feeds and husbandry management has had a positive effect on the impact of these aquaculture systems.

The mitigation of environmental problems associated with aquaculture may be possible through better knowledge of the biological and ecological factors involved in the culturing of various species, and through engineering and technological solutions that allow new approaches to culture operations.

Recent advances in culture techniques are resulting in profitable aquaculture ventures for more and more species, which can now be raised to marketable size for food consumption. These successes provide support for those who want to culture for stock enhancement. Releases for enhancement include not only populations that are

traditionally fished, but also the threatened, endangered or over-harvested ornamental species used for the growing aquarium trade. However a major limitation to the rapid development in this area is the high cost and unreliable production of fingerlings (HOLT, 1993).

Producing live foods (algae, rotifers and brine shrimp) required by marine fish larvae as well labor costs and intensive tank culture costs more than rearing trout or freshwater species. Cost reductions would follow from improvement in larval survival and reduction in the manpower required and in live food requirements.

CONCLUSIONS

Advances in aquaculture technology and in the understanding of the biology of relevant farmed species are essential in order to overcome the major constraints of this activity.

It is possible to reduce the environmental impacts of aquaculture, by establishing the biological, ecological and engineering knowledge base required for decision making.

Larviculture can have an important role in stock enhancement projects, for pilot releases of juveniles of endangered populations as well in for fisheries management.

In addition to providing a means of producing food for human consumption, aquaculture can make significant contributions to fisheries management by development of research in areas not yet well understood, such as the early life stages and adult biology.

Aquaculture, in its *senso lato* is nowadays an important tool to support regulation and conservation efforts of natural resources.

REFERENCES

BAILEY, R.:

1988. Third World fisheries: prospects and problems. *World Development*, **16**: 866-879.

BEVERIDGE, M. C. M., M. S. PHILLIPS & D. J. MACINTOSH:

1997. Aquaculture and the environment: the supply of and demand for environmental goods and services by Asian aquaculture and the implications for sustainability. *Aquaculture Research*, **28** (10): 797-807.

BLANKENSHIP, H. L. & K. M. LEBER:

1995. A responsible approach to marine stock enhancement. *American Fisheries Society Symposium*, **15**: 167-175.

FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION:

1997. The state of World Aquaculture and Fisheries 1996., Fao *Fisheries Department*, Rome, 125 pp.
- HOLT, G. H.:
1993. The potential role of larval fish culture in alleviating population and habitat losses. *American Fisheries Society Symposium*, **14**: 167-172.
- HUJL, P.:
1973. FAO conference on fishery management and development. *Fishing News International*, May: 20-35.
- MIRES, D.:
1995. Aquaculture and the aquatic environment: mutual impact and preventive management. *Israeli Journal of Aquaculture - Bamidgeh*, **47** (3-4): 163-172.
- NCR:
1992. *Marine Aquaculture: Opportunities to growth*. Report of the Committee on Assessment of Technology and Opportunities for Marine Aquaculture in the United States, Marine Board, Commission on Engineering and Technical Systems, 290 pp.
- PAULY, D., V. CHRISTENSEN, J. DALSGAARD, R. FROESE & F. TORRES Jr.:
1998. Fishing down marine food webs, *Science*, **279**: 860-863.
- RICHARDS, W. J. & R. E. EDWARDS:
1986. Stocking to restore or enhance marine fisheries. In: *Fish culture in fisheries management. American Fisheries Society, Fish Culture Section and Fisheries Management Section* (ed.: R. H. Stroud), pp. 75-80. Bethesda, Maryland.
- RYTHER, J. H.:
1969. Photosynthesis and fish production in the sea. *Science*, **166**: 72-76.

VERTICAL AND HORIZONTAL DISTRIBUTION OF SUBLITTORAL MACROBENTHIC COMMUNITIES IN THE ARRÁBIDA / ESPICHEL COAST (PORTUGAL)

By DIANA BOAVENTURA ¹ & PEDRO RÉ ¹

With 8 figures

ABSTRACT. The distributional gradient of macrobenthic communities was analysed in seven stations along the Arrábida/Espichel coast (Portugal). Winter and summer samples were taken in each station using scuba diving and non-destructive methods. Six different assemblages, dominated by the following macroalgae were found: *Gigartina acicularis* / *Caulacanthus ustulatus* / *Gelidium* spp., *Corallina elongata*, *Mesophyllum lichenoides*, *Asparagopsis armata*, *Saccorhiza polyschides* and *Cystoseira usneoides*. The vertical and horizontal distribution of these assemblages was assessed by zonation patterns and cartography of the area. *Gigartina acicularis* / *Caulacanthus ustulatus* / *Gelidium* spp., *Corallina elongata*, *Mesophyllum lichenoides* were sequentially distributed as depth increased along the entire coast. Assemblages dominated by *Asparagopsis armata*, *Saccorhiza polyschides* and *Cystoseira usneoides* were found at the deepest levels, depending on the location. *Cystoseira usneoides* dominates over *Asparagopsis armata* and *Saccorhiza polyschides* in most of the studied area. These results were compared with previous work suggesting a great reduction of *Saccorhiza polyschides*, possibly related to plant-animal interactions or long-term variations.

¹ Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, Departamento de Biologia Animal, Laboratório Marítimo da Guia / IMAR, Estrada do Guincho, Forte N. Sr.^a da Guia, 2750-642 Cascais, Portugal.
E-mail: pedro.re@mail.telepac.pt

RESUMO. O gradiente de distribuição das comunidades macro-bentônicas ao longo da costa da Arrábida/Espichel (Portugal), foi analisado em 7 estações. Em cada estação, foram feitas amostragens no Inverno e no Verão, com recurso ao mergulho com escafandro autónomo e a métodos não destrutivos. Foram encontradas seis associações diferentes, dominadas pelas seguintes macro-algas: *Gigartina acicularis* / *Caulacanthus ustulatus* / *Gelidium* spp., *Corallina elongata*, *Mesophyllum lichenoides*, *Asparagopsis armata*, *Saccorhiza polyschides* and *Cystoseira usneoides*. A distribuição vertical e horizontal destas associações foi avaliada através de padrões de zonação e de cartografia da área. A distribuição ao longo de toda costa de *Gigartina acicularis* / *Caulacanthus ustulatus* / *Gelidium* spp., *Corallina elongata*, *Mesophyllum lichenoides* foi sequencial à medida que a profundidade aumentou. Nos níveis mais profundos, os agrupamentos foram dominados por *Asparagopsis armata*, *Saccorhiza polyschides* and *Cystoseira usneoides*, dependendo da localização. Na maior parte da área estudada, *Cystoseira usneoides* dominou sobre *Asparagopsis armata* e *Saccorhiza polyschides*. Os resultados do presente trabalho foram comparados com outros anteriores e sugerem uma grande redução de *Saccorhiza polyschides*, possivelmente relacionada com interacções animal/planta ou variações a longo prazo.

INTRODUCTION

The interest of marine biologists for the rich fauna and flora of the Arrábida coast started many years ago with the first systematic explorations of this area conducted by King D. Carlos I on his yacht *Amélia*. Since then, scientists such as Augusto Nobre, A. Ricardo Jorge, A. Xavier da Cunha, R. Lami, F. Palminha, F. Ardré, J. Picard e J. M. Pérès, worked in this region contributing to a greater understanding of sublittoral marine communities (see SALDANHA, 1974 for references).

The study of the benthic associations of the superior levels of the littoral rocky bottoms by SALDANHA (1974) brought a considerable amount of qualitative and quantitative data on large portions of the coast both in extension and depth. More recently, other studies were focused on a specific area or taxonomic group: for example algological studies were carried out by MELO & SANTOS (1979, 1984), BRODIE & GUIRY (1988), DUARTE & FERREIRA (1993), SANTOS (1993a, 1993b, 1993c) and DUARTE (1994, 1995a, 1995b); the sponge fauna was studied by LOPES & BOURY-ESNAULT (1981) and LOPES (1989); and ichthyological studies were conducted out by ARRUDA (1979) and ALMADA *et al.* (1990a, 1990b, 1992, 1993), OLIVEIRA *et al.* (1992), GONÇALVES *et al.* (1993).

Following the guidelines of SALDANHA's (1974) work, BOAVENTURA (1993, 1996) and BOAVENTURA *et al.* (1994) studied the structure and function of the sublittoral communities of this area. In the present paper, the results of the vertical and horizontal gradient of distribution of the main macrobenthic communities are presented.

The Arrábida coast shows a great potential for the development of underwater activities. Most studies of Portuguese sublittoral communities involving scuba diving equipment have been carried out in this region. The Arrábida underwater Natural park was created recently (28 July 1998) and was named after Professor Luiz Saldanha (1937/1997).

The main objective of the present work was to describe the macrobenthic communities of Arrábida coast. Specific objectives included the analysis of the vertical and horizontal patterns of distribution, seasonal variations (summer/winter), a preliminary cartography of this marine area, and a comparison of the results with former studies carried out in the same study area by SALDANHA (1974).

MATERIAL AND METHODS

Study site

The present study was carried out between Portinho da Arrábida and Cabo Espichel, *i. e.* along approximately 20 km of coast located in central west region of Portugal.

The Arrábida coast extends WSW-ENE (38° 24' 55" and 38° 28' 36" N – 8° 58' and 9° 13' 10" W). The geomorphology of this coast is irregular and composed mainly of limestone. Sublittoral bottoms are rocky and sandy, with the latter prevailing. The depth and extent of the rocky substrate decrease from Cabo Espichel to Portinho da Arrábida. Exposure to wave action and currents is a very important factor in the distribution of the benthic populations, with its intensity diminishing along a gradient (W-E), being very exposed at Cape Espichel and sheltered at Portinho da Arrábida (SALDANHA, 1974).

The sampling sites were chosen according to previous studies carried out in Arrábida/Espichel coast (SALDANHA, 1974; BOAVENTURA, 1993; BOAVENTURA *et al.*, 1994) and after a preliminary survey. Seven stations were selected, according to contrasting differences in topography and zonation patterns (Fig. 1).

Sampling methods

Sampling was carried out during summer (July and August, 1994) and winter (January and February, 1995) periods. A total of two samples per location were taken.

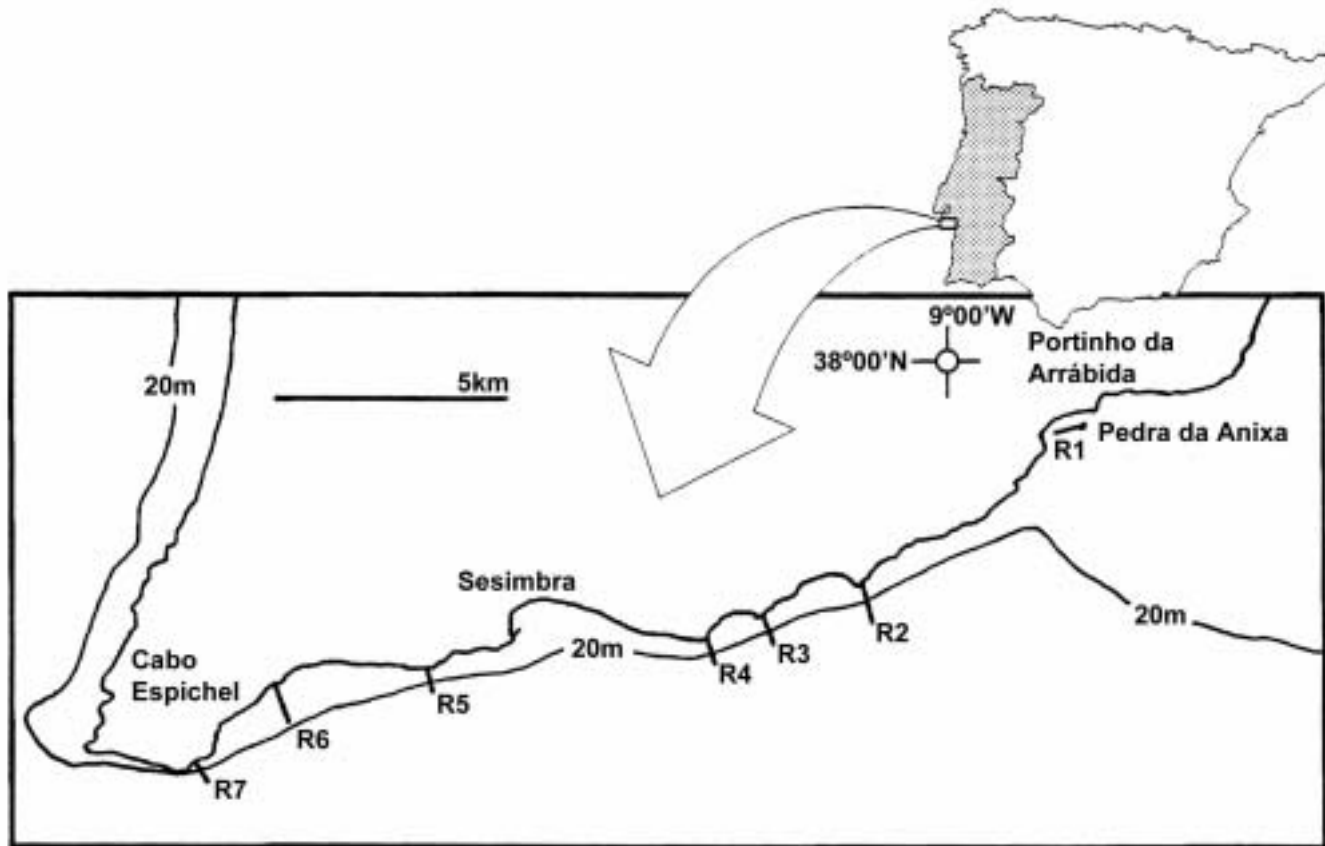


Fig. 1 - Stations sampled at Arrábida/Espichel Coast (R1 to R7).

The zonation patterns were assessed using a cable marked at metre intervals placed perpendicularly to the coast, following the bottom topography until the end of the rocky substrate. At each metre the depth was recorded and the slope estimated. The principal species and boundaries of the different assemblages were also registered along the transects. These methods were previously used by other authors (GILI & ROS, 1982, 1984; LOGAN *et al.*, 1984; RALLO *et al.*, 1988).

Quantitative sampling was carried out using non-destructive methods (HAWKINS & JONES, 1992), namely photographic methods and visual samples, in each of the previously identified dominant macrobenthic assemblages. The percent cover of algae and sessile animals was estimated using a quadrat of 50 x 50 cm subdivided in quadrats of 10 x 10 cm. An abundance scale similar to Braun-Blanquet was (BRAUN-BLANQUET & PAVILLARD, 1922 in BOUDOURESQUE, 1971). Mobile macroinvertebrates were counted. Several aspects of the benthic communities were photographed with an underwater camera *Nikonos III / Nikonos V*, equipped with an electronic flash.

Identification of organisms was done *in situ* when possible or at the laboratory after collection.

Data analyses

The cartography of the coast and zonation patterns were analysed and compared with previous studies (SALDANHA, 1974).

Quantitative data of macrobenthic species obtained with non-destructive methods were treated with multidimensional analysis. A cluster analysis (Q-type) was performed on the matrix of *taxa vs* stations (winter and summer situations). Bray and Curtis coefficient was used since it is not affected by joint absences and is sufficiently robust for marine data (FIELD *et al.*, 1982). The method used for classification was UPGMA ("Unweighted Pair Group Method using Arithmetic Averages).

RESULTS

Zonation patterns

Figures 3 to 5 represent zonation patterns in some of the studied locations: Pedra da Anixa (R1), Cabo Afonso (R3), and Boca dos Bobaleiros (R6). The graphics provide a general overview of the topographic profile and main assemblages found in these areas. The different zones were identified considering the dominant macroalgae. Only the most representative *taxa* were included (Fig. 2). It is important to mention that these figures correspond to a summer situation since seasonal variations occur especially at *Asparagopsis armata*, *Saccorhiza polyschides* and *Cystoseira usneoides* levels.

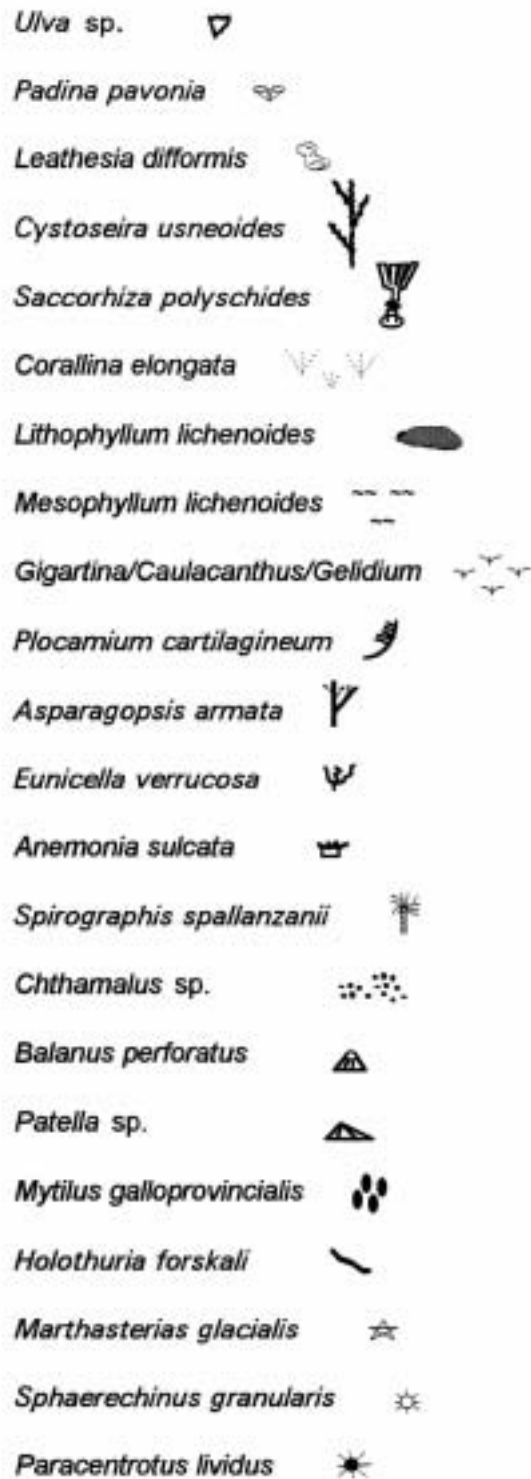


Fig. 2 - Symbols used in the zonation patterns. Only the most representative *taxa* were included.

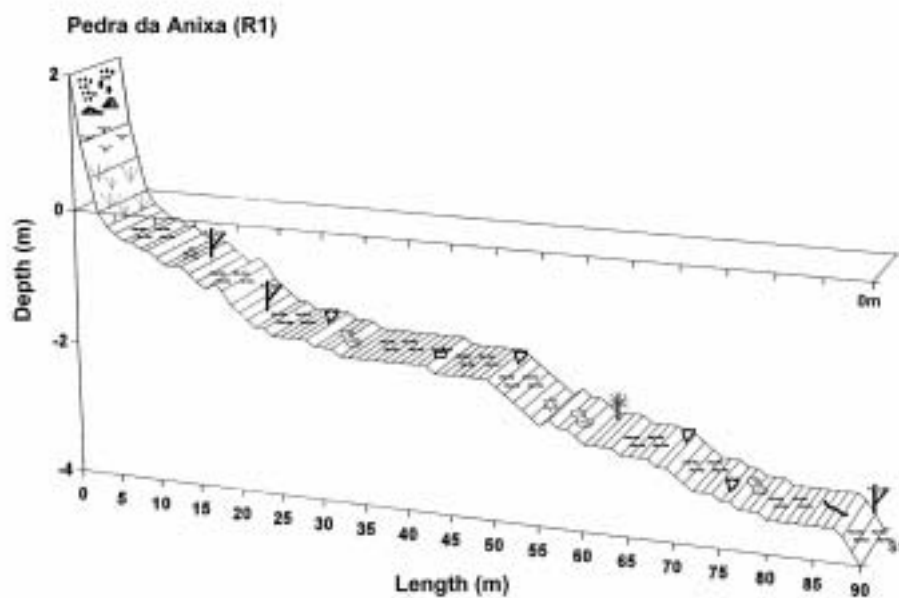


Fig. 3 - Zonation pattern at Pedra da Anixa (R1).

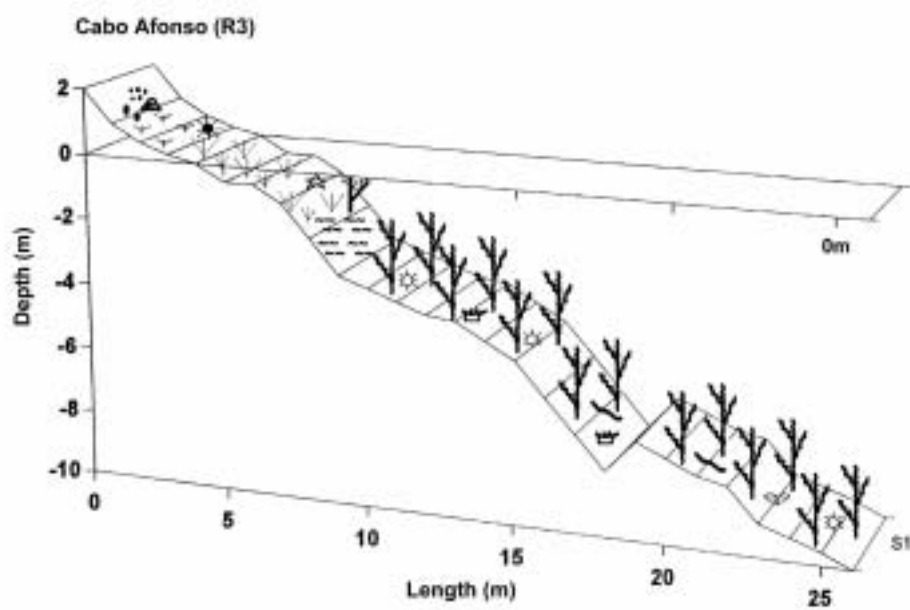


Fig. 4 - Zonation pattern at Cabo Afonso (R3).

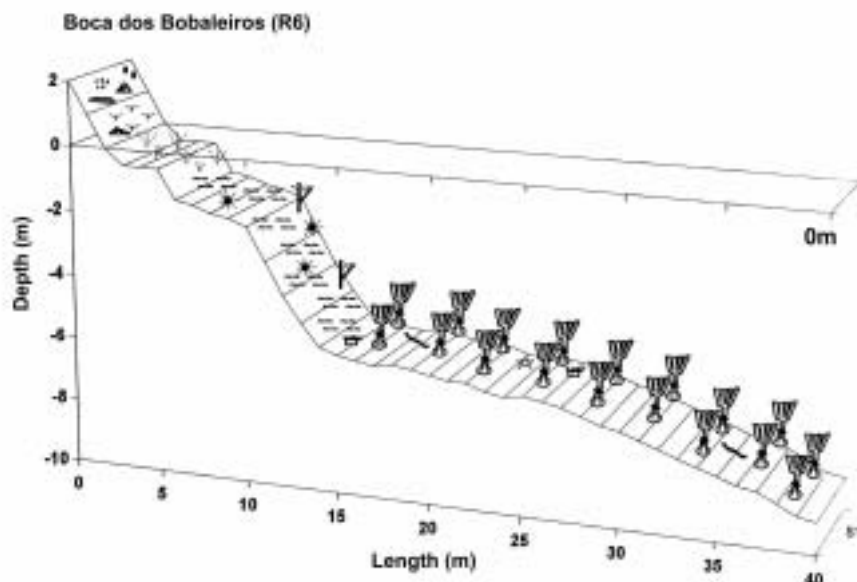


Fig. 5 - Zonation pattern at Boca dos Bobaleiros (R6).

Vertical distribution of macrobenthic assemblages

Six different macrobenthic assemblages were identified in the present work: *Gigartina acicularis* / *Caulacanthus ustulatus* / *Gelidium* spp., *Corallina elongata*, *Mesophyllum lichenoides*, *Asparagopsis armata*, *Saccorhiza polyschides* and *Cystoseira usneoides*.

Gigartina acicularis / *Caulacanthus ustulatus* / *Gelidium* spp.

This particular assemblage is located immediately after the eulittoral zone being still affected by periodical emersion. The extension of this zone is approximately 1 m. It essentially consists of mats of red algae species with small thalli such as *Gigartina acicularis*, *Caulacanthus ustulatus* and *Gelidium* spp. and is generally referred to as red algal turf (STEWART, 1982; KENDRICK, 1990; NORTON, 1985; HAWKINS *et al.*, 1992).

Corallina elongata

Corallina elongata can be found below the red turf assemblage. *Corallina elongata* forms a few centimetres high stratum; usually more developed in vertical surfaces. According to SALDANHA (1974), *Gigartina acicularis* facies replaces

Corallina elongata in the sheltered area of the coast. They can however coexist as described above when the hydrodynamic conditions are favourable (*e. g.* low). Presently, this latter situation is the prevailing one and *Corallina elongata* facies occurs below *Gigartina acicularis* / *Caulacanthus ustulatus* / *Gelidium* spp. in most parts of the studied area.

Mesophyllum lichenoides

Mesophyllum lichenoides was located immediately after *Corallina elongata*, usually on flat or gently sloped surfaces. *Mesophyllum lichenoides* is an alga forming small, thin leaf-like flattened lobes. Individual lobes measure 1 cm, but collectively can form large masses (HISCOCK, 1986). During the summer, this zone can be covered with a mosaic of other algal species, which form a kind of canopy (*e. g.* *Gelidium latifolium*, *Gelidium sesquipedale*, *Dictyota dichotoma*, *Cystoseira tamariscifolia*, *Ulva* sp., *Codium* sp.).

The vertical distribution mentioned so far was observed in the whole studied coast. The lower limit of *Mesophyllum lichenoides* zone is replaced by *Asparagopsis armata*, *Saccorhiza polyschides* or *Cystoseira usneoides* depending on location. In Pedra da Anixa (R1) this assemblage is followed by *Asparagopsis armata*, while in Frade (R5) and Boca dos Bobaleiros (R6) *Saccorhiza polyschides* extends from the lower limit of *Mesophyllum lichenoides* until the end of the rock substrate. At all other stations (R2, R3, R4 e R7), *Cystoseira usneoides* dominates in greater depths.

Asparagopsis armata

Asparagopsis armata was very dense in the deepest part of rock substrate at Pedra da Anixa, although it was also observed in the algal mosaic that covers *Mesophyllum lichenoides*. Several layers can be distinguished in this assemblage: i) a canopy layer composed of *Asparagopsis armata*; ii) an understorey layer with *Plocamium* sp., *Ceramium* sp., *Gelidium* sp., etc.; iii) and an encrustant layer with *Litophyllum incrustans* and small portions of *Mesophyllum lichenoides*. This alga occurs in late winter and spring in the studied region, since it has alternate phases (tetra sporophyte *Falkenbergia rufolanosa*).

Saccorhiza polyschides

Saccorhiza polyschides was located immediately bellow *Mesophyllum lichenoides* and extended until the end of the rocky platform. This alga has great proportions and can reach 2m height (RIEDL, 1986; SALDANHA, 1995). *Saccorhiza polyschides* is an annual alga (CABI OC'H *et al.*, 1992) and the sporophyte phase reaches

the maximum development during the summer (SALDANHA, 1974). The holdfast is a large warty bulb attached by rhizoids. The stipe is markedly flattened with narrow wavy lamina on each side, expanding into a broad leathery lamina divided into fingers (HISCOCK, 1979; RIEDL, 1986; CABIOC'H *et al.*, 1992; SALDANHA, 1995). As previously observed by SALDANHA (1974), this assemblage was stratified in different layers: i) a canopy layer formed by *Saccorhiza polyschides* itself; ii) a layer with shorter canopy algae composed, among other species, by *Asparagopsis armata*, *Gelidium sesquipedale*, *Codium* sp.; iii) an understory stratum with *Plocamium* sp., *Gelidium* sp., *Ceramium* sp.; iv) and an encrusting layer mainly composed of the calcareous alga *Lithophyllum incrustans* and *Mesophyllum lichenoides*, to which some other animal species are associated (diverse sponges, serpulid polychaets and bryozoans).

Cystoseira usneoides

Cystoseira usneoides is an alga of big dimensions reaching up to 3 or 4 metres. The assemblage of *Cystoseira usneoides* alternates with *Saccorhiza polyschides* depending on location but presents similar aspects: i) this zone is also located immediately after the *Mesophyllum lichenoides* assemblage and extends until the end of the hard substrate, ii) the stratification is identical to the one referred for *Saccorhiza polyschides*, iii) it becomes more developed during summer.

Plants from this genus are perennial but they loose a great part of their ramifications during the rest period (RIEDL, 1986). In fact, during the winter only the basal parts of this alga were observed in the studied area.

The three main types of vertical gradients are shown in Fig. 6.

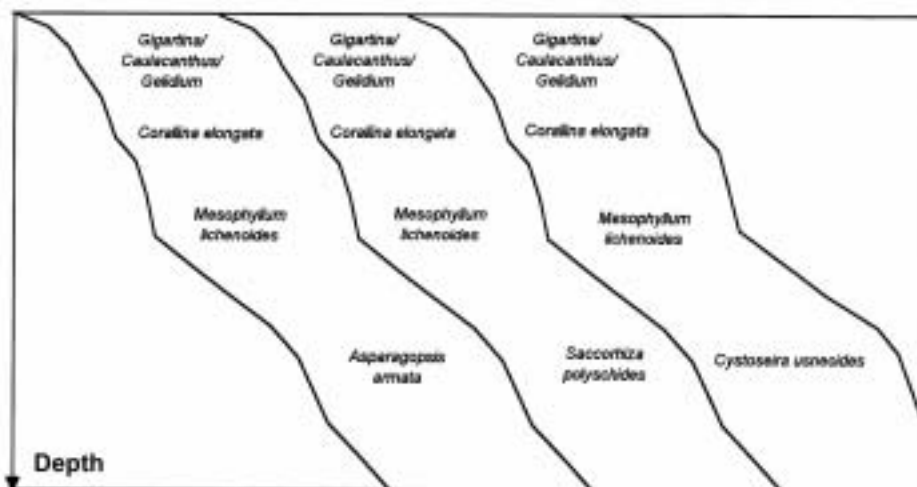


Fig. 6 - The three types of vertical gradients found in the Arrábida/Espichel Coast.

Horizontal distribution of macrobenthic assemblages

In addition to the transects and sampling carried out in each station, several surveys of the entire coast from Portinho da Arrábida to Cape Espichel were performed providing a preliminary cartography of the horizontal distribution of sublittoral communities in this region (Fig. 8b).

Gigartina acicularis / *Caulacanthus ustulatus* / *Gelidium* spp., *Corallina elongata*, *Mesophyllum lichenoides* are distributed continuously along the entire coast. The most important variations both in temporal and horizontal distribution tend to occur at deepest stands. At this level, *Cystoseira usneoides* assemblage, dominates over *Asparagopsis armata* and *Saccorhiza polyschides* in most of the area during the summer period. This assemblage is present from Portinho da Arrábida until Sesimbra, where it disappears due to the absence of rocky substrate in the bay. On the rocky coast from Sesimbra to Forte da Baralha, this assemblage occurs again, with the exception of the area between Frade and Boca dos Bobaleiros, where it is replaced by *Saccorhiza polyschides*. Dense algal stands of *Saccorhiza polyschides* can only be found in this area. In the rest of the coast this alga occurs isolated.

Neither *Cystoseira usneoides* nor *Saccorhiza polyschides* developed on rocky shores of Portinho da Arrábida bay (Pedra da Anixa). *Asparagopsis armata* is dominant at this station in late winter.

Multidimensional analysis

Cluster analysis results (Q type) are represented in Fig. 7. Two main groups can be considered. Group A includes most of the studied stations and contains two subgroups (A1, A2) and an isolated station (VR5). VR5 (Summer-Frade) corresponds to the only station where *Saccorhiza polyschides* formed a very dense canopy. This alga was present in another station (VR6) but with lower values of percentage cover, being associated, in the cluster analysis, with two winter situations (IR3, IR6). Subgroup A1 contains locations 7 and 4 and summer samples from location 2. Subgroup A2 includes stations 6 and 3 and winter situations of stations 5 and 2. Group B consists of winter and summer samples of Pedra da Anixa and it is clearly isolated from the other stations. There are no clear divisions in seasonal variability.

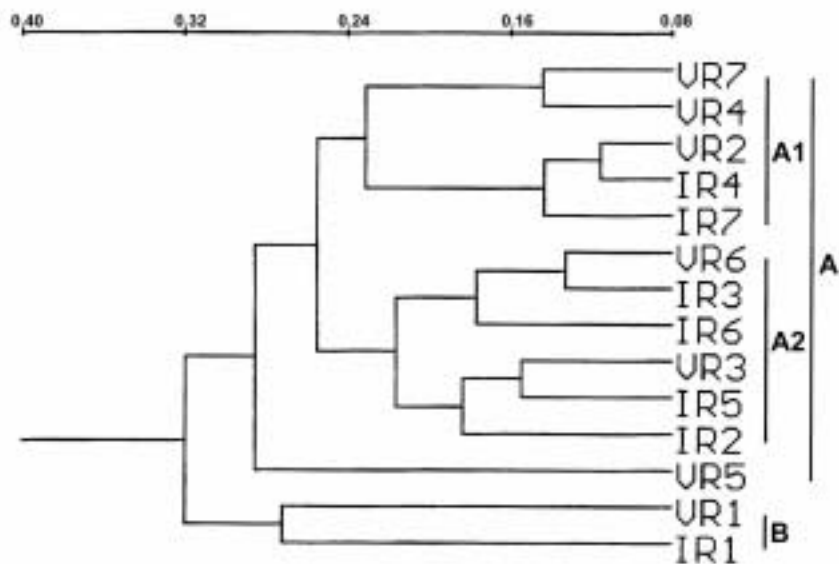


Fig. 7 - Cluster analysis results (Q type). V- Summer, I- Winter, R- Transect.

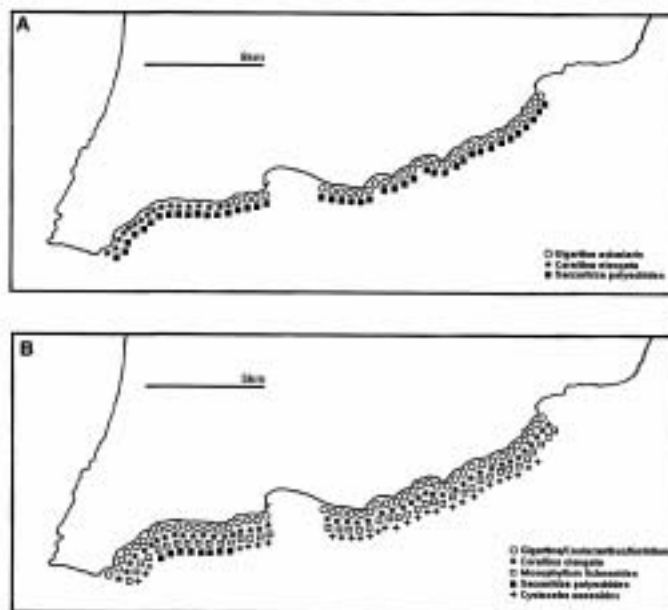


Fig. 8 - Schematic summary of the distribution of most important sublittoral assemblages in the Arrábida/Espichel Coast (A- Saldanha, 1974, B- Present work).

DISCUSSION

Vertical and horizontal gradients of distribution of sublittoral communities were studied.

Gigartina acicularis / *Caulacanthus ustulatus* / *Gelidium* spp., *Corallina elongata*, *Mesophyllum lichenoides* are sequentially distributed as depth increases along the entire coast. The lower limit of *Mesophyllum lichenoides* assemblage is replaced by *Asparagopsis armata*, *Saccorhiza polyschides* and *Cystoseira usneoides* depending on location. At this level *Cystoseira usneoides* dominates over *Asparagopsis armata* and *Saccorhiza polyschides* in most of the studied area.

The benthic communities of Arrábida coast were previously studied by SALDANHA (1974). More than 20 years after this work, it is extremely useful to compare results. Although a different methodology was used in the present work (non-destructive methods) it is possible and useful to compare general variations related to facies distribution.

SALDANHA (1974) described all the macrobenthic assemblages previously mentioned, with the exception of *Mesophyllum lichenoides* and *Cystoseira usneoides*. However, these algae were observed by this author in other zones. The first occurred at encrusting layers of other assemblages and the second was found in the *Saccorhiza polyschides* assemblage.

Additionally, SALDANHA (1974) described other assemblages - *Gelidium sesquipedale*, *Litophyllum incrustans* e *Mytilus galloprovincialis* - located in the area between Forte da Baralha and Cape Espichel and, therefore, not included in the present work.

Figure 8 provides a schematic summary of the distribution of most important sublittoral assemblages, in the studied area.

One of the main differences is related to the regression of *Saccorhiza polyschides* and the dominance of *Cystoseira usneoides*. The work of SALDANHA (1974) does not include a detailed study of the life history of this alga, but he described the periods of development of the sporophyte. The juvenile sporophytes occur between January and March and the loss of the fronds and stipe takes place in November. Most of the bulbs are detached from the rock surface during winter. Summer (August) corresponds to the period of the maximum development of the sporophyte.

Several factors can affect the distribution and abundance of this species. According to NORTON (1985), both *Saccorhiza polyschides* and *Laminaria digitata* are very sensitive to occasional periods of emersion. Sublittoral algae are less tolerant to desiccation, however, this does not seem to be the most reasonable explanation. Additionally, plant-animal interactions can also be responsible for the variation of this species (HAWKINS *et al.*, 1992). The influence of grazing by sea urchins and inter-specific competition between *Saccorhiza polyschides* and *Cystoseira usneoides*, are

possible hypotheses to be analysed in the future.

There is also the possibility that this situation is related to a long-term variation. According to CONNELL (1985), it is extremely important to record variations of distribution and abundance, during a long time series. In fact, persistence and variations of populations are related to the adopted temporal scale. A monitoring study of *Saccorhiza polyschides* should be carried out in order to understand this situation.

Regarding seasonal variations, drastic changes were recorded in the deepest zones - *Saccorhiza polyschides* and *Cystoseira usneoides*. The exuberant canopy observed during Summer was reduced to the lower layers during Winter. Nevertheless, results of multidimensional analysis do not suggest a clear division of stations according to temporal variation. This means that the variations in the general aspect of the deepest assemblages do not have a direct effect on the other layers and organisms found in that zone.

REFERENCES

- ALMADA, V. C., E. J. GONÇALVES, R. F. OLIVEIRA & E. N. BARATA:
1992. Some features of the territories in the breeding males of the intertidal blenny *Liphoris pholis* (Pisces: Blenniidae). *Journal of the Marine Biological Association of the U. K.*, **72**: 187-197.
- ALMADA, V. C., E. N. BARATA, E. J. GONÇALVES & R. F. OLIVEIRA:
1990a. On the breeding season of *Lipophrys pholis* (Pisces: Blenniidae) at Arrábida, Portugal. *Journal of the Marine Biological Association of the U. K.*, **70** (4): 913-916.
- ALMADA, V. C., R. F. OLIVEIRA, E. J. GONÇALVES, A. J. ALMEIDA & E. N. BARATA:
1993. A new northern limit for the distribution range of *Lipophrys canevae* (Pisces: Blenniidae) in the Atlantic Ocean. *Arquivos do Museu Bocage, Nova Série*, **2**: 379-384.
- ALMADA, V. C., R. F. OLIVEIRA, E. N. BARATA, E. J. GONÇALVES & A. P. RITO:
1990b. Field observations on the behaviour of the breeding males of *Lipophrys pholis* (Pisces: Blenniidae). *Potugaliae Zoologica*, **1**: 27-36.
- ARRUDA, L. M.:
1979. Specific composition and abundance of intertidal fish at two places on the portuguese coast (Sesimbra and Magoito, 1977-78). *Arquivos do Museu Bocage*, **6** (20): 325-342.

BOAVENTURA, D.:

1993. *Estudo dos Povoamentos Macrobentónicos de Substrato Rochoso da Costa da Arrábida: Estrutura e Variação Sazonal*. Relatório de Estágio de Licenciatura. Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa: 34 pp.
1996. *Povoamentos macrobentónicos de substrato rochoso da região central da costa portuguesa: distribuição, estrutura e funcionamento*. Tese de Mestrado, Universidade de Lisboa: 147 pp.

BOAVENTURA, D., P. RÉ & J. GUERREIRO:

1994. Estudo dos povoamentos macrobentónicos de substrato rochoso da costa da Arrábida (Portugal): estrutura e variação sazonal. *Actas do VIII Simposio Ibérico de Estudios del Benthos Marino*: 148-149.

BOUDORESQUE, C. F.:

1971. Méthodes d'étude qualitative et quantitative du benthos (en particulier du phytobenthos). *Tethys*, **3** (1): 79-104.

BRODIE, J. & M. D. GUIRY:

1988. Life history and reproduction of *Botryocladia ardreana* sp. nov. (Rhodymeniales, Rhodophyta) from Portugal. *Phycologia*, **27** (1): 109-130.

CABIOC'H, J., J.-Y. FLOC'H, A. LE TOQUIN, C.-F. BOUDORESQUE, A. MEINESZ & M. VERLAQUE:

1992. *Guide des algues des mers d'Europe. Manche / Atlantique. Méditerranée*. Delachaux et Niestlé, Paris: 231 pp.

CONNELL, J. H.:

1985. Variation and persistence of rocky shores populations. In: *The ecology of rocky coasts* (eds.: P. G. Moore & R. Seed), pp. 57-69. Hodder and Stoughton, London.

DUARTE, P.:

1994. *Ecologia da alga agarófita Gelidium sesquipedale. Modelação matemática da produtividade e dinâmica populacional*. Tese, Universidade de Lisboa.
- 1995a. A mechanistic model of the effects of light and temperature on algal primary productivity. *Ecological Modelling*, **82**: 151-160.
- 1995b. Seasonal adaptation and short-term metabolic responses of *Gelidium sesquipedale* to light and temperature. *Marine Ecology Progress Series*, **121**: 151-160.

DUARTE, P. & J. G. FERREIRA:

1993. A methodology for parameter estimation in seaweed productivity modelling. *Hydrobiologia*, **260/261**: 183-189.

FIELD, J. G., K. R. CLARKE & R. M. WARWICK:

1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series*, **8**: 37-52.

GILI, J. M. & J. D. ROS:

1982. Bionomía de los fondos de sustrato duro de las islas Medas (Girona). *Oecologia Aquatica*, **6**: 199-226.
1984. Study and cartography of the benthic communities of Medas Islands (NE Spain). *Marine Ecology*, **6** (3): 219-238.

GONÇALVES, E. J., V. C. ALMADA, A. J. ALMEIDA & R. F. OLIVEIRA:

1993. On the occurrence of *Parablennius sanguinolentus* (Pisces: Blenniidae) on the portuguese coast. *Journal of the Marine Biological Association of the U. K.*, **73**: 465-467.

HAWKINS, S. J. & H. D. JONES:

1992. *Rocky shores. Marine field course guide 1*. Immel Publishing, London: 144pp.

HAWKINS, S. J., R. G. HARTNOLL, J. M. KAIN (JONES) & T. A. NORTON:

1992. Plant-animal interactions on hard substrata in the north-east Atlantic. In: *Plant-animal interactions in the marine benthos* (eds.: D. M. John, S. J. Hawkins & J. H. Price), pp. 1-32. Clarendon Press, Oxford.

HISCOCK, S.:

1979. A field key to the british brown seaweeds (Phaeophyta). *Field studies*, **5**: 1-44.
1986. A field key to the british red seaweeds (Rhodophyta). *Field studies*. AIDGAP, **13**: 1-101.

KENDRICK, G. A.:

1990. Recruitment of coralline crusts and filamentous turf algae in the Galapagos archipelago: effect of simulated scour, erosion and accretion. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **147**: 47-63.

LOGAN, A., F. H. PAGE & M. L. H. THOMAS:

1984. Depth zonation of epibenthos on sublittoral hard substrates off Deer Island, Bay of Fundy, Canada. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **18**: 571-592.

LOPES, M. T.:

1989. *Demospongiae intertidais de Portugal Continental*. Tese, Universidade de Lisboa: 410 pp.

LOPES, M. T. & N. BOURY-ESNAULT:

1981. Contribution à la connaissance des éponges cornées de la côte de l'Arrábida et de l'Algarve. *Arquivos do Museu Bocage*, **1** (6) : 95-110.

MELO, R. & R. SANTOS:

1979. Description of an infralittoral algal community in the Arrábida Coast (Sesimbra-Portugal). *Boletim da Sociedade Portuguesa de Ciências Naturais*, **19**: 79-85.
1984. Adições à flora algológica do infralitoral da costa de Portugal. *Boletim do Instituto Nacional de Investigação das Pescas*, **12**: 3-15.

NORTON, T. A.:

1985. The zonation of seaweeds on rocky shores. In: *The ecology of rocky coasts* (eds.: P. G. Moore & R. Seed), pp. 7-21. Hodder and Stoughton, London.

OLIVEIRA, R. F., V. C. ALMADA, A. J. ALMEIDA, R. S. SANTOS & E. J. GONÇALVES:

1992. A checklist of the blennioid fishes (Teleostei, Blennioidei) occurring in portuguese waters. *Arquipélago. Life & Earth Sciences*, **10**: 23-37.

RALLO, A., J. M. GOROSTIAGA, J. I. SAIZ, I. ISASI & J. M. LIMIA:

1988. Comunidades bentónicas del Abra de Bilbao y su entorno (N. España). *Cahiers de Biologie Marine*, **29**: 3-19.

RIEDL, R.:

1986. *Fauna y flora del Mar Mediterráneo*. Ediciones Omega, Barcelona: 858 pp.

SALDANHA, L.:

1974. Estudo do povoamento dos horizontes superiores da rocha litoral da costa da Arrábida (Portugal). *Arquivos do Museu Bocage 2ª Série*, **1**: 1-382.
1995. *Fauna Submarina Atlântica. Edição revista e aumentada*. Publicações Europa-América: 364 pp.

SANTOS, R.:

- 1993a. *Population ecology of the comercial seaweed Gelidium sesquipedale: biological input for resource management*. Ph. D. Dissertation, Dalhousie University, Halifax, Canada: 149 pp.
- 1993b. Plucking or cutting *Gelidium sesquipedale*? A demographic simulation of harvest impact using a population projection matrix model. *Hydrobiologia*, **260/261**: 269-276.
- 1993c. A multivariate study of biotic and abiotic relationships in a subtidal algal stand. *Marine Ecology Progress Series*, **94**: 181-190.

STEWART, J. G.:

1982. Anchor species and epiphytes in intertidal algal turf. *Pacific Science*, **36** (1): 45-59.



Marchot royal
Aptenodytes patagonica L.
Ile de la Possession
Crozet
21 Mars 1976

King penguins (*Aptenodytes patagonica* L.) at Île de la Possession, Crozet.
Extracted from Luiz Saldanha's diary of an oceanographic mission on board the
R/V "Marion Dufresne" in the Tropical and sub-Antarctic Indian Ocean
(Kerguelen, Crozet, Marion and Prince Edward Islands) in 1976.
(Coll. Miguel Saldanha).



Grundman



Hempel



Preis



Seaman
and Scientists

Natasha
Chernova



Sydney

Seamen and scientists.

Extracted from Luiz Saldanha's diary of an oceanographic mission on board the
R/V "Polarstern" to the Spitzberg in 1991.

(Coll. MMF).

LIPID AND FATTY ACID COMPOSITION OF SOME DEEP-SEA FISHES FROM THE HYDROTHERMAL VENT SITE LUCKY STRIKE

ORLANDO J. LUÍS ¹, CATJA BEHRSCHEMIDT ¹,
LUÍS NARCISO ¹ & LUIZ SALDANHA †

With 10 tables

ABSTRACT. The lipid classes and the fatty acid content and composition of sampled muscles, livers and gonads of some deep-sea fishes (Teleostei: Synbranchidae, Bythitidae, Apogonidae and Selachii: Squalidae) from the hydrothermal vent site “Lucky Strike” were respectively analysed by thin-layer chromatography and gas-liquid chromatography in order to find out eventual lipidic adaptations caused by specific primary producers, the chemosynthetic bacteria of the food chain of thermal vent sites. The distribution of saturated, monounsaturated and polyunsaturated fatty acids and the amounts of eicosapentaenoic acid (C20: 5n-3, EPA) and docosahexaenoic acid (C22: 6n-3, DHA) as well as their ratios were analysed in detail. The results were compared with the fatty acid profile of cod liver oil and with the fatty acid compositions of other deep-sea fishes caught at different depths living away from hydrothermal vent sites. Comparisons with five deep-sea fish species caught at the Portuguese Slope (Algarve, 830 m depth) and at the Madeira Island slope (4000 m depth) were also done.

A quality comparison between the fatty acid profile of the analysed tissues of the hydrothermal vent fishes and cod liver oil showed similar fatty acid compositions. The only major detected feature of lipid composition of deep-sea fishes from the hydrothermal vent site that could be related to their unique food chain was the high content of the monounsaturated fatty acids of the n-7 series (C16: 1n-7 and C18: 1n-7), abundant in bacteria.

¹ Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, Departamento de Zoologia e Antropologia, Laboratório Marítimo da Guia / IMAR, Estrada do Guincho, Forte N. Sr.^a da Guia, 2750-642 Cascais, Portugal. E-mail: ojluís@fc.ul.pt

† Deceased (1937-1997).

KEY WORDS: Fatty acids, lipid classes, deep-sea fishes, hydrothermal vents, Mid-Atlantic Ridge.

RESUMO. As classes de lípidos e o conteúdo e composição em ácidos gordos de amostras de músculos, fígados e gónadas de algumas espécies de peixes profundos (Teleostei: Synphobranchidae, Bythitidae, Apogonidae and Selachii: Squalidae) das fontes hidrotermais do campo “Lucky Stricke” foram analisadas respectivamente por cromatografia em camada fina e cromatografia em fase gasosa de modo a procurar eventuais adaptações bioquímicas causadas por produtores primários específicos, as bactérias quimiossintéticas da teia trófica das fontes hidrotermais. A distribuição e quantificação dos ácidos gordos saturados, mono-insaturados e poli-insaturados incluindo os ácidos eicosapentaenoico (EPA, C20: 5n-3) e docosahexaenoico (DHA, C22: 6n-3) foram estudados em detalhe. Os resultados foram comparados com as composições lipídicas de outras espécies de peixes não pertencentes às fontes hidrotermais, nomeadamente o óleo de fígado de bacalhau e outros peixes de diferentes profundidades capturadas nos taludes da costa portuguesa (Algarve, 830 m) e da Ilha da Madeira (4000 m de profundidade).

A comparação qualitativa entre as composições em ácidos gordos dos tecidos analisados das espécies das fontes hidrotermais revelou uma composição lipídica semelhante à do óleo de fígado de bacalhau. A única característica detectada ao nível da composição lipídica dos peixes capturados nas fontes hidrotermais do local “Lucky Strike” que possa resultar das suas singulares cadeias tróficas foram os elevados teores de ácidos gordos mono-insaturados da série n-7 (C16: 1n-7 and C18: 1n-7), abundantes nas bactérias.

PALAVRAS-CHAVE: Ácidos gordos, classes de lípidos, peixes de profundidade, fontes hidrotermais, Crista médio-Atlântica.

INTRODUCTION

Hydrothermal vent sites have a very specialized biological community. The primary producers are chemosynthetic bacteria that obtain their energy from the synthesis of organic matter by oxidizing hydrogen sulfide contained in the hydrothermal emissions. With reference to the invertebrates, the benthic fauna found at hydrothermal vents is very typical and rich in species. It largely consists of Polychaeta, Bivalvia, Gastropoda, Crustacea Decapoda, Pogonophora and Enteropneusta.

The Lucky Strike vent field, discovered in 1992, is a seamount including active

hydrothermal fields formed between three cones. Venting types range from low-temperature (a few to tens of degrees above ambient) to pooled high-temperature (200° C) water beneath a sulphide flange, to turbulent jets of hot water (292-333° C) from black smoker chimneys (HUMPHRIS *et al.*, 1993). The high temperature fluids are enriched in CH₄ and H₂ and have low sulphide concentrations (< 3.3 mmol/l) (Van DOVER, 1995). Evidence presented by COLODNER *et al.* (1993) and HUMPHRIS *et al.* (1993) supports the hypothesis that Lucky Strike has recently been reactivated. The existence of fresh sulphides on top of older, more weathered and silicified debris were discovered. The biological community is dominated by very rich mussel beds (*Bathymodiolus* sp). Furthermore, bresiliid shrimps and bythograeid crabs were also very abundant, alongside a ubiquitous sea-urchin (diameter: 7 cm) of the genus *Echinus*, ampharetid and free-living polynoid polychaetes, limpets and other gastropods, hydroids, nemertean, tanaids, isopods, ostracods, amphipods and barnacles (Van DOVER *et al.*, 1996).

In contrast to the invertebrates, the fish fauna of the Mid-Atlantic Ridge consists of species which were already known in other abyssal areas (SALDANHA, 1994; SALDANHA & BISCOITO, 1997). Fish species living near those hydrothermal vent sites belong to the end consumers of this special food chain, which differ from those, found in the surface waters where a sufficient supply of light allows a photosynthetic primary productivity.

The objective of this study was to determine of the lipid and fatty acid compositions of muscle, liver and gonad tissues of the deep-sea fishes *Simenchelys parasitica*, *Ilyophis blachei*, *Synaphobranchus kaupi* (Teleostei: Synaphobranchidae); *Cataetyx laticeps* (Teleostei: Bythitidae); *Epigonus telescopus* (Teleostei: Apogonidae) and *Etmopterus princeps* (Selachii: Squalidae). It is of interest to analyse how the unusual primary production of the hot vent community of "Lucky strike" is reflected in the lipid and fatty acid composition of the sampled fish species. The ratios of DHA (C22: 6n-3, docosahexanoic acid) and EPA (C20: 5n-3, eicosapentaenoic acid) fatty acids were determined for all six species in the three tissues (muscle, liver and gonad) and compared among species.

MATERIALS AND METHODS

Biological samples

The fish species *Simenchelys parasitica*, *Etmopterus princeps*, *Synaphobranchus kaupi*, *Ilyophis blachei*, *Cataetyx laticeps* and *Epigonus telescopus* were all collected at 1700 m deep in the hydrothermal vent field Lucky Strike on the Mid-Atlantic Ridge (37° 18' N and 32° 17' W) during the Nautilé diving cruise DIVA 2 in June 1994 (Table 1).

TABLE 1 - List of species analyzed from the Lucky Strike hydrothermal vent field, Mid-Atlantic Ridge.

Species	Family	Catch date	Location	Total Length	Sex	Gonad stage
<i>Simenchelys parasitica</i>	Synaphobranchidae	08.06.1994	37° 17' 42N 32° 16' 74W	350 mm	female	state 3
<i>Etmopterus princeps</i>	Squalidae	08.06.1994	37° 17' 42N 32° 16' 74W	650 mm	female	no sample of gonads
<i>Ilyophis blachei</i>	Synaphobranchidae	10.06.1994	37° 17' 42N 32° 16' 74W	800 mm	female	state 4
<i>Synaphobranchus kaupi</i> (I)	Synaphobranchidae	10.06.1994	37° 17' 42N 32° 16' 74W	630 mm	female	state 3
<i>Cataetyx laticeps</i>	Bythitidae	11.06.1994	37° 17' 42N 32° 16' 74W	675 mm	female	state 4
<i>Epigonus telescopus</i>	Apogonidae	14.06.1994	37° 50' 45N 31° 31' 34W	500 mm	female	no sample of gonads
<i>Synaphobranchus kaupi</i> (II)	Synaphobranchidae	14.06.1994	37° 50' 45N 31° 31' 34W	601 mm	female	state 4

All the species, except *Cataetyx laticeps*, were caught by means of baited traps and dissected immediately after their arrival on board. The organs were frozen in liquid nitrogen until chemical analysis in the laboratory in May 1996. *Cataetyx laticeps* was net caught by the articulated arm of the submersible "Nautilé". All specimen were female with gonads which were all in an advanced state of development.

For the analyses of samples all the organs were divided in order to have duplicates of each sample. The dorsal muscle, gonad and liver tissues of *S. parasitica*, *I. blachei*, *C. laticeps* and two specimens of *S. kaupi* were analysed. For *E. princeps* there were two muscle samples and one liver sample available for analysis, whereas for *E. telescopus* only one muscle could be analysed. Concerning the analyses of muscle tissue an anticipated distinction between muscles dissected with a fat layer (extant under the skin of the fish) and muscles dissected without a fat layer were done. The distinction was necessary because of clear existing differences in lipid and fatty acid composition between muscles with and without fat layer.

All samples were dried in a vacuum freeze-dryer during 24 h and after stored in an exsicator until lipid extraction.

Analysis of the fatty acid composition by GLC

Lipid extraction and trans-methylation of fatty acids

The extraction of the lipids was done according to the method of BLIGH & DYER (1959). The extraction solvent used was a mixture of methanol, chloroform and water (2: 1: 0.8 (vol/vol)). The homogenization was carried out with a potter (Potter S, B. Braun Company). Chloroform was evaporated by using a rotary evaporator at a temperature of 37° C. The total lipid content was ascertained by gravimetry. The lipid extract which was left behind was dissolved in 2 ml chloroform and 2 ml benzene for gas-liquid-chromatographic analysis or only in 2 ml chloroform for thin-layer chromatographic analysis respectively.

Before storing the samples at -20° C, 100 µl of a standard fatty acid, nonadecanoic acid C19: 0 (10 mg/ml in methanol) was added for later fatty acid quantifications. The tube containing the sample was filled with nitrogen to avoid the oxidation of the fatty acids.

For gas-chromatographic analysis of the fatty acid composition, a trans-methylation was done by adding 14% boro-trifluorid-methanol-complex to the sample and heating in a water bath at 100° C during 45 min (nitrogen atmosphere in the tube). The methylesters were dissolved in 2 ml iso-octane and stored in a nitrogen atmosphere at -20° C until to the injection into the gas chromatograph.

Gas chromatographic analysis

The chromatograph used was a Varian Star 3400 CX (Varian Analytical Instruments; Sugar Land, Texas) with a split/splitless injector (250° C with a split of 10: 1) and a capillary column (0.32 mm ID) with programmed temperature. The carrier gas used was helium (1 ml/min).

The course of the temperature programme was as follows: 180° C during 7 min; heating to 210° C with a velocity of 4° C/min (control velocity: 0.5 cm/min); holding the temperature for 25.5 min and after heating to 220° C (1° C/min) and holding for 10 min. The total running time was 60 min and 30 min for the GLC thermal stabilization.

The injector was a capillary one (Varian 1077 split/splitless). The injection was automatic (Varian autosampler 8100) with the following sandwich method: 0.8 µl lower air gap, 0.5 µl upper air gap, 1 µl solvent plug.

The detection of the methyl fatty acids was done by flame-ionization detection (FID). The chromatograms with the fatty acid composition of several samples were identified by means of comparing a chromatogram of injected cod liver oil in which the composition of fatty acids was known.

TABLE 2 - Fatty acid composition of the analyzed species. All data are represented as mean ± standard deviation (unit: µg/mg dw). Dash signifies not detected.

Component	<i>Simenchelys parasitica</i>			<i>Ilyophis blachei</i>			<i>Cataetys laticeps</i>			<i>Epigonus telescopus</i>			<i>Etmopterus princeps</i>			<i>Synphobranchus kaupi I</i>			<i>Synphobranchus kaupi II</i>			Cod liver oil
	muscle	gonad*	liver	muscle	gonad	liver	muscle	gonad	liver	muscle	muscle 2	liver	muscle	gonad	liver	muscle	gonad	liver				
C13:0	0.07±0.00	---	0.03±0.03	0.03±0.01	0.03±0.03	0.04±0.01	---	0.01±0.01	0.01±0.01	---	---	0.01±0.00	0.02±0.01	---	---	---	0.03±0.00	0.06±0.01	0.05±0.01	0.32		
C14:0	11.43±0.78	1.33	4.52±1.43	2.72±0.20	3.26±0.43	7.26±1.32	0.06±0.01	1.63±0.05	13.64±1.19	0.10±0.01	0.08±0.03	0.36±0.02	2.43±0.82	7.87±1.30	3.97±0.88	0.16±0.02	3.15±1.32	8.67±0.33	9.69±1.68	46.08		
C15:0	1.50±0.14	0.44	0.93±0.28	0.24±0.15	0.43±0.06	1.05±0.21	0.02±0.01	0.22±0.01	0.49±0.02	0.05±0.01	0.04±0.01	0.11±0.01	0.33±0.09	1.10±0.22	0.37±0.07	0.05±0.00	0.45±0.18	1.27±0.14	1.34±0.18	5.92		
C16:0	35.51±2.14	36.35	31.79±10.1	11.87±0.09	27.25±3.98	33.41±5.88	1.66±0.08	14.01±0.30	53.85±4.79	2.97±0.31	2.71±0.16	4.78±0.08	10.82±2.86	35.65±6.13	29.04±6.49	4.49±0.31	12.10±4.68	31.45±1.15	38.32±5.21	143.59		
C17:0	1.00±0.04	1.17	0.65±0.16	0.35±0.02	0.42±0.08	0.97±0.17	0.03±0.01	0.34±0.01	0.65±0.04	0.05±0.00	0.09±0.01	0.18±0.01	0.31±0.09	1.03±0.15	0.47±0.11	0.09±0.02	0.43±0.17	0.92±0.04	1.44±0.16	4.02		
C18:0	5.74±0.28	10.95	4.55±1.06	2.21±0.03	5.00±0.75	7.71±1.25	0.43±0.00	4.60±0.04	19.53±1.46	0.75±0.08	0.81±0.06	1.09±0.04	2.24±0.79	8.15±1.36	5.48±1.18	1.14±0.05	2.58±0.91	4.65±0.17	9.12±0.98	23.07		
C20:0	0.95±0.20	0.30	0.17±0.06	0.13±0.03	0.12±0.02	0.56±0.28	0.02±0.00	0.31±0.01	0.57±0.03	---	0.02±0.01	0.06±0.01	0.09±0.01	0.75±0.53	0.63±0.13	0.05±0.01	0.27±0.17	0.46±0.15	0.37±0.11	3.22		
C22:0	0.01±0.01	---	0.27±0.01	0.07±0.03	0.18±0.07	0.05±0.01	0.15±0.01	0.28±0.01	0.05±0.00	0.02±0.02	---	0.07±0.01	0.04±0.05	0.20±0.21	0.54±0.11	0.35±0.02	0.06±0.06	0.02±0.00	0.01±0.01	0.04		
Saturates	56.53±3.57	50.54	42.91±13.1	17.62±0.26	36.72±5.42	51.13±9.14	2.37±0.08	21.43±0.36	88.90±7.55	3.93±0.38	3.73±0.28	6.64±0.18	16.29±4.63	54.85±9.51	40.53±8.97	6.34±0.40	19.08±7.38	47.54±1.57	60.37±8.12	228.00		
C14:1n-5	0.79±0.06	---	0.12±0.05	0.07±0.01	0.11±0.00	0.34±0.05	---	0.02±0.00	0.94±0.06	---	---	0.01±0.00	0.07±0.01	0.36±0.08	0.01±0.01	---	0.11±0.05	0.28±0.01	0.23±0.06	3.28		
C16:1n-9	6.58±0.50	---	2.94±0.98	0.04±0.00	0.11±0.01	0.09±0.01	---	---	0.10±0.00	---	---	0.01±0.00	0.04±0.01	0.10±0.04	---	---	0.07±0.03	0.23±0.01	0.33±0.05	28.72		
n-7	28.18±2.13	10.28	19.25±7.03	6.32±0.35	12.22±1.94	24.36±4.63	0.56±0.18	20.61±0.88	51.46±4.39	0.28±0.04	0.59±0.27	1.23±0.04	6.10±2.15	25.33±5.37	45.28±9.67	1.45±0.41	6.81±2.79	22.60±0.76	21.42±3.51	114.08		
n-5	0.36±0.01	---	0.28±0.07	0.09±0.01	0.12±0.03	0.27±0.05	0.03±0.01	0.26±0.01	0.16±0.01	0.01±0.00	0.01±0.01	0.02±0.00	0.08±0.03	0.28±0.06	0.50±0.11	0.07±0.03	0.13±0.06	0.44±0.03	0.36±0.06	1.52		
C17:1n-8	2.58±0.18	1.35	1.94±0.86	0.75±0.05	1.61±0.26	2.27±0.39	0.05±0.03	0.51±0.01	2.56±0.14	0.07±0.01	0.09±0.00	0.25±0.01	0.87±0.40	2.37±0.49	1.54±0.32	0.13±0.08	0.93±0.35	2.98±0.11	3.48±0.47	10.54		
C18:1n-9	98.39±5.20	27.13	64.18±24.0	23.40±1.22	57.74±7.95	85.56±17.2	0.89±0.10	16.62±0.13	244.18±38.4	1.08±0.14	1.89±0.25	7.80±0.22	21.57±6.67	91.13±17.8	46.55±10.2	2.39±0.33	25.87±11.0	80.42±3.77	117.50±18.50	396.91		
n-7	10.92±1.36	7.67	10.87±3.62	3.26±0.16	10.35±1.71	14.44±2.61	0.91±0.04	15.95±0.29	12.99±18.37	0.20±0.01	0.49±0.16	1.26±0.06	3.25±1.17	15.57±2.90	37.64±7.94	2.41±0.19	2.58±0.98	7.60±0.93	11.66±2.09	45.73		
n-5	0.91±0.04	0.53	0.71±0.22	0.19±0.01	0.41±0.06	0.69±0.13	0.02±0.00	0.54±0.01	0.68±0.05	0.02±0.00	0.04±0.01	0.07±0.01	0.17±0.06	2.57±0.49	1.20±0.25	0.06±0.01	0.40±0.16	1.11±0.12	1.04±0.16	3.75		
C19:1n-10	1.64±0.16	0.31	0.89±0.30	0.29±0.01	0.57±0.08	0.96±0.10	0.01±0.00	0.72±0.01	0.95±0.08	0.01±0.00	0.02±0.01	0.13±0.01	0.26±0.07	0.88±0.04	1.37±0.27	0.04±0.01	0.37±0.14	1.13±0.06	1.72±0.08	6.41		
n-8	0.75±0.07	0.30	0.42±0.13	0.17±0.00	0.47±0.08	0.59±0.00	0.01±0.00	0.16±0.01	0.79±0.07	0.02±0.01	0.02±0.01	0.13±0.00	0.16±0.04	0.83±0.30	0.32±0.07	0.02±0.00	0.20±0.06	0.48±0.02	0.74±0.03	2.89		
C20:1n-9	58.54±6.60	5.19	22.09±5.84	13.81±1.49	14.45±2.19	22.45±4.34	0.19±0.04	3.10±0.01	20.96±0.83	0.16±0.04	0.35±0.07	4.96±0.36	11.62±5.76	24.30±4.66	11.76±2.56	0.50±0.11	15.24±6.19	30.04±1.04	32.86±3.83	216.96		
n-7	1.58±0.05	1.15	0.67±0.21	0.32±0.02	0.45±0.16	0.85±0.57	0.08±0.01	2.59±0.01	1.18±0.10	0.02±0.00	0.07±0.04	1.26±0.06	3.30±0.08	3.23±0.67	6.59±1.41	0.21±0.01	0.15±0.19	0.90±0.06	1.07±0.20	6.61		
n-5	0.66±0.05	0.28	0.43±0.16	0.02±0.00	0.12±0.02	1.13±0.23	0.02±0.00	0.51±0.01	0.70±0.06	0.01±0.01	0.02±0.01	0.07±0.01	0.02±0.01	1.37±0.30	1.53±0.32	0.06±0.01	0.04±0.03	0.10±0.00	0.25±0.07	2.67		
C22:1n-11	14.49±0.15	1.16	1.55±0.32	4.41±0.39	0.78±0.12	8.83±1.79	0.05±0.01	0.16±0.00	1.81±0.08	0.03±0.01	0.05±0.04	2.76±1.17	4.52±2.20	9.98±2.20	1.60±0.34	0.10±0.04	10.93±4.78	15.54±0.77	12.56±2.23	55.10		
n-9	4.54±0.40	0.66	1.77±0.48	1.39±0.13	1.42±0.21	3.50±0.61	0.05±0.00	0.33±0.03	3.40±1.27	0.02±0.01	0.04±0.01	0.87±0.06	1.50±0.74	4.24±0.91	2.26±0.49	0.11±0.02	1.56±0.20	1.93±0.03	5.18±0.52	16.41		
C24:1n-9	2.86±0.19	0.47	0.91±0.09	0.88±0.02	0.89±0.14	3.59±0.92	0.08±0.01	0.55±0.04	1.65±0.15	0.13±0.00	---	0.86±0.06	0.97±0.33	3.72±0.90	1.32±0.28	0.20±0.01	1.02±0.46	1.28±0.06	2.49±0.69	10.32		
n-7	0.64±0.18	---	0.05±0.03	0.06±0.02	0.06±0.01	0.18±0.04	0.01±0.00	0.11±0.01	0.09±0.01	0.01±0.01	---	0.27±0.03	0.07±0.04	0.34±0.28	0.70±0.09	0.04±0.01	0.06±0.03	0.12±0.01	0.18±0.14	0.43		
Monounsaturates	234.4±17.6	56.48	129.0±44.2	55.41±3.85	101.8±14.9	172.1±33.6	2.93±0.08	62.71±1.40	344.58±27.3	2.04±0.21	3.65±0.83	20.74±1.00	51.54±19.57	184.73±7.1	160.1±34.3	7.74±1.03	66.73±27.7	167.15±7.4	213.0±32.4	922.33		
C16:2n-4	2.81±0.12	1.64	2.23±0.69	0.60±0.03	1.20±0.20	1.34±0.30	0.05±0.02	0.47±0.04	1.45±0.06	0.05±0.00	0.10±0.04	0.28±0.02	0.53±0.16	1.43±0.20	0.84±0.35	0.13±0.04	0.84±0.35	2.22±0.09	2.93±0.29	11.30		
C16:3n-4	0.87±0.05	2.39	0.82±0.20	0.26±0.09	0.54±0.09	0.75±0.17	0.04±0.03	0.25±0.00	0.77±0.09	0.05±0.01	0.21±0.06	0.21±0.05	0.49±0.44	0.78±0.16	0.28±0.07	0.12±0.01	0.45±0.13	5.36±0.16	1.72±0.16	3.57		
C16:3n-3	0.03±0.01	0.58	0.07±0.00	0.04±0.01	0.03±0.04	0.05±0.01	0.03±0.02	0.14±0.03	0.04±0.05	0.01±0.01	0.04±0.00	0.06±0.01	0.03±0.04	0.04±0.01	0.13±0.02	0.09±0.01	0.09±0.03	0.02±0.00	0.05±0.01	0.12		
C16:4n-3	0.12±0.01	---	0.11±0.01	0.03±0.01	0.16±0.08	0.08±0.01	---	0.01±0.00	0.11±0.06	0.02±0.03	---	0.01±0.00	0.20±0.21	0.09±0.01	0.07±0.01	---	0.08±0.02	0.10±0.01	0.13±0.04	0.49		
C16:4n-1	0.14±0.00	4.67	0.22±0.03	0.09±0.01	0.10±0.02	0.17±0.02	0.05±0.01	0.18±0.05	0.07±0.02	0.02±0.02	0.31±0.06	0.33±0.06	1.20±0.04	0.18±0.02	0.05±0.01	0.13±0.01	0.14±0.04	0.29±0.03	0.11±0.05	0.58		
C18:2n-6	2.73±0.45	1.27	1.88±0.87	0.89±0.08	0.91±0.15	2.40±0.42	0.08±0.01	0.55±0.00	1.33±0.07	0.09±0.00	0.21±0.01	0.21±0.01	0.96±0.42	2.57±0.49	0.77±0.17	0.19±0.01	1.18±0.46	3.53±0.04	2.76±0.08	10.44		
C18:3n-3	0.32±0.09	---	0.47±0.08	0.04±0.03	---	0.18±0.13	0.01±0.00	0.06±0.00	0.13±0.02	---	0.04±0.04	0.02±0.01	0.02±0.01	0.22±0.21	---	---	0.07±0.06	0.09±0.05	0.36±0.02	1.04		
C18:4n-3	0.59±0.19	---	0.09±0.04	0.03±0.01	0.03±0.01	0.15±0.11	---	0.05±0.01	---	---	0.13±0.14	0.04±0.04	0.02±0.00	0.21±0.21	0.31±0.06	---	0.10±0.10	0.16±0.06	0.13±0.11	1.86		
C20:2n-6	0.97±0.01	0.80	0.35±0.28	0.33±0.02	0.46±0.07	1.45±0.04	0.06±0.01	0.50±0.01	0.70±0.02	0.03±0.01	0.08±0.02	0.18±0.01	0.27±0.08	2.02±0.12	0.88±0.18	0.16±0.02	0.31±0.12	0.79±0.02	0.98±0.06	3.83		
C20:3n-6	0.14±0.03	0.34	0.08±0.02	0.04±0.01	0.05±0.01	0.43±0.01	0.04±0.01	0.14±0.00	0.06±0.01	0.02±0.00	0.02±0.01	0.05±0.02	0.83±0.14	0.38±0.08	0.11±0.04	0.05±0.01	0.07±0.00	0.06±0.01	0.59			
C20:4n-6	1.91±0.04	11.62	4.17±1.85	1.92±0.34	2.46±0.43	3.31±0.21	0.33±0.01	3.85±0.01	5.31±0.72	0.63±0.02	1.00±0.11	1.10±0.02	1.87±0.88	4.07±0.66	3.04±0.57	0.84±0.03						

Analysis of the lipid class composition by TLC

Separation of neutral lipids

The solvent system used to separate neutral lipids was petroleum spirit (40-60° C), peroxide-free diethylether and acetic acid in a ratio of 85: 15: 1 (vol/vol). The chamber was lined with filter paper and kept closed during at least 1 h to saturate the atmosphere inside the chamber with solvent.

The pre-coated TLC plates used (Silica gel 60 F-254) had a layer thickness of 0.5 mm and were activated during 1 h at 110° C in an oven (Memmert, Germany). After the plates cooled down the samples were applied (20 µl). The standard used contained cholesterol (20%), cholesteryl oleate (20%), methyl oleate (20%), oleic acid (20%) and triolein (20%), and was also applied at 20 µl per plate.

After about 30 min of running time in the chamber, the plates were charred with 10% phosphomolybdic acid in ethanol. After charring, the plates were heated for 5 min at 120° C and then scanned by a densitometer registering transmittance (Transmittance / Reflectance scanning densitometer, Hoefer Scientific Instruments, San Francisco) for quantification. Finally, the integration was done using the software Varian Star Chromatography Workstation Version 3 (1993).

Separation of polar lipids

The procedure was the same as for separation of neutral lipids. The choosed mobile phase was a mixture of chloroform, methanol and water (65: 25: 4 (vol/vol)). The standard used for the qualification of the spots contained sphingomyelin, phosphatidyl choline, phosphatidyl serine and phosphatidyl ethanolamine (2 mg/ml in a 1: 1 mixture of chloroform and methanol). The plates were charred with molybdenium blue. The quantification and integration was carried out by the scanning densitometer and the same software as above was used.

RESULTS

Fatty acid composition

The fatty acid composition of muscle, gonad and liver of *S. parasitica*, *E. princeps*, *I. blachei*, *S. kaupi* (I) + (II), *C. laticeps* and *E. telescopus* is shown in Table 2 (expressed in µg/mg dw).

In *Simenchelys parasitica* the total identified fatty acid content was 318.7 µg/mg dw in the muscle (with fat layer), 209.1 µg/mg dw in the gonad and 201.1 µg/mg dw in the liver. Monounsaturated fatty acids dominated in muscle (73.5%) and liver (64.2%)

while the content of polyunsaturated fatty acids was relatively low (muscle: 5.7%; liver: 11.2%). These values differed from the gonad tissue where the polyunsaturated fatty acids constituted the main part (45.4%) beside 27.0% of monounsaturated fatty acids and 24.2% of saturated fatty acids.

The concentration of high unsaturated fatty acids (HUFA) was clearly greater in gonad (42.1%) when compared to muscle (5.4%) and liver (10.4%) tissues.

The most abundant fatty acid in muscle and liver was oleic acid C18: 1n-9 (muscle: 30.9%; liver: 31.9%) while C18: 1n-9 took up the third place in abundance in gonad tissue (13.0%). C22: 6n-3 showed the highest concentration in the gonad of *S. parasitica*, followed by C16: 0 (17.4%). C16: 0 and C20: 1n-9 were also very abundant in muscle and liver tissues besides oleic acid (C16: 0 – muscle, 11.1%; liver – 15.8%; C20: 1n-9 - muscle: 18.4%, liver: 11.0%). C18: 2n-6 and C20: 4n-6 existed only in small amounts in the analysed tissues (between 0.6 to 0.9%) but C20: 4n-6 showed higher amounts in gonad (5.6%) and liver (2.1%).

The concentration of eicosapentaenoic acid C20: 5n-3 was very low in muscle (0.6%) and liver (0.9%) while the gonad contained 2.8% of this fatty acid. This relation fitted also to the content of docosahexanoic acid C22: 6n-3. The amount in muscle (3.8%) and liver (4.9%) was clearly lower than in the gonad (28.3%). These results are reflected in the ratio of DHA/EPA. In muscle this value is about 6.5, in liver 5.5 and in gonad 10.1.

