

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Vol. 34 n° 1 — Mars 1984

Périodique d'écologie - Publication trimestrielle

VIE ET MILIEU
PÉRIODIQUE D'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE
LABORATOIRE ARAGO - UNIVERSITÉ P. et M. CURIE

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

La revue est une publication trimestrielle; chaque volume annuel comprend 4 fascicules groupant 400 pages et présente des articles originaux, des communications de synthèse et des notes brèves, en Français ou en Anglais.

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

Membres du Comité scientifique international :

A. ANGELIER (Toulouse, France), M. BACESCO (Bucarest, R.P. Roumanie), M. BATTAGLIA (Padoue, Italie), M. BLANC (Paris, France), C.F. BOUDOURESQUE (Marseille, France), P. BOUGIS (Paris, France), C. COMBES (Perpignan, France), C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris, France), P. DRACH (Paris, France), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan, France), J. FOREST (Paris, France), R. HESSLER (La Jolla, U.S.A.), A. IVANOFF (Paris, France), W. KÜHNELT (Vienne, Autriche), M. KUNST (Prague, Tchécoslovaquie), M. LAMOTTE (Paris, France), L. LAUBIER (Paris, France), P. LUBET (Caen, France), R. MARGALEF (Barcelone, Espagne), M. PAVANS DE CECCATY (Lyon, France), J.M. PÉRÈS (Marseille, France), J. POCHON (Paris, France), P. REY (Toulouse, France), H. SAINT GIRONS (Paris, France), M. VACHON (Paris, France), E. VIVIER (Lille, France).

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

Abonnements/Subscriptions 1983

Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i>	FRANCE 380 F	AUTRES PAYS 430 F
-----------------------------------------------------------------	-----------------	----------------------

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

Vie et Milieu, Laboratoire Arago, 66650 BANYULS-SUR-MER, FRANCE

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

Le fascicule 1983 :	FRANCE 104 F	ÉTRANGER 134 F
---------------------	-----------------	-------------------

Numéros séparés de l'année, volumes antérieurs, suppléments et faunes des Pyrénées-Orientales, collections complètes, disponibles / *Back issues and volumes, supplements and Faunas of Pyrénées-Orientales, complete collections, available:*
VIE ET MILIEU - Laboratoire Arago - F. 66650 BANYULS-SUR-MER

VIE ET MILIEU, 1984, 34 (1)

SOMMAIRE — SUMMARY

The control of digestion in <i>Octopus</i> . II : the role of internal stimuli. E.M.H. BEST and M.J. WELLS	1
Cycle de vie de <i>Philocheras trispinosus</i> (Hailstone) (Crangonidae : Caridae Decapoda) dans la région de Banyuls-sur-Mer (Méditerranée Nord-Occidentale)	
<i>The life cycle of Philocheras trispinosus (Hailstone) (Crangonidae : Caridea, Decapoda), in the region of Banyuls-sur-Mer (North Western Mediterranean sea).</i>	J.Ph. LABAT 9
Development of behaviour in <i>Octopus joubini</i> Robson 1929	J.A. MATHER 17
Distribution pattern of organochlorine compounds in five tissues of <i>Bubulcus ibis</i> Nestings (Aves, Ardeidae) from the Ebro Delta, Northeast Spain	X. RUIZ, G.A. LLORENTE AND J. NADAL 21
Bryozoaires épibiontes sur le Brachiopode articulé <i>Gryphus vitreus</i> (Born, 1778) en mer Méditerranée Occidentale (Corse)	
<i>Epibiontic Bryozoa on Gryphus vitreus (Born, 1778), Brachiopoda Articulata, in West Mediterranean Sea (Corsica).</i>	J.L. D'HONDT 27
Preliminary observations on sewage nutrient enrichment and Phytoplankton ecology in the Thermaikos Gulf, Thessaloniki, Greece	N. FRILIGOS and T. KOUSSOURIS 35
Inventaire des Algues marines benthiques dans les Pyrénées-Orientales (Méditerranée, France)	
<i>A checklist of benthic marine algae from Pyrénées-Orientales (Mediterranean, France)</i>	C.F. BOUDOURESQUE, M. PERRET-BOUDOURESQUE ET M. KNOEPFFLER-PEGUY 41
A new species of <i>Flabellina</i> (Gastropoda, Nudibranchia) from the Gibraltar Strait (Southern Spain)	J.C. GARCIA GOMEZ 61
Analyses d'ouvrages / Book reviews	65

THE CONTROL OF DIGESTION IN *OCTOPUS* II. THE ROLE OF INTERNAL STIMULI

E.M.H. BEST and M.J. WELLS

Department of Zoology, University of
Cambridge, U.K.

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer, France*

CÉPHALOPODE
DIGESTION
OCTOPUS
CONTRÔLE NERVEUX

RÉSUMÉ. — De la chair de Crabe partiellement digérée, placée directement dans le jabot d'*Octopus vulgaris*, stimule l'activité de la glande digestive, et la digestion suit son cours normal, comme c'est le cas pour un Crabe mangé par l'*Octopus*. La section de l'œsophage en avant du jabot n'affecte pas cette digestion normale. Par contre, de la cellulose placée dans le jabot ne déclenche aucune activité sécrétice dans la glande digestive. Si l'on introduit de petites pièces de chair de Crabe non prédigérées, la réponse de la glande digestive est variable; elle devient active si l'*Octopus* a une chance d'ajouter un peu de salive. Si de la cellulose ou des morceaux de Crabes sont placés dans le jabot, et si l'œsophage est ensuite sectionné entre le jabot et l'estomac, le jabot se remplit d'une grande quantité de salive. Les auteurs concluent que la glande digestive est activée par une substance de la digestion salivaire, alors que la sécrétion de la salive est provoquée par l'extension du jabot. Les possibilités d'un quelconque contrôle hormonal de l'activité de la glande digestive sont discutées.

CEPHALOPOD
DIGESTION
OCTOPUS
NERVOUS CONTROL

ABSTRACT. — Partially digested crab meals, placed directly into the crop of *Octopus* stimulate digestive gland activity and are processed by the gut in the same manner as meals ingested in the normal way. This result is not affected by severing the œsophagus upstream of the crop. Cellulose meals given in the same way do not stimulate a response by the digestive gland. The response to meals of chopped crab in seawater is variable; where the animal has a chance to add saliva, the digestive gland is activated. If cellulose or chopped crab meals are placed in the crop, and the œsophagus is cut downstream of this, copious salivary secretion fills the crop. It is concluded that the digestive gland secretes in response to some product of salivary digestion, while salivary secretion itself is evoked by expansion of the crop. The possibility of hormonal involvement in the control of digestive gland activity is discussed.

* Correspondance and reprint requests to M.J.W. at Cambridge.

INTRODUCTION

In an earlier account (Best & Wells, 1984) the control of digestion was considered, beginning with the effect of external stimuli (the sight of crabs, or contact with crabs) on the condition of the digestive tract. The effect of sectioning the sympathetic, abdominal and atrio-rectal nerves severally and individually was investigated. It was shown that while the abdominal and atrio-rectal nerves seem to play no part in the control of digestion the sympathetic nerves are important. If they are cut at the anterior end of the oesophagus the anticipatory response of the digestive gland no longer occurs. If the cut is made further back, severing the oesophagus below the level of the crop, and the animal is given a crab, the crop fills with saliva (and maybe a few fragments of flesh) but again there is no response by the digestive gland. The stimulus is abnormal, however, due to the very large volumes of saliva taken in with very little flesh, and it is possible that the effect of distension with a more normally constituted meal would be quite different.

One purpose of the experiments now to be reported was to examine the effect of food in the crop on further stages in the digestive process. A second was to examine the effect of food in the crop on salivary secretion. A third was to examine the nervous and/or hormonal pathways concerned.

MATERIALS AND METHODS

Octopus vulgaris Cuvier was used throughout, kept in individual tanks. The animals were fed daily on crabs. To ensure that the animals' digestive tracts were in a standard condition before any experiment, the individuals concerned were normally fed for at least 4 days at one 20-25 g crab per day, and then starved for 4 days before any tests were made; exceptions are specified in the Tables and Text. Details of operations in which the sympathetic, abdominal and/or atrio-rectal nerves were cut, have been described in Best (1981) and in Best & Wells (1984).

Various criteria can be used to assess whether digestion is proceeding normally. Those adopted here were:

1) The presence of "boules" of digestive enzymes in the main cells of the digestive gland. These are absent in starved animals, but appear in large numbers during the digestion of a normal crab meal. Boule synthesis can be stimulated simply by the sight of crabs (Best, 1981, Best & Wells, 1984). As will be shown below, it can also be caused by the presence of food in the gut.

2) The presence of brown fluid in the caecum. This originates in the digestive gland, contains digestive enzymes and is coloured because the gland also discharges "brown bodies" of waste matter in the early stages of digestion (believed to contain metabolites left over from previous meals) and later as the new meal is absorbed and processed.

3) The presence of red or brown strings of faeces mixed with mucous in the intestine.

4) The presence of considerable quantities of saliva in the anterior part of the digestive tract. In some of the experiments to be cited, the anterior oesophagus was cut or ligated, and this indication is missing.

5) Normal digestion and absorption is accompanied by a rise and fall in oxygen consumption, peaking about 2 hours after a crab is taken. (Wells, O'Dor, Mangold & Wells, 1983).

Cellulose, artificial and predigested meals

Internal stimuli presumably begin with the passage of food through the buccal apparatus. We could think of no way of imitating this without letting the animal feed itself. Food then accumulates in the crop. This is easier to imitate since food can be placed directly in the crop. The operational technique was similar to that used to cut the sympathetic nerves at the level of the anterior oesophagus. The octopus was anaesthetised in 2% ETOH, and the sinus around the posterior salivary glands opened to reveal the gut. This was hooked up and a mush of food injected into the crop through a plastic tube inserted through a small slit in the oesophagus. The oesophagus was then ligated on either side of the slit, and the slit was sewn or the gut cut through. The salivary gland sinus was then closed.

In this manner meals of up to 10 or 15 ml could be placed in the crop. An alternative route, used when it was wished to avoid any possible damage to the anterior oesophagus, was to inject meals into the crop via the posterior oesophagus, downstream of the crop and upstream of the stomach. The gut was again ligated on either side of the split in these experiments. The operation involves entry into a further blood sinus around the gut, and is essentially similar to that made to transect the gut at the level of the posterior oesophagus, as described in Best & Wells (1984).

"Meals" given in this manner were of three sorts

1. **Cellulose meals**: inert alpha cellulose, made up with filtered seawater into a mush, sufficiently fluid to inject down a 3-4 mm (internal diameter) tube.

2. **"Predigested meals"**. A meal that got as far as the

crop would, in the normal course of events, include saliva, which is used to loosen muscle attachments and lubricate the passage through the buccal mass and anterior oesophagus. *Octopus* saliva contains large quantities of proteolytic enzymes (Morishita, 1978) and digestion of these meals has already begun by the time this material enters the crop. To obtain such material, large octopuses were each fed several crabs. 40 mins later the animals were sacrificed, and the material in their crops taken. Since the donors were regularly larger than the future recipients, the fragments of food in their crop tended to be relatively large. To overcome this and produce a more readily injectable material, the predigested meal was homogenised. Predigested meals were freshly prepared and injected within 10 min of the donor's death.

3. "Artificial meals", being chips of raw crab flesh, dissected out and suspended in filtered seawater as for the Cellulose meals above. The fragments were similar in size to those found in the crops of octopuses that had cleaned the flesh from the crabs themselves.

RESULTS

1. *Oxygen uptake following the placing of meals in the crop and the effect of anaesthesia*

The operation to place food in the gut takes about five minutes. Anaesthesia before this, in 2% Ethanol, requires 6-7 minutes. Recovery is rapid when aerated seawater is passed over the gills, but the animal is left with an oxygen debt, so that oxygen consumption tends to remain elevated for the following hour or so. The processing of a crab meal is normally associated with a rise and fall in oxygen consumption, with a more or less abrupt peak at about 2 hours after injection. Maximum oxygen uptake can rise to 2-3 × resting levels.

Repayment of the oxygen debt incurred during anaesthesia overlaps and blurs the digestive peak. To assess whether the digestive increase in oxygen uptake has occurred, it is necessary to compare the oxygen uptake of anaesthetised animals given "meals" with that of animals that were anaesthetised but not fed. Mann-Whitney "U" tests carried out on the oxygen data show that while predigested meals appear to cause increases in oxygen consumption ($p = 0.056$; the sample size was very small) no such changes occur after meals of cellulose, or crab flesh without saliva. The increase in oxygen consumption attributable to predigested meals is comparable with that of control octopuses feeding on crabs in a natural manner.

2. *The processing of cellulose meals placed in the crop*

Cellulose meals were placed in the crops of 6 animals through the anterior oesophagus which was then ligated. In 2 instances the meals were very small (2 g); in the rest they were of the "standard" 9-11 g size (typical values for naturally taken crab meals; about 50% of a 20 g crab's flesh).

The animals were killed 6 hours later; there was never any sign of activity in the digestive gland (Table 1a). In one case there was a small amount of brown fluid in the caecum; elsewhere the guts were clear, part-filled with undigested cellulose.

It is plain that an inert meal of this sort does nothing to stimulate the digestive system downstream of the crop.

3. *The processing of predigested meals placed in the crop*

Predigested meals were placed in the crops of 6 octopuses by the anterior route, through the oesophagus in front of the crop. In 3 instances the oesophagus was ligated and cut; in the other 3 the oesophagus was then ligated, but not cut. Evidence from experiments on the anticipatory response of the digestive gland to crabs taken but not swallowed and the effect of nerves' section has indicated that ligation without section leaves the sympathetic nerves intact while preventing the entry of food and perhaps also saliva into the crop (Best & Wells, 1984).

When killed 6 hours later, all 6 of the animals had active digestive glands, with abundant "boules" in the digestive gland cells (Table 1b). The caeca of these octopuses were full of brown fluid, and in two instances the ducts were actively pumping fluid from the caeca into the digestive glands. There were strings of red or brown faeces in the intestines. In 3 out of the 5 instances in which oxygen was measured there was an apparent "digestive" peak, following an earlier anaesthetic increase, and the total oxygen uptake was higher than that of animals subjected to anaesthetic alone. API tests, carried out on the caecal fluid (Best & Wells, 1984) revealed a spectrum of enzymes matching those found in control octopuses that had eaten crabs in the normal manner.

In 3 instances there was still some undigested material in the crop, which suggests that digestion may be a little slowed by the anaesthetic. Otherwise, all the observations made agree in indicating essentially normal digestion.

In addition to the six experiments already cited two were made in which very small predigested meals (2-3 g instead of about 10 g) were placed in the crop before ligation of the anterior oesophagus. The effect of these was less marked, in that neither of the

digestive glands showed the full "active" condition. Both, however, contained a few boules, distinguishing them from the digestive glands of starved controls.

4. The processing of artificial meals

The predigested meal experiments were repeated with a further series of octopuses, using "artificial" meals consisting of chopped crab in seawater.

There were 7 such experiments made, 4 with the oesophagus cut and 3 with the oesophagus ligated. To these can be added a further 8 similar experiments with octopuses that had the abdominal and atrio-rectal nerves cut; cutting these nerves makes no detectable difference to digestion (Best & Wells 1984).

The results are summarised in Table I. They are more variable than those obtained using predigested meals. Of the animals with the anterior oesophagus ligated and cut (groups 1 & 2 in Table I) only 3 had substantial numbers of boules in their digestive glands when killed six hours after feeding. Only one had brown "digestive gland" fluid in the caecum, and all save one had undigested fragments in the crop. Digestion apparently proceeded better in the 7 animals with the oesophagus ligated but not cut, or cut through and re-sewn (3 and 4 in Table I). 6 out of 7 of these had active digestive glands, 4 had brown fluid in their caeca and there was little or no undigested material in the crops.

As in the experiments with predigested meals, there were additional tests with very small (2-3 g) meals. The two animals concerned had the anterior oesophagus ligated. One subsequently proved to have

Table I. — The effect of meals placed in the crop, with the anterior oesophagus ligated or cut : condition of the digestive tract after six hours.

Number of animals	Crop	Caecum	Digestive gland	Oxygen uptake
a) Cellulose meals (α -cellulose mush in seawater)				
1	Oesophagus ligated			
6	Some food remains	Clear fluid	Inactive	Steady* in 3 tested
b) Predigested meals (removed from the crop of a donor)				
1	Oesophagus cut			
3	Brown fluid in 2	Brown fluid	Active	«Digestive» rise in 2 tested
2	Oesophagus ligated			
3	Some food remains	Brown fluid	Active	«Digestive» rise in 1 of 3
2	Empty	Clear fluid	Few boules	(not tested)
c) Artificial meals (chopped crab flesh in seawater)				
1	Oesophagus cut			
4	Some food remains	Clear fluid or empty	Some boules in 1 only	Steady*
2	Oesophagus, abdominal and	atrio-rectal nerves all cut		
4	As above	Clear fluid Brown fluid in 1 «active» animal	Active in 2	As above
3	Oesophagus ligated			
3	As above	Brown fluid	Active	As above in 2 tested
2	Empty	Clear fluid	Active in 1	(not tested)
(small meals)				
4	Oesophagus cut and re-sewn, abdominal and	atrio-rectal nerves cut		
4	Empty	Clear fluid Brown in 1	Active in 3	Steady* (3 tested)
*ie. Anaesthetic effect only - see «Results» section 1				
Further details of the performance of individuals animals from this series are given in Best (1981)				

a fully "active" digestive gland, the second had no boules in it.