In *Ilyophis blachei* the total identified fatty acid content amounted to 95.3 µg/mg dw in muscle, 159.2 µg/mg dw in gonad and 274.43 µg/mg dw in liver. This species showed in all three tissues a clear domination of monounsaturated fatty acids (muscle: 58.1%; gonad: 64.0%; liver: 62.7%) whereas the concentration of polyunsaturated and saturated fatty acids were similar, in a range of 10.5 to 23.1%. The value of HUFA was greater in muscle (20.4%) followed by 16.1% in liver and 10.2% in gonad. The most abundant fatty acid in all three tissues was C18: 1n-9 (muscle: 24.6%; liver: 31.2%; gonad: 36.3%). C16: 0 was also very abundant in gonad (17.1%) and liver (12.2%), C22: 6n-3 in liver (9.2%) and muscle (12.8%) and C20: 1n-9 in muscle (14.5%) and gonad (9.1%). For C18: 2n-6 and C20: 4n-6 all tissues showed similar values (C18: 2n-6: 0.6 to 0.9% (see *S. parasitica*); C20: 4n-6: 1.2 to 2.0%). Also the concentrations for eicosapentaenoic acid were on the same level (muscle: 2.5%; gonad: 1.2%; liver: 2.6%). In contrast to *S. parasitica* the muscle (12.8%) and the liver (9.2%) of *I. blachei* showed a high amount of C22: 6n-3. The gonad contained 5.9%. The DHA/EPA ratio was 5.2 in muscle, 4.8 in gonad and 3.5 in liver.

Two specimen of *Synaphobranchus kaupi* were analysed. The total identified fatty acid content in *S. kaupi* I was 298.2 µg/mg dw in muscle, 228.2 µg/mg dw in gonad and 26.1 µg/mg dw in the liver whereas in *S. kaupi* II 108.9 µg/mg dw in muscle, 283.0 µg/mg dw in gonad and 307.5 µg/mg dw in liver could be identified.

In both *S. kaupi* I and II monounsaturated fatty acids (content ranged from 59.1

to 70.2%) dominated in all tissues with the exception of the liver of *S. kaupi* I where the highest amount belonged to the polyunsaturated fatty acids (43.5%). Thus, the HUFA of this liver tissue was high (42.7%). In contrast to this value the liver of *S. kaupi* II showed only a HUFA concentration of 7.4%. The content of HUFA in the remaining gonad and muscle tissues of *S. kaupi* I and II ranged from 10.2 to 18.9%.

The most abundant fatty acid was C18: 1n-9. In muscle, gonad and liver tissue of *S. kaupi* II, and in muscle and gonad tissue of *S. kaupi* I the concentration of this monounsaturated fatty acid ranged from 20.4 to 38.2%. In the liver of *S. kaupi* I the dominating fatty acid was C22: 6n-3 (31.3%). In the gonad of *S. kaupi* I a high content of C16: 1n-7 (19.8%) and C18: 1n-7 (16.9%) was found. C18: 1n-7 was also very abundant in the liver tissue of *S. kaupi* I (9.2%).

In agreement with a high concentration of polyunsaturated fatty acids in the liver of *S. kaupi* (I), this tissue showed also a high concentration of eicosapentaenoic acid (5.4%) and docosahexaenoic acid (31.3%), whereas the liver of *S. kaupi* II had lower amounts of eicosapentaenoic acid (0.6%) and docosahexaenoic acid (4.4%). In the gonad and muscle of both specimens the amount of eicosapentaenoic acid ranged from 1.9 to 3.9% and of docosahexaenoic acid from 9.1 to 11.5%. The ratio DHA/EPA had, for the different tissues in both specimens, comparable mean values (muscle: 3.5; gonad: 2.7; liver: 6.4), while liver showed the highest value and gonad the lowest.

The total amount of identified fatty acids in *Cataetx laticeps* was 9.7 µg/mg dw in the muscle, 113.8 µg/mg dw in the gonad, and 476.37 µg/mg dw in the liver. In the gonad and liver tissues the monounsaturated fatty acids dominated (gonad: 55.1%; liver: 72.3%), whereas the muscle had 43.1% polyunsaturated fatty acids (30.0% monounsaturated; 24.3% saturated). The quantity of HUFA was high in the muscle (42.4%) followed by the gonad with 24.0% and the liver with 7.8%. *C. laticeps* was in the same way similar to *S. kaupi* I in having a high abundance of monounsaturated fatty acids of the n-7 series. C16: 1n-7 was the most abundant fatty acid in the gonad of this species (18.1%) and also very abundant in the liver (10.8%). C18: 1n-7 was 14.0% in the gonad and 9.3% in the muscle. The most abundant fatty acid in muscle was docosahexaenoic acid (31.3%) and in the liver C18: 1n-9 (51.3%). The concentration of eicosapentaenoic acid in the liver was low (1.0%) compared to the gonad (5.6%) and the muscle (4.8%). The highest DHA/EPA ratio was found in the muscle tissue (6.6). The value was 4.5 for the liver and 2.3 for the gonad.

From the squalid shark *Etmopterus princeps* two muscle samples and one liver were available. Muscle 1 had a total identified fatty acid content of 14.8 µg/mg dw, muscle 2 amounted to 39.4 µg/mg dw, and the liver 89.5 µg/mg dw. The muscles showed a high variation in their fatty acid profile. While in muscle 2 and in liver then was a clear domination of monounsaturated fatty acids and muscle 1 had 46.9% of polyunsaturated fatty acids. The high content of HUFA (42.5%) corresponds to this value and is comparable with the amount in the muscle of *Cataetx laticeps*. The most

abundant fatty acids in muscle 2 and liver were C18: 1n-9 (muscle 2: 19.8%; liver: 24.1%), C22: 6n-3 (muscle 2: 15.8%; liver: 12.1%) and C20: 1n-9 (muscle 2: 12.6%; liver: 13.0%). The most abundant fatty acids in muscle 1 were C22: 6n-3 (30.6%), C16: 0 (18.4%) and C18: 1n-9 (12.8%). The concentration of eicosapentaenoic acid (muscle 1: 3.1%; m²: 2.0%; liver: 3.1%) was in both muscles and in the liver low compared to the concentration of docosahexaenoic acid (muscle 1: 30.6%; m²: 15.8%; liver: 12.1%). That led to relatively high DHA/EPA ratio in muscle 1 with 10.2, a ratio of 7.9 in muscle 2 and of 4.2 in the liver.

The only available sample of *Epigonus telescopus* was the dorsal muscle, which had an identified fatty acid amount of 12.9 µg/mg dw. The dominating fatty acids were polyunsaturated (51.8%) accompanied by a relatively high (compared to the amount in the tissues of the other species) content of saturated fatty acids (30.5%). The concentration of monounsaturated fatty acids amounted to 15.9%. The HUFA of the muscle was high with 51.8%. Docosahexaenoic acid was the most abundant fatty acid in this tissue sample (37.3%). C16: 0 (23.1%) and C18: 1n-9 (8.4%) were also very abundant. Eicosapentaenoic acid was present with an amount of 5.4%, leading to a DHA/EPA ratio of 6.9.

Comparison of fatty acid compositions of muscle tissues

The muscle tissue total fatty acid concentration ranged between 10.69 µg/mg dw to 348.62 µg/mg dw, whereas the total identified fatty acid concentration was between 9.77 µg/mg dw to 318.67 µg/mg dw. Thus, the percentage of not identified (unknown) fatty acids ranged between 4.37% to 14.27%.

In the analysed muscles of *S. parasitica*, *I. blachei*, *S. kaupi* I + II, and *E. princeps* (muscle 2) monounsaturated fatty acids dominated (52.6 to 73.5%), it should be noted that all those muscles were dissected with traces of fat layer located directly under the skin. In the muscles of *C. laticeps*, *E. telescopus* and *E. princeps* (muscle 1, without fat layer) polyunsaturated fatty acids presented the highest amount (43.1 to 51.8%) even though not as clearly as the dominant MUFA in the other five muscles.

The concentration of the saturated fatty acids ranged in the muscles with fat between 16.9 to 18.5% and in the muscles without fat layer between 24.3 to 30.5%. Furthermore, the dominating fatty acid in the 'fatty' muscles was the MUFA C18: 1n-9 (19.8-30.8%) whereas in the muscles of *C. laticeps*, *E. telescopus* and *E. princeps* (muscle 1), without fat layer, the PUFA docosahexaenoic acid C22: 6n-3 dominated (30.6 to 37.3%). This fatty acid was also abundant in the muscles of *I. blachei*, *S. kaupi* I + II and *E. princeps* (muscle 2) (9.1 to 15.8%). In the muscles of *S. parasitica*, *I. blachei*, *S. kaupi* II and *E. princeps* (muscle 2) the MUFA C20: 1n-9 was present in a high concentration (12.6 to 18.4%). In the muscle of *C. laticeps* the MUFA C18: 1n-7 was the third highest abundant fatty acid (9.3%).

The most abundant saturated fatty acid in the muscle samples with fat layer was palmitic acid 16: 0 (17.0 to 23.1%). C18: 0 and C14: 0 were also abundant.

The amount of HUFA was according to the values of the amount of saturated fatty acids in the samples with additional fat (of the fat layer) lower (5.4% in *S. parasitica* to 26.8% in *E. princeps* (muscle 2) than in the samples without fat layer (42.4 to 51.8%).

The ratio DHA/EPA showed no remarkable difference between samples with or without fat layer. It was relatively high in all samples and ranged between 3.22 in *S. kaupi* I to 10.15 in *E. princeps* (muscle 1).

Comparison of fatty acid compositions of liver tissues

From all the caught species except *E. telescopus*, liver samples for fatty acid analysis were available. The identified fatty acid concentration ranged from 26.1 µg/mg dw in *S. kaupi* I to 476.4 µg/mg dw in *C. laticeps*, the non-identified percentage between 1.9 to 12.7%.

In all species, except in *S. kaupi* I, the MUFA concentration dominated in the range of 57.6 to 72.3% of the total identified fatty acid amount. *S. kaupi* I showed a higher concentration in PUFA (43.5%). The concentration of saturated fatty acids ranged from 18.2% in *E. princeps* to 24.3% in *S. kaupi* I.

The most abundant fatty acids were C18: 1n-9 in *C. laticeps* (51.3%), *S. kaupi* II (38.2%), *S. parasitica* (31.9%), *I. blachei* (31.2%) and *E. princeps* (24.1%) and C22: 6n-3 in *S. kaupi* I (31.3%). C22: 6n-3 was also very abundant in the liver of *E. princeps* (12.1%) and *I. blachei* (9.2%). The MUFA C20: 1n-9 was again very abundant in *E. princeps* (13.0%), *S. parasitica* (11.0%) and *S. kaupi* II (10.7%). The vacenic acid C18: 1n-7 was one of the most abundant fatty acids in *S. kaupi* I (9.2%) and in the liver of *C. laticeps*, palmitoleic acid C16: 1n-7 had the highest concentration (10.8%).

The most abundant saturated fatty acid was palmitic acid (C16: 0) with a content of 10.8% in *E. princeps* to 17.2% in *S. kaupi* I.

The concentration of HUFA ranged from 7.4% in *S. kaupi* II to 42.7% in *S. kaupi* I. The content was clearly higher in *S. kaupi* I (42.7%), *E. princeps* (20.7%), *I. blachei* (16.1%) and *S. parasitica* (10.4%).

The ratio DHA/EPA in the liver samples ranged from 3.5 (*I. blachei*) to 6.9 (*S. kaupi* II) and was lower than in the muscles comparing the averages (6.29 in muscle; 5.27 in liver).

Comparison of fatty acid compositions of gonad tissues

For the analysis of the gonad fatty acid composition in hot vent fishes only the gonads of *S. parasitica*, *I. blachei*, *C. laticeps* and both *S. kaupi* specimens were available.

The results of this examination showed also a clear domination of monounsaturated fatty acids in the range of 55.1% in *C. laticeps* to 70.2% in *S. kaupi* I. The exception was *S. parasitica* with a monounsaturated fatty acid content of 27.0% and a dominating polyunsaturated amount of 45.4%.

The most abundant fatty acid in the gonad was C18: 1n-9 in *I. blachei* (36.3%), *S. kaupi* I (20.4%) and *S. kaupi* II (28.4%), whereas in *S. parasitica* C22: 6n-3 was found as the most abundant (28.3%). In *C. laticeps* C16: 1n-7 was the dominated fatty acid (18.1%) followed by C18: 1n-9 (14.6%) and C18: 1n-7 (14.0%). Also *S. kaupi* I showed a high abundance of n-7 fatty acids with C16: 1n-7 (19.8%) and C18: 1n-7 (16.9%). C16: 0 was in all gonads the most abundant saturated fatty acid (17.4% in *S. parasitica*, 17.1% in *I. blachei*, 12.7% in *S. kaupi* I, 11.1% in *S. kaupi* II and 12.3% in *C. laticeps*).

The content of HUFA amounted to 42.1% in *S. parasitica*, whereas the content was clearly lower in *I. blachei* (10.2%), *S. kaupi* I (10.2%), *S. kaupi* II (18.9%) and *C. laticeps* (24.0%).

I. blachei, *C. laticeps* and the two *S. kaupi* specimens ranged from 2.3 to 4.8 concerning the DHA/EPA ratio, whereas *S. parasitica* showed a higher DHA/EPA ratio (10.1).

Lipid class composition

Neutral lipids

The dominant lipid classes in all three organs of these six species were triglycerides, sterols and polar lipids (Tables 3 to 6). Only the gonad of *S. parasitica*, the muscle 1 of *E. princeps*, and the muscle of *C. laticeps* deviated from this result. In these samples no triglycerides could be detected. Furthermore, free fatty acids were registered and in some samples sterolesters or alkyl-diacyl-glycerides were found.

The content of triglycerides was very high in the muscle of *S. parasitica* (50.7%), whereas in the liver only 18.9% of the lipids are triglycerides and in the gonad no triglycerides could be detected. The concentration of sterols and polar lipids were equivalent in amount and relation in the three different tissues. The muscle showed 17.4% polar lipids and 18.9% sterols. The amount of both classes were higher in the liver, 27.9% polar lipids and 32.5% sterols. Finally, in the gonad 29.2% polar lipids and 27.2% sterols were found. The amount of free fatty acids were similar in muscle, liver and gonad (8.7 to 9.9%). Besides, 3.4% of lipid in the muscle of *S. parasitica* were sterolester; in the liver 7.7% of sterolester were detected.

I. blachei showed a high concentration of triglycerides in muscle (42.2%) and gonad (40.9%), whereas in liver the amount of triglycerides were about 29.0%. In the liver sterols dominated with a percentage of 34.9 (in muscle: 11.0%; in gonad: 10.1%).

The highest amount of polar lipids were also found in the muscle tissue with 34.4%, followed by 20.1% in the liver and 17.0% in the gonad. Free fatty acids made out 4.0% of the lipids in muscle, 10.1% in liver, and 7.4% in gonad. In liver and gonad sterolester and alkyl-diacyl-glyceride could be detected, in gonad even a high amount of sterolester about 15.7%.

TABLE 3 - Lipid class composition and content (%) in muscle tissues (with fat layer) (nd = not detected).

Lipid Class	<i>S. parasitica</i>	<i>E. princeps</i> muscle 2	<i>I. blachei</i>	<i>S. kaupi</i> I	<i>S. kaupi</i> II
Polar lipids	17.4	10.4	34.4	11.7	18.3
Free fatty acids	8.7	3.8	4.0	6.8	5.6
Sterols	18.9	9.4	11.0	13.8	10.3
Triglycerides	50.7	21.5	42.2	64.1	63.0
Sterolester	3.4	0.6	nd	nd	nd
Alkyl-diacyl-glycerides	nd	39.0	nd	nd	nd

TABLE 4 - Lipid class composition and content (%) of muscle tissues (without fat layer) (nd = not detected).

Lipid Class	<i>E. princeps</i> muscle 1	<i>C. laticeps</i>	<i>E. telescopus</i>
Polar lipids	37.0	44.4	32.0
Free fatty acids	9.5	8.7	6.8
Sterols	26.1	28.7	51.6
Triglycerides	nd	nd	nd
Sterolester	nd	nd	8.4
Alkyl-diacyl-glycerides	nd	nd	nd

The analysed neutral lipid composition of the two *S. kaupi* specimens corresponded to each other. Only in the liver were deviations registered which are worth mentioning. The content of polar lipids in liver of both *S. kaupi* I and II was similar (13.2% (I) / 19.7% (II)). That applied also for the concentration of free fatty acids in the liver of both specimen (6.8% (I) / 5.6% (II)).

TABLE 5 - Lipid class composition and content (%) of gonad tissues (nd = not detected).

Lipid Class	<i>S. parasitica</i>	<i>I. blachei</i>	<i>C. laticeps</i>	<i>S. kaupi</i> I	<i>S. kaupi</i> II
Polar lipids	29.2	17.0	13.8	9.0	11.1
Free fatty acids	9.9	7.4	13.7	5.9	7.2
Sterols	27.2	10.1	15.2	13.7	8.8
Triglycerides	nd	40.9	40.6	54.7	48.7
Sterolester	nd	15.7	9.9	6.7	7.9
Alkyl-diacyl-glycerides	nd	2.3	3.3	1.9	2.7

TABLE 6 - Lipid class composition and content (%) of liver tissues (nd = not detected).

Lipid Class	<i>S. parasitica</i>	<i>E. princeps</i>	<i>I. blachei</i>	<i>C. laticeps</i>	<i>S. kaupi</i> I	<i>S. kaupi</i> II
Polar lipid	27.9	23.6	20.1	11.5	13.2	19.7
Free fatty acids	9.3	5.3	10.1	10.2	9.1	5.1
Sterol	32.5	10.7	34.9	15.9	38.7	16.1
Triglycerides	18.9	26.4	29	50.6	22.4	48
Sterolester	7.7	nd	4.4	11.5	9	nd
Alkyl-diacyl-glycerides	nd	31.2	0.1	0.7	2.3	nd

Marked differences of concentration of sterols and triglycerides were observed. In the liver of *S. kaupi* I 38.7% of the total lipid content were sterols, but in *S. kaupi* II sterols amounted to 16.1%. On the other hand, *S. kaupi* II showed a high amount of triglycerides (48.0%), whereas in the liver of *S. kaupi* I only 22.4% of the total lipid content were triglycerides. Furthermore, in the liver of *S. kaupi* I sterolesters and alkyl-diacyl-glycerides could be registered but there was no detection of these two lipid classes in the liver of the other specimen.

The muscles of *S. kaupi* I and II showed also no sterolesters and alkyl-diacyl-glycerides. The content of triglycerides amounted 64.1% or 63.0%, respectively. The concentration of the sterols was about 13.8% in *S. kaupi* I and 10.3% in *S. kaupi* II. In specimen I, 11.7% of the lipids were polar, whereas in specimen II 18.3% were polar.

In the gonad the content of polar lipids were slightly lower (9.0% or 11.1%, respectively). Triglycerides content amounted to 54.7% in *S. kaupi* I and of 48.7% in *S. kaupi* II, whereas the percentage of the sterols were 13.7 and 8.8 respectively. In both gonads sterolesters (specimen I: 6.7% / specimen II: 7.9%) and alkyl-diacyl-glycerides (specimen I: 1.9% / specimen II: 2.7%) were found.

The muscle of *C. laticeps* contained 44.4% polar lipids, 8.7% free fatty acids, and 28.7% sterols. No triglycerides, sterolesters or alkyl-diacyl-glycerides were detected. In the liver and the gonad of *C. laticeps* triglycerides (50.6% in liver; 40.6% in gonad) were the dominant lipid class, followed by the sterols. The percentage of polar lipids in liver (11.5%) and gonad (13.8%) was clearly lower than in the muscle of this species.

Beside this, in the liver and gonad a high percentage of sterolesters was registered, with 11.5% sterolesters in the liver and 9.9% in gonad. Furthermore, 3.3% alkyl-diacyl-glycerides in gonad could be detected and also a trace of 0.7% in the liver.

In the muscle 1 of *E. princeps* a similar lipid composition to that in *C. laticeps* was found. Of the total lipid content, 37.0% were polar lipids, 26.1% sterols, and 9.5% free fatty acids. The other classes were not registered, while in muscle 2, 21.5% triglycerides occurred and even 39.0% alkyl-diacyl-glycerides, which were, in that muscle, the main part of the total lipid content: 10.4% were polar lipids, 3.8% free fatty acids and 9.4% sterols. A small trace of sterolester was detected (0.6%), while in the liver of *E. princeps* as well as in muscle 1, no sterolesters were found.

The liver also contained a high amount of alkyl-diacyl-glycerides (31.2%), followed by 26.4% triglycerides and 23.6% polar lipids. The free fatty acids were represented by 5.3% and the sterols by 10.7%.

The muscle, the only organ analysed from *E. telescopus* showed a clear dominance of sterols (51.6%), while the polar lipids made up 32.0% of the total lipid content: 6.8% were free fatty acids and 8.4% sterolester. No triglycerides or alkyl-diacyl-glycerides were detected.

Comparison of neutral lipid composition of muscles (Tables 3 and 4)

The three muscles without fat (Table 4) were muscle 1 of *E. princeps*, the muscle of *C. laticeps* and of *E. telescopus*. In all muscles we could find a relatively high content of polar lipids (*E. telescopus*: 32.0%), whereas in *E. princeps* (37.0%) and *C. laticeps* (44.4%) this lipid class was even the most abundant one. The second most abundant class were the sterols, represented in *E. princeps* by 26.1%, in *C. laticeps* by 28.7%, and in *E. telescopus* by 51.6%. In *E. princeps* and *C. laticeps* only the further lipid class of free fatty acids was found (9.5% in *E. princeps*; 8.7% in *C. laticeps*), while *E. telescopus* contained 6.8% free fatty acids and also 8.4% sterolester. In these muscles neither triglycerides nor alkyl-diacyl-glycerides were registered.

The results in the muscles containing fat layer (Table 3) were different. In these muscles the main lipid class were the triglycerides (*S. parasitica*: 50.7%; *I. blachei*: 42.2%; *S. kaupi* I: 64.1%; *S. kaupi* II: 63.0%; *E. princeps*: 21.5%) with an exception in muscle 2 of *E. princeps*. Here, the most abundant class were the alkyl-diacyl-glycerides (39.0%).

The concentration of polar lipids were lower than in the muscles without fat. They ranged from 10.4% in *E. princeps* to 18.3% in *S. kaupi* II (except *I. blachei* with 34.4% of polar lipids). The sterols ranged between 9.4% in *E. princeps* to 18.9% in *S. parasitica*.

In addition, 3.4% of sterolesters in *S. parasitica* and 0.6% in *E. princeps* (muscle 2) were found, while in the remaining muscles with fat neither sterolester nor alkyl-diacyl-glycerides could be detected.

Comparison of neutral lipid composition of gonads (Table 5)

The gonads of four of the five analysed species showed a dominance in triglycerides (40.6 to 54.7%), while in the gonad of *S. parasitica* no triglycerides could be registered, even neither sterolester nor alkyl-diacyl-glycerides. In *S. parasitica* 29.2% of polar lipids, 27.2% of sterols and 9.9% of free fatty acids were detected. The other four gonads of *I. blachei*, *C. laticeps* and the two *S. kaupi* specimens were more similar to each other. Polar lipid concentrations between 9.0 to 17.0% were found, the sterol content ranged between 8.8% in *S. kaupi* II to 15.2% in *C. laticeps*, and the percentages of sterolesters were between 6.7% in *S. kaupi* I to 15.7% in *I. blachei*. The lower concentration of alkyl-diacyl-glycerides ranged between 1.9 to 3.3%.

Comparison of neutral lipid composition of livers (Table 6)

Comparing the lipid composition in the liver of *S. parasitica*, *I. blachei*, *C. laticeps*, *S. kaupi* I and II and *E. princeps* no clear dominance of one lipid class was detected. In *S. parasitica* (32.5%), *I. blachei* (34.9%) and *S. kaupi* I (38.7%), the sterols were the most abundant group, while in *C. laticeps* and *S. kaupi* II triglycerides were dominant and in *E. princeps* the class of the alkyl-diacyl-glycerides. In *I. blachei*, *C. laticeps* and *S. kaupi* I small traces of alkyl-diacyl-glycerides were found (0.1 to 2.3%). Sterolester was detected in *S. parasitica* (7.7%), *I. blachei* (4.4%), *C. laticeps* (11.5%) and *S. kaupi* I (9.0%). The content of polar lipids ranged between 11.5% in *C. laticeps* to 27.9% in *S. parasitica*.

Polar lipids (Tables 7-10)

As shown in Tables 7, 9 and 10, a dominance of phosphatidylinositol in muscle, liver and gonad of *S. parasitica* was found. The muscle contained 50.3% phosphatidylinositol of the total polar lipid amount, the liver 44.5% and the gonad 44.7%. Concerning the concentrations of further polar compounds like lysophosphatidylcholine, phosphatidylserine, phosphatidylcholine and phosphatidylethanolamin the different organs showed considerable variability. In muscle and liver of *S. parasitica* no lysophosphatidylcholine was detected, but in gonad 7.4%

of this phospholipid was found. The liver showed 27.3% of phosphatidylserine, while the gonad contained only 4.0% and the muscle only 1.9%. The liver was the organ mostly rich in phosphatidylcholine (22.5%) (muscle: 11.8%; gonad: 8.8%). Finally, phosphatidylethanolamine was present in a high amount (32.5%) in the muscle of this species; the liver showed a low content of 1.1% and the gonad contained 17.5%.

TABLE 7 - Polar lipid composition and content (%) of muscles (with fat layer) (nd = not detected).

Lipid Class	<i>S. parasitica</i>	<i>I. blachei</i>	<i>S. kaupi</i> I	<i>S. kaupi</i> II	<i>E. princeps</i> muscle 2
Lysophosphatidyl choline	nd	1.9	7.2	nd	4.6
Phosphatidylserine	1.9	5.8	7.9	2.2	12.0
Phosphatidylcholine	11.8	28.3	20.5	15.2	46.7
Phosphatidylinositol	50.3	19.2	44.3	52.9	nd
Phosphatidylethanol-amine	32.5	31.0	11.1	26.6	34.0

TABLE 8 - Polar lipid composition and content (%) of muscles (without fat layer).

Lipid Class	<i>C. laticeps</i>	<i>E. telescopus</i>	<i>E. princeps</i> muscle 1
Lysophosphatidylcholine	3.4	1.8	3.0
Phosphatidylserine	4.1	7.8	2.5
Phosphatidylcholine	8.3	25.0	13.1
Phosphatidylinositol	36.6	35.5	48.1
Phosphatidylethanolamine	17.4	13.2	21.4

TABLE 9 - Polar lipid composition and content (%) of gonads (nd = not detected).

Lipid Class	<i>S. parasitica</i>	<i>I. blachei</i>	<i>S. kaupi</i> I	<i>S. kaupi</i> II	<i>C. laticeps</i>
Lysophosphatidylcholine	7.4	2.8	3.4	nd	nd
Phosphatidylserine	4.0	11.1	4.1	nd	3.1
Phosphatidylcholine	8.8	9.5	15.3	21.8	23.4
Phosphatidylinositol	44.7	53.1	55.5	47.1	44.8
Phosphatidylethanolamine	17.5	19.6	17.6	30.1	26.3

TABLE 10 - Polar lipid composition (%) of livers (nd = not detected).

Lipid Class	<i>S. parasitica</i>	<i>I. blachei</i>	<i>S. kaupi</i> I	<i>S. kaupi</i> II	<i>C. laticeps</i>	<i>E.princeps</i>
Lysophosphatidylcholine	nd	14.1	4.8	nd	11.5	7.1
Phosphatidylserine	27.3	nd	7.3	25.6	9.3	11.7
Phosphatidylcholine	22.5	15.4	16.3	20.9	10.9	43.4
Phosphatidylinositol	44.5	33.1	49.6	48.1	58.2	12.8
Phosphatidylethanolamine	1.1	13.5	12.6	nd	3.8	18.0

In the tissues of *I. blachei* (Tables 7, 9 and 10), the dominance of phosphatidylinositol was only found in liver (33.1%) and gonad (53.1%), whereas the muscle contained 19.2% and 31.0% of phosphatidylethanolamine and 28.3% of phosphatidylcholine. In the muscle, lysophosphatidylcholine and phosphatidylserine were found in lower amounts (1.9% or 5.8%, respectively). In the gonad a corresponding concentration of lysophosphatidylcholine (2.8%) was detected. However, the liver contained 14.1% lysophosphatidylcholine, but no phosphatidylcholine (content in gonad: 11.1%). Concerning the concentrations of phosphatidylcholine and phosphatidylethanolamine liver and gonad had corresponding values. In the liver 15.4% of the total polar lipid content is phosphatidylcholine and in the gonad 9.5%. Phosphatidylethanolamine was 13.5% in the liver and 19.6% in the gonad.

The two specimen of *S. kaupi* (Tables 7, 9 and 10) had only a few concentrations in common. In both specimens there was a clear dominance of phosphatidylinositol in muscle, liver and gonad. This amount ranged from 44.3 to 55.5%. Also, the values of the content of phosphatidylcholine were similar. All of them ranged from 15.2 to 21.8% in the three different tissues.

In muscle, liver and gonad of *S. kaupi* II no amounts of lysophosphatidylcholine were detected, whereas in the muscle of *S. kaupi* I 7.2%, in the liver 4.8%, and in the gonad 3.4% were found. *S. kaupi* II showed an irregular distribution of phosphatidylserine in the different organs: in the liver 25.6% of the polar lipids were phosphatidylserine; in the muscle 2.2%, and in gonad no phosphatidylserine could be detected; whereas *S. kaupi* I contained in all three organs a concentration ranging from 4.1 to 7.9%. *S. kaupi* I showed a content of phosphatidylethanolamine ranging from 11.1% in the muscle, 12.6% in the liver to 17.6% in the gonad. However, *S. kaupi* II contained 26.6% in the muscle, 30.1% in the gonad, but no amount in the liver.

Also in the tissues of *C. laticeps* (Tables 8-10), phosphatidylinositol was the dominant component: in the muscle 36.6%, in the liver 58.2% and in the gonad 44.8%. Furthermore, the gonad had high amounts of phosphatidylcholine (23.4%) and

phosphatidylethanolamine (26.3%). In the liver 10.9% of phosphatidylcholine and 3.8% of phosphatidylethanolamine were detected and in the muscle 8.3% and 17.4% respectively. The highest amount of lysophosphatidylcholine was found in the liver (11.5%), while 3.4% were detected in the muscle but nothing in the gonad tissue. Phosphatidylserine was represented with 9.3% in liver, 4.1% in muscle, and 3.1% in gonad.

The two muscles of *E. princeps* showed a different pattern of polar lipid composition. Muscle 1 (without fat layer) was rich in phosphatidylinositol (48.1%), whereas in muscle 2 (with fat layer) no phosphatidylinositol could be detected. In muscle 2 phosphatidylcholine was the dominant component (46.7%), while muscle 1 contained only 13.1% (Tables 7 and 8).

The concentration of lysophosphatidylcholine was similar (muscle 1: 3.0%; muscle 2: 4.6%); also the concentration of phosphatidylethanolamine (muscle 1: 21.4%; muscle 2: 34.0%). The content of phosphatidylserine amounted to 2.5% in muscle 1 and 12.0% in muscle 2 (Tables 7 and 8).

The liver showed, like the muscle with fat layer, a dominance of phosphatidylcholine, followed by 18.0% of phosphatidylethanolamine, 12.8% of phosphatidylinositol and 11.7% phosphatidylserine. The amount of lysophosphatidylcholine was a little higher than in the muscles (7.1%) (Table 10).

Finally, the muscle sample of *E. telescopus* showed a dominance of phosphatidylinositol (35.5%), followed by 25.0% content of phosphatidylcholine. Phosphatidylethanolamine was represented by 13.2%, phosphatidylserine by 7.8%, and lysophosphatidylcholine by 1.8% (Table 8).

Comparison of polar lipid composition of muscles

Regarding the muscle with fat layer (Table 7) phosphatidylinositol was dominant (44.3 to 52.9%), except in the muscle of *I. blachei* (19.2%) and muscle 2 of *E. princeps* (not detected). In *I. blachei*, the main amount of polar lipids belongs to phosphatidylethanolamine (31.0%) and phosphatidylcholine (28.3%), while in *E. princeps* no phosphatidylinositol was found, but a high amount of phosphatidylcholine (46.7%) and phosphatidylethanolamine (34.0%). Also in *S. parasitica* (32.5%) and *S. kaupi* II (26.6%) a high amount of phosphatidylethanolamine was detected (*S. kaupi* I: 11.1%), but the concentrations of phosphatidylcholine in both *S. kaupi* specimen and *S. parasitica* ranged from 11.8 to 20.5%. Lysophosphatidylcholine was not detected in the muscle of *S. parasitica* and *S. kaupi* II and ranged in the remaining species from 1.9% in *I. blachei*, 4.6% in *E. princeps* to 7.2% in *S. kaupi* I (Table 7).

The muscles without fat layer (Table 8) of *C. laticeps*, *E. telescopus* and *E. princeps* all showed a dominance of phosphatidylinositol ranging from 35.5% in *E. telescopus* to 48.1% in *E. princeps*. Furthermore, phosphatidylethanolamine (13.2 to 21.4%) and phosphatidylcholine (8.3 to 25.0%) was abundant.

Comparison of polar lipid composition of gonads

In the analysed gonads (Table 9) a clear dominance of phosphatidylinositol was found (44.7 to 55.5%). Also phosphatidylethanolamine (17.5 to 30.1%) and phosphatidylcholine (8.8 to 23.4%) were very abundant. Some differences existed in the content of lysophosphatidylcholine and phosphatidylserine. In *S. kaupi* II and *C. laticeps* no lysophosphatidylcholine was detected. *I. blachei* showed an amount of 2.8%, *S. kaupi* I 3.4%, and *S. parasitica* 7.4%. The amount of phosphatidylserine ranged from 3.1% in *C. laticeps* to 11.1% in *I. blachei*, but in *S. kaupi* II no phosphatidylserine was detected.

Comparison of polar lipid composition of livers

As shown in Table 10, phosphatidylinositol was the most abundant polar component in the liver of *S. parasitica* (44.5%), *I. blachei* (33.1%), *S. kaupi* I (49.6%), *S. kaupi* II (48.1%) and *C. laticeps* (58.2%), while in *E. princeps* only 12.8% were phosphatidylinositol, but 43.3% phosphatidylcholine. Also in the liver of the other species an abundance of phosphatidylcholine was observed (10.9 to 22.5%), but in the remaining polar components there was a high variation. The content of lysophosphatidylcholine ranged from 0 to 14.1%, the content of phosphatidylserine from 0 to 27.3% and that of phosphatidylethanolamine from 0 to 18.0%.

DISCUSSION

Fatty acid composition

Monounsaturated fatty acids were the dominant components in muscle, gonad and liver tissue of the species examined. The degree of monounsaturation ranged from 53 to 74% in these tissues. Those values concur with the amount of monounsaturated fatty acids (40-70%) found in the same tissues of some deep-sea fish species caught at the Madeira Island Slope ($n = 5$) at a depth of 4000 m. In fish species caught at the Portuguese Slope ($n = 5$) at a depth of 830 m monounsaturated fatty acids also dominated but not as obvious as in the species examined in this work and in the species from the 4000 m depth. The monounsaturated amount of fatty acids in the species at the Portuguese Slope ranged from 28% (average in muscle) to 49% (average in liver). Cod liver oil showed a percentage of 71.5% monounsaturated fatty acids.

Exceptions concerning the clear predominance of monounsaturated fatty acids were found in the muscles of *C. laticeps*, *E. telescopus* and muscle 1 of *E. princeps* ([PUFA] = 43-52%); furthermore in the liver of *S. kaupi* I ([PUFA] = 44%) and the gonad of *S. parasitica* ([PUFA] = 45%). In these tissues the polyunsaturated fatty acids dominated.

Thus, this high degree of monounsaturation in the fatty acid profile found in the hydrothermal vent fishes and in fishes living in less deep waters or caught at a depth at 4000 m (non-hydrothermal vent fishes) does not reflect the fact of hydrothermal vent species being consumers of alternative food chains of which chemoautolithotrophic bacteria are the primary producers. Results suggest that in marine vertebrates, at least in the class of fishes, the predominance of monounsaturated fatty acids is common. The opposite case was found in surface waters-dwelling marine invertebrates (BEN-MLIH *et al.*, 1992). Littoral mussels were characterized by a predominance of polyunsaturated fatty acids (C20: 5n-3, C22: 6n-3), reflecting the planktonic origin of their food. On the other hand, deep hydrothermal vent symbiotic bivalves fatty acid distribution was dominated by an abundance of monounsaturated acids (double bond in the n-7 position) reflecting their bacterial origin.

A quality comparison between the fatty acid profile of the analysed tissues of the hot vent fishes and cod liver oil showed an identical fatty acid composition. In all analysed tissues and in cod liver oil the fatty acids C18: 3n-6 and Iso C18: 0 were not detected. Furthermore, the polyunsaturated fatty acid C16: 3n-1 was absent in cod liver oil but extant in the gonad of *I. blachei* and *S. kaupi* I and in the liver of *I. blachei* and *S. kaupi* II.

The assumption that different food chains at hydrothermal vent sites are reflected in the fatty acid profile of the consumers was tested looking at the major fatty acids detected in the hydrothermal vent deep-sea species. In *S. parasitica*, *I. blachei*, *E. princeps*, *E. telescopus* and one *S. kaupi* species (II) the major fatty acids were C18: 1n-9, C20: 1n-9, C22: 6n-3, C16: 0 similar to those found in the deep-sea fishes from the Madeira Island Slope, the fishes from the Portuguese Slope and for the oreo and orange roughy species analysed by BAKES *et al.* (1995). Besides, in muscle, gonad and liver of *Cataetyx laticeps* and in gonad and liver tissue of *Synaphobranchus kaupi* I considerable amounts of monounsaturated fatty acids of the n-7 series were detected. The muscle of *C. laticeps* showed a content of 9.3% for the MUFA C18: 1n-7. Sixteen per cent of the total fatty acid content in this muscle belongs to monounsaturated fatty acids having the double bond in n-7 position and 53.2% of the monounsaturated fatty acid amounts in the muscle are n-7 fatty acids. In the gonad of *C. laticeps* even 34.5% of the total fatty acid content were monounsaturated n-7 fatty acids and made up 62.6% of the monounsaturated amount. Here, the concentration of C18: 1n-7 amounted to 14% and the concentration of C16: 1n-7 to 18.1%. The liver contained 10.8% of C16: 1n-7. In *S. kaupi* I the gonad had 39.5% of the total fatty acid content monounsaturated n-7 fatty acids. C16: 1n-7 made up 19.8% and C18: 1n-7 16.9% of the total amount. In the liver of *S. kaupi* I 9.2% were C18: 1n-7, 53.1% of the monounsaturated fatty acids were n-7 fatty acids, and this part made up 15.8% of the total fatty acid amount. The high content of the monounsaturated fatty acids of the n-7 series can reflect the effects of the different energy source at the hydrothermal vent site, because they are characteristic for bacteria.

The concentration of branched *iso* and *ante-iso* fatty acids in the gonad, muscle and liver of the seven examined species was low (gonad: 0.7-1.6%; muscle: 0.6-1.4%; liver: 0.4-1.2%) compared to the values found by BEN-MLIH *et al.* (1992) in deep hydrothermal vent symbiotic bivalves (15.6%). Branched fatty acids from C14 to C19 in *iso* and *ante-iso* positions were reported in most bacteria accounting for as much as 70% of the total fatty acids (BEN-MLIH *et al.*, 1992). The small content of those branched fatty acids found in the analysed tissues of the hydrothermal vent fishes does not reflect the participation at the chemosynthetic bacteria-based food chain. The amounts do not differ from that detected in fishes from the Portuguese Slope (830 m) or Madeira Island Slope (4000 m), respectively.

In all three tissues of the species a high amount of HUFA was detected. In the liver the amount of HUFA ranged from 7 to 43%, in the gonad from 10 to 42%, in the muscle with fat layer from 5 to 27% and in the muscle without fat layer from 42 to 53%. Thus, all three tissues are good sources of the high-unsaturated fatty acids, which are important for animal and human nutrition.

The ratio of docosahexaenoic acid (DHA) to eicosapentaenoic acid (EPA) ranged from 4.5 (average in gonad), 5.1 (average in liver) to 6.3 (average in muscle). There were no remarkable differences in the ratio between muscle with or without fat layer, respectively. In all these tissues the concentration of DHA (muscle: 3.8 to 37.3%; gonad: 5.9 to 28.3%; liver: 4.4 to 31.3%) was clearly higher than the concentration of EPA (muscle: 0.6 to 5.4%; gonad: 1.2 to 5.6%; liver: 0.6 to 5.4%). Thus, the gonad is a source from which high amounts of both EPA and DHA are available. Finally, muscle, gonad and liver tissue of the seven hot vent species are rich sources of the docosahexaenoic acid.

To summarise, only the high content of fatty acids of the n-7 series leads to the conclusion that the fatty acid profile of the examined hydrothermal vent fishes compared to other deep-sea fishes is caused by the different primary production in the form of chemosynthetic bacteria.

Lipid class composition

In general, the lipid composition of muscle, gonad and liver was dominated by three classes: polar lipid, triglycerides and sterols. BAKES *et al.* (1995) found that the dominant lipid classes in the muscle of oreo from Australian waters and orange roughy from Northern Atlantic waters were polar lipid, wax ester and triacylglycerides. Free fatty acids, sterolesters and alkyl-diacyl-glycerides were minor components, but between the species and also between the different tissues of one species existed high variations. For instance, in the muscle of *C. laticeps*, *E. telescopus* and muscle 1 of *E. princeps* no triglycerides were detected whereas in muscle 2 of *E. princeps* the major lipid class was alkyl-diacyl-glyceride. Similarly, in the liver of *E. princeps*: alkyl-diacyl-

glycerides dominated as well as triglycerides and polar lipids. The liver of the other six species showed the clear dominance of triglycerides, polar lipids and sterols. In the liver of *C. laticeps* also sterolesters were abundant. The gonad tissue of *C. laticeps* and *S. kaupi* I and II showed the general abundance of the three lipid classes named above, but *C. laticeps* had also a higher abundance of free fatty acids and sterolesters. Also *I. blachei* had, besides the major classes, a higher abundance of sterolesters than of sterols. In *S. parasitica* only polar lipid, sterol and free fatty acid occurred.

For further comparison with the corresponding tissues of deep-sea fishes, which do not live near a hydrothermal vent no material was available for analyses.

The major polar lipid component in all species was phosphatidylinosite, followed by phosphatidylcholine and phosphatidylethanolamine, the minor components were phosphatidylserine and lysophosphatidylcholine. In all gonad tissues, which were available of *S. parasitica*, *I. blachei*, *C. laticeps* and *S. kaupi* I and II the clear predominance of phosphatidylinositol (45 to 56%) was obvious, as well as abundant components phosphatidylethanolamine (18 to 30%) and phosphatidylcholine (9 to 23%). Equivalent values were found in the muscle without fat layer of *C. laticeps*, *E. telescopus* and *E. princeps* (muscle 1), also in the muscles with fat layer of *S. parasitica*, and *S. kaupi* I and II (P.-inositol: 44 to 53%; P.-ethanolamine: 11 to 33%; P.-choline: 12 to 21%). On the other hand, in *E. princeps* no phosphatidylinositol was detected and phosphatidylcholine (47%) was the dominating polar component (P.-ethanolamine: 34%; P.-serine: 12%). In the muscle of *I. blachei* dominated phosphatidylethanolamine (31%).

All three major polar lipid components are found in animals, higher plants and micro-organisms, thus, the abundance of one component allows no conclusion about the food source of the fishes. Further investigations would be necessary analysing the polar lipid composition and content of 'non-hydrothermal vent' deep-sea fishes.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are greatly indebted to: D. Desbruyères and A.-M. Alayse, Chief-Scientists of DIVA 2 expedition, the Captain, Officers and Crew of N/O Nadir, and the pilots and crew of the Nautile deep submersible for all the help and collaboration provided on board; Patrick Briand, for helping in handling the material collected and J. G. Quinn for revising the English.

This investigation was sponsored by the European Union MAST 2 Programme, Project MARFLUX / ATJ, Contract No. MAST-MAS2 CT93 0070.

REFERENCES

BAKES, M. J., N. G. ELLIOTT, G. J. GREEN & P. D. NICHOLS:

1995. Variation in lipid composition of some deep-sea fish (Teleostei: Oreosomatidae and Trachichthyidae). *Comp. Biochem. Physiol.*, **111** B (4): 633-642.

BEN-MLIH, F., J.-C. MARTY & A. FIALA-MEDIONI:

1992. Fatty acid composition in deep hydrothermal vent symbiotic bivalves. *Journal of Lipid Research*, **33**: 1797-1806.

BLIGH, E. G. & W. J. DYER:

1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can. J. Biochem. Physiol.*, **37**: 911-917.

COLODNER, D., J. LIN, K. Von DAMM, L. BUTTERMORE, R. KOZLOWSKY, J.-L.

CHARLOU, J.-P. DONVAL, C. WILSON & THE LUCKY STRIKE TEAM:

1993. Chemistry of Lucky Strike hydrothermal fluids: initial results. *Transactions of the American Geophysical Union*, **74**: 99.

HUMPHRIS, S. E., M. K. TIVEY & Y. FOUQUET:

1993. Comparison of hydrothermal deposits at the Lucky Strike Vent Field with other Mid-Ocean Ridge vent sites. *Transactions of the American Geophysical Union*, **74**: 100.

SALDANHA, L.:

1994. Fishes observed and collected during the *ALVIN* dives at the Lucky Strike thermal vent site (Mid-Atlantic Ridge-1993). *Cybium*, **18** (4): 460-462.

SALDANHA, L. & M. BISCOITO:

1997. Fishes from the Lucky Strike and Menez Gwen hydrothermal vent sites (Mid-Atlantic Ridge). *Boletim do Museu Municipal do Funchal (História Natural)*, **49**: 189-206.

Van DOVER, C. L.:

1995. Ecology of Mid-Atlantic Ridge hydrothermal vents. In: *Hydrothermal Vents and Processes* (eds.: L. M. Parson & D. R. Dixon). Geological Society Special Publication, **87**: 257-294.

Van DOVER, C. L., D. DESBRUYÈRES, M. SEGONZAC, T. COMTET, L. SALDANHA,
A. FIALA-MÉDIONI & C. LANGMUIR:

1996. Biology of the Lucky Strike hydrothermal field. *Deep-Sea Research*, **43** (9):
1509-1529.

L'ICHTYANDRE (1901) D'ETIENNE PEAU, UN SCAPHANDRE AUTONOME OUBLIÉ DE L'HISTOIRE DE LA PLONGÉE

Par PATRICK M. ARNAUD ¹ et JEAN M. BEUROIS ²

Avec 3 figures et 2 planches

ABSTRACT. The *Ichtyandre* (1901) of Etienne Peau, a self-contained diving apparatus unrecorded by the history of diving. The lost patent of the *Ichtyandre* of E. Peau has been discovered in the private archives of his family. It is used as a basis for its thorough description and illustration. Its different parts are evaluated and compared to contemporary (particularly Rouquayrol-Denayrouze) and previous (18th and 19th century) diving equipments. Several suggested features are either classical (helmet, shoes...) or of questionable efficiency (thoracic armour and metallic rings, anti-steam device...). Furthermore, the professional divers of the beginning of 20th century were very conservative and reluctant to complete autonomy and to the use of phone. So, it is shown that the *Ichtyandre*, interesting as it may be, was coming either too late – for professional divers who appreciated since 1875 the Rouquayrol-Denayrouze diving equipment –, or too early – for the non-professional diving that will not develop before the twenties or thirties.

RESUMO. O *Ichtyandre* (1901) de Etienne Peau, um escafandro autónomo esquecido na história do mergulho. A patente desaparecida do *Ichtyandre* de E. Peau foi descoberta nos arquivos da sua família. Com base nela é feita uma descrição e ilustração detalhadas. Os seus diferentes componentes são avaliados e comparados com equipamentos de mergulho contemporâneos (particularmente o de Rouquayrol-Denayrouze) e anteriores (séculos XVIII e XIX). Várias características técnicas sugeridas por E. Peau são clássicas (capacete, sapatos...)

¹ Université de la Méditerranée, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie des Lions, 13007 Marseille, France. E-mail: patrick.arnaud@com.univ-mrs.fr

² Direction de l'Environnement et des Déchets, Ville de Marseille, Marseille, France.

ou de questionável eficiência (armadura torácica e anéis metálicos, mecanismo anti-embaciamento...). Acresce ainda que os mergulhadores profissionais do começo do século XX eram muito conservadores e relutantes quanto à completa autonomia e ao uso do telefone. Assim, o *Ichtyandre*, embora muito interessante, ou chegou demasiado tarde – para os profissionais que, já desde 1875, apreciavam o escafandro de Rouquayrol-Denayrouze – ou demasiado cedo – para o mergulho amador, que só se desenvolveu a partir dos anos 20 ou 30 do século XX.

ETIENNE PEAU, 1877-1940 (Fig. 1), qui n'était guère connu que de certains visiteurs des îles Kerguelen ou de rares spécialistes de l'histoire de la photographie sous-marine, a été tout à fait oublié par les historiens de la plongée, pourtant assez nombreux. Il a fallu attendre le résultat de nos recherches (ARNAUD *et al.*, 1994) pour que sa vie, son oeuvre et ses inventions autres que photographiques soient enfin révélées, y compris l'aspect et le principe général de son nouveau scaphandre de 1901.



Fig. 1. - Etienne Peau (1877-1940), debout et en canotier, à l'époque de ses inventions.

C'est sur ce scaphandre, que nous n'avons que brièvement commenté et incomplètement illustré, afin de ne pas sortir du cadre d'une biographie équilibrée, que nous voulons apporter ici les compléments d'information qu'il mérite.

Nous avons eu le plaisir de découvrir dans les archives personnelles de la fille d'ETIENNE PEAU, Mme Pinel, l'exemplaire personnel original du brevet de ce scaphandre (Fig. 2). Ceci comblait une grave lacune des archives de l'Institut national de la Propriété industrielle (Paris), où ce brevet manquait, bien que légalement homologué et répertorié. Cette lacune excuse très largement l'oubli de quelques 90 années dans lequel est resté ce brevet! Ajoutons que ce dernier, entré récemment à l'INPI, peut y être désormais consulté sans difficulté.

OFFICE INTERNATIONAL DE BREVETS D'INVENTION
 MARILLIER & ROBELET
 43, Boulevard Bonne-Nouvelle, 43 - PARIS

Bufiletra

Mémoire Descriptif
à l'appui de la demande
d'un

BREVET D'INVENTION
de Quinze Années.

Pour

Nouveau système de scaphandre supprimant l'emploi de l'air comprimé et, par là même, les causes d'accidents physiologiques chez les ouvriers sous-marins

Par

Monsieur Etienne PEAU

-o-o-o-o-o-

Le but de la présente demande de brevet d'invention est de ne garantir la propriété exclusive temporaire, conformément à la loi, d'un nouveau système de scaphandre que j'ai imaginé, lequel présente de grands avantages sur les systèmes similaires connus à ce jour, en ce sens qu'il supprime l'emploi de l'air comprimé et, par là même, chez les ouvriers sous-marins, les causes d'accidents inhérents à cet emploi.

Afin de bien faire comprendre mon invention, j'en ai représenté les dispositions essentielles caractéristiques dans le dessin annexé au présent mémoire, lequel montre mon système de scaphandre :

Fig. I Vu extérieurement en élévation d'ensemble

MARILLIER & ROBELET
 43, Boulevard Bonne-Nouvelle, 43 - PARIS

Fig. 2. - Première page du brevet d'invention de l'*Ichtyandre* (d'après l'exemplaire personnel d'E. Peau).

A propos du nom d'*Ichtyandre*

Le brevet, déposé le 13 mars 1901 concerne un curieux projet de ce que l'on nommerait maintenant un scaphandre autonome et auquel E. PEAU ne donne pas de nom: "Brevet d'invention de 15 ans, No. 308929 pour Nouveau système de scaphandre supprimant l'emploi de l'air comprimé et, par la même, les causes d'accidents physiologiques chez les ouvriers sous-marins".

Ce n'est que plus tard qu'il utilisera à son sujet le nom d'*Ichtyandre*, choisi après dépôt du brevet. Ce faisant, E. PEAU renouait avec une tradition du 18^e siècle et de la première moitié du 19^e siècle, qui avaient connu par exemple les baptêmes du *Triton* de Driberg (1808), de l'*Ichtyosandre* de Touboulic (1808) ou de l'*Icaphandre* de Paulin (1844).

Ce nom – qui signifie évidemment *L'homme-poisson* – n'est qu'une variante, d'ailleurs plus correcte, du nom précité d'*Ichtyosandre*, qu'un brestois nommé Pierre-Marie Touboulic avait donné à son nouveau scaphandre, en 1808. Il est d'ailleurs probable que cette similitude de nom n'était que pure coïncidence, car l'existence-même de l'*Ichtyosandre* de Touboulic – redécrit et figuré il y a quelques années (BOLLON, 1987) – n'était guère connue au début du siècle.

Le nom d'*Ichtyandre*, à la fois clair symbole d'adaptation au milieu aquatique et évocation de la légende des *femmes-poissons* (sirènes), est sans doute le mieux trouvé de tous les noms qui ont été forgés par les inventeurs de scaphandres. Le mot *scaphandre* lui-même avait été créé par l'abbé de La CHAPELLE (1775) pour un dispositif non pas de plongée mais de "flottation" évoquant parfaitement un *homme-bateau* (et non un *bateau de l'homme*, selon la formulation fautive de son propre parrain!). Il est d'ailleurs intéressant de noter qu'E. PEAU possédait précisément un exemplaire de l'ouvrage de l'abbé de La Chapelle (nous ignorons de quels autres documents plus récents il disposait). C'est malheureusement ce mot scaphandre qui a eu la fortune de devenir le nom commun couvrant l'ensemble des équipements de plongée. N'aurait-il pas été plus juste de les nommer... des *Ichtyandres*: *Ichtyandre* à casque, *Ichtyandre* autonome, etc., et de parler d'ichtyandrier plutôt que des scaphandriers?

Les points principaux mis en valeur ou formellement revendiqués par le brevet d'ETIENNE PEAU sont les suivants: la résistance du scaphandre à la pression et la suppression de l'air comprimé.

Ce sont ces points que nous analyserons plus particulièrement, avant de proposer une évaluation globale de ce brevet, replacé dans le contexte de la technologie sous-marine du début du 20^e siècle.

Résistance de l'*Ichtyandre* à la pression

L'*Ichtyandre* se présente comme un scaphandre "pieds lourds", à casque, cuirasse thoracique et combinaison étanche et spécialement renforcée pour résister à la pression de l'eau.

Le casque (Planche I, Figs. 1, 2 et 5)

Il est de type très classique, globuleux, en cuivre ou acier, avec 4 hublots. E. PEAU ne revendique d'ailleurs qu'une invention à son propos: la structure des hublots (Planche I, Fig. 3) destinée à éviter toute formation de buée à leur face interne:

«à cet effet, chacun de ces hublots est formé de deux parties: le hublot proprement dit J très épais et en forme de calotte sphérique au pourtour tronconique, et un second hublot K plan et très mince fixé à la face interne du premier à l'aide de baume de tolu [Tolu] ou de toute autre matière convenable, de telle sorte que la couche d'air formée ainsi en L entre les surfaces correspondantes des hublots J et K s'oppose à la déperdition calorifique, et le hublot intérieur mince K atteignant rapidement la température de l'intérieur du casque, la vapeur d'eau ne peut se condenser à sa surface. Dans l'historique du scaphandre, ce moyen de s'opposer aux effets de la vapeur d'eau due à la respiration n'a jamais été indiqué; tout ce que l'on a proposé, c'est d'envoyer le jet d'air contre la surface interne du cristal; or, comme on ne pouvait employer quatre jets d'air, ce procédé ne pouvait avoir d'action que sur la glace de face».

On constate, non sans surprise, qu'E. PEAU ne considère que la buée due à la différence de température entre les deux faces des hublots, oubliant totalement qu'une source beaucoup plus importante de condensation sur les vitres de hublot (comme sur toute la surface interne d'un scaphandre) est la transpiration, fléau bien connu des plongeurs! À supposer que son dispositif optique à double vitre soit efficace pour le premier type de buée, il serait, évidemment, totalement inefficace pour le second, c'est-à-dire le plus grave. Son dispositif optique ne pouvait donc résoudre le problème de la condensation mieux que ne le faisaient les jets d'air qu'il évoque, et qui effectivement existaient par exemple dans le casque du *sous-marin* (scaphandre) de Joseph-Martin Cabirol (MICHEL, 1980).

La cuirasse thoracique (Planche I, Figs. 1-2)

Elle est *«formée de deux parties en métal résistant, cuivre ou acier qui viennent se réunir suivant le milieu du corps par un joint M formé entre deux cornières d'acier fortement rapprochées et serrées par un nombre convenable de boulons».*

Pourquoi cette cuirasse thoracique, évoquant celles adoptées par le chevalier de Beauve (1714), bien illustrée par REYSS (1990)? E. PEAU ne le dit pas mais le choix du mot cuirasse prouve bien que son but est de protéger plus spécialement le thorax. Disons-le, cette cuirasse localisée, qui ne peut au mieux qu'éviter le placage de la combinaison sur le thorax, sans bien sûr le soustraire à la pression, nécessairement uniforme, régnant dans la combinaison, paraît aussi peu pratique qu'inutile.

L'enveloppe résistante (Planche I, Fig. 4)

La structure et la disposition de cette enveloppe, qui enferme le reste du corps, mains comprises, sont décrites en détails. L'armature comporte les cercles de tubes (O), la cotte de mailles (P) et l'enveloppe étanche (Q).

«L'armature en cercles se compose d'un grand nombre de cercles O, non en métal plein, ce qui a été essayé sans résultats, mais en tubes qui, tout en étant d'une légèreté infiniment supérieure, offrent, comme les expériences l'ont démontré, une résistance presque égale à [celle d'] une masse pleine, tout en étant beaucoup plus élastiques et moins cassants. Pour les grandes profondeurs, ces tubes O seront de préférence en tubes d'acier nickel le plus résistant à la compression et disposés très rapprochés les uns des autres de façon à s'opposer totalement à l'effort de la pression qui tendrait à rapetisser en quelque sorte le travailleur. Pour permettre toute l'amplitude des mouvements dans ces conditions, la forme cylindrique ou section des tubes est modifiée en conséquence au point de flexion des membres de façon à laisser un certain jeu. Pour les faibles profondeurs, les cercles O pourront être disposés beaucoup plus espacés et simplement constitués en tubes de cuivre.

Tous les cercles O empilés en quelque sorte les uns sur les autres comme on le voit Figs. 1, 2 et 4 sont absolument indépendants les uns des autres, et ne sont réunis comme on le voit Fig. 4, que par le moyen de la cotte de mailles P en acier, laquelle s'attache aux dits cercles O à l'aide d'anneaux R enfilés de distance en distance sur ces derniers; la cotte de mailles P est assez lâche pour laisser aux cercles O un libre jeu sans toutefois qu'il lui soit possible de faire hernie dans les intervalles des dits cercles et de venir s'appuyer sur les membres du travailleur.

Pour les faibles profondeurs, la cotte de mailles P pourra être supprimée, l'enveloppe étanche Q étant suffisante et en tenant lieu pour la réunion des cercles O; pour toutes profondeurs, cette cotte de mailles s'arrête aux poignets et au haut des souliers. (...)

Sur cette cotte de mailles P vient reposer librement sans aucune attache, l'enveloppe étanche Q formée de toile caoutchoutée renforcée; cette enveloppe qui peut être double partout afin de permettre au travailleur d'insuffler, à l'aide du réservoir d'alimentation d'air dont il sera parlé ci-après, de l'air entre ses deux parois pour changer sa densité et remonter à la surface, est fixée solidement au haut du pantalon C et au haut des souliers E par des joints à demeure, l'ensemble ne formant qu'un seul morceau de même pour les bras fixés chacun à demeure à chacune des parties de la cuirasse».

L'*Ichtyandre* est donc un scaphandre cuirassé et articulé. Cette idée n'est pas vraiment neuve puisque le plus ancien scaphandre articulé est celui de Taylor (1838).

Chose plus intéressante, les anneaux métalliques de l'*Ichtyandre* rappellent

ceux déjà utilisés par Freminet (1776) pour éviter le placage de la combinaison, et ressemblent étrangement à ceux du *scaphandre américain* de Th. Cato MacKeen (1865), scaphandre autonome récemment refiguré par DAVID (1976).

Le scaphandre articulé des frères Carmagnolle (1882), resté, comme celui de Taylor, à l'état de prototype (faute d'avoir pu résoudre le problème des joints étanches), est conservé au Musée de la Marine, à Paris. Or le véritable intérêt d'un scaphandre cuirassé est bien de soustraire le plongeur à la surpression en le maintenant dans un milieu sec à 1 bar.

Cet objectif ne fut atteint que grâce à la conception (1913) et surtout la commercialisation (1923) du scaphandre lourd allemand Neufeld & Kuhncke, qui inspirera plusieurs autres scaphandres articulés tels que le Galeazzi (1935). Les scaphandres articulés actuels sont d'énormes cuirasses de 200 à 300 kg enfermant la totalité du corps et utilisables jusqu'à environ 180 mètres de profondeur.

Certes, l'*Ichtyandre* semble bien "léger" à côté de ces mastodontes, mais il est clair que les ambitions d'E. PEAU, lorsqu'il parlait de "grandes profondeurs" étaient beaucoup plus modestes. Denayrouze n'écrit-il pas à la même époque (1906): «... *une très grande profondeur (30 à 50 mètres)...*»?

Quoi qu'il en soit, les structures rigides complexes prévues par E. PEAU paraissent inutiles maintenant que nous avons découvert... le défaut de la cuirasse (thoracique) et l'ordre de grandeur des profondeurs visées. Comme le montrent bien le scaphandre Denayrouze et d'autres scaphandres "pieds lourds", il n'est pas nécessaire pour ce type de profondeurs d'avoir une telle cuirasse articulée.

Notons enfin que l'on ne peut s'empêcher de penser que cette structure complexe et somme toute fragile de l'enveloppe de l'*Ichtyandre* a dû être plus ou moins inspirée de Bibendum, le fameux emblème des pneus Michelin! Cet emblème, créé en 1898 était déjà omniprésent en France en ce début de siècle.

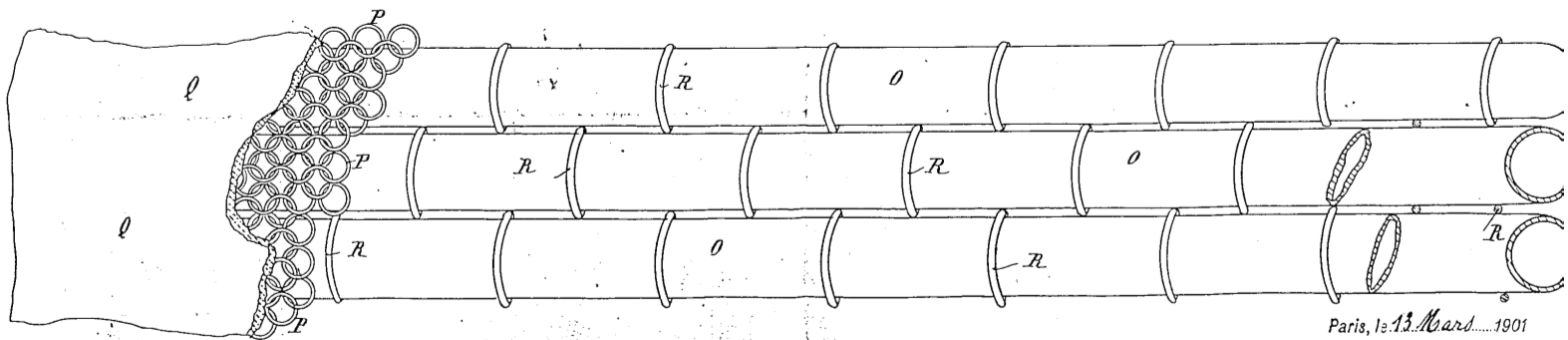
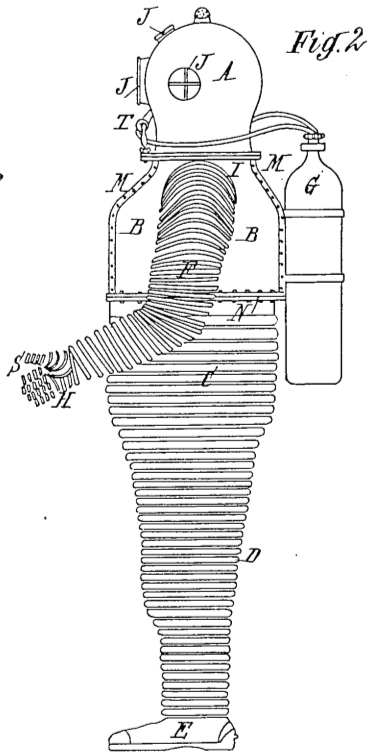
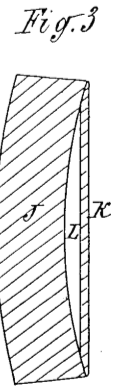
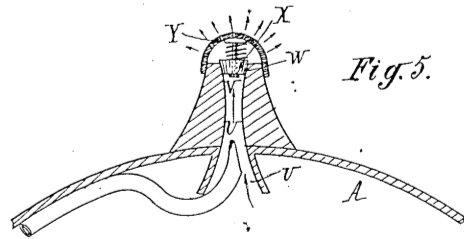
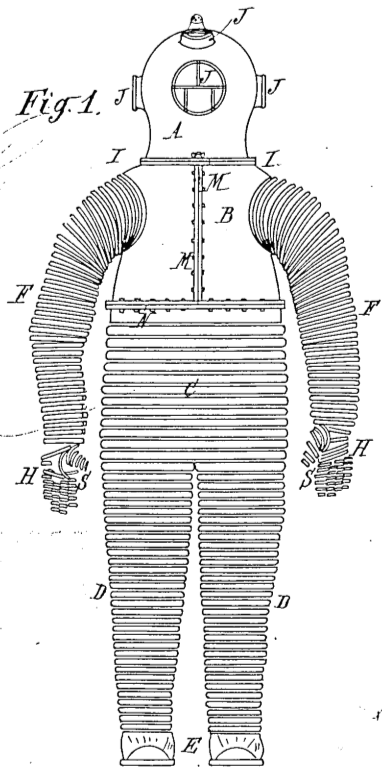
Mais redonnons la parole à l'inventeur pour la fin, sans surprise, de sa description:

«Le pied, pour ces mêmes profondeurs, sera protégé par un simple soulier de scaphandre ordinaire; pour les grands fonds, le soulier est en cuivre embouti avec semelle et bouts de bronze, dans la talonnière est ménagé un déclic automatique permettant de retirer instantanément les semelles de plonge en plomb».

La "suppression de l'air comprimé"

Selon le titre même du brevet, il s'agit d'un scaphandre «*supprimant l'emploi de l'air comprimé et, par là même, les causes d'accidents physiologiques chez les ouvriers sous-marins*». Mais il se révèle à la lecture (et à l'examen de la Planche I, Figs. 1-2 et 5) que ce scaphandre est bel est bien équipé d'air comprimé, dont E. PEAU fixe même la pression à 120 atmosphères!

Planche I - «Nouveau système de scaphandre...» (*Ichtyandre*). Illustrations du brevet No. 308929. Figs. 1-2. L'enveloppe résistante. Fig. 3. Coupe d'un hublot. Fig. 4. Détail de l'armature des membres. Fig. 5. Dispositif d'élimination de l'air vicié. – A, casque; B, cuirasse thoracique; C, haut du pantalon; D, jambes; E, souliers; F, manches; G, réservoir; H, gants; I, joint; J et K, hublots; L, couche d'air; M, joint; N, joint; O, tubes; P, cote de mailles; Q, enveloppe étanche; R, anneaux; S, armature de la main; T, robinet détendeur et de réglage; U, débouché du jet d'air ; V, injecteur ; W, orifice; X, soupape; Y, crépine.



Paris, le 13 Mars 1901
Par Procuration

Planche II - «Engin de renflouage à air comprimé». Illustrations du brevet d'invention 346996 délivré le 17 déc. 1904 et publié le 17 fév. 1905. Fig. 1. Ensemble de l'engin renfloueur, vue latérale. Fig. 2. La même, vue par le bout. – a, chambre à air; b, filet en corde; c et d, chaînes et crochets «permettant de rattacher l'engin aux épaves à sauver».

Fig. 1.

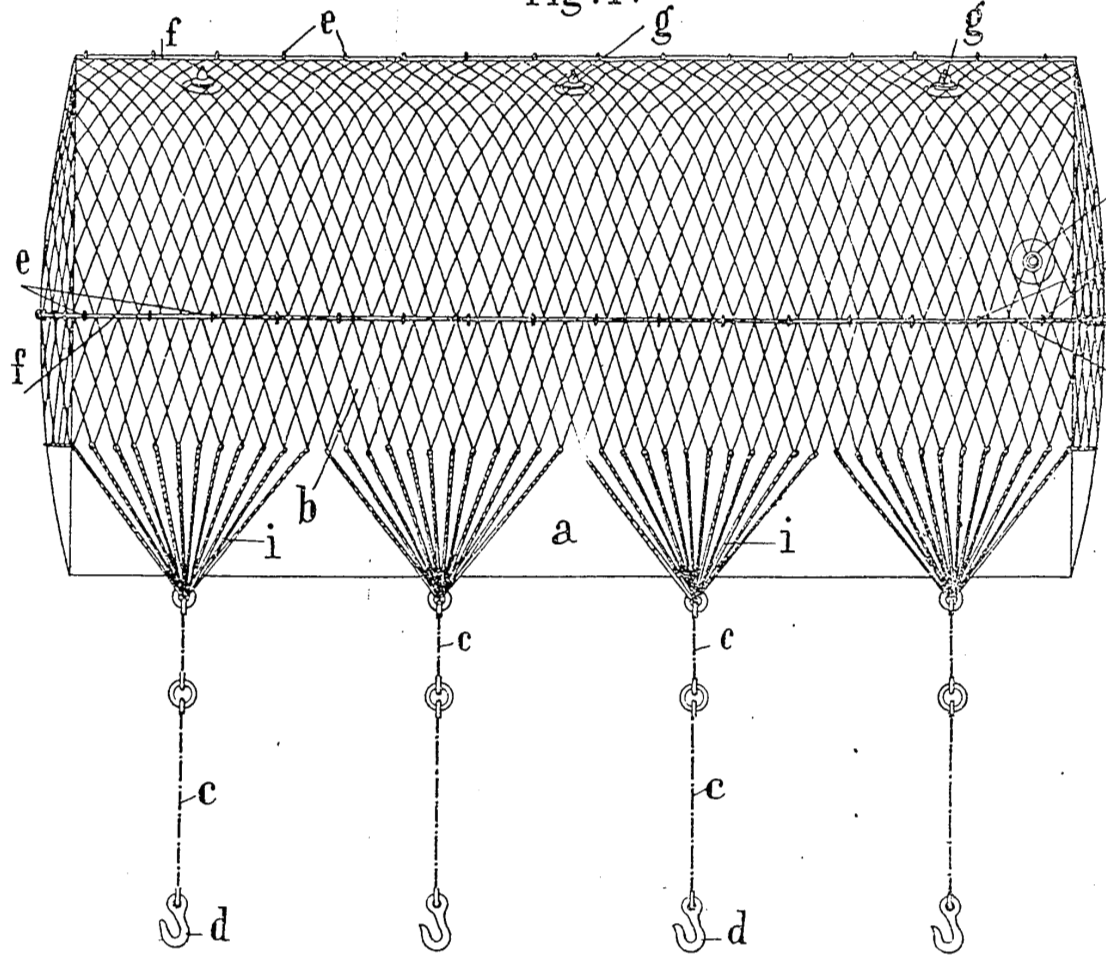
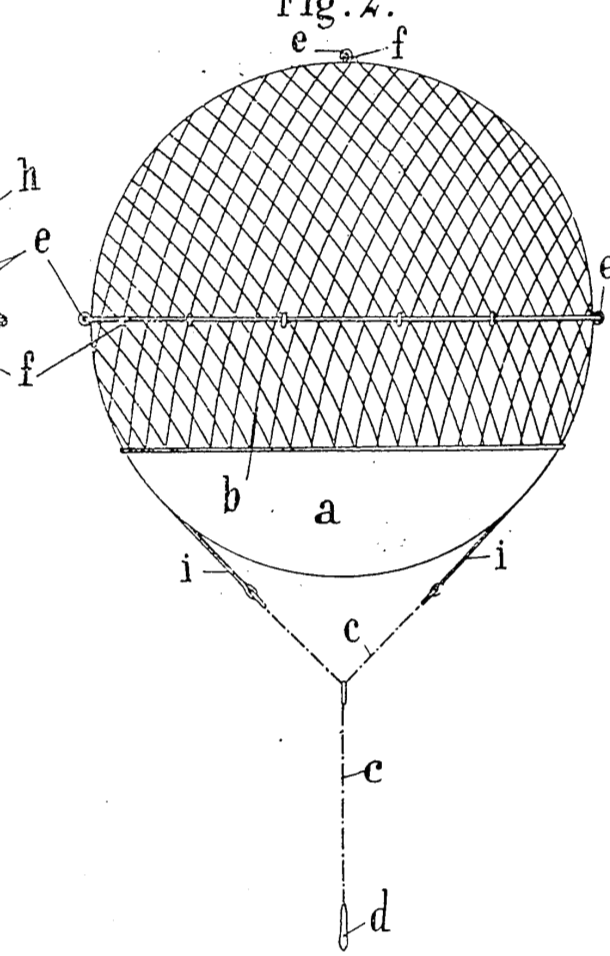


Fig. 2.



On est donc amené à supposer qu'il donnait un autre sens à ce titre que celui qui s'impose à nous. Il pensait probablement aux incessantes et parfois fortes variations de débit et de pression de l'air envoyé au plongeur par une pompe actionnée en surface. Ces variations imposaient au plongeur de fréquents signaux codés (nombres définis de tractions sur la corde de sécurité) pour demander plus d'air, moins d'air ou, dans les meilleurs cas, signaler que le rythme de pompage était bon. Mais ces inévitables variations ne se bornaient pas à mettre en cause le confort respiratoire du plongeur, elles étaient très souvent à l'origine de problèmes d'oreilles, de malaises et de migraines, que redoutaient les scaphandriers.

Cette interprétation est confirmée par les termes employés par E. PEAU dans le corps du brevet: «*Les pompes à mouvements mécaniques offrant des inconvénients multiples, j'ai imaginé d'appliquer l'injecteur, ce qui m'a permis de résoudre le problème du scaphandre, sans tube et sans air comprimé pour la respiration*», mais nous dirions plutôt sans tuyau ni pompe.

À propos précisément d'air comprimé, notons que trois ans plus tard, le 17 décembre 1904, il fera temporairement breveter un "engin de renflouage à air comprimé" (Planche II) comportant des poches gonflables en matière souple et préfigurant les ballons de levage couramment utilisés aujourd'hui par les plongeurs autonomes!

Mais revenons à l'*Ichtyandre*. Voici comment E. PEAU décrit le fonctionnement de l'appareil respiratoire:

«*Considérant les Figs. 2 et 5, l'air comprimé à 120 atmosphères dans le réservoir G porté par le travailleur passe dans un robinet détenteur et de réglage T, situé à sa portée, et lui amène lentement la provision dont il a besoin, un autre robinet situé près de celui T règle un jet d'air venant également du réservoir G ou d'un autre réservoir annexé à celui G si on le préfère, lequel jet d'air conduit dans le casque A, débouche en U dans une sorte de trompe d'injecteur V située au sommet du casque A et qui fonctionne du fait de l'injection d'air, de façon à entraîner constamment l'air vicié par son orifice W combiné avec une soupape X s'ouvrant de l'intérieur à l'extérieur, protégée par une crépine Y fixée sur le sommet du casque, laquelle soupape s'ouvre pour laisser échapper l'air vicié, mais s'oppose à l'introduction de l'eau ambiante. Le réglage des deux robinets d'admission d'air permet d'équilibrer la quantité d'air amenée avec celle aspirée*».

Ce qui frappe dans cette description, ce sont les 120 atmosphères de pression. Une telle pression, très supérieure à celle des scaphandres de l'époque était enfin devenue techniquement possible! Nous y reviendrons.

Quant au reste du dispositif décrit, y compris l'injecteur et le robinet détenteur, il n'apparaît pas comme supérieur à celui de l'*appareil plongeur*, de Benoit Rouquayrol et Auguste Denayrouze, scaphandre véritablement autonome adopté par la Marine

française dès 1865. Dans ce dernier scaphandre, un régulateur, intercalé entre la bouteille d'air (comprimé seulement à 40 atmosphères) et le plongeur, permettait déjà à celui-ci d'aspirer, à la demande, de l'air à la pression normale, tandis qu'une soupape "bec de canard" assurait à mesure l'élimination de l'air vicié qu'il expirait. Une description plus détaillée et illustrée sortant du cadre du présent article, nous renvoyons par exemple à l'excellent ouvrage de MICHEL (1980).

Enfin, que *l'Ichtyandre* puisse être muni d'un téléphone, comme le suggère ensuite E. PEAU, n'est pas non plus nouveau, puisque le *scaphandre à casque* des frères Denayrouze en était muni depuis 1875, ni nécessairement un bon "argument de vente". LORDIER (1913) écrit ainsi, à propos des tuyaux acoustiques et même des micro-téléphones:

«il n'est pas rare de voir supprimer ces accessoires souvent considérés comme gênants, sur les chantiers les mieux organisés. D'ordinaire, on préfère une simple corde dont les secousses diverses ont des significations correspondant aux cas les plus fréquents»!

DISCUSSION ET CONCLUSION

On sait qu'ETIENNE PEAU était un grand admirateur de Jules Verne: son "Ikthus" (petit sous-marin téléguidé de 1894) ressemblait étrangement au "Nautilus", il signait parfois des chroniques journalistiques "Capitaine Nemo", et son bureau, au premier étage de sa maison du Havre, était surnommé "le Nautilus" (ARNAUD *et al.*, 1994).