It appears that digestion is more likely to proceed normally if material with saliva rather than undigested crab fragments is placed in the crop. All 6 of the animals fed large-predigested meals (Table Ib) had active digestive glands and even the two with very small meals produced a few boules. Only 10 out of the 17 animals in Table Ic (artificial meals) were secreting digestive enzymes at all. 4 of these belonged to category 4 (œsophagus cut and resewn). 4 further animals had the anterior œsophagus ligated but not cut (category 3). Experiments outlined below show that the presence of food in the gut stimulates salivary secretion. It is thus possible (and in 4 instances very likely) that some saliva was able to penetrate to the artificial meal in 8 out of the 10 instances in which digestive gland secretion occurred.

5. Salivary secretion in response to artificial meals

7 animals had artificial meals placed in the crop, through an opening in the posterior œsophagus, which was then ligated and cut. 3 of these octopuses also had the abdominal and atrio-rectal nerves cut.

When killed the crop was in every case distended with a massive quantity of clear fluid (30-50 ml.); the particulate artificial meal had been reduced to a fluid mush. The fluid could not have originated in the crop; 3 additional octopuses had the anterior œsophagus cut as well as the posterior, and the artificial meal remained unchanged and undiluted. API tests were not carried out on the fluid in these particular experiments. But a similar fluid produced in 5 octopuses by ligating the posterior œsophagus and then giving them crabs (Best & Wells 1984) was quite certainly saliva from the enzymes it contained and there is no reason to suppose that the fluid in the present instance was any different, quite apart from the observation that it digested the flesh in the crop.

The possibility that there is normally a considerable throughput of saliva in the gut (that is, that the massive accumulation in the crop was simply a result of blocking the posterior œsophagus) was examined by ligating and cutting the posterior œsophagus of 4 animals, without putting food in the crop. After 6 hours some fluid (5-12 ml cf. 30-50 ml noted above) was found in these controls. To compare the effect of this fluid with saliva, it was placed with an artificial meal and kept stirred, cooled in the circulating seawater so that it remained at an appropriate physiological temperature; no digestion occurred in 6 hours. Since the normal large volume of saliva would have caused considerable breakdown in this time, it was concluded that the fluid in the gut must be mainly seawater. It is possible that the animal normally passes one or two millilitres of fluid an

hour through the gut: this could be useful as a way of flushing out metabolites passed down the digestive gland ducts.

6. Cellulose meals with the posterior œsophagus cut

Crab flesh in the crop evidently excites the secretion of saliva, which is swallowed. The effective stimulus could be chemical or physical, due simply to the stretching of the crop. This possibility was examined by injecting 6.5-11.5 ml of α -cellulose mush (see "methods" above) into the crop through the posterior œsophagus which was then ligated and cut as before. 3 animals were so treated. The crops of all three were hugely distended at death. API tests showed the enzyme spectrum to be typical of posterior salivary gland secretion.

7. The condition of the digestive gland when meals are given and the posterior œsophagus cut

Cellulose meals caused salivary gland secretion, but no signs of activity in the digestive gland (Table IIa). Artificial (crab flesh) meals, in contrast, caused boules synthesis in 4 out of 7 experiments (Table IIb). The difference between the two results is very striking.

The stimulus that causes boules secretion is, presumably, chemical, either a direct effect of some component of crab flesh, or a derivative of this, the result of salivary digestion. If the latter is true, the failure to excite when an artificial meal is placed in the crop and *both* outlets are cut (three such experiments were made, in addition to those listed in Table II) is not surprising; it does not prove the absence of a hormonal link, the stimulus itself could be inadequate because the octopus cannot add saliva to the crab flesh.

CONCLUSIONS AND DISCUSSION

The experiments reviewed above show that stimuli arising from the presence of food in the crop are capable of invoking activity in the digestive and posterior salivary glands. In the normal course of events these stimuli must add to the effects of external stimuli (the sight, and later the taste of crabs) in determining the response of the digestive apparatus.

The posterior salivary glands are large and can produce large volumes of a secretion that includes a number of strong proteases (Morishita, 1978). The secretion also includes Cephalotoxin, a glycoprotein neurotoxin that evidently penetrates the gills or the thin cuticle between the joints of crabs (Ghiretti,

Table II. — The effect of meals in the crop, with the posterior œsophagus cut.

Number of animals	Crop	Caecum	Digestive gland	Oxygen consumption
<i>a) Cellulose meals</i>				
3	Posterior œsophagus cut Distended with saliva	A little clear fluid	Inactive	No digestive rise (n = 2)
<i>b) Artificial meals (crab flesh fragments in seawater)</i>				
4	Posterior œsophagus cut Distended with saliva	Clear fluid	Some boules in one; others inactive	No digestive rise
3	Posterior œsophagus, abdominal and Distended with saliva	atrio-rectal nerves cut Clear fluid (1) or empty (2)	Boules in all 3, see text	No digestive rise
Further details of the performance of individual animals from the series are given in Best (1981)				

1959, 1960). The limp paralysed crab is held in the interbrachial web. If it is removed from the octopus at this stage and kept for an hour or so, the crab will literally fall apart, the carapace lifting away from the epiphragmal skeleton, and the limb joints pulling apart rather easily (Nixon, 1983). Evidently the salivary secretion dissolves muscle attachments and the octopus is able to rasp or suck out the contents of the crab, so that the cuticular remains are completely clean when discarded. If the posterior œsophagus is ligated and cut, and the octopus subsequently allowed to take a crab, the crop will fill with saliva, even though very little flesh is ingested (Best & Wells, 1984).

External stimuli are thus sufficient by themselves to invoke salivary secretion. So are internal stimuli. The presence of food in the crop, even of an inert 'food' like α -cellulose, will cause the animal to secrete and swallow saliva. The effective internal stimulus is thus mechanical; presumably what matters is expansion of the crop, since the cellulose mass must be almost weightless in seawater.

Internal stimulation of the digestive gland is, in contrast, chemical. Simple expansion of the crop by a cellulose meal injected via the anterior œsophagus (Table Ia) does nothing to stimulate enzyme production in the digestive gland, in circumstances where a predigested meal is always effective (Table Ib). Artificial meals (Table Ic) were most effective in experiments where there was some possibility of contamination with saliva, so that the likely effective stimulus is some product of salivary digestion. In most of these experiments the anterior œsophagus was cut, so the effect is either mediated hormonally, or via the sympathetic nerves to the gastric ganglion. In this situation, the results of the 7 artificial meal experiments made with the posterior œsophagus cut

are particularly interesting, because the operation breaks the nervous link to the gastric ganglion. In 4 out of the 7, boules were present in the digestive gland. In one of these cases only a few boules were present. But in two of the remaining 3, boules were found in substantial numbers and the third gland was fully active. Three of the 4 animals (including the fully active one) had the abdominal and atrio-rectal nerves cut as well as the sympathetics. There is thus at least a hint of chemical control here. The necessary stimulus to the digestive gland could be hormonal, or possibly one or more of the products of salivary digestion carried in the bloodstream. The failure to excite the digestive gland in experiments where the crop was isolated by cutting the œsophagus both above and below it (results, section 7 above) does not rule out chemical control, since the meals injected were saliva-free. The experiments need to be repeated with the possibly more adequate stimulus of a predigested meal.

The function of the abdominal and atrio-rectal nerves remains a mystery. They are not concerned in the pre-emptive response of the digestive system to the sight or taste of food and they are not involved in transmission of stimuli from crop to digestive gland. Their removal does not even detectably alter food uptake or growth, at least in the first fortnight after nerves' section (Best & Wells, 1984).

ACKNOWLEDGEMENTS. — The work summarised here formed part of Dr Best's PhD Thesis, and has been prepared for publication by M.J.W., who supervised the research. During the PhD Dr Best was supported by the British Science Research Council grant no B/78/30633X. The experiments were carried out in the Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer (France);

we are deeply grateful to the Director and Staff for the animals, facilities, help and encouragement that they provided. Dr Nixon, of the Wellcome Institute, London, very kindly read and criticised the manuscript for us.

REFERENCES

- BEST E.M.H., 1981. Aspects of the digestive system and its control in *Octopus vulgaris*. PhD Thesis, University of Cambridge, U.K.
- BEST E.M.H. & M.J. WELLS, 1984. The control of digestion in *Octopus 1*: The anticipatory response and the effects of severing the nerves to the gut. *Vie Milieu*, **33** 3/4.
- GHIRETTI F., 1959. Cephalotoxin: the crab-paralysing agent of the posterior salivary glands of Cephalopods. *Nature*, **183**, 1192-1193.
- GHIRETTI F., 1960. Toxicity of octopus saliva against crustacea. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, **90**, 726-741.
- MORISHITA T., 1978. Studies on the protein digestive enzymes of Octopus, *Octopus vulgaris* Cuvier. *Bull. Fac. Fish. Mie. Univ.*, **5**, 197-282; (in Japanese, with English summary).
- NIXON M., 1983. Is there external digestion in *Octopus*? *J. Zool. (Lond.)* (in press).
- WELLS M.J., R.K. O'DOR, K. MANGOLD & J. WELLS, 1983. Feeding and metabolic rate in *Octopus*. *Mar Behav. Physiol.*, **9**, 305-317.

CYCLE DE VIE DE *PHILOCHERAS TRISPINOSUS* (HAILSTONE) (CRANGONIDAE : DECAPODA) DANS LA RÉGION DE BANYULS-SUR-MER (Méditerranée nord-occidentale)

*The life cycle of Philocheras trispinosus (Hailstone)
(Crangonidae : Decapoda), in the region of
Banyuls-sur-Mer (North Western Mediterranean Sea)*

Jean-Philippe LABAT

Laboratoire Arago 66650 Banyuls-sur-Mer

CYCLE DE VIE
DYNAMIQUE DE POPULATION
REPRODUCTION
ANALYSE FACTORIELLE DES
CORRESPONDANCES
CRANGONIDAE

LIFE CYCLE
POPULATION DYNAMICS
REPRODUCTION
CORRESPONDENCE ANALYSIS
CRANGONIDAE

RÉSUMÉ. — Le cycle de vie de l'espèce *Philocheras trispinosus* (Crangonidae, Decapoda) est étudié dans la région de Banyuls-sur-Mer (Méditerranée Nord-Occidentale). Une analyse factorielle des correspondances est utilisée pour décrire l'évolution de la structure démographique. Deux reproductions (une hivernale et une estivale) et deux recrutements par an (le premier d'avril à juillet, le second d'août à octobre) sont observés. Le développement hivernal plus lent est lié à une taille de reproduction plus grande (Loi de Bergmann). La croissance des femelles est plus forte que celle des mâles. La température agit comme régulateur des grandes fonctions du cycle de vie de cette espèce.

ABSTRACT. — The life cycle of *Philocheras trispinosus* (Crangonidae, Decapoda) is studied in the Banyuls-sur-Mer area (North-Western Mediterranean Sea). A correspondence analysis is used to describe the evolution of demographic structure. Two reproductions (one in winter and one in summer) and two recruitments (the first from April to July and the second from August to October) are observed each year. The winter development, which is slower, is related to a larger size at reproduction (Bergmann Law). Females show a faster growth rate than the males. Temperature acts as a regulator of the major events in the life cycle of this species.

INTRODUCTION

L'espèce *Philocheras trispinosus* (Hailstone, 1835) présente une large distribution géographique depuis les côtes du Maroc (Lagardère, 1971) jusqu'au nord des îles anglaises (Allen, 1968.). Elle est également présente en Méditerranée (Zariquiey-Alvarez, 1968) où elle vit sur les fonds sableux de l'infralittoral. C'est une des espèces de petite taille de la famille des Crangonidae qui constitue un maillon de trans-

fert entre la méiofaune et l'ichtyofaune épibenthique (Sorbe, 1975; Villiers, 1979; Tito de Morais, 1983). La dynamique des populations de grandes espèces de Crangonidae de l'infralittoral (*Crangon crangon*, *C. franciscorum*, *C. nigricauda*, *C. septemspinosus*) a été abondamment décrite (Crivelli, 1982; Krygier et Horton, 1975; Labat, 1977; Lloyd et Yonge, 1947; Meredith, 1952; Wilcox et Horton, 1975). Par contre, à notre connaissance, celle des petites formes de cette famille n'a jamais été abordée. Il est donc intéressant de définir son cycle de vie : périodes de

reproductions annuelles, croissance, comparaison intersexe et cinétique de la structure de la population.

MÉTHODES

Les prélèvements sont réalisés dans deux zones où l'espèce est essentiellement localisée dans la baie de Banyuls, en 16 séries d'octobre 75 à septembre 1977. L'engin de prélèvement est un microchalut à perche de 0,85 m d'ouverture. La longueur d'un trait est approximativement de 250 à 300 m. Les méthodes de prélèvements ont été décrites plus complètement dans un article antérieur (Labat, 1980).

Les Crevettes de la famille des Crangonidae sont isolées. Pour chaque prélèvement, l'espèce, le sexe, la présence ou non d'œufs et leur état de maturation sont déterminés. La reconnaissance de l'espèce est faite à partir des travaux de Zariquiey-Alvarez (1968), Holthuis (1961), Lagardère (1971) et d'observations personnelles (Labat, 1974). Le sexe est identifié à partir de l'observation de caractères sexuels secondaires externes : morphologie des deux premières paires de pléopodes, comme cela est couramment utilisé chez les Décapodes Natantia. La taille est caractérisée par la longueur totale : de la pointe du rostre à la pointe du telson. Cette mesure est effectuée au moyen d'une loupe binoculaire équipée d'un tube à dessin.

Deux approches sont considérées pour analyser ces données : l'étude de l'évolution d'indices démographiques et celle de la structure globale des tailles.

Les indices utilisés sont :

- 1) sex-ratio (SXR) : rapport des femelles sur la population sexuée.
- 2) indice des femelles grainées (IFG) : rapport des femelles avec œufs sur la totalité des femelles.
- 3) indice de recrutement des juvéniles (IRJ) : rapport des juvéniles sur la population totale.
- 4) taille de reproduction des femelles (TRF) : taille moyenne des femelles grainées.

De nombreuses méthodes existent pour analyser la distribution des tailles de populations à recrutement discontinu. Elles sont fondées, en général, sur l'hypothèse selon laquelle la distribution des tailles d'une population est la somme de cohortes qui suivent une distribution de Laplace-Gauss. Leur but est de séparer ces cohortes, de calculer leurs moyennes, leurs écarts-types et le pourcentage qu'elles représentent dans l'échantillon. La dynamique et la croissance sont définies en suivant le destin de ces dernières. Les techniques les plus couramment mises en œuvre sont celles de la transformation en coordonnées gaussiennes arithmétiques (Harding, 1949), de la différence logarithmique (Bhattacharya, 1967) ou celles qui emploient le calcul numérique (par

exemple Hasselblad, 1966). Un exposé synthétique a été fait par Do-Chi (1977).

L'examen préliminaire de la structure des histogrammes des fréquences de taille nous a conduit à estimer que nous ne pouvions justifier l'hypothèse distributionnelle requise par ces méthodes. Cela nous a amené à utiliser une autre voie pour la description des structures de taille : l'analyse factorielle des correspondances A.F.C. (Benzecri et coll., 1973), nouvelle approche présentée par Badia et Do-Chi (1976). En partant du nuage des prélèvements dans l'espace des classes de taille et du nuage des classes dans celui des prélèvements, l'analyse factorielle permet d'obtenir le meilleur résumé possible dans un espace de dimension réduit. Par l'emploi de la distance du CHI-2, elle compare les profils des prélèvements et ceux des classes de tailles. La place d'un prélèvement va être définie par l'ensemble des classes de taille : la proximité d'une classe étant liée à l'abondance relative de celle-ci dans le prélèvement considéré.

La matrice de nos données est définie par l'application sur l'ensemble K des Crevettes étudiées, de l'ensemble I des classes de taille des juvéniles, des mâles et des femelles et de l'ensemble J des prélèvements. Les classes de taille où peu d'occurrences existent, sont regroupées :

— pour les mâles : la classe 4 mm regroupe toutes les valeurs < 5 mm, la classe 16 mm toutes celles = ou > 16 mm;

— pour les femelles : la classe 5 mm regroupe toutes les valeurs < 6 mm, la classe 22 mm toutes celles = ou > 22 mm.

Afin de mieux mettre en évidence l'évolution de la structure des tailles et moins marquer les périodes de recrutement (apparition de nouveaux individus), nous plaçons les classes de taille des juvéniles en individus supplémentaires.

Nous avons ainsi 36 classes de taille et 16 prélèvements. Une classification ascendante hiérarchique (CAH), sur la distance du CHI-2 et avec le critère de l'inertie (Jambu, 1978) est employée afin de définir des ensembles de prélèvements et leurs liaisons. Ces résultats sont analysés conjointement à ceux de l'analyse factorielle.

Les traitements ont été réalisés par les programmes (ANAFAC-CORR) et (CAH2-COORD) de l'A.D.D.A.D. implanté au C.N.U.S.C. (Montpellier).

RÉSULTATS

5 488 Crevettes de l'espèce *Philocheiras trispinosus* ont été échantillonnées à 16 périodes différentes. Le tableau I présente globalement ces résultats et les indices calculés. La figure 1 décrit les histogrammes de fréquence des longueurs totales en classes de

Tableau I. — Résultats globaux sur la population de *P. trispinosus*. JUV : Juvéniles; MAL : Mâles; FEM : Femelles non œuvées; FO1 : Femelles avec œufs non œillés; FO2; Femelles avec œufs œillés; FET : Femelles totales; POP : Population totale; SXR : Sex-ratio en pourcentage; IFG : Indice des femelles grainées; IRJ : Indice de recrutement des juvéniles; TRF : Tailles de reproduction des femelles.

Total results on *P. trispinosus* population. JUV : Juveniles. MAL : Males. FEM : Non Ovigerous Females. FO1 : Females with uneyed eggs. FO2 : Females with eyed eggs. FET : Total Females. POP : Total population. SXR : Percentage Sex-ratio. IFG : Ovigerous females index. IRJ : Juveniles recruitment index. TRF : Reproductive size of females.