Il connaissait donc parfaitement l'existence du scaphandre Rouquayrol-Denayrouze qui, sous ce nom, joue un grand rôle dans "Vingt mille lieues sous les mers". On peut donc s'étonner qu'il n'ait pas plus clairement démarqué son *Ichtyandre* de ce déjà remarquable scaphandre contemporain. Mais on ne s'étonnera pas qu'il ait cru bon de soumettre à Jules Verne son projet. Le célèbre écrivain, certainement flatté, lui répondit, d'Amiens, un petit mot d'encouragement, qui est précieusement conservé par la famille d'E. PEAU:

«Dans l'état actuel de ma vue, je ne puis longuement écrire, mais je ne veux pas laisser votre intéressante lettre sans réponse. Je ne puis que vous encourager à continuer vos travaux pour le nouvel appareil que vous avez inventé. D'ailleurs l'approbation de M. G. Gauthier si compétent en ces matières doit vous encourager. Recevez donc mes remerciements pour votre lettre, et l'assurance de toute ma considération» (Fig. 3).

Comme on peut le constater, ces quelques lignes sont aussi aimables que peu compromettantes: il est vrai que, malgré les apparences, et comme l'ont souligné LATIL et RIVOIRE (1954, p. 148-150), Jules Verne maîtrisait bien mal certains problèmes de la plongée...

Amiens, le 7 - 1906

Monsieur

Don l'Ichtyandre de ma vue, je ne puis
 l'acquiescer, mais je ne puis pas
 laisser votre intéressante lettre sans réponse.
 Je ne puis que vous encourager à continuer
 vos travaux pour le service de la science que vous
 avez élevée. J'ai bien l'impression de
 la - S. G. de la Compagnie de la marine
 dont vous avez été. Amiens, dans une
 circonstance pour votre lettre, et l'
 assurance de la ma commission

Jules Verne

Fig. 3. - Lettre de Jules Verne à E. Peau au sujet de l'Ichtyandre.

La fin du 19^e siècle et le début du 20^e siècle ont été des périodes d'importants progrès dans les techniques de plongée. Mais, comme l'a montré MICHEL (1980) de façon très convaincante, la demande était alors, dans le monde, à la fois très limitée et très orientée. En effet, les hommes de l'époque étaient beaucoup plus portés vers le travail que vers les loisirs en milieu marin, qui ne commenceront vraiment à se développer qu'après la Première Guerre Mondiale. La plongée en scaphandre intéressait quasi exclusivement des professionnels, pour des activités principalement liées à la Marine, aux travaux portuaires ou sur épaves, ou aux toutes premières observations biologiques sous-marines. Toutes ces activités professionnelles concernaient en général le fond et non la pleine eau, et toujours dans un secteur subaquatique étroitement localisé: elles s'arrangeaient donc le plus souvent très bien de l'utilisation de scaphandres "pieds lourds" alimentés par des pompes! Bref, la demande de scaphandres autonomes n'était nullement à l'ordre du jour!

Il est vrai que les scaphandres "pieds lourds" à pompe, que nous jugeons maintenant si limités, avaient quelques avantages sur les "pieds lourds" autonomes,

tels que la possibilité de périodes de travail plus longues (puisque la pression de l'air comprimé des scaphandres sans pompe ne pouvait dépasser 40 à 50 kg/cm²) ou d'échange permanent d'informations avec la surface (tractions en nombre convenu ou même téléphone). De plus, le lien avec le monde aérien était psychologiquement rassurant et faisait espérer une meilleure sécurité (en fait, bien relative) en cas d'incident majeur au fond.

La commercialisation, au début du 20^e siècle, d'un nouveau scaphandre "pieds lourds" autonome utilisant de l'air comprimé à 120 atmosphères (comme l'envisage E. PEAU) – et se rapprochant nettement des 150 à 200 kg/cm² des scaphandres actuels – aurait-elle suffi à "renverser" la tendance des professionnels à préférer les scaphandres à pompe? Nous ne saurons jamais si la réalisation de *l'Ichtyandre* serait parvenue à susciter cette révolution des esprits et du marché du travail sous-marin...

Le grand pionnier de l'autonomie du plongeur avait été le sieur Freminet, entre 1771 et 1780, qui, parvenait à travailler une demi-heure au fond de la Seine grâce à un réservoir d'air qui, étant moins lourd que son nom de *machine hydrostatergatique*, était portée sous le bras, puis plus commodément, sur le dos! Pour l'anecdote, signalons que les essais eurent lieu, pour une part, dans le port du Havre, où une heure fut passée vers 15 m de profondeur (1776), 125 ans avant qu'E. PEAU reprenne le flambeau dans cette même ville!

Cinquante ans plus tard, l'*appareil pneumato-nautique* de Lemaire d'Augerville de 1828 était non seulement autonome mais, n'étant pas "pieds lourds", permettait même la natation jusqu'à une vingtaine de mètres de profondeur (DAVID, 1976; BOLLON, 1988)! Mais cette extraordinaire invention (il n'y manquait guère que les palmes de caoutchouc), venue beaucoup trop tôt et répondant assez mal aux besoins de l'époque, fut aussi vite oubliée que celle du sieur Freminet, malgré l'achat de 6 exemplaires par la Marine...

Quoiqu'à "pieds lourds", l'*appareil-plongeur* de Rouquayrol et Denayrouse de 1865 permettait au plongeur d'être «*libre de tout appareil, sa vie ne tenant qu'à lui-même*». C'est-à-dire qu'il était autonome, en particulier grâce à l'utilisation d'un véritable détendeur, aussi simple qu'ingénieux et dont s'inspirera fortement le détendeur Cousteau-Gagnan de 1943. Cet *appareil-plongeur*, à "circuit ouvert", ne présentait pas les dangers des "circuits fermés" britanniques (le premier fut celui de H. A. Fleuss en 1878) dont l'emploi était d'ailleurs interdit à plus de 13 m de profondeur par la Royal Navy. Il fut lui aussi adopté par la Marine française. Plus de 1500 exemplaires en furent commercialisés dans le monde en quarante ans: les derniers étant vendus vers 1905. En effet, au détour du siècle, sa fabrication avait dû être abandonnée pour laisser la place à ce que les professionnels, très traditionalistes, persistaient à attendre: un "bon vieux" scaphandre à casque, "pieds lourds" et pompe de surface, simplement doté de quelques perfectionnements de détails! Et les frères Denayrouze avaient vu juste en

décidant de se consacrer entièrement à leur *scaphandre à casque*, perfectionné depuis ses débuts de 1872, puisqu'il s'en vendit finalement quelque 5000 exemplaires, trois fois plus que d'exemplaires de leur *appareil-plongeur* (MICHEL, 1980).

Or c'est précisément dans cette période où le réalisme commercial imposait l'abandon du scaphandre autonome Rouquayrol-Denayrouze que l'*Ichtyandre* fut conçu et breveté! Si, à la suite du brevet, l'*Ichtyandre* avait été construit, l'échec commercial de ce scaphandre autonome (même si, très curieusement, E. PEAU ne met nullement l'accent sur cette autonomie), eût probablement été inévitable...

A côté des scaphandres "pieds lourds" autonomes étrangers – anglais (Siebe et Gorman; scaphandre à oxygène de R. Davis, 1915), allemand (Draeger) et américain –, un nouveau scaphandre autonome français vit le jour en 1915: celui des frères Louis et Auguste Boutan. Louis, qui dès 1893, en Méditerranée, avait été pionnier de la photographie sous-marine, était d'ailleurs bien connu d'E. PEAU qui était devenu son émule en Manche (ARNAUD *et al.*, 1994). Ce nouveau scaphandre Boutan fut reconnu intéressant par la Marine mais déclaré mal adapté à ses besoins (MILLOT, 1987). Vingt ans après (1937), elle adoptait le scaphandre autonome de Georges Commeinhes (qui avait pu plonger à 53 m au large de Marseille), mais pour peu de temps, celui-ci ayant été tué le 7 février 1944 au cours de la Libération de Strasbourg (STENUIT, 1989).

Entre 1926 et 1934, le commandant Yves Le Prieur avait mis au point son propre modèle de scaphandre. Lors des premiers essais, il se croira de bonne foi le premier plongeur autonome de l'histoire (Le PRIEUR, 1956) et sera salué comme tel! Selon MICHEL (1980), il ignorait tout simplement l'appareil-plongeur de Rouquayrol et Denayrouze (MICHEL, 1980), au point d'avoir conçu «*un engin assez primitif, muni non d'un détendeur à membrane, mais d'un simple manodétendeur*» obligeant à d'incessants réglages... Comme tous alors, il ne soupçonnait pas non plus l'étonnante invention faite, et expérimentée avec succès, un siècle plus tôt par Lemaire d'Augerville! Cela n'enlèvera pas au commandant Le Prieur le mérite d'avoir intégré à la tenue du plongeur, avec le succès que l'on connaît, les palmes natatoires, inventées depuis cinq siècles par Leonard de Vinci, prônées, sans succès, par Borelli en 1680, et enfin mises au point par le commandant De Corlieu en 1926! Ni celui d'avoir organisé des cours populaires favorisant la pratique de la plongée autonome par tous.

Pour en revenir à E. PEAU, il renonça dès la deuxième année à payer les coûteuses annuités liées au brevet de l'*Ichtyandre* (ARNAUD *et al.*, 1994). A côté de motifs financiers certains, et d'ailleurs fréquents dans ce contexte, E. PEAU fut-il influencé par des informations nouvelles sur la conjoncture des plus défavorables à la concrétisation de son projet? C'est possible. Mais E. PEAU croyait encore à son invention en 1906 puisqu' HERRENSCHMIDT (1907) écrivait: «*L'Ichtyandre démontrera sûrement un jour, lorsque l'inventeur aura établi sa mise au point complète, les avantages pratiques de son utilité*». Il y crut même au moins jusqu'en

1909, puisqu'on peut lire dans le compte-rendu d'une conférence qu'il fit en octobre de cette année-là à la Société de Géographie: *«Il espère faire mieux encore, en créant un appareil qui permette de descendre aux grandes profondeurs pour surprendre ce qu'elles dissimulent dans leurs ténèbres»* (*Le Courrier républicain*, Douai, 27/28 oct. 1909).

Mais, dans la série d'articles consacrés par E. PEAU à son expérience de la plongée biologique en scaphandre (PEAU, 1918), il ne mentionne aucunement l'*Ichtyandre*, bien qu'il souligne:

«les inventeurs (...) se sont évertués à résoudre ce nouveau problème: enfermer le plongeur dans une enveloppe de métal, soustrayant entièrement son corps au poids des couches d'eau, tout en lui permettant de vivre et d'agir utilement. Jusqu'à présent, quoique les journaux en aient dit à diverses époques, ce problème n'est pas entièrement résolu, mais le génie humain a su vaincre des difficultés au moins égales et tôt ou tard l'ingénieur comme l'océanographe seront dotés d'un engin qui leur permettra d'affronter sans crainte des profondeurs marines absolument inaccessibles».

Force est de constater que cet *Ichtyandre*, tout en démontrant l'ingéniosité d'ETIENNE PEAU et ses dons d'inventeur, ne venait pas à son heure: il arrivait trop tard pour concurrencer l'*appareil plongeur* autonome de Rouquayrol-Denayrouze dans ses quelque 40 années de succès relatif auprès des professionnels, et trop tôt pour intéresser les premiers clients non professionnels de l'entre-deux guerres. Même son réservoir d'air à 120 kg/cm², permettant un temps de séjour plus long sous l'eau, ne lui aurait au mieux permis qu'une brève carrière avant que les scaphandres autonomes légers ne condamnent inéluctablement les scaphandres "pieds lourds" à casque, autonomes ou non...

«Qui sait, écrivait prophétiquement Etienne Peau (1918), le scaphandre deviendra peut-être un jour un sport à la mode. Est-il moins dangereux de dévorer les routes dans des "cent-chevaux" ou de franchir les airs dans un aéroplane?».

REFERENCES

ARNAUD, P. M., J. BEUROIS et S. BAROT:

1994. Etienne Peau (1877-1940), journaliste, inventeur, naturaliste et explorateur des îles Kerguelen: une figure normande méconnue. *Bull. trim. Soc. Géol. Normandie et Amis Museum du Havre*, **81** (2): 9-24.

BOLLON, M.:

1987. L'ichtyosandre de Touboulic. *Océans*, **166**: 174-175, 1 pl. col.
1988. Lemaire d'Augerville. *Océans*, **168**: 1 pl. col.

DAVID, D.:

1976. Un grand pionnier oublié de la plongée autonome, Lemaire d'Augerville. *Etudes et Sports sous-marins*, **33**: 26-31.

HERRENSCHMIDT, A.:

1907. Le photographe sous-marin. In: *Le Havre qui passe*. Chroniques havraises 1906, pp. 99-100. Le Havre.

La CHAPELLE, abbé:

1775. *Traité de la construction théorique et pratique du scaphandre ou du bateau de l'homme*. Chez Debure Père & chez l'auteur, Paris. Pp. 1-334.

LATIL, P. De et J. RIVOIRE:

1954. *A la recherche du monde marin*. Plon, Paris. Pp. 1-383.

Le PRIEUR, Y.:

1956. *Premier de plongée*. France Empire, Paris. Pp. 1- 263.

LORDIER, C.:

1913. Le scaphandre et les scaphandriers. *Science et Vie*, **6**: 303-317.

MICHEL, J.:

1980. *Trois inventeurs méconnus: Benoit Rouquayrol, Auguste et Louis Denayrouze*. Musée Joseph Vaylet, Espalion. Pp. 1-222, ill.

MILLOT, G.:

1987. *Les pieds-lourds. Histoire illustrée des scaphandriers à casque français de 1850 à nos jours*. Le Chasse Marée, Edit. de l'Estran, Douarnenez. Pp. 1-299.

PEAU, E.:

1917-18. Le scaphandre et les études océanographiques, *in*: Le Havre océanographique. *Bulletin mensuel du Bureau d'Hygiène du Havre*, **8** (12): 403-412; **9** (1): 21-27; (2): 53-59; (5): 136-142; (6): 156-163; (7): 180-186.

REYSS, D.:

1990. *Dans la nuit des abysses. Au fond des océans*. Gallimard (Coll. Découvertes, 78), Paris. Pp. 1-144.

STENUIT, R.:

1989. 120 années à la conquête des profondeurs. *Monde de la Mer*, **47**: 40-47.

THE STUDY OF INSHORE FISHES IN PORTUGAL – A BRIEF HISTORY AND PROSPECTS FOR THE FUTURE

By VÍTOR C. ALMADA ¹, MIGUEL HENRIQUES ^{1,2}
& EMANUEL J. GONÇALVES ¹

INTRODUCTION

Professor Luiz Saldanha was one of those people whose contribution to science extends well beyond the papers he wrote. Indeed, his way of thinking marine biology inspired a whole generation of researchers and contributed to open new research areas and to establish new approaches to old ones. We felt that an attempt to summarise the recent evolution of the study of inshore fishes in Portugal would be a proper contribution to honour Professor Saldanha. Indeed, the study of inshore fishes was one of the many fields whose growth benefited from his scientific activity and is one of the main areas of work of our research group.

We will also try to outline the research topics and problems that, in our view, should be given priority in the near future. In presenting this historical essay, we are aware of the risk of having overlooked any topic or research group relevant in this field. If that proves to be the case, we would like to stress that it was only a mere reflection of the lack of adequate bibliographic databases in Portuguese Institutions.

We hope that the present review will encourage the exchange of ideas between the research groups that study inshore fishes in Portugal. We further hope that it will contribute to the elaboration of new research programmes capable of bringing together the efforts of different disciplines and Institutions.

¹ Unidade de Investigação em Eco-Etologia, Instituto Superior de Psicologia Aplicada, Rua Jardim do Tabaco, 34, 1149-041 Lisboa, Portugal. E-mails: valmada@ispa.pt; emanuel@ispa.pt

² Parque Natural da Arrábida, Instituto da Conservação da Natureza, Praça da República, 2900 Setúbal, Portugal.

RESEARCH ON INSHORE FISHES IN PORTUGAL BEFORE 1950

The Portuguese shore has been the subject of considerable interest from marine biogeographers since the last quarter of the 19th century. An important biogeographic area in the northeastern Atlantic – the Lusitanian province – was named after the Portuguese shore, although the status and boundaries of this area have varied somewhat in the work of different authors (*e. g.* EKMAN, 1953; BRIGGS, 1974; ALMAÇA, 1985).

In what concerns inshore fishes (those that spend most or whole of their lives in coastal shallow waters), this was a period marked by the elaboration of collections (often of a regional scope), inventories, faunal lists and even descriptions of new species (*e. g.* CAPELLO, 1867c, 1868, 1871a, b, c; GUIMARÃES, 1882, 1884; SAMPAIO, 1904) and new occurrences (*e. g.* CAPELLO, 1867a; FERREIRA, 1937, 1938, 1939). Among the most important works, those by CAPELLO (1867a, b, c, 1873, 1880), OSÓRIO (1888, 1895, 1896, 1905), VIEIRA (1893, 1898), BRAGANÇA (1899, 1904), SEABRA (1911), NOBRE (1935) and ABOIM (1941) for the mainland, and those by LOWE (1843-60, 1850), JOHNSON (1863, 1890), CAPELLO (1871a, b, c), GUIMARÃES (1882, 1884), NOBRE (1924), FERREIRA (1938, 1939) and NORONHA & SARMENTO (1948) for the Madeira and the Azores deserve special mention. Many of these researchers did not limit their interest to fishes but studied a wide range of marine organisms. The research work of King Carlos de Bragança (reviewed by GONÇALVES, 1941) is particularly noteworthy with many new species being described.

In this period, there were few techniques available to scientific collections of inshore fishes, especially those of the rocky shores. Many findings were the result of the activity of fishermen and many specimens were even brought from fish markets. The contribution of local naturalists and the re-examination of material found in museums also played an important role. Some oceanographic missions, namely those by BRAGANÇA (1902) were decisive to the establishment of marine biology as a scientific discipline in Portugal.

The work by ALBUQUERQUE (1954-56) constitutes a particularly important landmark in the study of marine fishes in Portugal. Indeed, it was the first attempt to organise a complete ichthyofaunal list, with identification keys of modern type, that synthesise the knowledge available at that time, and was for more than 30 years the basic reference in the area.

PROFESSOR SALDANHA AND THE ADVENT OF THE MODERN STUDY OF MARINE FISHES

During the 50's and 60's research in the area progressed rather slowly. It was in this context that the work of Professor Saldanha emerged as a major breakthrough in Portugal, not only to the study of inshore fishes but to marine biology and oceanography in general.

Professor Saldanha's scientific research covered a wide range of interests that extended from topics so diverse as algae and invertebrate subtidal communities (*e. g.* SALDANHA 1974, 1979; SALDANHA *et al.*, 1990), to the study of the deep sea fish fauna (*e. g.* SALDANHA, 1982, 1988; SALDANHA & MERRETT, 1982; SALDANHA *et al.*, 1995), the hydrothermal vent communities (*e. g.* SALDANHA 1994; SALDANHA & BISCOITO, 1996, 1997; SALDANHA *et al.*, 1996), and the compilation of ichthyofaunal lists (QUÉRO *et al.*, 1990; SALDANHA, 1995). His enthusiasm for scuba diving has opened an entire new research ground for biologists interested on marine organisms. In fact, a wide range of species that could not be collected by traditional techniques became accessible, and this was especially true for fishes of the rocky shores. In a few years, many species have been added to the known marine ichthyofauna of Portugal (*e. g.* ALMEIDA & GOMES, 1978; GOMES & ALMEIDA, 1979; ALMEIDA *et al.*, 1980; GONÇALVES *et al.*, 1993). One of Professor Saldanha's main goals was directed to the conservation of coastal marine communities through the creation of Marine Protected Areas in Portugal. In fact, already in 1965 he has presented together with some colleagues of the Portuguese Centre of Underwater Activities (CPAS) a proposal for the creation of Marine Reserves at Sesimbra and Sines. At the time, this proposal was strongly supported by the political entities, and after that on several other occasions, but the truth is that we had to wait until his disappearance to see the implementation of Marine Protected Areas in mainland Portugal. In the Azores and Madeira archipelagos, the local entities were more supportive of his proposals and a number of Marine Reserves are already established or proposed.

Much research has, since then, been centred on the exploration of the ichthyofauna of the habitats that scuba diving had made available. In particular, the description of new records (CALVÁRIO *et al.*, 1980; COSTA, 1980; SALDANHA, 1981; ALMEIDA, 1982, 1986; ALMEIDA & HARMELIN-VIVIEN, 1983; AZEVEDO *et al.*, 1990; GONÇALVES *et al.*, 1993), the clarification of taxonomic problems (ALMEIDA & IBAÑEZ, 1981; ALMEIDA, 1985, SALDANHA *et al.*, 1986; ASSIS, 1993; ALMEIDA & ARRUDA, 1998), and the production of faunal lists for many biocenosis (NUNES, 1974; RÉ, 1978; ARRUDA *et al.*, 1992; PATZNER *et al.*, 1992; ANDRADE & ALBUQUERQUE, 1995; ALMEIDA, 1996; ARRUDA, 1997; SANTOS *et al.*, 1997), were predominant.

Professor Saldanha was also able to communicate his enthusiasm and dedication to a whole generation of students, and helped to congregate the collective effort that made possible the establishment of the Guia Marine Laboratory. Finally he has contributed decisively to the implementation of the study of marine biology in Portuguese Universities.

After the pioneer work that Professor Saldanha led personally at the Faculty of Sciences of Lisbon University (FCUL), a growing number of research groups became established following a substantial expansion of the network of Portuguese Universities involved in marine biology studies.

Among the groups that are actively involved in the study of inshore fishes, the following deserve special mention:

- 1) Faculty of Sciences of Porto University (FCUP) and Abel Salazar Institute of Biomedical Sciences (ICBAS), together in the Centre of Marine and Environmental Research (CIMAR);
- 2) Science Faculty of Lisbon University (FCUL), which includes Guia Marine Laboratory (LMG), Institute of Oceanography (IO) and Zoology and Anthropology Department (DZA);
- 3) Fisheries and Sea Research Institute (IPIMAR);
- 4) National Institute of Engineering and Industrial Technology (INETI) through the Environmental Technologies Institute (ITA);
- 5) Institute for Nature Conservation (ICN);
- 6) Institute of Applied Psychology (ISPA) through the Eco-Ethology Research Unit (UIE);
- 7) Algarve University (UALG) through the Marine Science Centre (CCMAR);
- 8) Funchal Municipal Museum (MMF) at Madeira;
- 9) Department of Oceanography and Fisheries (DOP) of the Azores University (UAÇ).

In what concerns inshore fishes, research began to cover a wide variety of topics including:

- 1) **Biology and reproduction of commercial fish species** (*e. g.* IPIMAR: FIGUEIREDO & SANTOS, 1989; MURTA & BORGES, 1994; DOP: KRUG, 1990; ISIDRO, 1990; CCMAR: ERZINI *et al.*, 1997; ANDRADE, 1998; CIMAR: P. J. SANTOS, 1989; ANTUNES & TESCH, 1997);
- 2) **Ichthyoplankton** (*e. g.* LMG: RÉ & GONÇALVES, 1993; RÉ 1996; IPIMAR: MENESES & RÉ, 1991; AFONSO, 1995);

- 3) **Estuarine and coastal lagoon fishes and aquaculture** (*e. g.* IO: COSTA, 1988; COSTA *et al.*, 1994; CCMAR: DINIS & REIS, 1995; CANÁRIO *et al.*, 1998; IPIMAR: MONTEIRO *et al.*, 1990; POUSÃO-FERREIRA *et al.*, 1997; LMG: RÉ, 1987; CANCELA da FONSECA *et al.*, 1989; ICN: SOBRAL, 1992, 1993; ITA: CUNHA & PENEDA, 1985; ANTUNES *et al.*, 1988; CIMAR: CARVALHO *et al.*, 1997; OLIVA-TELES *et al.*, 1997);
- 4) **Behaviour and biology of non-commercial species** (*e. g.* UIE: ALMADA *et al.*, 1995; GONÇALVES & ALMADA, 1998; DOP: PATZNER & SANTOS, 1993; SANTOS *et al.*, 1996; LMG: ALMEIDA, 1996; ALMEIDA & ARRUDA, 1998; DZA: ARRUDA, 1990; ARRUDA *et al.*, 1992; ICN: HENRIQUES & ALMADA, 1997, 1998; MMF: MAÚL, 1962);
- 5) **Parasitology** (*e. g.* CIMAR: EIRAS & DAVIES, 1991; AZEVEDO *et al.*, 1997);
- 6) **Genetics** (*e. g.* CCMAR: CASTILHO & MacANDREW, 1998; SANTOS & POWER, 1998);
- 7) **Endocrinology** (*e. g.* CCMAR: POWER *et al.*, 1996; INGLETON *et al.* 1998);
- 8) **Conservation** (*e. g.* LMG: SALDANHA, 1992; ALMEIDA, 1994; DOP: MARTINS & SANTOS, 1991; SANTOS *et al.*, 1995).

This list was not intended to be exhaustive but only an illustration of the diversity of research areas currently in progress. The authors know that a great deal of other papers has been published. Indeed, we are aware of the risk of having omitted relevant research areas or researchers in the field that may have been overlooked by our review effort. With that possibility in mind, we would like to emphasise that we tried to cover the diversity of topics that have been or are being studied, and the most prominent groups in the field. The references provided are only a sample of what has been done, in order to illustrate the richness of topics that have emerged in recent years.

Has shown above, Professor Saldanha undoubtedly contributed in a very substantial way to the establishment of the modern study of inshore fishes in Portugal. His contribution was not confined to the areas in which he worked personally. His influence was also noted through his academic activity, not only in teaching in the Faculty of Sciences of Lisbon University, but also through the enthusiastic support he gave to many Ph. D. students that he supervised, of which the first author of this paper had the privilege of having been one of the many examples. The intellectual influence of Professor Saldanha was also felt through his participation in numerous scientific commissions and policy-making entities.

PROSPECTS FOR FUTURE RESEARCH

One way to honour Professor Saldanha is certainly the attempt to evaluate critically the current situation in the field, in order to delineate possible guidelines for future research.

Due to its specificity and complexity, we will not attempt to address the issues currently involved in the biological study of commercial species and their fisheries.

In what concerns the remaining research areas of inshore fishes, we believe that the time has come where the researchers involved in those studies should come together and attempt to evaluate what has been done and to define priorities and strategic goals for the near future. The paragraphs that follow are a preliminary contribution from the authors for the debate that we advocate.

Faunal and community studies

Although we now know a great deal more about our inshore marine ichthyofauna than we did 30 years ago, many sections of the shore are still virtually unexplored with modern techniques. In addition, quantitative studies of the abundance of each species and their patterns of variation both temporally and over different microhabitats, are rare (but see: SANTOS, 1992; NASH *et al.*, 1994; SANTOS *et al.*, 1994; ALMEIDA, 1996), except for a few estuarine sites that have been more frequently studied (*e. g.* COSTA, 1980; CUNHA *et al.*, 1983; ALMEIDA, 1988; COSTA *et al.*, 1994).

Such data are of great relevance for at least two reasons: i) the Portuguese shore includes many range terminations and occupies an exceptional position in the north eastern Atlantic due to its transitional character (BRIGGS, 1974); ii) a better understanding of the biogeography of the so-called Lusitanian Province requires a more detailed characterisation of our fish fauna.

The Atlantic islands of Azores and Madeira are also of great biogeographic relevance. Their fauna is being studied by authoritative local Institutions (Funchal Municipal Museum at Madeira and Department of Oceanography and Fisheries of the Azores University; *e. g.* ABREU *et al.*, 1995; SANTOS *et al.*, 1995, 1997; see also LLORIS *et al.*, 1991; WIRTZ, 1994).

In a time where major faunal changes are more and more probable, the Portuguese shore will be one of Europe's best places to investigate and predict the course of ecological perturbations, due to its transitional nature. In this context, every contribution to the characterisation of our fish fauna is relevant. Of special importance will be studies based on standardised procedures consistently applied in diverse

locations along the Portuguese shore. Since most or all research Institutions do not possess the resources to undertake this type of work alone, close co-operation along this line is the obvious way to advance our knowledge. This survey type work is also essential to provide conservation and management organisations with reference information against which the impacts of environmental damages and protection measures can be accessed. With the recent implementation of Marine Protected Areas in Portugal, there is a unique opportunity to elaborate a baseline database of the situation prior to the establishment of protective measures, against which the future developments could be compared.

The need for long-term studies

The kind of survey outlined above will only be fully useful if the same procedures could be applied consistently for many years. This is the only way to distinguish real trends from short and medium term fluctuations, so common in fish populations. Again, most research institutions, especially those linked to the Universities, do not have the resources to maintain such monitoring efforts, unless adequate support is provided. This type of work will be very difficult to undertake with the typical short term funding usually allocated to scientific studies.

Causality of community structure

Although this is not a problem specific of the Portuguese shore, there is a marked scarcity of data on the factors that govern the structure of fish assemblages in temperate habitats. While the literature on coral reefs has grown rapidly in recent years (*e. g.* KOCK, 1982; ALEVISON *et al.*, 1985; SALE, 1988; SALE & DOUGLAS, 1984; for a revision see SALE, 1991), equivalent studies in temperate shores are still few (but see *e. g.*: STEPHENS & ZERBA, 1981; YOSHIYAMA, 1981; STEPHENS *et al.*, 1984; BODKIN, 1986; YOSHIYAMA *et al.*, 1986; HARMELIN, 1987).

What is the resilience of temperate inshore fish communities? What is the relative importance of pre- and post-recruitment processes in determining population abundance? What are the relative roles of deterministic factors like competition and predation and those that have a more stochastic nature? These are examples of basic biological questions that need to be studied if we want to understand and manage properly the temperate inshore fish communities.

The need to integrate ecology and physiology

The few studies that have been done on the breeding seasons of inshore fishes in Portugal, have shown that the timing of reproduction differs both from what occurs in the Mediterranean and in northwest Europe (ALMADA *et al.*, 1990, 1994, 1996; FARIA & ALMADA, 1995; GONÇALVES, 1997). In some cases, the discrepancies are of the order of six months and some species that in higher latitudes are spring/summer

breeders, are winter/spring breeders in Portugal. This finding clearly shows that the Portuguese shore provides excellent opportunities as a “natural laboratory” to investigate the environmental factors that control reproduction in temperate inshore fishes. In this area, much will be gained from co-operation of researchers interested in ecology with those interested in physiology.

This challenge is not limited to the control of reproduction. Indeed, differences in reproductive patterns are likely to be linked to peculiar features of growth, larval survival, age and size at first reproduction and other life history traits. Again, studies involving different geographical locations, namely those involving several European countries, will be potentially very fruitful.

Larval biology and the mechanisms of recruitment

Although substantial work has been done on the biology of larval inshore fishes, namely by Portuguese authors (*e. g.* RÉ, 1981, 1987, 1990; RÉ *et al.*, 1990), much remains to be done. This becomes clear if we remember that even many common species have not been studied in what concerns embryonic and larval development (but see RÉ, 1980; RÉ & GOMES, 1982; R. S. SANTOS, 1989; GIL *et al.*, 1997). Data on the duration of planktonic life and spatial distribution patterns of larvae are still more limited (see RÉ, 1986, 1990). In addition, a basic fundamental question concerning inshore fish larval biology remains unexplored. We are referring to the understanding of the mechanisms that ensure that inshore fish larvae return to the shore, or remain near it, and the mechanisms that enable young fishes to find adequate microhabitats and levels on the shore. The answer to this problem is critical if we want to understand the processes of recruitment of inshore fishes.

Genetic characterisation of populations

The genetic characterisation of inshore fish populations is virtually unexplored in Portuguese waters, with a few recent exceptions (*e. g.* CASTILHO & McANDREW, 1998). This information is however necessary if we want to determine effective population size, patterns of gene flow and define the different stocks and their geographical distribution.

The topics listed in the preceding paragraphs, are certainly biased by the personal views of the authors. In spite of this, they exemplify areas that require more and innovative effort from the scientific community. They also illustrate how much remains to be done to study inshore fishes in Portugal.

All the topics mentioned call for co-operation: co-operation of similar institutions in different geographical areas; co-operation of researchers from diverse

disciplines; co-operation between governmental and academic entities to make possible long-term, sustained and consistent surveys of the inshore fish communities. In our view, the legacy of Professor Saldanha to the study of inshore fishes in Portugal could be much reinforced if these co-operation efforts would become a reality.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was partially supported by the Science and Technology Foundation (Fundação para a Ciência e a Tecnologia - FCT) through the Pluriannual Program (R & D Unit no. 331/94).

REFERENCES

ABOIM, A. N.:

1941. Contribuições para o conhecimento dos peixes "Heterosomata". I. Notas sobre algumas espécies de Portugal existentes no Museu Bocage. *Arquivos do Museu Bocage* (Série A), **12**: 23-47.

ABREU, A. D., M. BISCOITO, R. ARAÚJO, M. MALAQUIAS & P. GOMES:

1995. *Fauna Marinha da Madeira*. Ed. Jornal da Madeira. Pag. var.

AFONSO, M. H.:

1995. Ictioplâncton da zona sudoeste da costa continental portuguesa. *Boletim do Instituto Português de Investigação Marítima*, **1**: 5-22.

ALBUQUERQUE, R. M.:

- 1954-56. Peixes de Portugal e ilhas adjacentes. *Portugaliae Acta Biologica* (Série B), **5**: 1167 pp.

ALEVISON, W., R. RICHARDSON, P. PITTS & G. SERVISS:

1985. Coral zonation and patterns of community structure in Bahamian reef fishes. *Bulletin of Marine Science*, **36**: 304-318.

ALMAÇA, C.:

1985. Considerações zoogeográficas sobre a fauna ibérica de Brachyura (Decapoda, Crustacea). *Arquivos do Museu Bocage* (Série A), **4**: 51-67.

ALMADA, V. C., E. J. GONÇALVES, A. J. SANTOS & C. BAPTISTA:

1994. Breeding ecology and nest aggregations in a population of *Salaria pavo* (Pisces:

Blenniidae) in an area where nest sites are very scarce. *Journal of Fish Biology*, **45**: 819-830.

ALMADA, V. C., E. J. GONÇALVES, R. F. OLIVEIRA & A. J. SANTOS:

1995. Courting females: ecological constraints affect sex roles in a natural population of the blenniid fish *Salaria pavo*. *Animal Behaviour*, **49**: 1125-1127.

ALMADA, V. C., H. CARREIRO, C. FARIA & E. J. GONÇALVES:

1996. The breeding season of *Coryphoblennius galerita* in Portuguese waters. *Journal of Fish Biology*, **48**: 295-297.

ALMADA, V. C., R. N. BARATA, E. J. GONÇALVES & R. F. OLIVEIRA:

1990. On the breeding season of *Lipophrys pholis* (Pisces: Blenniidae) at Arrábida, Portugal. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **70**: 913-916.

ALMEIDA, A. J.:

1982. Sur la presence de *Blennius ruber* Valenciennes, 1836 aux Açores (Pisces: Blenniidae). *Cybium*, **6**: 35-40.

1985. Clefs pour la determination des Blenniidae e Trypterigiidae marins du Portugal continental, Açores et Madère. *Bocagiana*, **87**: 1-11.

1986. Présence des poissons *Syngnathus rostellatus* (Syngnathidae), *Clinitrachus argentatus* (Clinidae) et *Sphoeroides spengleri* (Tetraodontidae) sur la côte du Portugal. *Ciência Biológica-Ecologia e Sistemática*, **6**: 1-7.

1988. *Estrutura, Dinâmica e Produção da Macrofauna Acompanhante dos Povoamentos de Zostera noltii e Zostera marina do Estuário do Rio Mira*. Ph. D. Thesis, University of Lisbon. 363 pp.

1994. Macrofauna acompanhante de Zosteraceas. Importância na conservação do meio marinho. *Professor Germano da Fonseca Sacarrão. Museu Bocage*: 125-144.

1996. Structure and spatial variability of the rocky fish fauna in the protected marine "Reserva Natural da Berlenga" (Portugal). *Arquivos do Museu Bocage (Nova Série)*, **2**: 633-642.

ALMEIDA, A. & L. M. ARRUDA:

1998. *Gobius xantcephalus* Heymer & Zander, 1992 in Portuguese waters (Pisces: Gobiidae). *Arquivos do Museu Bocage (Nova Série)*, **3**: 205-212.

ALMEIDA, A. J. & J. A. GOMES:

1978. Quelques poissons nouveaux pour la faune du Portugal. (Pisces: Apogonidae; Gobiidae; Blenniidae; Tripterygiidae). *Memórias do Museu do Mar*, **1**: 1-23.

ALMEIDA, A. J., J. A. GOMES & P. RÉ:

1980. Trois blenniidae nouveaux pour la faune du Portugal (Pisces: Perciformes). *Tethys*, **9**: 235-241.

ALMEIDA, A. J. & M. HARMELIN-VIVIEN:

1983. Quelques notes sur des blenniides observés et capturés aux Açores en 1979 (Pisces, Blenniidae). *Cybium*, **7**: 39-45.

ALMEIDA, A. J. & M. IBAÑEZ:

1981. Au sujet de la citation de *Blennius rouxi* Cocco 1833, sur la côte Basque. *Arquivos do Museu Bocage*, **1**: 27-40.

ANDRADE, C. A. P. & F. M. M. ALBUQUERQUE:

1995. Fish assemblages associated with bottom habitats on the south coast of Madeira. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, Suplemento **4**: 9-20.

ANDRADE, J. P.:

1998. Age and growth of the bastard sole, *Microchirus azevia* (Capello, 1868) (Pisces, Soleidae) from the south coast of Portugal. *Fisheries Research*, **34**: 205-208.

ANTUNES, J. C. & F. W. TESCH:

1997. Eel larvae (*Anguilla anguilla* L.) caught by R/V Heincke at the European continental slope in autumn 1991. *Ecology of Freshwater Fish*, **6**: 50-52.

ANTUNES, M. M., P. L. CUNHA, A. P. DUARTE & E. P. MENDONÇA:

1988. Ria de Alvor as a spawning place and nursery ground. *Journal of Fish Biology* (Supplement A), **33**: 185-190.

ARRUDA, L. M.:

1990. Population structure of fish in the intertidal ranges of the Portuguese coasts. *Vie et Milieu*, **40**: 319-323.
1997. Checklist of the marine fishes of the Azores. *Arquivos do Museu Bocage*, **3**: 13-164.

ARRUDA, L. M., J. N. AZEVEDO, P. C. HEEMSTRA & A. I. NETO:

1992. Checklist of the fishes collected on the "Santa Maria and Formigas 1990: Scientific Expedition". *Arquivos do Museu Bocage* (Nova Série), **2**: 263-273.

ASSIS, C. A.:

1993. On the systematics of *Macrorhamphosus scolopax* (Linnaeus, 1758) and

Macrorhamphosus gracilis (Lowe, 1839). 2. Multivariate morphometric analysis. *Arquivos do Museu Bocage* (Nova Série), **2**: 383-402.

AZEVEDO, C., R. BORGES, L. CORRAL & P. RÉ:

1997. Dados ultraestruturais dum parasita do vitelo do embrião da sardinha da costa atlântica. *Acta Parasitológica Portuguesa, Revista da Sociedade Portuguesa de Parasitologia*, **4**: 71.

AZEVEDO, J. N., A. I. NETO & L. M. ARRUDA:

1990. First record of *Thorogobius ephippiatus* (Lowe, 1839) (Pisces: Gobiidae) for the Azores. *Arquivos do Museu Bocage* (Nova Série), **1**: 621-624.

BODKIN, J. L.:

1986. Fish assemblages in *Macrocystis* and *Nereocystis* kelp forests off Central California. *Fishery Bulletin*, **84**: 799-808.

BRAGANÇA, C. de:

1899. Pescas marítimas. I – A pesca do atum no Algarve em 1898. *Resultados das investigações científicas feitas a bordo do Yacht Amélia, Lisboa e sob a direcção de D. Carlos de Bragança*. Imprensa Nacional, Lisboa: 104 pp.
1902. Rapport préliminaire sur les campagnes de 1896 à 1900. I – Introduction, campagne de 1896. *Bulletin des campagnes scientifiques sur le yacht “Amélia” par D. Carlos de Bragança*. Imprensa Nacional, Lisboa, **1**: 112 pp.
1904. Ichthyologia. II. Esqualos obtidos nas costas de Portugal durante as campanhas de 1896-1903. *Resultados da investigações científicas feitas a bordo do Yacht Amélia e sob a direcção de D. Carlos de Bragança*, Imprensa Nacional, Lisboa: 115 pp.

BRIGGS, J. C.:

1974. *Marine Zoogeography*. McGraw-Hill Book Co., London. 475 pp.

CALVÁRIO, J. R., J. C. MARQUES & M. A. POUSADA:

1980. Occurrence of *Spherooides cutaneus* (Gunther, 1870) (Pisces, Tetraodontidae) off the Portuguese Coast. *Arquivos do Museu Bocage* (2ª Série), **7**: 131-138.

CANÁRIO, A. V. M., J. CONDEÇA, D. M. POWER & P. M. INGLETON:

1998. The effect of stocking density on growth in the gilthead sea bream, *Sparus aurata* (L.). *Aquaculture Research*, **29**: 177-181.

CANCELA da FONSECA, L., A. M. COSTA & J. M. BERNARDO:

1989. Seasonal variation of benthic and fish communities in a shallow land-locked coastal lagoon (Stº André, SW Portugal). *Scientia Marina*, **53**: 663-669.

CAPELLO, F. B.:

- 1867a. Peixes novos de Portugal e da África ocidental e caracteres distintivos de outras espécies já conhecidas. *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes*, **1**: 154-169.
- 1867b. Catálogo dos peixes de Portugal que existem no Museu de Lisboa. *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes*, **1**: 233-264.
- 1867c. Descrição de dois peixes novos provenientes dos mares de Portugal. *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes*, **1**: 314-317.
1868. Catálogo dos peixes de Portugal que existem no Museu de Lisboa. *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes*, **5**: 1-20.
- 1871a. Primeira lista dos peixes da ilha da Madeira, Açores e das possessões d'África que existem no Museu de Lisboa. *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes*, **11**: 194-202.
- 1871b. Primeira lista dos peixes da ilha da Madeira, Açores e das possessões d'África que existem no Museu de Lisboa (continuação). *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes*, **12**: 280-282.
- 1871c. Primeira lista dos peixes da ilha da Madeira, Açores e das possessões d'África que existem no Museu de Lisboa (continuação). *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes*, **13**: 83-88.
1873. Segundo apêndice ao catálogo dos peixes de Portugal. *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes*, **4**: 5 pp.
1880. Catálogo dos peixes de Portugal. *Memórias da Academia de Sciencias de Lisboa*, **6**: 1-73.

CARVALHO, A. P., A. OLIVA-TELES & P. BERGOT:

1997. Influence of the feeding patterns on ammonia excretion in sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Third International Symposium on Research for Aquaculture. Fundamental and Applied Aspects*. 215 pp, 20-27 August, Barcelona, Spain.

CASTILHO, R. & B. J. McANDREW:

1998. Population structure of seabass in Portugal: evidence from allozymes. *Journal of Fish Biology*, **53**: 1038-1049.

COSTA, M. J.:

1980. Fishes of Tejo estuary (community structure, abundance and diversity). *Arquivos do Museu Bocage (2ª Série)*, **7**: 299-316.
1988. The Tagus and Mira estuaries (Portugal) and their role as spawning and nursery areas. *Journal of Fish Biology (Supplement A)*, **33**: 249-250.

COSTA, M. J., P. R. ALMEIDA, J. L. COSTA & C. A. ASSIS:

1994. Do eel grass beds and salt marsh borders act as preferential nurseries and

spawning grounds for fish? – An example of the Mira estuary in Portugal. *Ecological Engineering*, **3**: 187-195.

CUNHA, P. L. & M. C. PENEDA:

1985. Colmatagem de ictiofauna na central térmica de Setúbal. *Recursos Hídricos*, **6**: 23-40.

CUNHA, P. L., M. C. PENEDA & A. M. RODRIGUES:

1983. *Quantificação do efeito predador da Central Térmica de Setúbal. Colmatagem*. Relatório LNETI. 45 pp.

DINIS, M. T. & J. REIS:

1995. Culture of *Solea* spp. *Cahiers Options Méditerranéenes*, **16**: 9-19.

EIRAS, J. C. & A. J. DAVIES:

1991. *Haemogregarina bigemina* Laveran & Mesnil 1901 (Protozoa, Apicomplexa) from *Blennius pholis* L. (Osteichthyes, Blenniidae): an investigation of seasonality in Portugal. *Journal of Fish Diseases*, **14**: 683-687.

EKMAN, S.:

1953. *Zoogeography of the Sea*. Sidgwick & Jackson Limited, London. 417 pp.

ERZINI, K., C. C. MONTEIRO, J. RIBEIRO, M. N. SANTOS, M. GASPAR, P. MONTEIRO & T. C. BORGES:

1997. An experimental study of gill net and trammel net 'ghost fishing' off the Algarve (southern Portugal). *Marine Ecology Progress Series*, **158**: 257-265.

FARIA, C. & V. C. ALMADA:

1995. Some aspects of the breeding ecology of *Gobius cobitis* Pallas and *Gobius paganellus* L. in the west coast of Portugal. *Arquivos do Museu Bocage (Nova Série)*, **2**: 463-471.

FERREIRA, E.:

1937. Escombridas dos Açores. *Açoreana*, **1**: 211-221.

1938. Ápodos dos Açores. *Açoreana*, **2**: 1-14.

1939. Seláceos dos Açores. *Açoreana*, **2**: 79-97.

FIGUEIREDO, I. M. & A. M. SANTOS:

1989. Reproductive biology of *Sardina pilchardus* (Walb.): seasonal maturity evolution (1986 to 1988). *ICES C. M.* 1989/H: **40**: 21 pp.

- GIL, M. F., E. J. GONÇALVES, C. FARIA, V. C. ALMADA, C. BAPTISTA & H. CARREIRO:
1997. Embryonic and larval development of the giant goby *Gobius cobitis* (Pisces: Gobiidae). *Journal of Natural History*, **31**: 799-804.
- GOMES, J. A. & A. J. ALMEIDA:
1979. Notes sur l'ichtyofaune du littoral rocheux Portugais. *Actas 1º Simpósio Ibérico de estudos del Bentos Marino*, **1**: 317-332.
- GONÇALVES, B. C.:
1941. Coleção oceanográfica de D. Carlos I. Peixes. *Travaux de la Station de Biologie Maritime de Lisbonne*, **46**: 1-108.
- GONÇALVES, E. J.:
1997. *Etologia, Ecologia e Biologia da Reprodução de Blenióides (Teleostei, Blennioidei)*. Ph. D. Thesis, University of Lisbon. 142 pp.
- GONÇALVES, E. J. & V. C. ALMADA:
1998. A comparative study of territoriality in intertidal and subtidal blennioids (Teleostei, Blennioidei). *Environmental Biology of Fishes*, **51**: 257-264.
- GONÇALVES, E. J., V. C. ALMADA, A. J. ALMEIDA & R. F. OLIVEIRA:
1993. On the occurrence of *Parablennius sanguinolentus* (Pisces: Blenniidae) on the Portuguese coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **73**: 465-467.
- GUIMARÃES, A. R. P.:
1882. Lista dos peixes da Ilha da Madeira, Açores e possessões portuguesas de África, que existem no Museu de Lisboa (Suplemento). *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes*, **33**: 1-10.
1884. Lista dos peixes da Ilha da Madeira, Açores e possessões portuguesas de África, que existem no Museu de Lisboa (Segundo Suplemento). *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes*, **37**: 11-28.
- HARMELIN, J.-G.:
1987. Structure et variabilité de l'ichtyofaune d'une zone rocheuse protégée en Méditerranée (Parc National de Port-Cros, France). *Marine Ecology (PSZNI)*, **8**: 263-284.
- HENRIQUES, M. & V. C. ALMADA:
1997. Relative importance of cleaning behaviour in *Centrolabrus exoletus* and other

- wrasse at Arrábida, Portugal. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **77**: 891-898.
1998. Juveniles of non-resident fish found in sheltered rocky subtidal areas. *Journal of Fish Biology*, **52**: 1301-1304.
- INGLETON, P. M., D. M. POWER, A. V. M. CANARIO, T. J. MARTIN & J. A. DANKS:
1998. Parathyroid hormone-related protein and somatolactin in sea bream (*Sparus aurata*) brain and pituitary. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **839**: 370-371.
- ISIDRO, H. A.:
1990. Age and growth of *Trachurus picturatus* (Bowdich, 1825) (Teleostei: Carangidae) from the Azores. *Arquipélago - Life and Earth Sciences*, **8**: 45-54.
- JOHNSON, J. Y.:
1863. Description of five new species of fishes obtained at Madeira. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **1863**: 36-46.
1890. On some new species of fishes from Madeira. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **1890**: 452-459.
- KOCK, R. L.:
1982. Patterns of abundance in reef fishes near an artificial reef at Guam. *Environmental Biology of Fishes*, **7**: 121-136.
- KRUG, H. M.:
1990. The Azorean blackspot seabream, *Pagellus bogaraveo* (Brünnich, 1768) (Teleostei: Sparidae). Reproductive cycle, hermaphroditism, maturity and fecundity. *Cybium*, **14**: 151-159.
- LLORIS, D., J. RUCABADO & H. FIGUEROA:
1991. Biogeography of the Macaronesian ichthyofauna (the Azores, Madeira, the Canary islands, Cape Verde and the African enclave). *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, **43**: 191-241.
- LOWE, R. T.:
1843-60. *A History of the Fishes of Madeira with Original Figures from Nature of All Species by the Hon. Norton & Young*, London. i-xvi + 196 pp., XXVII pls.
1850. An account of fishes discovered or observed in Madeira since the year 1842. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **1850**: 247-253.

MARTINS, J. Á. & R. S. SANTOS:

1991. Breves considerações sobre a implementação de reservas marinhas nos Açores. In: *Primeiras Jornadas de Protecção do Meio Ambiente (Açores, Madeira, Canárias e Cabo Verde)* (eds.: E. Dias, J. P. Carretas & P. Cordeiro), pp. 318-333. SRTA/DRA & CMAH, Angra do Heroísmo, 1988.

MAÚL, G. E.:

1962. Report on the fishes taken in Madeiran and Canarian waters during the Summer-Autumn Cruises of the "Discovery II" 1959 and 1961. I. The Ceratioid Fishes (Melanocetidae, Himantolophidae, Oneirodidae, Gigantactinidae, Linophrynidae). *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, **16**: 33-46.

MENESES, I. & P. RÉ:

1991. Infection of sardine eggs by a parasitic dinoflagellate *Ichthyodinium chabelardi* (Hollande & Cachon) off the Portuguese coast. *ICES C. M.* 1991/L: 5 Session **V**: 8 pp.

MONTEIRO, C., G. LASSERRE & T. LAM HOAI:

1990. Organisation spatiale des communautés ichtyologiques de la lagune Ria Formosa (Portugal). *Oceanologica Acta* **13**: 89-96.

MURTA, A. G. & M. F. BORGES:

1994. Factors affecting the abundance distribution of horse mackerel *Trachurus trachurus* (Linnaeus, 1758) in Portuguese waters. *ICES C. M.* 1994/H: **20**: 16 pp.

NASH, R. D. M., R. S. SANTOS, A. J. GEFFEN, G. HUGHES & T. R. ELLIS:

1994. Diel variability in catch rate of juvenile flatfish on two small nursery grounds (Port Erin Bay, Isle of Man and Porto Pim Bay, Faial, Azores). *Journal of Fish Biology*, **44**: 35-45.

NOBRE, A.:

1924. Contribuições para a fauna dos Açores. *Anais do Instituto Zoológico da Universidade do Porto*, **1**: 41-90.
1935. *Fauna Marinha de Portugal. I. Vertebrados (Mamíferos, Répteis e Peixes)*. Companhia Editora do Minho, Barcelos. 579 pp.

NORONHA, J. R. & A. A. SARMENTO:

1948. *Vertebrados da Madeira. Peixes*. Vol. 2. Junta Geral do Distrito Autónomo do Funchal, Madeira, 181 pp.

NUNES, A. A.:

1974. *Peixes da Madeira*. 2ª ed. Junta Geral do Distrito Autónomo do Funchal, Madeira, 284 pp., XXV Est.

OLIVA-TELES, A., J. P. PEREIRA, A. GOUVEIA & E. GOMES:

1998. Utilization of diets supplemented with microbial phytase by seabass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquatic Living Resources*, **11**: 255-259.

OSÓRIO, B.:

1888. Aditamento ao catálogo dos peixes de Portugal. *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes* - 1ª Série, **12**: 1-19.
1895. Segundo apêndice ao “Catálogo dos Peixes de Portugal” de Felix Capello. *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes*, **3**: 254-269.
1896. Peixes de Matozinhos. Terceiro apêndice ao catálogo dos peixes de Portugal de F. Capello. *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes*, **4**: 131-159.
1905. Notícia de uma espécie a juntar ao catálogo dos peixes de Portugal de F. Capello. *Jornal de Sciencias Mathematicas, Physicas e Naturaes*, **7**: 151-152.

PATZNER, R. A. & R. S. SANTOS:

1993. Ecology of rocky littoral fishes of the Azores. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **159**: 423-427.

PATZNER, R. A., R. S. SANTOS, P. RÉ & R. D. M. NASH:

1992. Littoral fishes of the Azores: An annotated checklist of fishes observed during the “Expedition Azores 1989”. *Arquipélago - Life and Earth Sciences*, **10**: 101-111.

POUSÃO-FERREIRA, P., F. CAIRRÃO, F. NERY & L. NARCISO:

1997. The fatty acid profile of *Sparus aurata* larvae is correlated to the composition of the enrichment diets of *Brachionus plicatilis* and *Artemia* sp. *Ciencias Marinas*, **23**: 83-92.

POWER, D. M., A. V. M. CANARIO & P. M. INGLETON:

1996. Somatotropin release inhibiting factor and galanin innervation in the hypothalamus and pituitary of seabream (*Sparus aurata*). *General Comparative Endocrinology*, **101**: 264-274.

QUÉRO, J. C., J. C. HUREAU, C. KARRER, A. POST & L. SALDANHA (Eds.):

1990. *Checklist of the Fishes of the Eastern Tropical Atlantic*. UNESCO, SEI & JNICT, Lisboa, 1492 pp.

RÉ, P.:

1978. Contribution to the knowledge of the littoral fish fauna of Ilhas Desertas (Madeira). *Boletim da Sociedade Portuguesa de Ciências Naturais*, **18**: 47-49.
1980. The eggs and newly hatched larvae of *Abudefduf luridus* (Cuvier, 1830) (Pisces: Pomacentridae) from the Azores. *Arquivos do Museu Bocage (2ª Série)*, **7**: 109-115.
1981. Seasonal occurrence, mortality and dimensions of sardine eggs *Sardina pilchardus* (Walbaum) off Portugal. *Cybium (3e Serie)*, **5**: 41-48.
1986. Sobre a identificação dos primeiros estados larvares planctónicos de *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) e de *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758). *Ciência Biológica. Ecology Systematics*, **6**: 135-140.
1987. Ecology of the planktonic phase of the anchovy, *Engraulis encrasicolus*, within Mira estuary (Portugal). *Investigación Pesquera*, **51**: 581-598.
1990. Tidal transport and retention of anchovy eggs and larvae within Mira estuary (Portugal). *Portugaliae Zoologica*, **1**: 7-13.
1996. Anchovy spawning in the Mira Estuary (southwestern Portugal). *Scientia Marina (Supplement 2)*, **60**:141-153.

RÉ, P. & E. GONÇALVES:

1993. Growth of sprat *Sprattus sprattus* larvae in the German Bight (North Sea) as inferred from otolith microstructure. *Marine Ecology Progress Series*, **96**: 139-145.

RÉ, P. & J. GOMES:

1982. The eggs, newly hatched larvae and juveniles of the Azorian *Chromis* (Pisces: Pomacentridae). *Boletim da Sociedade Portuguesa de Ciências Naturais*, **21**: 9-18.

RÉ, P., R. C. SILVA, E. CUNHA, A. FARINHA, I. MENESES & T. MOITA:

1990. Sardine spawning off Portugal. *Boletim do Instituto Nacional de Investigação das Pescas*, **15**: 31-44.

SALDANHA, L.:

1974. Estudo do povoamento dos horizontes superiores da rocha litoral da Costa da Arrábida (Portugal). *Arquivos do Museu Bocage (2ª Série)*, **1**: 1-382.
1979. Peuplements benthiques littoraux de substrat rocheux de la côte du Portugal. *Actas 1º Simpósio Ibérico de estudos del Bentos Marino, (San Sebastian)*, **2**: 781-793.
1981. Présence de *Paraconger macrops* (Günther, 1870) aux Azores (Pisces; Congridae). *Cybium (3e Serie)*, **5**: 95-97.

1982. Deep-sea food chains. In: *Actual Problems of Oceanography in Portugal*, pp. 41-44. Nato/JNICT, Lisboa.
1988. Notes sur le regime alimentaire de deux poissons de profondeur: *Alepocephalus bairdii* et *Bathypterois dubius*. *Cybium*, **12**: 169-171.
1992. Marine fishes, habitats and conservation. *The Netherlands Journal of Zoology*, **42**: 190-199.
1994. Fishes observed and collected during the Alvin dives at the Lucky Strike thermal vent site (mid-Atlantic ridge 1993). *Cybium*, **18**: 460-462.
1995. *Fauna Submarina Atlântica*. Publicações Europa-América, Lisboa.
- SALDANHA, L., A. J. ALMEIDA, F. ANDRADE & J. GUERREIRO:
1995. Observations on the diet of some slope dwelling fishes off southern Portugal. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*, **80**: 217-234.
- SALDANHA, L., A. J. ALMEIDA, M. LEDOYER & P. RÉ:
1990. Aspects de la zonation benthique dans le cratère de l'île Saint-Paul. *Les Publications de la Mission de Recherches des Terres Australes et Antartiques Françaises*, **86-04**: 127-131.
- SALDANHA, L., G. E. MAUL, M. BISCOITO & F. ANDRADE:
1986. On the identity of *Heteroconger longissimus* Günther 1870 and *Heteroconger halis* (Bolkhe 1957) (Pisces: Congridae). *Bocagiana*, **104**: 17 pp.
- SALDANHA, L. & M. BISCOITO:
1996. On the Fish Fauna from the Lucky Strike and Menez Gwen hydrothermal vent fields (Mid-Atlantic Ridge). *Journal of Conference Abstracts*, **1**: 853.
1997. Fishes from the Lucky Strike and Menez Gwen hydrothermal vent sites (Mid-Atlantic Ridge). *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, **49**: 189-206.
- SALDANHA, L., M. BISCOITO & D. DESBRUYÈRES:
1996. Deep-sea and extreme shallow-water habitats: affinities and adaptations. In: *The Azorean deep-sea hydrothermal ecosystem: Its recent discovery* (eds.: F. Uiblein, J. Ott & M. Stachowitsch). *Biosystematics and Ecology Series*, **11**: 383-388.
- SALDANHA, L. & N. MERRETT:
1982. A new species of deepsea eel genus *Ilyophis* Gilbert (Synphobranchidae) from the eastern North Atlantic, with comments on its ecology and intrafamilial relationships. *Journal of Fish Biology*, **21**: 623-636.
- SALE, P. F.:
1988. Perception, pattern, change and the structure of reef fish communities. *Environmental Biology of Fishes*, **21**: 3-15.

SALE, P. F. (Ed.):

1991. *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, San Diego. 754 pp.

SALE, P. F. & W. A. DOUGLAS:

1984. Temporal variability in the community structure of fish on coral patch reefs and the relation of community structure to reef structure. *Ecology*, **65**: 409-422.

SAMPAIO, A. S.:

1904. *Memória sobre a Ilha Terceira*. Imprensa Municipal, Angra do Heroísmo.

SANTOS, C. R. A. & D. M. POWER:

1998. Piscine (*Sparus aurata*) transthyretin cDNA cloning and characterization. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **839**: 607-609.

SANTOS, P. J.:

1989. On the food of the pouting (*Trisopterus luscus* L.) in the North Coast of Portugal. *Publicações do Instituto de Zoololgia "Dr. Augusto Nobre"*, **207**: 15 p.

SANTOS, R. S.:

1989. Observações sobre os intervalos de desenvolvimento de *Parablennius sanguinolentus* (Pallas) (Pisces: Blenniidae) dos Açores: períodos embrionário, larvar e juvenil. *Arquivos do Museu Bocage (Nova Série)*, **1**: 293-310.
1992. *Behavioural Ecology, Phenology and Ethology of an Intertidal Blenny Parablennius sanguinolentus parvicornis (Valenciennes in Cuvier & Valenciennes 1836) (Pisces: Blenniidae) from the Azores*. Ph. D. Thesis, University of Liverpool. 293 pp.

SANTOS, R. S., F. M. PORTEIRO & J. P. BARREIROS:

1997. Marine fishes of the Azores: An annotated checklist and bibliography. *Arquipélago - Life and Marine Sciences*, Supplement **1**: 244 pp.

SANTOS, R. S., R. D. M. NASH & S. J. HAWKINS:

1994. Fish assemblages on intertidal shores of the island of Faial, Azores. *Arquipélago - Life and Marine Sciences*, **12**: 87-100.

SANTOS, R. S., S. J. HAWKINS, L. R. MONTEIRO, M. ALVES & E. J. ISIDRO:

1995. Marine research, resources and conservation in the Azores. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **5**: 311-354.

SANTOS, R. S., S. J. HAWKINS & R. D. M. NASH:

1996. Reproductive phenology of the Azorean rock pool blenny: a fish with alternative mating tactics. *Journal of Fish Biology*, **48**: 842-858.

SEABRA, A. F.:

1911. Catalogue systématique des Vertébrés du Portugal. V. Poissons. *Bulletin de la Société Portugaise des Sciences Naturelles*, **53**: 129-224.

SOBRAL, D. V.:

1992. Regime alimentar do linguado *Solea vulgaris* (Quensel, 1806) no Estuário do Sado. SNPRCN - *Estudos de biologia e conservação da natureza*, **6**: 15 pp.
1993. Peixes do estuário do Sado. SNPRCN - *Estudos de biologia e conservação da natureza*, **11**: 26 pp.

STEPHENS, J. S. & K. E. ZERBA:

1981. Factors affecting fish diversity on a temperate reef. *Environmental Biology of Fishes*, **6**: 111-121.

STEPHENS, J. S. Jr., P. A. MORRIS, K. ZERBA & M. LOVE:

1984. Factors affecting fish diversity on a temperate reef: the fish assemblage of Palos Verdes Point, 1974-1981. *Environmental Biology of Fishes*, **11**: 259-275.

VIEIRA, A. X. L.:

1893. *Explorações zoológicas relativas à ictiologia marítima da praia da Nazareth e da Póvoa do Varzim*. Instituto de Coimbra, 13 pp.
1898. Catálogo dos peixes de Portugal em colecção no Museu de Zoologia da Universidade de Coimbra. *Annaes de Sciencias Naturaes*, **4**: 87pp.

WIRTZ, P.:

1994. *Underwater Guide Madeira, Canary Islands, Azores: Fish*. Verlag Stephanie Naglschmid, Stuttgart, 159 pp.

YOSHIYAMA, R. M.:

1981. Distribution and abundance patterns of rocky intertidal fishes in central California. *Environmental Biology of Fishes*, **6**: 315-332.

YOSHIYAMA, R. M., C. SASSAMAN & R. N. LEA:

1986. Rocky intertidal fish communities of California: temporal and spatial variation. *Environmental Biology of Fishes*, **17**: 23-40.

Volto a bordo e mergulhamos na baía das Cagaras. Radial em solheitas (raspagens). Observação de peixes típicos do arquipélago. Fundo coberto por algas (verdes filamentosas e Padina). Sedimentação (areia) forte. Fotografias.

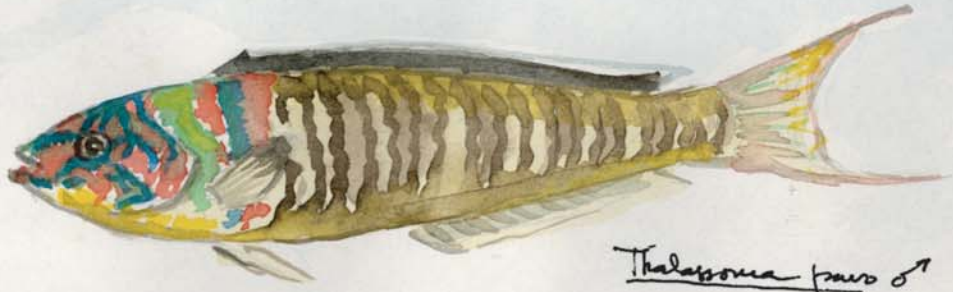


Saigo



Apogon

Lançamos covas e uma rede de emalhar na baía das Cagaras. Voltamos de novo a terra. O vento continua a soprar.



Thalassoma purpur ♂



Diplodus cervinus



Chromis limbatus
♂ territorial



Abudefduf lucidus



Sparisoma cretense



Gymnothorax unicolor



Diadema antillarum

Coastal fishes of Selvagem Grande (30° 09' N, 15° 52' W).
Extracted from Luiz Saldanha's diary of the "Missão Arquipélagos"
to Madeira and Selvagens, on board the N. R. P. Ribeira Grande, July 1984.
(Coll. Miguel Saldanha).

CHARACTERIZATION OF THE TAGUS ESTUARY MACROBENTHIC COMMUNITIES

By JOSÉ CALVÁRIO ¹

With 14 figures and 2 tables

ABSTRACT. According to the Portuguese National Commission for Environment, the average values of the physical and chemical parameters of the water in the Tagus estuary present a typical longitudinal gradient, related to the distance from the estuary mouth. The structure and distribution of the macrozoobenthic communities are both a function of hydrological and sedimentological factors. These factors determine the presence of the species, and interfere with their distribution along the estuary. The sectorial average values of biological descriptors progress according to the longitudinal-vertical gradients, recording a decrease in the species richness, abundance and biomass upstream from the mouth, and from the intertidal zone to the sublittoral zone. The species diversity and the evenness, decrease in the same direction translating into an increased imbalance of the community structures. The sublittoral mud communities of estuary terminal zone and the intertidal oyster-bed communities present values of species diversity and evenness above average, denoting the presence of structurally well balanced communities in these biotopes. The Tagus estuary satisfies the definition of an euryhaline-eurythermic biocenosis, in the sense that the constant association of *Nereis (Hediste) diversicolor* - *Scrobicularia plana* - *Cyathura carinata* seems to correspond to the European estuary communities already described.

KEY WORDS: hydrological and sedimentological gradients, benthic macrofauna, community structure, estuaries, Portugal.

¹ Universidade do Algarve, Faculdade de Ciências do Mar e do Ambiente, Campus de Gambelas, 8000-810 Faro, Portugal. E-mail: jcalvar@pop.ualg.pt

RESUMO. De acordo com a Comissão Nacional do Ambiente (Portugal), os valores médios dos parâmetros físico-químicos da água do Estuário do Tejo apresentam um típico gradiente longitudinal, relativo à distância da fôz. Tanto a estrutura como a distribuição das comunidades macrobentónicas são ambas função de factores hidrológicos e sedimentológicos. Estes factores determinam a presença das espécies, e interferem com a sua distribuição ao longo do estuário. Os valores médios sectoriais dos descritores biológicos distribuem-se segundo um gradiente longitudinal-vertical, com um decréscimo da riqueza específica, abundância e biomassa de montante para jusante, e da zona intertidal para a zona subtidal. A diversidade específica e a equitabilidade decrescem igualmente no mesmo sentido traduzindo um crescente desequilíbrio da estrutura das comunidades. As comunidades das vasas sublitorais na zona terminal do estuário e as comunidades intertidais das ostras apresentam valores de diversidade específica e equitabilidade acima da média, traduzindo a presença de comunidades estruturalmente bem equilibradas nestes biótopos. No Estuário do Tejo a associação de *Nereis (Hediste) diversicolor* – *Scrobicularia* – *Cyathura carinata* traduzindo a presença de uma biocenose eurihalina-euritérica atlântica, parece corresponder às comunidades descritas por outros autores para estuários europeus.

INTRODUCTION

The Tagus estuary occupies an area of about 320 Km² and receives water from several tributaries. About 30 to 34 x 10³ hectares of its area are flooded at low and high tide, respectively. It is connected to the sea by three mesotidal bars of variable depth. The average tidal amplitude is between 1,33 (MLW) and 3,99 m (MHW). In each tide cycle the estuary presents a tidal prism of about 750x10⁶ m³ for an average tide.

The area studied corresponds to the Mesohaline and Polyhaline sectors of the estuary (Fig.1). In the Mesohaline sector, water salinities are strongly stratified at the surface and vary between 2,8 and 18‰. In the Polyhaline sector, the estuary presents a mixed type, and the salinities vary between 18 and 30‰. These values are altered both on sunny and rainy days. Based on the values observed by the Portuguese National Commission for Environment (CNA), we can verify that the physical and chemical parameters of the water present a longitudinal gradient related to the distance from the estuary mouth. The mean temperature value increases to upstream (15,5° C - 18,0° C), while the mean values for salinity (30,0‰ - 2,8‰), pH (7,8 - 6,1), and dissolved oxygen (91,9% - 83%), decrease in the same direction (CNA, 1977, 1978, 1979).

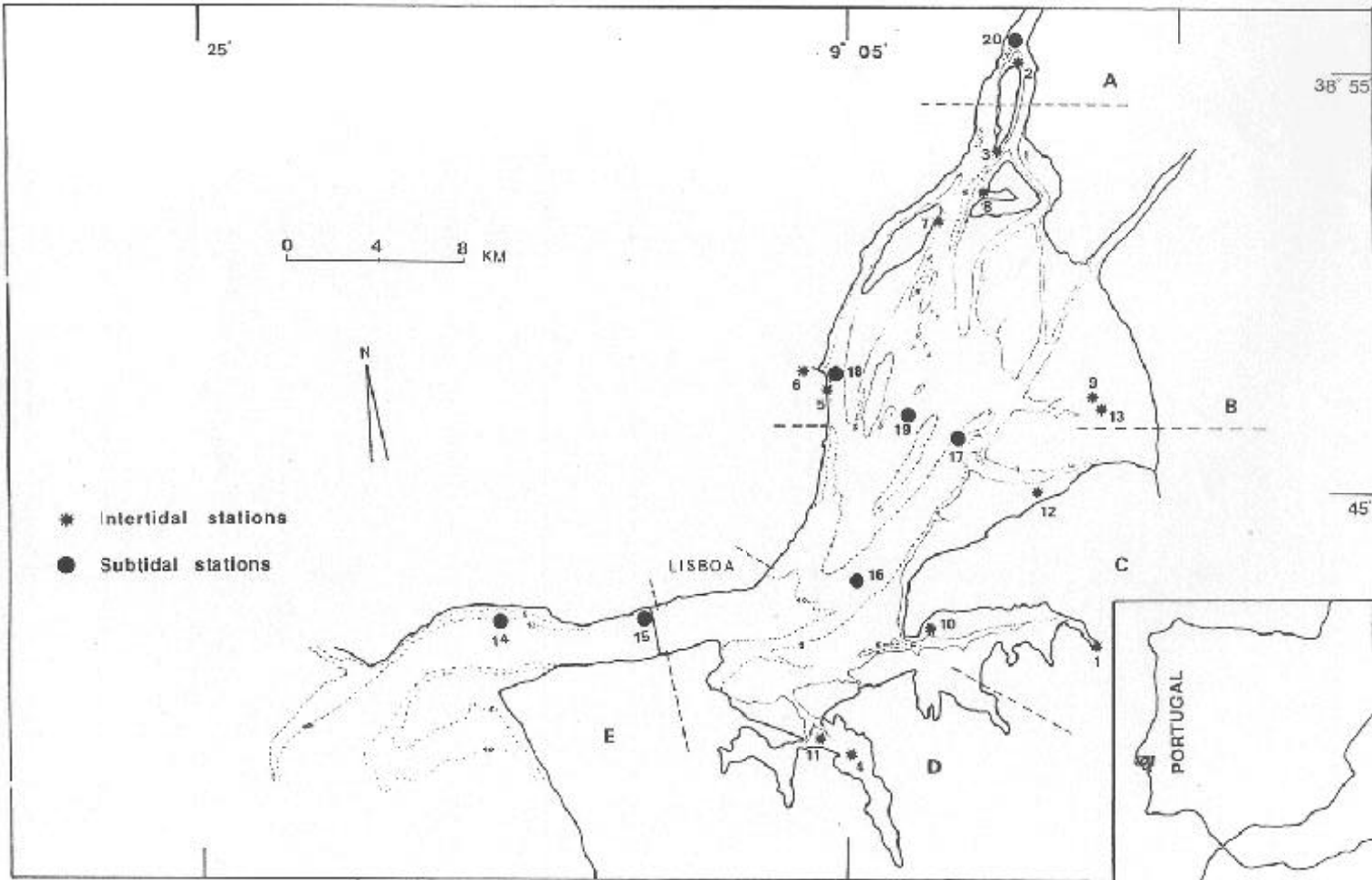


Fig. 1 - Tagus estuary showing sampling locations.

MATERIAL AND METHODS

Sediment and biological samples were collected in each season at 13 intertidal stations (1980), and at 7 sublittoral stations (1981) (Fig. 1).

The biological samples were collected using a Van Veen grab (0,2 m²) (5 replicates) for the sublittoral stations and a cylinder corer (0,08 m²) (13 replicates) for the intertidal stations. The samples were sieved through a 1.0 mm mesh. The benthic organisms were separated, preserved, identified and counted. Using a methodology of MARCHAND & ELIE (1983) the estuary was divided into sectors based on the mean salinities:

- Mesohaline sector: A (2,8 - 5‰); B (5 - 15‰); C (15 - 18‰);
- Polihaline sector: D (18 - 25‰); E (25 - 30‰) (Fig. 1).

The granulometry and organic matter of the sediments were determined. The grain-size analysis of sediments was based on a dry-sieving method, and the sediments were graded by their dimensions, according to the Wentworth scale (GRAY, 1981). The sedimentary groups were classified by the percentage of fine particles with a diameter less than 50 µm (Fp%), and according to Roux scale (ROUX, 1964): sand (< 5%); muddy sand (5% - 50%); sandy mud (50% - 95%) and mud (> 95%). The organic matter content of the sediments was determined as Organic Nitrogen percentage through C-H-N analyser.

The species' frequency of occurrence relative to the different sedimentary groups and salinity sectors, were calculated according to the constancy (C' %) and fidelity (F' %) indices (BERMUDEZ, 1980). Species richness (no. specimens. m²) (NO), abundance (no. inds. in habitats) (N), density (no. inds. m⁻²) (D) and biomass (g. m⁻²) (B) (total dry weight) were also determined. The Shannon-Wiener's diversity (H') (SHANNON & WEAVER, 1963), evenness (J') (PIELOU, 1969) and species dominance ($D' = 1 - J'$) (BAKUS, 1990), were estimated.

RESULTS

Sedimentary gradients

The sediments in the Tagus estuary are mostly composed of silt and clay which originate in the river, or sand, which is of both river and sea origin. The granulometric composition and distribution are correlated to the estuary morphologic and hydrographic characteristics (these have a large rise and fall of tide, fast current velocities, a high area/volume ratio, and especially upstream of the sector E have very intense dynamics due to the semidiurnal tide) (Fig. 2).

Globally, the samples from sedimentary groups were distributed as muds (30,8%), muddy sands (29,6%), sandy muds (24,2%) and muddy detrital sediments

(oyster-beds) (15,4%). Muddy sands were dominant in the sublittoral zone due to a higher contribution by the sandy fraction (41,9%), while muds and sandy muds were better represented in the intertidal zone due to a strong presence of silt and clay fractions (74,1%). The gravel fraction was only represented in the intertidal oyster-beds (4,9%) (Table 1). Muds were dominant throughout most of the downstream sector of the estuary (E), while the sandy muds and oyster-beds dominated at the central areas (B, C and D sectors). Muddy sands were more common upstream (A sector) (Fig. 3).

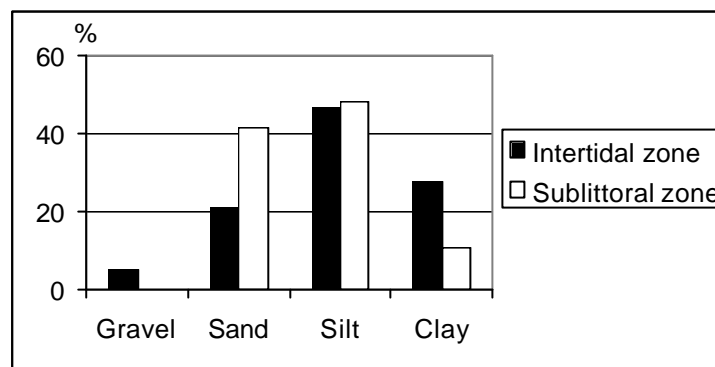


Fig. 2 - Granulometric composition of sediments in estuarine zones.

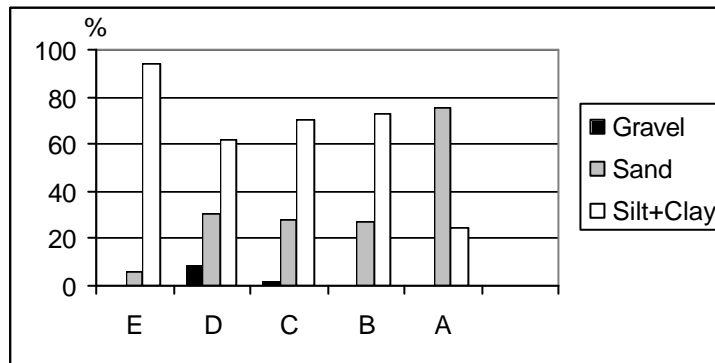


Fig. 3 - The distribution of granulometric composition along the estuary.

Generally, the higher concentrations of organic matter in the sediments (expressed in percentage of Organic Nitrogen) were observed in intertidal areas of mud accumulation (confined, drained and low current muddy zones, oyster-beds). In the sedimentological groups, the muds presented the highest values, followed by the oyster-beds, sandy muds and the muddy sands (Fig. 4). The lower values were observed in upstream (A sector) (Fig. 5).

TABLE 1 - Sediment analysis done at the sampling stations in the Tagus estuary.

Stations	Granulometric composition (%)				Organic Nitrogen (%)	Sedimentary groups
	Gravel	Sand	Silt	Clay		
1	*	12,2	15,5	72,3	0,11	Mud
2	*	69,8	29	1,2	0,07	Muddy sand
3	*	44,3	38,1	17,6	0,15	Sandy mud
4	*	22,9	67,1	10	0,13	Sandy mud
5	*	7,1	78,8	14,1	0,17	Mud
6	*	1,2	62,1	36,7	0,18	Mud
7	*	34,7	63	2,3	0,15	Sandy mud
8	*	5,4	17,2	77,4	0,16	Mud
9	*	17,7	54,2	28,1	0,17	Sandy mud
10	13,2	2,2	37	47,6	0,13	Muddy detrital
11	19,8	3,3	75,8	1,1	0,12	Muddy detrital
12	15,1	36,2	34,5	14,2	0,14	Muddy detrital
13	17,9	17,4	41,9	22,8	0,17	Muddy detrital
14	*	10,2	85,5	4,3	0,14	Mud
15	*	4,3	92,8	2,9	0,12	Mud
16	*	57,1	22,2	20,7	0,09	Muddy sand
17	*	54	32	14	0,07	Muddy sand
18	*	39,8	49,1	11,1	0,1	Sandy mud
19	*	50,2	37,1	12,7	0,08	Muddy sand
20	*	77,6	14	8,4	0,05	Sandy mud

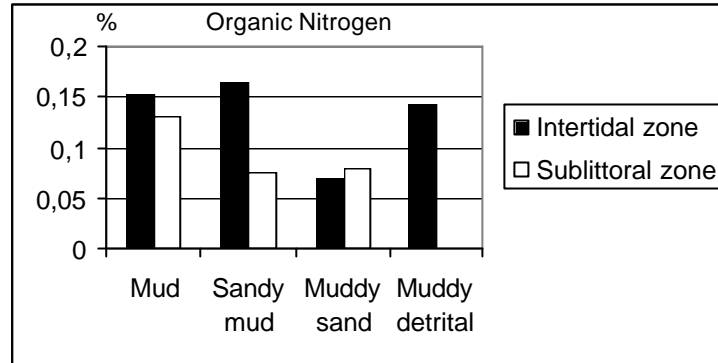


Fig. 4 - Organic Nitrogen in the different sedimentary groups.

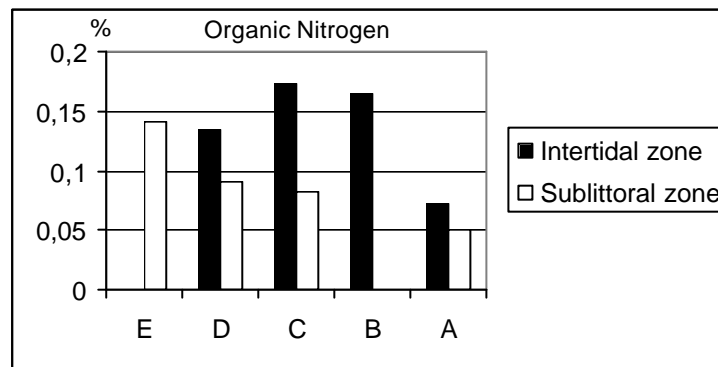


Fig. 5 - Organic Nitrogen variation along the estuary.

Faunal richness

During the sampling period, 66,2% of the species were identified from the sublittoral zone and 33,8% from the intertidal zone (Table 2), which were divided in the main zoological groups as follows:

Intertidal zone - Polychaetes (37,5%); Crustaceans (29,2%); Molluscs (25,0%); Others (8,3%).

Sublittoral zone - Polychaetes (57,5%); Crustaceans (12,8%); Molluscs (21,3%); Others (8,4%).

The polychaetes and the molluscs exhibited their higher species richness values in the Polyhaline sector of the estuary ($NO = 24$ and $NO = 7$ respectively), while the number of crustacean species was higher in the central zone (C sector) ($NO = 7$).

A dominance of the deposit-feeding species (47,8%) was observed in the whole

estuary, particularly in its Mesohaline sector. Together with omnivorous species (30,3%), they represented the majority of species identified from the intertidal zone. They were followed by the suspension-feeding species (13,5%) and the carnivores (7,1%), which were more frequent in the Polyhaline sector. The few herbivorous species identified (0,6%) were observed in the central zone of the estuary (C and D sectors).

Based on the various sedimentary biotopes in the inventory, the oyster-beds and the sublittoral muds sediments, were the ones which exhibited the highest species richness values. In the sandy muds they were reduced (Fig. 6). These values decreased along the estuary, from the mouth to the upstream areas (Fig. 7). As for seasonal variation, the highest species richness values were observed in Spring and Summer.

As to the species' frequency of occurrence, in relation to biotopes and salinity sectors of the estuary, the most characteristic species (with steadiness and fidelity values higher to 75%), were determined as follows:

Nereis (Hediste) diversicolor - frequent in the muddy areas of the Mesohaline and Polyhaline sectors.

Lanice conchilega - very common in the sublittoral muds of the Polyhaline sector.

Scrobicularia plana - very common in the mud flats of the Mesohaline and Polyhaline sectors.

Cyathura carinata - frequent in the oyster-beds, and common in the mud flats. Very common in the Polyhaline sector.

Carcinus maenas - frequent in the oyster-beds, and very common in the sublittoral muds. Very common in both saline sectors.

Sphaeroma monodi - common in the oyster-beds of the Mesohaline and Polyhaline sectors.

Nereis (Neanthes) succinea - exclusive and very common to the oyster-beds. Frequent in the Polyhaline sector.

Corophium volutator - common in muddy sand flats. Frequent in the Mesohaline sector.

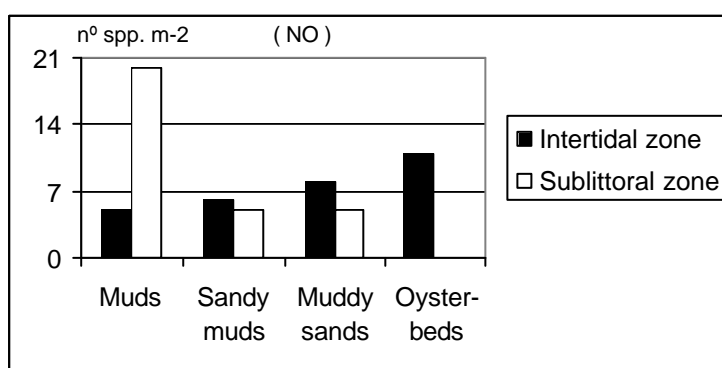


Fig. 6 - Species richness distribution relative to the sedimentary groups.

TABLE 2 - List of species collected at the intertidal and sublittoral zones of the Tagus estuary. (A = Sand; AV = Muddy sand; VA = Sandy mud; V = Mud; O = Oyster bed; SD = Rigid substract.

TAGUS ESTUARY		
Species	Intertidal zone	Sublittoral zone
Type of sediment		
Cnidarians		
<i>Cereus pedunculatus</i> (Pennant)		(VA)(AV)
Nemerteans n. id.		
		(VA)(V)
Sipunculans n. id.		
		(VA)(V)
Oligochaetes		
<i>Lumbricidae n. id.</i>	(A)(AV)	
<i>Tubificidae n. id.</i>	(AV)(VA)(V)(O)	(AV)(VA)
Polychaetes		
<i>Autolytus cf aurantiacus</i> (Claparède)		(VA)
<i>Boccardia redeki</i> (Horst)	(O)	
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius)		(V)(VA)
<i>Diopatra neapolitana</i> Delle Chiaje		(VA)
<i>Eunereis longissima</i> (Johnston)		(V)
<i>Eunoe nodosa</i> (Sars)		(VA)(V)
<i>Glycera Rouxii</i> (Audouin & Edwards)		(VA)
<i>Glycera trydactila</i> (Schmarda)	(V)(VA)	(V)(VA)
<i>Harmothoe cf spinifera</i> Ehlers		(VA)
<i>Heterocirrus bioculatus</i> (Keferstein)		(VA)
<i>Heteromastus filiformis</i> Claparède		(VA)
<i>Lagis koreni</i> Malmgren		(VA)
<i>Lanice conchylega</i> (Pallas)		(VA)
<i>Lepidonotus clava</i> (Montagu)		(VA)
<i>Leptonereis glauca</i> Claparède		(VA)
<i>Marphysa sanguinea</i> (Montagu)	(O)	(VA)
<i>Mellina palmata</i> (Grube)		(VA)
<i>Mysta picta</i> (Quatrefages)		(V)
<i>Nephtys hombergi</i> (Audouin & Edwards)	(VA)	(VA)
<i>Nereis (Hediste) diversicolor</i> Muller	(O)(V)(VA)(AV)	(VA)
<i>Nereis (Neanthes) succinea</i> (Leuckart)	(O)	

(Cont. TABLE 1)

TAGUS ESTUARY		
Species		
	Intertidal zone	Sublittoral zone
	Type of sediment	
Crustaceans		
<i>Atylus swammerdami</i>	(Milne-Edwards)	(VA)
<i>Balanus sp.</i>	(O)	(O)
<i>Carcinus maenas</i>	(Linnaeus)	(O)(VA) (VA)(V)
<i>Corophium volutator</i>	(Pall)	(AV)
<i>Cyathura carinata</i>	(Kroyer)	(V)(VA)
<i>Gammarus chevreuxi</i>	Sexton	(AV) (AV)
<i>Leptocheirus pilosus</i>	Zaddach	(O)
<i>Melita palmata</i>	(Montagu)	(O)(VA)
<i>Sphaeroma monodi</i>	Bocquet, Hoestlandt & Levi	(O)
<i>Zenobiana prismatica</i>	(Risso)	(V)
Molluscs		
<i>Barnea candida</i>	(Linnaeus)	(VA)(V)
<i>Cerastoderma edule</i>	(Linnaeus)	(O) (AV)
<i>Corbicula sp.</i>		(AV) (AV)(VA)
<i>Crassostrea angulata</i>	(Lamarck)	(O)
<i>Hinia sp.</i>		(VA)(V)
<i>Hydrobia ulvae</i>	Pennant	(O)
<i>Montacuta ferruginosa</i>	(Montagu)	(VA)(V)
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	Lamarck	(O)
<i>Nucula nucleus</i>	(Linnaeus)	(VA)
<i>Pholas sp.</i>		(VA)(V)
<i>Rissoa sp.</i>		(VA)
<i>Scrobicularia plana</i>	(Da Costa)	(VA)(V)
<i>Tellina sp.</i>		(A)
<i>Venerupis sp.</i>		(V)(VA)

Faunal abundance

During the sampling period 13544 individuals were identified and around 75% of them were observed in the intertidal zone. The sublittoral zone showed high abundances only towards the estuary mouth (stations 14 and 15) due to high density of the polychaetes *Nereis (Hediste) diversicolor* ($D = 1282$) and *Lanice conchilega* ($D = 557$).

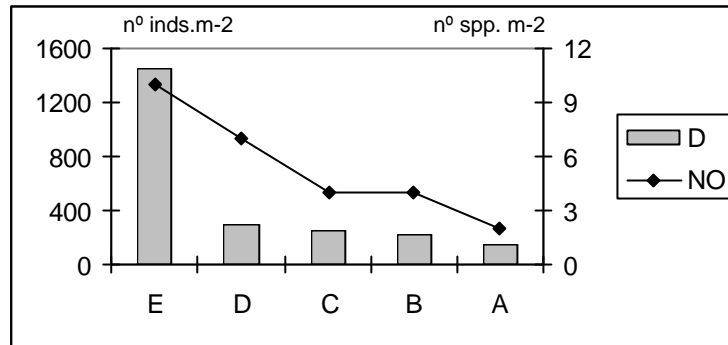


Fig. 7 - Variation in species richness (NO) and density (D) along the estuary.

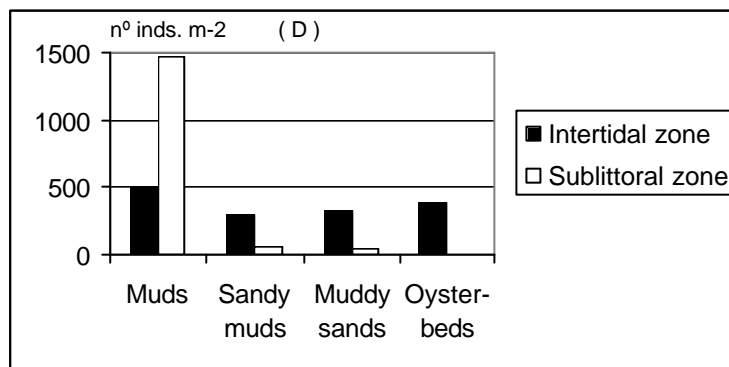


Fig. 8 - Density distribution relative to the sedimentary groups.

Polychaetes represented 77% of the total abundance. *Nereis (Hediste) diversicolor* (45,7%) is the most frequent species in the intertidal zone, as well as in the sublittoral zone at the estuary mouth. This group was very characteristic in the Polyhaline sector of the estuary (E sector) ($N = 581$).

The crustaceans (13,0%), in the majority *Corophium volutator* (7,3%) and *Cyathura carinata* (3,2%), were more abundant and common in the intertidal zone of the Mesohaline sector (A and B sectors) ($N = 160$ and $N = 81$, respectively).

Among the molluscs (5,0%), the bivalve *Scrobicularia plana* (3,0%), was the most abundant species and particularly in the intertidal muddy and sandy mud sediments. This group was better represented in sectors C and E ($N = 46$ and $N = 18$, respectively).

Within the sediment biotopes, the highest densities were found in the muds group, both in the intertidal zone ($D = 488$) and in the sublittoral zone ($D = 469$). The mud communities in the estuary mouth, with *Nereis (Hediste) diversicolor* and *Lanice*

conchilega, showed on an average the highest densities ($D = 1174$). They were followed by the oyster-beds ($D = 318$) and the muddy sand communities with *Corophium volutator* ($D = 259$) (Fig. 8).

In parallel with the species richness, the mean density values also decreased upstream along the estuary, from E sector to A sector (Fig. 7).

In terms of season, the highest mean density values were observed in the Spring and Summer periods.

Species diversity and evenness

Globally, the calculated species diversity and evenness values were very low. The mean values were relatively similar in the intertidal and sublittoral zones.

The highest species diversity values were observed in the intertidal oyster-beds ($H' = 1,26$) and in sublittoral muds with *Lanice conchilega* of the estuary mouth ($H' = 1,31$). The lowest values were registered in the sandy and muddy groups, particularly upstream in the estuary, in the sandy mud communities ($H' = 0,30$) (Fig. 9).

With regard to evenness, the most significant values were also registered in the oyster-beds ($J' = 0,68$) and in the sedimentary sandy mud groups ($J' = 0,44$). The least significant values were observed in the intertidal compact muds ($J' = 0,29$). The fact that the oyster-beds present higher evenness values, might suggest the presence of better structured communities (Fig.10).

Along the salinity gradient, the mean value of these descriptors decreased from the estuary mouth to upstream (Fig. 11), while the species dominance value increased in the same direction.

With regard to seasons these values were lower during the Autumn and Winter periods ($H' = 0,61$; $J' = 0,37$).

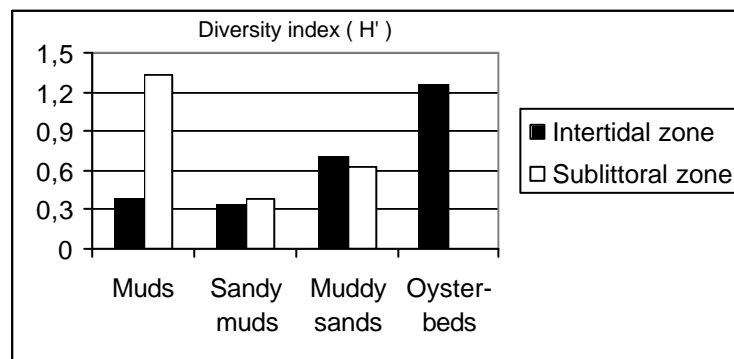


Fig. 9 - Species diversity relative to sediment type.

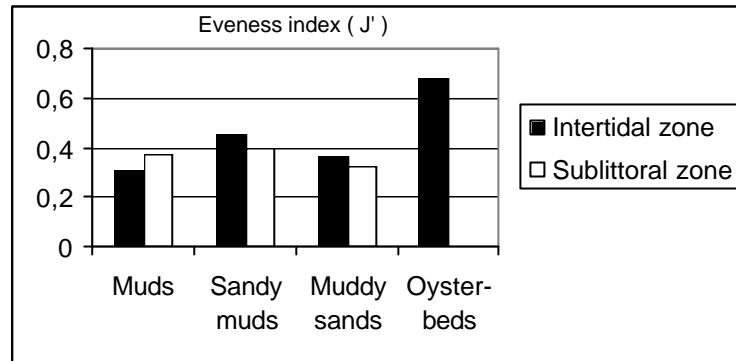


Fig. 10 - Evenness' distribution relative to sediment type.

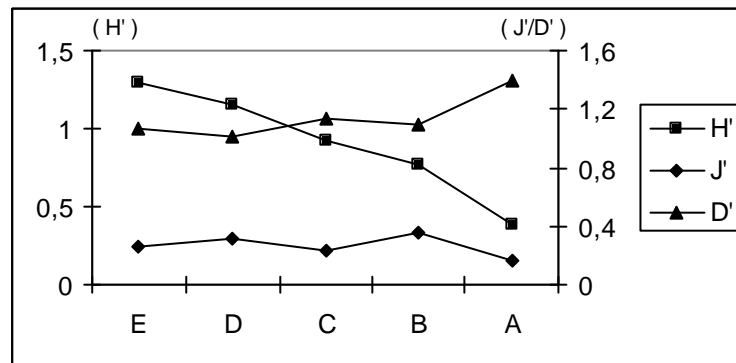


Fig. 11 - Distribution of the species diversity (H'), evenness (J') and dominance (D') along the estuary.

Biomass

A correlation was observed between the biomass values and density distribution. A mean biomass value of about $1,5 \text{ g. m}^{-2}$ was estimated for the estuary, which corresponds to a mean density of 403 inds. m^{-2} .

About 64% of the total biomass was observed in the sublittoral zone. Because the polychaetes dominated the intertidal and sublittoral zones, representing 71% of the total biomass. They were followed by the crustaceans (20,3%), the molluscs (8,3%) and Others (0,7%).

From the various biotopes, and in parallel with the distribution of the densities, the sublittoral muds with *Lanice conchilega* ($B = 7,05$; $D = 1389$) and oyster-beds

($B = 2,46$; $D = 326$) were the communities that showed the highest values in terms of biomass and density (Fig. 12).

The biomass variation along the estuary was identical to other demographic parameters, with a decline in its value from the estuary mouth upstream. About 85% of the estimated biomass of the estuary was shared by Polyhaline zone (Fig. 13). The polychaetes were observed at their highest densities and biomass in D sector ($B = 5,7$; $D = 691$), due essentially to the strong presence of *Lanice conchilega* and *Nereis (Hediste) diversicolor*. Although the crustaceans exhibited their highest densities upstream (A and B sectors), due to the presence of *Corophium volutator*, the highest biomass value was registered in D sector ($B = 1,05$), due to the presence of *Carcinus maenas* in the oyster-beds, which occupy vast intertidal areas in this sector. The molluscs ($B = 0,61$) and Others ($B = 0,07$) showed their highest average biomass values in E sector (Fig. 14). In terms of season, the highest average biomass values were registered during the Autumn period ($B = 2,03$).

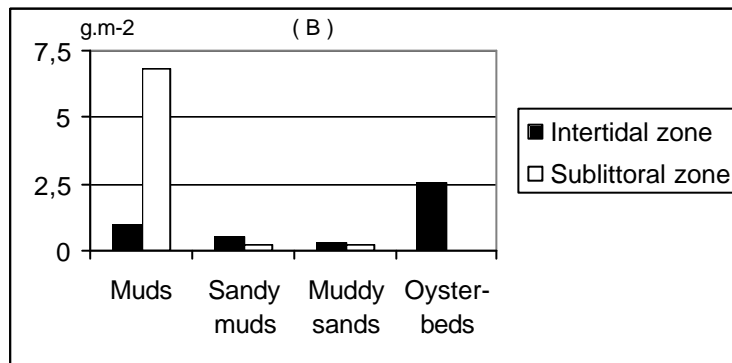


Fig. 12 - Biomass distribution relative to the sedimentary groups.

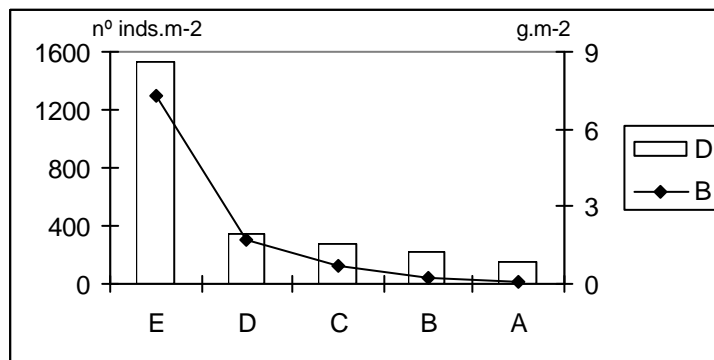


Fig. 13 - Change in density (D) and biomass (B) along the estuary.

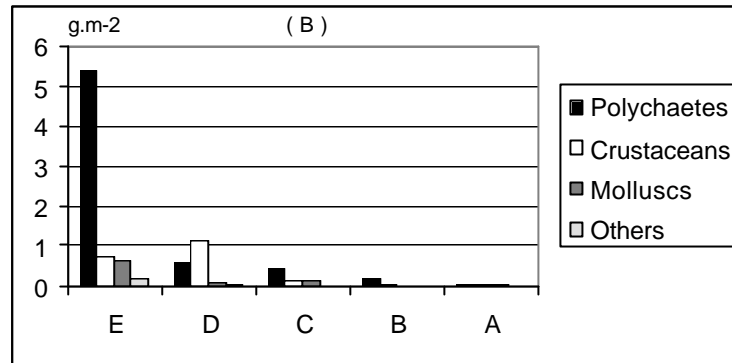


Fig. 14 - Zoological groups biomass along the estuary.

DISCUSSION

The Tagus estuary is subjected to a fast tides because of its hydrographic regime. Due to its particular morphological and hydrographic characteristics it verifies a high area/volume ratio, especially in mid estuary, and very intense dynamics on the semidiurnal tide.

The sedimentological studies show that there is a greater deposit of silto-argillaceous in the upstream areas, and some preferential areas of erosion and siltation, linked with the intense currents. At the estuary's mouth a deposit of muddy sediments is observed, which is caused by material eroded from the banks, the bottom and comes from the ocean.

The physical and chemical parameters of the estuary present a longitudinal gradient correlated to distance from the mouth (salinity, temperature, dissolved oxygen), and a vertical gradient related to the tidal range, currents and depth, which are involved in its bottom sedimentary characteristics (granulometry, organic matter, interstitial water) (confinement).

The fauna appears to be typical of a muddy estuary with a large input of freshwater which will limit the benthos on the upper and middle estuary. The reduction of fauna in these areas appears to be a consistent with a lowering of salinity and with the hydrographic system. The hydrological and sedimentological parameters affect the presence (or eliminate) of certain species in the various communities, and interfere with both their longitudinal and vertical distribution. This is translated into a decrease in species richness, abundance, biomass, species diversity and evenness, along the estuary (from the mouth to upstream), and an increase in species dominance in the same direction.

The soft sublittoral substrate within the estuary showed also a very sharp decline in both the number of species and individuals which are present in the bottom. The poverty of the fauna in the center of the estuary is a reality, with a reduction of the species richness and the densities in sublittoral zone. The possibility that hydro-sedimentary system is affecting the fauna cannot be regarded.

The study showed that the sectors A and B are characterized by fresh-water and euryhaline species. Downstream from these sectors, in the central part of the estuary (C and D sectors) which show a marine influence, the number of euryhaline species is greater. The estuary's mouth (E sector) is influenced by the coastal waters, and the benthic communities are characteristic of the corresponding sediment and salinity regime. This is a transition to the marine communities. The fauna is diverse and characteristic of high salinity. Roughly 30 species have been found in the sublittoral muds. The most abundant were the polychaetes *Lanice conchilega*, *Nereis (Hediste) diversicolor*, *Nephtys hombergi* and the mollusc *Barnea candida*.

CONCLUSION

The estuary appears to be a large fresh water input system which, associated with the hydro-sedimentary complex, strongly limits the species diversity of the communities, particularly in the upstream sublittoral zones (Mesohaline sector). Together with seasonal variation in salinity, to which the estuary is subject, they result in situations of continual stress which are reflected on structure of the benthic communities. Therefore, the low diversities observed, are a consequence of the fact that the majority of these communities showed strong dynamics, and are dominated by 2 or 3 characteristic species. The fact that the oyster-beds and the sublittoral muds with *Lanice conchilega* show higher evenness values, might suggest the presence of better structured communities.

The benthic communities within the estuary show a typical *Nereis (Hediste) diversicolor* - *Scrobicularia plana* - *Cyathura carinata* association, very common in the intertidal muddy substratum of the estuarine zone (5 - 25‰). In sectors C and D, the oyster-beds are responsible for the presence of *Nereis (Neanthes) succinea*, *Melita palmata*, *Marphysa sanguinea* and *Sphaeroma monodi*.

With season, these communities reflect the influence of the Oligohaline and Marine domains, particularly in the transition zones (A and D sectors), forming a sort of "continuum" between them. Upstream, in the transition to the Oligohaline communities (A sector), other groups of species are associated with the preceding ones, *Gammarus chevreuxi*, *Corbicula* sp. and *Corophium volutator*, species that can be observed downstream in winter time, following the salinity's dynamics. In the estuary's terminal zone species more marine affinity are present (*Lanice conchilega*, *Nephtys hombergi*, *Barnea candida*), functioning the sector E as the transition to

the Marine communities. This whole group of species defines the presence of an Atlantic euryaline-eurythermic biocenosis, which appears to correspond to the community described by WOLFF (1973) for European estuaries.

REFERENCES

BAKUS, G.:

1990. *Quantitative Ecology and Marine Biology*. A. A. Balkema, Rotterdam, 156 pp.

BERMUDEZ, J. M.:

1980. *Poblaciones bentónicas de la Ria Arosa*. Tesis Doctoral Biología. Univ. Santiago de Compostela, España. 255 pp.

CALVÁRIO, J.:

1982. *Contribuição ao estudo dos povoamentos bentónicos intertidais (substratos móveis) do estuário do Tejo*. Comissão Nacional do Ambiente, Lisboa. CNA/TEJO, **19** (18): 158 pp.
1984. Étude préliminaire des peuplements benthiques intertidaux (substrats meubles) de l'estuaire du Tage (Portugal) et sa cartographie. *Arquivos do Museu Bocage*, (sér. A), **II** (11): 187-206.

C. N. A.:

1977. *Environmental study of the Tejo estuary-Water study*. Comissão Nacional do Ambiente, Lisboa. First progress report, 102 pp.
1978. *Environmental study of the Tejo estuary-Water study*. Comissão Nacional do Ambiente, Lisboa. Second progress report, 86 pp.
1979. *Environmental study of the Tejo estuary-Water study*. Comissão Nacional do Ambiente, Lisboa. Data summary report. CAN / TEJO, **1** (1): 51 pp.

GRAY, J.:

1981. *The Ecology of the Sediments*. Cambridge University Press, London, 185 pp.

MARCHAND, J. & P. ELIE:

1983. *Contribution à l'étude des peuplements benthiques de l'estuaire de la Loire (Tome III)*. Université de Nantes (Laboratoire de Biologie Marine). Ministère de l'Environnement (France), 128 pp.

PIELOU, E. C.:

1969. *An introduction to mathematical ecology*. Wiley & Sons, New York, 286 pp.

ROUX, R. M.:

1964. *Les sédiments de l'étang de Berre*. Recueils Travaux de la Station Marine d'Endoume, **35** (51): 275-285.

SALDANHA, L.:

1980. *Estudo ambiental do estuário do Tejo. Povoamentos bentónicos, Peixes e Ictioplâncton do estuário do Tejo*. Comissão Nacional do Ambiente, Lisboa. CAN / TEJO, **5** (4): 109 pp.

SHANNON, C. & W. WEAVER:

1963. *The mathematical theory of communication*. Urbana University Press, Illinois, 127 pp.

WOLFF, W. J.:

1973. The estuary as a habitat: an analysis of data on the soft-bottom macrofauna of the area of the rivers Rhine, Meuse and Schelk. *Zoologisch Verhandelingen*, **126**: 242 pp.

COMMUNITY STRUCTURE AND FISH AND INVERTEBRATE BIODIVERSITY IN MARINE ECOSYSTEMS: THE CONSEQUENCES OF OUR ACTIONS

By LEV FISHELSON¹

With 6 tables and 2 plates

ABSTRACT. Changes in biodiversity and species composition in marine ecosystems, induced by anthropogenic stresses and xenobiotics, are causing great concern in the scientific community. This article, however, reports first on a positive aspect, of man-induced change in which the opening of the Suez Canal enabled the impoverished East Mediterranean Sea to become enriched by almost 400 species of fish and invertebrates of Red Sea origin. The second, and negative impact, is of anthropogenic pollution, which has led to unpredictable changes, in both magnitude and duration. This has differentially affected the various biological taxa, eliminating the most sensitive ones and leaving the more resistant and opportunistic. Because the stress related effects are initially cryptic, a novel ecological approach is suggested here, making use of specific markers for DNA, RNA, mitochondria and fluorescence contact microscopy, in order to reveal the state of health of key species. This method offers a powerful tool in planning sustainable management and protection of biodiversity.

¹ Department of Zoology, George S. Wise Faculty of Life Sciences, Tel-Aviv University, Ramat-Aviv 69978, Tel-Aviv, Israel. E-mail: fishelv@post.tau.ac.il

RESUMO. As mudanças na biodiversidade e composição específica dos ecossistemas marinhos, induzidas por pressão humana e por substâncias poluentes, estão a causar grande preocupação na comunidade científica. Neste artigo, é reportada, de forma positiva, a mudança induzida pelo homem, na qual a abertura do Canal do Suez permitiu o enriquecimento, em mais de 400 espécies, dum Mediterrâneo Oriental empobrecido e, de uma forma negativa, o impacto resultante de poluição, que levou a mudanças imprevisíveis, tanto em magnitude como em duração. Isto afectou de forma diferencial os vários taxa, eliminando os mais sensíveis e deixando os mais resistentes e oportunistas. Uma vez que os efeitos destes estresses são inicialmente crípticos, é sugerida uma abordagem ecológica nova, fazendo uso de marcadores de ADN e ARN, mitocôndrias e microscopia de fluorescência de contacto, de forma a avaliar o estado de saúde de espécies-chave. Este método constitui uma ferramenta poderosa na planificação de uma gestão sustentável e na protecção da biodiversidade.

INTRODUCTION

This paper summarizes some data and thoughts on the increasingly important subject of changes in biodiversity and the disappearance of species in marine ecosystems. I refer not to premeditated and careful intervention, but to foolish and reckless acts, particularly the overuse of marine resources and increasing industrial pollution in the provision of goods to the growing human population.

In recognizing the impact of such phenomena, ecology, as a discipline also dealing with population dynamics, today stands at a crossroads in its analytic and developmental practices. Ecology is currently expected to provide scientific answers to practical problems connected with preserving animal communities. The challenge facing ecology is particularly critical in aquatic littoral ecosystems, which are frequently located close to human industry and its by-products, but are also subject to increasing pressure from tourism (BELL *et al.*, 1989; KAY & LIDDLE, 1989; LIDDLE, 1991; RINKEVICH, 1995). It would be unthinkable for environmental ecologists to ignore such development in local communities, while instead blaming only global changes, such as global warming or the results of El Niño. It has also long been recognized that the opening of new waterways and the increase in marine transport routes, paralleled by increasing discard of ballast waters by ships, have enabled the active redistribution of various animal species from their original sites to new ones. Striking examples of this nature are the invasion of North American waters by the zebra mussel, *Dreissenia polymorpha*, which has led to severe damage to various installations; the flourishing of the tropical medusa, *Rhopiloma nomadica* (GALIL *et al.*, 1990) along the East Mediterranean, endangering bathers' on the Israeli shores; and the expanded distribution of the algae, *Caulerpa taxifolia*, which

is destroying marine formations along the West Mediterranean shores. Parallel to this, thousands of new man-made chemicals and xenobiotics are being released into the environment, either directly eliminating many of the sensitive taxa, or acting cryptically on the organisms vital defense systems, on their *DNA* - structure and membrane functions, inducing deviations that adversely affect the survival and stability of biota (FISHELSON *et al.*, 1994). Such subtle changes are not visible at the organismal level, and are able to generate novel selective processes (BRESLER *et al.*, 2001). The time is ripe for this problem to be dealt with by environmentally-oriented ecologists. In order to tackle specific, local anomalies, there is a need to acquire sufficient temporal and quantitative data on actual situations and changes in marine biological communities, and to suggest some ideas on how to deal with this increasingly disturbing problem.

METHODS

This report is based on data collected during many years of observations in the Red and Mediterranean Seas, and repeated ecological observations on various biota. Data were collected by skin-diving and scuba, along marked transects of the habitats, or within 1 m² quadrants. Data are also presented from various published studies.

RESULTS AND DISCUSSION

The Suez Canal phenomenon

The Red and Mediterranean Seas have long been separated; during the Miocene, in particular, the Mediterranean was almost totally dry (HSU *et al.*, 1973). At that time the Red Sea, as an extension of the Indian Ocean, swarmed with diverse life forms, particularly along the coral reefs. With the rise in water levels, the Mediterranean was flooded by Atlantic waters, and during the Pliocene links were established between the northern end of the Red Sea and the Mediterranean waters. This enabled Red Sea biota to penetrate into the Mediterranean, *e. g.*, the fish genera *Thalassoma* and *Coris* now found throughout the Mediterranean.

At the end of the Pliocene, eustatic changes in plate levels and a drop in water levels finally permanently separated the northern end of the Red Sea from the Mediterranean, and the bitter lakes that evolved at this site of the Gulf of Suez reinforced this physical barrier. During this period, the Red Sea, behind the southern straits of Bab el Mandab, was already teeming with life forms, and various processes of isolation initiated the development of endemism, so typical for this closed sea (GOREN, 1987). For example, in a number of pairs of species currently found on both sides of the Bab el Mandab straits (Table 1), the Red Sea species originally developed from the Indian Ocean stock.

TABLE 1 - Fixation of fluctuation species pairs on both sides of Bab-el-Mandab Straits.

Red Sea	W. Indian Ocean
<i>Dascyllus marginatus</i>	<i>Dascyllus reticulatus</i>
<i>Abudefduf vaigensis</i>	<i>Abudefduf bengalensis</i>
<i>Plectoglyphidodon leucozona</i>	<i>Plectoglyphidodon cingula</i>
<i>Stagastes nigricans</i>	<i>Stagastes lividus</i>
<i>Amphiprion bicintus</i>	<i>Amphiprion alardi</i>
<i>Chromis pelloura</i>	<i>Chromis axillaris</i>

TABLE 2 - Vicaric Fish Communities.

N. Red Sea	E. Mediterranean Sea
<i>Anthias squamipinnis</i>	<i>Anthias anthias</i>
<i>Chromis dimidiatus</i>	<i>Chromis chromis</i>
<i>Apogon cyanosoma</i>	<i>Apogon imberbis</i>
<i>Thalassoma klunzingeri</i>	<i>Thalassoma pavo</i>
<i>Adioryx diadema</i>	<i>Adioryx ruber</i>
<i>Pempheris vanicolensis</i>	<i>Pempheris vanicolensis</i>
<i>Epinephelus fasciatus</i>	<i>Epinephelus aeneus</i>

TABLE 3 - Red Sea fish immigrants of commercial value in the Eastern Mediterranean.

Indian mackerel - <i>Rastrelliger kanagurta</i> (Cuv., 1817)
Pike conger - <i>Muraenesox cinereus</i> (Forsskäl, 1775)
Shrimpscad - <i>Alepes djedaba</i> (Forsskäl, 1775)
Goat fish - <i>Upeneus moluccensis</i> (Blecker, 1855)
Grunt - <i>Pomadasyx stridens</i> (Forsskäl, 1775)

With the opening of the Suez Canal about 180 years ago, the Red Sea was again no longer isolated, and there began the process of cross-canal migration termed: “Lessepsian” by POR (1978), in honor of the Canal’s engineer. Most migrants were

Red Sea biota with only few species, such as the gobies *Gobius paganellus* and *G. cobitis* and the serranid *Serranus cabrilla*, leaving in the opposite direction (GOREN, 1989). Borne by the permanent along-shore west-east current, the majority of these migrants spread along the Israeli coast and later along the eastern Mediterranean littoral. Thus, "Red-Med" communities of species became established along the Israeli Mediterranean, with some species being remnants of the Thetys and with mixed assemblages of fish and invertebrates from both seas (Plates I and II). Two vicaric communities of fish dwelling within rocky outcrops, for example, can be found at depths of 6-12 m in both the Red Sea and the Mediterranean (Table 2). This immigration greatly enriched the East Mediterranean, which had been left with a very impoverished fauna in the wake of its past desiccation. An increasing number of species still continue to successfully establish themselves in the East Mediterranean. Some of these fish have become economically important for local populations (Table 3). Approximately 400 species of Red Sea origin can be found along the Israeli littoral, including such economically important species as the shrimps *Penaeus sulcatus* and *P. japonicus*, and the fishes, *Saurida undosquamis*, *Siganus rivulatus* and *S. luridus*. In fact, the two latter species are the only herbivores able to control the algal lawns in this region.

Among the fish-species inhabiting the sandy bottom, 50 are of Red Sea origin (GOLANI, 1993). The importance of migratory fish for Israeli fishery was demonstrated by BEN-TUVIA (1985). According to SPANIER *et al.* (1989), 40.6% of fish biomass fished in the Mediterranean was comprised of total Red Sea species which were only 11.6% of species.

It would appear, therefore, that in this instance a man-made artifact, the Suez Canal - has a very positive effect, enriching the East Mediterranean fauna and contributing economically important assets. However, some negative aspects of this immigration include, *e. g.*, the transport by fish of fish-parasites, or the rhizocephalan, *Heterosaccus dolfusi*, parasite on the crab *Charybdis longicollis*: in the Red Sea this parasite is very rare on this crab, whereas it is found on 40-45% of the immigrant population of the same species (FISHELSON, pers. observ.). The fish *Siganus rivulatus* and *S. luridus* have also transported into the Mediterranean endo- and ectoparasites not known from this sea. Rocky piers along the shores, another man-made construction, have also become focal points for migrant fish-assemblages, in particular the crevice dwelling *Pempheris vanicolensis* and the holocentrid *Holocentrus ruber* (GOLANI & DIAMANT, 1991) (Plate II).

The shallow-water benthic species' assemblages present a unique mix of polychaets (FISHELSON & RULLIER, 1969; AMOROUX *et al.*, 1978), molluscs (BARASH & DANIN, 1992) and other organisms. The Red Sea sea cucumber *Synaptula reciprocans* become the dominant echinoderm on numerous sites along the Israeli shores (Plate I). This enrichment of the Mediterranean Sea by Red Sea taxa is demonstrated in Table 4.

Plate I:

Older Indo-Pacific species in the Mediterranean:

A - *Sargocentrum rubrum*; B - *Aphanias dispar*; C - *Dasychone lucullana*; D - *Hermodice carunculata*; E - *Atergatis roseus* (a relative newcomer).

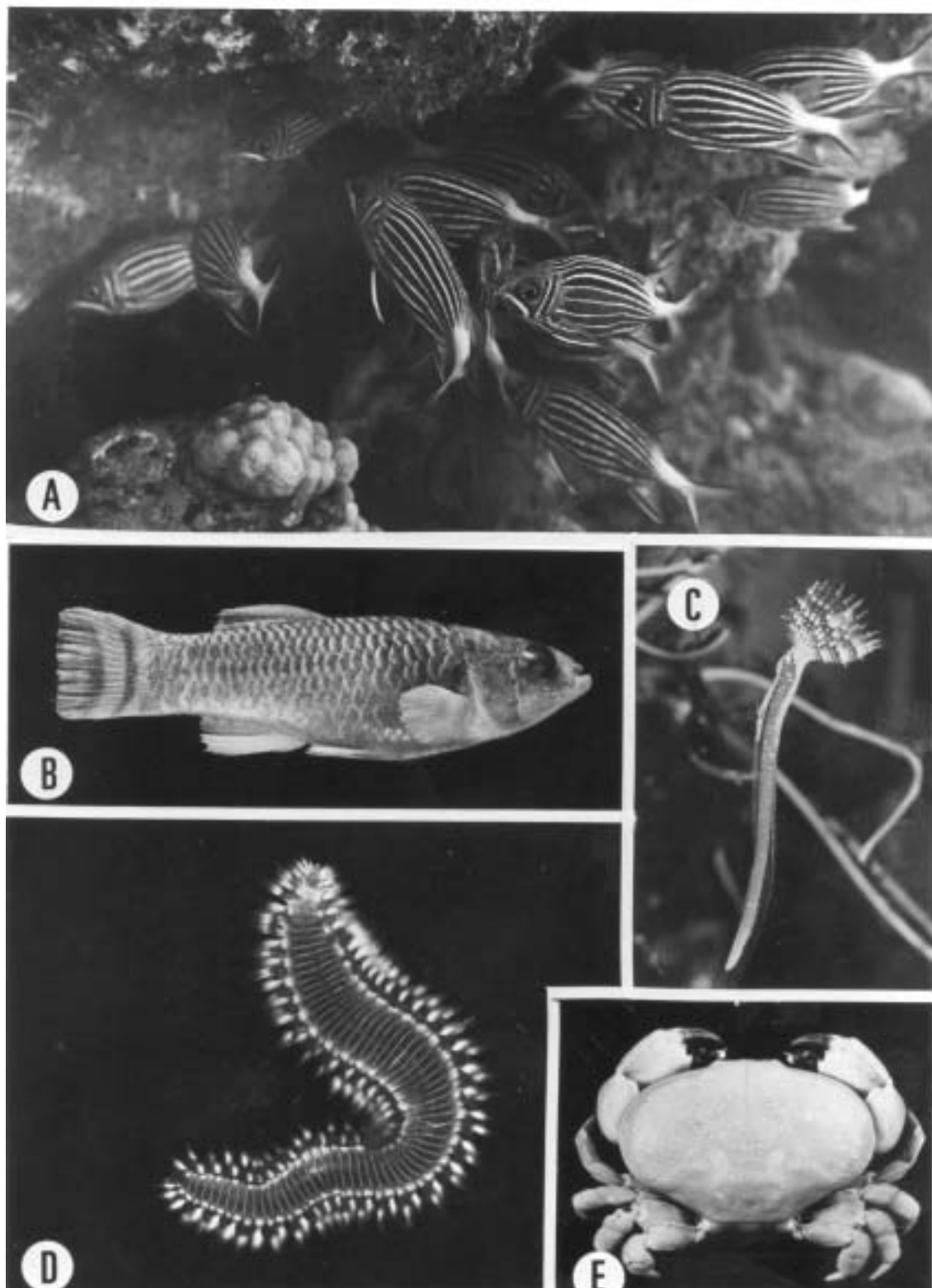


Plate II:

Latest Red Sea immigrants along the Israeli littoral:

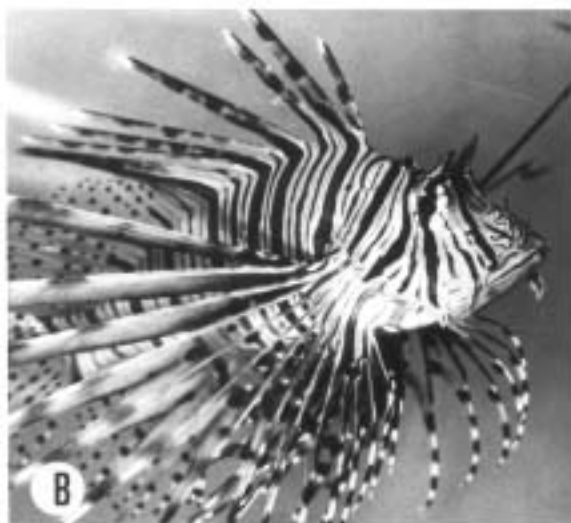
A - *Pempheris vanicolensis*; B - *Pterois mollis*; C - *Cellana rotha*; D - *Cassiopea andromeda*; E - *Synaptula reciprocans*; F - *Cerithium scabridum*.



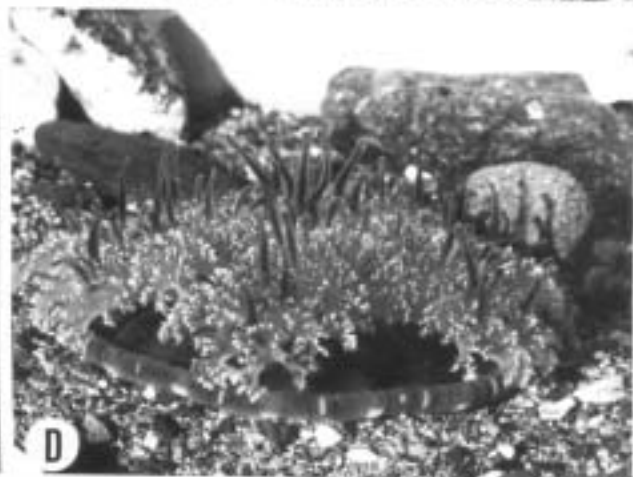
A



C



B



D



E



F

TABLE 4 - Invertebrates of Red Sea origin dominant along the Israeli Mediterranean shore.

ECHINODERMATA	<i>Synaptula reciprocans</i> <i>Ophiactis parva</i>
CRUSTACEA	<i>Peneus semisculatus</i> <i>Alpheus rapacida</i> <i>A. innopinatus</i> <i>Charybdis helleri</i> <i>C. longicollis</i> <i>Portunus pelagicus</i> <i>Atergatis roseus</i>
MOLLUSCA	<i>Pinctada radiata</i> <i>Cerithium kochi</i> <i>C. scabridum</i> <i>Strombus decorus</i> <i>Brachidontes pharaonis</i>
POLYCHAETA	<i>Eurythoe complanata</i> <i>Hermodice carunculata</i> <i>Dasychone lucullana</i>
MEDUSA	<i>Rhopiloma nomadica</i>

In some instances, immigrants overcompete with the autochthone species: *e. g.*, the intertidal mussel *Brachidontes variabilis* has displaced the local *B. minimus*, and the fish *Saurida undosquamis* has displaced the local *Saurida*. Certain questions have remained unsolved in this and similar cases of faunal mixtures: How profound are the developing cytological-biochemical differences between the root-populations and those of established immigrants and how deep is the genetic asymmetry between the two parts of one taxon?

Anthropogenic stress

The increase in human population, concomitant with the increased use of resources and production of goods to fulfill the needs of this population, has, during the last few decades, greatly increased the anthropogenic stress on natural ecosystems,

particularly the aquatic one. Stress may generally be defined as a set of environmental factors that adversely affect the organism. These may range from sublethal to lethal, negatively influencing the physiology and defense mechanisms at the subcellular level or reducing reproductive success, such as, for example, by inducing sex-change (MANELIS *et al.*, 1993), or imposex phenomena. Additional stress is imposed by the huge tourism and associated industries that bring scores of bathers, divers and spear-fishers to the various, even most remote, littoral regions, directly and negatively influencing the natural ecosystems. The delicately balanced coral reef habitats in the tropical and sub-tropical seas are especially vulnerable. Data on reef-destruction from all over are rapidly accumulating from all over the world, including information on species' disappearance. For example, the northern, Israeli part of the Gulf of Aqaba, has seen the disappearance of the Harlequin shrimp, *Hymenocera picta*, possibly because its major prey, the sand dwelling sea-stars, have become extremely rare. The cone, *Conus textilis*, has also disappeared because its main source of nourishment, the tube gastropod, *Dendropoma maxima*, has been depleted by pollution (FISHELSON, 1995). Censuses taken above the coral reef tables in the protected part of the Red Sea Israeli shore show an immense decline in numbers of the small, surface dwelling fish there: *e. g.*, in 1985, in a count taken along 10 transects of 10 m each, 85 (± 6) gobies, blennies and clinid fishes were counted per transect. A repeated census at the same site in 1994 showed only 24 (± 4) individuals/transect. In the past, the lagoon of this site harbored over 120 colonies of the damselfish, *Dascyllus aruanus*, within the coral bushes of *Stylophora piscillata* (SHPIGEL & FISHELSON, 1986). Today almost all of them have disappeared.

A similar decline has been observed in the shallow-water schools of *Paranthias squamipinnis* and the crevice dwelling *Pempheris vanicolensis* (*oulaensis*) (FISHELSON *et al.*, 1974). Various anthropogenic stresses in the seas have also caused a decline in commercial fish fecundity, and fisheries are collapsing in various regions of the world, such as the North Sea and the Baltic. This is the consequence of land generated effluents bearing large amounts of fertilizers which produce eutrophication; as well as synthetic antibiotics, steroid-mimicking chemicals and various heavy metals. All these alien substances accumulating in the natural habitats, generate specific and non-specific changes, whose long-term outcome is unpredictable. We are, in fact, facing a potential, massive taxa extinction, similar to events of some 65 million years ago, which resulted in the catastrophic destruction of the dinosaurs and other taxa. Today the change in these communities - from stable to unstable, once regulated by biological phenomena, is now being regulated by unpredictable stresses and xenobiotics (FISHELSON, 1977, 1995). The more sensitive organisms are being eliminated and replaced by opportunistic ones, able to withstand such instability. The disastrous anthropogenic impact is being felt by the various marine ecosystems.

The role of ecology

Ecology is the discipline best equipped with the necessary theories, practice and methodological tools to expose stress-induced phenomena in biological communities; to provide reasonable argumentation for protection; and, consequently, to help preserve the natural resources. Most ecologists who also study the xenobiotic-rich habitats, however, continue to use quantitative methods and models developed for ecosystems regulated by stable, biological and physical phenomena. For example, multivariate, deterministic models are used to monitor changes observed in various ecosystems, as if the regulating environmental factors observed in the past are inherent in the ecosystem and will continue to dominate them in the future too (LEWINS & LEWONTINE, 1980). The basis for such thinking began with the simplest population index of Verhulst. Various equations, such as Sorenson's similarity index, Shannon's diversity index, Pielou's evenness index and Simpson's dominance index, which currently form the bases of ecological theory, were formulated in the first half of the century. All of these statistical equations are based on long-term species or individual/per species counts, within quadrants or along transects, to reveal the population densities in the biota, as the basis for population analyses and community studies. In essence, they effectively count those organisms that have perished during past events and those that have survived, using what can be termed a "post-mortem" technique. As BRADBURY *et al.* (1986) stated, by focusing on quantitative data, ecologists lose vital biological information, sometimes critical to the future of the ecosystem.

Today, evidence is accumulating that this long-term species-count approach is merely revealing results of phenomena that acted in the past, and as such is inadequate to assess current community health and potential fate. The collected data reflect past realities and are devoid of predictive value. The changes occurring in ecosystems, primarily of an anthropogenic nature, are inherently unpredictable as to their effect (FISHELSON, 1995). Interacting with biological taxa, these stressors can affect the genotypic, and ultimately the phenotypic attributes of local populations. Biological taxa, experience changes on two time scales: (1) a long-term evolutionary scale that is modulated by the genotype and becomes evident in speciation; and (2) a short-term, small-scale phenotypic change induced by local adverse stress. In a stabilized environment the outcome can be predicted; mutation is minimal, thus population uniformity is preserved. This outcome is based on the existence of a stable genome and a set of physiological defense mechanisms. In contrast, in stress situations, with increasing quantities of biologically active substances (*e. g.*, heavy metals and organic substances) being released into the natural environment, the ability of biological defense systems to shield the genotype is decreasing, and an increase in mutation rates can be observed. This, in turn, results in higher variability and fractionization of phenotypes. The outcome could lead to a type of punctuated evolution and consequently

unpredictable biological succession, which will undoubtedly ultimately be manifested in the biology and physiology of organisms. Our ability to expose these subtle and cryptic changes before the complete and partial extinction of taxa, is a function of analytical scaling and methodology.

The incorporation of such cryptic changes in the biological world often induces pathological changes (MANELIS *et al.*, 1993), such as genotoxicity marked by micronucleation and chromosomal damage; or, as recently documented, a decrease in sperm production and infertility. Some of the polluting substances interfere with oxidation, desulfurisation, sulfoxidation and methylation; and if not subjected to detoxification, additional malfunctions occur.

The established numerical ecology does not recognize these crucial factors and BRADBURY *et al.* (1986) have already noted the need for a technique to enable the collection of qualitative data for systematic analyses of the ecosystems. The monitoring of biochemical and physiological deviations from the normal, or what MAYR (1982) calls "soft data", may provide an immediate means for evaluating community health and identifying the possible nature of the stressors long before the disappearance of sensitive taxa. The various methods of chemical ecology that can be employed include techniques that enable us to determine impact areas and specificity of stressors. For example, along the shore of Haifa Bay, at a chemical factory site, levels of mercury found in sand-dwelling mussels, *Donax trunculus*, were 25 times higher than in conspecifics from clean sites, and their cytological and physiological attributes differed from those in the control area (Table 5). It is reasonable to assume that if such a situation persists, as well as killing a part of the population, an alternative phenotype will develop from the surviving one, differing from that of non-affected populations.

TABLE 5 - Permeability of epithelia of *Donax trunculus* to acid fluorescein (as a percentage to a clean site).

	SITE		
	Clean	Organic Pollution	Chemical Pollution
Mantle	100	170.3 (± 55)	2159.5 (± 417)
Hepato-Pancreas	100	320 (± 132)	462 (± 150)
Gills	100	133 (± 23)	198 (± 67)
Lysosomal activity	100	68 (± 12)	53 (± 15)
Micronucleation	100	211 (± 8.6)	268 (± 8.5)

By analyzing such deviations from the norm, we can begin to describe quantitatively and in biological terms the responses to human disturbance, which, in turn, could be used to define an ecologically meaningful concept of sustainable development. This is particularly important in the tropics and the subtropics, where high temperatures and intensive solar input, acting synergistically, induce an immense turnover of metabolites. In such situations, various alien xenobiotics are quickly incorporated into the metabolic cycles of the organisms, inactivating their defense systems, disrupting their endocrinic activities or destroying their progeny. The more we know of these “biological information transfer” processes (RYAN, 1980), the more we will be able to judge the health of the organisms under study (FISHELSON *et al.*, 1994).

At present, in order to determine health parameters, we can use stress-protein levels, enzyme activities, membrane transport systems of organic anions (SATOAs) and cations, especially the state of the multixenobiotic resistance-mediating transporter (MXRt). By using specific fluorescent markers we can determine the state of nucleic acids, micronucleation, state of mitochondria, permeability of membranes, and levels of heavy metals and organochlorides (Table 6). The monitoring of these parameters also involves antibodies and fluorescent microscopy. The method developed by BRESLER & FISHELSON (1994) and BRESLER & YANKO (1995), implements *in vivo* contact and epimicroscopy, and specific fluorescent anionic and cationic markers, and has proven to be equally valuable for unicellular organisms and mammals.

TABLE 6 - Parameters of animal health that reflect stress that can be studied for comparison in different taxa of the same habitat.

A.	Stress - Protein levels
B.	Enzyme activity, especially: MFO, Acetylcholinesterase, Peroxidases
C.	Membrane transport systems of organic anions (SATOAs) and organic cations
D.	MXT's - Multixenobiotic transport systems
E.	State of DNA, RNA, Micronucleation
F.	State of mitochondria
G.	Permeability of membranes

These *in vivo* techniques examine not only what occurred in the past, but also what is actually happening now in the ecosystem, providing instant tools and guidelines

for possible management and protection. By implementing the newest, prophylactic methodologies of health investigation in the ecosystems, we will be able to contribute to sustainable development and the preservation of biodiversity, and limit the destructive, anthropogenic impact on marine and terrestrial ecosystems.

ACKNOWLEDGEMENTS

Thanks are due to Ms. N. Paz for editorial help and Mr. Amicam Shoob for the photographs.

REFERENCES

AMOROUX, L., F. RULLIER & L. FISHELSON:

1978. Systematic et ecologie D'Annelides Polychaetes de la Presquil du Sinai. *Israel Journal of Zoology*, **27**: 57-163.

BARASH, A. & Z. DANIN:

1992. *Annotated list of Mediterranean Molluscs of Israel and Sinai. Fauna Palestina - Mollusca I*. The Israel Academy of Science and Humanities, Jerusalem, p. 405 + 372 figs.

BELL, P. R. F., P. F. GREENFIELD, D. HAWKER & D. CONNELL:

1989. The impact of waste discharge on coral reef regions. *Water, Science and Technology*, **21**: 121-130.

BEN-TUVIA, A.:

1985. The impact of the Lessepsian (Suez Canal) fish migration on the eastern Mediterranean ecosystem. In: *Mediterranean Marine Ecosystems* (eds.: M. Moraiton-Apostolopoulou & V. Kiortsis), pp. 367-375. Plenum, New York.

BRADBURY, R. H., D. G. GREEN & R. E. REICHELT:

1986. Qualitative patterns and processes in marine ecology: a conceptual programme. *Marine Ecology Progress Series*, **29**: 299-304.

BRESLER, V. & L. FISHELSON:

1994. Microfluorometrical study of bioaccumulation of benzo(a)pyrene and marker xenobiotics in the bivalve *Donax* from clean and polluted sites of the Mediterranean shore of Israel. *Diseases of Aquatic Animals*, **19**: 193-202.

BRESLER, V. & V. YANKO:

1995. Chemical ecology: a new approach to the study of living benthic epiphytic foraminifera. *Journal of Foraminifera Research*, **28**: 267-279.

BRESLER, V. M., L. FISHELSON & A. ABELSON:

2001. Determination of primary and secondary responses to environmental stressors and biota health. In: *Assesment and Management of Environmental Risks* (eds.: I. Linkov & J. Palma-Oliveira), pp. 57-70. Kluwer Academic Publisher, Netherlands.

FISHELSON, L.:

1977. Stability and instability of marine ecosystems, illustrated by samples from the Red Sea. *Helgolander wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, **30**: 18-29.
1995. Elat (Gulf of Aqaba) littoral: life on the red line of biodegradation. *Israel Journal of Zoology*, **41**: 43-55.

FISHELSON, L., A. YAWETZ, A. S. PERRY, Z. ZUK-RIMON, R. MANELIS & A. DOTAN:

1994. The Environmental Health Profile (EHP) for the Acre Valley (Israel): xenobiotics in animals and physiological evidence of stress. *Science of the Total Environment*, **144**: 33-45.

FISHELSON, L., D. POPPER & N. GUNDERMAN:

1974. Diurnal cyclic behavior of *Pempheris oualensis* (Pempheridae, Teleostei). *Journal of Natural History*, **5**: 503-506.

FISHELSON, L. & F. RULLIER:

1969. Quelques annelides polychètes de la Mer Rouge. *Israel Journal of Zoology*, **18**: 49-117.

GALIL, B. S., E. SPANIER & W. W. FERGUSON:

1990. The scyphozoa of the Israeli Mediterranean coast, including two Lessepsian migrants of the Mediterranean. *Zoologische Mitteilungen*, **4** (7): 95-105.

GOLANI, D.:

1993. The sandy shores of the Red Sea - launching pad for Lessepsian (Suez Canal migrant fish colonizers of the eastern Mediterranean. *Journal of Biogeography*, **20**: 579-585.

GOLANI, D. & A. DIAMANT:

1991. Biology of the sweeper, *Pempheris vanicolensis* Cuv. & Val., a Lessepsian

migrant to the eastern Mediterranean, with a comparison with the original Red Sea population. *Journal of Fish Biology*, **38**: 819-827.

GOREN, M.:

1987. Systematic and ecological analysis of the Red Sea ichthyofauna. *Vth Congress of European Ichthyologists (Stockholm)*, pp. 113-116.

HSU, K. J., W. B. F. RYAN & M. B. CITA:

1973. Late Miocene desiccation of the Mediterranean. *Nature*, **242**: 240-244.

KAY, A. M. & M. J. LIDDLE:

1989. Impact of human trampling in different zones of a coral reef flat. *Environmental Management*, **13**: 509-520.

LEWINS, R. & R. LEWONTINE:

1980. Dialectics and reductionism in ecology. *Synthese*, **43**: 47-48.

LIDDLE, M. J.:

1991. Recreation ecology: effects of trampling on plants and corals. *Trends in Ecology and Evolution*, **6**: 13-17.

MANELIS, R., H. HORNING, L. FISHELSON & A. YAWETZ:

1993. The effects of exposure to heavy metal ions on cytochrome b₅ and components of the mixed-function oxidases from the digestive gland microsomes of the mollusc *Monodonta turbinata*. *Water, Science and Technology*, **27**: 473-480.

MAYR, E.:

1982. *The growth of biological thought*. Belknap Press, Mass., USA.

POR, F. D.:

1978. Lessepsian migration. The influx of Red Sea biota into the Mediterranean by way of the Suez Canal. *Ecological Studies*, Vol. 23, Springer-Verlag, Berlin.

RINKEVICH, B.:

1995. Restoration strategies of coral reefs damaged by recreational activities: the use of sexual and asexual recruits. *Restoration Ecology*, **3**: 241-251.

RYAN, J. P.:

1980. Information-entropy interfaces and different levels of biological organisation. *Journal of Theoretical Biology*, **84**: 31-48.

SPANIER, E., S. PISANTY, M. TOM & G. ALMOG:

1989. The fish assemblage on coralligenous shallow shelf off the Mediterranean coast of northern Israel. *Journal of Fish Biology*, **35**: 641-649.

DIVERSITY AND BIODIVERSITY: WHAT MIGHT BE THEIR SIGNIFICANCE IN THE SCOPE OF SUSTAINABLE DEVELOPMENT?

By JOÃO CARLOS MARQUES ¹

With 1 figure

ABSTRACT. Difficulties involved in understanding the dynamics of diversity are discussed, aiming to show that it has not been possible to find any “diversity index” capable to express the dynamics of mixed populations, exhibiting stabilized values through space and time. Diversity and Biodiversity, as working concepts, are analyzed in terms of their meaningful differences. It becomes clear why biologists put at present less emphasis in the interpretation of Diversity as a “descriptor” of representative segments of the biosphere, Biodiversity appearing instead as a much more “saleable” term, and therefore much more appealing to decision-makers. It is appraised if the novelty in Biodiversity concerns only this “marketing” idea, showing that although more holistic, this concept is relatively more intuitive, allowing to relieve the pressure towards quantitative measurements that prevailed for many years in connection to the more conventional concept of Diversity. In other words, the previous Diversity concept has been split, giving origin to Biodiversity. Such split was afterwards helpful to precise the meaning of diversity, since this concept had previously been side tracked to a kind of static statistical problem, instead of expressing the dynamics of ecosystems as a whole. On the other hand, the new emphasis on biodiversity revitalized taxonomic studies providing better tools to assist the analysis of the structure and dynamics of the biosphere. The two concepts, Diversity and Biodiversity, are analyzed through a simple dynamic model, and it is discussed how they capture natural cyclic changes. A major conclusion is that Diversity appears to develop from the stores of Biodiversity. Finally, the two concepts are discussed in terms of what might be their significance in the scope of sustainable development.

¹ IMAR - Instituto do Mar, Departamento de Zoologia, Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade de Coimbra, 3049 Coimbra, Portugal. E-mail: jcmimar@cygnus.ci.uc.pt

RESUMO. As dificuldades envolvidas na compreensão da dinâmica da diversidade e sua medida são discutidas, visando ilustrar que não foi ainda possível criar um “índice de diversidade” capaz de expressar, por meio de valores estabilizados em termos espaciais e temporais, a dinâmica de populações misturadas.

Enquanto conceitos de trabalho, Diversidade e Biodiversidade são analisados em termos das suas diferenças significativas. São tornadas claras as razões que levam presentemente os biólogos a colocar menos ênfase na interpretação da Diversidade como “descritor” de segmentos representativos da bioesfera, surgindo em alternativa a Biodiversidade como um termo mais muito mais “vendável” e, por conseguinte, mais apelativo para os decisores políticos. É discutido se a novidade da Biodiversidade reside apenas nesta ideia de “marketing”, mostrando-se que, embora mais holístico, este conceito é, todavia, relativamente mais intuitivo, o que terá permitido aliviar uma clara pressão, ligada ao conceito mais convencional de Diversidade, que prevaleceu durante muitos anos, no sentido de efectuar medidas quantitativas. Por outras palavras, o prévio conceito de Diversidade foi dividido e deu origem ao de Biodiversidade. Esta divisão foi útil no sentido de precisar o significado de Diversidade, uma vez que este conceito, anteriormente, havia sido abordado como uma espécie de problema estatístico estático, em vez de expressar a dinâmica dos ecossistemas como um todo. Por outro lado, esta nova ênfase na Biodiversidade ajudou a revitalizar, em novos moldes, a investigação em taxonomia, melhorando por conseguinte a panóplia de instrumentos utilizáveis na análise da estrutura e dinâmica da bioesfera. Os dois conceitos, Diversidade e Biodiversidade, são analisados por meio de um modelo dinâmico muito simples, sendo discutida a forma como cada um deles captura as mudanças cíclicas naturais. Uma das principais conclusões parece ser que a Diversidade, enquanto medida, se desenvolve como expressão activa da Biodiversidade, subjacente nos sistemas. Finalmente, os dois conceitos são discutidos em termos de qual possa ser o seu significado no contexto do desenvolvimento sustentável.

Diversity is usually defined as biological variety in nature, which can be perceived in an intuitive way, quantified, and adequately expressed in any appropriated manner. Diversity appeared as an interesting concept since we noticed the regular way individuals fall into species, which could be observed for instance through the study of insect collections, marine invertebrate samples, or birds counting during surveys. In random collections, a few species always appear represented by many individuals, while decreasing numbers of individuals usually represents the rest of it, and many species are even represented by single specimens. An attempt to generalise such representation easily justified for instance to characterise a rocky shore as being of higher diversity

than a sandy beach. Of course, in practice, the approach will be strongly dependent on the taxonomic characteristics of the group on which diversity estimations are tentatively based, and it is clear, as an example, that algae pose different problems than invertebrates or fish.

Through time our view of diversity changed, and nowadays this concept may be regarded better as the amount of genetic non-redundant information existent in a defined ecological (biological) system. From a quantitative point of view, the diversity of a given genetic pool (G) may be expressed as a function of the number of species (S), of the biomass (B), or of the total number of individuals (N). Moreover, ecologists know quite well that they should expect more constancy in ratios than in absolute numbers, and they also familiar with the properties of logarithmic relations (e. g. allometric). The expression of diversity could therefore be tentatively approached, as a start, assuming that $G \approx S^k \approx B^{k'} \approx N^{k''}$.

Other mathematical functions, more complex, were used to express the same kind of relations. For instance, VOLTERRA (1926) proposed a reasonable approach to what is basically the same problem and FISHER *et al.* (1943) explored in what extent it was adequate to use expressions based on statistical hypothesis, but we may say that, since then, statisticians were never contented with the concept of diversity. This might be due to the dynamics of diversity, which is permanently altering the information content, making it a trouble in any set of definable probabilities. In fact, it's not possible to stabilise variance in samples, since the entire model suffers from the typically irregular dynamic change almost always found in nature. Such dynamics combines a general tendency to increase diversity along different ways, with the occurrence of unexpected declines, which are often spatially extensive. Therefore, although we can measure diversity, it can hardly be considered as a static property of samples proceeding from a given system.

A few relations regarding the composition of natural communities exhibit relatively low spatial (local) and temporal variability, and constitute therefore suitable possibilities to be used as diversity measures. That's the case, for instance, of measures of information or of "entropy", like the Shannon-Wiener index (see MAGURRAN, 1988):

$$H' = - \sum_{i=1}^n p_i \text{Log}_2 p_i$$

This one is quite equivalent to the Brillouin index (1962 *in* KAESLER & HERRICKS, 1976):

$$H = (1/N) \text{Log}_2 (N!/N_1! N_2! N_3! \dots)$$

It is easy to demonstrate that diversity, when expressed by Brillouin's formula, will increase by $(1/N) \log_2 (N_a/N_b + 1)$ if in a sample one individual of a common species (a) is removed, being replaced by one individual of a more rare species (b). This is not too different from Volterra's formula (VOLTERRA, 1926; SCUDO, 1971), which introduces a function of the sum $\sum a_i N_i \log N_i$.

This brief synopsis gives one an approximate idea of the difficulties involved in understanding the dynamics of diversity. It is not pessimistic if we say that it is impossible to find a "diversity index" capable to express the dynamics of mixed populations, exhibiting stabilised values through space and time. The difficulties may be summarised in the following way:

a) The increase of diversity through time is inevitably gradual, usually associated with the emergence and transformation of an organised system, but its decrease is most frequently abrupt.

b) If we consider the spatial characteristics of ecosystems, we are forced to conclude that it is impossible to have stabilised variance, which may lead us to favour any kind of spectral expression taking into account the way diversity may shift as a function of the space considered. The problem in this case is that each spatial enlargement provides a different spectrum as a function of the characteristics of new sites added to the sample.

c) Since the biosphere is a continuous, it is not satisfactory to set apart "local" diversity (called α diversity) from diversity estimated by pooling discontinuous patches (β diversity) or measured at larger spatial scales or by (γ diversity), although, in a certain extent, such description might be helpful to approach the biodiversity concept.

It has been tried to discriminate between the two components of diversity, *i. e.*, the number of species in presence (species richness) and the uneven representation of the different species (evenness). Nevertheless, the two properties are correlated, since they emerge from an artificial division of the same distribution pattern, and therefore we may argue that there is no reason why we should expect any clear advantage from such approach. Another attempt is represented by "rarefaction methods" (extrapolation procedures), which seek for estimating an "expected number of species". The statistical properties in the natural sets assumed by such methods are interesting but not proven, and therefore we cannot recommend it.

Even the simplest way to express diversity, the rank frequency diagrams (FRONTIER, 1985) may be criticised, namely when certain features of the sequences, like "convexities" or "concavities" are interpreted as an effect of prevailing biological interactions. Although this might be possible, the most probable, and perhaps more realistic, rationale of such characteristics is that the initial conditions of the average pattern may simply reflect transient population oscillations affecting the species living

concurrently in a given community. Actually, this constitutes an interesting starting point regarding the issue of seasonal variation and its irreversibility.

An additional problem in estimating diversity must be examined, which consists on the fact that modular organisms, for instance large marine macrophytes, cause difficulties in defining and counting individual organisms as such. Consequently, it becomes much more complicated to calculate diversity when we deal with systems that combine big vegetal species or colonial animals with isolated individuals, often belonging to a great number of different size strata, and to perform estimations based on biomass provides only a partial solution. In fact, modular species are of great importance, namely because they behave as quite conservative genetic pools. In other words, nature is too complex to be successfully described by simple indices, and all the tries proposing new ways to estimate diversity couldn't provide any tangible conceptual progress (see MAGURRAN, 1988).

At present, we may say that biologists put less emphasis in the interpretation of diversity as a descriptor of representative segments of the biosphere. Instead, the interest turned to "biodiversity". This new term suddenly emerged and its use expanded rapidly, although it's difficult to say where it came from. Beyond any doubt, biodiversity is much more "saleable" and therefore much more appealing to decision-makers, but let's appraise if the novelty restricts only to this "marketing" idea.

For some authors biodiversity may be seen as the full range of biological diversity from intraspecific genetic variation to the species richness, connectivity and spatial arrangement of entire ecosystems at a landscape level scale (see for instance SOLBRIG, 1991). This means that biodiversity concerns much less the existent numerical proportions among different taxonomic units and much more the absolute number of such taxonomic units or, in other words, genetic richness. In this sense, biodiversity represents a more holistic approach to ecosystem's properties than the old diversity concept.

The biodiversity concept becomes especially interesting with regard to high diversity ecosystems, where the two properties, in their ultimate form, are not necessarily related with higher biological or metabolic activity, rather the contrary. We may find good examples of this in estuarine environments (see MARQUES *et al.*, 1993b; 1997). On the other hand, this may explain, for instance, why we should expect to find profuse biological diversity in environments like the deep sea. The reason is that what drives diversity developing is the balance between the energy flow, usually expressed in turnover, and the genetic differentiation related with a hard survival in such environment.

Although more holistic, the biodiversity concept is relatively simple, which allowed to relieve the pressure towards quantitative measures that prevailed for many years following the more conventional concept of diversity. On the other hand, such different perspective emphasised the goal of finding simple and comprehensive

regularities that may relate the total number of species found in samples with environmental changes at smaller (local) scales through speciation, migration, and extinction processes. So to say, the previous diversity concept has been split, giving origin to biodiversity, which finally helped in precise its meaning. In fact, somehow, the old concept of diversity had been side tracked to a kind of static statistical problem, which it is not, since it finally expresses the dynamics of ecosystems as a whole. On the other hand, the emphasis on biodiversity allowed revitalising taxonomy studies (this was actually one of the ideas behind the switch) and provides a better tool to assist the analysis of the structure and dynamics of the biosphere. The relations between the two concepts are therefore significant and will be further analysed.

Analysis of the concepts of diversity and biodiversity through a simple dynamic model

Let us consider a first scenario, corresponding to an extreme situation: a chemostat or flow culture, submitted to a strong selection for yielding. The stock able to multiply faster will become the lasting one, and the final situation will be a monospecific population with minimal diversity. Let S be the number of species, i. e. discernible genotypes, and N the number of individuals, or total biomass. The final scenario referred above represents the situation where the turnover or flow are maximised and diversity is minimal, which can be described by $S = N^k$, and when $k \rightarrow 0$ we have a suitable index of minimal diversity (MARQUES, 2001).

In practice, what the chemostat does is to help in selecting genotypes able to adhere to the walls, having as a result that a fraction of the individuals escapes the risk of being washed out from the system. This essentially resembles to the selective and evolutive processes that take place in rivers, where the capacity of species to resist being drifted away usually favours a lower investment in reproduction. This evolutive pattern is actually common in rivers, and as a consequence of different possibilities open to slow down drift benthic diversity is usually higher than plankton diversity.

As an example of the opposite situation we may imagine an artificial system, e.g. a zoological garden, which keeps receiving new specimens but from where we remove all the extra individuals from species already represented. As a result, a situation of maximum diversity would be created. In such case $S = N^1$ and therefore the value of k , as proposed above, would be 1. The idea of proposing a scale of diversity between 0 (all specimens belonging to the same species) and 1 (all specimens belonging to different species) obviously appears as the immediate step, and k appears as a potential diversity index (MARQUES, 2001).

Keeping in mind the concept of biodiversity, these examples may be interpreted as showing that a system with maximal diversity (biodiversity) is somehow artificial and needs to be supported from the outside. In a certain extent, we may extrapolate that

this supports the opinion that conservation undertaken in protected areas, botanical and zoological gardens will finally lead towards obsolescence and extinction. Although this view is indeed very pessimistic, it is in agreement with the experience that some ecosystems with high diversity often exhibit low turnover and low P/B ratios. Moreover, they receive in many cases a significant matter supply from external sources, as exemplified by the dynamics and composition of deep-sea communities (GRASSLE & MACIOLEK, 1992).

MARGALEF (1991; 1997) proposed a very simple model comparing two feedback loops. The first feedback concerned the total biomass or the total number of individuals, $dN/dt = aN^h - bN^{h'}$. Margalef's model uses not the entire powers 1,2, as it is done in the usual "demographic approach", but any values, h, h' , provided that $h' > h$, necessary to have regulation. The second feedback loop concerned the changes in number of species, $dS/dt = cS^m - dS^{m'}$, and was inspired in the hypothesis of island biogeography (MacARTHUR & WILSON, 1967).

Let us assume that a relative steady state may be approached, where $dS/dt \rightarrow 0$. In such case, the diversity index $k = \log S / \log N$ or $k = B (h' - h) / (m' - m)$, after making $B = \log (bc/ad)$, and therefore k expresses the relative efficiency of two feedback loops, which regulate respectively the total biomass or number of individuals and the total number of species. The differences between the powers, $h' - h$ and $m' - m$, define how diversity will stabilise. It is obviously that more correct, although more complicated too, mathematical expressions may be proposed, and besides it is not likely at all that the assumed constants are really so. The aim of this simple approach was merely to show that:

a) If it's easier to increase biomass than to split genetically the populations then local diversity will decline.

b) If the biomass or number of individuals cannot increase, but genetic splitting can pursue, or colonisation from outside is likely to occur, then local diversity will increase.

For instance, the old time-stability hypothesis (SANDERS, 1968) may be interpreted in conformity to the model. According to Sanders, the characteristics of marine communities modify in space and time as a function of changing environmental stress. That way, at local level, a long period of low environmental stress would make possible the development of what he called "biologically accommodated" communities, while in more highly stressed environments we should expect to find "physically controlled communities", up to a level of stress beyond any possible adaptation of living organisms. Estuaries constitute a paradigm of "physically controlled communities", corresponding to the situation described in a), while deep-sea and rocky-shore infralittoral communities are good examples of "biologically accommodated" communities, corresponding to the situation described in b).

But the same model may be applied to other situations. Natural succession change, for instance, tends to evolve from a type a) to a type b) situation in a rapid way, and biogeographically speaking, from high to low latitude ecosystems also change according to the same pattern (MARGALEF, 1997; MARQUES, 2001).