Dates	Juv.	Mâles	Femelles	FO1	FO2	FO1+FO2	FET	POP	SXR	IRJ	IFG	TRF
31/10/75	63	34	28	0	0	0	28	125	.45	.50		
07/01/76	99	185	76	2	0	2	78	362	.30	.27	.03	25.50
11/02/76	0	90	39	4	0	4	43	133	.32	.00	.09	20.25
07/04/76	34	145	52	12	7	19	71	250	.33	.14	.27	22.01
25/05/76	31	217	147	9	7	16	163	411	.43	.08	.10	21.30
01/07/76	47	168	102	7	4	11	113	328	.40	.14	.10	16.86
25/08/76	1	1	0	0	0	0	0	2	.00	.50		
09/09/76	0	12	9	0	0	0	9	21	.43	.00	.00	
15/10/76	31	47	57	0	0	0	57	135	.55	.23	.00	
06/12/76	0	67	66	0	0	0	66	133	.50	.00	.00	
28/01/77	0	74	11	5	0	5	16	90	.18	.00	.31	20.30
04/04/77	35	342	296	8	1	9	305	682	.47	.05	.03	19.70
25/05/77	203	181	129	14	0	14	143	527	.44	.39	.10	16.70
05/07/77	26	590	344	19	9	28	372	988	.39	.03	.08	16.10
25/08/77	217	281	154	22	4	26	180	678	.39	.32	.14	15.38
22/09/77	22	376	293	28	4	32	325	723	.46	.03	.10	15.36
Totaux	809	2810	1803	130	36	166	1969	5588				

1 mm. Le sex-ratio (Fig. 2A) montre que les mâles sont en « surnombre » par rapport au sex-ratio prévu de 0.5 ou « expected sex-ratio », Wenner (1972). Ce fait s'atténue en période de recrutement.

Il traduit pour nous un biais de prélèvement qui peut être dû à 3 causes principales : 1) une répartition différente des mâles et des femelles dans les zones prospectées; 2) une sélectivité inégale de l'engin de prélèvement; 3) une mortalité différente entre les sexes. Elles peuvent être liées à une croissance qui est, comme nous le verrons plus tard, différente entre mâles et femelles. La différence de taille qui s'accroît avec le temps peut être la cause initiale produisant ces 3 effets : différences de préférendum granulométrique, d'évitement ou de pertes par le chalut et de prédation.

L'évolution de l'indice de recrutement des juvéniles (IRJ) traduit 2 périodes de recrutement : une période (R1) d'avril à juillet, et une période (R2) d'août à octobre. Les pics de juvéniles sont précédés de ceux des femelles grainées (IFG) (Fig. 2B).

La taille de reproduction des femelles est significativement plus grande de janvier à mai que de mai à septembre. C'est ce que traduit la moyenne des tailles des femelles grainées au cours des cycles annuels observés (Fig. 3).

L'analyse structurale des tailles effectuée par l'analyse des correspondances nous permet de pour-

suivre notre approche. Les 2 premiers axes qui expliquent respectivement 39.7 % et 25.3 % de l'inertie décrivent une part importante de la structure des données et nous nous limiterons à leur interprétation.

L'axe 1 oppose les grandes tailles aux autres, l'axe 2 les tailles moyennes aux tailles extrêmes. Nous allons nous servir du plan 1/2 pour obtenir une synthèse de ces effets (Fig. 4).

La répartition des classes de tailles et des prélèvements montre une évolution de la croissance des mâles et des femelles qualitativement identique, mais quantitativement différente. Il y a donc une similitude de la structure de la population des 2 sexes mais une croissance plus rapide des femelles que des mâles (Fig. 4). La séquence des classes de tailles des 2 sexes, dans le plan 1/2, montre une trajectoire équivalente mais un décalage en valeur absolue. Alors que les petites classes des mâles et des femelles (5 à 8 mm; celles de la différenciation sexuelle) sont très proches, elles se séparent au cours de la croissance, par ex. les classes de tailles hivernales de 12-13 mm des mâles correspondent aux classes de 18-19-20 mm de femelles.

Du point de vue des stations, nous pouvons individualiser 4 ensembles par une classification ascendante hiérarchique (CAH) : A) un hivernal (1/76, 2/76, 1/77); B) une station isolée (4/76); C)

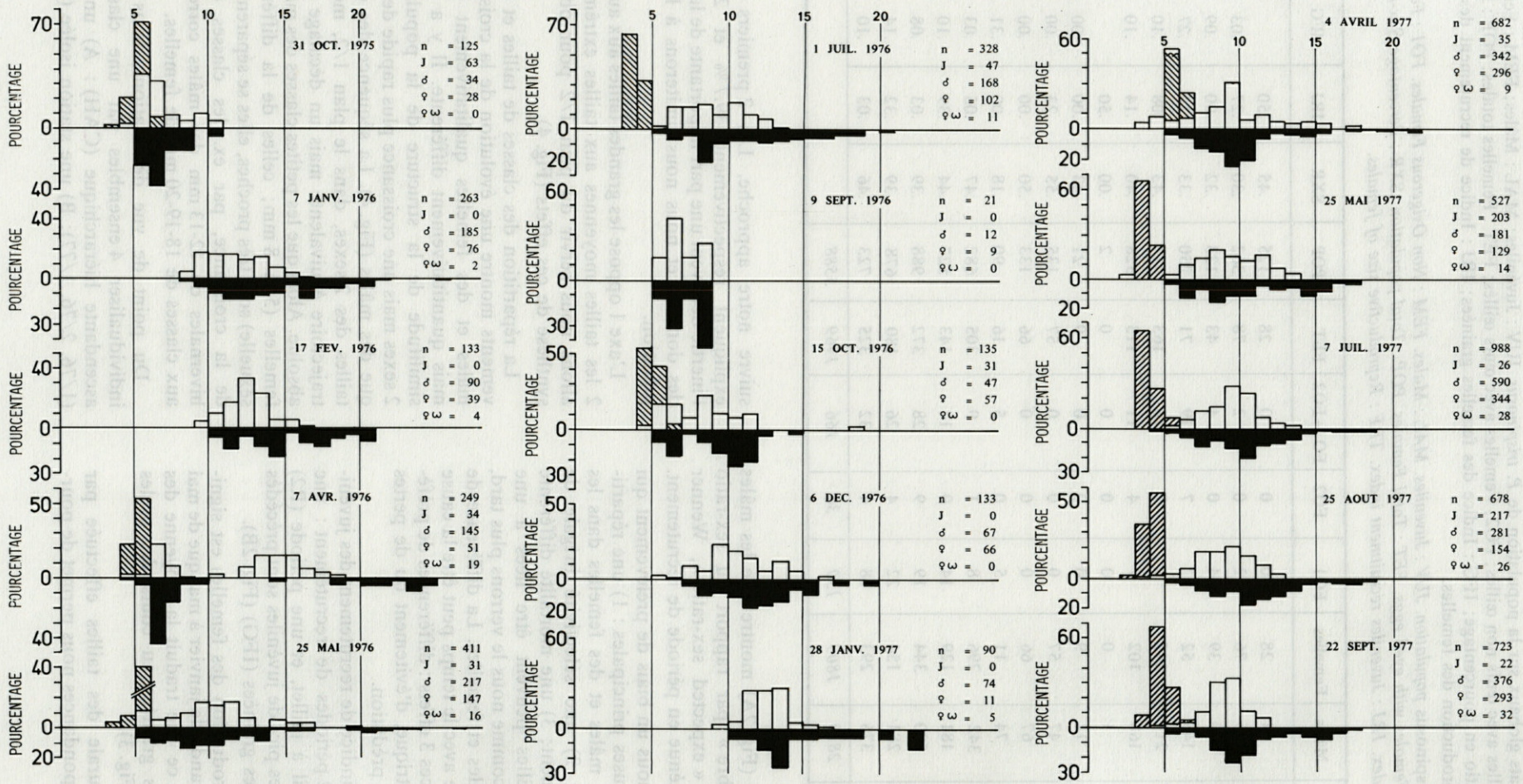


Fig. 1. — Histogrammes des fréquences de tailles (longueur de la pointe du rostre à celle du telson) (hachuré : juvéniles; noir : femelles; blanc : mâles).

Size frequency histogram (length from the rostral tip to the tip of the telson) (hatched : juveniles; black : females; white : males).

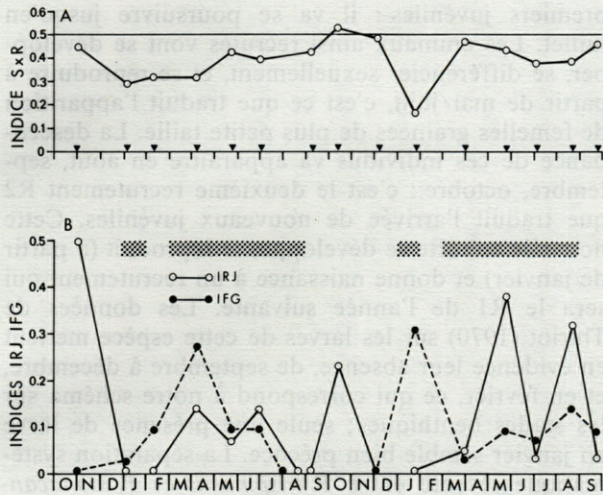


Fig. 2 (A, B). — Evolution des indices biologiques au cours des cycles. A) sex-ratio (SXR). B) indice de recrutement des juvéniles (IRJ) et indice des femelles grainées (IFG). Les périodes de présence des larves dans la région sont indiquées par les bandes grisées (Thiriote, 1970).