How diversity and biodiversity capture natural cyclic changes

Diversity of ecosystems suffers normally a cyclical change, namely in seasonally fluctuating climates, which may be described through a series of irreversible loops on a system of coordinates relating for instance S and N, or S and B (see above). Let us use as example the Mondego estuary benthic communities (see Marques *et al.*, 1993a; 1993b), located in a temperate climate. During spring, both number of individuals and biomass tend to increase, but at the very beginning of the season only a smaller number of species are present, or at least only a few of them are able to start reproducing fast, taking profit from the new available resources. The result is that diversity is low, independently on the measure we may use. As summer moves onwards diversity rapidly increases and later, during fall, many species still persist in the system, although presenting rather low densities. Finally, during winter, when many species are dormant, diversity decreases very much. Nevertheless, in computing it, we are usually not taking into account eggs, algae spores, resting stages found in the mud etc., as actually we should do. Many other examples could be found in the literature illustrating this pattern of variation in temperate ecosystems.

Consideration of the annual cycle of diversity in ecosystems from the Temperate Zone is very helpful in understanding the relations and differences between the concepts of diversity and biodiversity. It appears reasonable to say that diversity comes closer to biodiversity during winter. In fact, diversity is usually an expression of the representation of species in the active ecosystem, while biodiversity is rather closer to the winter situation of any clearly seasonal ecosystem. Let us take another example, a temperate forest. In this case, seeds in the soil of the forest surely comprehend many potentialities that do not have any expression in diversity measures effected based on winter samples. The same goes for the aquatic species, or their resting stages, present in river banks, where they wait for the proper occasion to recolonise the benthos. In other words, they constitute a reserve of biodiversity that may show up when environmental conditions allow ecological succession to continue.

Diversity develops from the stores of biodiversity

Let us use another example to make clearer the relations between the concepts of diversity and biodiversity as they generally used. It is well known that, independently from the local diversity of the marine plankton community, plankton blooms associated

with upwelling, developing successively or in different places, concern only a few species. This is in many aspects alike what we described with regard to cyclic changes in temperate terrestrial and aquatic ecosystems. Since in biodiversity we comprehend the reserve of genotypes (see above), such marine plankton blooms may be interpreted as experiments in evolution which borrow genotypes from the reserve of biodiversity, play with it and, genetically changed or unchanged, return it back to the general store. The major interest of ecologists typically focus on the most active segments of the yearly spectrum, associated with moderate or high biological activity, here referred as experiments in evolution. From this perspective, it might be suggested that in temperate regions we should usually find a significant difference between actual diversity and total potential (bio)diversity, while for instance in equatorial climates, where there is no seasonal variation, the difference between diversity and biodiversity might be not so large (MARGALEF, 1997).

To look upon biodiversity as a dynamic reserve containing a part of the results from past evolutionary processes, acting as a genetic information pool and providing the potential substratum for existent diversity is quite helpful in enlightening the relations between the two concepts (Fig. 1). Ecosystems continuously accede to genetic materials from the biodiversity store, and natural selection acts upon their active expression. If some new valuable genetic acquisition occurs, eventually new information provided by the reworked materials returns to the biodiversity store, enriching it. On the other hand, through time, the parts of the biodiversity store that have less and less actual active expression become obsolescent and eventually disappear, together with much larger fractions of information that are removed as a result of major environmental changes (e. g. orogenic processes, climatic change, human impact). The events that occur in the active parts of ecosystems are obviously constrained within limits that depend on the biodiversity store, and must be seen as experiments in evolution that provide a rather important loop, necessary to understand the reciprocal relations between the complementary concepts of diversity and biodiversity.

Diversity, biodiversity and sustainability

Sustainability and sustainable development are two recent concepts that have been more and more used in the last decade, although their meaning remains somehow vague. In fact, if development should imply an indefinite increase of human population and /or in the consumption of energy, obviously there will be no way to sustain it. But let us assume optimistically that an increase in quality of life, as we understand it nowadays, do not necessarily imply a substantial increase of energy consumption, and therefore that there is such a thing as the possibility of sustainable development.

There is no clear definition of what a sustainability niche might be, but as a rough approach it is commonly accepted that the present human population should use

natural resources in a such a way that these remain a patrimony for the future generations. Under the risk of an irreversible destruction of most of our actual renewable resources, therefore compromising the future, this will imply to preserve the integrity of natural ecosystems.

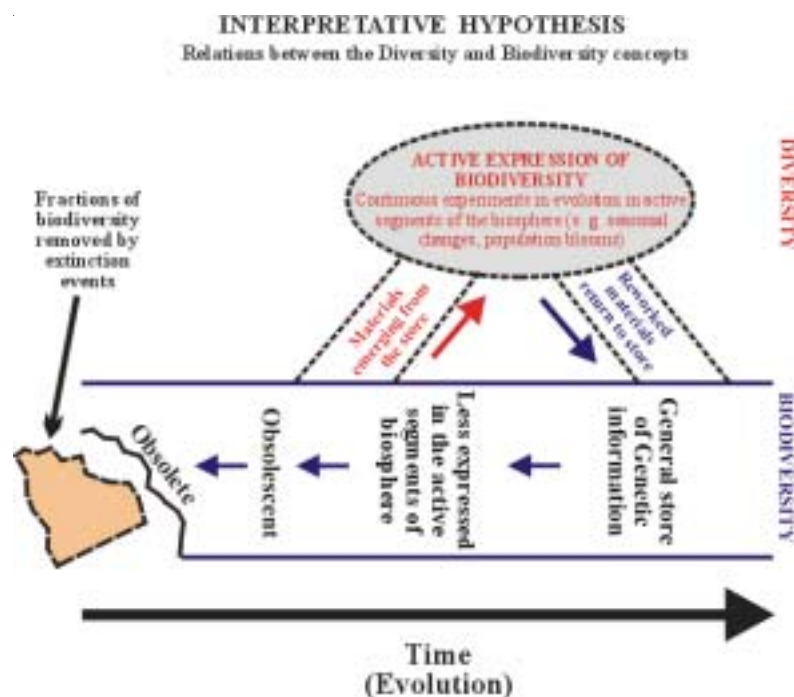


Fig. 1 - Relations between the concepts of diversity and biodiversity (MARQUES, 2001).

Let us consider some of the definitions of ecosystem integrity found in the literature, although try to define the concept might be, in a certain extent, contradictory to the meaning of the concept it self:

“Biological integrity is the maintenance of the community structure and function characteristic of a particular local or deemed satisfactory society” (CAIRNS, 1977 in KAY, 1993);

“Biological integrity is the capability of supporting and maintaining a balanced, integrated, adaptive community of organisms having a species composition and functional organisation comparable to that of the natural habitat of the region” (KARR & DUDLEY, 1981 in KAY, 1993);

“If a system is able to maintain its organisation in the face of changing environmental conditions then it is said to have integrity” (KAY, 1989 in KAY, 1993).

These different definitions, formulated during more than a decade, evolved from a more motionless to a more dynamic notion of integrity, but the systems capabilities

to maintain organisation and function remain the central concept. A decrease in available organic information, as is associated with a loss of biodiversity, may impair somehow the capacity for obtaining an optimised rate of change in any future recovery from disasters caused by human population pressure. Actually, it is surely not possible to prevent that a fraction of the organic information available in the biosphere becomes obsolescent and finally is lost, as a consequence of changes introduced by humankind. According to the approach presented in this paper, we should expect human pressure to cause a decrease in diversity, in first place, and after a short delay in biodiversity as well. To this effect should be added the result of disturbances of more catastrophic character, natural or human made, taking away large fractions of biodiversity. At short term this will endanger the capacity of present ecosystems to maintain organisation and function, so to say, their integrity. And the loss of ecosystem's integrity definitely doesn't fit in the concept of sustainable development. Therefore, the preservation of biodiversity is perhaps one of the best indicators we may use to fix boundaries that help us in defining in a more precise way the meaning of this concept.

REFERENCES

FISHER, R. A., A. S. CORBERT & C. B. WILLIAMS:

1943. The relation between the number of animals and the number of species in a random sample of animal population. *Journal of Animal Ecology*, **12**: 42-58.

FRONTIER, S.:

1985. Diversity and structure in aquatic ecosystems. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, **23**: 253-312.

GRASSLE, J. F. & N. O. MACIOLEK:

1992. Deep-sea richness: Regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples. *The American Naturalist*, **139**: 313-341.

KAESLER, R. L. & E. E. HERRICLS:

1976. Analysis of data from biological survey of streams: Diversity and sample size. *Water Resources Bulletin*, **12** (6): 125-135.

KAY, J. J.:

1993. On the nature of ecological integrity. In: *Ecological integrity and the management of ecosystems* (eds.: S. Woodley, J. Kay & G. Francis), pp. 201-213. St. Lucie Press, Canada.

MacARTHUR, R. H. & E. O. WILSON:

1967. *The theory of island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.

MAGURRAN, A. E.:

1988. *Ecological diversity and its measurement*. Croom Helm, London.

MARGALEF, R.:

1991. Reflexiones sobre la diversidad y significado de su expresión cuantitativa. In: *Simposium Diversidad Biològica – Biological Diversity*, pp. 105-112. Fundación Areces, ADENA-WWF y SCOPE, Madrid.

1997. Our biosphere. In: *Excellence in Ecology*. Ecol.Inst., Odendorf/Luhe, Germany. 175 p.

MARQUES, J. C., P. MARANHÃO & M. A. PARDAL:

1993a. Human impact assessment on the subtidal macrobenthic community structure in the Mondego estuary (Western Portugal). *Estuarine Coastal and Shelf Science* **37**: 403-419.

MARQUES, J. C., L. B. RODRIGUES & A. J. A. NOGUEIRA:

1993b. Intertidal benthic communities structure in the Mondego estuary (western Portugal): Reference situation. *Vie Milieu*, **43** (2-3): 177-187.

MARQUES, J. C., M. A. PARDAL, S. N. NIELSEN & S. E. JØRGENSEN:

1997. Analysis of the properties of exergy and biodiversity along an estuarine gradient of eutrophication. *Ecological Modelling*, **102**: 155-167.

MARQUES, J. C.:

2001. Diversity, Biodiversity, Conservation and Sustainability. *The Scientific World*, **1**: 534-543.

SANDERS, H. L.:

1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *The American Naturalist*, **102**: 243-282.

SCUDO, F. M.:

1971. Vito Volterra and theoretical ecology. *Theoretical Population Biology*, **2**: 1-23.

SOLBRIG, O. T. (Ed):

1991. *From genes to ecosystems: A research agenda for biodiversity*. IUBS-SCOPE-UNESCO, Cambridge, Mass, 124 p.

VOLTERRA, V.:

1926. Variazioni e fluttuazioni nel numero d'individui in specie animali conviventi. *Memorie della Accademia dei Lincei*, **6** (2): 31-113.

GRANDEUR ET DÉCADENCE DE L'HALIEUTIQUE INDUSTRIELLE MÉDITERRANÉENNE

Par FRANÇOIS DOUMENGE *

Avec 8 figures et 3 tableaux

RÉSUMÉ. L'exploitation des ressources vivantes de la Méditerranée occidentale et du proche Atlantique a pris un caractère industriel en fonction des grands marchés réclamant des salaisons de poisson mais aussi des produits spécifiques.

Les réseaux économiques phéniciens établissent les premiers centres autour du détroit de Gibraltar (pourpre, corail rouge, éponges).

Rome, au début de notre ère, organisera un système poisson-sel-jarre avec un pôle à l'Occident, de part et d'autre du détroit de Gibraltar, et un pôle à l'Orient, en Sicile et Tunisie.

Au Moyen Age, les réseaux génois s'appuyant sur l'halieutique de la Riviera ligure contrôlent l'économie du thon salé des madragues et celle de l'exploitation du corail rouge.

Les temps modernes voient évoluer ces stratégies en fonction des mutations politiques et économiques tandis que s'organise un foyer grec pour la production des éponges.

Ces fondements historiques marquent l'organisation halieutique de la Méditerranée jusqu'au milieu du XX^e siècle où des mutations techniques, économiques et biologiques ruineront ces systèmes.

MOTS-CLÉS: Phéniciens, Empire romain, Génois, Salaison, Jarre, Tonneau, Thon, Madrague, Corail rouge, Eponge, Pourpre.

* CIESM, 16 boulevard de Suisse, 98000 Monte-Carlo, Monaco.

RESUMO. A exploração dos recursos vivos do Mediterrâneo Ocidental e do Atlântico Adjacente adquiriu um carácter industrial em função dos grandes mercados reclamando peixe salgado e outros produtos específicos (púrpura, esponjas, coral rubro).

As redes económicas fenícias estabelecem os primeiros centros à volta do Estreito de Gibraltar.

No princípio da nossa Era, Roma organiza um sistema peixe-sal-olaria com um polo a Ocidente, dum lado e de outro do Estreito de Gibraltar, e um polo a Oriente, na Sicília e na Tunísia.

Na Idade Média, as redes genovesas, apoiadas nas pescarias da Riviera ligúrica, controlam a economia do atum salgado das madragas, bem como a exploração do coral rubro.

Os tempos modernos vêm evoluir essas estratégias, em função das mutações políticas e económicas, ao passo que se organiza um centro grego para a produção de esponjas.

Estes fundamentos históricos marcam a organização haliêutica do Mediterrâneo até meados do século XX, quando as mutações técnicas, económicas e biológicas levarão este sistemas à ruína.

Le bassin méditerranéen, avec ses alternances de littoraux rocheux escarpés et découpés et ses immenses côtes lagunaires à lidos sableux nourris par de multiples estuaires deltaïques, bénéficie de ressources marines abondantes et variées. Cette richesse biologique est encore accrue par les apports des détroits siculo-tunisiens à l'Est et du proche Atlantique à l'Ouest.

Dans ce sens, l'halieutique méditerranéenne englobe les rives de la mer Noire et s'étend au proche Atlantique jusqu'au Sud marocain et au Tage. Dans ce cadre élargi, quelques groupes s'identifieront à l'interface terre/mer et y organiseront des activités créant des ressources sur lesquelles se fonderont des genres de vie originaux et des entreprises ayant eu un rôle majeur dans l'histoire.

Fruit de plus de XXV siècles d'histoire, l'halieutique de la Méditerranée occidentale et de ses détroits sera ainsi marquée par la dialectique du vide de ses côtes basses palustres et du plein de ses façades rocheuses de riviéras. C'est l'absence d'un pôle dynamique lagunaire, tel que Venise pour le haut Adriatique et le delta du Pô, qui marginalisera les régions deltaïques et lagunaires du bassin occidental malgré l'abondance de leurs ressources. Ce seront, au contraire, les grands pôles urbains, Tyr Carthage puis Rome dans l'Antiquité, Gênes, Marseille et Barcelone au Moyen Age, où convergent les marchandises qui, par leur population et leurs capitaux, permettront d'organiser et de faire fonctionner des systèmes techniques complexes et de haute productivité qui étendront leur emprise par des colonisations commerciales et de

peuplement permettant de mettre en valeur les ressources marines à une échelle industrielle.

Quelques que soient ses affinités ethniques et culturelles, le Méditerranéen est un homme de la terre. Si, par hasard ou par nécessité, une communauté se tourne vers la mer, c'est pour y naviguer au commerce ou pour produire une marchandise.

Trois grands systèmes basés sur le thon, le corail rouge et les éponges ont mis en place des communautés originales hardies, travailleuses et âpres au gain qui ont généré les profits et les capitaux indispensables à tous les peuples de la mer pour faire fonctionner leurs réseaux d'échanges.

I – Une entrée tardive dans l'Histoire qui vient de l'Orient

La pêche incorpore d'abord un fonds commun mis en place à la fin du Néolithique lors de l'ennoyage des plates-formes littorales qui est la conséquence de la transgression post glaciaire qui porte le niveau marin de - 120 m vers 12000 av. J.-C. jusqu'au niveau actuel qui ne se stabilise qu'aux alentours de 3000 av. J.-C. Cette transgression générale sur tous les rivages s'accompagne d'une abondante sédimentation due à la remontée du niveau de base. L'édification de puissants complexes deltaïques, la construction de cordons de lidos fragiles séquestrant d'immenses lagunes, l'ennoyage des baies des côtes rocheuses où se multiplient les petites îles et les archipels, s'accompagnent d'une véritable explosion biologique d'espèces adaptées aux biotopes instables mais de haute productivité. Mollusques et crustacés peuvent faire l'objet d'une cueillette facile et fructueuse qui s'exprime dans la fréquence des débris de cuisine accumulés pour formes des tertres caractéristiques (*kjoekkenmoeddings*) (SOUVILLE, 1958-1959). Il s'y trouve aussi des restes de poissons dont la capture au harpon, à l'arc ou à la ligne, permet des prises de grosse taille.

La fin du Néolithique et le début de l'âge des métaux, qui se poursuit sur plus d'un millénaire, est marquée dans le domaine de la pêche par deux formes d'exploitation qui se partageront les rivages suivant les aptitudes naturelles mais aussi les cadres ethnoculturels.

La sédentarité s'accompagne de l'emprise d'espaces stratégiquement placés pour intercepter les passages de migrations de poissons grâce à des pièges. Le piège est la base de toute chasse ou pêche recherchant des captures massives à un lieu de passage migratoire pour des raisons d'alimentation ou de reproduction. On trouve ainsi la forme classique d'une ou plusieurs parois de rabattement conduisant à une enceinte de capture, aussi bien sur terre (LEGGE & ROWLEY-CONWY, 1987) que dans les lagunes ou sur les estrans plus ou moins découverts par la marée.

Les formes lagunaires peuvent être légères et mobiles avec des verveux ou nasses assemblés autour d'une enceinte où les poissons sont conduits par un mur de filets. C'est le système languedocien de la *capétchade* ou du *triangle* qui peut donner

lieu à de multiples configurations et qui se retrouvera avec un style identique, aussi bien dans le delta de l'Èbre que sur les côtes italiennes. Mais la sédentarité conduit à construire des installations fixes avec des murs permanents en branchages et en roseaux perméables au passage de l'eau qui finiront par être remplacés par des filets. Ce barrage comporte des brèches conduisant, par un entonnoir en V, à une chambre de capture. Ces ouvrages, dits *maniguières* et *bordigues* en Languedoc et Provence, sont les *encanisadas* des Espagnols, les *bramades* de l'archipel grec, les *bondanoni* d'Orbetello, les *lavorieri* de la haute Adriatique, les *giostre* de la Sardaigne, les *acconci* de la Pouille. On les retrouve tout autour de la Baltique sous le nom de *aalwehre*, *buhnen*, *gaarden* en Allemagne, et de *aalstade* au Danemark.

Des formes similaires fort anciennes, sinon identiques, existent sur les littoraux indiens et malais, ce qui incline à penser que l'on est en présence d'un des éléments qui ont servi de fonds commun au stock ethnoculturel indo-européen.

Sur les littoraux rocheux, l'estran, plus ou moins découvert par la marée, permet la pêche à pied dans les flaques, ce qui convient à l'autosubsistance. Mais le désir de mieux profiter des allées et venues des bancs suivant le flot et se retirant au jusant conduit à édifier ici aussi des pièges, souvent construits avec des rochers ramassés sur place, dont la configuration reproduit d'ailleurs celle du domaine lagunaire. Ce sont les innombrables pièges à poissons édifiés sur les platiers coralliens en Polynésie et en Micronésie, tout comme les structures des pièges des marais à poissons de l'Atlantique. En Méditerranée où les marées sont faibles, cette technique ne sera guère en faveur à l'exception de quelques rares secteurs de fort marnage comme le golfe de Gabès et les îles Kerkennah.

En réalité, le rivage marin convient mieux à une exploitation transhumante qui s'efforce de suivre les bancs qui s'approchent de la côte pour satisfaire leurs besoins alimentaires ou pour effectuer leur reproduction.

L'engin par excellence, qui convient par sa facilité de mise en œuvre et sa souplesse d'utilisation, est la senne de plage (traîne) composée d'une poche centrale encadrée de deux bras plus ou moins longs munis de cordes de halage.

Les dimensions en sont très variables et imposent des équipes nombreuses pour assurer le retour à terre de la poche centrale de capture. Par principe, les opérations devront être conduites par des groupes homogènes qui pratiqueront de larges déplacements à la suite des poissons tout en s'efforçant de retrouver périodiquement les emplacements les plus favorables.

La senne de plage est certainement le premier engin de pêche en mer à avoir été mis en œuvre sur une grande échelle dès le Néolithique. Son expansion a été rapide et s'est étendue à partir du foyer méditerranéen à l'ensemble du monde. En effet, sur une base technique identique, on peut avoir - soit un engin de taille réduite manœuvrable par seulement une dizaine de pêcheurs avec une seule embarcation, ce qui convient à une organisation familiale, - soit un filet de dimension imposante, ailes de 50 à 80 m,

poche de 10 à 15 m, ce qui réclamera un équipage de plusieurs dizaines de pêcheurs auquel viennent se joindre de nombreux aides occasionnelles. Dans ce cas, c'est une communauté familiale élargie ou une collectivité villageoise qui se mobilise pour obtenir des prises massives ¹.

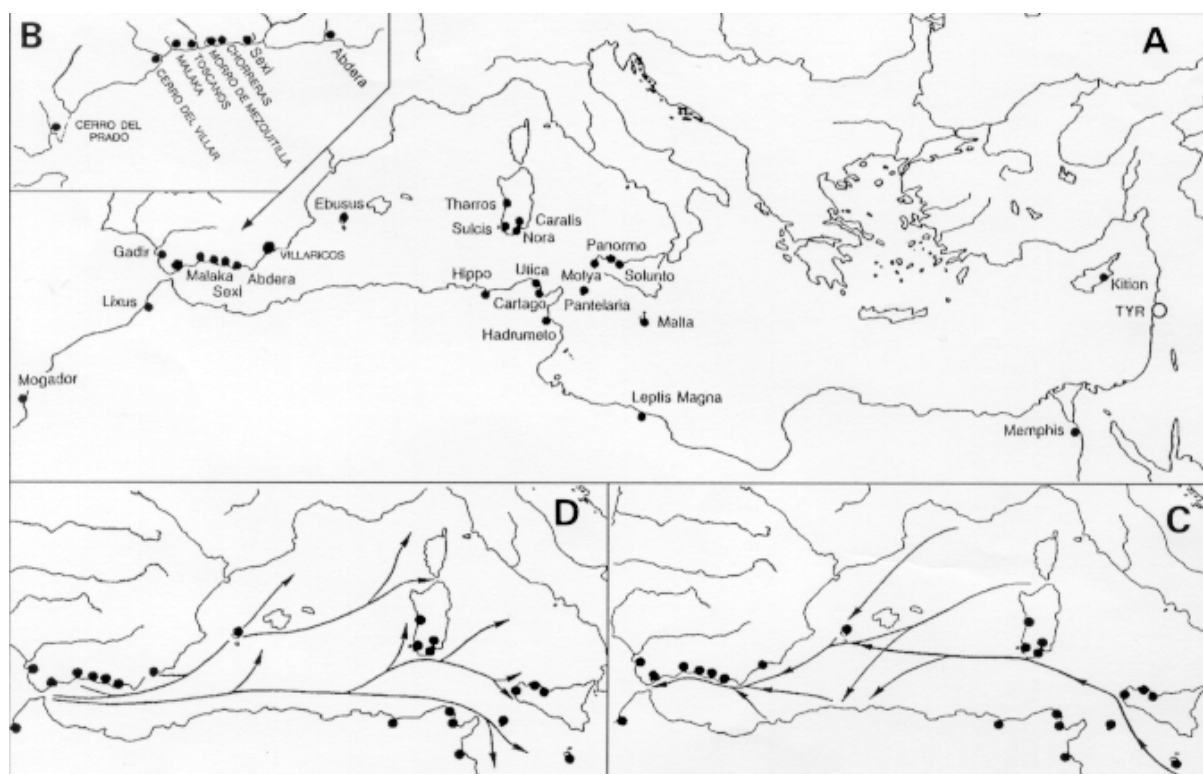


Fig. 1 - Colonies de Tyr (850-550 av. J.-C.), d'après AUBET, 1987.

A - Répartition; **B** (carton) - Fondations en Andalousie du Sud. Principales routes commerciales; **C** - Vers l'Ouest; **D** - Vers l'Est.

Le passage d'une pêche d'autosubsistance, combinant la cueillette, les pièges fixes et les sennes de plage mobiles à une activité économique spécialisée, se fera dans le bassin oriental de la Méditerranée avec les civilisations mycéniennes et crétoises dont les entreprises de navigation empliront des emporia portuaires donnant naissance à des agglomérations urbanisées consommant de grandes quantités de vivres et réclamant des matières premières pour de multiples ateliers.

¹ Ce système est celui qui a fondé l'halieutique transhumante des Ewe et Fanti sur les rivages du golfe de Guinée, de l'embouchure du Congo aux «Rivières du Sud» au Sénégal, tandis que l'on retrouve les pièges fixes lagunaires (*akadja*) chez les villageois sédentaires des lagunes béninoises.

Il faudra attendre le passage du second au premier millénaire avant notre ère pour voir s'animer les rivages du bassin occidental à la suite des incursions de plus en plus lointaines des Phéniciens de Tyr sur un circuit méridional de navigation Est-Ouest qui les conduira à franchir le détroit de Gibraltar et à reconnaître le littoral africain jusqu'au Sebou et les parages atlantiques jusqu'à la Cornouaille (îles Cassitérites).

Ces premières explorations semblent avoir attiré l'attention des autochtones dont on trouve des signes de reconnaissance dans des gravures rupestres tardives (ALMAGRO-GOBEA, 1989). Les termes de cette route de l'Ouest sont marqués par des fondations de colonies portuaires permanentes implantées sur les rivages du proche Atlantique: Gadir (Cadix) sur la côte ibérique et Lixus (Larache) sur le rivage marocain. L'origine mythique ferait remonter ces implantations à 1100 av. J.-C. La datation des traces archéologiques les plus anciennes n'est cependant que du IX^e au VIII^e siècle av. J.-C. La mise en place d'un vaste système de centres de colonisation commerciale s'effectue de 850 à 750 av. J.-C. alors que Tyr est en pleine possession de ses moyens (AUBET, 1987) (Fig. 1-A).

La colonisation tyrienne, après son implantation à l'Extrême Occident, s'appuie solidement à Chypre (Kition, 820 av. J.-C.) et dans le triangle stratégique de la Méditerranée centrale (Carthage en 814 av. J.-C. précédée par Utique, Ouest de la Sicile en particulier à Motya en baie de Marsala et Sud de la Sardaigne) (Fig. 1-A). Cette phase se termine avec l'établissement de nombreuses cités voisines les unes des autres sur les rivages de l'Andalousie méridionale de part et d'autre de Malaka (Malaga), (Fig. 1-B).

Le dynamisme de cet ensemble repose sur un système bien établi de routes de navigation qui achemine vers l'Ouest les colons et les produits manufacturés de Tyr (Fig. 1-C) et qui, en retour, rapporte à la ville mère les ressources métalliques (surtout argent et cuivre, mais aussi fer et étain) qui lui sont indispensables pour des échanges vitaux, en particulier avec la Mésopotamie (Fig. 1-D).

Les navigateurs phéniciens calquent ainsi leur circuit commercial sur les déplacements saisonniers des grandes migrations des thons rouges qui, ayant quitté le bassin occidental durant la dernière phase glaciaire 20000 à 10000 av. J.-C., l'ont recolonisé seulement après la dernière oscillation froide du Younger Dryass (7000 à 8000 av. J.-C.).

Cet édifice commercial utilise d'abord par la cueillette des peuplements denses de gastéropodes (escargots de mer) murexs et buccins procurant la pourpre² pour la teinture des tissus de laine.

² La pourpre, chimiquement proche de l'indigo, est une teinture d'origine animale colorant du violet rouge au bleu violet. La pourpre n'existe pas dans l'animal vivant. Elle se développe après la mort dans la minuscule glande hypobranchiale de deux groupes de coquillages marins de la Méditerranée et du proche Atlantique: les Murex et les Pourpres (Thaididae). Il faut sacrifier 10000 mollusques pour obtenir 1 gramme de pourpre pure.

Les Phéniciens garderont longtemps le monopole de cette industrie prestigieuse qui fait la réputation de la “Pourpre rutilante” de Tyr et de la “Pourpre améthyste” de Sidon.

Leurs colonies directement, ou relayées par Carthage, créeront des centres industriels quand des peuplements abondants de coquillages pourpriers permettront de faire fonctionner des teintureries valorisant les tissus locaux. On retrouve ainsi, tout le long du littoral Nord Africain jusqu'à la façade atlantique et sur les rivages méridionaux de la péninsule ibérique, d'énormes amas de coquilles d'escargots de mer percées toujours face à l'emplacement de la glande contenant le sac colorant. Par ailleurs les colonies phénico-puniques développent aussi une exportation de salaisons de produits de la pêche particulièrement active sur les rivages du proche Atlantique où abondent les sardines, les maquereaux et les thons mais où l'on capture aussi en abondance des poissons estimés tels que pagres, dorades ou dentex.

Ainsi un réseau de colonies phéniciennes puis puniques animera tout le sud de la Méditerranée.

Mais cette expansion est bloquée par la concurrence grecque qui lui fait barrage sur les côtes d'Asie Mineure et qui, des îles de la Mer Égée et de la péninsule hellénique, va s'étendre vers l'ouest par la colonisation au VII^e siècle av. J.-C. de la grande Grèce en Italie méridionale (Tarente 708 av. J.-C., Crotona 710 av. J.-C.) et en Sicile (Syracuse 733 av. J.-C.). L'industrie de la pourpre y sera vite prospère et y deviendra célèbre telle celle de Laconie ou celle d'Hermione (Argolide) en Grèce même tandis qu'en grande Grèce ce sera Tarente (grâce aux ressources en murex des lagunes de la Mar Piccolo) qui deviendra le pôle industriel le plus actif et dont on célébrera la pourpre violette.

L'extension de la colonisation grecque aux rivages Nord Occidentaux avec la fondation de Massalia par les Phocéens vers 600 av. J.-C., va développer par ailleurs l'exploitation d'une ressource nouvelle, le corail rouge des côtes rocheuses de la Provence et des Albères pyrénéens, qui sera écoulé avec profit pour répondre à la mode des parures guerrières puis des bijoux chez les peuples gaulois. Du VII^e au III^e siècle, le corail rouge méditerranéen (RONDI-COSTANZO & UGOLONI, 2000) gagnera toute l'aire celtique de Golasecca et par les Alpes se repandra dans le bassin danubien (DEMARINIS, 2000).

Une évolution socio-économique fait passer le corail celtique du sommet de la hiérarchie sociale au VI^e et au début du V^e siècle av. J.-C., à une diffusion très large au IV^e et au III^e siècle av. J.-C. où le port de corail s'est vulgarisé. C'est à ce moment là, à partir du milieu du III^e siècle av. J.-C. que les importations celtes du corail vont décliner rapidement pour disparaître pratiquement à la fin du II^e et au début du I^e siècle av. J.-C., sous l'effet de la concurrence des verres opaques rouges et des émaux rouges et sous la pression conquérante des modes romaines (PERRIN, 2000).

Vers le I^e siècle de notre ère, Pline l'ancien dans son *Histoire Naturelle* (livre XXXII verset 23) rappelle que (autrefois) “*les Gaulois en ornaient (de corail) leurs boucliers, leurs casques. Aujourd’hui le commerce l’a tellement raréfié qu’on le voit très peu*”.

Le déclin de ce premier grand ensemble de thalassocratie méditerranéenne, ayant incorporé une exploitation active des ressources marines, provient des crises qui affectent les centres moteurs. Le siège de Tyr (568-573 av. J.-C.) par Nabuchodonosor, qui finit par emporter la ville, entraîne une paralysie mortelle pour les comptoirs de l'Occident: Gadir se rétracte et laisse le champ libre au négoce massaliote tandis que les nombreuses fondations de la côte andalouse s'effacent entre 580-530 av. J.-C.

Assailli par mer par les Ibères, Gadir ne doit son salut qu'à l'intervention de Carthage qui, désormais, va prendre le relais de Tyr mais en orientant sa politique sur un contrôle continental de l'Afrique et de l'Ibérie. L'emprise carthaginoise exprimée par la politique des Barcides sera une aventure mal vécue par une ville qui a su garder une activité halieutique fondée sur les salaisons du thon et des petits pélagiques élaborées dans la ville et dans ses environs par des ateliers spécialisées où l'on retrouve encore des vertèbres de gros poissons et de nombreux autres déchets aux abords des anciennes cuves. Les nombreuses amphores ibériques, datées de la période 400-500 av. J.-C., contenant des débris de poissons, qui ont été trouvées à Corinthe (KAUFMAN WILLIAMS II, 1978), montrent le fondement ancien de cette activité qui culminera au IV et au V^e siècle av. J.-C. avec un net ralentissement au III siècle (MUÑOZ VICENTE *et al.*, 1989).

Gadir saura se dégager à temps de l'emprise carthaginoise pour pratiquer une politique d'entente avec Rome sauvegardant ses intérêts maritimes, ce qui lui permettra de ne pas sombrer dans l'aboutissement désastreux de la chute de Carthage en 146 av. J.-C. et de pouvoir prétendre à jouer un rôle majeur dans le nouvel ordre de la Méditerranée lac romain.

Au fur et à mesure qu'elle étendra ses conquêtes³ Rome absorbera les anciens systèmes Phénico-Puniques et Grecs. Elle en conservera les acteurs orientaux et leur procurera le support logistique et commercial qui leur faisait défaut.

Avec la *Pax Romana* cette cohérence dynamique se mettra en place et englobera tout l'Empire.

³ Principales étapes:

En Occident: destruction de Carthage (146 av. J.-C.) prise de Nurmance (133av. J.-C.), capture de Jugurtha (105 av. J.-C.), Conquête de la gaulle (51 av. J.-C.).

En Orient: occupation de la Grèce et de la Macédoine (140 av. J.-C.), prise de Jérusalem (70 av. J.-C.), occupation de l'Egypte (30 av. J.-C.).



Fig. 2 - Trajet des amphores bétiques de salaisons de poissons et de garum pour Rome et les légions de Germanie et de Bretagne (I^{er} et II^e siècles), d'après CURTIS, 1988.

II – L'ordre romain: nourrir l'Urbs et ravitailler les légions

L'expansion romaine, avec le contrôle de l'*Imperium* sur l'ensemble de la Méditerranée, fait apparaître la première organisation halieutique cohérente fonctionnant pour satisfaire les besoins alimentaires de l'*Urbs* impériale, dont le million d'habitants réclame des vivres importés en quantité sans cesse croissante. Grâce à un réseau de véritables lignes maritimes convergentes, Ostie devient le grand marché importateur. La salaison par saumurage utilise les petits poissons (sardine, maquereau) entiers, tandis que les sujets plus gros (daurade, mérrou, bonite) sont découpés en petits morceaux et que les plus grosses pièces, comme les thons, sont filetées en quartier. A

la chair de poisson salé s'ajoute toujours en quantité égale et même parfois supérieure la production d'un liquide, le fameux *garum*⁴, condiment d'appoint indispensable grâce à sa très forte teneur en protéine pour des rations alimentaires trop exclusivement céréalières. Ces produits sont conditionnés dans des amphores qui fournissent un emballage perdu standard idéal, de même que pour le vin et l'huile. Les grandes pêcheries recherchent la proximité de salines et un port pour expédier les marchandises à Rome, et elles suscitent la création d'ateliers de production d'amphores⁵. Un tel complexe fonctionnera d'autant mieux qu'il sera dans un environnement économique procurant d'autres produits: céréales, huile ou vin, élargissant les services marchands.

Aux besoins de la capitale s'ajoutent les nécessités de ravitailler les légions qui gardent les limes et qui attendent l'arrivée de vivres méditerranéens leur assurant leur subsistance dans les pays barbares (CURTIS, 1988) (Fig. 2).

Dans ce contexte, une spécialisation régionale s'organise en utilisant à la fois les ressources naturelles et les héritages des sociétés antérieures.

Dans l'Empire et dès le I^{er} siècle, c'est l'Extrême Occident atlantique qui devient le fournisseur principal d'huile, de *garum* et de salaisons de poisson. L'héritage tyrien a été maintenu par Gadès qui a su organiser au-delà de Gibraltar un «système de détroit» qui associe échanges et production avec les rives maurétaniennes au Sud et lusitaniennes à l'Ouest. Les potentialités pour la pêche y sont considérables. Les migrations massives des gros thons rouges permettent des prises régulières à l'aller comme au retour de la ponte en Méditerranée. Toutes les baies et les îles de la côte d'Andalousie et de l'Algarve jouissent ainsi de facilités de captures permettant de mai à juillet de prélever à la grande senne de plage quelques centaines, voire quelques milliers, de poissons de 100 à 150 kg lors de leur passage au plus près de la côte. C'est ce qui a fait la fortune de Gadès où les saleries phéniciennes ont toujours maintenu leur activité nonobstant les troubles

⁴ Le *garum* est un liquide concentré de saumure aromatisée dans laquelle petits poissons gras ou déchets (produits génitaux, sang, tripes, arêtes, etc.), mais aussi crevettes, huîtres ou autres coquillages, ont subi une macération et une autolyse accélérée par chauffage. Au bout de 20 jours, on obtient un liquide à l'odeur relevée et au goût prononcé servant surtout à saler les aliments et la charcuterie. Sa valeur, toujours élevée, justifie un conditionnement dans de petits récipients en céramique ou en verre, d'autant plus qu'on l'utilise aussi comme médicament. Le Nuoc-Mâm vietnamien ou cambodgien est un produit analogue. Les entrailles entières du thon, retirées par les ouïes, laissées pendant deux mois à saumurer dans un jarre close, se liquéfient, donnant le *Aimation* qui est un *garum* particulièrement apprécié. CURTIS, 1991.

⁵ L'amphore, mesure de capacité, a un volume de 26,196 l. Les amphores commerciales ont des formes et des volumes variables suivant leur destination. Pour les salaisons de poisson, en particulier les quartiers de thon, l'amphore à col large, dite Drexel 14, a une capacité moyenne de 30-32 l. Trois amphores de ce type transportent les 75 kg de chair saumurée produite à partir d'un thon de 120 kg.

généérés par les affrontements avec les populations ibères locales et avec le long conflit entre Carthage et Rome.

La densité des ateliers de salaison et la diversité des qualités de garum traduit l'abondance mais aussi la variété des pêches. Sardines et maquereaux se rapprochent aussi saisonnièrement en bancs serrés le long des rivages sableux et surtout dans les baies et les estuaires et permettent des pêches abondantes aussi bien à la petite senne de plage qu'aux pièges légers en filets. Les nombreuses flottilles basées sur les rivages ibériques s'aventurent à la belle saison sur les côtes africaines où la densité des concentrations pélagiques offre des possibilités de prises qui alimentent des installations locales. Cette tradition de transhumance de la rive européenne à la rive africaine se maintient à la fin du XX^e siècle chez les pêcheurs des ports espagnols entraînant des tensions depuis l'indépendance du Maroc. Par contre, l'Algarve portugais a désormais cessé de suivre cette même voie traditionnelle ⁶.

Ce sont aussi les facilités de prises littorales massives, en particulier de sardines, qui entraînent plus tardivement l'implantation de saleries industrielles de part et d'autre de la baie de l'embouchure du Sado, en particulier à Setubal et Troia (ETIENNE & MAYET, 1994; ETIENNE *et al.*, 1994) ⁷. Il en est de même en Méditerranée sur le littoral valencien et andalous où les implantations sont bien moins nombreuses, avec des capacités plus réduites, car s'il y a aussi des possibilités de pêches saisonnières abondantes, elles sont moins favorables qu'en Atlantique.

Les témoignages archéologiques (PONSICH & TARRADELL, 1965) permettent de situer près d'une centaine d'emplacements de pêcheries-saleries (Fig. 3) qui se regroupent en fonction des conditions des sites mais aussi de leur situation par rapport aux migrations de poissons et en fonction des facilités de l'avitaillement en sel pour le conditionnement et de production d'amphores pour le transport. La côte de bétique atlantique est ainsi particulièrement favorisée mais, en plus, elle bénéficie d'un fret particulièrement abondant car elle voit passer l'essentiel des exportations d'huile d'olive

⁶ A la fin du XIX^e siècle, une flottille portugaise d'une trentaine de cahiques d'Olhoa allait encore régulièrement pêcher dans les eaux de Larache (Lixus) et salait le poisson à bord pour le vendre directement à Lisbonne.

⁷ A la fin du XIX^e siècle (1885-1888), l'essentiel des captures de sardines du Portugal se fait dans le golfe de Setubal, dans lequel s'ouvre l'estuaire du Sado. A l'Ouest, de part et d'autre de Cezimbra (Costa da Serra) sont organisées 23 pêcheries fixes de sardines employant au total 130 embarcations et 575 pêcheurs utilisant des pièges fixes dont la poche simple est à une centaine de mètres du rivage. Au Sud, le long du lido où se trouve l'antique Troia (Costa da Galé), 15 pêcheries fixes sont implantées utilisant 90 barques montées par 375 pêcheurs, mais il faut ajouter l'armement, sur ce littoral sableux qui leur est très favorable, de 9 grandes sennes de plage utilisant 18 barques et employant 162 pêcheurs; voir da SILVA (M.), 1892 - Estado actual das pescas em Portugal. Lisboa Imprensa Nacional, 520 p. + carte.

qui fournit le principal cargo. De plus, la vallée du Guadalquivir a vu s'implanter de grands ateliers de fabrication d'amphores utilisant des argiles locales de grande qualité et jouissant de facilités de transport fluvial pour des cargaisons pesantes (PONSICH, 1988). La nécessité de disposer de milliers d'amphores pour les saleries, même les plus petites, amène à exploiter tous les gisements disponibles de la région de Malaga et d'Algesiras à l'Est, de Huelva et des estuaires du Sado et du Tage à l'Ouest.

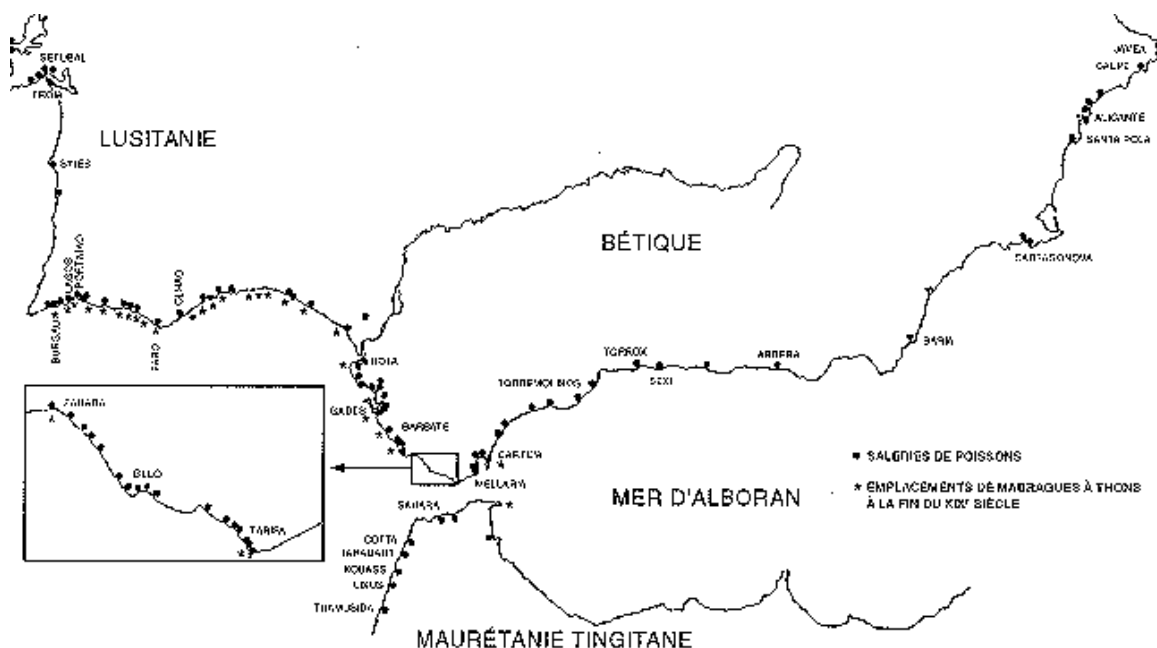


Fig. 3 - Implantation des saleries romaines dans les provinces de Bétique, Lusitanie et Mauritanie tingitane, d'après PONSICH, 1988 et ETIENNE & MAYET, 1994.

En pleine activité au II^e siècle, l'ensemble des établissements produisant le garum et le poisson salé de l'Occident romain nécessitait une pêche annuelle de 30000 à 40000 t, un avitaillement en sel de 20000 à 30000 t et l'utilisation de plus de deux millions d'amphores. Si l'on estime à 25% la part de salaison de poisson et de garum dans la cargaison standard d'un bâtiment chargé de 4000 amphores, il fallait 1000 à 2000 bateaux pour acheminer ce fret, en admettant que les embarcations effectuent en moyenne deux rotations annuelles.

Par ailleurs, tout au long de la période impériale, Rome, tout en continuant à exploiter activement les abondantes ressources des côtes de la Sicile (BACCI, 1984-1985; BASILE, 1992; PURPURA, 1982, 1985, 1989, 1992), (Fig. 6-B et C), multiplia les saleries en Afrique proconsulaire (PASKOFF *et al.*, 1991; BEN LAZREG *et al.*, 1995; TROUSSET, 1990) (Fig. 4) où fonctionnent aussi d'importants ateliers de production de pourpre.

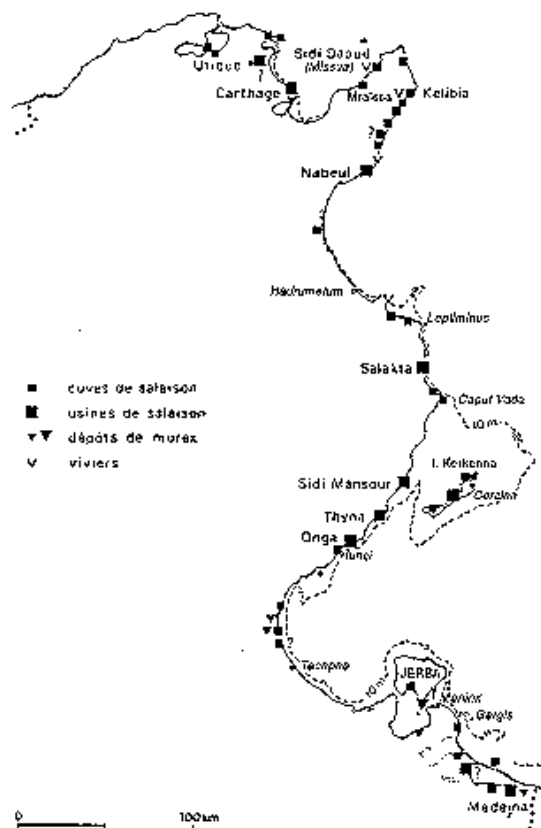


Fig. 4 - Témoignages archéologiques des activités halieutiques de l'Afrique proconsulaire, d'après PASKOFF *et al.*, 1991 et TROUSSET, 1990.

La loi et l'ordre imposé par Rome sur l'ensemble des rivages méditerranéens et Ouest Atlantique permettent l'épanouissement d'un potentiel de pêche industrielle littorale bloqué jusqu'alors par les faibles débouchés du marché et surtout limité par les effets de la piraterie endémique et par les conflits coloniaux. Avec la domination impériale romaine, une véritable halieutique s'épanouit fondée sur les demandes d'un puissant marché et fonctionnant sur un système intégré industriel de pêche, de conditionnement et de transport.

A proprement parler, la pêche industrielle romaine n'inventera rien. Elle résultera de la multiplication des engins et d'une exploitation paisible par une main d'œuvre de plus en plus nombreuse pour pouvoir satisfaire la demande de la consommation urbaine et militaire.

Dans les conditions de la Méditerranée antique, la production ne semble pas avoir été limitée par la disponibilité de la ressource vivante. C'est en réalité la possibilité de s'adapter aux meilleurs sites et de s'y fixer qui a permis d'augmenter la productivité. L'exploitation des sennes de plage par exemple est conduite suivant une véritable stratégie qui permet d'obtenir des captures massives.

Pour repérer le déplacement des bancs le long du littoral, on dispose des guetteurs sur des sites élevés dominant la mer et orientés à l'Ouest de façon à pouvoir bénéficier de l'éclairage rasant du soleil levant. Dès que du poisson est localisé par l'agitation de la surface de la mer ou par des vols d'oiseaux, le signal est donné de mettre à la mer des embarcations lourdement chargées de grandes nappes de filets qui serviront à barrer la route du banc et à l'orienter vers une plage où l'on procède aisément à la capture (GORDILLO ACOSTA, 1984)⁸. Pour les thons, on s'efforce de pêcher directement en mer après les avoir encerclés grâce à une cage de filets dont le fond renforcé permet de ramener jusqu'à la surface une prise de plusieurs centaines, et parfois de plusieurs milliers, de poissons⁹.

⁸ Aélien, dans son histoire des animaux (début du III^e siècle) la décrit ainsi: «les Grecs pêchaient les thons à la cerne et les pêcheurs, réunis ordinairement en cinq grandes barques montées chacune de douze rameurs, enveloppaient la troupe avec des filets en nappes qu'ils jetaient successivement à la mer en embrassant, dans leurs rapides évolutions, un grand espace semi-circulaire, afin de chasser vers le rivage tous les poissons qu'ils étaient parvenus à renfermer et qui fuyaient devant eux».

Quinze siècles plus tard, on retrouve des descriptions identiques dans: Duhamel de Monceau (1777), «Traité général des Pesches», 2^e partie, tome III, chap. 2, pp. 192-193-194 et planche VIII, pour la pêcherie de Collioure sur la côte du Roussillon et pp. 200-201 pour Conil en Andalousie. Repris par Sanz Reguart, A. 1791. Diccionario Historico de los Artes de la Pesca Nacional. Réédition 1988, Ministerio de Agricultura Pesca y Alimentacion, Madrid, vol.I, pp. 41-42 et 47 (Tarifa, Zahara, Conil), vol. II, planches p.16. Ce fonctionnement est dit *Almadraba de vista*. La pêche à la senne avec massacre des thons à la plage subsistera jusqu'au début du XVII^e siècle en Sardaigne et même jusqu'au début du XIX^e en Andalousie (Zahara, Conil, Cadix).

Cette technique de plage a une grande souplesse et n'impose pas d'investissements importants en mer. Mais elle reste tout à fait anarchique et largement tributaire de la tenue en main d'une population agitée qui participe pendant quelques semaines à une aventure.

⁹ Le poète Oppien de Cilicie, au II^e siècle, décrit ce déroulement à la fin du troisième chant de ses «Halieutiques»: Quand arrive, au printemps l'armée des thons, c'est pour les pêcheurs le signal des captures les plus riches et les plus abondantes. Tout d'abord ils choisissent dans la mer, au pied des rivages escarpés, une anse qui ne soit pas trop resserrée, ni trop ouverte non plus au souffle des vents; dans une certaine mesure, elle recevra la lumière du ciel, et sera ombragée par la hauteur des rives. Alors, sur une cime élevée d'une colline, monte un homme expérimenté, chargé de guetter l'arrivée des thons (Tunoscope): il doit signaler l'approche des diverses bandes, leur nature et leur force, et prévenir ses camarades. Aussitôt, on déploie, au sein des eaux, tous les filets, dont la disposition ressemble à celle d'une ville; on y voit des vestibules et des portes, et comme des rues à l'intérieur; les thons arrivent à la file, serrés comme les phalanges d'un peuple qui émigre; il en est de jeunes, il en est de vieux, il en est qui sont entre deux âges; ils pénètrent en nombre infini à l'intérieur des toiles. Ce mouvement ne cesse que quand on le veut; quand le filet ne peut plus contenir de nouveaux arrivants. On fait ainsi une pêche excellente, et vraiment merveilleuse». Trad. Franç.: Bourquin, E. J. 1877. Imp. Ponsol - Brodard, Coulommiers, 232 p. Ce système de pêche cernante dit «de la seinche» s'est maintenu jusqu'au début des années 1960. Voir GOURRET (1884) et DOUMENGE (1953).

Par contre, l'abondance des prises impose une préservation rapide. Pour cela on sale les poissons dans des cuves parfois creusées en série dans le roc, mais le plus souvent bâties en assemblage de pierres et de mortier et enterrées pour pouvoir mieux résister à la pression. Leur capacité est très variable, de quelques m³ à 20, 30 et même 40 m³ (PONSICH, 1988)¹⁰. La salerie proprement dite est le plus souvent disposée en U (les deux plus grosses cuves étant à la jonction des branches). Elle est précédée d'une salle de réception et de découpage et dispose de capacités importantes d'entrepôts (ETIENNE & MAYET, 1994)¹¹. En dehors de la saison des thons, on traite de gros tonnages de maquereaux, de sardines et d'anchois. Mais parmi le poisson salé au sens large (*Taricos*), le thon (*Tariche piona*, *Thunnaia*), est le plus prisé. On distingue les morceaux suivant qu'il s'agit des quartiers proches de la tête (*Omotharicos*) ou de la partie caudale (*Ouraia*). Ce sont les jeunes thons pêchés au printemps (*cordyla*) qui fournissent la plus fine des salaisons: *tarichos horaion* ou *horaiotarichos*. Mais le produit le plus commun, dit *melandrya*, obtenu par la salaison puis le séchage de filets dorsaux, noircit, durcit et finit par ressembler, disait-on, à des planchettes de bois de chêne¹².

Trois types de production se partagent le marché (EDMONSON, 1991). D'une part, des ateliers isolés sont liés au fonctionnement d'un ensemble autonome organisé autour d'une "villa" pratiquant à la fois agriculture et pêche - salaison. Le domaine emploie une abondante main d'oeuvre qui change d'occupation en fonction des saisons.

Entre moisson et vendanges les sennes de plages interceptent facilement les petits pélagiques se rapprochant du rivage. Quelques dizaines de tonnes de prises suffisent amplement à la confection des salaisons nécessaires à l'approvisionnement

¹⁰ Les 147 cuves dégagées à Lixus (Larache) présentent un volume total de 1013 m³, l'établissement de Cotta, près de Tanger, utilise 4 cuves de 6 m³, 2 de 12 m³, 8 de 18 à 20 m³, et 2 de 28 m³. A Tahadart, dans la même région, la salerie n° 1 se compose de 9 cuves de 6 à 10 m³. A Belo (Baelo Claudio), près du détroit de Gibraltar, à côté de quatre petits établissements n'ayant que des cuves de 5 à 6 m³, une grosse usine dispose de 6 cuves tronconiques de 3,1 m de diamètre et de 2,5 m de profondeur, d'une capacité d'environ 40 m³. Souvent, un système de réchauffement est placé sous les plus petites cuves servant à l'élaboration du garum. (PONSICH, 1988). L'usine I de Troia comporte 19 bassins dont 14 de 20 à 25 m³ et 3 de 35 m³, tandis que l'usine II n'a que 11 bassins dont 5 de 15 à 18 m³, 1 de 12 m³, 3 de 10 m³ et 2 de 7,5 m³. (ETIENNE *et al.*, 1994).

¹¹ Certains complexes industriels pouvaient utiliser jusqu'à 100 000 amphores (ETIENNE & MAYET, 1994), (voir p. 215).

¹² Le Melandrya était un produit qui devait avoir de grandes ressemblances avec les filets de bonites séchés et fumés de l'halieutique maldivienne (*Hikki-Mas*) ou japonaise (*Katsuobushi*), (voir Daremberg et Saglio, 1877-1919, tome IX, 2e partie, article Salsamentum: *Taricos*, par Besnier, pp. 1022-1025).

autarcique du domaine tout en permettant des ventes locales occasionnelles de surplus.

Par contre, quelques gros centres, bien plus importants, réclament plusieurs centaines voire plusieurs milliers de tonnes de poissons, ce qui nécessite une flottille nombreuse devant se diversifier pour étendre à la fois ses champs et ses périodes de pêche en capturant aussi bien les petits que les grands pélagiques.

Tous les ports de quelque importance auront des quartiers de pêcheurs car il faut nourrir les milliers de citoyens assurant les fonctions économiques, mais aussi administratives et religieuses qu'impliquent toutes les *civitates*.

Afin d'assurer la régularité et la sûreté des approvisionnements, et pour satisfaire aussi aux habitudes alimentaires de la Romanité, un ou plusieurs quartiers d'artisans saleurs (*cetaria*) s'implanteront à proximité immédiate des débarcadères où arrivent les produits de la pêche, le sel, les amphores, les combustibles et tous les équipements et accessoires indispensables. Bien que l'essentiel des salaisons soit consommé directement dans l'agglomération ou gagne les régions rurales et les réseaux urbains de l'intérieur des provinces, le principal écoulement se fait par les liaisons plus lointaines des exportations générales. La multiplication des *civitates* accompagnant la diffusion de la Romanisation et l'explosion des échanges du I^e et II^e siècle entraînent la multiplication des *cetariae* portuaires que l'on retrouve partout dans les fouilles des villes de provinces africaines, ibériques et lusitaniennes mais aussi dans les extensions des anciennes cités grecques et orientales aussi bien que dans les nouvelles fondations. Chaque *cetaria* met en oeuvre une capacité de cuves de plus d'une centaine de m³ ce qui produit, suivant le nombre plus ou moins élevé des cuvées saisonnières de 300 à 500 t de salaisons qui réclament de 10000 à 20000 amphores qui seront soit expédiées en droiture sur les ports de l'Urbs en particulier Ostie ou le plus souvent sont regroupées par cabotage sur les *emporium* principaux desservant l'empire.

Mais la croissance de la demande avec l'inflation de la Ville Impériale, l'expansion militaire et la romanisation accélérée des provinces exige une production massive de salaisons justifiant l'organisation de quelques pôles halieutiques industriels spécialisés qui seront implantés dans les sites favorisant des prises massives de bancs pélagiques migrateurs: Lixus à l'embouchure du Sebou en Mauritanie Tingitane (PONSICH & TARRADELL, 1965 et PONSICH, 1988). Troia à l'embouchure du Sado en Lusitanie (ETIENNE *et al.*, 1994) (Fig. 3). Medina sur le lac des Bibans et Cercinia dans les îles Kerkhenas (BEN LAZREG *et al.*, 1995; PASKOFF *et al.*, 1991 et TROUSSET, 1990) (Fig. 4). Chacun de ces grands complexes conditionne plusieurs milliers de tonnes de poissons dont les salaisons exigent 150 000 à 200 000 amphores pour le conditionnement et l'expédition d'une année. En effet ils s'étendent sur plusieurs hectares et mettent en oeuvre plus de 1000 m³ de cuves. Les fouilles ne les ont encore qu'incomplètement dégagés car ils occupent plusieurs kilomètres de rivages souvent déjà fortement érodés. Plutôt que l'organisation étatique d'un *vicus* impérial il semble que ce sont des entrepreneurs privés qui dirigent ces établissements.

Flottes de pêche, ateliers de salaison, approvisionnements en sel, amphores et vases de conditionnement animent un secteur économique spécialisé qui exige, par ailleurs, une imposante flotte de transport lourd à longue distance et des ports susceptibles d'entreposer et de manutentionner des cargaisons volumineuses. C'est le génie de l'*Imperium* romain d'avoir su répondre à la fois à toutes ces exigences.

Sans parler des navires exceptionnels qui ont répondu à un seul usage temporaire et qui ont pu atteindre des tonnages records (les bateaux porte-obélisques ont atteint 1300 à 1400 tonnes de charge), les bâtiments de charge romains, pour le commerce au long cours tels qu'on les trouve dans de nombreuses épaves, se situaient aux alentours de 500 tonnes de port en lourd, soit 10000 amphores (POMEY & TCHERNIA, 1979). Corrélativement, l'Empire a édifié des ports susceptibles de recevoir ces bâtiments et d'entreposer et de distribuer ces cargaisons. Le génie constructeur romain s'est aussi manifesté dans les ouvrages portuaires (FRANCO, 1996), avec la mise en oeuvre de techniques nouvelles permettant, en particulier, de construire des digues et des jetées sur des fonds de plus de 10 m avec l'emploi du premier ciment hydraulique élaboré avec de la pouzzolane qui fait prise sous l'eau.

Les flottes commerciales ont ainsi pu trouver les supports portuaires indispensables dans de nouveaux ports sur les côtes du Latium, outre Ostie, Portus (en partie recouvert par l'aéroport de Rome Fiumicino) construit sous Claude et Trajan qui a aussi construit Terracina et Centumcellae (Civita Vecchia), alors que Néron avait édifié Antium, ou de la Campanie: Nisida, Mysenum (Mycène) et Pateoli (Pouzzoles).

C'est le développement de la Rome impériale qui, d'Auguste aux Sévères, durant tout le I^{er} et le II^e siècle de notre ère, met en place un marché qui justifie des investissements élevés pour des productions de vivres massives qui convergent vers le port d'Ostie grâce à des lignes de navigation sûres. Les imposants vestiges des saleries des provinces bétiques, lusitaniennes et Tingitanes sont les témoins de cette période exceptionnelle. Les salaisons de poisson, de même que le vin et l'huile, sont alors exclusivement transportées dans des amphores (TCHERNIA, 1986), (Fig. 5). Mais après cette période d'activité intense et prospère, le III^e siècle est marqué par un arrêt de la totalité des saleries de l'Occident atlantique qui résulte de la rupture du «système du détroit» (VILLAVERDE VEGA, 1991). Après une lacune d'un siècle, certaines installations reconstruites partiellement reprendront une activité réduite aux IV^e et V^e siècles. La crise, subie par l'ensemble des activités gaditaines, est en déphasage total avec l'activité importante que l'on enregistre du III^e au VII^e siècle en Afrique proconsulaire et en Sicile, mais aussi en Lusitanie. A la fin du III^e et au cours du IV^e siècle, les salaisons de poisson tiennent une place de premier plan dans le trafic d'Ostie, dépassant même l'huile et le vin importés en amphores (TCHERNIA, 1986).

Cette reprise du trafic des salaisons de poisson en amphore se produit alors qu'avec l'adoption du tonneau de bois d'origine celtique débute une révolution technologique dans le conditionnement des transports liquides (vin et huile). Au V^e et

au VI^e siècle, le nouveau conditionnement s'imposera à son tour aux producteurs de *Taricos*. Dès lors, les salaisons mises en tonneaux réclameront du bois de chêne et de châtaignier, matière première chère, et un artisanat spécialisé dans la tonnellerie, en particulier pour le cerclage.

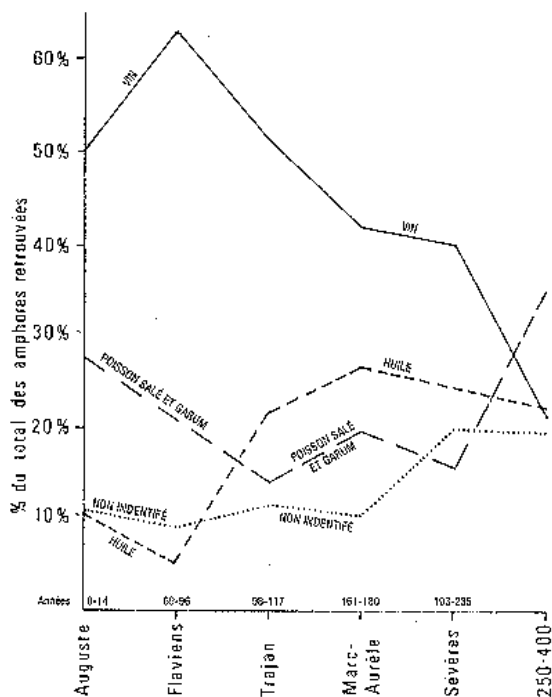


Fig. 5 - Pourcentage des différents contenus dans les amphores d'Ostie, d'après TCHERNIA, 1986.

Ce basculement technologique aura des conséquences géopolitiques et économiques importantes en marginalisant les pays riverains africains et asiatiques, où la déforestation est déjà fort avancée au début de l'ère chrétienne.

Le chargement d'amphores (emballage perdu et cassable) se fait en strates superposées suivant un schéma en quinconce avec un espacement moyen de 1 cm occupé par les branchages de calage, tel que les pieds des amphores supérieures s'insèrent entre trois cols des amphores de la couche inférieure. Un chargement classique comprenait trois couches d'amphores, quelquefois quatre. Les amphores ayant un poids moyen de 50 kg ne contiennent qu'environ 25 l, ce qui ramène la marchandise transportée à la moitié du poids de la cargaison. Avec 10000 amphores, un navire de 500 tonnes de charge a une capacité de transport de 2600 hl. Avec le tonneau - emballage réutilisable maintes fois, résistant au choc et facile à manier - le poids de la marchandise transportée est d'environ 90% de la charge totale, ce qui permet de transporter 4600 hl pour 500 tonnes.

Le passage des jarres antiques aux fûts de bois est donc, à tout prendre, une révolution du transport maritime que l'on peut comparer à celle de la conteneurisation intervenue dans les années 1960-1970.

III – Grandeur et décadence des fastes de l'Empire

La puissance et la gloire de la Rome impériale s'exprime bien au dessus des contingences alimentaires de l'intendance des légions et de la nourriture de la populace.

L'étalage du luxe et de la richesse, qui accompagne les raffinements de la table et l'éclat des cérémonies et des jeux, entraîne à des dépenses insensées que déplorent les esprits éclairés de l'époque.

La pourpre devient ainsi le symbole privilégié du pouvoir. La main mise sur la grande Grèce du III^e siècle av. J.-C. avait permis de procurer à Rome les teintures prestigieuses de Tarente. La destruction de Carthage la même année que l'occupation de la Grèce (146 av. J.-C.), et enfin le contrôle de la Phénicie (64 av. J.-C.) marqueront les grandes étapes de la main mise sur les activités teinturrières de toute la Méditerranée au profit exclusif de l'aristocratie impériale. Du temps de César la pourpre violette, la plus en vogue, se vendait 100 deniers la livre (soit 240 francs or le kilo) puis sous Auguste on lui préféra la pourpre rouge de Tarente valant le même prix tandis que les étoffes les plus précieuses bénéficiaient d'une double teinture avec la pourpre rouge de Tyr (*Purpura dibapha*) qui en décuplait la valeur.

Étroitement liées à la fortune des empereurs, les teintureriers de pourpre connaissent une prospérité sans égale au I^e et II^e siècle de notre ère. Durant cette période la pression de la demande et le désir de copier la cour impériale pousseront à créer des établissements de plus en plus lointains. Les peuplements de coquillages des littoraux du proche atlantique seront alors mis à contribution et l'on verra les princes Numidie organiser la production d'une pourpre fameuse (dite Getule) jusqu'à Mogador sur le littoral du sud marocain (DESJACQUES & KOEBRELE, 1955). Cela finit par provoquer la colère de l'Empereur lui-même.

Le déclin de l'Empire au II^e siècle fut fatal à la plupart des centres pourpriers. Seuls les Byzantins maintiendront les teintureriers en activité tant que durera l'Empire d'Orient. Dès la fondation de Constantinople en 324 le secteur fut étroitement contrôlé par l'Etat qui destinait la pourpre à satisfaire exclusivement les besoins de la cour et de l'aristocratie. Il en résultera une contrebande qui fera la fortune des marchands italiens.

Ce sera la pression conquérante de l'Islam (636-640) qui fera disparaître les derniers ateliers des côtes du Levant. Par contre la production des teintureriers impériaux dura jusqu'à la conquête turque en 1453 dans le périmètre de Constantinople. Désormais la pourpre tombera dans l'oubli car elle sera remplacée par la teinture rouge de la cochenille (*Kermes vermilio*).

Mais la soif de luxe dans l'aristocratie romaine est à la recherche de tous les

exotismes: soieries rehaussées de bijoux étincelants, parfums voluptueux, épices aux saveurs étranges font fureur et entraînent à des dépenses insensées mettant en péril la stabilité de la monnaie. Mais le commerce ne fait que se développer car il génère d'énormes profits¹³. Pline écrit (Livre VII, verset 26 de son *Histoire Naturelle*) “*Il n’y a pas d’année où l’Inde n’enlève à l’Empire moins de cinquante millions de sesterces., elle nous expédie en retour des marchandises qui se vendent chez nous au centuple*”. Ce commerce à la fois terrestre et maritime varie ses itinéraires en fonction des évolutions politiques et des progrès des techniques de transport et des connaissances (PIRENNE, 1970).

Il est aux mains des Grecs et de Levantins (gens de Palmyre et Juifs se substituant aux Arabes) qui trouvent à Alexandrie les supports financiers et les relais indispensables pour acheminer leurs précieuses cargaisons vers Rome. La voie maritime de la mer Rouge aboutissant aux Indes permet tout en drainant les produits de l’Arabie et de la Corne de l’Afrique de trouver aux Indes une infinité de denrées provenant même de la Chine. Le principal souci de ce monde marchand qui a su parfaitement adapter ses itinéraires (PIRENNE, 1970) est de trouver une compensation donnant un frêt de retour réduisant les décaissements monétaires de l’Empire.

Un des éléments de réponse fut trouvé par l’ouverture du marché indien au corail rouge qui venait d’être abandonné par les Celtes.

Pour des usages thérapeutiques et religieux aussi bien que profanes l’Inde allait absorber pendant deux millénaires d’énormes quantités de corail rouge méditerranéen pour ses propres besoins et aussi pour la demande du marché tibétain et chinois.

Pline note l’ouverture de ce nouveau marché (*Histoire Naturelle*, livre XXXII verset 23): “*Ses baies (du corail) n’ont pas moins de vogue chez les Indiens, même pour les hommes, que les perles de l’Inde pour nos femmes*” et il remarque philosophiquement livre XXXII verset 21 “*Autant les perles de l’Inde ont de prix chez nous, autant le corail en a chez les indiens: en effet le prix des choses dépend de l’idée qu’on s’en fait*”.

Pline s’intéresse donc au corail rouge méditerranéen comme un des rares produits de l’empire susceptible d’être exporté pour limiter les sorties monétaires. Cela l’amène à préciser les principaux champs de pêche (*Histoire Naturelle*, livre XXXII verset 21): “*Le corail le plus estimé vient du Golfe Gaulois (Golfe du Lion) autour des îles d’Hyères et en Sicile autour des îles Éoliennes. Le corail croit aussi en Campanie (devant Naples) où il est le plus rouge*”. Désormais ces trois champs de pêche exploités par les Marseillais, les Napolitains et les Siciliens garderont jusqu’au XX^e siècle le dragage, le façonnage et le commerce du corail rouge dans leur panoplie halieutique.

¹³ Le poivre acheté aux Indes quelques deniers la livre (PLINE XII (28)) est revendu à Rome 600 à 800 deniers. PIRENNE, 1970.

Mais les crises seront nombreuses. La première survient au III^e siècle avec la désorganisation de l'Empire en proie aux troubles de guerres civiles et aux menaces des poussées barbares. Une reprise au IV^e siècle ne sera que temporaire. Tous les échanges de la route de la mer d'Erythrée auront disparu au V^e siècle témoignage de la solidarité dans la fortune et l'infortune de toutes les activités des industries halieutiques méditerranéennes qui à la même époque abandonnent leurs grandes saleries et leurs teintureries de pourpre.

IV – L'intégration de l'halieutique dans le système marchand médiéval

1) Le nouvel ordre méditerranéen

Entre l'halieutique antique qui connaît son apogée dans le cadre de l'*Imperium* romain et le système marchand qui va se mettre en place dans l'Occident chrétien médiéval se produit une césure profonde entre le VII^e et le XI^e siècle.

Après le déferlement de l'Islam qui étend son emprise de l'Indus à l'Atlantique au cours des VIII^e et IX^e siècles, une remise en ordre décisive intervient au X^e et XI^e siècles avec la réaction byzantine à l'Est qui récupère la Crète, Chypre et la Syrie septentrionale, et Franque à l'Ouest qui entame la reconquête de l'Espagne repousse les Arabes de l'Italie du Sud et leur reprend la Sicile avec l'épopée normande.

Désormais, la scène méditerranéenne comportera jusqu'à la fin du XV^e siècle trois protagonistes dont les destins et les comportements vont peser profondément sur l'organisation maritime.

Au Sud, les États musulmans, dépourvus de ressource forestière, n'utiliseront le bois que pour des besoins stratégiques. Ils auront toujours grand peine à trouver des matériaux de construction pour leur flotte de guerre et ils n'auront jamais, malgré une certaine contrebande avec des marchands chrétiens bravant l'excommunication, la possibilité de se lancer dans la construction d'une flotte de commerce conséquente, d'où l'importance des prises de la course. La pénurie de bois est une obsession des États musulmans de la rive Sud (LOMBARD, 1959). Elle aura des conséquences multiples qui se répercuteront sur l'ensemble de l'évolution économique. Le manque de charbon de bois imposera une limitation au développement de la métallurgie qui ne peut utiliser le procédé au creuset avec lequel on obtient un acier fondu, dit «indien». L'acier au creuset demande, en effet, 40 tonnes de combustibles pour moins de 800 kg de fer affiné. Aussi, le manque de ferrures fera souvent obstacle à la construction de grandes embarcations solides. Le manque d'énergie pèse sur l'ensemble de l'économie. En ce qui concerne le transport maritime, ne pouvant adopter le tonneau, le commerce conservera l'usage de la jarre dont la cuisson deviendra de plus en plus coûteuse, perpétuant ainsi un usage onéreux. Les grandes outres en peau de caprins ou de bovins seront plus économiques et serviront de plus en plus pour conditionner le fret.

Dans les nouveaux États musulmans, l'héritage antique survit pendant plusieurs siècles. Une certaine pérennité après les conquêtes arabes caractérise les deux grands foyers halieutiques antiques. Les pêcheurs, très attachés à leurs traditions, restent sur place quand ils le peuvent. Ils conserveront souvent durant plusieurs siècles leur culture chrétienne qui referra surface bien après que les conversions à l'Islam aient fait basculer les attaches communautaires. Ce maintien des structures ethnosociales s'exprime par une poursuite des activités de pêche et de salaison dans les régions organisées dans le cadre de l'économie antique. Cependant, un effritement progressif va se produire et, si l'on peut considérer qu'il y a eu maintien d'un certain niveau de pêche industrielle jusqu'au XII^e siècle, on enregistre un manque presque total de sources historiques pour le XIII^e siècle, ce qui semble indiquer que le déclin se soit accéléré et que le niveau d'activité soit retombé à celui de la satisfaction de l'autosubsistance. Ce déclin est accéléré par les interventions extérieures de la reconquête militaire ou de l'emprise commerciale de la chrétienté latine.

Le pôle de l'Extrême Occident antique est toujours réputé pour ses exceptionnelles ressources en sardines et surtout en thons dont les migrations retiennent l'attention des chroniqueurs. Les rivages atlantiques musulmans (PICARD, 1997), où se maintient un niveau élevé d'échanges commerciaux et d'activités militaires, ont gardé des pêcheries - saleries quand il y avait des marchés à satisfaire comme celui de la nouvelle capitale de Cordoue ou du grand port de Séville. Sur la mer d'Alboran, les rivages d'El Andalous ont conservé une organisation halieutique autour de Malaga. Mais, c'est sur la rive africaine du détroit que le port de Sebta (Ceuta) apparaît comme un centre apte à maintenir une halieutique de haut niveau. Différentes sources mentionnent l'exploitation de 9 grands pièges dont les profits sont fort élevés. En outre, plusieurs centaines d'emplacements de petits pièges fixes (299 exactement, indique Al ANSARI) permettent de prendre en abondance une très grande variété de poisson.

Mais l'intérêt de Sebta est surtout représenté par la première mention pour la Méditerranée occidentale d'une nouvelle pêche hautement profitable qui consiste à récolter en plongée ou au filet du corail rouge qui offre une matière précieuse pour de nouveaux marchés en Afrique Noire ou en Orient, ce qui attire le négoce chrétien.

Le pôle de l'Orient (HAMMAM, 1995), connaît une évolution identique mais plus rapide. La reconquête de la Sicile, incorporée dans le Royaume normand, se fait dès la fin du XI^e siècle.

L'Islam se cantonne alors à l'Afrique où persistent des activités de pêche de subsistance littorale dans le golfe de Gabès et sur les côtes du Sahel tunisien. Mais, là aussi, on trouve au XII^e siècle (et même peut-être dès le X^e siècle) mention d'une pêche industrielle de corail rouge. La chronique d'El IDRISI mentionne à Marsa al Kharaz (Marsacarès) une cinquantaine de barques montées chacune par une vingtaine d'hommes.

Même au temps des Hafsidés (BRUNSCHVIG, 1947), la Tunisie n'aura pas la force nécessaire pour tenir au large la pression des chrétiens qui, outre leur main mise

quasi exclusive sur les échanges extérieurs, s'établiront à demeure aussi bien pour l'exploitation du corail sur le rivage que pour le maintien d'une exploitation des sites les plus favorables pour la pêche au thon sur la côte du Sahel.

Au Nord, le monde chrétien se partage entre deux domaines où la coexistence est souvent conflictuelle.

L'Orient d'obédience au patriarche de Constantinople et où l'empereur byzantin recule pied à pied sous les assauts répétés des Musulmans. Les Turcs ottomans finiront par soumettre les Grecs et les Slaves et emporteront Constantinople en 1453 entraînant la paralysie de l'orthodoxie et le repliement de l'Europe orientale pendant plus de quatre siècles.

L'Occident, mobilisé par la papauté romaine dont les rivalités avec l'Empereur paralysent souvent les capacités, voit émerger une structuration économique dynamique animée par de grandes cités marchandes. L'éviction définitive de l'Islam, avec la chute de Grenade en 1492, symbole du retour à l'unité perdue, ouvre les portes aux temps modernes avec la découverte de l'Amérique la même année.

Ainsi l'Occident latin médiéval va servir de cadre à l'émersion puis l'organisation d'un système dont on peut retrouver la composante halieutique dans certains traits encore de nos jours.