Evolution of the biological indices during the cycles. A) sex-ratio (SXR); B) juveniles recruitment index (IRJ) and ovigerous females index (IFG). Those periods when larvae are present are indicated by grey stripes (Thiriote, 1970).

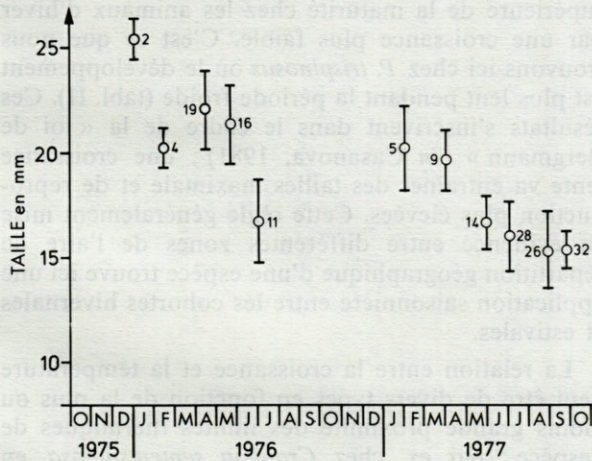


Fig. 3. — Tailles moyennes des femelles grainées (TRF) (un écart-type est porté de part et d'autre des points moyens ainsi que le nombre d'observations).

Mean sizes of ovigerous females (TRF) (a standard-deviation is shown on each side of mean points and the number of observations is indicated).

un qui regroupe des stations d'avril à octobre; D) un qui détache 2 stations d'automne (10/75, 9/76). En se servant de l'explication fournie par le plan 1/2 nous voyons que : A) est lié aux grandes tailles moyennes avec une structure unimodale (mâles : 11-12-13 mm; femelles : 18-19-20 mm); B) aux très grandes tailles (mâles : 15-16 et sup.; femelles :

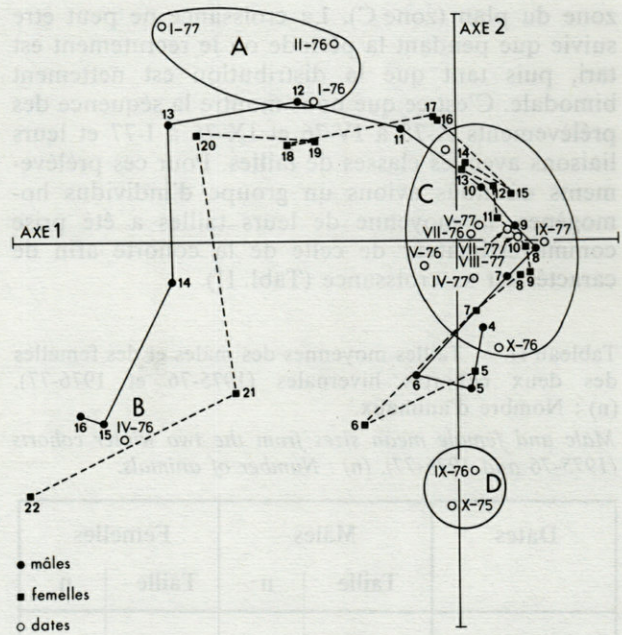


Fig. 4. — Représentation du plan 1/2 de l'analyse des correspondances qui explique 65 % de l'inertie. Les prélèvements sont regroupés (A, B, C, D), en fonction des résultats de la classification hiérarchique CAH.

Diagram of the 1/2 plan of the correspondence analysis explaining 65 % of the inertia. Samples are grouped (A, B, C, D) according to the results of the hierarchical classification CAH.

21-22 et sup.) et aux petites (6 mm), ce qui traduit une structure de population bimodale; C) aux tailles petites et moyennes; D) aux petites tailles (4-5-6 mm).

Les classes de taille de juvéniles, qui ont été mises en individus supplémentaires, montrent une tendance inverse aux séquences des adultes, à l'exception des classes de sexualisation (4-5-6 mm pour les mâles et 5-6 mm pour les femelles). Cependant la faible corrélation de ces individus supplémentaires avec le plan 1/2, en particulier les classes 2-3-4-5 mm, indique que la qualité de leurs représentations est mauvaise et donc qu'ils sont mal expliqués par ce plan. Ils n'ont donc pas été portés sur la figure 4.

Nous ne nous sommes pas servi des axes factoriels suivants ne pouvant y rattacher d'explications biologiques synthétiques : en effet, une part de plus en plus importante de la contribution à ces axes est représentée par un tout petit nombre d'individus.

Si nous comparons l'évolution des tailles et des dates sur le plan 1/2 telle que nous l'observons et telle que l'ont montrée Badia et Do-Chi (1976), nous voyons que dans notre cas, il n'y a pas de cycle régulier, mais répétition dans le temps de structures identiques dues au double recrutement et donc retour de la séquence chronologique dans la même

zone du plan (zone C). La croissance ne peut être suivie que pendant la période où le recrutement est tari, puis tant que la distribution est nettement bimodale. C'est ce que nous montre la séquence des prélèvements X-75 à IV-76 et IX-76 à I-77 et leurs liaisons avec les classes de tailles. Pour ces prélèvements où nous avons un groupe d'individus homogènes, la moyenne de leurs tailles a été prise comme estimateur de celle de la cohorte afin de caractériser sa croissance (Tabl. II).

Tableau II. — Tailles moyennes des mâles et des femelles des deux cohortes hivernales (1975-76 et 1976-77). (n) : Nombre d'animaux.

Male and female mean sizes from the two winter cohorts (1975-76 and 1976-77). (n) : Number of animals.

Dates	Mâles		Femelles	
	Taille	n	Taille	n
31/10/75	6.79	34	7.03	28
07/01/76	11.67	185	14.52	78
17/02/76	11.53	90	15.22	43
07/04/76	14.51	94	21.45	20
25/05/76	15.22	18	21.63	15
15/10/76	8.06	46	9.36	57
06/12/76	10.63	67	12.35	66
28/01/76	12.66	74	15.56	16

DISCUSSION

A la lumière des résultats obtenus, nous voyons que la dynamique de la population de *P. trispinosus* est définie par une reproduction discontinue, donnant naissance à 2 recrutements annuels. Ceux-ci produisent 2 cohortes qui vont présenter des évolutions différentes. A partir de la définition de Charlesworth (1980) "a sample of individuals who was born at about the same time", nous employons le terme de cohorte au sens de groupes d'animaux issus du même recrutement, présentant une certaine homogénéité vis-à-vis de l'évolution des critères d'analyses (tailles, périodes de reproduction) c'est-à-dire issus du même événement-recrutement et suivant le même destin. Cependant, dans notre cas, 2 réserves sont à faire : 1) une longue durée du recrutement induit une dispersion importante du critère taille et une perte d'acuité du concept. 2) La croissance différente des 2 sexes nous amène à considérer séparément l'évolution de ces deux « sous-cohortes ».

Le recrutement R1 commence en mars/avril : c'est à cette époque que nous voyons apparaître les

premiers juvéniles : il va se poursuivre jusqu'en juillet. Les animaux ainsi recrutés vont se développer, se différencier sexuellement, et se reproduire à partir de mai/juin, c'est ce que traduit l'apparition de femelles grainées de plus petite taille. La descendance de ces individus va apparaître en août, septembre, octobre : c'est le deuxième recrutement R2 que traduit l'arrivée de nouveaux juvéniles. Cette nouvelle cohorte se développe, se reproduit (à partir de janvier) et donne naissance à un recrutement qui sera le R1 de l'année suivante. Les données de Thiriot (1970) sur les larves de cette espèce mettent en évidence leur absence, de septembre à décembre, et en février, ce qui correspond à notre schéma sur les stades benthiques; seule une présence de larve en janvier semble bien précoce. La séparation systématique récente entre *P. trispinosus* et *P. monacanthus* (Holthuis, 1961) non prise en compte par cet auteur, peut en être la cause.

Nous avons noté entre les 2 cohortes annuelles une différence de taille de reproduction des femelles (Fig. 3). Une telle différence de taille entre cohorte d'hiver et d'été a été signalée, pour les œufs et les larves à l'éclosion, chez *Crangon crangon* par Boddeke (1982) et pour les femelles grainées par Krygier et Horton (1975) chez *Crangon nigricauda*, autre Crangonidae de la côte ouest des U.S.A.. Dans ce dernier exemple, les auteurs expliquent une taille supérieure de la maturité chez les animaux d'hiver par une croissance plus faible. C'est ce que nous trouvons ici chez *P. trispinosus* où le développement est plus lent pendant la période froide (tabl. II). Ces résultats s'inscrivent dans le cadre de la « loi de Bergmann » (in Casanova, 1981) : une croissance lente va entraîner des tailles maximale et de reproduction plus élevées. Cette règle généralement mise en évidence entre différentes zones de l'aire de répartition géographique d'une espèce trouve ici une application saisonnière entre les cohortes hivernales et estivales.