Avec l'émiettement sous les poussées germaniques et la disparition de l'*Imperium* romain, les conditions de production sur le pourtour méditerranéen changent. L'insécurité paralyse le système productif des villas qui n'ont plus la capacité de supporter un train de pêche et d'élaborer des salaisons. Les grandes saleries s'arrêtent, n'ayant plus de marchés.

Les goûts changent d'ailleurs très vite. Le garum et tous les liquamen sont abandonnés dans une nouvelle diète qui ne fait plus appel au poisson comme condiment mais comme un aliment de base. Si l'Urbs et les légions ont disparu, par contre c'est la chrétienté tout entière qui fournit un marché porteur pour les salaisons devant répondre à une demande croissante pour satisfaire aux obligations religieuses des «jours maigres». Du XI^e au XIV^e siècle, avant l'arrivée des harengs de la Baltique et de la mer du Nord, les salaisons méditerranéennes de thons, de sardines et d'anchois, ainsi que celles d'esturgeons de la mer Noire, jouiront d'un véritable monopole et s'exporteront jusqu'en Angleterre (HEERS, 1961: 489).

La vie des communautés littorales est troublée par une insécurité persistante due, en particulier, aux pirates de l'Islam. On ne peut plus, comme du temps de Rome, se disperser tout au long de la côte pour y mener des activités autonomes. Il faut structurer des communautés solidaires menant de concert une activité qui regroupe une flottille sur un champ de pêche donné suivant un calendrier saisonnier bien établi. Les bateaux de pêche sont devenus plus légers et bien plus maniables depuis qu'ils ont adopté, après le VI^e siècle, le gréement de la voile latine. La nouvelle navigation réclame des équipages expérimentés mais permet de gagner un temps appréciable en serrant le

vent au plus près jusqu'à 60° alors que l'antique voile carrée ne pouvait serrer qu'à 80° au maximum.

Surtout, les communautés de pêche vont tenir un rôle stratégique décisif en étant susceptibles de générer les équipages aguerris indispensables au grand commerce en fournissant de surcroît en un temps record des effectifs de réserve toujours disponibles pour armer en catastrophe des bâtiments de guerre en fonction des exigences de la conjoncture réclamant l'intervention rapide d'une flotte.

C'est cette combinaison de support économique et de rôle stratégique qui donne toute son importance à l'halieutique médiévale latine qui, outre le maintien et le développement d'une active pêche littorale menée avec une infinité de petits métiers, a fait émerger deux activités nouvelles génératrices de richesses et fondement de la puissance: la pêche et la conservation des grands thons par le système de la madrague, la pêche et la manufacture du corail rouge.

La première émergence d'une halieutique latine a pour cadre, au milieu du IX^e siècle, la Riviera amalfitaine qui, de Positano à Cetara, rappelle à bien des égards la Riviera ligure. Dans un monde instable, protégés par leurs montagnes, disposant de bois en abondance, les Amalfitains se lancent hardiment vers la mer et leur capitalisme marchand, appuyé par une puissante flotte devenue la plus nombreuse de l'Occident latin, va se mettre au service des Francs et de la Papauté. Au X^e siècle, leur flotte peut prétendre prendre le relais de la Marine byzantine déjà fort affaiblie. Ceci leur permet de servir de principal intermédiaire entre les États chrétiens et l'Afrique et l'Espagne musulmane. Le XI^e siècle est l'apogée de l'activité marchande d'Amalfi qui rayonne désormais sur toutes les routes de la Méditerranée orientale et qui, tout en gardant des rapports cordiaux et pacifiques avec les États arabes, se positionne comme intermédiaire reconnu de Byzance où résident les notables de la ville qui y acquièrent une fortune considérable. Suivant un chroniqueur de l'époque, le poète apulien GUILLAUME «Les Amalfitains sont réputés dans le monde entier comme vendeurs et acheteurs». Le système amalfitain repose sur le contrôle de la monnaie byzantine, le sou d'or, dont la pièce divisionnaire, le tari, qui vaut un quart du sou, est frappée à Amalfi.

Cet empire marchand suscite un artisanat et un négoce actif qui fait une large place au Juifs qui assurent, en particulier, la manufacture du corail.

Malgré son dynamisme, la Riviera amalfitaine ne pourra pas prétendre à jouer un rôle moteur à l'échelon du Monde méditerranéen. Les rivalités, avec les petits États urbains voisins: Gaète, Naples et Salerne qui ont, eux aussi, des prétentions hégémoniques, font de la Campanie un ensemble hétéroclite qui ne peut pas peser sur le cours de l'histoire (GAY, 1904). Les Rivieras campaniennes, malgré leurs sites insulaires favorables et malgré leur richesse biologique, sont trop morcelées. Amalfi manque de support démographique pour s'imposer. Salerne ne brillera que d'un bref éclat au XI^e siècle. Naples sera une capitale avortée, ballottée par l'histoire. Gaète sera incorporée aux États pontificaux.

L'halieutique campanienne, qui gardera un remarquable dynamisme jusqu'au milieu du XX^e siècle, aura une réelle homogénéité ethnoculturelle mais elle se morcellera en pièces détachées: golfe de Salerne, riviera amalfito-sorrentine, complexe napolitain, isolats insulaires des archipels ponziens et sorrentiens. Elle sera donc incapable de s'imposer comme pôle majeur.

Ce sera finalement la Sicile du Royaume normand qui jouera ce rôle dynamique pour la réactivation d'une halieutique d'Orient en mettant sur pied, avec le système de la madrague, un outil performant et original associant la pêche industrielle à la mise en place d'un capitalisme commercial précurseur du monde moderne.

2) Le système de la madrague

En Sicile, avec le Royaume normand (1061-1194), la dynastie des Hohenstaufen (1194-1266), puis angevine (1282), va se réaliser un progrès technique décisif: l'établissement d'un système de pêche industrielle fixe pour la capture saisonnière des migrations de thons, dit «almadraba de buche» mis au point dès le XII^e siècle. Il sera définitivement organisé au XIV^e siècle. On le trouve décrit dans de nombreux ouvrages classiques du XVIII^e et du XIX^e siècle (PAVESI, 1889), (SAÑEZ-REGUART, 1791-1795), (BRAGANÇA, 1899).

Les emplacements les plus productifs seront ceux déjà occupés par des saleries antiques (Fig. 6-A, B et C) montrant ainsi une continuité dans les stratégies de capture).

Les moyens mis en œuvre sont à l'échelle d'une véritable entreprise industrielle. Il est nécessaire de disposer d'une douzaine ou d'une quinzaine de grandes embarcations et de plusieurs annexes. Au total, il faudra manipuler bien plus de 1000 t de matériel chaque fois que l'on mouillera ou que l'on relèvera la madrague (MIRANDA & RIVERA, 1927)¹⁴. Un amortissement sur cinq ans équivaut à une prise annuelle de 1240 thons, et les frais d'exploitation représentent 600 thons. Comme il s'ajoute des redevances diverses, en particulier les dîmes ecclésiastiques, il faudra un minimum de prises de 2000 thons pour que la saison ne soit pas déficitaire, ce qui éliminera les madragues mal placées mais, par contre, pourra générer d'énormes profits dans les bonnes années sur les meilleurs sites.

¹⁴ La fixation d'une madrague exige surtout un ancrage d'au moins 525 ancrés de fer pesant de 350 à 700 kg pièce. Parfois, quand l'emplacement choisi est balayé par de forts courants, comme à Torre Alaya en Andalousie, il faudra disposer 700 ancrés d'un poids moyen de 800 kg: plus de 500 t!! Les câbles d'amarrage de l'ensemble mesureront au total plus de 60 km, et tout à l'avenant!: 135 t de liège, 200 barils pour servir de flotteurs, des filets en alfa et en chanvre qui pèseront plus de 100 t et nécessiteront 30 t de coaltar.

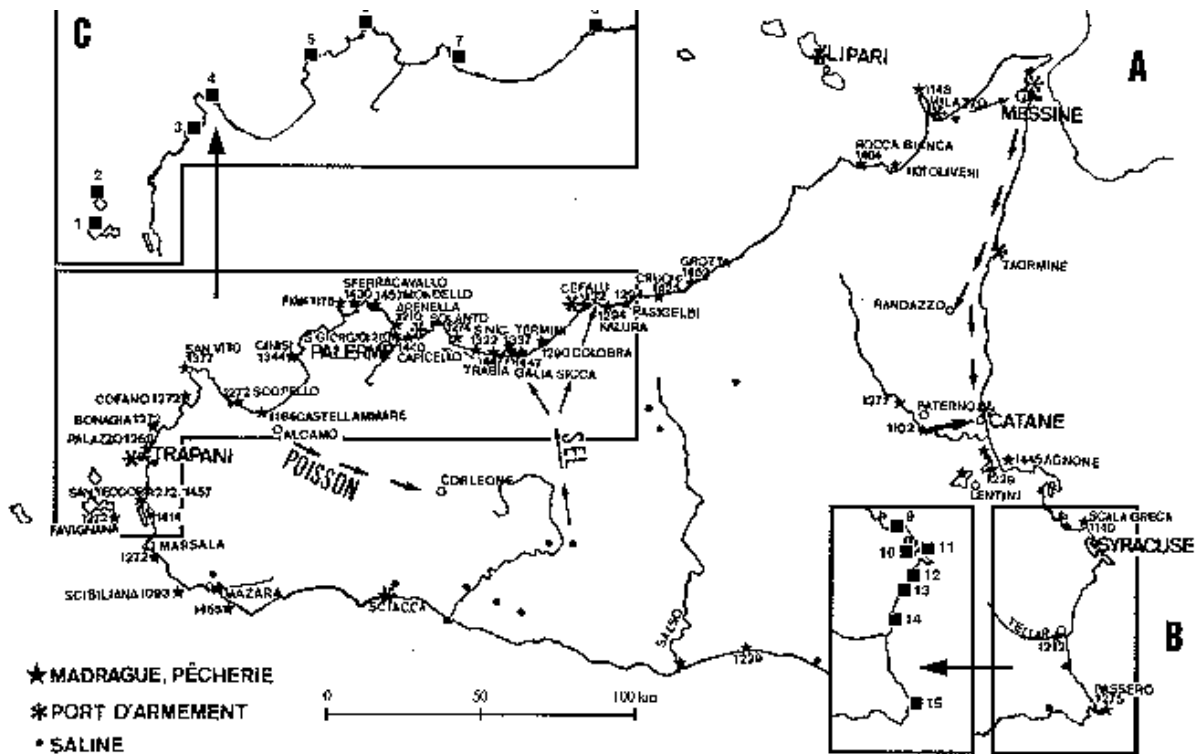


Fig. 6 - A - Le système sicilien de la madrague du XII^e au XV^e siècle, d'après BRESCH, 1987; B - Saleries industrielles de poisson romaines de la Sicile Sud orientale, d'après PURPURA, 1989; C - Saleries industrielles de poisson romaines sur des emplacements phéniciens sur la côte Nord-Ouest, d'après PURPURA, 1982, 1989 et BASILE, 1992.

Mais la pêche n'est pas une fin en soi car les captures massives ne peuvent s'écouler sur des marchés de proximité et il faut impérativement les valoriser. Le traitement des prises et leur mise en conservation est d'importance primordiale et réclame un artisanat spécialisé utilisant des matières premières souvent coûteuses (bois, sel, huile). A terre s'édifie une véritable base-vie, au fonctionnement de type industriel, totalement isolée du contexte régional. Le travail est standardisé, soigneusement codifié pour élaborer quelques types de produits bien caractéristiques.

Pour faire fonctionner ce complexe, il faut disposer, en mer, d'une puissante logistique nautique assurant la production et servant aussi de cordon ombilical pour les liaisons lointaines avec le pôle de gestion. Les transports, à date fixe, de centaines de pêcheurs et de techniciens, et de plusieurs milliers de tonnes de fret, impliquent la disponibilité saisonnière de services de navigation sûrs. Comme il faut financer par avance la mise en place et l'exploitation de ce système hautement spécialisé, dont les produits ne seront commercialisés qu'après transport et stockage, c'est le support financier bancaire capitaliste qui conditionne la mise en œuvre et la survie d'une entreprise qui doit de surcroît faire face aux risques incontrôlables des variations extrêmes de la fréquentation des bancs migrateurs. Le système de la madrague est, en

effet, soumis à des contraintes difficilement compatibles avec les conditions d'établissement d'une communauté autonome.

C'est d'abord une activité saisonnière qui ne dure guère que deux à trois mois, de mai à juillet en principe, avec une anticipation de quelques semaines pour l'arrivée des migrants atlantiques en Algarve et en Andalousie et une arrière saison de fin d'été pour les retours les plus tardifs. Il faut donc l'insérer dans un genre de vie et un système économique permettant de tirer d'autres ressources ou d'exercer d'autres activités durant la plus grande partie de l'année. On aura ainsi des genres de vie mixtes avec le travail dans les champs de canne à sucre et les sucreries (Sicile), les vendanges, le gaulage des olives et de nombreux travaux des champs, ou plus souvent la pêche artisanale ou le cabotage. Ceci a d'ailleurs comme avantage que l'arrêt d'exploitation, durant une ou plusieurs années, causé par une crise politique ou économique ou par la disparition temporaire des bancs migrateurs, ne provoquera pas de troubles sociaux et ne remettra pas en cause un système fondamentalement précaire et temporaire.

Ensuite, les sites insulaires ou péninsulaires où l'on peut implanter les grands pièges pour intercepter les bancs de thons avant ou après leur période génétique sont toujours isolés et d'accès difficile. Leur environnement est défavorisé. On n'y trouve pas de possibilités de production agricole car ce sont généralement des lieux arides et escarpés dépourvus de sols cultivables et manquant d'eau. Toutefois, on peut bénéficier de la proximité immédiate de sites favorables à l'implantation de salines sur les complexes deltaïques et lagunaires qui s'appuient sur les reliefs rocheux. Mais la malaria règne en ces zones marécageuses et les décès affectent la main-d'œuvre même temporaire.

Les descriptions laissées par les actes notariés montrent le poids des traditions fondées sur une structure patriarcale de l'autorité et de la compétence dans un monde clos formé de grandes familles unies par l'activité et le voisinage (BRESA, 1981). La capture des thons en mer et leur conditionnement à terre fait coexister deux mondes.

En mer, s'exerce l'autorité incontestée et suprême du «Rais» distingué par un surnom prestigieux. Celui-ci peut venir de loin et il amène avec lui une douzaine ou une vingtaine de marins formant le noyau de l'entreprise. Ce groupe est aidé par les «Capuguardi», spécialistes de la conduite de la stratégie de la capture des thons. Propriétaires de leur barque, ils recrutent les marins qui forment la «chiourme», main-d'œuvre d'exécutants. Signe caractéristique, seuls les Rais et les Capuguardi sont intéressés au produit de la pêche et rémunérés à la part, tandis que la chiourme est payée en argent. En Sicile, le monde de la pêche est nettement dans la tradition grecque avec des influences nord-africaines. En Sardaigne, ce sont les Génois qui l'emportent et qui gagnent jusqu'à l'Andalousie et à l'Algarve où l'on trouve des influences valenciennes (les Rais et leurs aides sont pour la plupart originaires de Benidorm et les filets sont produits par la sparterie de Villajoyosa) venues se superposer à la vieille tradition gaditane. Sous leur patronage les Siciliens apportent leurs techniques de la

madrague en Algarve après la reconquista (IRIA, 1954). On est donc dans un vrai complexe méditerranéen.

A terre, par contre, les installations de conditionnement et de conservation du thon forment une enclave: la «loge» ou «baracca». On y débite et sale le thon pour le conserver en barils dont la vente assurera la couverture de la totalité des frais de l'entreprise. La main-d'oeuvre des travailleurs de la loge (*tonninarii*) est plutôt montagnarde ou suburbaine. Elle est essentiellement rémunérée en argent, et ce salaire, qui s'accompagne de gratifications en nature, est vital pour elle. En Sicile, au XV^e siècle, il s'agit souvent d'éléments marginalisés, anciens esclaves affranchis ou Juifs (BRESC, 1986). Les Juifs se retrouvent aussi comme artisans cordiers. Mais il y a beaucoup d'autres corps de métiers qui sont exercés par des spécialistes venant parfois de loin¹⁵. Chaque année, au printemps, des centaines de pêcheurs, de tonneliers, de saleurs, de charretiers, de cuisiniers, de forgerons se retrouveront pour un séjour d'une dizaine de semaines. Les charges fixes des salaires monétaires de toute cette main-d'œuvre pèsent lourd et causent des déficits graves en cas de mauvaise pêche. Les banquiers entrepreneurs s'efforcent de réduire le nombre des contrats fixes en se réservant la possibilité de faire appel au dernier moment à des salariés temporaires recrutés en cas de retour à de bonnes prises¹⁶.

Pour les madragues pêchant plusieurs milliers de thons, il faut disposer de milliers de barils et de centaines de tonnes de sel (BRESC, 1986)¹⁷. Les bonnes années, elles livrent souvent au total de 10000 à 12000 barils de salaison (CANCILA, 1972), ce qui, avec les produits annexes, représente une cargaison totale de 600 à 800 t. Toute cette marchandise est ensuite exportée par lots de plusieurs centaines de barils qui voyagent sous la surveillance de spécialistes qui «gouvernent» la cargaison en rajoutant

¹⁵ Les plus importants sont les tonneliers *barrilarii* qui fabriquent deux types de barils: la *terzarola* de 60 kg (qui contient 44 kg de chair salée de thon) et la *botticella* de 40 kg. Ces récipients se retrouvent encore à la fin du XIX^e sous le nom de barils *secondo* et *terzino*. Les barils de Sicile viennent de Calabre et ceux de Sardaigne de la Riviera del Ponente.

¹⁶ Lettres des Pallavicini de juin 1723 organisant une compression de 50 postes pour les madragues de Formica et Favignana en Sicile dans la région de Trapani. (CALLERI, 1996 - Recherches en cours, com. pers.).

¹⁷ Signale l'arrivée à Trapani d'une barque des îles Lipari venant de Calabre, le 2 septembre 1450, avec 6000 barils, et il note qu'il faut 15 m³ de sel pour confectionner 500 barils. En moyenne, on utilise 30 kg de sel pour 100 kg de chair de thon. Le prix du sel sera toujours un souci pour les exploitants de madragues. En Andalousie (voir BELLÓN URIARTE, 1926), la politique fiscale autoritaire de Philippe II, qui en 1564 s'approprie tous les salins privés et qui en 1580 prohibe la salaison du poisson à l'eau de mer, provoquera une crise qui entraînera des dégrèvements en 1649, 1725 et 1782.

de la saumure et en surveillant l'étanchéité des futailles (BRESC, 1986). Cette organisation complexe alterne les années de profit et de déficit alors que les besoins financiers et monétaires sont permanents. L'évolution historique, malgré les pressions des vicissitudes politiques, imposera une intégration verticale sous contrôle bancaire.

La puissance publique contrôlera ces implantations car c'est elle qui assure l'ordre et la protection permettant l'existence et le fonctionnement d'une cellule temporaire dans des lieux austères et isolés. Les souverains, incorporant le droit d'exploitation dans le domaine public, pourront à leur guise l'exercer à leur profit.

Au Portugal le pouvoir royal garde la propriété des madragues qu'il a fait établir en Algarve à la fin du XIV^e et au début du XV^e siècle. En 1577, les revenus de douze installations vont au Roi et de trois autres à la Reine (IRIA, 1966).

Sinon ils l'octroyent en récompense pour des services rendus ¹⁸, ou plus banalement ils le cèdent à des intérêts particuliers moyennant une contrepartie financière sous forme de redevance ou d'un prix de cession. En effet le souverain, par son fisc, ses substituts, ou ses clients, qui chercheront dans l'exploitation de la madrague une rente d'affermage (gabelle), ne peut, ni ne veut, prendre en charge les investissements considérables devant être réalisés. Par relations familiales ou rapports d'allégeances, ce seront les grandes familles de la noblesse civique urbaine qui seront les mieux placées pour obtenir les locations de la part du fisc ou des concessionnaires. Elles s'associeront à des bourgeois, souvent commerçants, disposant de capitaux qui permettront d'investir dans l'équipement des engins de pêche et de la base à terre où se font les opérations de conditionnement. Ce sera une des premières formes d'un capitalisme industriel (BRESC, 1981, 1984 et LOMBARDO, 1983).

Mais, à la fin, rien ne peut se faire sans les marchands qui, en achetant dès le mois de mars la salaison à venir qui ne sera livrée qu'à partir de juillet, fournissent la trésorerie indispensable à la campagne. Dans ce rapport de force, l'entrepreneur doit céder sa production future généralement à la moitié du prix du marché, ce qui assure les profits les plus élevés au capital du négoce qui assume le risque du transport, du stockage et de la distribution des produits consommables. Les marchands, s'ils achètent en fin de campagne, selon le cours du moment, ne régleront qu'à terme de 15 ou 18 mois. Ce seront, en définitive, les banquiers qui logiquement prendront le contrôle

¹⁸ L'exemple le plus célèbre est celui des ducs de Medina Sidonia, qui ont joui pendant plus de quatre siècles (1376-1811) de la concession exclusive de toutes les madragues de l'Andalousie. En 1376, don Enrique (Henri II) concéda privilège à l'ancienne maison des Nielha pour l'établissement exclusif des madragues destinées à la pêche des thons, depuis le Guadiana jusqu'à la côte du royaume de Grenade, conquise ou à conquérir (desde el rio Odiana hasta toda la costa del reino de Grenada conquista ò que se consquistara). Cette concession passa ensuite par héritage aux ducs d'Albe et de Medina Sidonia. En 1804, le duc de Medina Sidonia contrôlait toujours les sept madragues exploitées en Andalousie.

d'un ensemble d'opérations intégrées verticalement de la production à la mise sur le marché grâce à l'extension géographique de leurs emprises, qui leur permettra de gommer les irrégularités des productions locales grâce à leur possibilité d'établir une moyenne de compensation procurée par la dispersion géographique.

L'halieutique méditerranéenne, par son activité thonière, passe ainsi brutalement d'un monde à un autre. Du domaine de l'incertain, sources littéraires et fouilles archéologiques, ne permettant que des suppositions rarement étayées par des réalités statistiques, on entre brusquement, dès le haut Moyen Age, dans un monde méticuleux de notaires et de comptables. Désormais, les actes publics et privés, rédigés avec soin et dûment enregistrés, jalonnent le déroulement des activités thonières. Les administrations fiscales des souverains ainsi que les percepteurs des dîmes ecclésiastiques et des gabelles enregistrent fidèlement leurs recettes et se livrent parfois à des enquêtes sur les lieux de pêche. Surtout les maisons de commerce et les banquiers, souvent impliqués dans la gestion des madragues, tiennent une comptabilité fidèle et détaillée des prises et des produits élaborés, qui peut couvrir plusieurs siècles, et rédigent des rapports circonstanciés pour leurs mandants ou leurs associés.

3) La dominance génoise

Dans la réactivation qui accompagne le reflux musulman, tandis que l'économie chrétienne capitaliste médiévale se fonde sur le contrôle des routes commerciales par les thalassocraties marchandes, le royaume normand fera d'abord de la Sicile le pôle dynamique jouant le rôle de pionnier grâce à la montée d'une noblesse civique urbaine relayant la féodalité politique avec le support du capitalisme marchand amalfitain, puis toscan après 1183 (BRESC, 1987). L'émergence de Gênes au XIII^e siècle après la marginalisation de Pise (bataille de la Meloria, 1284) et la consolidation de son expansion tout au long du XIV^e et du XV^e siècle malgré les tentatives catalanes s'explique par une convergence de facteurs environnementaux et sociaux qui modèleront l'ensemble de la Riviera ligure.

Gênes repose d'abord sur le contrôle et l'organisation d'une façade littorale rocheuse de plus de 300 kilomètres où les ressources de la terre et de la mer sont exploitées méthodiquement et laborieusement par une société âpre au gain, dure au travail et hardie à l'aventure, sachant s'ouvrir au progrès et profiter de toutes occasions propices. La ville marchande devenue très vite entrepreneuriale ne s'est jamais voulue coloniale, à la différence de Venise, ce qui lui a épargné bien des déboires et des pertes d'investissements. La cité génoise contrôle plusieurs dizaines de collectivités citadines agraires et halieutiques qui se sont implantées dans tous les sites protégés pour pouvoir y organiser à la fois l'exploitation des ressources de la mer, aussi bien par de petits métiers que par de grandes entreprises, et qui ont aussi le support d'un arrière-pays qui, s'il ne peut procurer tous les aliments indispensables, en particulier les céréales, fournit

en abondance le bois d'oeuvre pour les constructions navales de toutes sortes, le charbon de bois pour la métallurgie, et de nombreuses matières premières transformées par un artisanat dynamique.

Dans son organisation de l'espace, l'exclusivité des fonctions nobles et productives a été réservée à la ville dominante qui, par son port, assume le rôle central. Gênes a implacablement éliminé toute forme de concurrence parallèle, en particulier de Savone qui aurait pu prétendre à assumer aussi des fonctions managériales. Tous les ports de la République n'ont droit qu'à pratiquer le cabotage et l'armement à la pêche. C'est par ce biais que les cités réparties autour de la péninsule de Portofino sur la Riviera del Levante ont pu se ménager une ouverture sur l'extérieur. Il en est de même pour les petites villes comme Noli, Albenga, Cervo, Oneglia, etc. sur la Riviera del Ponente.

On y pratiquera activement la salaison des sardines et des anchois. On y trouvera les équipages et les artisans spécialisés pour les madragues. Surtout la pêche du corail rouge d'abord dans les eaux locales, en particulier dans le secteur de Portofino où un consortium pour la pêche du corail a été organisé dès 1154, puis en Corse et en Sardaigne et, enfin et surtout, sur les rivages africains (TESCIONE, 1973). Plusieurs centaines d'embarcations arment tous les printemps à Nervi, Sori, Recco, Camogli, Rapallo, Santa Margherita. Les plus grandes familles, telles les DORIA, les SPINOLA, les LOMELLINI, s'impliquent dans ces entreprises. Finalement c'est la capacité de fournir, en un temps record, aux armements de la République plusieurs milliers de marins qualifiés qui procurera à Gênes une puissance inégalée dans le contrôle des échanges en Méditerranée.

Mais la technique de pêche ne fait pas tout. Il faut conditionner, transporter et vendre et, dans ce domaine, ce sont les Génois qui l'emportent sans conteste. L'implantation marchande génoise, établie au XII^e et XIII^e siècles (CHERIF, 1996; PICARD, 1997)¹⁹, se consolidera malgré de multiples vicissitudes au XIV^e siècle pour s'étendre rapidement à l'ensemble de la Méditerranée occidentale et sur le proche atlantique (HEERS, 1961). En appuyant la Reconquista, les Génois s'assurent les profits commerciaux des ports castillans et portugais. Cela leur permet, par les relais de Séville, de Cadix et de Lisbonne, de capter la production thonière des pêcheries de l'Andalousie et de l'Algarve.

¹⁹ Dès le début du XII^e siècle, les Génois sont les principaux partenaires du négoce des ports musulmans de la Méditerranée occidentale et du proche Atlantique. Ils seront particulièrement actifs dans l'empire Almohade et ils concentreront leurs investissements sur Ceuta: PICARD, 1997. Ceuta aux époques almohade et mérinide. Ed. L'Harmattan, Paris, 229 p., voir pp. 137-140, particulièrement bien placée pour contrôler le détroit de Gibraltar et gardant une active pêche thonière grâce à neuf madragues (CHERIF, 1996).

Les Génois suivent pas à pas les progrès de l'armée chrétienne qu'ils financent tout en se ménageant jusqu'au bout les faveurs des derniers souverains musulmans à qui ils apportent aussi leur soutien financier. En s'implantant dans les secteurs du littoral andalous où s'est maintenue une activité de pêcheries pour le marché local, ils suscitent un retour à une production industrielle de salaisons destinée au marché des pays chrétiens de la Méditerranée occidentale. Sur la côte de Malaga, ils écoulent d'importants lots de salaisons d'anchois et de sardines (LOPEZ de COCA CASTAÑER & LOPEZ BELTRAN, 1980), expédiés souvent en Italie. L'Andalousie musulmane étant resté fidèle à la jarre, il faut, pour conditionner ces chargements de salaison de poisson, faire fabriquer des tonneaux par milliers grâce à des artisans spécialistes amenés de la Ligurie.

Mais ce sera surtout Cadix qui retrouvera une activité de négoce halieutique de haut niveau. Le port bénéficiera, d'une part, des captures de thons aux «madragues da vista» toujours actives aux abords de la ville, et aussi du maintien des pêches saisonnières pélagiques plus ou moins clandestines sur les côtes marocaines. Cadix bénéficie d'ailleurs d'une ouverture nouvelle avec la colonisation sucrière des îles atlantiques. On peut y organiser ainsi un vrai commerce triangulaire comme dans le cas d'un navire affrété pour transporter du poisson salé à Civitavecchia et Palerme où il chargera du blé pour les Canaries, pour revenir à son point de départ avec du sucre (SANCHO de SOPRANIS, 1948).

Ainsi, la réactivation des pêches industrielles de l'Andalousie se fera en réintégrant les circuits des échanges de l'Europe chrétienne.

²⁰ En novembre 1637, la famille Pallavicini acquiert les îles Egades comprenant les deux madragues les plus productives de Sicile: Favignana et Formica. Cette propriété durera 237 ans. Les archives familiales venant d'être mises à la disposition des historiens, le dépouillement entrepris par Nicola Calleri donne une vision précise du fonctionnement du système sur plus de deux siècles.

²¹ La Sardaigne, plus démunie en entrepreneurs et en capital, sera par excellence le champ d'action ouvert aux grandes entreprises génoises. En particulier, le marchand génois Antonio Vivaldi, de famille doganale, achète le 18 mars 1654 au Roi Philippe IV d'Espagne, pour 350 000 écus, les 6 madragues de Porto Paglia, Porto Scuso, Le Saline, Sta-Caterina, Vignola, Calagustina (DONEDDU, 1983).

CALLERI (1996: 32) parle du négoce des poissons salés à Gênes des XVI^e et XVII^e siècles et en particulier des barils de *tonnina grassa e magra*. «Le commerce des *pesci salsi* d'un volume considérable présente une caractéristique que l'on ne retrouve dans aucun des autres secteurs: l'engagement commercial et financier des grands noms de l'aristocratie marchande et financière de la cité» et il cite une vingtaine de noms tels que Doria, Grimaldi, Comte de Fieschi, Spinola.

C'est le capital génois qui assurera, avec les spécialistes siciliens, l'implantation d'imposantes madragues sur les côtes de l'Andalousie atlantique et de l'Algarve où l'on découvre dix-huit installations en 1440 et 1469 (IRIA, 1955).

4) Du triomphe au déclin

Ainsi, de la fin du XV^e jusqu'au début du XIX^e siècle, il n'existe pas une seule grande famille bancaire et doganale qui n'ait été engagée dans le négoce des salaisons et aussi dans l'exploitation d'une ou plusieurs madragues^{20, 21} ou dans le trafic du corail. Ce système est solide parce qu'il sait être souple tout en coordonnant et finançant les mouvements des hommes, des matières premières, des équipements et des produits marchands. Les Génois obtiendront les concessions les plus favorables des suzerains éminents et des fiscs régaliens, toujours à court d'argent, en sachant se plier quand il le faut aux exigences fluctuantes de la politique. Ils sauront utiliser la haute technicité des Rais et des équipages siciliens en soutenant à leur profit le dynamisme des Trapaniotes qui installeront à la fin du XV^e, au XVI^e et au début du XVII^e siècle des madragues perfectionnées en Andalousie puis en Sardaigne et même en quelques points du royaume de Tunis. Ils sauront valoriser non seulement leur maîtrise des routes maritimes, mais aussi l'artisanat qualifié et de nombreux produits de la Ligurie (bois et fer, huile). Ils contrôleront encore les approvisionnements du produit essentiel - le sel - ainsi que les cordages et filets de la sparterie valenciennes qui sont le monopole de Villajoyosa et sa région sur la côte de la province d'Alicante.

Ils arbitreront au mieux de leur intérêt la compétition sur le marché méditerranéen des salaisons des pêches nordiques et des produits des madragues. Ils valoriseront les meilleurs morceaux de thon, en particulier la ventrèche, par l'huilage après cuisson suivant les pratiques culinaires sévillanes. Les barils de thon à l'huile semblent apparaître dès le XV^e siècle^{22, 23}. Mais ce n'est vraiment qu'au XVIII^e siècle qu'ils joueront un rôle décisif²⁴. Les Génois, avec les huiles d'olive liguriennes et andalouses, élaborent un

²² BRESC (1986: 270) «apparaissent simultanément (1425) le *taglum de Sibilìa*, préparation à la sévillane et le thon fait à la spagnola».

²³ HEERS (1961) considère même que le thon à l'huile andalou est un produit de base représentatif du négoce génois mais ses affirmations pp. 358, 488 et 489 n'identifient pas certainement la marchandise. Il semble cependant vraisemblable que les techniques culinaires andalouses de semi-conserves de poisson «à l'escabèche» aient pu être transposées précocement dans la préparation des parties nobles du thon (ventrèche ou Sorra) et que l'usage de l'huile, qui améliore la qualité du poisson, ait pu se développer comme moyen de conservation à la place du sel.

²⁴ Sur le plan commercial, NICOLA CALLERI (com. pers.) note la première apparition de tonneaux de thon à l'huile dans les mouvements commerciaux du port de Gênes, le 6 juin 1704. Mais ce n'est qu'à partir de 1725 que les mentions se multiplieront et que l'on peut distinguer sûrement et clairement le thon à l'huile dit *tonno* du thon salé dit *tonina*.

produit de qualité dont ils garderont longtemps le monopole^{25,26}. Le thon méditerranéen trouvera ainsi une clientèle en Europe centrale et alpine, tout en surmontant la concurrence redoutable des arrivages sans cesse croissants des salaisons de morue, de hareng, mais aussi de saumon, livrées par les armements scandinaves, bretons, français et portugais²⁷.

Les années précédant la Révolution française sont l'âge d'or du système maritime et financier génois. La flotte marchande de la République comprend 643 navires de 42130 tonneaux de jauge au total. Mais la puissance génoise réside avant tout dans la finance - qui a su se dégager à temps du borborygme espagnol et qui s'est redéployé en Italie du Nord, en Europe centrale et surtout en France où sont placés, en 1785, 26% de ses investissements financiers et 42% de ses placements extérieurs (FELLONI, 1971). A la fin du XVIII^e siècle en Europe, pas un trésor public, aucune personne de qualité qui ne doivent faire appel en quelques circonstances aux financiers génois.

Cette spécialisation trop poussée, si elle enrichit les manieurs d'argent, s'accomplit au prix d'un progressif engourdissement des activités maritimes et industrielles qui stagnent. Dans cette conjoncture, les petites cités de la Riviera inclinent à l'indépendance et s'efforcent de trouver des ressources de substitution - l'halieutique y progresse, l'armement s'y développe et il pourra y avoir un destin glorieux au siècle suivant, comme à Camogli au contact de la péninsule de Portofino.

Comme tous les organismes arrivés au terme de leur évolution, l'édifice génois de la fin de l'ancien Régime présente des signes de grande vulnérabilité qui vont entraîner sa ruine dans l'ébranlement napoléonien. La tourmente révolutionnaire puis la débâcle napoléonienne, après une dizaine d'années d'incorporation à l'Empire, laisseront Gênes

²⁵ Ce ne sera qu'à la fin du XVIII^e siècle qu'on disposera de recettes précises. «Si scabeccia pure il tonno prendendo perciò gli scampiri, la carne si fa prima bolire in acqua salata; poi si imbotta con olio» (CETTI, 1777).

²⁶ DUHAMEL de MONCEAU (1769-1782) Section VII, Chap. II: Des Thons. La méthode la plus usitée pour bien mariner les thons, les bonites etc. (p. 197). Dans le même ouvrage, figure, pp. 205-206, une indication précieuse permettant d'identifier de façon certaine une production génoise de tonneaux de thon à l'huile en Sardaigne. «Il vient toutes les années, pendant la pêche du Thon, quatre brigantins de la rivière de Gênes, qui font ordinairement deux voyages pendant la pêche: ils préparent pour leur compte du Thon mariné comme il suit. Après avoir mis le Thon en morceaux, ils le font bouillir dans de l'eau de mer et l'écument bien; ensuite ils l'étendent sur des cannes pour le faire sécher, puis le mettent dans des barils avec l'huile fine qu'on apporte de la rivière de Gênes.»

²⁷ Au XVIII^e siècle, le «stockfish» deviendra un véritable produit culinaire culturel de l'Europe méditerranéenne, faisant chuter la consommation donc le prix du thon salé qui est accusé de favoriser le scorbut chez les équipages (CANCILA, 1972: 155-160).

dans une totale confusion. Le capitalisme financier ne pourra se relever de l'amputation de plus de 60% de son capital par l'effet conjugué des dévaluations et de la banqueroute publique contrôlée suivant le principe français du «tiers consolidé». Surtout l'incorporation de la République de Gênes au Royaume du Piémont-Sardaigne, décidée en 1815 par les traités de Vienne, sera vécue par toute une génération comme une triple catastrophe : perte de l'indépendance, institution de la dette publique selon les normes napoléoniennes, établissement d'un protectionnisme rigide paralysant les initiatives et bridant les affaires.

Ceci se traduit par l'abandon des nombreuses madragues, d'autant plus qu'un cycle de mauvaises années de migrations semble être venu s'ajouter à la dépression économique jusqu'au désastre de 1822 où la totalité des madragues siciliennes et sardes captureront moins de 6000 thons, soit moins de 10% d'une année normale. Les Génois, malgré tout, surmontent cette période difficile. Ils retournent en Tunisie sur la côte du cap Bon où les installations de Sidi Daoud, qui assureront un rendement annuel remarquable et plus régulier qu'ailleurs d'environ 10000 thons, seront prises en concession en 1826 par le Comte Giuseppe Raffo (GANIAGE, 1960) dont les descendants conserveront le privilège jusqu'en 1901, cédant alors la concession à un autre Génois, Parodi, qui la gardera jusqu'en 1943.

Surtout, ils n'hésitent pas à se moderniser et à adapter de nouvelles techniques. A partir de 1840, émerge une nouvelle génération d'entrepreneurs assez détachés du passé pour s'adapter à un nouvel ordre politique et animer une économie nouvelle. La reprise vigoureuse intéresse toute la Riviera et le plus bel exemple en est l'expansion fulgurante de la flotte de commerce de Camogli (MUSEO MARINARO, 1984). En 1853, à la création de la société mutuelle des armateurs, 146 bâtiments étaient inscrits. En 1865, les registres comptabilisaient 1274 embarcations, les armateurs ayant profité des revenus exceptionnels retirés du chartage de leurs bâtiments pendant la guerre de Crimée pour investir massivement.

TABLEAU 1 - Activités des madragues sardes du Sud-Ouest.

Madragues	Matanza Nombre		Captures moyenne zannuelles Nombre de thons	
	1837	1885	1836/1846	1874/1884
Porto Paglia	6	10	2096	3764
Porto Scuso	7	16	3591	6518
Isola Piana	8	12	2447	4574

Cette modernisation générale et ces investissements se font aussi sentir dans le secteur de la pêche et de la transformation du poisson. Par exemple, les chaloupes assurant les opérations des madragues auront un moteur à vapeur dès 1870. Ceci permet d'augmenter le nombre des «matanza», ce qui accroît sensiblement les capacités de production tout en permettant, de plus, l'évacuation de prises plus importantes. Les comparaisons sont éloquentes pour le Sud-Ouest de la Sardaigne où la productivité double presque à la suite de cette innovation (Tableau 1) (PAVESI, 1889: 108). Par ailleurs, les négociants génois, engagés dans l'armement ou l'affrètement de navires marchands à vapeur, peuvent transporter plus facilement et à meilleur prix la main d'oeuvre temporaire, les équipements et surtout les produits finis. Le succès du conditionnement en barils à l'huile amène les grands entrepreneurs à s'engager à partir de 1868 dans les voies nouvelles de la conserve en boîte métallique, jusqu'alors monopole français utilisant uniquement la sardine atlantique. Les boîtes rectangulaires de 1 et 2 livres, 5-10 et 20 kg sont labellisées et embouties à Gênes à partir de feuilles métalliques importées d'Angleterre. Le sertissage et la stérilisation sont effectués sur place dans les ateliers de la madrague par des spécialistes qui, en année moyenne, livrent de 1000 à 2500 caisses pour les meilleurs centres. En une dizaine d'années, la mise en conserve du thon à l'huile sous boîtage métallique devient une véritable spécialité des Génois qui l'implantent aussi dans les madragues tunisiennes, portugaises et espagnoles dont ils contrôlent la gestion²⁸. Les caisses de conserves de thon à l'huile deviennent un élément notable du commerce d'importation du port de Gênes où se maintient cependant l'apport des barils de thon à l'huile qui se débarquent aussi à Livourne qui reçoit, par ailleurs, les conserves de Sidi Daoud (Tunisie).

Mais les rivalités entre familles et groupes commerciaux sont féroces²⁹. A la fin du XIX^e siècle, les entrepreneurs exploitant en Sicile et en Sardaigne réclament des droits de douane protecteurs contre les produits élaborés à l'étranger par d'autres firmes génoises, déclenchant une vaste enquête parlementaire (PAVESI, 1889).

²⁸ Chaque année, de 1879 à 1886, de 600 à 800 spécialistes liguriens embarquent à Gênes pour se rendre à la fin du printemps sur les madragues d'Andalousie et de l'Algarve pour y procéder à la mise en conserve, munis de toutes les fournitures nécessaires au conditionnement, en particulier pour l'emboîtage à l'huile, qui font l'objet d'une admission temporaire. Ils reviennent au milieu de l'été en ramenant les produits de leur fabrication (PAVESI, 1889: 192).

²⁹ Depuis le XII^e siècle et les luttes entre la Papauté et l'Empire jusqu'au XVII^e et XVIII^e siècles avec la rivalité entre la France et l'Espagne et même jusqu'au début du XX^e siècle avec l'opposition des nationalistes et des libéraux, Gênes sera partagée en deux clans rivaux aux haines féroces et à la rivalité impitoyable. Les rampini (porteurs de capuchons), favorables au Pape et à la France, sont les Guelfes (noirs) groupés autour des FIESCHI et des GRIMALDI. En face, les mascherati (masqués), favorables à l'Empereur et à l'Espagne sont les Gibelins (blancs) groupés autour des DORIA et des SPINOLA.

Ce système, reposant sur la libre circulation des hommes, des marchandises et des capitaux entre un pôle animateur central dominant et des établissements producteurs lointains, est ébranlé dès la fin du XIX^e siècle par les tendances protectionnistes qui surgissent avec les affrontements politiques franco-italiens et avec le cloisonnement progressif de l'espace méditerranéen consécutif aux poussées coloniales impérialistes. La crise de la première guerre mondiale paralyse les échanges qui ne peuvent plus bénéficier de communications sûres. Il manque à la fois de la main d'oeuvre et des matières premières indispensables à l'élaboration des produits industriels.

V – Les stratégies du Corail

L'intrusion de l'Islam du VI au IX^e siècle redynamise l'exploitation du corail qui retrouve des débouchés commerciaux. En Berbérie orientale, Tunis devient un pôle dynamique bénéficiant de la production de Mars al Kares (La Calle). Parallèlement, la Berbérie occidentale, où le système du détroit se fonde sur l'emporium de Sebta (Ceuta), met en valeur des gisements locaux alimentant le marché du Soudan, relié à la Méditerranée par un réseau caravanier. *“Il s'y trouve (à Sebta) un bazar où l'on s'occupe à tailler, à polir, à arrondir, à percer et, enfin, à enfiler le corail. C'est un des principaux articles d'exportation; la majeure partie en est transportée à Ghäna et autres villes du Soudan où l'on en fait grand usage”* (Al Edrisi, début XII^e).

Le retour en force de la chrétienté, qui s'affirme dès le XI^e siècle par la reprise de la Sicile et le débuts de la *Reconquista* ibérique, ébranle ce système. La Méditerranée chrétienne établit son contrôle de la mer par les thalassocraties des grandes cités marchandes qui considèrent la production du corail comme le support d'un armement prospère et d'un conditionnement profitable.

Successivement, Amalfi au X^e, Gênes aux XII^e et XIII^e, Barcelone et Marseille au XIV^e, puis Naples et Trapani au XV^e, deviendront les centres moteurs du système chrétien qui se base, à la fois, sur les ressources locales des riviéras, sur l'emprise coloniale des gisements vierges (Corse, Sardaigne, Algarve) et sur le contrôle des côtes du Maghreb oriental.

La destruction de Mars al Kares en 1282 par l'Amiral aragonais Ruggero di Lauria élimine, une fois pour toutes, la production autonome maghrébine. Désormais, les *beys* de Tunis s'efforceront de gérer au mieux la pression des intérêts génois, barcelonais et surtout marseillais qui organiseront le corailage avec des flottilles utilisant, dans la mesure du possible, des bases à terre (île de Tabarca pour les Génois de 1551 à 1741, bastion de France de La Calle pour les Marseillais de 1632 à 1790).

Dans ce contexte, la production est aux mains des armateurs chrétiens et les transports traversent les contrées musulmanes pour répondre à la demande des Indes et de l'Afrique noire tandis que le conditionnement du corail et son commerce sont aux mains des Juifs qui gardent comme plaque tournante Alexandrie en déplaçant leurs

activités suivant les vicissitudes des persécutions et l'accueil des emporia cosmopolites.

La première construction politico-économique d'un système de corail intégré résulte de la conjonction de la montée en puissance de la politique aragonaise et de l'économie catalane qui étend brutalement son emprise sur le bassin occidental méditerranéen au XIV^e siècle. Barcelone possède alors le quasi-monopole de l'industrie de conditionnement du corail avec plus de 3000 artisans juifs. Cette source de richesse réclame un approvisionnement sûr de la matière première et conduit à instaurer un contrôle politique pour monopoliser la ressource. Cela implique la mainmise sur Naples, la Sicile et la Sardaigne. L'expulsion de tous les habitants d'Alghero, le 28 septembre 1372, pour être remplacés par des Catalans sera l'acte fort symbolique de ce nouvel ordre basé sur le contrôle du corail. Dès lors, les négociants et artisans juifs établis dans toutes les villes sardes confortent leur implantation à Amalfi, Naples et Trapani, réalisant un contrôle total du conditionnement et du commerce.

La destruction de ce système sera le fait d'un autre acte politique: l'expulsion en 1492 des Juifs de l'Espagne réunifiée. Cette diaspora massive éliminera brutalement la centralité barcelonaise. Cela profitera à Marseille et surtout à Gênes qui s'empresseront de reconquérir le terrain perdu au siècle précédent. La grande diaspora des Juifs sépharades sera à l'origine de la fortune de Livourne, port franc des ducs de Toscane qui deviendra la plaque tournante méditerranéenne du corail car Alexandrie n'a pas d'hinterland et Ceuta est devenue presidio portugais, puis espagnol.

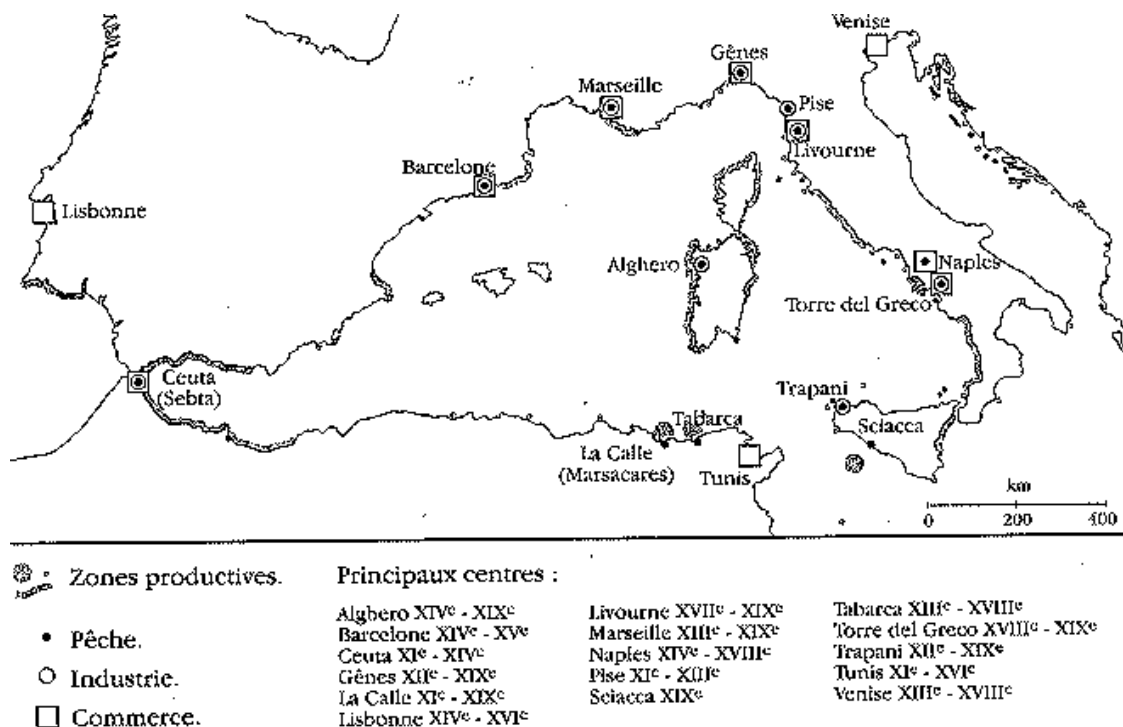


Fig. 7 - Le système corail en Méditerranée occidentale du XI^e au XIX^e siècle.

De la fin du XVI^e à la fin du XIX^e, c'est à Livourne, «*lieu favori de retraite pour corsaires anglais retirés des affaires*» (F. BRAUDEL), que se tient annuellement une grande foire du corail qui traite pratiquement toute la production disponible. «*Livourne, c'est le Levant transplanté en Méditerranée occidentale grâce à la poussée gréco-judéo-arménienne qui l'a atteinte vers 1580-1600*» (DERMIGNY, 1964).

C'est de Livourne que le négoce et la banque des communautés juives de Lisbonne au XVI^e siècle, d'Amsterdam au XVII^e, de Londres aux XVIII^e et XIX^e, organisent le transfert du corail vers les Indes via la nouvelle route maritime du Cap. Aux Indes, ce sont bien souvent des parents et alliés qui vendent les cargaisons dont le produit sert à l'achat de pierres précieuses, comme les diamants de Golconde, destinés aux lapidaires juifs des cités marchandes de l'Europe de l'Ouest. Ces réseaux soutiendront solidement et fidèlement la Compagnie anglaise des Indes orientales puis l'administration britannique de l'Empire des Indes. Durant trois siècles, l'Inde thésaurise tout en absorbant des quantités énormes de poudre de corail à usage thérapeutique. Elle parvient aussi à alimenter sans répit la forte demande tibétaine.

La dominance de Livourne est totale. Elle «résulte de la prodigieuse quantité de corail qu'ont en magasin les Juifs de cette place qui, comme on le sait, exercent le monopole sur ce genre de marchandise», rapport du Service de la Marine à Ajaccio le 6 avril 1822.

Non-content de s'adonner au commerce, le port toscan organise l'armement d'une flottille de quelques dizaines de corailleurs montés par des équipages napolitains. Le conditionnement se fait aussi, en grande partie, sur place. En 1883, il y aura 15 ateliers qui occuperont plus de 1000 ouvriers.

Livourne sert aussi à l'arbitrage entre les différents acteurs qui changent de rôle en fonction de la conjoncture politique et économique.

Gênes, fortement secouée par la grande crise de la période révolutionnaire et napoléonienne, a cependant réussi, comme pour les madragues, à tirer son épingle du jeu. Le désastre de la perte de Tabarca par le retrait des Lomellini en 1741 n'a pu être compensé par l'exploitation des ressources de la Corse et de la Sardaigne. Face à la concurrence des Napolitains, les Génois se replient. Leur armement comprend, avec le renfort des ports de la riviéra comme Santa Margherita Ligure, une centaine de barques. Mais les équipages manquent. En compensation, le conditionnement est fortement intégré dans le tissu économique régional. En 1883, 10000 à 12000 paysans ouvriers sont employés à domicile par 20 entreprises qui ont bénéficié de l'effacement définitif de Marseille. La Maison Costa est, à elle seule, une puissance capable de tenir un rôle indépendant avec ses relations au Moyen-Orient et en Europe orientale.

Sur mer, sans conteste, ce sont les napolitains, en particulier ceux de Torre del Greco, qui l'emportent. Leur flottille, qui compte entre 300 et 500 embarcations, est

le fondement de leur édifice. Avec des équipages reconnus pour leur exceptionnelle résistance, les campagnes laissent souvent de 40% à 50% de bénéfice au bout de 6 mois. Le XVIII^e siècle a permis d'accumuler du capital en profitant des opportunités en Corse, Sardaigne et au Maghreb oriental. Le XIX^e verra s'affirmer la prépondérance du travail du corail. En 1883, 40 ateliers emploient 3200 ouvriers, dont 400 hommes.

La richesse des gisements et la survivance d'une tradition catalane et génoise soutiennent des armements de quelques dizaines d'embarcations montées par des Napolitains. De même, on trouve encore quelques armements à Trapani en Sicile, ainsi qu'en Espagne, alors que les Français, aussi bien Corses que Marseillais, ont disparu après de brefs épisodes velléitaires.

La répartition des bâtiments corailleurs, ayant exploité les bancs du Maghreb oriental de 1832 à 1860, exprime bien le rapport des forces productives des différentes flottilles. Pour les 29 ans considérés, on a compté la présence de 2736 bâtiments napolitains, 1098 toscans, 441 sardes, 226 espagnols, 199 français et 49 divers. En 1870, l'armement italien compte 452 corailleurs, 350 à Torre del Greco, 50 en Sardaigne, 22 en Toscane, 20 en Ligurie et 10 en Sicile.

Tout cet édifice séculaire va être remis en question par deux évènements fortuits. D'abord, l'arrivée d'une nouvelle production significative de qualité en provenance du Sud-Ouest de l'archipel japonais, où des entrepreneurs de Torre del Greco avaient, dès le début des années du Meiji (1869), organisé l'armement de nombreuses flottilles. Ensuite, la découverte successive de trois bancs énormes au large de Sciacca, dans le détroit de Sicile, en 1875, 1878 et 1880, entraîne l'engorgement du marché avec une extraction cumulée de plus de 10000 t de 1879 à 1887.

Les apports qui décuplent les disponibilités du marché entraînent l'effondrement des cours. La pêche s'arrête en 1883 car elle n'est plus rentable; Elle reprend ensuite de 1889 à 1892 au rythme annuel de 500 t.

L'épisode de Sciacca par sa durée et son ampleur sera un tournant décisif qui marquera la fin d'une époque celle du corail rare et précieux, qui a duré près de 20 siècles.

La pression des stocks ouvrira la porte à un vigoureux dynamisme. Des milliers d'artisans tentent leur chance à côté des grandes manufactures de Gênes, Livourne, Trapani et surtout Torre del Greco. Le corail se banalise et quand la pénurie revient avec l'épuisement des stocks il faut fermer les ateliers de Livourne puis de Gênes. Torre del Greco saura anticiper en élargissant sa gamme de production aux camées, ivoire, écaille et aux pierres semi précieuses. Le marché italien de 1000 t à la fin du XIX^e siècle n'est plus que de 228 t en 1914 alors que l'on doit faire appel de plus en plus à la production japonaise.

L'Italie fasciste de l'entre deux guerre ne pourra pas trouver de nouveaux débouchés et la finance se détournera définitivement d'un secteur incapable d'évoluer.

VI – L'aventure des éponges

Les peuples de la mer en Méditerranée orientale, les Grecs puis les Romains utilisent les éponges pour rembourrer les casques, protéger les objets fragiles et surtout soigner le bain et rendre des services domestiques. Gravures et citations en témoignent. Les épaves de plage ne suffisant pas, on doit pratiquer la cueillette par prélèvement direct en plongée.

La plongée en apnée, éprouvante, réclame une condition physique exceptionnelle et une pratique assidue si l'on veut pouvoir rester en immersion plusieurs minutes pour faire une cueillette convenable. Aussi, les plongeurs d'éponges forment dès l'origine une confrérie fermée établie en quelques endroits stratégiques. Solidement implantée, la plonge à l'éponge tend à devenir une mono activité qui nécessite une quête permanente de nouveaux peuplements pour alimenter un marché indispensable à la survie du groupe.

Le foyer ethnoculturel spécialisé dans la plonge aux éponges s'est organisé dès le Moyen Age dans quelques petites îles des Sporades du Sud formant l'archipel du Dodécanèse resté longtemps sous domination vénitienne. Les Ottomans ayant pris le contrôle total de l'archipel (chute de Rhodes en 1522 et de Khios et du Duché de Naxos en 1566), l'île de Simi reste le seul centre halieutique actif à la fin du XVI^e siècle. Pour conserver leurs privilèges, base de leur prospérité, les Simiotes versent (1610) un tribut annuel au Sérail d'Istanbul de 12000 grosses éponges et de 3000 éponges fines. Sachant jouer habilement du pavillon turc et de la confirmation de leurs privilèges, les Sporades connaîtront une période de grande prospérité de 1771 à 1821. C'est alors que trois îles (Simi, Khalki et Kalimnos) se font une spécialité de la plonge aux éponges pratiquée aussi, mais de façon moins exclusive, à Astipalaia, Misiros, Tilos et Karpathos, ainsi qu'à Castellorizo à proximité immédiate des côtes d'Asie mineure où, en 1866, on arme 80 voiliers montés par 640 plongeurs et matelots (Fig. 8C).

Si l'on ne veut pas subir les contraintes de la plongée, une solution de remplacement est d'en faire la cueillette, une à une, au moyen d'une foène en s'aidant d'une lunette de Calfat permettant de localiser exactement les éponges que l'on pourra atteindre plus bas en allongeant le manche du harpon. Cette technique simple est peu coûteuse, mais ne convient bien que sur les bancs de hauts fonds.

Quand les peuplements superficiels sont épuisés, on doit pratiquer un racleage du fond par des dragues légères que la traction à voile permettra de pratiquer jusque vers 30-40 m.

Le foyer ethnoculturel, basé sur la foène (*kamakis*) et la drague (*gangava*) s'est implanté à l'Est du Péloponnèse, à l'extrémité de la péninsule d'Argolide, à Ermione et Kranidion et dans de nombreuses îles qui l'entourent: Septes, Idra, Poros, Égine et Salamine (Fig. 8B). Un trait original est que les pêcheurs grecs y sont albanophones, à l'exception d'Égine.

Par ailleurs, trois centres de dragage des éponges, situés sur les côtes d'Anatolie

à Bodrum (Halicarnasse), Cesme et Marmaris (Fig. 8B), se sont différenciés du Dodécanése.

La divergence entre ces deux aires culturelles sera encore accrue par des destins politiques séparés pendant plus d'un siècle. Le foyer occidental sera, dès les années 1820, le moteur le plus actif de l'indépendance grecque acquise en 1827. Au contraire, les îles du Dodécanése, turques jusqu'en 1912, seront ensuite administrées par l'Italie (Traité de Lausanne du 18 octobre 1912) jusqu'au 10 février 1947, alors que les rives continentales resteront turques. Castellorizo, de son côté, a eu un destin plus agité avec, après le succès d'une insurrection contre les Turcs en 1913, une occupation navale française le 28 décembre 1915 avant de rejoindre le Dodécanése italien le 2 mars 1920.

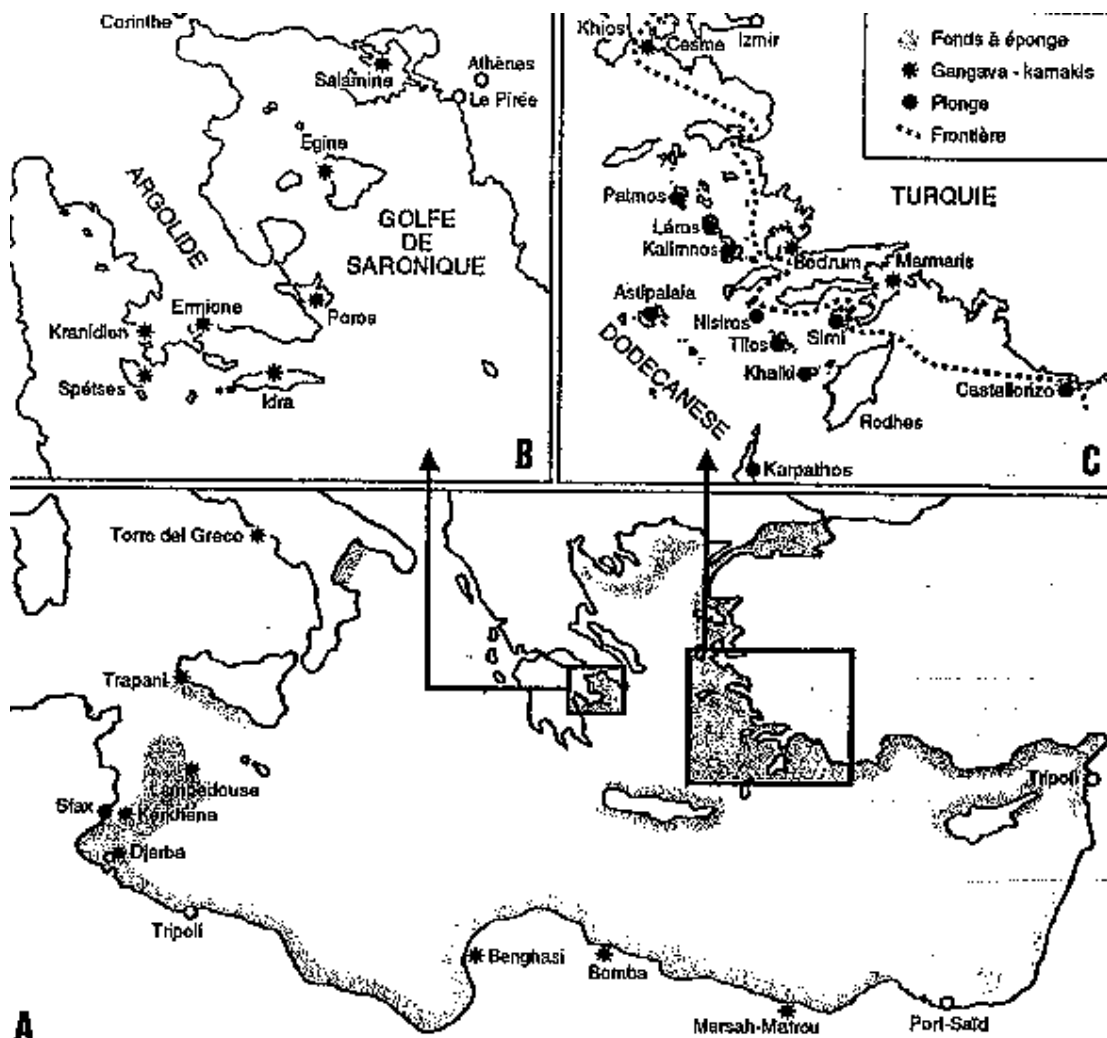


Fig. 8 - Le système de la pêche aux éponges en Méditerranée.

A - Levant, Égypte, Libye, Tunisie et Italie; B - Argolide et Cyclades; C - Dodécanése et Asie mineure.

Sur le plan technique, la plonge sera très vite concurrencée puis remplacée par les scaphandres lourds à partir de 1862. Les nombreux accidents résultant des mauvaises décompressions font de nombreuses victimes, ce qui suscitera des oppositions et des troubles violents à Simi. Les premiers appareils anglais très lourds seront remplacés, à partir de 1880, par des équipements plus légers construits à Égine et à Simi. Les voiliers servant de base aux scaphandriers vont se multiplier. Dès le début du XX^e siècle, les îles des Cyclades se vouent à la plonge au scaphandre et les techniques traditionnelles y sont marginalisées.

TABLEAU 2 - 1903 armements Helleniques de pêche aux éponges.

Ports	Scaphandre			Gangava		Kamakias	
	Btx	Plongeur	Matelot	Btx	Matelot	Btx	Matelot
Idra	86	342	667	15	80	70	281
Égine	60	214	508	-	-	-	-
Spétses	8	43	80	-	-	-	-
Kranidion	2	10	20	21	93	52	162
	156	609	1275	36	173	122	443

Un grand progrès interviendra avec l'usage des appareils respiratoires de Fernez, à partir de 1926.

Les plongeurs du Dodécanèse et les dragueurs et harponneurs des Cyclades et de l'Argolide devront chercher à renouveler leurs champs d'exploitation car les gisements d'éponges accessibles, de la mer Égée et des côtes de l'Asie mineure, s'épuisent. Ils gagneront d'abord les eaux de la Crète et de Chypre et les côtes du Levant. Mais c'est surtout sur les rives africaines et leurs plates-formes à fortes marées que la pêche des éponges trouvera très tôt un champ d'expansion (30 embarcations de Castellorizo y sont signalées en 1813).

Les flottilles grecques arriveront en Égypte dès le début du XIX^e siècle, puis elles exploiteront la Cyrénaïque (1830-1840), la Tripolitaine (1860-1870) et le golfe de Syrte (1880-1890). En Tunisie, un troisième foyer, moins bien structuré avec les pêches à pieds et à la foène des îles Kerkennah et Djerba (Fig. 8A) servira d'expansion, à la fois, aux Grecs et aux Italiens. Les crises du corailage et la désaffection de madragues amènent les Napolitains de Torre del Greco pratiquant la *gangava* et les Siciliens de Trapani et des îles Aegades habiles à la foène à venir y chercher un domaine de substitution, d'autant plus que les îles pélagiennes du détroit de Sicile, en particulier Lampedusa, ont des fonds très productifs.

En Tunisie, en moyenne annuelle de 1891 à 1898, les Grecs ont utilisé 4 groupes

scaphandriers, 84 *gangavas* et 26 *kamakis*, tandis que les Italiens alignaient 84 *gangavas* et que les *kamakis* tunisiens étaient 280.

En Libye, les Grecs occupent pratiquement tous les secteurs productifs: en 1903, il y a 90 scaphandres en Tripolitaine et 45 en Cyrénaïque avec, au total, 3180 hommes d'équipage. Il n'y a plus que 450 pêcheurs à la foène: 2/3 en Tripolitaine et 1/3 en Cyrénaïque et la *gangava* est pratiquée par 600 pêcheurs, tous Grecs.

Pour fixer les plongeurs grecs, l'administration anglaise d'Égypte distribue en 1902 des concessions gratuites à Marsah-Matru où viennent s'établir plus de 500 Simiotes.

Mais, le début du siècle est aussi marqué par une émigration massive des pêcheurs d'éponges du Dodécanèse qui vont pratiquer le scaphandre en Floride pour y exploiter de nouveaux peuplements fort riches. De 1906 à 1910, environ 3000 émigrants, dont plus de 1500 plongeurs confirmés, viennent y tenter leur chance, en particulier à Tarpon Spring qui, grâce à eux, deviendra un des principaux centres mondiaux de la production d'éponges.

Les équipages font alors défaut et la pression grecque se relâche, cédant souvent la place aux Italiens. De plus, le pavillon italien qui, en 1912, remplace le drapeau turc sur le Dodécanèse, profite aux armements qui trouvent de meilleures facilités en Libye qui a été, elle aussi, annexée par Rome.

La période de l'entre-deux-guerres connaîtra une reprise active dans les eaux africaines.

En Tunisie, où la production se maintient autour de 120 t par an depuis 1892, il n'y a plus en 1931 que 8 scaphandres grecs (210 hommes). Par contre, les Italiens sont 1500 et arment 4 scaphandres, 128 *gangavas* et 278 *kamakis*, la pêche autochtone des Kerkénhiens et des Djerbiens comptant 460 *kamakis*.

En 1927, l'armement italien aligne 68 *gangavas* à Lampedusa et 60 à Torre del Greco, ainsi que 20 *kamakis* à Trapani.

Sur les côtes libyennes en 1928, les fonds de la Tripolitaine sont essentiellement exploités par des armements italiens de 7 groupes de scaphandriers avec des plongeurs (52) et des équipages (103) du Dodécanèse et de 51 dragueurs *gangavas* avec, comme équipage, 236 Grecs du Péloponnèse et 58 Tunisiens. Les Tunisiens, à proximité de la frontière, utilisent, de leur côté, 62 *kamakis* avec 215 hommes. Il n'y a, cette année là, que 4 groupes de scaphandriers grecs (72 plongeurs, 43 matelots). Au contraire, en Cyrénaïque, les Grecs du Dodécanèse, s'ils pratiquent la plonge au scaphandre rigide (15 groupes, 113 plongeurs, 180 matelots), adoptent aussi l'appareil Fernez (47 groupes, 211 matelots), alors que les Grecs du Péloponnèse et de Cyclades n'ont que des scaphandres rigides (7 groupes, 96 plongeurs, 189 matelots) mais aussi 47 bateaux pour la pêche à la foène menée par 171 hommes d'équipage.

L'appareillage léger des respirateurs Fernez apparus pour la première fois en 1926 se traduit, dès l'année suivante, par une réduction de plus de moitié des effectifs

restés fidèles au scaphandre rigide. Le succès de la nouvelle technique entraînera son adoption en 1928 par les armements de Tripolitaine.

V – Epilogue: La fin d'un monde

Les systèmes halieutiques industriels méditerranéens, qui sont, en premier lieu, tributaires des conjonctions politiques ne survivront pas aux grands chocs de la première moitié du XX^e siècle.

1) L'effacement génois et la fin des madragues

Ebranlé par les crises économique-politiques accompagnant la prise de pouvoir de l'organisation du régime fasciste, le capitalisme génois ne résistera pas au choc de la dépression mondiale de 1929.

L'entre-deux guerres, malgré les implantations italiennes en Tripolitaine, verra le déclin et démantèlement du système des madragues.

Pour toute la Méditerranée la production totale se tient à 17000 t (environ 125000 thons) pour la moyenne triennale 1929-1931 et 11000 t (environ 90000 thons) pour les trois années suivantes, 1932-1934. C'est l'Andalousie qui fournit près des deux tiers des prises à quoi s'ajoute 1000 t des côtes marocaines. Par contre, les madragues siciliennes, et surtout sardes, n'ont que des rendements insignifiants et ne capturent plus que de 1000 à 2000 thons par campagne, soit 10 à 20 fois moins qu'à la fin du XIX^e siècle. Et l'Italie, malgré les 1000 t produites par les nouvelles implantations en Libye, ne peut suffire à ses propres besoins.

La guerre civile espagnole, puis la seconde guerre mondiale, fragmenteront définitivement un ensemble disparate d'entreprises ayant perdu leur raison d'être.

Finalement, l'abandon du système de la madrague s'imposera après la seconde guerre mondiale. La Libye sera évacuée par les Italiens. En Sicile et Sardaigne, les installations seront progressivement abandonnées, faute de captures. En 1960, il ne restera plus que deux madragues en Sardaigne et trois en Sicile, dont les prises n'excèdent guère quelques centaines de tonnes. Même l'intérêt des importateurs japonais ne pourra justifier la poursuite de l'exploitation. La pêche italienne se tournera alors vers une technologie de substitution. La pêche à la senne tournante.

L'effacement des madragues andalouses sera lui aussi irrémédiable. Les pêcheurs espagnols s'adapteront à leur tour à la senne tournante mais ils trouveront une nouvelle voie pour le capitalisme thonier avec l'organisation d'une aquaculture de grossissement des thons juvéniles pour le marché japonais du sashimi.

La disparition sur un demi-siècle (1910-1960) d'un système halieutique enraciné dans l'histoire, qui a eu un rôle essentiel dans le fonctionnement économique de la Méditerranée occidentale, est en réalité due non seulement à des causes politiques

mais aussi, et surtout, au défaut majeur d'une extrême irrégularité des captures qui subissent les aléas des modifications imprévisibles des comportements migratoires reproducteurs des thons rouges, défaut qui n'a jamais pu être surmonté et qui est apparu dès l'origine comme le frein aux résultats économiques.

2) Le corail «*curios*»

La seconde guerre mondiale en Méditerranée comme au Japon paralyse totalement le coraillage. Une reprise timide s'esquisse seulement dans les années 1950. Torre del Greco envoie alors quelques lourdes balancelles à Alghero où de maigres campagnes d'été traînent la misère de dizaines de gamins napolitains. Dans le même temps quelques nostalgiques de la drague retrouvent au Japon les gisements de Tosa et de Goto Reto.

En fait le coraillage traditionnel n'a plus sa place ni dans la Méditerranée occidentale qui va se vouer au tourisme balnéaire international ni au Japon où la croissance économique, démarrant avec la guerre de Corée, entraîne des flottes industrielles modernes à la conquête de l'Océan Mondial.

Et pourtant l'emprise de l'appât du gain dans la recherche hasardeuse de la «fortune rouge» subsiste dans la mentalité de ceux qui s'efforcent de percer les secrets de la mer pour en capter les richesses. On voit dans les années 1960 surgir en Méditerranée un nouvel être le «*plongeur en scaphandre autonome*» dans «Le Monde du Silence». Quand il sait maîtriser l'ivresse des profondeurs il découvre des épaves millénaires et il trouve dans des grottes jusque là inaccessibles le trésor de l'arbre de corail. Désormais le coraillage méditerranéen sera investi par quelques centaines de «*fous de la mer*» qui constitueront une confrérie fermée en marge tout aussi bien des terriens que de la société halieutique traditionnelle. On les trouvera les premiers, partout où la nouvelle signale la découverte d'un gisement, mettant en oeuvre des moyens de navigation et de plongée de plus en plus sophistiqués. En 1978 la découverte du banc de Scherchi dans le canal de Sicile attire une vingtaine de grosses vedettes françaises et espagnoles équipées pour la plongée profonde. 80 plongeurs y récoltent 10 tonnes de corail rouge (12% de la production méditerranéenne). En 1980 pour la Méditerranée 160 plongeurs recensés ramènent 21 tonnes (30% de la production).

En 1982, après les découvertes de 1981 en Mer d'Alboran, 133 plongeurs ramènent plus de 30 tonnes (45% de la production).

Ces statistiques, qui ne présentent que les données des contrôles administratifs, sont loin de la réalité car le monde fermé de la plongée d'exploitation reste, par son individualisme foncier, en marge de toute structure organisée.

Au Japon tous les gisements de corail rouge étant localisés bien en dessous de 100 m il n'était pas question d'y intervenir en scaphandre. La plongée d'ailleurs n'y a jamais acquis la même popularité qu'en Europe.

Pour s'affranchir des aléas et des ravages des dragage traditionnels les japonais ont recours de 1982 à 1988, à l'exemple des américains les ayant précédé de 1973 à 1978, à de petits submersibles opérant jusqu'à 400 m; Mais ils renonceront eux aussi en raison du coût d'exploitations et des difficultés opérationnelles.

Cet épisode de courte durée n'aura qu'une influence insignifiante alors qu'une véritable révolution technique, économique, et sociale vient de se produire avec la découverte, en 1965, lors de dragages profonds de chalutiers japonais de haute mer, d'importants gisements de nouvelles espèces de *Corallium* et d'espèces voisines (*Gerardia* sp., *Lepidisis opala*) pouvant être assimilée au vrai corail rouge.

Ces nouveaux champs très riches sont découverts de 1965 à 1985 sur la plupart des plateformes sommitales des Seamounts de la chaîne des Empereurs qui se situe dans le Pacifique Nord entre les Hawaii et les Aléoutiennes. En descendant de plus en plus profond on découvrira même en 1978 par des fonds de 900 à 1500 m, une espèce de *Corallium* inconnue très abondante. Désormais les corailleurs seront des pêcheurs japonais ou taiwanais qui viendront tenter leur chance avec des chalutiers industriels entre deux campagnes de pêche classique.

De 100 à 150 embarcations industrielles viendront une ou plusieurs fois par an, ne demeurant que tout autant que les récoltes seront fructueuses.

Les taiwanais sont les plus acharnés à ce jeu qui leur procure 1300 t cumulées de 1974 à 1988 tandis que les japonais ne sont vraiment actifs que jusqu'en 1984 et leur production de 1979 à 1988 n'est que de 318 t.

De 1966 à 1988 les apports de corail de Midway ont dû atteindre plus de 5000 t ce qui a épuisé rapidement tous les gisements deux ou trois ans après leur découverte et qui a profondément bouleversé le marché et les industries du corail.

Toutes proportions gardées, on aura des phénomènes analogues à ceux qu'a connu le corail méditerranéen avec l'épisode de Sciacca à la fin du XIX^e siècle mais avec cette fois ci un jeu complexe entre trois partenaires et une redistribution des cartes et des règles en fonction de situation du marché qui se trouve encore compliquée par l'apparition d'une centaine de tonnes d'un corail dit «noir» provenant de grandes gorgones (*Anthipathes* sp.) cueillies par des plongeurs jusqu'à 80 m surtout aux Philippines et au Sri Lanka et accessoirement de Tonga.

Dans le jeu commercial qui se joue à trois - Taiwan occupe le secteur du curios, du bas de gamme et du grain semi ouvragé - il importe tout le corail noir brut disponible. Il travaille l'essentiel de sa production de qualité inférieure et pour des demandes de qualité supérieure il importe du corail japonais. Le Japon importe du corail de qualité inférieure de Taiwan et vend son plus beau corail en Italie et une partie de la gamme moyenne à Taiwan.

En Italie Torre des Greco s'efforce de conserver sa position mondiale en important le meilleur corail japonais mais aussi des qualités moyennes et inférieures de Taiwan. Diversifiant sa gamme avec les camées, les perles de cultures et les pierres

semi précieuses ayant remplacé les ivoires et les écailles de tortues prohibées, l'industrie napolitaine exploite à fond la niche touristique et s'est ouvert, par les attaches des anciens émigrés, le marché nord américain. Par contre le marché indien, déstabilisé par la crise tibétaine, est désormais contrôlé par les producteurs asiatiques qui ont par ailleurs investi le marché chinois à partir de Hong Kong.

Nouveaux corail: rose, jaune, doré et noir (!), nouveaux corailleurs plongeurs cosmopolites ou dragueurs industriels, nouveaux acteurs asiatiques, seul Torre del Grecco survit grâce au tourisme de masse méditerranéen.

La Méditerranée n'est plus qu'un support échappant à l'halieutique.

3) La disparition des éponges de Méditerranée

Après la crise de 1929, un ralentissement général des activités touchera aussi le système méditerranéen des pêches aux éponges.

La seconde guerre mondiale liquidera la colonisation italienne en Libye, tandis que les îles du Dodécane, ayant enfin obtenu leur rattachement à la Grèce en 1947, connaîtront une émigration massive vers les Etats-Unis et surtout vers l'Australie où les plongeurs grecs seront appelés pour se substituer aux japonais dans la plonge aux nacres perlières.

Les fonds reconstitués pendant la guerre seront vite fragilisés et les mortalités massives affectant l'ensemble de la Méditerranée, de 1986 à 1988, mettront un terme à cette longue histoire (Tableau 3).

TABLEAU 3 - Pêches commerciales des éponges en Méditerranée – Moyenne Annuelle Tonnes.

	Tunisie	Syrie	Chypre	Grèce	Turquie	Egypte
1957-1969	105	10	3	30/35	30/35	8
1970-1986	70	-	1	30/35	10	8
1987-1989	3	-	-	10	-	4

CONCLUSION

On ne saurait comprendre l'organisation et l'évolution des sociétés halieutiques de la Méditerranée latine sans en connaître les fondements historiques.

C'est leur capacité à s'intégrer dans de vastes ensembles politiques et économiques contrôlant des marchés qui leur a permis de mettre en valeur les potentialités des ressources vivantes avec des techniques et suivant des formules qui ont pu défier le temps.

La première halieutique méditerranéenne cohérente s'est fondée dans le cadre du contrôle de l'Imperium romain sur l'ensemble du bassin. Pour nourrir l'Urbs impériale et ravitailler les légions, le génie romain a été de fonder l'exploitation des richesses de la mer sur un ensemble de pêcheries saleries traitant les prises massives de sennes de plage pour expédier en amphores des salaisons et des sauces fermentées par le même transport que pour le vin et l'huile. Mais par ailleurs Rome sait valoriser au mieux la pourpre et le corail rouge qui font l'objet d'un commerce fructueux aux mains des orientaux.

Ce système fonctionne durant au moins six siècles. Il disparaîtra sous les pressions des Barbares et avec l'éclatement de l'Empire entre Occident et Orient et sous les coups de boutoir de l'islam.

Dans le cadre des thalassocraties médiévales et modernes, l'exploitation des madragues et du corail en Occident et des éponges en Orient serviront de fondement à de nombreuses flottilles de robustes voiliers montés par de rudes hommes de mer prêts à toutes les aventures. Il y aura ainsi en permanence, du XII^e au XX^e siècle, plusieurs milliers d'embarcations montées par des dizaines de milliers de marins qui se déplaceront aussi bien des rives Nord aux rives Sud que de l'Orient à l'Occident.

Il en résultera une véritable civilisation halieutique pelliculaire qui s'incrute tout le long des rivages s'étendant sur des milliers de kilomètres à l'échelle d'un monde qui tend à occuper toutes les rives du bassin.

Mais la raison d'être des trois formes originales de l'exploitation de ces ressources vivantes de la mer sera de permettre l'accumulation de capitaux permettant d'organiser de vastes réseaux de capitalisme marchand nécessitant une organisation bancaire des marchés écoulant les produits de genres de pêches hautement spécialisés qui nécessitent des activités de transformation artisanales puis industrielles valorisant les produits.

La mer Méditerranée a ainsi, non seulement, servi d'axe irremplaçable aux courants commerciaux unissant les trois continents qui la bordent mais, plus encore, elle a été en elle-même créatrice de richesses.

Des foyers spécialisés surgiront ou disparaîtront en fonction des impératifs de la nature, de l'habileté des hommes, ou des vicissitudes de la concurrence ou des conflits politiques.

Durant un millénaire, tout au long du Moyen Âge et des temps modernes jusqu'au milieu du XX^e siècle, on verra se faire et se défaire des associations, mais ce seront, en définitive, toujours les mêmes partenaires détenteurs des savoirs et du pouvoir qui se retrouveront en situation dominante.

Des accidents biologiques dus à des causes naturelles ou résultant des imprudences de la prédation humaine viendront s'ajouter aux conflits politiques et aux concurrences commerciales pour ouvrir ou fermer des champs producteurs.

L'aptitude à intégrer les changements technologiques sera un facteur de l'épanouissement et de la survie des communautés.

Au grand tournant des années 1968, la pêche de thons à la madrague sera remplacée par la senne tournante industrielle, le corail et les éponges feront place à l'aquaculture ou à l'exploitation touristique. Mais ce seront toujours les descendants de ceux qui ont su implanter et faire fonctionner ces systèmes qui resteront en place, témoignant d'une pérennité intrinsèque aux genres de vie de la mer en Méditerranée.

A tout prendre, les dommages infligés par les agressions touristiques de la seconde moitié du XX^e siècle ne sont pas sans rappeler les ravages subis de la part des pirateries successives durant un long millénaire (du début du IX^e au début du XIX^e siècle).

REFERENCES

ALMAGRO-GOBEA, M.:

1989. Representaciones de barcos en el arte rupestre de la península ibérica. Aportación a la navegación precolonial desde el Mediterráneo oriental. *Actas del Congreso Internacional «El Estrecho de Gibraltar»*, Ceuta, 1987, t. 1, Prehistoria e historia de la Antigüedad, pp. 389-398.

AUBET, M. E.:

1987. Tiro y las colonias fenicias de Occidente. Ediciones Bellaterra, 323 pp.

BACCI, G. M.:

- 1984-85. Scavi e ricerche a Avola, Grammichele, Portopalo, Taormina. *Atti del VI congresso internazionale di studi sulla Sicilia antica*. Kokalos, n.° XXX-XXXI, t. II2, pp. 711-725.

BASILE, B.:

1992. Stabilimenti per la lavorazione del pesce lungo le coste siracusane: Vendicari e Portopalo. *Atti V Rassegna di archeologia subacquea*, Giardini Naxos, pp. 55-86.

BELLON URIARTE:

1926. La industria del Atún en España. Ministerio de Marina, Direccion General de Pesca, n.º 3, 98 pp.

BEN LAZREG, N., M. BONIFAY, A. DRINE & P. TROUSSET:

1995. Production et commercialisation des Salsamenta de l'Afrique ancienne. *Actes VI^e colloque Hist. et Archéol. de l'Afrique* (Pau, 25-29, octobre 1993); CTHS, Paris, pp. 103-142.

BRAGANÇA, C. de:

1899. A pesca do atún no Algarve en 1898. *Result. Invest. Scient.* Feitas a bordo de yacht *Amelia*, Lisboa, Lisboa Imprensa Nacional; 104 pp., 3 pl., 2 gr., 6 cartes (pour l'Algarve).

BRESC, H.:

1981. La pêche et les madragues dans la Sicile médiévale. In: *L'homme méditerranéen et la mer* (ed.: Jerba), avril 1981, Institut national d'archéologie et d'art de Tunis, pp. 166-180.
1984. Pesca e tonnare nella Sicilia medievale. In: *Miscellanea storica ligure*, Vol. XVI, n.º 2, pp. 123-139.
1986. Un monde méditerranéen. *Économie et Société en Sicile, 1300-1450*, École française de Rome, 2 Vol., 981 pp.
1987. La pêche dans l'espace économique normand. In: *Terra e Uomini nel Mezzogiorno normanno svevo* (ed.: Bari), oct. 1985, Centro di studi normanne sveve, Atti 7, pp. 271-291 (voir 289 p.).
2000. Pêche et commerce du corail en méditerranée de l'Antiquité au Moyen-Age. In: *Corallo di Ieri, Corallo de Oggi* (eds.: J. P. Morel, C. Rondi-Costanzo & D. Ugolini), Centro Europeo Beni Culturelli Ravello, Scienze a materiali del patrimonio culturalo, n.º 5, pp. 41-53.

BRUNSCHVIG, R.:

1947. La Berbérie orientale sous les Hafside - des origines à la fin du XV^e siècle. Publications de l'Institut d'études orientales d'Alger, tome second, n.º XII, 503 pp.

CALLERI, N.:

1996. L'arte dei formaggiai a genova tra quattro e cinquecento, Università di Genova, 126 pp.

CANCILA, O.:

1972. Aspetti di un mercato siciliano, Trapani nei secoli XVII-XIX. Storia economica di Sicilia, 17-18. Camere di commercio industria e agricoltura della regione siciliana.

Ed. Salvatore Sciascia, Caltanissetta, 262 p. Voir p. 219: Production de la Tonnare de Formica en Sicile, plus de 10000 barils en 1625, 1626 et 1628; et p. 225: pour la Tonnare de Favignana, de 1620 à 1629 (moins 1627), moyenne annuelle, 10200 barils.

CETTI, F.:

1777. Anfibi e pesci di Sardegna. In: *Sassari* (ed.: G. Pattoli), 208 pp.

CHERIF, M.:

1996. Ceuta aux époques almohade et merinide, ed. L'Harmattan, Paris, 229 pp.

CURTIS, R.:

1988. Spanish trade in salted fish products in the 1st and 2nd centuries AD. *The International Journal of Nautical Archaeology and Underwater Exploration*, vol. 17, n.° 3, pp. 205-210.

1991. *Garum and Salsamenta*. In: *Production and Commerce in Materia Medica* (ed. E. J. Brill), 216 pp.

DEMARINIS, R.:

2000. Il corallo nella cultura de Golasecca. In: *Corallo di Ieri, Corallo de Oggi* (eds.: J. P. Morel, C. Rondi-Costanzo & D. Ugolini), Centro Europeo Beni Culturelli Ravello, Scienze a materiali del patrimonio culturalo, n.° 5, pp. 159-175.

De ROMANIS, F.:

2000. Esportazioni di corallo Mediterranea in India nell'età ellenistico, Romana. In: *Corallo di Ieri, Corallo de Oggi* (eds.: J. P. Morel, C. Rondi-Costanzo & D. Ugolini), Centro Europeo Beni Culturelli Ravello, Scienze a materiali del patrimonio culturalo, n.° 5, pp. 211-216.

Des JACQUES, J. P. & P. KOEBERLE:

1955. Mogador et les îles Purpuraires. *Hesperis*, Tome XLII, pp. 193-202.

DONEDDU, G.:

1983. Le tonnare in Sardegna (1500-1800). *Società e Storia*, Franco Angeli, Milano, Vol. VI, n.° 21, pp. 535-563.

DOUMENGE, F.:

1953. La pêche au thon dans le golfe d'Aigues-Mortes. *Vie et Milieu*, vol. 4, n.° 3, pp. 381-410.

DUHAMEL de MONCEAU:

- 1769-82. Traité générale des pesches et histoire des poissons qu'elles fournissent. Edition 1998, *Connaissances et Mémoires européennes*, Paris, Vol. 1, Instruments de pesche, 140 pp.

EDMONDSON. J.:

1991. Le *Garum* en Lusitanie urbaine et rurale: Hiérarchies de demande et de production. In: *Les villes de lusitanie romaine*, CNRS, Paris, Collection de la Maison des Pays Ibériques, n.° 42, pp. 123-147.

ETIENNE, R. & F. MAYET:

1994. La place de la Lusitanie dans le commerce méditerranéen. *Conimbriga*, XXXIII, pp. 201-218.

ETIENNE, R., Y. MAKAROUN & F. MAYET:

1994. Un grand complexe industriel à Troia (Portugal), Paris, 189 pp.

FELLONI, G.:

1971. Gli investimenti finanziari genovesi in Europa tra il Seicento et la Restaurazione. Giuffrè, Milano, 705 pp.

FRANCO, L.:

1996. Ancient Mediterranean harbours: a heritage to preserve. *Ocean & Coastal Management*, vol. 30, n.° 2-3, pp. 115-151.

GAY, J.:

1904. L'Italie méridionale et l'Empire byzantin, depuis l'avènement de Basile Ier jusqu'à la prise de Bari par les Normands (867-1071). Bibliothèque des Écoles françaises de Rome et d'Athènes (ed.: Albert Fontemoing), fasc. 90, 673 pp. + 2 cartes.

GANIAGE, J.:

1960. Une entreprise italienne de Tunisie au milieu du XIXe siècle. Correspondance commerciale de la Thonaire de Sidi Daoud. Sources de l'histoire de la Tunisie, 2^e série, Vol. 1, PUF, 160 pp.

GORDILLO ACOSTA, A. M.:

1984. Las torres de la almadraba de Hercules. *Boletín del Museo de Cadiz*, IV, 1983-1984, pp. 105-111 (présentations dans les gravures de J. Hofnaglius, fig. 1, p. 106, fig. 3, p. 108 et F. P. de Abreu, fig. 2, p. 107 et fig. 4, p. 109).

GOURDIN, P.:

2000. Le corail maghrébin à l'époque moderne. In: *Corallo di Ieri, Corallo de Oggi* (eds.: J. P. Morel, C. Rondi-Costanzo & D. Ugolini), Centro Europeo Beni Culturelli Ravello, Scienze a materiali del patrimonio culturalo, n.° 5, pp. 55-68.

GOURRET, P.:

1884. Les pêcheries et les poissons de la Méditerranée. *Baillière et Fils*, 360 pp.

HAMMAM, M.:

1995. La pêche et le commerce du poisson en Méditerranée occidentale (X^e - début du XVI^e). Tableau historico-géographique établi d'après les sources musulmanes. In: Hammam (M.), coord. - L'Occident musulman et l'Occident chrétien au Moyen Age. Publications de la Faculté des Lettres et Sciences humaines de Rabat - Série: Colloques et Séminaires, n.° 48, pp. 151-179.

HEERS, J.:

1961. Gênes au XV^e siècle. Activité économique et problèmes sociaux. Affaires et gens d'affaires, XXIV, EPHE, VI^e section, 741 pp.

IRIA, A.:

1954. No pescarias no Algarve. *Conservas de Peixe*, n.° 94, pp. 15-16.
 1955. No pescarias no Algarve. *Conservas de Peixe*, n.° 107, p. 21; n.° 108, p. 26.
 1966. No pescarias no Algarve. *Conservas de Peixe*, n.° 248, pp. 33-34.

KAUFMAN WILLIAMS II, C.:

1978. Corinth 1977, Forum Southwest. *Hesperia*, Vol. 47, n.° 1, p. 4, p. 20.

LEGGE, A. & P. ROWLEY-CONWY:

1987. La chasse aux gazelles à l'Age de pierre. *Pour la Science*, oct. 1987, pp. 96-104.

LOMBARD, M.:

1959. Le bois dans la Méditerranée musulmane. *Annales: Economie Société Civilisations*, vol. 14, n.° 2, pp. 235-254.

LOMBARDO, A.:

1983. Armamento e organizzazione del lavoro nelle tonnare messinesi del secolo XV, Civio Istituto Colombiano Genova, Saggi et Documenti III, pp. 173-202.

LOPEZ de COCA CASTAÑER, J.-E. & M.-A. LOPEZ BELTRAN:

1980. Mercaderes Genoveses en Malaga (1487-1516). Los Hermanos Centurion e Ytalian. *Historia. Instituciones. Documentos*, Vol. 7, pp. 95-123.

MIRANDA y RIVERA, A. de:

1927. La pesca del atún en España. Resultado de las campañas realizadas por acuerdos internacionales, n.º 4; 54 pp.

MUÑOZ VICENTE, A., G. de FRUTOS REYES & N. BERRIATUA HERNÁNDEZ:

1989. Contribución a los orígenes y difusión comercial de la industria pesquera y conservera gaditana a través de las recientes aportaciones de las factorías de salazones de la Bahía de Cadiz. *Actas del Congreso internacional «El Estrecho de Gilbratar»*, Ceuta, 1987, t 1, Prehistoria e historia de la Antigüedad, pp. 487-508.

MUSEO MARINARO:

1984. Velieri di Camogli. Sagep, Genova, 119 pp.

PASKOFF, R., H. SLIM & P. TROUSSET:

1991. Le littoral de la Tunisie dans l'Antiquité: cinq ans de recherches géoarchéologiques. *C. R. Acad. Inscriptions & Belles-Lettres*, pp. 515-546.

PAVESI, P.:

1889. L'industria del Tonno. Relazione alla Commissione reale per le Tonnare, Ministero di Agricoltura, Industria e Commercio, Roma, 354 pp (pour l'Italie).

PELLE, A.:

1993. La Pourpre dans le monde méditerranéen antique. Technique et économie. Maîtrise d'histoire, Aix-Marseille I, 103 pp.

PERRINI, F.:

2000. L'origine de la mode du corail méditerranéen (*Coralium rubrum* L.) chez les peuples celtes: essai d'interprétation. In: *Corallo di Ieri, Corallo de Oggi* (eds.: J. P. Morel, C. Rondi-Costanzo & D. Ugolini), Centro Europeo Beni Culturelli Ravello, Scienze a materiali del patrimonio culturalo, n.º 5, pp. 193-203.

PICARD, C.:

1997. L'océan Atlantique musulman. *De la conquête arabe à l'époque almohade*, (eds.: Maisonneuve & Larose), UNESCO, 618 pp.

PIRENNE, J.:

1970. Le développement de la navigation Egypte-Inde dans l'antiquité. In: *Sociétés et compagnies de commerce en Orient et dans l'Océan Indien* (ed.: M. Mollat), Bibliothèque générale Ecole pratique des hautes Etudes VI^e section, pp. 101-119.

POMEY, P. & A. TCHERNIA:

1979. Le tonnage maximum des navires de commerce romains. *Archaeonautica*, Paris, CNRS, Vol. 2, pp. 233-251.

PONSICH, M.:

1988. Aceite de Oliva y Salazones de Pescado - Factores geo-economicos de Betica y Tingitania. Universidad Complutense, Madrid, 253 pp.

PONSICH, M. & M. TARRADELL:

1965. Garum et industries antiques de salaison dans la Méditerranée occidentale. *Bibl. Ec. H. Et. Hispan.*, PUF Paris, 36, 130 pp.

PURPURA, G.:

1982. Pesca e stabilimenti antichi per la lavorazione del pesce in Sicilia: I - S. Vito (Trapani), Cala Minnola (Levanzo). *Sicilia archeologica*, Vol. XV, n.° 48, pp. 45-60.
1985. Pesca e stabilimenti antichi per la lavorazione del pesce in Sicilia: II - Isola delle Femmine (Palermo), Tonnara del Cofano (Trapani), San Nicola (Favignana). *Sicilia archeologica*, Vol. XVIII, n.° 57-58, pp. 59-86.
1989. Pesca e stabilimenti antichi per la lavorazione del pesce in Sicilia: III - Torre Vindicari (Noto), Capo Ognina (Siracusa). *Sicilia archeologica*, Vol. XXII, n.° 69-70, pp. 25-37.
1992. Pesca e stabilimenti antichi per la lavorazione del pesce in Sicilia: IV - Un bilancio. *Atti V Rassegna di archeologia subacquea*, Giardini Naxos, pp. 87-101.

RONDI-COSTANZO, C. & D. UGOLINI:

2000. Le corail dans le basin nord-occidental de la Méditerranée entre le VI^e et le II^e siècle av. J.-C. In: *Corallo di Ieri, Corallo de Oggi* (eds.: J. P. Morel, C. Rondi-Costanzo & D. Ugolini), Centro Europeo Beni Culturelli Ravello, Scienze a materiali del patrimonio culturalo, n.° 5, pp. 177-191.

SANCHO de SOPRANIS, H.:

1948. Los Genoveses en la region gaditano-xericiense de 1460 a 1600. *Hispania*, Vol. VIII, pp. 355-402.

SAÑEZ-REGUART, A.:

- 1791-95. *Diccionario historico de las Artes de la pesca nacional*. Réédition Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentacion, Madrid, 1988, I texte, 402 pp., II planches, 227 pp. (pour l'Andalousie).

SOUVILLE, G.:

1958-59. La pêche et la vie maritime au Néolithique en Afrique du Nord. *Bulletin d'archéologie marocaine*, t. III, pp. 315-344.

TCHERNIA, A.:

1986. Le vin de l'Italie romaine - Essai d'histoire économique d'après les amphores. *Biblio. Ecoles françaises d'Athènes et de Rome*, 261, XII-410 pp.

TESCIONE, G.:

1973. The Italians and their coral fishing. Fausto Fiorentino Ed., 494 pp.

TROUSSET, P.:

1990. La vie littorale et les ports dans la petite Syrte à l'époque romaine. *115^e Congr. Nat. Soc. Sav., Avignon; V^e Coll. Sur l'hist. et l'archéol. de l'Afrique du Nord*, pp. 317-332.

VILLAVERDE VEGA, N.:

1991. Comercio marítimo y crisis del siglo III en el «Círculo del Estrecho»: sus repercusiones en Mauritania Tingitana. *115^e Congr. Nat. Soc. Sav., Avignon; Ve Coll. sur l'hist. et l'archéol. de l'Afrique du Nord*, pp. 333-347.

ANATOMY AND HISTOLOGY OF THE ALIMENTARY TRACT OF THE ANTARCTIC TOOTHFISH *DISSOSTICHUS MAWSONI* NORMAN (PISCES: NOTOTHENIIDAE)

By V. M. KOROVINA ¹, A. V. NEYELOV ¹ & E. P. VORONINA ¹

With 5 figures

ABSTRACT. Anatomical-histological characteristics of the alimentary tract of Antarctic toothfish *Dissostichus mawsoni* Norman, 1937, have been described. Total length of the alimentary tract and relative lengths of its different parts, in this species, are close to average values noted for the family Nototheniidae; the number of *pyloric caeca* of these fishes is close to maximal values known for the suborder Notothenioidei. The wide esophagus and sack-like stomach of the Antarctic toothfish have an histological structure similar to that described in a number of predatory bony fishes. Mesenchymatous derivatives (primarily muscle coat) in intestine wall and *valvae praerectalis*, situated on the boundary of midgut and hindgut, are weaker in the Antarctic toothfish than in the Patagonian toothfish, *Dissostichus eleginoides* Smitt, 1898. This is apparently determined by its specialization in feeding on relatively small and easily digestible food items.

RESUMO. No presente trabalho são descritas as características anatómo-histológicas do tracto alimentar do peixe *Dissostichus mawsoni* Norman, 1937, do Antártico. O comprimento total do tracto alimentar e os comprimentos relativos das suas diferentes partes, nesta espécie, estão próximas dos valores médios encontrados para a família Nototheniidae e o número de apêndices pilóricos é próximo do número máximo encontrado na sub-ordem Notothenioidei. O largo esófago e o estômago de tipo saco de *D. mawsoni* têm uma estrutura histológica

¹ Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya nab., 1, 199034 S. Petersburg, Russia. E-mail: voron@zin.ru

semelhante à descrita para um certo número de teleósteos predadores. Derivados do mesênquima (primariamente a cobertura muscular) na parede do intestino e a *valvae praerectalis*, situada na fronteira entre o intestino médio e o intestino posterior, são mais fracos do que no seu congénere patagónico, *D. eleginoides* Smitt, 1898. Este facto é aparentemente determinado pela sua especialização no consumo de itens alimentares relativamente pequenos e de fácil digestão.

Until now numerous works have been published on Antarctic fishes, including toothfishes, the largest fishes of Antarctica. Distribution of these fishes has been studied; species characteristics of their morphology and ecology described. Many researchers have studied feeding of toothfishes in different regions of their distribution range (TARVERDIEVA, 1972; CHECHUN, 1984; PERMITIN, 1987; McKENNA, 1991 and others). The monograph by YUKHOV (1982) is devoted to the study of life history of Antarctic toothfish, *D. mawsoni*, which is placed in the group of secondary pelagic species (ANDRIASHEV, 1987). Much less information is known on the structure of viscera in fishes of the genus *Dissostichus*. Histological features of the intestine of Patagonian toothfish, *D. eleginoides* Smitt, were described by KOROVINA and co-authors (1991a). Data on anatomy of the alimentary tract of antarctic tooth fish were published by EASTMAN & DeVRIES, (1997). The object of this research was to study anatomical-histological features of alimentary tract of Antarctic toothfish and compare them with those in the earlier studies of the notothenioid fishes.

MATERIAL AND METHODS

Material for the study of structure of alimentary tract of Antarctic toothfish was collected during a voyage of FRV “Evrika” in 1987 near the Orkney Islands. A whole alimentary tract of a toothfish female (SL 62 cm) was fixed in formalin (10%); pieces of different parts of a much larger female (SL 98 cm) were fixed in Bouin’s solution. Tissue samples were embedded in paraffin wax, sectioned at 7, 10 and 15 μ m and stained with M. Heidenhain’s azan method or van Gieson’s method.

RESULTS

General view of the spread alimentary tract of the Antarctic toothfish is represented in Fig. 1. It shows distinct differentiation into following parts: short esophagus, large sacklike stomach, midgut and hindgut. Length of alimentary tract is 83% of fish body length (SL), length of esophagus - 8%, stomach - 18%, midgut - 62% and hindgut - 11% of alimentary tract total length.

Five relatively thick *pyloric caeca* of about equal length (approximately 8% of the SL) surround pyloric part of the stomach in fish of SL 62 cm. In fish of SL 98 cm there were 6 *pyloric caeca*. The intestine forms three abrupt curves in body cavity. Melanophores are absent in visceral and parietal part of the peritoneum, as well as in the wall of the compartments throughout the entire length of the alimentary tract (Fig. 2A). Shown for comparison (Fig. 2B) is a photograph of an unstained section of esophagus of another inhabitant of benthopelagial, *Gvozdarus svetovidovi* Balushkin, whose tunica propria of the mucous coat contains melanophores and therefore is much darker than surrounding tissues.

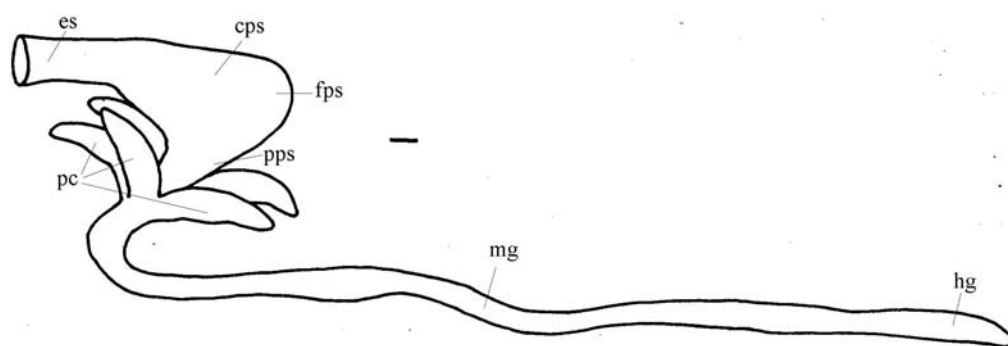


Fig. 1 - Gross morphology of spread alimentary tract of *D. mawsoni* (SL 62 cm). Abbreviations: cps - cardial part of stomach; es - esophagus; fps - fundal part of stomach; hg - hindgut; mg - midgut; pc - *pyloric caecum*; pps - pyloric part of stomach. Scale bar: 1 cm.

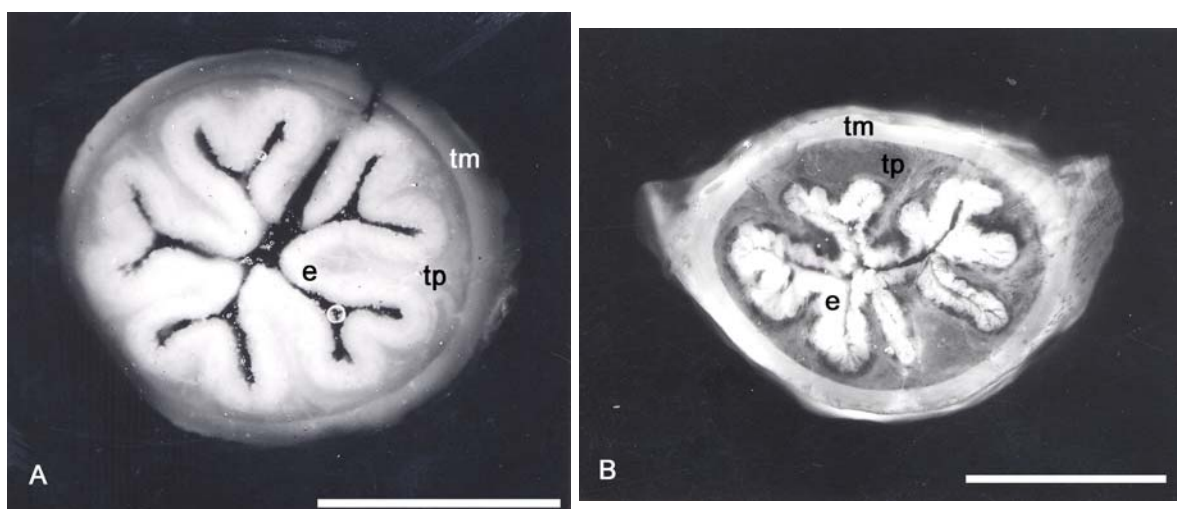


Fig. 2 - Unstained cross section of esophagus: A - *D. mawsoni* (SL 62 cm); B - *Gvozdarus svetovidovi* (SL 52 cm). Abbreviations: e - *epithelium*; tm - *tunica muscularis*; tp - *tunica propria*. Scale bars: 1 cm.

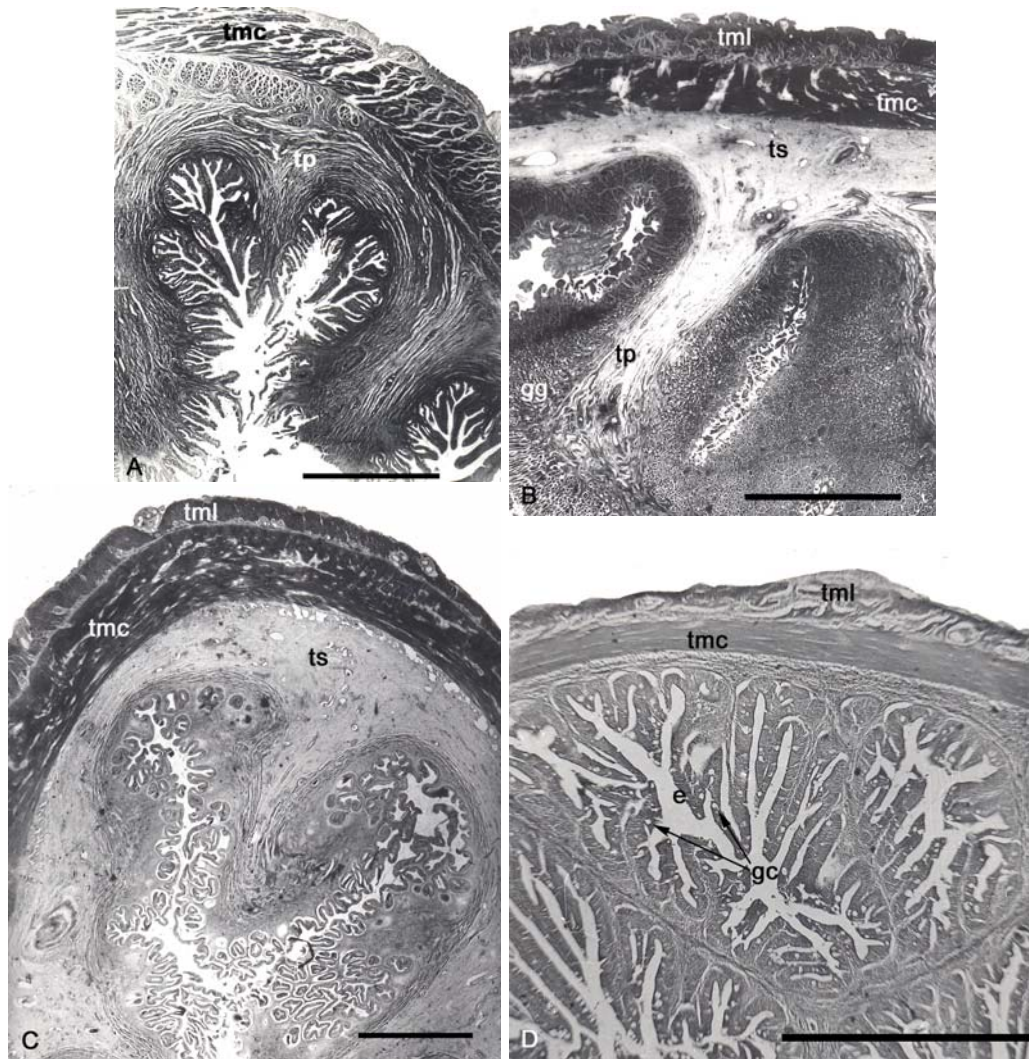


Fig. 3 - Portions of the cross sections of the different parts of the alimentary tract in *D. mawsoni* (SL 98 cm), Van Gieson's stain: A - esophagus; B - cardiac part of stomach; C - pyloric part of stomach; D - pyloric caecum. Abbreviations: e - epithelium; gc - goblet cells; gg - gastric glands; tmc - *tunica muscularis circularis*; tml - *tunica muscularis longitudinalis*; tp - *tunica propria*; ts - *tunica submucosa*. Scale bars: 250 μ m.

Esophagus

The mucous coat of the esophagus has 10 large longitudinal folds, the basis of which is formed by thick projections of *tunica propria*, consisting of a simple type of areolar connective tissue and rich in collagen fibers (Fig. 3A). Broad and thick *tunica propria* reaches also in the numerous small secondary foldings, covered by stratified epithelium. The apical part of the epithelial layer is completely covered by mucous cells. There are no glands in the esophagus. A thick circular layer of interweaving striated muscle fibres forms muscle coat.

Stomach

In the cardiac part of the stomach the folds of mucous coat are also only longitudinal, wide, but more complex than in the esophagus (Fig. 3B). Epithelial lining is represented in the columnar epithelium. Tubular gastric glands with branching distal parts form a wide layer, particularly strongly developed in the fundal part of the stomach. Thickness of the loose *tunica propria*, providing for a large elasticity of stomach, in that part constitutes approximately 25% of thickness of the entire wall, its numerous thin collagen membranes reach far into the folds of the mucous coat. Situated beneath *t. propria* is the *t. submucosa*, which also provides for strong elasticity of stomach, but is somewhat different in its structure from *t. propria*. Whereas *t. propria* appears to be loose mesh connective tissue with collagen forming stratified membranes, *t. submucosa* has the appearance of homogeneous and dense connective tissue with somewhat larger amount of cell elements. Muscular coat is formed by circular and longitudinal layers of smooth muscular fibers and its thickness is equal to a half one of the entire wall.

The pyloric part of the stomach is short and narrow. Folds of mucous coat here are also longitudinal bearing numerous strongly anastomosing secondary foldings (Fig. 3C). Epithelium here is also columnar, mucous and goblet cells are lacking as in the cardiac part. At the base of folds of the mucous coat structures reminiscent of glands can be seen; however the nature of epithelium on those is the same as at the apex of folds, therefore it can be assumed that this is rather the result of folds anastomoses. Relatively loose *tunica propria* consists mainly of collagen fibers and contains few cell elements. As in the cardiac part it is underlain by denser *t. submucosa*. Thickness of muscular coat exceeds one half of the entire wall thickness. The circular layer of smooth muscular fibers constituting two thirds that of the muscular coat is most developed. In the pyloric part of the stomach serose is thicker as compared to other parts of the alimentary tract.

Intestine

The wall of the midgut of Antarctic toothfish is much thinner than in other parts of its alimentary tract. The height of folds of mucosa exceed the thickness of the intestine wall more than 1.5 times. Folds are split, anastomosing with many secondary folds. Thickness of the epithelial layer constitutes approximately 14% of intestine wall. In addition to epithelial cells, of cylindrical type, there are many goblet cells. A thin layer of *tunica propria* reaches into the folds; mostly in its periphery there are numerous cell elements as well as intercellular substance - collagen fibers. The latter form a durable network, which substitutes in these fishes a layer of specialized collagen - *Stratum compactum*; *S. granulatum* is not developed. Between the circular and slightly thinner longitudinal strata of smooth muscular fibers, forming muscular coat, there is a layer of connective tissue with a large number of blood vessels. Blood vessels in the intestinal wall of the Antarctic toothfish do not have thickened collagen coat increasing its

durability, as described in large predators of other fish groups (KOROVINA & VASIL'EVA, 1976).

Fine structure of *pyloric caecum* (Fig. 3D), similar in general with the structure of midgut, differs only in the ratio of histological layers. Walls of *pyloric caeca* are thinner and more dense because of collagen membranes of *tunica propria*. The circular layer of muscular coat is 2.5 times thicker than the longitudinal one. Between the layers there is no connective tissue layer.

As in many notothenioid fishes *valvae praerectalis* is present on the boundary of midgut and hindgut of the Antarctic toothfish. According to the data of EASTMAN & DeVRIES (1997) it is situated at a distance of 70-80 mm (3-6% of SL) from the anus. It can be seen in the transversal sections of the intestine (in our material) that the valve begins asymmetrically, closes as a ring and retains connection with the wall of the intestine by means of thin anastomoses. As a result, a section of intestine in this part has a "lacy" pattern (Fig. 4). Length of the valve is not large, it constitutes 53 mm in an individual with a body length of 98 cm. Muscular coat of intestinal wall in the region of *valvae praerectalis*, as well as muscle sphincter of the valve itself, is thin and constitutes approximately 40% of intestine wall thickness. A large number of goblet cells is noted in the epithelium particularly in that lining inner surface of the valve.

Behind this *valvae* the diameter of the hindgut increases considerably, whereas the height of longitudinal folds of mucosa and the ratio of histological layers of the intestinal wall change little.

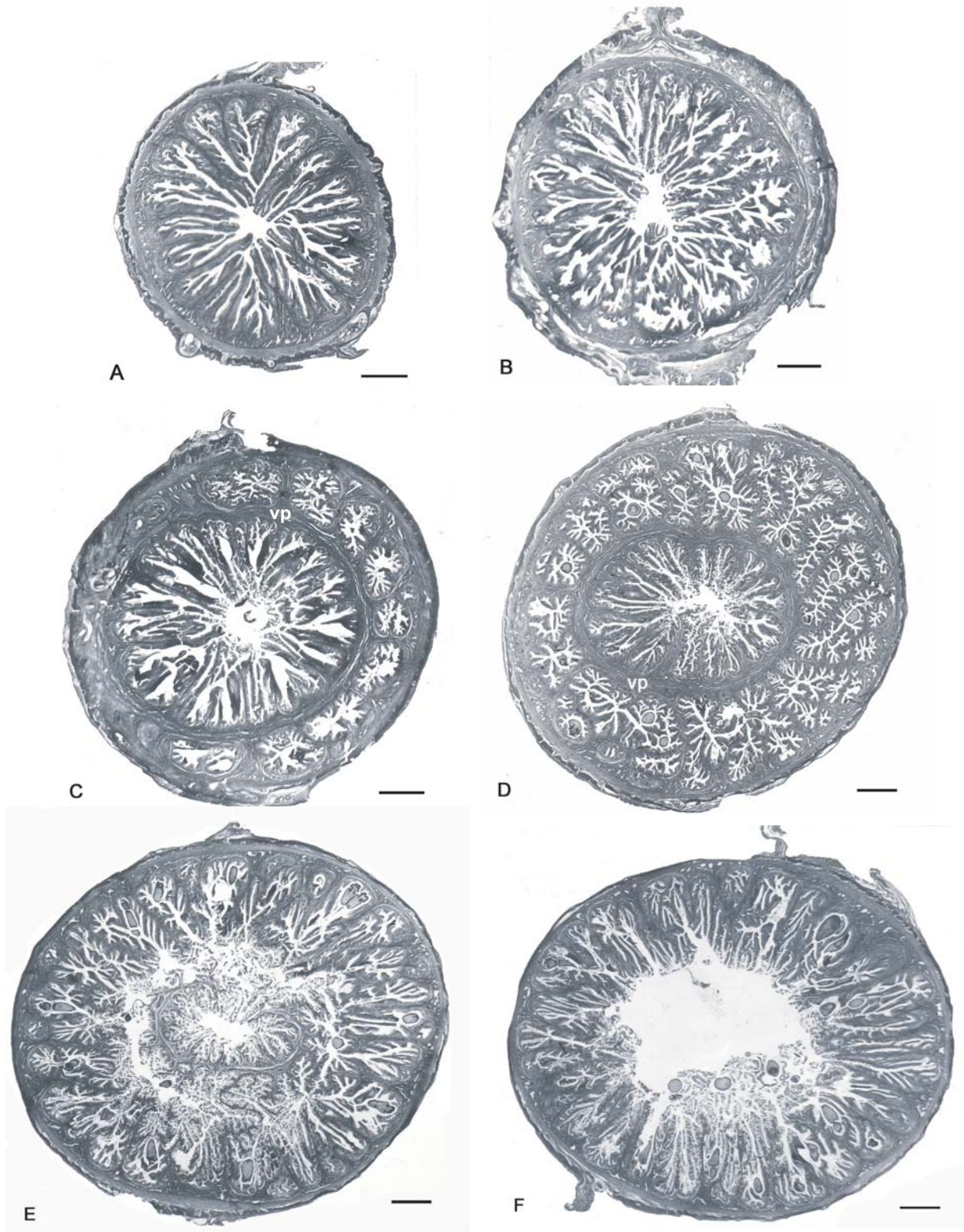


Fig. 4 - Cross sections of *valvae praerectalis* in *D. mawsoni* (SL 98 cm), arranged consecutively in caudal direction, M. Heidenhain's azan stain. Abbreviations: vp - *valvae praerectalis*. Scale bar: 1 mm.

DISCUSSION

There is an opinion that differences in the external morphology of nototheniids as a whole is not accompanied by notable interspecific differences in the structure of the digestive system (EASTMAN & De VRIES, 1997). In fact the general structural plan of the alimentary tract of the Antarctic toothfish completely corresponds to that in other fishes of the order Notothenioidei studied in this respect (KOROVINA *et al.*, 1986, 1991a, b; EASTMAN & De VRIES, 1997). It was assumed that elongation of the entire alimentary tract or its parts is typical of fishes feeding on food objects of low nutrition value or indigestible objects (KOROVINA & PRIRODINA, 1986; OJEDA, 1986; EASTMAN & De VRIES, 1997; VORONINA & BALUSHKIN, 1998). According to our data total length and relative length of different parts of alimentary tract of Antarctic and Patagonian toothfishes are within the limits of average values known for the family Nototheniidae. Therefore in anatomy of the alimentary tract toothfishes cannot be regarded as specialized forms. The number of *pyloric caeca* of these fishes is close to the maximal for the Order Notothenioidei and suggests, with the generalized state of the genus, that their number reduced in evolution (NEYELOV & VORONINA, 1996; EASTMAN & De VRIES, 1997). Neither in the Antarctic nor in the Patagonian toothfishes were melanophores found in the peritoneum or in the wall of alimentary tract, as was noted before. It was emphasized that except *D. mawsoni*, extensive melanism of the alimentary tract accompanies pelagization in different nototheniid groups (EASTMAN & De VRIES, 1997). Therefore a generalized state of the genus *Dissostichus* is suggested also by the absence of melanism of viscera and body cavity with pelagization, a convergent feature of nototheniids living in the water column. This conforms to the opinion, based on other morphological criteria, of the generalized state of the subfamily of Elegendopsinae to which this genus belongs (BALUSHKIN, 1984).

Unfortunately data on histological structure of the anterior part of the alimentary tract (esophagus and stomach) of nototheniid fishes are absent. It can be only noted that structure of the esophagus and stomach of the Antarctic toothfish is, in general, similar to that described in many carnivorous bony fishes. Elasticity of stomach, as cardinal to the pyloric part, is provided by thick loose *tunica propria* with collagen membranes, and denser *tunica submucosa*. Gastric glands form a layer in the cardinal part, are especially wide in the fundal part, and the glands are absent in the pyloric part of stomach. Thick muscle coat ensures durability of the walls in case of extension of the esophagus and stomach. As in other nototheniid fishes studied by us, nuclei of epithelial cells are very weakly stained by stains used.

Comparing structure of intestines of Patagonian and Antarctic toothfishes we revealed features in common, as well as notable differences. Relief of mucosa of the midgut of both fishes is similar: a high anastomosing of folds, bearing folds of the

second order. *Strata compactum et granulosum* are absent. There are numerous thin-walled blood vessels in the wide thick *tunica propria* and between layers of muscle coat. On the boundary of midgut and hindgut there is a short *valvae praerectalis*. The lumen of the hindgut is much wider than that of the midgut. The difference to be noted in the first turn is that in the Patagonian toothfish 70 cm (SL) ratio of intestine wall thickness and diameter is 1: 8.6, whereas in Antarctic toothfish with even considerably larger body length (SL 89 cm) it is 1: 2.5. The difference in ratios is determined by much thicker muscular coat in the intestine wall of Patagonian toothfish. In this species the epithelial layer is only 5-6% of the thickness of intestine wall, whereas in Antarctic toothfish it is approximately 15%. The sphincter of the *valvae praerectalis* of Patagonian toothfish is also much thicker (Figs. 4, 5).

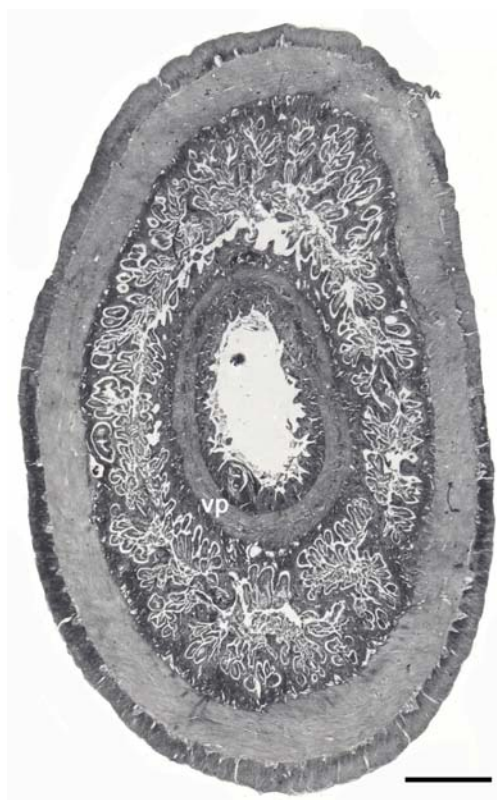


Fig. 5 - Cross section of *valvae praerectalis* in *D. eleginoides* (SL 70 cm), M. Heidenhain's azan stain. Abbreviations same as Fig. 4. Scale bar: 1 mm.

The diet is undoubtedly the main biological factor of morphogenesis in the digestive system. Patagonian toothfish with body length of 40 cm feeds almost exclusively on fish, bottom species included (CHECHUN, 1983). Cases are noted when sizes of prey of Patagonian toothfish attain 20-40% of its body length (TARVERDIEVA,

1972), although in Kerguelen region it prefers fishes of moderate sizes (CHECHUN, 1984). At the same time squids form the major part of diet of Antarctic toothfish. Cases when stomachs of toothfishes contain remains of small mesopelagic fishes are extremely rare (YUKHOV, 1982).

Morphological adaptations to ingestion of large amounts of food or indigestible objects shown for other fish groups included development of additional membranes of specialized collagen (*stratum compactum*) at the periphery of *tunica propria* in intestine with the stomach of many fishes. These membranes are a kind of shock absorber, providing durable support to the intestine wall, and ensuring smooth passing of food through the intestine. The piscivorous Patagonian toothfish whose intestine is devoid of such mechanical structure has particularly strongly developed muscle coat serving as shock absorber. It has been assumed that in fishes with stomachs, the midgut where mostly digested food mass enters (unlike the anterior part of alimentary tract), is not subject to strong impact of food ingested. At the same time, insufficient development of the muscle coat of the intestine wall was shown for salmonid fishes feeding on artificial foods devoid of indigestible material (KOROVINA & VASIL'EVA, 1976). A much smaller amount of indigestible material enters intestine of the adult Antarctic toothfish, as it feeds mainly on squids. Even though the structural plan of thin intestine wall is similar in both species of toothfishes, apparently specialization of the Antarctic toothfish in feeding on relatively small easily assimilated prey - squids, determines the essential difference in the thickness of muscle coat.

To trace possible evolutionary changes of the alimentary tract (of its anterior and posterior parts) of notothenioid fishes it is necessary to analyze and summarize its structure in representatives of the entire suborder, Notothenioidae, particularly in connection with different food specialization. This is proposed in the future.

The work was financially supported by the Russian Basic Research Foundation N 97-04-48950 and Russian National Antarctic Committee.

REFERENCES

ANDRIASHEV, A. P.:

1987. A general review of the Antarctic bottom fish fauna. In: *Proceedings of the Fifth Congress of European Ichthyologists* (eds.: S. O. Kullander & B. Fernholm), pp. 357-372. Swedish Museum of Natural History, Stockholm.

BALUSHKIN, A. V.:

1984. *Morphological bases of the systematic and phylogeny of the Nototheniid fishes*. USSR Academy of Sciences, Zoological Institute, Leningrad: 1-142 (in Russian).

CHECHUN, I. S.:

1984. *Feeding and food interrelationships of some Subantarctic fishes of the Indian Ocean*. USSR Academy of Sciences, Proceedings of the Zoological Institute, Leningrad, **127**: 38-68 (in Russian).

EASTMAN, J. T. & A. L. De VRIES:

1997. Morphology of the digestive system of Antarctic nototheniid fishes. *Polar Biology*, **17**: 1-13.

KOROVINA, V. M., A. V. NEYELOV & E. P. BONDARENKO:

1986. *Structure of intestine of Chaenocephalus aceratus (Lonnberg) (Channichthyidae, Notothenioidei)*. USSR Academy of Sciences. Proceedings of the Zoological Institute, Leningrad, **153**: 110-114 (in Russian).
- 1991a. The anatomy and histology of the intestine of the Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides* Smitt). *Journal of Ichthyology*, **31**: 34-40.
- 1991b. Intestinal anatomy and histology of the marbled notothenia *Notothenia rossi marmorata*. *Journal of Ichthyology*, **31**: 79-90.

KOROVINA, V. M. & V. P. PRIRODINA:

1986. Anatomical-histological features of the intestine of the sculpin spinecheek *Cottoperca gobio* (Bovichthyidae, Notothenioidei). *Journal of Ichthyology*, **26**: 130-136.

KOROVINA, V. M. & N. E. VASIL'EVA:

1976. *A comparative histological study of the intestine of some bony fishes and the use of these materials for ascertaining their phylogenetic connections*. Zoogeography and systematic of fishes. Zoological Institute, Leningrad: 157-183 (in Russian).

McKENNA, J. E. Jr.:

1991. Trophic relationships within the Antarctic demersal fish community of South Georgia Island. *Fish Bulletin US*, **89**: 643-654.

NEYELOV, A. V. & E. P. VORONINA:

1996. *Morphological peculiarities of the alimentary tract of some antarctic fishes*. Third Workshop: Antarctic Fish, Lifestyle and Adaptive Evolution. Comparison with Arctic Fish. Saint Remy les Chevreuse, France, 12-14 September 1996. Abstract.

OJEDA, F. P.:

1986. Morphological characterization of the alimentary tract of Antarctic fishes and its relation to feeding habits. *Polar Biology*, **5** (2): 125-128.

PERMITIN, YU E.:

1987. To knowledge of the fauna and distribution pattern of the benthic fishes of the Antarctic. In: Biological resources of Arctic and Antarctic, pp. 258-296. *Nauka*, Moscow.

TARVERIDIEVA, M. I.:

1972. The daily diet and feeding pattern of marbled notothenia (*Notothenia marmorata* Fischer and Patagonian toothfish *Dissostichus eleginoides* Smitt (family Nototheniidae) in the South Georgia area. *Journal of Ichthyology*, **12** (4): 684-692.

VORONINA, E. P. & V. BALUSHKIN:

1998. The features of the structure of the alimentary tract in four genera of the nototheniid fishes (Nototheniidae, Nototheniinae). *Journal of Ichthyology*, **38** (9): 781-788.

YUKHOV, V. L.:

1982. Antarctic toothfish. *Nauka*, Moscow: 1-113 (in Russian).

THYROID GLAND DEVELOPMENT IN A MARINE TELEOST, *SPARUS AURATA* (LINNAEUS, SPARIDAE)

By DEBORAH MARY POWER¹

With 2 plates

ABSTRACT. In the present study the development of the thyroid gland is described in cultivated sea bream (*Sparus aurata*) larvae. Follicles were readily identified using an adaptation of the Cleveland-Wolfe trichrome staining method, which renders the eosinophilic colloid brilliant red and the basophilic epithelial cells purple/blue. In *S. aurata* thyroid cells were first distinguished 4 days post-hatch (DPH) as small colloid rich cells. By 8 DPH occasional follicles containing dense homogeneous colloid in the lumen were observed. Follicles became more numerous and larger from day 11 onwards, although they still contained dense homogenous colloid, and the endothelial cells were squamous. By 36 DPH the thyroid follicles were numerous and appeared very active, the epithelial cell layer was columnar and little or no colloid was present in the follicle lumen.

KEY WORDS: Cleveland-Wolfe, follicles, sea bream, thyroid gland.

RESUMO. No presente estudo é descrito o desenvolvimento da glândula tiroide em larvas cultivadas de dourada (*Sparus aurata*). Os folículos foram prontamente identificados, usando uma adaptação do método de coloração tricrômico de Cleveland-Wolfe, o qual torna o coloide eosinófilo vermelho brilhante e as células epiteliais basófilas púrpura/azul. Em *S. aurata* as primeiras células da tiroide tornaram-se distintas ao fim de quatro dias após a eclosão (DAE), sob a forma de pequenas células ricas em coloide. Ao oitavo DAE, foram observados

¹ Centro de Ciências do Mar, Faculdade de Engenharia de Recursos Naturais, Universidade do Algarve, Campus de Gambelas, 8000-117 Faro, Portugal. E-mail: dpower@ualg.pt

folículos ocasionais, contendo coloide homogéneo e denso no lúmen. Os folículos tornaram-se mais numerosos e maiores a partir do 11° DAE, embora ainda contivessem coloide denso e homogéneo e as células endoteliais fossem escamosas. Ao 36° DAE, os folículos da tiroide tornaram-se numerosos e pareceram muito activos, com a camada epitelial de células colunar e pouco ou nenhum coloide presente no lúmen do folículo.

INTRODUCTION

The principal function of the thyroid gland in vertebrates is the production of its two iodinated amino acid hormones, L-thyroxine (tetraiodo-L-thyronine) and 3,5,3'-triiodo-L-thyronine. Two principal types of activity have been attributed to thyroid hormones (THs), stimulation of metabolism and maturational effects (for example, acceleration of metamorphosis in amphibian tadpoles; HADLEY, 1992). Relatively little information exists about the maturational effect of thyroid hormones in fish larvae. However, several studies have indicated the importance of thyroid hormones in bony fish development and particularly in flat fish metamorphosis (BROWN, 1997; INUI & MIWA, 1985; LAM, 1980). The source of the THs early in development (maternal or larval) still remains to be resolved (BROWN *et al.*, 1989; POWER *et al.*, 2001; SULLIVAN *et al.*, 1987; TAGAWA & HIRANO, 1987, 1990).

The thyroid gland in all vertebrates is composed of follicles, these are ball-like structures which consist of a single layer of cuboidal epithelial cells enclosing a fluid filled lumen which contains colloid which is the source of thyroxine. In mammals, the thyroid follicles are organised in a discrete gland, which is bilobed, lies over the trachea and is richly supplied by blood. The thyroid gland has a more variable morphology in nonmammalian vertebrates. For example, the amphibian thyroid appears as two rounded lobes, which may lie far apart, the reptilian thyroid is relatively poorly studied but in turtles it is a single discoid structure located in front of the heart. In the cyclostomes and teleosts, however, no organised gland is present and the follicles are generally scattered singly or in small groups throughout the loose connective tissue of the pharynx, making identification difficult. Moreover, in teleost fish the absence of an encapsulated gland means follicles are not restricted to the pharyngeal region and frequently migrate to unusual sites such as the kidney and heart and sometimes also the brain, eye, oesophagus and spleen (GORBMAN *et al.*, 1983).

The embryological origin of the thyroid is well documented in vertebrates and arises as an outgrowth of the pharyngeal endoderm. However, the ontogeny of the thyroid during teleost development is poorly described and with the exception of lamprey ammocoetes (LEATHERLAND, 1994) there is a scarcity of published data. The small

size of fish embryos and larvae and the disperse nature of the follicles within the developing larval pharynx make identification difficult. In the present study, a rapid, simple method for staining thyroid follicles is described; the method specifically stains colloid and in this way makes it possible to assess the activity of the follicles. The method has been used to study the development of the thyroid gland in *S. aurata* larvae, an important aquaculture species but may be readily adapted for use with a range of other fish larvae.

METHODS

Larval culture

S. aurata larvae were hatched and cultured in 0.2 m³ conical tanks with a continuous flow of gently aerated sea water. Hatching occurred 40 h after fertilisation. The larvae were fed on *Brachionus plicatilis* 4 days post hatch (DPH) when the yolk sac was consumed and *Artemia* sp., was introduced into the diet from 15 DPH until 40 DPH after which dry food was introduced gradually. Light conditions followed a cycle of 12 h light: 12 h dark and the ambient water temperature was 19 °C ± 1 °C.

Sampling and fixation

Eggs were sampled at 12 hour intervals and the chorion ruptured with a fine needle prior to fixation. Larvae were sampled on alternate days from 1 DPH (< 2.1 mm notochord length) to 60 DPH (19.4 mm standard length), anaesthetised in MS222 (0.1% solution in sea water) and fixed overnight at 4 °C in a 4% paraformaldehyde (PFA) solution, washed in phosphate buffered saline (PBS, pH 7.6), dehydrated through a graded series of alcohol and embedded in wax and serial sagittal and transverse sections (6 mm), cut and mounted on poly-L-lysine coated slides.

Histology

Sections were dewaxed in xylene and rehydrated through graded alcohols to water and subjected to staining using an adaptation of the Cleveland-Wolfe trichrome method (CLEVELAND & WOLFE, 1932). The component stains of the method are used separately and can be varied independently in order to achieve the desired differentiation. Experience has shown that it is necessary to adapt the method for the species being studied, by varying staining times.

Rehydrated sections were stained in Erlich's hematoxylin (5 mins) and subjected to a short immersion in alkaline alcohol to "blue", then rinsed in tap water, followed by distilled water. Slides were then immersed in erythrosin (1% aqueous solution) for 5

mins; orange G (2% in 1% phosphotungstic acid) for 8-10 seconds and finally aniline blue (0.25% aqueous, acetified to pH 3-4) for 1.5 mins. After immersion in each of the stains, slides were rapidly rinsed in water and the excess allowed to drain off. Permanent preparations were made after staining by rinsing in two changes of absolute alcohol followed by xylene and covering with DPX and a glass coverslip.

RESULTS

Thyroid follicles in *S. aurata* stained with Cleveland-Wolfe trichrome had a very characteristic appearance. In common with what has been observed in other teleosts the thyroid follicles were not arranged in a discrete gland but were scattered throughout the connective tissue of the pharynx (Figs. 1A & B). The colloid present in the centre of thyroid follicles was generally eosinophilic and stained brilliant red and the layer of surrounding epithelial cells which varied in shape were basophilic and stained blue/purple (Fig. 1C). The loss of colloid from the lumen appeared to start at the periphery of the lumen with the appearance of clear “vesicles” and progressed centripetally (Figs. 1C & D).

The first evidence of thyroid tissue containing colloid in cultured *S. aurata* larvae was at 3 DPH, when occasional colloid containing cells were observed in the pharyngeal region (Fig. 2A). Thyroid follicles were only apparent at 7 DPH in mid-line sagittal sections. The follicles contained dense intensely staining colloid and were surrounded by a single layer of squamous epithelial cells (Fig. 2B). Follicles became larger and more numerous as the larvae developed, but did not appear very active.

Thyroid follicles were numerous and clearly very active at 36 DPH and all those present contained little or no colloid and the epithelial cells surrounding the follicle lumen were columnar (Figs. 1A & B). By 60 DPH numerous follicles were evident in the connective tissue where the gill bars join the pharyngeal region (Fig. 1C). The diameter of the follicles was generally smaller than that observed in larvae at 36 DPH, the thyroid follicular epithelium was columnar and vesicles were observed at the periphery of the lumen around dense, brightly stained colloid suggesting the thyroid follicles were also active at this stage.

DISCUSSION

The Cleveland-Wolfe trichrome method has traditionally been used to differentiate pituitary gland cell types. In the present study this method was adapted for the detection of thyroid follicles in *S. aurata* larvae. The thyroid in *S. aurata* is similar to that observed in other teleosts (with the exception of the tuna fish and parrot fish). It is none “glandular”, and the thyroid follicles are scattered throughout the connective tissue of the pharynx (GORBMAN *et al.*, 1983). Interestingly in early larval stages (3

DPH) of *S. aurata* no follicles were detected and instead isolated colloid containing epithelial cells were detected. It is tempting to speculate that the latter cells may be similar to type III cells of the endostyle in the lamprey ammocoete, which lacks thyroid follicles but is still able to produce THs (LEATHERLAND, 1994). In later stages of *S. aurata* larvae (7 DPH), despite the scarcity and small size of thyroid follicles they were readily identified using Cleveland-Wolfe staining as with this method the colloid is rendered bright red.

The activity of the thyroid follicles may be influenced by numerous factors, but the principal factor controlling activity is thyroid-stimulating hormone (TSH), which is produced by the pituitary gland (BAKER, 1964; LEATHERLAND & BARRETT, 1993). Alterations in the level of stimulation of thyroid follicles by TSH will be reflected by alterations in their appearance and several indices can be used to assess thyroid follicle activity. For example, in unstimulated thyroid tissue, the follicles are usually large, their epithelial cells are squamous or cuboidal in appearance and the nucleus: cytoplasm ratio of the epithelial cells is high. The appearance of the colloid within the lumen may also be used to give an indication of activity. A densely staining, uniformly eosinophilic colloid is found next to squamous epithelium (GORBMAN *et al.*, 1983). The colloid of active glands is non-uniform and usually contains numerous non-staining, vacuole like spaces. However, as the colloid is suggested to be prone to fixation artefacts, which result in vacuoles, interpretation of follicle activity based upon colloid is less clear. Clearly by combining Cleveland-Wolfe staining together with some simple histological measurements, an index of thyroid follicle activity can be determined.

The alteration in appearance of thyroid follicles with activity is readily explained by considering the biosynthesis of thyroid hormones. The follicular epithelial cells are responsible for the accumulation of diffusible iodide and the synthesis and exocytosis of thyroglobulin into the follicle lumen, where tyrosine residues in the thyroglobulin are iodinated. An increase in the biosynthetic requirements (stimulation) of the follicular epithelial cells will result in an increase in cytoplasmic volume as a consequence of an increase in the size and number of the organelles necessary for protein synthesis. The thyroglobulin in the lumen acts as an extracellular store of the thyroid hormones, an increased requirement for thyroid hormones will result in pinocytosis of thyroglobulin with the associated thyroid hormones and metabolism within the follicular epithelia to liberate the thyroid hormones. Clearly the latter will result in reduction in colloid (thyroglobulin) density in the follicular lumen.

The main difficulty in studying thyroid gland ontogeny occurs at the embryological stage, when cells are relatively undifferentiated and Cleveland-Wolfe and other staining methods do not permit the identification of thyroid tissue. Studies of the development of the thyroid gland in vertebrates show it has a relatively simple development from the floor of the pharynx. It appears early in development as a small pocket of tissue or a solid mass growing ventral in the midline at the level of the first

or second visceral pouches. In order to determine whether the early, undifferentiated gland produces thyroid hormones will require methods other than histological staining, such as immunocytochemistry and *in situ* hybridisation for proteins in the biosynthetic pathway of TH.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was funded by an EC grant AIR-2-CT93-1483. Thanks to Mr. Humberto Viegas for maintenance of the larvae.

REFERENCES

BAKER, B. I.:

1964. Pituitary-Thyroid Relationship during development in the teleost *Herichthys cyanoguttatus*: A histophysiological study. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **4**: 164-175.

BROWN, C. L., C. V. SULLIVAN, H. A. BERN & W. W. DICKHOFF:

1987. Occurrence of thyroid hormones in early developmental stages of teleost fish. *American Fisheries Society Symposium*, **2**: 144-150.

BROWN, D. D.:

1997. The role of thyroid hormone in zebrafish and axolotl development. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, **94**: 13033-13016.

CLEVELAND, R. & J. M. WOLFE:

1932. A differential stain for the anterior lobe of the hypophysis. *Anat. Rec.*, **51**: 409-413.

GORBMAN, A., W. W. DICKHOFF, S. R. VIGNA, N. B. CLARK & C. L. RALPH:

1983. The Thyroid Gland. In: *Comparative Endocrinology* (eds.: John Wiley & Sons), pp. 185-276. New York.

HADLEY, M. E.:

1992. *Endocrinology*, 3rd Edition. Prentice-Hall International, London.

INUI, Y. & S. MIWA:

1985. Thyroid hormone induces metamorphosis of flounder larvae. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **60**: 450-454.

LAM, T. J.:

1980. Thyroxine induces larval development and survival in *Sarotherodon* (Tilapia) *mossambicus* Rupel. *Aquaculture*, **21**: 287-291.

LEATHERLAND, J. F.:

1994. Reflections on the thyroidology of fishes: from molecules to humankind. Guelph *Ichthyology Reviews* 2.

LEATHERLAND, J. F. & S. B. BARRETT:

1993. Investigation into the development of the pituitary gland-thyroid tissue axis and distribution of tissue thyroid hormone content in embryonic Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) from lake Ontario. *Fish Physiol. Biochem.*, **12**: 149-159.

POWER, D. M., L. LLEWELLYN, M. FAUSTINO, M. A. NOWELL, B. T. BJORNSSON, I. E. EINARSDOTTIR, A. V. M. CANARIO & G. E. SWEENEY:

2001. Thyroid hormones in growth and development of fish. *Comparative Biochemistry and Physiology C-Toxicology & Pharmacology*, **130**: 447-459.

SULLIVAN, C. V., R. N. IWAMOTO & W. W. DICKHOFF:

1987. Thyroid hormones in blood plasma of developing salmon embryos. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **65**: 337-345.

TAGAWA, M. & T. HIRANO:

1987. Presence of thyroxine in eggs and changes in its contents during early development of chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **68**: 129-135.
1990. Changes in tissue and blood concentrations of thyroid hormones in developing chum salmon. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **76**: 437-443.

Plate I

Sagittal sections of *S. aurata* larvae after staining with Cleveland-Wolfe trichrome. A) Shows a 36 DPH larvae with the anterior region located on the left-hand-side of the plate. The thyroid follicles which are scattered in the connective tissue of the pharyngeal tissue are indicated with an arrow head. Numerous “empty” follicles are visible and major structures are indicated; E - eye, B - brain, H - heart, O - oesophagus. Scale bar corresponds to 5 mm. B) High power magnification of the thyroid follicles in A, note the variable size of the follicles and the columnar epithelial follicular cells and the absence of stainable colloid in the lumen. The area is richly supplied with blood vessels and a large vein (V) is visible. Scale bar corresponds to 1 mm. C) Thyroid follicles of a 60 DPH *S. aurata* larvae. Numerous groups of follicles (indicated by arrows) are visible in the pharynx where the gill bars are inserted. Note the variable size of the follicles and the bright red staining colloid which is depleted next to the follicular epithelial cells. Scale bar corresponds to 1 mm. D) Higher magnification of C, showing more clearly the follicles and associated blood vessels (V). The follicular cells are cuboidal and the colloid is depleted indicating the follicles are active. Interestingly the follicles are considerably smaller than those found at 38 DPH. Scale bar corresponds to 1 mm.

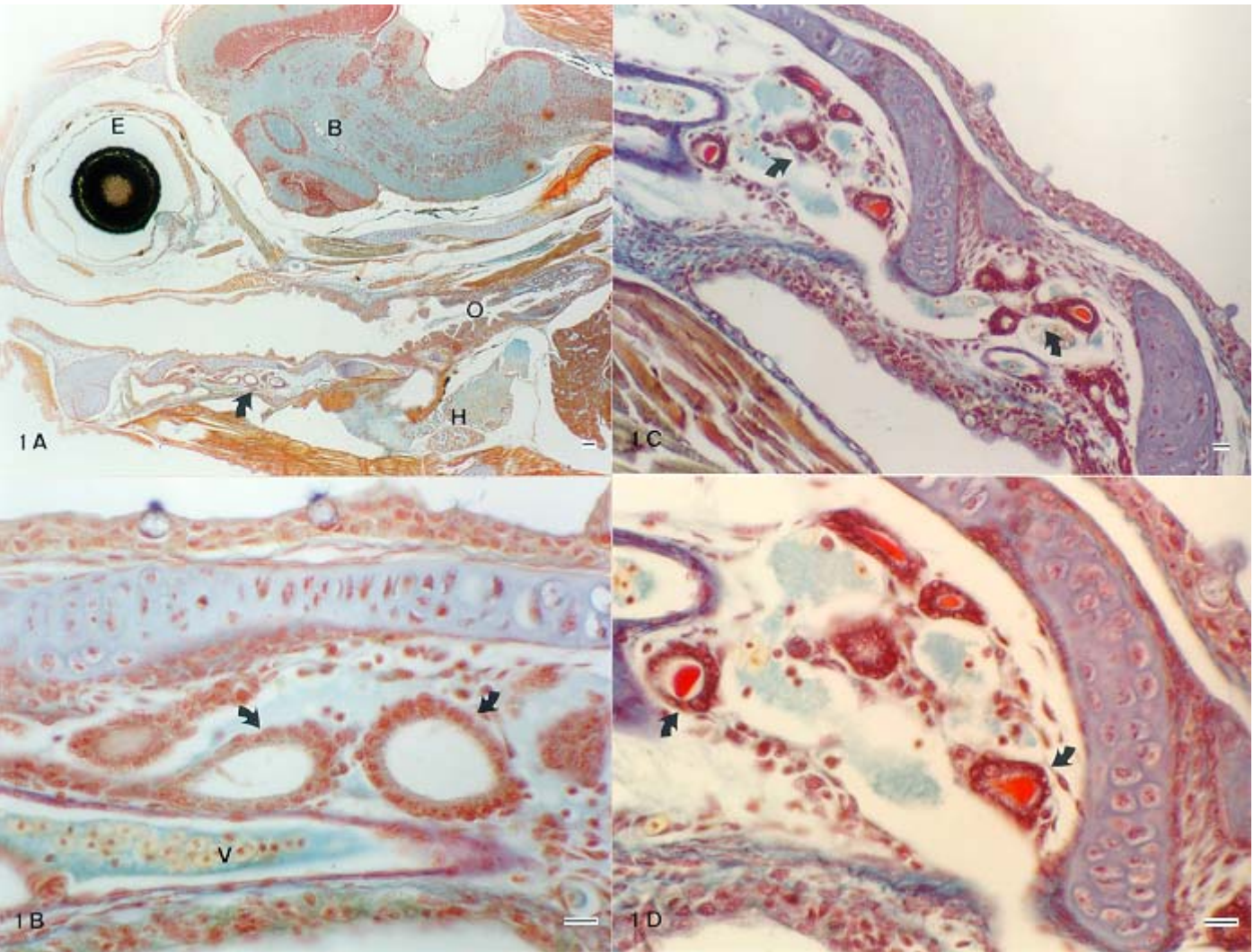
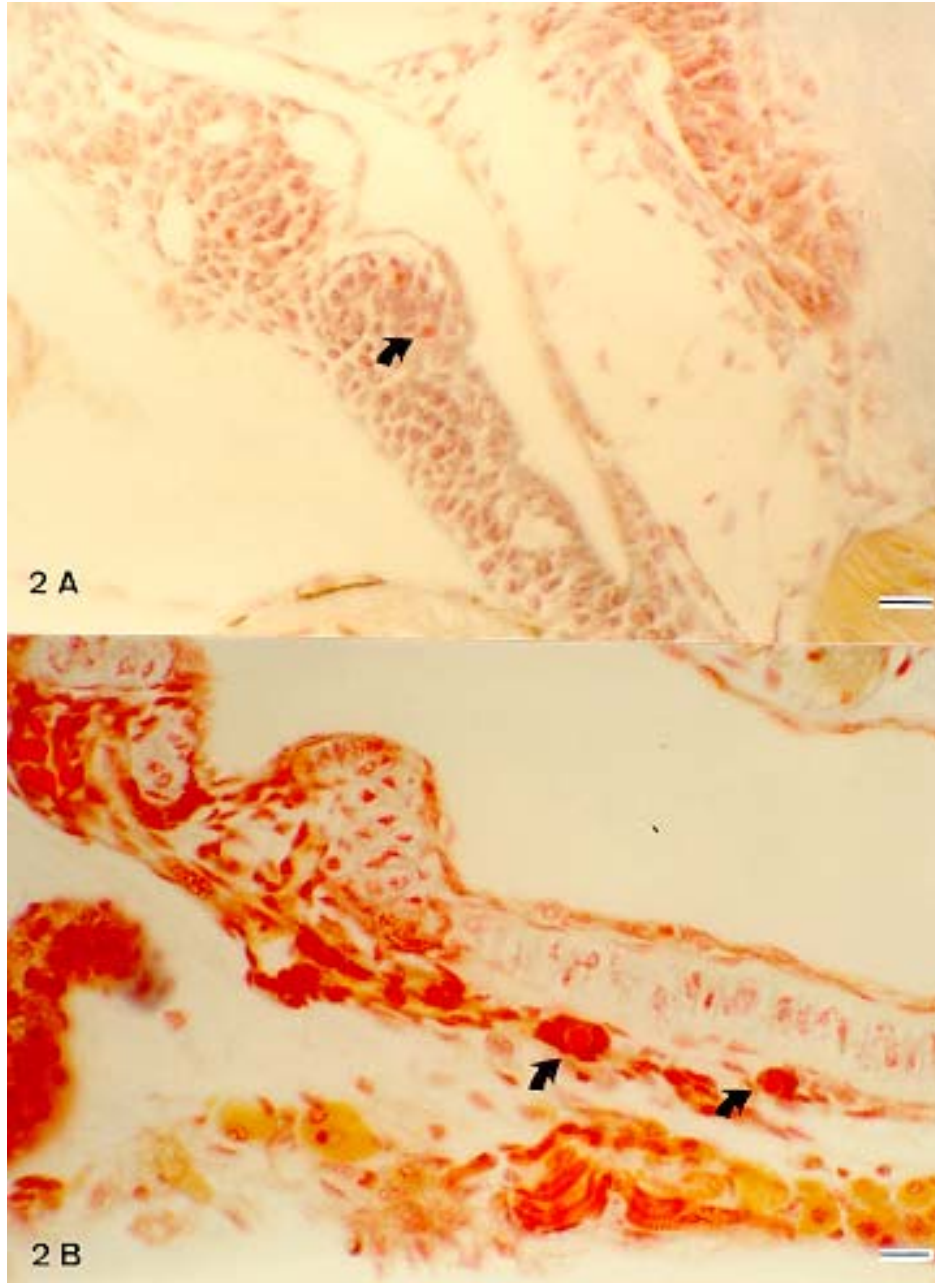


Plate II

Mid-line sagittal sections of *S. aurata* larvae after staining with Cleveland-Wolfe trichrome. A) 3 DPH larvae, the anterior region is located on the left-hand-side of the plate. The putative thyroid cells containing colloid are scattered in the connective tissue of the pharynx. A colloid containing cell is indicated by an arrowhead. Scale bar corresponds to 1 mm. B) 7 DPH larvae, the anterior region is located on the left-hand-side of the plate. Colloid containing follicles are highlighted with arrowheads and are evident in the connective tissue of the pharynx. Note the cuboidal epithelium which surrounds the densely staining follicle lumen. Scale bar corresponds to 1 mm.



Date received: 28-07-1998.

**A REVIEW OF THE GENUS *AETHOTAXIS*
(PISCES: NOTOTHENIIDAE), ITS PHYLOGENETIC STATUS,
PHYSIOLOGY AND DISPERSAL**

By RICHARD GORDON MILLER ¹

With 6 figures, 1 table and 1 plate

ABSTRACT. The Antarctic Percomorph family Nototheniidae is represented in pelagic waters by a very few fish genera. The two of these considered here attain weight loss of bone and muscle, and with large deposits of lipids, are buoyant in midwaters or near the benthos. This departure from the heritage of a shore and benthic life mode has placed them as the most derived fishes of the family. The genus *Aethotaxis* is composed of one species and its two subspecies, each still poorly represented in collections. They are redefined here and compared, and the relationship of the genus with its 'sister', *Pleuragramma* is seen now as a case of convergence or parallel evolution. The subfamily Pleuragramminae is now occupied solely by its namesake genus. Not closely related, the new subfamily Aethotaxinae is established as new in the Nototheniidae.

RESUMO. A família Nototheniidae do Antártico está representada no ambiente pelágico por um número reduzido de géneros. Os dois géneros considerados no presente trabalho apresentam uma perda de peso de músculo e osso e grandes depósitos lipídicos, tendo portanto flutuabilidade no domínio mesopelágico e epibêntico. Este abandono de uma forma de vida originalmente costeira e bentónica, colocou-os na posição mais afastada dentro da família. O género *Aethotaxis* é constituído por uma só espécie, com duas subespécies, muito pouco representadas em colecções museológicas. Estas subespécies são aqui redefinidas e comparadas e a relação entre este género e o género *Pleuragramma* é aqui considerada como um caso de convergência ou evolução paralela. A subfamília Pleuragramminae contém apenas o género que lhe dá o nome. Não proximamente relacionada a nova subfamília Aethotaxinae é erigida dentro da família Nototheniidae.