La relation entre la croissance et la température peut être de divers types en fonction de la plus ou moins grande proximité des limites thermiques de l'espèce : par ex. chez *Crangon septemspinosus*, en limite froide de son aire de répartition, il est observé un ralentissement de la croissance, puis un arrêt complet pendant la période hivernale (Corey, 1981), alors que dans une zone moins froide, Wilcox et Jeffries (1973) les relie linéairement. Dans notre cas, il n'y a pas de pause de longue durée, mais un ralentissement important qui est maximum à la période la plus froide dans la région, fin janvier-début février. Ce fait, ainsi que la localisation géographique et l'existence de 2 périodes de reproduction indiquent que la région d'étude se situe loin des limites thermiques de l'espèce.

Des différences apparaissent entre les années de l'étude : la première présente une absence d'animaux récoltés en été et septembre, malgré un fonctionnement correct du moyen de prélèvement

attesté par la présence de l'épifaune benthique associée dans le microchalut); la seconde est marquée par une précocité des cycles : reproduction des femelles issues de R1 dès le mois de mai, apparition des juvéniles de R2 dès le mois d'août. En liant ces 2 remarques, nous pensons que la précocité, relative, du deuxième cycle a pu provoquer un chevauchement des 2 cohortes qui a fait disparaître un « trou » estival, correspondant à une période de non-accessibilité (larve planctonique, juvéniles sur d'autres fonds) et/ou de non-vulnérabilité (formes trop petites pour le chalut). Cette population vivant dans l'infralittoral supérieur (0-10 m) est soumise aux cycles saisonniers d'une façon intense notamment à celui de la température. Nous avons pensé que les différences entre les cycles thermiques du milieu pouvaient en être la cause. Cependant il n'a pas été possible de mettre en évidence une différence significative pendant les périodes critiques : fin de l'hiver - début du printemps entre les données que nous possédions sur les cycles thermiques de ces deux années.

En conclusion, nous pouvons dire que *P. trispinosus*, espèce ubiquiste de petite taille de la famille des Crangonidae, présente dans la région de Banyuls-sur-mer une dynamique bivoltine : 2 reproductions et 2 recrutements ont lieu par an. Le premier, d'avril à juillet, va être caractérisé par une croissance rapide et une taille de reproduction faible. Ceci lui permet de donner naissance, d'août à octobre, à une deuxième cohorte qui va avoir un développement plus lent et une taille de reproduction plus grande, ceci pendant la période froide. Cette population, d'avril à juillet, se comporte quasiment comme une population à recrutement continu : la structure de la taille est alors due à un double effet : 1) au recrutement continu de juvéniles de 4 à 5 mm; 2) à la croissance des animaux recrutés. En reprenant la notion de cohorte telle que nous l'avons précédemment définie, nous nous trouvons à la limite de l'emploi de celle-ci. La seule cohorte au *sensu stricto* dont nous pouvons suivre la croissance, est celle apparue en automne car son recrutement s'arrête pendant l'hiver et l'évolution de la structure des tailles n'est due qu'à la seule croissance.

RÉFÉRENCES

- ALLEN J.A., 1967. Crustacea : Euphausiacea and Decapoda. The fauna of the Clyde Sea area. Millport, Scottish marine biological association, 116 p.
- BADIA J. et T. DO-CHI, 1976. Etude cinétique de la structure des populations de *Squilla mantis* (Crustacea : Stomatopoda) par l'analyse factorielle des correspondances. *Mar. Biol.*, **36** : 159-168.
- BENZECRI J.P. et coll., 1973. L'analyse des données. 2-L'analyse des correspondances. Paris, Dunod, 619 p.
- BHATTACHARIA C.G., 1982. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics*, **23** (1) : 115-135.
- BODDEKE R., 1982. The occurrence of winter and summer eggs in the brown shrimp (*Crangon crangon*) and the pattern of recrutement. *Neth. J. Sea Res.*, **16** : 151-162.
- CASANOVA J.P., 1981. Nouvelles formulations des règles écologiques connues sous le nom de règle de Bergmann et de loi de Jordan. *J. Plankton Res.*, **3** (4) : 509-529.
- CHARLESWORTH B., 1980. Evolution in age-structured populations. Cambridge, Cambridge University Press : 287 p. (Cambridge studies in mathematical biology : 1).
- COREY S., 1981. The life history of *Crangon septemspinosa* Say (Decapoda, Caridea) in the shallow sublittoral area of Passamaquoddy Bay, New Brunswick, Canada. *Crustaceana*, **41** (1) : 21-28.
- DO-CHI T., 1977. Détermination statistique de l'âge : quelques méthodes de décompositions d'un échantillon en composante gaussienne. *Oceanis*, **3** (10) : 503-530.
- HARDING J.P., 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **28** : 141-153.
- HASSELBLAD V., 196. Estimation of parameters for a mixture of normal distributions. *Technometrics*, **8** : 431-444.
- HOLTHUIS L.B., 1961. Report on a collection of crustacea Decapoda and Stomatopoda from Turkey and Balkans. *Zool. Verh.*, **47** : 67 p.
- JAMBU M., 1978. Classification automatique pour l'analyse des données, tome 1 : méthodes et algorithmes. Paris, Dunod, 310 p.
- KRIEGER E.E. et H.F. HORTON, 1975. Distribution, Reproduction and Growth of *Crangon nigricauda* and *Crangon franciscorum* in Yaquina Bay, Oregon. *Northwest Sci.*, **49** (4) : 216-240.
- LABAT J.P., 1974. Présence de *Philocheras monacanthus* (Holthuis) (Crustacea, Decapoda) dans la baie de Banyuls-sur-mer (Pyrénées-Orientales). *Vie Milieu*, **24** (4A) : 519-522.
- LABAT J.P., 1977. Ecologie de *Crangon crangon* (L.) (Decapoda, Caridea) dans un étang de la côte languedocienne. I. Croissance, reproduction, migration mer/étang. *Vie Milieu*, **27** : 273-292.
- LABAT J.P., 1980. Relation entre trois espèces du genre *Philocheras* (Crustacea, Decapoda, Crangonidea) au cours du cycle annuel. *Vie Milieu*, **30** (3-4) : 185-193.
- LAGARDÈRE J.P., 1971. Les Crevettes des côtes du Maroc. *Trav. Inst. sci. chérifien Fac. Sci., Ser. Zool.*, **36** : 140 p.
- LLOYD A.J. and C.M. YONGE, 1947. The biology of *Crangon crangon* L. in the Bristol Channel and the Severn Estuary. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **26** : 626-661.
- MEREDITH S.S., 1952, A. Study of *Crangon vulgaris* in the Liverpool Bay area. *Proc. Trans. Liverpool Biol. Soc.*, **58** : 75-109.
- MORAIS L. TITO de, 1983. Etude de la nutrition et de ses aspects énergétiques chez des formes juvéniles de Pleuronectiformes. Thèse 3^e cycle, Univ. P. et M. Curie, 171 p.
- SORBE J.C., 1975. Ecologie et éthologie alimentaire de l'ichthyofaune chalutable du plateau continental sud Gascogne. Thèse 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille, 125 p.

THIRIOT A., 1970. Cycle et distribution de Crustacés planctoniques de la région de Banyuls-sur-mer (Golfe du Lion). Etude spéciale des Cladocères. Thèse Doct. Etat Sci. Nat., Paris, 1 : 308 p.

VILLIERS L., 1979. Contribution à l'étude de la nutrition et de ses aspects énergétiques chez les formes juvéniles de *Deltentosteus quadrimaculatus* (Valenciennes) (Pisces : Gobiidae). Thèse 3^e cycle, Univ. P. et M. Curie, 239 p.

CHATTERJEE B., 1980. Evolution in age-structured populations. Cambridge, Cambridge University Press, 217 p. (Cambridge studies in mathematical biology).

CORRY J., 1981. The life history of *Crangon septemspinosa* Say (Decapoda, Crustacea) in the shallow sub-littoral area of Passamaquoddy Bay, New Brunswick, Canada. *Crustaceana*, 41(1) : 21-32.

DO-CU T., 1977. Détermination statistique de l'âge. Quelques méthodes de décomposition d'un échantillon en composantes gaussiennes. *Océanogr. Méditerranéenne*, 3(10) : 203-210.

HARDING J.P., 1949. The use of probability density functional analysis of polymodal frequency distributions. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 28 : 141-152.

HASELBAUM V., 196. Estimation of parameters for a mixture of normal distributions. *Technometrics*, 8 : 441-444.

HORTON J.B., 1961. Report on a collection of crustacea (Decapoda and Stomatopoda) from Turkey and Italy. *Ann. Zool. Bot. W. G.*

JARVIN M., 1978. Classification automatique pour l'analyse des données, tome 1 : méthodes et algorithmes. Paris, Dunod, 310 p.