¹ Foresta Institute for Ocean and Mountain Studies, Washoe Valley, Carson City, Nevada 89704, U. S. A. and Ecology and Evolutionary Biology, University of Arizona, 3375 E. 2nd St., Tucson, AZ 85716, U. S. A. E-mail: forstins@aol.com

INTRODUCTION

Nototheniidae, Endemism and relationships in the Antarctic Ocean Fish Fauna

The genus *Aethotaxis* appears near the end of the phylogenetic list of genera of the Nototheniidae (Order Perciformes, Suborder Notothenioidei), (BALUSHKIN, 1984; de WITT *et al.*, 1990; ESCHMEYER, 1990; MILLER, 1993) This family of fishes that predominates in the ichthyofauna of the Antarctic Ocean, is one of a few families that have originated and survived in the evolving frigid Antarctic Ocean waters since the Miocene. These are largely bottom-dwelling shore and shelf species featuring physical, physiological and behavioral characters that set them apart, being endemic as well as unique in the South Polar seas.

Without the competition of the earlier, less adaptive fishes, that were largely eradicated as Earth's southern seas became colder and ancient marine forms dropped out, the surviving fauna by now has colonized many differing habitats of those depopulated waters. But cold, alone, with lowering water temperatures of the Miocene seas, *per se*, was not the sole cause of loss of habitats and migrations, for the early teleost fauna. Rather, the descent of the continental ice sheet, extending over the marginal seas, covering and obliterating the favorable shallows (MILLER, 1997; WOEHRMANN, 1997) and the isostatic depressing of the continent mass, with deepening of its shelf and those habitats caused the ancient fishes to disappear. That may be seen also as the driving force in the dispersal and diversification of the surviving species.

Of the 17 or 18 genera presently composing the nototheniid family, one or another [especially the genus *Aethotaxis*, of this discussion] has derived from the basic nototheniid form and has adapted to utilize a special habitat. The fundamental feature that binds the species in one family, developing and persisting in their phylogenetic history, is a fold of the branchiostegal membrane at the isthmus. This is the only consistent character yet known for the family (HASTINGS, 1993). In addition, the notothenioid characters common to the suborder are present: a low, rather squat substrate-related body, large lateral pectoral fins, the scapulas broad and flat, with fenestra. Most notable of all is the lack of hydrostatic swim bladder, a feature of many actinopterygii that enables a ready depth adjustment in the water column. This lack, compensated by evolving physiologic adaptations reducing body weight in some species, is discussed below where we find species of *Aethotaxis* well advanced in adaptation to mesopelagic life.

Although the family characters dictate a benthic, bottom-feeding mode of a wait-and-ambush predator among the benthic and epibenthic prey organisms, each species seems to have found its special feeding, breeding and sheltering areas, - to have established a niche. Fish of the genus *Notothenia* dwell variously in the moderately

cold littoral and shelf waters; *Trematomus* members frequent the coldest, most southern bottom waters. *Pagothenia* species are adapted to avoiding predators by finding shelter among the ice crystals close under the sea ice cover. *Cryothenia* habitat extends into the more open ice areas, and *Dissostichus*, is adapted to range widely in the strong circumpolar current that sweeps the Antarctic Ocean, one species confined to the zero to minus 2.4 degree Celsius water south of the Antarctic Convergence and another in the subantarctic waters north of that polar front. Another nototheniid, though less bound to shores and bottoms is *Gvozdarus*.

Two additional notothenids have taken to the open seas as secondarily pelagic fishes. In the process, these have taken on a pelagic compressed body form, a chemistry and life mode in ways of special interest in this report. These are *Pleuragramma* and *Aethotaxis*, distinctive in the physiologic decrease in their body weights and a resulting positive buoyancy (EASTMAN, 1993). Though having different modes of lipid distribution they have been grouped in a subfamily, Pleuragramminae (BALUSHKIN, 1984; de WITT *et al.*, 1990; MILLER, 1993). In their pelagic existence and ecology we find overtones of the workings of adaptation that place them at the uppermost level of nototheniid development and evolution. *Aethotaxis* is the most peculiar in the family Nototheniidae according to ANDRIASHEV (1986).

For further buoyancy the body tissues of the Pleuragramminae are well invested with lipid deposits (EASTMAN, 1993). These and other autapomorphic characters climax the array of evolved features that one finds in the family Nototheniidae (IWAMI & ABE, 1982; BALUSHKIN, 1984, 1992; ANDRIASHEV, 1986; MILLER, 1987, 1993; VOSKOBOINIKOVA & KELLERMANN, 1997). The nominal species, *Pleuragramma antarcticum* is a well-known, wide-ranging Antarctic Ocean fish, and has been well studied in such works as TOTTEN (1914), EASTMAN & de VRIES (1978, 1981), and VOSKOBOINIKOVA *et al.* (1994). *Aethotaxis*, however, is a more recently discovered genus (FISCHER & HUREAU, 1985). The first specimen for science was reported in 1962 by H. H. de WITT, a specialist on the Antarctic fish fauna. Later a like specimen was found among the few fishes brought back by David L. Pawson, U. S. National Museum of Natural History, as bycatch of his collection of invertebrate marine organisms. These fishes were examined by the present author (MILLER, 1993). Meanwhile other examples of *Aethotaxis* are noted from later cruises by ichthyologists in Russia, Japan, Germany, Australia, South Africa and America. These are included in Table 1.

THE GENUS *AETHOTAXIS*

Aethotaxis de Witt, 1962 is comprised of fishes elongate and somewhat compressed, with the typical nototheniid shoulder structure, the scapula enclosing the pectoral foramen. Size moderate, with snout long and profile variously convex or depressed. Mouth large, oblique, the maxillary extending to below mid-eye or beyond;

the mandible protruded before the snout; with a small knob above and below at the symphysis. Pores of sensory canals enlarged as pits on head, the coronal commissure broad, with supratemporal canal divided into four, the supraorbital with four pores, the preopercular and mandibular separated, and infraorbital not interrupted. Two lateral lines of tubed scales, the upper line coursing upward from the temporals to follow near the dorsal fin base to below the last rays. The second line extends from mid rays of dorsal to caudal peduncle. Branchiostegal rays, 7, the membrane joined at the isthmus. Caudal fin truncate to rounded, with 12 branched rays. Hypural bones 3, 4, 5 fused, bones 1 & 2 not so. Scales small on cheek and upper half or part of opercle. Lower area of opercle, top of head, preorbital and snout naked. Vertebra 16 + 36 = 52 (de WITT *et al.*, 1990).

Remarks:

Two or more species or subspecies. With three other genera (above) considered a tribe, Pleuragrammiini, in subfamily Pleuragramminae, or believed rather to possess characters denoting parallel or convergent evolution (de WITT *et al.*, 1990; HASTINGS, pers. comm., 1998). Differs from Pleuragramma, the adipose lipid deposits nearly enclosing the body (EASTMAN, 1993), the supraorbital canal interrupted over the eye and the canal segment before pore 3 shallow and broad, and visually different in lacking the herring-like silvery aspect.

Diagnosis:

Aethotaxis mitopteryx mitopteryx, de Witt, 1962 (Fig. 1a)

Threadfin pithead, Ice devil. Holotype: CAS 59634, 357 mm SL. McMurdo Sound, Ross Sea. Dead in ice of seal hole (Fig. 1).

Description is essentially as given for the genus (above. See also de WITT, 1962).

Summary diagnosis:

In per cent of SL: Depth of body 21%. Head length (HL) 29.4%; snout (preorbit) (SnL) 8.6%; eye 6.3%; IO 6.8%; maxillary (M x L) 14.4%; mandible (MnL) 6.5%.

In percent of Head length: eye 21.5%; IO 23.2%; M x L 48.9%; SnL 29.2%; postorb (PO) 51.1%.

GR 51 n; Dorsal fin VII-32-34; Anal 30; Pectoral 27-28; Pelvic I, 5; (seen here as 6 rays, but note Fig. 2a-e). Caudal 34; ULL 49-54; MLL 30; Vertebrae 16 + 36 (de WITT *et al.*, 1990).

Dorsal fin with greatly extended first and second spines, the tips reaching to 12th and 16th dorsal ray, when pressed to dorsum. The third pelvic fin ray long, extending to tenth anal ray base, the second ray shorter, extending to preanal area, rays 4, 5, 6 successively shorter. Anal ray tips frayed, but otherwise apparently not adapted for bracing or stiling on the substrate or in sediments. (KUNZMANN & ZIMMERMANN, 1992). [See Table 1 and Fig. 1 for comparisons.]

TABLE 1 - Morphometric characters of *Aethotaxis* species.

Collection	De Witt (1962)	Miller (1993)	Gerasemchuk <i>et al.</i> (1980)	Kotlyar (1978)	Fischer & Hureau (1985)	Kunzmann & Zimmermann (1992)	Efremenko (1983) *
Total Length	x	215 mm	304 mm	193 mm	230	09 - 480	38.5
Standard Length (SL)	357 mm	185	206	170, 102	202	07 - 420	x
% of Standard Length							
Body Depth (BD)	21.0	20.0	19.2	21.2	21	x	4.2 - 5.3
Head Length (HL)	29.4	27.5	26.8	28.3	31	x	18.6 - 21.3
Head width (HW)	13.4	12.3	x	x	x	x	x
Snout Length (Sn)	8.6	8.1	x	x	x	x	33.6 - 35.5
Eye (orbit - O)	6.3	7.5	x	x	x	x	20.5 - 21.8
Interorbital (I O)	6.8	7.5	x	x	x	x	x
Maxillary	14.4	15.3	x	x	x	x	x
Mandible	6.5	5.8	x	x	x	x	x
% of HL							
Eye	21.5	27.4	23.9	25.0	25.0	x	x
IO	23.2	37.4	23.9	22.9	x	x	x
Maxillary	48.9	x	43.7	x	x	x	x
Mandible	x	x	40.1	47.9	x	x	x
Snout	29.2	24.0	29.6	27.1	x	x	x
Postorbital	51.1	x	49.3	43.7	x	x	x
Gill Raker (GR)	51 n	46 n	48 (= 12 + 1 + 35)	51 (= 15 + 36)	x	x	x
Dorsal Fin	VII - 32	VI = 34	VII - 33	VII - 32	VII, VIII - 32, 34	x	VII, VIII - 32, 33
Anal Fin	30	30	30	31	30, 31	x	31-32
Pectoral fin	27, 28	27, 28	25, 24	28	24, 28	x	27 - 28
Pelvic fin	1.5	1.5	6	6	6	x	x
Caudal Fin	34	32	36	38	x	x	x
Scale Series	x	83 - 92	x	x	x	x	x
Upper Lateral Line	54	39	54	x	x	x	x
Mid Lateral Line	x	14 - 15	30	x	30	x	x
Vertebrae	x	54 (53?)	x	52	x	x	[52, 53 Myotomes]
Sex	F	x	M	M	x	x	x
In Water Depth	00 m (ice hole)	536 - 514 m	670 - 700	750 - 850 m	x	118 - 1422 m	x
Collecting Method	Hand "	Blake trawl	Bottom Trawl	x	x	GSN, AGT	BR - 80 x 113

* Larval ages. See references for column authors and acronyms.

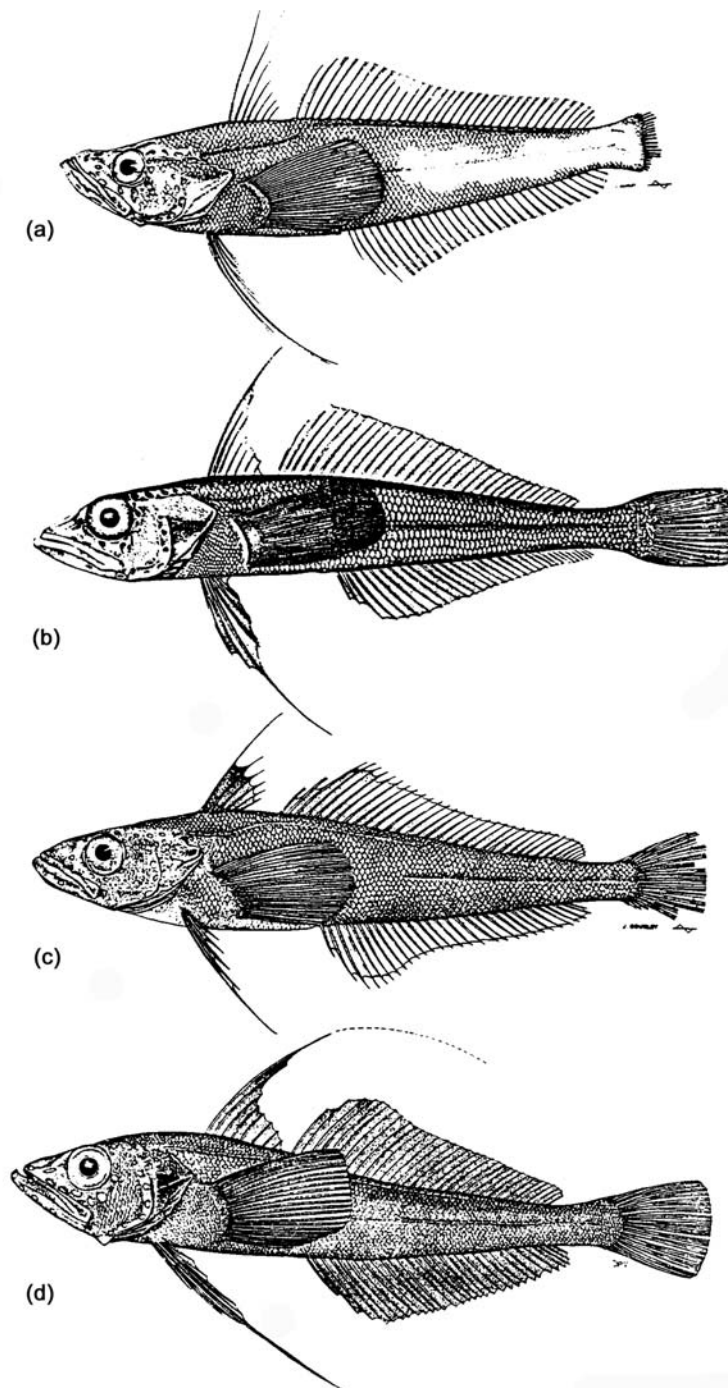


Fig. 1

- (a) *Aethotaxis mitopteryx mitopteryx* de Witt, 1962. Holotype (from MILLER, 1993, Plate 44).
 (b) *Aethotaxis mitopteryx* ssp. figure by A. B. BALUSHKINA (ANDRIASHEV, 1986, Fig. 2).
 (c) *Aethotaxis mitopteryx pawsoni* Miller, 1993 (from MILLER, 1993, Plate 45).
 (d) *Aethotaxis mitopteryx* ssp. ADH S870387 (from de WITT *et al.*, 1990; Australian Col., Prydz Bay, 182 mm SL).



Fig. 2 - *Aethotaxis mitopteryx pawsoni*. (radiograph courtesy of D. Catania, Calif. Acad. Sci.).

Life colors grey with violet hues; lighter below with metallic luster; fins dusky with some whitish margin suggested. Linings of opercular, gill opening and mouth dusky.

Remarks:

Pelagic; Circumantarctic occurrences, the holotype found at nearshore surface, at a fishing (seal) hole. Later specimens were taken in depths to 850 m over deep water, or less, but above the benthos. May be phylogenetically distinct from the Ross Sea population. (de WITT *et al.*, 1990; MILLER, 1993; also see below).

Diagnosis:

Aethotaxis mitopteryx pawsoni, Miller, 1993 (Fig. 1c)

USNM 214688, a single example, taken in a Blake trawl, fished at 544-521 m, in The Antarctic Ocean (trawled from 62° 43, 8' S; 62° 21' W to 62° 44' S; 62° 26' W). 215 mm TL, 185 mm SL, (MILLER, 1993). In percent of SL: Body depth 20.0%; head length 27.5%; head width 12.3%; snout 8.1%; eye 7.5%; IO 7.5%; max. 15.3%; mand. 5.8%. In per cent of HL: eye 27.4%; I O 27.4%; snout 24%.

GR 46 n; Dorsal fin VI-34; Anal 30; Pectoral 27-28; Pelvic I, 5; Caudal 32; Scale series 83-94; ULL 39; MLL 14-1; Vertebrae 54 (53?).

The actual measures in mm of the *A. m. pawsoni* Type is: Head length 51; head width 23; snout 15; eye 14, interorbital 14; jaw 23; postorbital head 25; lower jaw protrusion (difference from upper jaw tip) 03.0 (MILLER, 1993). [In a recheck, 9 July, 1998, I have added: snout (to-eye) 13.7 mm; GR length 57 mm; maxillary length 23.5 mm; long ray of Pelvics 45.4 mm]. (Further confirmation was discontinued because of the fragile state of the specimen. See, however comparative data in Table 1).

Description (see de WITT (1962), for comparing text for two subspecies):

A moderate to small fish of a midwater, spindle-shaped, somewhat compressed body, with an acute head profile (unlike the obtuse, blunted head of many of its relative

notothenioids). The anterodorsal aspect is moderately convex, the snout not flexed upward, as in the holotype. First rays of first dorsal and pelvic fins extended threadlike; the inter-ray membrane short or lacking. Head pores large; lateral lines (LL) with tubular scales, the upper LL and mid-line LL extended, but in *Aethotaxis* have undergone less reduction and fusion than in sister subspecies; no third LL. Eye large, lateral; about equal to snout length. Snout preceded by point of lower jaw. [Proportional divisions: * Depth of body 5 times into SL; head 3.5 in SL, (not as depressed above orbits as in Fig. 2a (de WITT, 1962, Fig. 3). Eye diameter 3.8 into HL, snout and IO 3.8, about equally in HL]. Lower jaw protrudes (3 mm), the maxillary extending from below mid-pupil of eye. Occiput, preorbital and snout areas naked. Cheek, preopercle, nape and trunk scaled, except for bare zones at the base (inferior) of the pectoral fins. Only the scales on posterior body areas ctenoid, the denticles in single rows on the margins; scales 92 R, and 83 L. (ca) in longitudinal series. (In our specimen badly stripped from above base of the pectoral fins). Upper lateral line (ULL) approximates 39 tube scales; mid-line (MLL) is peduncular, of 14-15 slits or pits. A lower line (LLL) does not appear. Dorsal (D1 + D2) VI - 34, the spines soft and long, extending beyond the membrane, the first greatly lengthened, threadlike. Anal (A) 30 rays; pectorals (P 1) 28 R, 27 L. Pelvic fins I, 5, the splinted second ray extended, half a length longer than the second, with 3, 4, and 5 progressively much shorter, each extended, threadlike, beyond the membrane, (to 46 & 43 mm); when pressed to abdomen the tips of the pelvics reaching to point of origin of anal fin. Gill rakers (GR) fine, 46 on the first gill arch, 34 on its lower limb. Branchiostegals 7. Upper LL curved up sharply at a point below the mid rays of the first dorsal fin, to below the anterior rays of the second dorsal fin. Height of first dorsal ray and first ray of pelvic fin each equal to one-third of SL. Caudal fin of 14 strong rays, truncate, abutted above by one support ray, which is shorter by half a length, and by 9 very short supporting rays; below, preceded similarly by 8 small rays. Vertebrae unconstricted, ringlike, the notocord continuous. Bone and muscle systems infused with lipid deposits (de VRIES & EASTMAN, 1978). Scales weakly ctenoid, weakly mineralized, deciduous. Skin texture delicate in preserved specimen. Body surface oily. Color of body more or less uniformly purplish brown above, with six dusky bars; tips of the spines and rays blackish. Opercular lining dusky, somewhat silvery, as are the ventral head, trunk and pelvic areas. Head with peppery pigmentation, silvery to post-opercular and dusky on snout. Supporting rays of caudal fin, above and below, relatively devoid of pigment. The lower caudal ray tips indicate they have a whitish margin in life. Larvae (Fig. 3a) with pigment extensive dorsally, distinctive for each growth stage, larvae through juvenile (EFREMENKO, 1983; KELLERMANN, 1990).

* Morph units of SL, commonly used in early field ichthyology (HUBBS & LAGLER, 1958), were enabled aboard ship where proportional dividers might be borrowed from the navigator's chart table, to step off lengths into the SL.

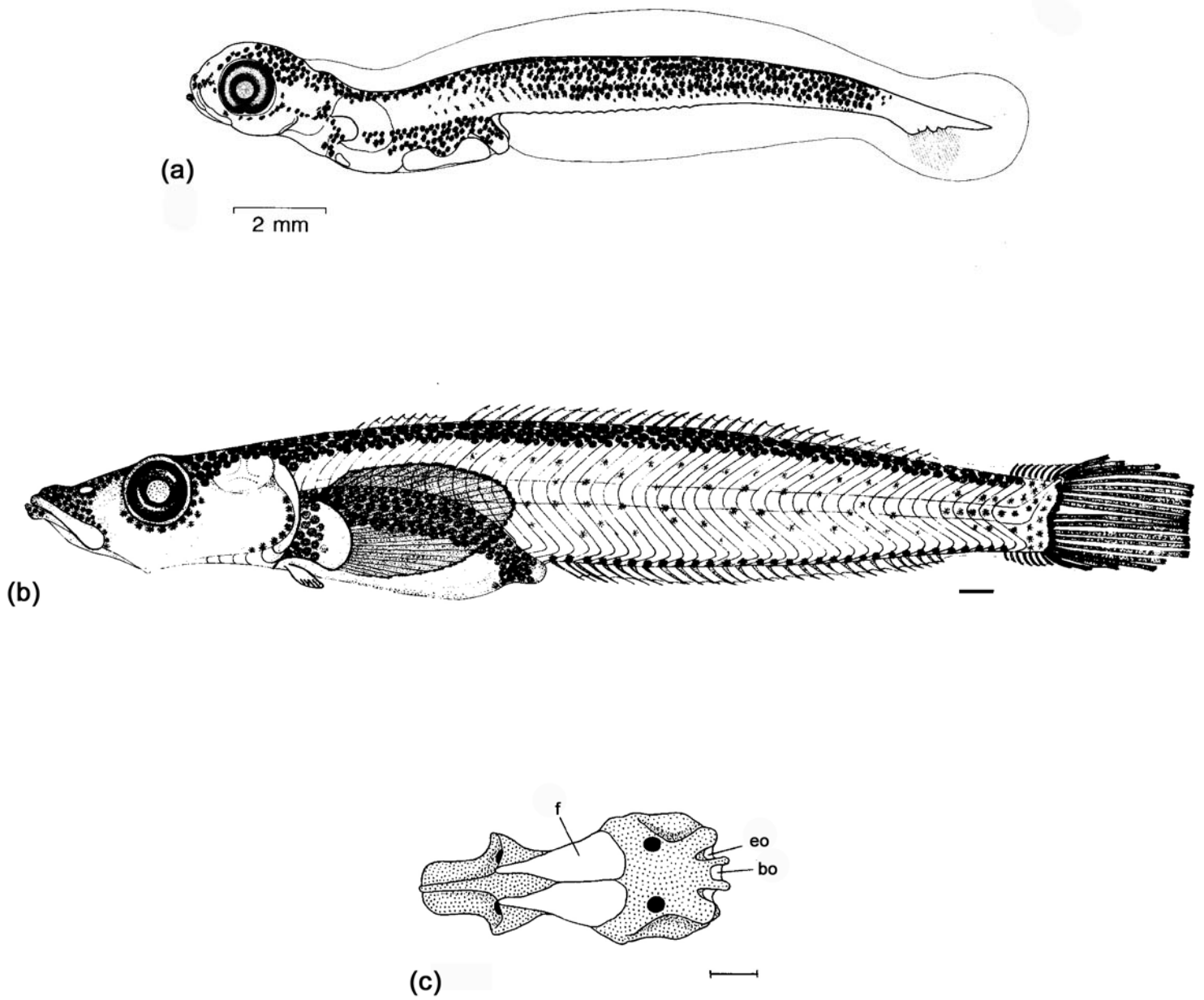


Fig. 3

(a) *Aethotaxis* larva of 17mm (from KELLERMANN, 1990).

(b) Juvenile of 38.5mm, showing early pigmentation (from EFREMENKO, 1983).

(c) Neurocranium of developing juvenile *Aethotaxis* (from VOSKOBOINIKOVA & KELLERMANN, 1997). 21 mm. SL: bo - basioccipital, eo - exoccipital, f - frontal bone.

DISCUSSION

At the time of catch, 1 Febr. 1966, this was the second occurrence of the genus, but a taxonomic recognition was not made until examination of the *Eastwind* Collection, 28 Aug. 1978. Meanwhile an occurrence was reported by PERMITIN, (1966), of two specimens from the South Orkney area, and another from South Sandwich Islands. Then a South Sandwich specimen of KOTLYAR, (1978), from the 1975 cruise of *Professor Mesyatsev* in South Shetland waters added to the meager diagnostic material. Since then, further material is reported from Japan, Poland, Germany, Australia and South Africa Antarctic cruises. The few available diagnoses of those examples are noted in Table 1. With few differences and wide geographic distribution, these examples appear to fall in with *A. m. pawsoni*. No additional examples of the genus have been reported from East or West Antarctic waters. (The lot of some 43 from the 1976 cruise of ARA *Islas Orcadas* remaining in storage, will be reported in a following paper).

Comparison of *A. m. mitopteryx* and *A. m. pawsoni*:

Differences in the subject subspecies may best be noted in Table 1 and in Fig. 1a-d, re: the position, scales and shape of the upper lateral line (39 vs. 54). The lengths (scales) of the mid lateral line; The contour and length of the head, snout, eye, and interorbital width, the sizes of cephalic pores, insertion and length of first and second dorsal rays (first or third pelvic ray longest ?) comparative fin formulas, scale number, shape and position of the lateral lines, gill rakers 51 vs 46, vertebrae 52 vs. 54. Some of these aspects, along with those of adjoining figures may be attributed to age and growth, but they are substantial enough to warrant further study. Elevation to species level identification as collections grow is anticipated.

Depths:

Depth distributions from midwater trawl records place *Aethotaxids* at 350-1000 m or more, where low water temperatures require a strong endowment of antifreeze, as well as remarkable adaptations to weightlessness. Few have been taken in bottom trawls. That these species have become well adjusted to existing environs may be assumed from ages attained of more than 30 years, shown in otoliths from Weddell Sea examples (HUBOLD & EKAU, 1987; EKAU, 1988).

Physiology:

As with other polar fishes, the two genera of the subfamily Pleuragramminae, *Aethotaxis* and *Pleuragramma*, show reduced counts of erythrocytes, haemoglobin and myoglobin cells and, these being the lowest, such fish are believed to be the most sluggish of the nototheniids. (KUNZMANN, 1991). Also *Aethotaxis*, lacks a developed

choroid *rete mirabile*, supplying the ocular system, to allow freeze avoidance for exposed eye tissue (KUNZMANN, 1991).

These two genera do produce levels of antifreeze glycopeptides (AFPG) higher than in other known cold-dwelling fish, and *Aethotaxis* exceeds all species of Nototheniidae in having the highest lipid content (EASTMAN, 1993). WOEHRMANN (1997) plots these two genera as highest in his graph of thermal hysteresis (to weight) in polar fishes, meaning that they are high in amino acid composition (60% alanine in *Pleuragramma*). Glycopeptides are synthesized in the liver in cold water fishes and are circulated into the blood stream. The kidneys are aglomerular in this group, an adaptation considered essential for fish to survive in the most frigid waters (EASTMAN, 1993). The loss of the flushing function of the glomerules is seen as a probable metabolic energy conservation provision, saving the "cost" of reconverting fluid from the urine. Saving ions and molecules from being filtered from the plasma means that energy is not needed to resorb them. By contrast, the bovicthiid fishes of the less cold Subantarctic, have a pleisiomorphic, unmodified kidney and the best developed glomeruli (EASTMAN & de VRIES, 1982; EASTMAN, 1993).

Osteology:

Adding to other modifications for buoyancy, the bones of this subfamily, especially of *Aethotaxis*, have undergone reduction and fusion, notable in much of the skeleton (EASTMAN, 1993). Contrasting with features of more phylogenetically primitive notothenioid ancestors, the palatine bones are most strongly elongate, the mesopterygoids have become long and slender, the frontal shortened. (VOSKOBOINIKOVA, 1982; BALUSHKIN, 1992; WOEHRMANN, 1997). These, with other reductions and adaptations, characterize this as an apomorphic subfamily. Phylogenetic history is supported by osteologic studies of adults with a series of 13 mm-36 mm juveniles by VOSKOBOINIKOVA & KELLERMANN (1997). These authors suggest also that some further differences, not explained, warrant placing *P. antarcticum* in a separate subfamily. This is now advisable, for even without further evidence we have been shown, above, that in association with advanced physiology, morphologic differences exist, the pleuragrammids carrying their lipids in connective tissue sacs, while aethotaxids acquire buoyancy from adipose cell deposits. This suggests a definite case of parallel or convergent evolution rather than a close relationship (de WITT *et al.*, 1990; EAKIN, pers. comm.). Thus we have a subfamily Aethotaxinae followed by Pleuragramminae. (The affinity of the other members of the tribe Pleuragrammiini is yet to be established). This is not the only instance of convergent adaptation toward reduced body weight. That buoyancy is attained in similar adaptations among other secondarily pelagic species that are not related has been known, and recently noted for fishes of the Lake Baikal family Comephoridae, as well as Antarctic Ocean examples, by PRIODINA *et al.* (1998).



Fig. 4 - Infraorbital canal of the cephalic sensory system of a. *Aethotaxis*, b. *Pleuragramma* (from ANDERSEN, 1984).

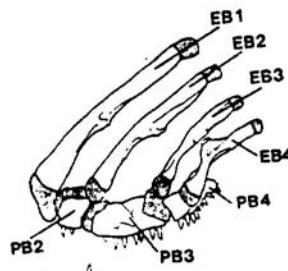


Fig. 5 - Gill arch of an *Aethotaxis* with cartilaginous - tipped epibranchials (EB 1-4; PBs are pharyngobranchials). (from IWAMI & ABE, 1984).

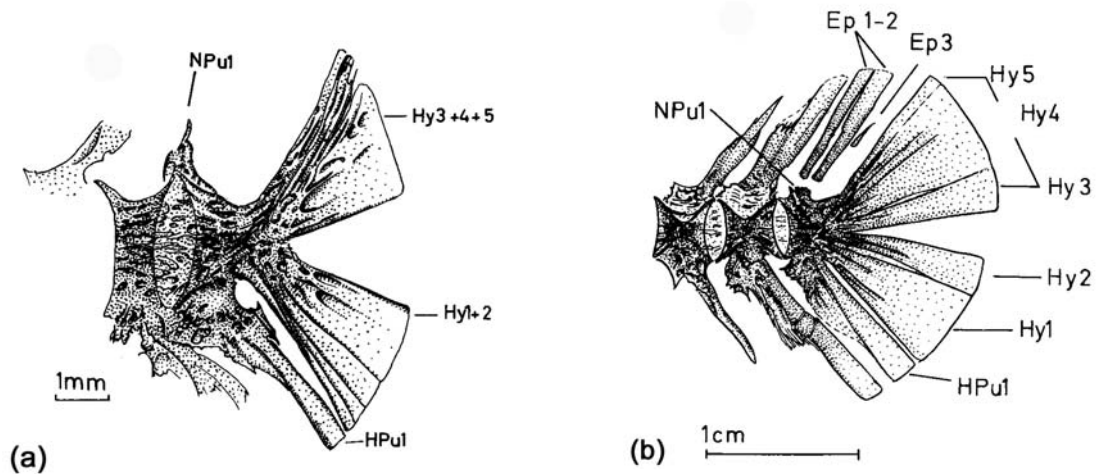


Fig. 6 - Caudal skeleton differences of *Pleuragramma antarcticum* and *Aethotaxis mitopteryx*. Hy, hypural. Ep, epural. Un, uroneural. Pu, preural. Npu, neural spine of preural centra, Hpu, haemal spine of preural centra (from ANDERSEN, 1984). Note the reduction - fusion extreme for members of the family Nototheniidae.

Phylogenetic status:

The subfamily Pleuragramminae has been considered more phylogenetically advanced than other nototheniids (ANDRIASHEV, 1965; ANDERSEN & HUREAU, 1979; ANDERSEN, 1984). In addition to showing the derived nature in larval bone development VOSKOBOYNIKOVA & KELLERMANN (1997) show a series of contrasting characters among the nototheniids and establish strong evidence for the bovicthids and earlier genera to have a plesiomorphic form while the pleuragrammin autapomorphies are seen as the most recent in the family emergence. Advances show in the longer neurocranium, the longer and lower ethmoid region, a broad interocular space, the prominent skull profile and numerous reductions in the skeleton. Gill arches are more elongate than in comparable nototheniids, with the tips cartilaginous, as in the subsequent, more highly derived Artedidraconidae and other notothenioid families, but like none other in its own family (Fig. 4a, from IWAMI & ABE, 1984). Further differences show that *P. antarcticum* could be assigned to a subfamily of its own, separate from *Aethotaxis* (VOSKOBOYNIKOVA & KELLERMANN, 1997). Evidence reviewed here constitutes a case for *Aethotaxis* to be placed alone (or with other pelagic nototheniids) in a next-highly evolved nototheniid subfamily. Larger collections will help in this determination, as well and may provide evidence on distribution and ecology.

CONCLUSION

Two subspecies of *Aethotaxis mitopteryx* are valid. Also the evidence reviewed here and the existence of further differences indicate that the genus *Aethotaxis*, must now be seen separated from the subfamily Pleuragramminae, where the nominal genus remains, and placed by itself or perhaps with other pelagic nototheniids in a next-highly evolved nototheniid subfamily, AETHOTAXINAE. Larger collections are expected to support this determination, as well as provide evidence on species distribution and ecology.

ACKNOWLEDGEMENTS

D. Catania and S. L. Jewett arranged the loan and viewing of holotypes, and Catania provided an X-ray photo; R. R. Eakin, and P. A. Hastings advised on the early draft of this paper, J. Dearborn, J. T. Eastman, T. Iwami, A. Kunzmann, A. Kellermann, O. Voskoboinikova, A. Woehrmann and C. Zimmermann offered useful information. T. Iwamoto and W. E. Eschmeyer generously shared facilities.

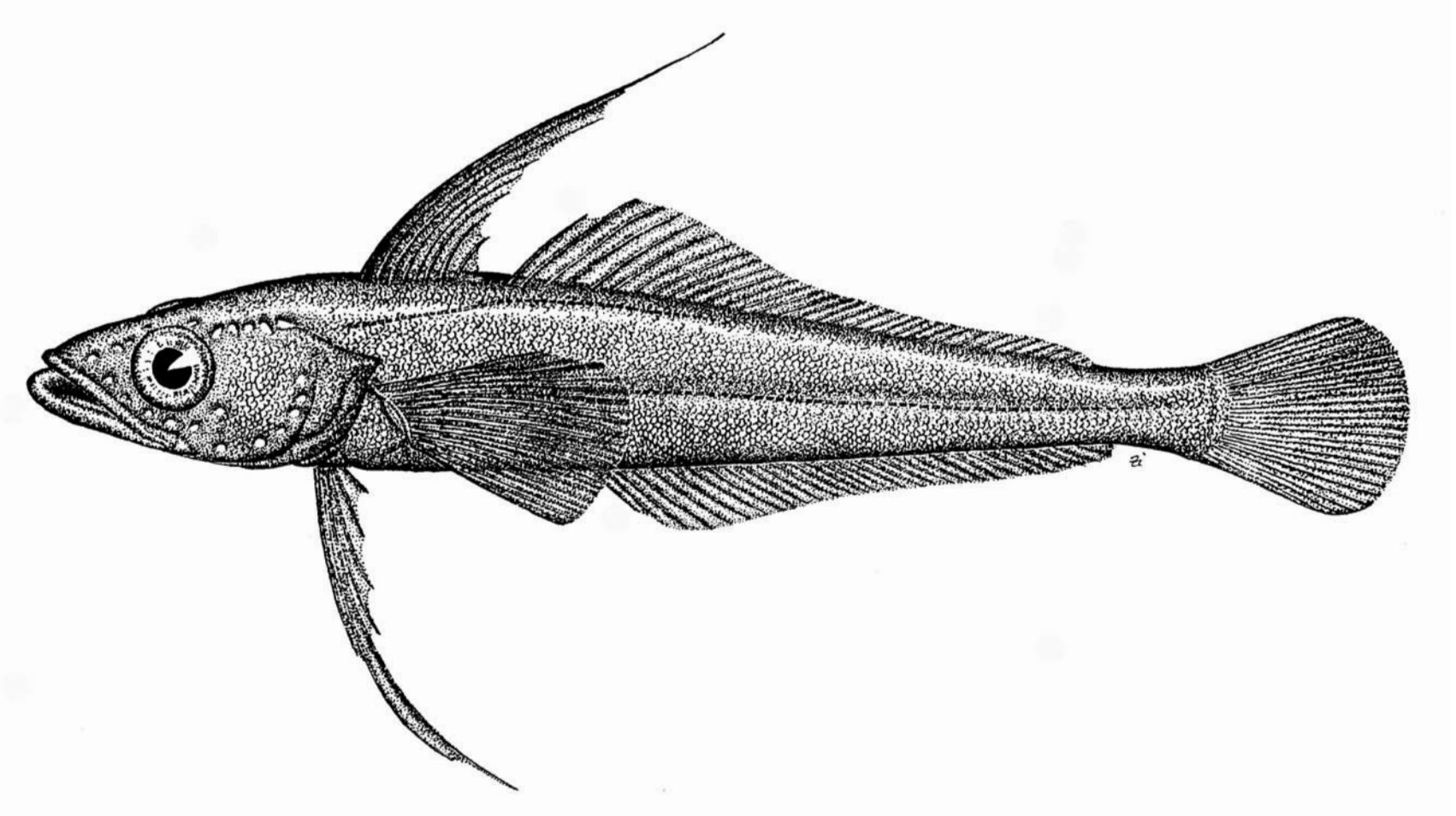


Plate I:
Aethotaxis mitopteryx de Witt, 1962. Drawn from life, KUNZMANN & ZIMMERMANN, 1992.

REFERENCES

ANDERSEN, N. C.:

1984. Genera and subfamilies of the family Nototheniidae (Pisces, Perciformes) from the Antarctic and subantarctic. *Steenstrupia*. V. **10** (1) pp. 1-34.

ANDERSEN, N. C. & J.-C. HUREAU:

1979. Proposition pour une nouvelle classification des Nototheniinae (Pisces, Perciformes, Nototheniidae). *Cybium*. **3** (6): 47-53.

ANDRIASHEV, A. P.:

1965. A general review of the Antarctic fish fauna. *In: Biogeography and Ecology in Antarctica. Monogr. Biologicae* edited by J. Van Meighen & P. Van Oye, Vol. **XV**: 491-550. Junk, The Hague.
1986. A general review of the Antarctic Bottom fish fauna. *Proc. Zoological Institute* **153**: 9-45, USSR Acad. Sci. (In Russian), and *in: Kullander, S. O. & B. Fernholm (eds.), 1987: Proc. VthProc. Vth Congr. of European Ichthyologists (1985), Stockholm, pp. 358-372 (In English).*

BALUSHKIN, A. B.:

1984. Morphological basis of the systematics and phylogeny of the notothenioid fishes, *Proc. Zool. Institute, Leningrad*. **151**: 139 pp. (In Russian).
1992. Classification, relationships and origin of the families of the notothenioid fish of the suborder Notothenioidei. *Vopr. Ikhtiol.* **32** (3): 3-19. (In Russian).

de WITT, H. H.:

1962. A new Antarctic nototheniid fish with notes on two recently described nototheniiforms, *Copeia*, 1962 (4): 826-833. (Figs. 2, 3 & 4, photos of holotype).

de WITT, H. H., P. C. HEEMSTRA & O. GON:

1990. Nototheniidae. 283-331. *In: Fishes of the Southern Ocean*, edited by O. Gon & P. C. Heemstra, *J. L. B. Smith Inst. of Ichthyology*, Grahams-town.

EASTMAN, J. E.:

1981. Morphological specializations in antarctic fishes. *Antar. Jour., U. S.* **16**: 146-147. [Fig. D: cross-section of rectum of *Aethotaxis*].
1983. Vertebral variation in Notothenioid fishes from McMurdo Sound, Antarctica. *Polar Biol.* (1983) **1**: 217-220.
1993. *Antarctic Fish Biology*. 322. Academic Press, San Diego.

EASTMAN, J. E. & A. L. de VRIES:

1982. Buoyancy studies of notothenioid fishes in McMurdo Sound, Antarctica. *Copeia*, 1982, (2): 385-393.

EFREMENKO, V. N.:

1983. Atlas of Fish Larvae of the Southern Ocean. *Cybium* 1983, 7 (2): 1-75.

EKAU, W.:

1988. Ecomorphology of nototheniid fish from the Weddell Sea, Antarctica. *Ber. Polarforsch.* **51**: 1-140. (In German).
1990. Morphological adaptations and mode of life in High Antarctic fish. *In: Biol. of Antarctic fish.* G. Di Prisco, B. Maresca & B. Tota. 23-39.

ESCHMEYER, W. N.:

1990. *Catalog of the genera of Recent fishes.* 697. Calif. Acad. Sci., San Francisco.

FISCHER, W. & J.-P. HUREAU:

1985. Southern Ocean: CCAMLR Fishing Areas 48, 58 & 88. Vol. **II**, 334-335: in *FAO Species Identification Sheets for Fishery Purposes.* (Fig. P. 334, uncaptioned). United Nation Food and Agriculture Organization, Rome.

GERASEMCHUK, V. V., A. S. TREZHENKO & A. S. PIOTROVSKIY:

1980. A find of a rare fish, *Aethotaxis mitopteryx* DeWitt, 1962 (Nototheniidae, Osteichthys) in the Indian Ocean sector of the Antarctic. *Jour. Ichth.* **20** (4): 138-140.

HUBOLD, G. & W. EKAU:

1987. Midwater fish of the Weddell Sea. *In: Vth Congress of European Ichthyologists*, Stockholm, 1985, edited by S. Kullander & B. Fernholm. 391-396.

IWAMI, T.:

1994. Pers. Com. Ltr. of 8-VI-1994.

IWAMI, T. & T. ABE:

1982. Notes on the fishes collected during the 1981-82 exploration... off the South Shetland Islands. *Mem. Nat. Inst. Polar Res.* **23**: 55-63.

JEWETT, S. L.:

1998. National Museum of Natural History (Personal Communication).

KELLERMANN, A.:

1990. Catalogue of early life stages of Antarctic nototheniid fishes. *Ber. Polarforsch.* **67**: 45-136.

KENNETT, J. P.:

1978. The development of planktonic biogeography in the Southern Ocean during the Cenozoic. *Mar. Micropal.* **3**: 301-345.

KUNZMANN, A., A. FAGER, R. d'AVINO & G. Di PRISCO:

1992. Haematological studies on *Aethotaxis mitopteryx* De Witt, a high-Antarctic fish with a single haemoglobin. *Polar Biol.* **12**: 141-145.

KUNZMANN, A. & C. ZIMMERMANN:

1992. *Aethotaxis mitopteryx*, a high-Antarctic fish with benthopelagic mode of life *Mar. Ecol. Prog. Ser. Inter-Research 1992*, **88**: 33-40.

MILLER, R. G.:

1993. *History and Atlas of the Fishes of the Antarctic Ocean*. pp. 248-251, (Pl. 44, 45 redrawn from the holotypes).
- 1957-98. Unpublished field and lab notes.
1997. The New Character of the Antarctic Ocean. *In: Commemorative Symposium Centennial of Portuguese Oceanography, Cascais, 1 to 3 February 1996*, edited by L. Saldanha & P. Ré. Lisbon.

PERMITIN, Y. Y.:

1966. New data on the species composition and distribution of the fishes of the Scotia Sea in the Antarctic. *Communication 1 Vopros. Ikhtiol.* **6**: No 3 (40).
1977. Species composition and zoographical analysis of the bottom fish fauna of the Scotia Sea. *Jour. Ichth.* **17** (5): 710-726.

PRIRODINA, V. P., V. G. SIDELEVA & I. V. KHANAIEV:

1998. Comparative karyological data on the secondarily pelagic fishes of the Antarctic and the Lake Baikal. *Fish Biodiversity. Book of Abstracts*. Ninth Internatl. Cong. Euro. Ichthyol. (CEI 9), Napoli-Trieste, 1987.

TOTTEN, A. K.:

1914. The structure and development of the caudal skeleton of the teleostean fish *Pleuragramma antarcticum*. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 251-261.

VOSKOBONIKOVA, O. S.:

1982. Reduction of the pterygoid bones of the visceral skeleton during the evolution of

- the suborder Notothenioidei (Perciformes). *Jour. Ichth.* (5): 105-111.
1986. Evolution of the visceral skeleton and phylogeny of the Nototheniidae in morphology and distribution of the fishes of the Southern Ocean. *Trudy Inst. Zool.* Leningrad. (In Russian).
1994. On the rate of the osteological development of eleven species of the nototheniid fish (Nototheniidae). *Vopros. Ikhtyol.* **34** (4): 501-508. (In Russian).
- VOSKOBOINIKOVA, O. S. & A. KELLERMANN:
1997. The osteological development of nine species of Nototheniidae (Perciformes: Notothenioidei). *Cybium* **21** (3): 231-264.
- VOSKOBOINIKOVA, O. S., O. Y. TERESHCUK & A. KELLERMANN:
1994. Osteological development of the Antarctic Silverfish *Pleuragramma antarcticum* (Nototheiidae). *Cybium* **18** (3): 251-271.
- WOEHRMANN, A.:
1997. Freezing resistance in Antarctic and Arctic fishes: its relation to mode of life, ecology and evolution *Cybium* **21** (4): 423-442.
- WOEHRMANN, A. & C. ZIMMERMANN:
1992. Comparative investigations on the fish fauna of the Weddell Sea and the Lazarev Sea. *Ber. Polarforsch.* **100**: 208-222.

LIST OF PUBLICATIONS OF LUIZ SALDANHA FROM 1959 UP TO 2001

Compiled by ARMANDO J. ALMEIDA ¹

SALDANHA, L.:

1959. Alguns processos usuais para a preparação e conservação de animais marinhos. *Naturália*, **8** (1): 1-14.

SALDANHA, L.:

1959. Como nasceu a secção de estudos submarinos da Sociedade Portuguesa de Ciências Naturais. *Naturália*, **8** (1): 1-5.

SALDANHA, L.:

1960. Recordando a Zoologia. *CPAS. Revista Portuguesa de Actividades Subaquáticas*, **2**: 1-2.

SALDANHA, L.:

1962. Exploração submarina. *O Sesimbrense*, **359**: 1 e 3.

SALDANHA, L.:

1965. Sobre três espécies de teleósteos (Nettastomidae e Notacanthidae) novas para a Costa de Portugal. *Notas e Estudos do Instituto de Biologia Marinha*, **32/3**: 1-18.

SALDANHA, L.:

1965. As espécies cinegéticas do Norte de Angola. *Caça e tiro ao voo*, **7**: 32-33, 36.

SALDANHA, L.:

1965. Como colher, preparar e conservar animais marinhos. *Boletim do Centro Português de Actividades Subaquáticas*, **11**: 8-9.

¹ Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, Departamento de Biologia Animal, Laboratório Marítimo da Guia, Estrada do Guincho, Forte N. Sr.^a da Guia, 2750-642 Cascais, Portugal. E-mail: aalmeida@fc.ul.pt

SALDANHA, L.:

1966. Sobre a ocorrência na costa de Sesimbra de jovens de *Chromis chromis* (L.) (Pisces, Pomacentridae). *Arquivos do Museu Bocage*, (2ª Série), **1**. *Notas e Suplementos*, **4**: 11-13.

SALDANHA, L.:

1966. *Polymetme corythaeola* – Espèce nouvelle pour la faune de Portugal (Pisces, Gonostomatidae). *Arquivos do Museu Bocage*, (2ª Série), **1**. *Notas e Suplementos*, **7**: 27-32.

SALDANHA, L.:

1966. Sur l'identité spécifique de *Muraenosaurus guntheri* Osorio, 1909 et *Nettastoma melanurum* Raf., 1810 (Pisces, Nettastomidae). *Arquivos do Museu Bocage*, (2ª Série), **1** (9): 131-141.

SALDANHA, L.:

1966. Parques Nacionais Submarinos. *Boletim do Centro Português de Actividades Subaquáticas*, **12**: 12.

SALDANHA, L.:

1966. Fauna do Noroeste de Angola. *Geographica*, Ano II, **8**: 2-15.

SALDANHA, L.:

1967. Un poisson Anguilliforme (Congridae) nouveau pour la faune du Portugal: *Gnathophis mystax* (Delaroche, 1809). *Arquivos do Museu Bocage*, (2ª Série), **1** (20): 425-442.

SALDANHA, L.:

1967. O “Jean Charcot” e o batiscafo “Archimède” nas águas da Madeira. *Geographica*, Ano III, **9**: 57-67.

SERRÃO, E. C. & L. SALDANHA:

1967. Vasos cerâmicos Angolanos – seu paralelismo com os pré-históricos europeus. *Geographica*, Ano III, **10**: 34-54.

SALDANHA, L. & J. BLACHE:

1968. Contribution a la connaissance de *Facciolella physonema* (Facciola, 1914) (Pisces, Anguilliformi, Nettastomidae). *Revista da Faculdade de Ciências, Lisboa*, (2ª Série), C, **15** (2): 181-202.

SALDANHA, L.:

1968. Sur la présence de jeunes de *Zenopsis conchifer* (Lowe 1850) dans les eaux du Portugal (Pisces, Zeidae). *Arquivos do Museu Bocage*, (2^a Série), **2**. *Notas e Suplementos*, **13**: 11-16.

SALDANHA, L.:

1968. Sur la capture de *Anarchias grassi* (Roule, 1916) dans l'Archipel de Madère (Pisces, Anguilliformi, Muraenidae). *Arquivos do Museu Bocage*, (2^a Série), **2**. *Notas e Suplementos*, **14**: 17-19.

FERNANDES, J. A. & L. SALDANHA:

1968. Técnicas de colheita, preparação e conservação de exemplares zoológicos – II Curso de Actualização e Extensão Universitária em Ciências Naturais. *Boletim da Sociedade Portuguesa de Ciências Naturais*, **20**: 135-152.

SALDANHA, L.:

1968. Notas etnográficas – Noroeste de Angola. *Geographica*, **13**: 71-85.

SALDANHA, L.:

1969. *Ophisichthys dubius* Osório, 1917 synonyme de *Panturichthys mauritanicus* Pellegrin, 1913 (Pisces, Anguilliformi, Heterenchelidae). *Arquivos do Museu Bocage*, (2^a Série), **2** (10): 131-137.

BLACHE, J., G. MAUL & L. SALDANHA:

1970. Présence d'adultes et de larves de *Nettodarus brevirostris* et de *Nettodarus sp.* dans l'Atlantique orientale (Pisces, Anguilliformes, Nettodaridae) *Arquivos do Museu Bocage*, (2^a Série), **2** (16): 319-331.

SALDANHA, L.:

1970. A campanha oceanográfica francesa do "Jean Charcot" e do batiscafo "Archimède" no Arquipélago da Madeira. *Naturália*, **10** (1): 31-35.

SALDANHA, L.:

1971. Observations bionomiques à "Pedra da Anixa". *Bulletin de l'Association des professeurs de Biologie-Géologie*, Suppl. **201**: 127-132.

BLACHE, J. & L. SALDANHA:

1972. Contribution à la connaissance des Poissons Anguilliformes de la côte occidentale d'Afrique. 12 – Les Genres *Pisodonophis*, *Ophichthus*, *Brachysomophis* et *Ophisurus* (Fam. des Ophichthidae). *Bulletin de l'Institut Fondamental d'Afrique Noire*, **34**, (A), (1): 127-159.

THIREAU, M. & L. SALDANHA:

1972. Liste commentée d'Amphibiens et de Reptiles récoltés au Portugal. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 3^{ème} Série, **28** (Zoologie 22): 143-156.

SALDANHA, L.:

1972. Mission du bathyscaphe Archimède aux Açores (1969). Observations faites au cours de la plongée 7. *Publications du Centre National pour l'exploitation des Océans (CNEXO)*, Série: *Résultats des campagnes à la mer*, **03**-1972: 89-91.

SALDANHA, L.:

1972. Quelques remarques au sujet des poissons photographiés lors des plongées du bathyscaphe "Archimède" aux Açores – 1969. *Publications du Centre National pour l'exploitation des Océans (CNEXO)*, Série: *Résultats des campagnes à la mer*, **03**-1972: 115-119.

SALDANHA, L.:

1972. Preparação e conservação de animais marinhos. *Arquivos do Museu Bocage*, Série: *Extensão Cultural e Ensino*, **9**: 1-16.

SALDANHA, L.:

1973. La côte du Mozambique. Résultats d'une exploration zoologique préliminaire. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, (3), 158, *Ecologie générale*, **14**: 249-259.

SALDANHA, L.:

1973. Présence de populations denses d'*Ophiocomina nigra* (O. F. Müller) sur la côte d'Arrábida (Portugal) (Echinodermata, Ophiuroidea). *Revista da Faculdade de Ciências de Lisboa*, (2^a Série), **17** (2): 427-436.

BLACHE, J., M.-L. BAUCHOT & L. SALDANHA:

1973. Anguillidae. In: *Check-list of the fishes of the north-eastern Atlantic and of the Mediterranean* (CLOFNAM), Unesco, pp. 220-222

BLACHE, J., M.-L. BAUCHOT & L. SALDANHA:

1973. Simenchelidae. *Ibidem*, p. 223.

BLACHE, J., M.-L. BAUCHOT & L. SALDANHA:

1973. Muraenidae. *Ibidem*, pp. 224-227.

BLACHE, J., M.-L. BAUCHOT & L. SALDANHA:

1973. Heterenchelidae. *Ibidem*, p. 228.

BLACHE, J., M.-L. BAUCHOT & L. SALDANHA:

1973. Serrivomeridae. *Ibidem*, pp. 220-230.

BLACHE, J., M.-L. BAUCHOT & L. SALDANHA:

1973. Xenocongridae. *Ibidem*, p. 233.

BLACHE, J., M.-L. BAUCHOT & L. SALDANHA:

1973. Cyemidae. *Ibidem*, p. 234.

BLACHE, J., M.-L. BAUCHOT & L. SALDANHA:

1973. Muraenesocidae. *Ibidem*, p. 235.

BLACHE, J., M.-L. BAUCHOT & L. SALDANHA:

1973. Nettastomidae. *Ibidem*, pp. 236-237.

BLACHE, J., M.-L. BAUCHOT & L. SALDANHA:

1973. Nettodaridae. *Ibidem*, p. 238.

BLACHE, J., M.-L. BAUCHOT & L. SALDANHA:

1973. Congridae. *Ibidem*, pp. 239-243.

BLACHE, J., M.-L. BAUCHOT & L. SALDANHA:

1973. Derichthyidae. *Ibidem*, p. 244.

BLACHE, J., M.-L. BAUCHOT & L. SALDANHA:

1973. Echelidae. *Ibidem*, p. 245.

BLACHE, J., M.-L. BAUCHOT & L. SALDANHA:

1973. Nessorhamphidae. *Ibidem*, p. 246.

BLACHE, J., M.-L. BAUCHOT & L. SALDANHA:

1973. Ophichthidae. *Ibidem*, pp. 247-251.

BLACHE, J., M.-L. BAUCHOT & L. SALDANHA:

1973. Synaphobranchidae. *Ibidem*, pp. 252-253.

SALDANHA, L.:

1974. Machado de pedra polida recolhido na Pedra da Anixa (Portinho da Arrábida).

Boletim do Centro de Estudos do Museu Arqueológico Municipal de Sesimbra. Estudos Arqueológicos, **1** (1968-1971): 123-127.

SALDANHA, L.:

1974. *Estudo do povoamento dos horizontes superiores da rocha litoral da costa da Arrábida (Portugal)*. Ph. D. Thesis. *Arquivos do Museu Bocage*, (2^a Série), **5** (1): 382 pp.

ZIBROWIUS, H. & L. SALDANHA:

1976. Scléactiniaires récoltés en plongée au Portugal et dans les archipels de Madère et des Açores. *Boletim da Sociedade Portuguesa de Ciências Naturais*, **16**: 91-114.

SALDANHA, L.:

1977. Poissons capturés et photographiés lors des plongées du bathyscaphe Archimède aux Açores – 1969. *Arquivos do Museu Bocage*, (2^a Série), **6** (3): 35-50.

SALDANHA, L.:

1977. *Lophotus lacepedei* Giorna, 1809 (Pisces, Lophotidae) signalé pour la première fois sur la cotê portugaise. *Arquivos do Museu Bocage*, (2^a Série), **6** (4): 51-59.

COSTA PEREIRA, N. & L. SALDANHA:

1977. Sur la distribution de *Tarpon atlanticus* (Val., 1847) (Pisces, Megalopidae) dans l'Atlantique oriental. *Memórias do Museu do Mar*, (Ser. Zool.), **1** (1): 1-15.

SALDANHA, L.:

1978. Museu Bocage. *Copeia*, 1978-4: 739-740.

SALDANHA, L.:

1979. Désignation d'un néotype pour *Callechlys guineensis* (Osório, 1894) et validation de l'espèce (Pisces, Anguilliformes, Ophichthidae). *Cybium*, (3^{ème} Sér.), 1979-7: 97-98.

SALDANHA, L.:

1979. Peuplements benthiques littoraux de substrat rocheux de la côte du Portugal. *Actas del 1^{er} Simposio Ibérico de Estudios del Bentos Marino*. San Sebastián, Vol. **2**: 781-793.

SALDANHA, L.:

1980. Régime alimentaire de *Synaphobranchus kaupi* Johnston, 1862 (Pisces,

Synphobranchidae) au large des côtes européennes. *Cybium*, (3^{ème} Sér.), **8**: 91-98.

SALDANHA, L.:

1980. King Carlos of Portugal, a pioneer in European Oceanography. In: *Oceanography. The Past*. (eds.: Mary Sears & D. Merriman), pp. 606-613. Springer-Verlag.

SALDANHA, L.:

1980. *Fauna Submarina Atlântica – Portugal Continental, Açores, Madeira*. Ed. Europa América, 179 pp.

SALDANHA, L.:

1981. Présence de *Paraconger macrops* (Gunther, 1870) aux Açores (Pisces, Congridae) *Cybium*, 3^{ème} Sér., **5** (2): 95-97.

SALDANHA, L.:

1982. Saccopharyngiformes – Poissons des côtes Nord-Ouest Africaines (Campagnes de la “Thalassa”, 1962, 1968, 1971 et 1973). *Revue des Travaux de l’Institut des Pêches maritimes*, **45** (1): 5-71.

SALDANHA, L.:

1982. Anguilliformes. *Ibidem*, pp. 7-20.

SALDANHA, L. & N. MERRETT:

1982. A new species of the deep-sea eel genus *Ilyophis* Gilbert (Synphobranchidae) from the eastern North Atlantic, with comments on its ecology and intrafamilial relationships. *Journal of Fish Biology*, **21**: 623-636.

SALDANHA, L.:

1982. Remarques sur *Taenioconger longissimus* et *Paraconger macrops* à Madère (Pisces, Congridae). *Cybium*, **6** (4): 3-14.

SALDANHA, L.:

1982. O rei D. Carlos pioneiro da Oceanografia europeia. *Revista de Marinha*, **110**: 3-8.

SALDANHA, L.:

1982. [1980]. Deep-sea food chains. In: *Actual problems of oceanography in Portugal*, pp. 41-44. Nato/JNICT.

SALDANHA, L.:

- 1982-83. Recherches de biologie marine aux îles Açores. In: *Biomar, Comptes rendues du Séminaire de Biologie marine* (eds.: M. Jangoux & G. Van de Vyver), pp. 70-78. Presses Universitaires de Bruxelles.

ARDRE, F., M. T. L'HARDY-HALOS & L. SALDANHA:

1982. Observations nouvelles sur la morphologie et la répartition géographique de trois céramiales: *Ceramium cinnabarinum*, *Mesothamnion caribaeum* et *Ctenosiphonia hypnoides*. *Cryptogamie Algologie*, **3** (1): 3-20.

SALDANHA, L.:

1983. Aspectos biológicos. In: Ciclo de Conferências sobre as Regiões Polares. *Boletim da Sociedade de Geografia de Lisboa*, Série **101** (7-12): 79-91.

SALDANHA, L.:

1984. Portugal – L'Appel de l'Océan. *Océans*, **131**: 32-37.

SALDANHA, L.:

1985. Biótopos e espécies marinhas a proteger. *Actas do colóquio nacional para a conservação das zonas ribeirinhas (litoral marítimo, margens fluviais e lacustres)*, pp. 117-123.

SALDANHA, L.:

1985. Açores. Le temps de la sauvegarde. *Océans*, **147**: 48-55.

ALMEIDA, A. J., F. ANDRADE, J. M. BERNARDO, L. CANCELA da FONSECA, A. M. COSTA, J. PAULA, P. RÉ & L. SALDANHA:

1985. Estrutura, Dinâmica e Produção de Ecossistemas Estuarinos e Lagunares Costeiros. *Congresso sobre o Alentejo, Semeando Novos Rumos*, **3**: 1517-1521.

MERRETT, N. & L. SALDANHA:

1985. Aspects of the morphology and ecology of some unusual deep-sea eels (Synphobranchidae, Derichthyidae and Nettastomidae) from the eastern North Atlantic. *Journal of Fish Biology*, **27**: 719-747.

SALDANHA, L.:

1986. A protecção e a conservação do meio marinho. In: *Que futuro para a costa Sudoeste*, Ambiente em discussão 1, pp. 51-55. Liga para a Protecção da Natureza.

SALDANHA, L., E. MAUL, M. BISCOITO & F. ANDRADE:

1986. On the identity of *Heteroconger longissimus* (Günther, 1870) and *Heteroconger halis* (Böhlke, 1957) (Pisces, Congridae). *Bocagiana*, **104**: 1-17.

SALDANHA, L.:

1986. Heterenchelyidae. In: *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*, Vol. II (eds.: P. J. P. Whitehead *et al.*), pp. 545-547. Unesco, Paris.

SALDANHA, L.:

1986. Xenocongridae. *Ibidem*, pp. 555-556.

SALDANHA, L. & M.-L. BAUCHOT:

1986. Cyemidae. *Ibidem*, pp. 557-558.

BAUCHOT, M.-L. & L. SALDANHA:

1986. Muraenesocidae. *Ibidem*, pp. 559-561.

SALDANHA, L.:

1986. Nettastomatidae. *Ibidem*, pp. 562-566.

BAUCHOT, M.-L. & L. SALDANHA:

1986. Congridae. *Ibidem*, pp. 567-574.

BAUCHOT, M.-L. & L. SALDANHA:

1986. Derichthyidae. *Ibidem*, pp. 575-576.

SALDANHA, L. & M.-L. BAUCHOT:

1986. Synaphobranchidae. *Ibidem*, pp. 586-592.

SALDANHA, L. & N. MERRETT:

1987. The Osteology of *Ilyophis blachei* and its contribution to a diagnosis of the Synaphobranchidae (Pisces, Anguilliformes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **91**: 343-356.

SALDANHA, L.:

1988. A protecção e a conservação do meio marinho nos Açores e na Madeira. *Primeiras Jornadas Atlânticas de Protecção do Meio Ambiente*, pp. 315-317. Angra do Heroísmo.

SALDANHA, L.:

1988. Notes sur le régime alimentaire de deux poissons de profondeur: *Alepocephalus bairdii* et *Bathypterois dubius*. *Cybium*, **12** (2): 169-171.

SALDANHA, L.:

1989. Euskal Herriko itsas sakonetaro fauna. [Fauna marinha profunda do País Basco], Ed. Krisaly, 101 pp.

DAGET, J. & L. SALDANHA:

1989. Histoires naturelles franco-portugaises du XIX siècle. *Publicações Avulsas do Instituto Nacional de Investigação das Pescas*, **15**: 252 pp.

QUÉRO, J.-C., J. C. HUREAU, A. POST & L. SALDANHA (Eds.):

1990. *Check-list of the Fishes of the eastern tropical Atlantic, Clofeta*. Ed. Unesco, EIU, Jnict, Vols. **1-3**: 1500 pp.

SALDANHA, L.:

1990. Megalopidae. In: *Check-list of the Fishes of the eastern tropical Atlantic, Clofeta*, Vols. I-III, 1500 pp (eds.: J.-C. Quéro, J. C. Hureau, A. Post & L. Saldanha), pp. 120-121. Unesco, EIU, Jnict.

SALDANHA, L.:

1990. Serrivomeridae. *Ibidem*, pp. 169-171.

SALDANHA, L.:

1990. Cyemidae. *Ibidem*, p. 203.

SALDANHA, L.:

1990. The Forbes Azoic Theory and the Portuguese zoologists of the 19th century. In: *Ocean Sciences: Their History and Relation to Man. Proceedings of the 4th International Congress on the History of Oceanography (1987)*, *Deutsche Hydrographische Zeitschrift, Ergänzungshet Reihe B*, Vol. 22, 603 pp (eds.: W. Lenz & M. Deacon), pp. 166-173.

SALDANHA, L., A. ALMEIDA, M. LEDOYER & P. RÉ:

1990. Operations réalisées dans le cratère de l'île Saint-Paul au cours de la campagne MD 50/JASUS. In: *Les publications de la Mission de Recherche des Terres Australes et Antarctiques Françaises – Les rapports des campagnes à la mer – La campagne MD 50/JASUS aux îles St. Paul et Amsterdam à bord du “Marion-Dufresne”*, Vol. 86-04 (ed.: P. Arnaud), pp. 121-123. 3 Juillet-1 août, 1986, TAAF.

SALDANHA, L.:

1991. Aspects de la zonation benthique dans le cratère de l'île St. Paul (Océan Indien). *Actas do V Simposio Ibérico de Estudios del Bentos Marino*, **1**: 19-26.

SALDANHA, L.:

1991. Vasco Manuel Alves Monteiro Marques, 1953-1985. *Actas do V Simposio Ibérico de Estudios del Bentos Marino*, **1**: 14-18.

SALDANHA, L.:

1991. Fauna das profundidades marinhas. *Colóquio/Ciências*, Ano 3, **7**: 26-42.

SALDANHA, L.:

1991. Situação do Biota marinho no domínio do litoral português. In: *Livro Branco sobre o estado do ambiente em Portugal*, 2 Vols (eds.: F. Duarte Santos, C. Borrego, F. Santana, J. F. Santos & M. Magalhães Ramalho), 404 pp.

SALDANHA, L.:

1991. Os biólogos e a investigação dos recursos vivos marinhos. *Boletim da Associação Portuguesa de Biólogos*, **15**: 2-6.

SALDANHA, L.:

1992. Marine fishes, habitats and conservation. *Proceedings of the 7th International Congress of Ichthyology, 1991. The Netherlands Journal of Zoology*, **42** (2-3): 190-199.

CARPINE-LANCRE, J. & L. SALDANHA:

1992. *Souverains océanographes*. Fundação Calouste Gulbenkian, 178 pp.

SALDANHA, L.:

1992. Prefácio. In: *Sob este mar português* (ed.: Paulo Oliveira), 127 pp. Edições ASA.

SALDANHA, L., P. RÉ & A. FRIAS MARTINS (Eds):

1992. *Centenaire de la dernière campagne océanographique du Prince Albert de Monaco aux Açores à bord de l'Hirondelle*. *Açoreana*, Supl. **1992**: 345 pp.

SALDANHA, L.:

1992. Note préliminaire. In: *Centenaire de la dernière campagne océanographique du Prince Albert de Monaco aux Açores à bord de l'Hirondelle*, *Açoreana*, Supl. 1992 (eds.: L. Saldanha, P. Ré & A. Frias Martins), pp. 2-5.

SALDANHA, L.:

1992. Le Prince Albert I de Monaco et le Colonel Afonso Chaves. *Ibidem*, pp. 51-56.

SALDANHA, L.:

1992. Um parque marinho no Espichel. *Sesimbra cultural*, **2**: 41-43.

SALDANHA, L.:

1993. Prince Albert of Monaco and King Carlos of Portugal. Their contribution to the knowledge of the Atlantic deep-sea fauna. *Abstracts of the V International Congress on the History of Oceanography*, 1 p.

LANGMUIR, C. H., D. FORNARI, D. COLODNER, J.-L. CHARLOU, I. COSTA, D. DÉSBROYÈRES, D. DESONIE, T. EMERSON, A. FIALA-MEDIONI, Y. FOUQUET, S. HUMPHRIS, L. SALDANHA, R. SOURS-PAGE, M. TATCHER, M. TIVEY, C. Van DOVER, K. Von DAMM, K. WIESE, & C. WILSON:

1993. Geological setting and characteristics of the Lucky Strike vent field at 17° 17' N on the Mid-Atlantic Ridge. *Eos, Transactions, American Geophysical Union*, **74**: 99.

Van DOVER, C. L., D. DESBRUYÈRES, L. SALDANHA, A. FIALA-MÉDIONI & C. LANGMUIR:

1993. A new faunal province at the Lucky Strike hydrothermal vent field. *Eos, Transactions, American Geophysical Union*, **74**: 100.

SALDANHA, L.:

1994. Atlantic Thermal Vents. The recent Discovery of the Lucky Strike site off the Azores, 20 (Abstract). In: *Actas del VIII Simposio Ibérico de Estudios del Bentos Marino*, Blanes (Girona), 381 pp.

SALDANHA, L. & J.-C. QUÉRO:

1994. *Channomuraena bauchotae* (Anguilliformes: Muraenidae), Nouvelle espèce de l'île de la Réunion, Océan Indien. *Cybium*, **18** (3): 307-313.

SALDANHA, L.:

1994. Germano da Fonseca Sacarrão – Um Biólogo Marinho, um Grande Amigo. In: *Professor Germano da Fonseca Sacarrão (1914-1992)*, pp. 73-86. Museu Nacional de História Natural. (Museu Bocage), Lisboa.

SALDANHA, L.:

1994. A época de postura de *Siphonaria algesirae* e outras notas (Gastropoda, Pulmonata, Siphonariidae). [Nota]. In: *Professor Germano da Fonseca Sacarrão (1914-1992)*, pp. 94-95. Museu Nacional de História Natural. (Museu Bocage), Lisboa.

SALDANHA, L.:

1994. Os Mares de Sesimbra e as Primeiras Explorações Oceanográficas Europeias. *Sesimbra Cultural*, **4**: 52-55.

SALDANHA, L.:

1994. Fishes observed and collected during the Alvin dives at the Lucky Strike thermal vent site (mid-Atlantic Ridge 1993). *Cybium*, **18** (4): 460-462.

DESBRUYÈRES D., A.-M. ALAYSE, E. ANTOINE, G. BARBIER, F. J. A. S. BARRIGA, M. BISCOITO, P. BRIAND, J.-P. BRULPORT, T. COMTET, L. CORNEC, P. CRASSOUS, P. DANDO, M.-C. FABRI, H. FELBECK, F. LALLIER, A. FIALA-MÉDIONI, J. GONÇALVES, F. MÉNARD, J. KERDONCUFF, J. PACHING, **L. SALDANHA** & P.-M. SARRADIN:

1994. New Information on the Ecology of Deep-Sea Vent Communities in the Azores Triple Junction Area: Preliminary Results of the DIVA 2 Cruise (May 31-July 4, 1994). *InterRidge News*, **3**: 18-19.

SALDANHA, L., A. J. ALMEIDA, F. ANDRADE & J. GUERREIRO:

1995. Observations on the diet of some slope dwelling fishes of southern Portugal. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*, **80**, **2**: 217-234.

SALDANHA, L.:

1995. *Fauna Submarina Atlântica* (2^a ed.), Ed. Europa-América, 364 pp.

QUÉRO, J.-C. & L. SALDANHA:

1995. Poissons Anguilliformes de l'Île de la Réunion (Océan Indien): description d'une nouvelle espèce. *Cybium*, **19** (1): 61-88.

ALMEIDA, A. J., A. PEGADO & L. SALDANHA:

1995. Mangrove fishes from Inhaca island (Mozambique). In: *Interlinkages between eastern-African coastal ecosystems* (ed.: M. A. Hemminga), pp. 315-319. Netherlands Institute of Ecology, Centre for Estuarine and Coastal Ecology, Yerseke (Netherlands).

PIEPENBURG, D., N. V. CHERNOVA, C. F. Von DORRIEN, J. GUTT, A. V. NEYELOV, E. RACHOR, **L. SALDANHA** & M. K. SCHMID:

1996. Megabenthic communities in the waters around Svalbard. *Polar Biology*, **16**: 431-446.

Van DOVER, C., D. DESBRUYÈRES, M. SEGONZAC, T. COMTET, **L. SALDANHA**,
A. FIALA-MÉDIONI & C. LANGMUIR:

1996. Biology of the Lucky Strike hydrothermal field. *Deep-Sea Research I*, **43** (9): 1509-1529.

SALDANHA, L., M. BISCOITO & D. DESBRUYÈRES:

1996. The Azorean deep-sea hydrothermal ecosystem: Its recent discovery. In: *Deep-sea and extreme shallow-water habits: affinities and adaptations. – Biosystematics and Ecology* (eds.: F. Uiblein, J. Ott & M. Stachowitsch), pp. 383-388, Series 11.

SALDANHA, L. & M. BISCOITO:

1997. Fishes from the Lucky Strike and Menez Gwen hydrothermal vent sites (Mid-Atlantic Ridge). *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, **49** (283): 189-206.

SALDANHA, L. & P. RÉ (Eds.):

1997. *One hundred years of Portuguese Oceanography. In the footsteps of King Carlos de Bragança. Publicações Avulsas do Museu Bocage, 2ª Série, 2*: 453 pp.

SALDANHA, L.:

1997. King Carlos de Bragança, the Father of Portuguese Oceanography. In: *One hundred years of Portuguese Oceanography. In the footsteps of King Carlos de Bragança. Publicações Avulsas do Museu Bocage, Vol. II* (eds.: L. Saldanha & P. Ré), pp. 19-38 (nova série).

ALMEIDA, A. J., **L. SALDANHA** & E. ANDRÉ:

1999. Fishes of the seagrass beds of the Inhaca island (Mozambique) – community structure and dynamics. *Arquivos do Museu Bocage, nov. sér.*, **3** (9): 265-286.

ALMEIDA, A. J., A. MARQUES & **L. SALDANHA**:

1999. Fishes of the seagrass beds of the Inhaca island (Mozambique) – Dynamic, feeding habits and sexual development of three species. *Cybium*, **23** (4): 369-376.

BISCOITO, M. & **L. SALDANHA**:

2000. Occurrence of *Chaceon affinis* (Decapoda: Geryonidae) in the vicinity of a hydrothermal vent site on the mid-Atlantic ridge. *Journal of Crustacean Biology*, **20** (1): 128-131.

ALMEIDA, A. J., L. AMOEDO & L. SALDANHA:

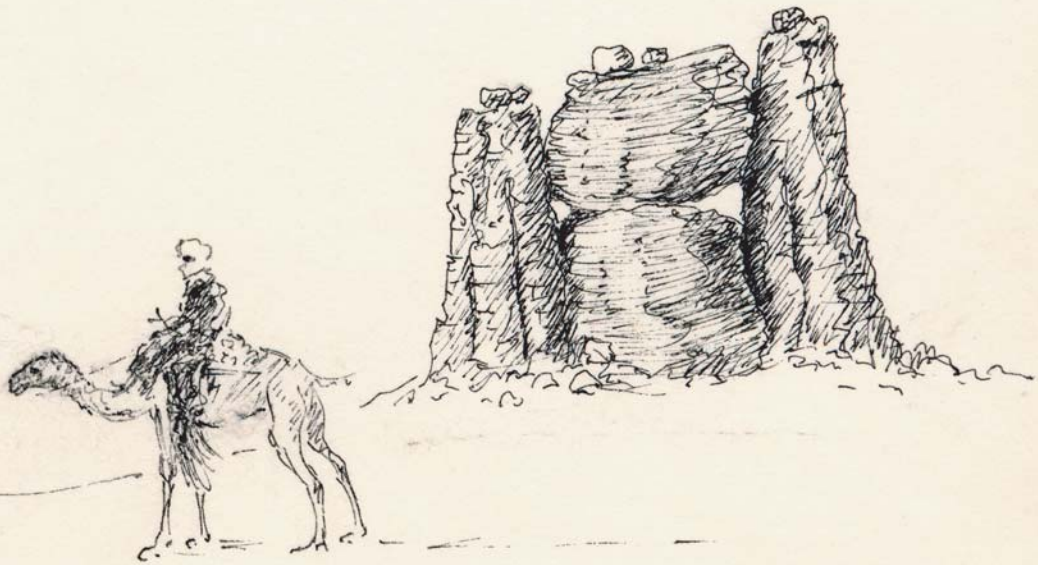
2001. Fish assemblages in the seagrass beds at Inhaca island (Mozambique) – Cold season. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, Supl. **6**: 111-125.

BOURY-ESNAULT, N., J.-G. HARMELIN, M. LEDOYER, L. SALDANHA & H. ZIBROWIUS:

2001. Peuplement benthique des grottes sous-marines de Sagres (Portugal, Atlantique nord-oriental). *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, Supl. **6**: 15-38.

LUIS, O. J., C. BEHRSCHMIDT, L. NARCISO & L. SALDANHA:

2001. Lipid and fatty acid composition of some deep-sea fishes from the hydrothermal vent site Lucky Strike. *Boletim do Museu Municipal do Funchal*, Supl. **6**: 243-267.



Tassili N'Ajjer 1990

Tassili N'Ajjer at Hogar, Algeria in 1990.
(Coll. Miguel Saldanha).

MANUEL BISCOITO
ARMANDO J. ALMEIDA
PEDRO RÉ
(Editors)

A TRIBUTE TO LUIZ SALDANHA

BOLETIM DO MUSEU MUNICIPAL DO FUNCHAL SUPL. N.º 6, 2001