KRACER E.E. et H.F. HORTON, 1975. Distribution, Reproduction and Growth of *Crangon nigricauda* and *Crangon packardii* in Yeddo Bay, Osaka, Northwest Sea. *Sci. Rep.* 4 : 216-240.

LABAT J.P., 1974. Présence de *Hydrobia ulnaria* (Hydrobia) (Crustacea, Decapoda) dans la baie de Banyuls-sur-mer (Pyrénées-Orientales). *Rev. Méditerranéenne* 2 : 219-222.

LABAT J.P., 1977. Ecologie de *Crangon* (I). (Decapoda, Crustacea) dans un étang de la côte languedocienne. I. Croissance, reproduction, migration, mortalité. *Rev. Méditerranéenne* 7 : 273-292.

LABAT J.P., 1980. Relation entre trois espèces du genre *Hydrobia* (Crustacea, Decapoda, Crangonidae) au cours du cycle annuel. *Rev. Méditerranéenne* 7(3-4) : 182-192.

LAGARDERIE J.P., 1971. Les Crustacés des côtes du Maroc. *Trav. Inst. Océanogr. Fac. Sci. Zool.* 26 : 140 p.

LOYD A.J. and G.M. YONKIN, 1967. The biology of *Crangon packardii* in the Bristol Channel and the Severn Estuary. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 26 : 659-661.

MURPHY S.S., 1972. A study of *Crangon vulgaris* in the Liverpool Bay area. *Proc. Zool. Liverpool Biol. Soc.* 28 : 75-100.

MURPHY S.S., 1983. Etude de la nutrition et de ses aspects énergétiques chez les formes juvéniles de *Palaemonetes*. Thèse 3^e cycle, Univ. P. et M. Curie, 171 p.

SOULE J.C., 1975. Ecologie et éthologie alimentaire de l'ichtyofaune chélostéenne du plateau continental sud Gascon. Thèse 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille, 127 p.

WENNER A.M., 1972. Sex-ratio as a function of size in marine Crustacea. *Am. Nat.*, 106 (949) : 321-350.

WILCOX J.R. and J.P. JEFFRIES, 1973. Growth of the sand shrimp, *Crangon septemspinosa*, in Rhode Island. *Chesapeake Sci.*, 14 : 201-205.

ZARIQUEY-ALVAREZ R., 1968. Crustacés décapodes Ibéricos. *Invest. Presq.*, 30 : 510 p.

En conclusion, nous pouvons dire que *A. trispinosa*, une espèce répandue de petite taille de la famille des Crangonidae présente dans la région de Banyuls-sur-mer une dynamique hivernale : 2 recrutements et 2 recrutements ont lieu par an. Le premier, d'avril à juillet, se caractérise par une croissance rapide et une taille de reproduction faible. Ceci lui permet de donner naissance, d'avril à octobre, à une deuxième cohorte qui se voit en développement plus lent et une taille de reproduction plus grande, ceci pendant la période froide. Cette population d'avril à juillet se comporte quasiment comme une population à recrutement continu : la structure de la taille est alors due à un double effet : 1) au recrutement continu de juvéniles de 4 à 5 mm, 2) à la croissance des animaux recrutés. En reprenant la notion de cohorte telle que nous l'avons précédemment définie, nous nous trouvons à la limite de l'emploi de celle-ci. La seule cohorte au sens strict dont nous pouvons suivre la croissance, est celle qui apparaît en automne car son recrutement s'arrête pendant l'hiver et l'évolution de la structure des tailles n'est due qu'à la seule croissance.

REFERENCES

ALLAN J.A., 1967. Crustacea : Euphausiacea and Decapoda. The fauna of the Clyde Sea area. Milport, Scottish marine biological association, 116 p.

BARR J. et T. DO-CU, 1976. Etude comparative de la structure des populations de *Squilla mantis* (Crustacea, Stomatopoda) par l'analyse factorielle des correspondances. *Mar. Biol.* 36 : 159-162.

LABAT J.P. et coll., 1975. L'analyse des données. 2. L'analyse des correspondances. Paris, Dunod, 619 p.

DEVELOPMENT OF BEHAVIOUR IN *OCTOPUS JOUBINI* ROBSON, 1929

Jennifer A. MATHER

Department of Psychology, The University of Western Ontario,
London, Ontario, N6A 5C2, Canada

OCTOPUS
COMPORTEMENT
JUVÉNILE

RÉSUMÉ. — L'auteur décrit l'évolution du comportement d'*Octopus joubini* Robson, 1929. Les jeunes individus capturent leurs proies de manière similaire au comportement des adultes, et ils habitent dans des coquilles vides de taille appropriée selon le mode typique des adultes. La locomotion change progressivement au cours des premières semaines de la vie post-embryonnaire. D'abord les jeunes animaux nagent essentiellement, puis se déplacent de plus en plus régulièrement sur le substrat par des mouvements de « marche ». Pendant ce temps, le cycle d'activité, légèrement dominé par une activité nocturne, se modifie jusqu'à devenir exclusivement une activité nocturne de type adulte. La variabilité du comportement des jeunes *Octopus* est étudiée.

OCTOPUS
BEHAVIOUR
YOUNG

ABSTRACT. — The development of the behaviour of *Octopus joubini* Robson, 1929, is described. Young *O. joubini* captured prey like adults and occupied appropriate size shells similiary. They changed gradually from swimming to « walking » on the substrate in the first few weeks of life. During this time their activity cycle changed from a slightly nocturnal to a light-cued and strictly nocturnal one, like that of adults. The variability of behaviour of young octopuses is discussed.

INTRODUCTION

The development of behaviour is an important aspect of the life of any animal, both in terms of outlining an ethological description and in terms of its adaptation to the ecology of its life situation. The development of Cephalopod behaviour is little known and often only from casual observations. One exception is the study of feeding behaviour in young *Sepia* (Wells, 1958; Messenger, 1977), which progresses from stereotypy to plasticity as the animal matures. Another exception is the behaviour of newly-hatched or newly-settled young Octopods, through a comparison by von Boletzky (1977), and a study by Wells and Wells (1970) of the behaviour of newly-settled *O. cyanea*. The development of behaviour of *Octopus joubini*, a large-egged benthic-

young Octopod species, offers a good supplement to these observations.

The development of feeding behaviour in young *Sepia* is also an excellent example of the relationship of brain development to behavioral development. The young animals only attack a single type of prey, *Mysis* shrimp (Wells, 1958). They are unable to modify their behaviour, and continue to attack shrimp placed in a glass tube which can be seen but cannot be captured. Adult *Sepia* have a wider range of acceptable prey and are more capable of learning to modify their behaviour. This development of the capacity to learn seems to be related to the development of the vertical and superior frontal lobe system (VSF) which Wirz (1954) has shown is relatively undeveloped at birth, and which appears to control learning in all Cephalopods (Wells, 1962). Is this

development of behaviour from stereotyped to variable a general characteristic of Octopods as well ?

Information available about behaviour of young octopuses suggests that it is not. Newly settled *O. cyanea* attack a wide variety of prey (Wells and Wells, 1970) and small octopods, as they begin to feed, are generally unselective of prey type. In quite another aspect of behaviour, activity cycle, young *O. cyanea* (Wells & Wells, 1970) appear more variable than adults (Yarnall, 1969). Does this correlate with large size of the vertical system of the brain from birth ? The little data available, from Frösch (1971), suggest that the vertical system of newborn *Octopus vulgaris* constitutes as large a percentage of brain weight as that of the adult.

The variability of behaviour of young octopuses may extend across species and may indicate that behaviour of very young octopods is neither fixed nor species-typical. Young octopuses have been divided into small pelagic « larvae » which move in the open water, and larger benthic « young » which crawl on the bottom. In fact, young octopods of many species are capable of both types of locomotion (Boletzky, 1977). The balance of type of movement may depend more on absolute size than on species, and Itami *et al.* (1963) report that as young *O. vulgaris* matured to the size where they would « settle out » from a mainly planktonic to a benthic existence, that they would progress smoothly from mostly swimming to mostly crawling.

Octopus joubini is an ideal species to study the development of behaviour. The young are relatively large and « semi-benthic » in habit (Mather, 1972). The species is relatively hardy and small at maturity (20 gm) and can be reared for the full lifespan in the laboratory (Boletzky and Boletzky 1969; Thomas and Opresko, 1973, Hanlon, 1983). The observations in the present paper are from the author's work with animals at all stages of the life cycle, but concentrating particularly on the development of mode of locomotion in the first month of life and in the development of the activity cycle during that period.

MATERIALS AND METHODS

Observations for the present paper were taken from many phases of the author's laboratory observations (Mather, 1972). Observations on locomotion and activity were made on a group of young which hatched from 3 females with eggs captured at St. Joseph Bay, Florida, which were kept in a 80 l aquarium at 23 °C. Lighting was on a 11 :13 day-night cycle for room lights, with a constant dim light to assist observation.

Hatching took place over 1 week, after which the females died and were removed. Seventy young

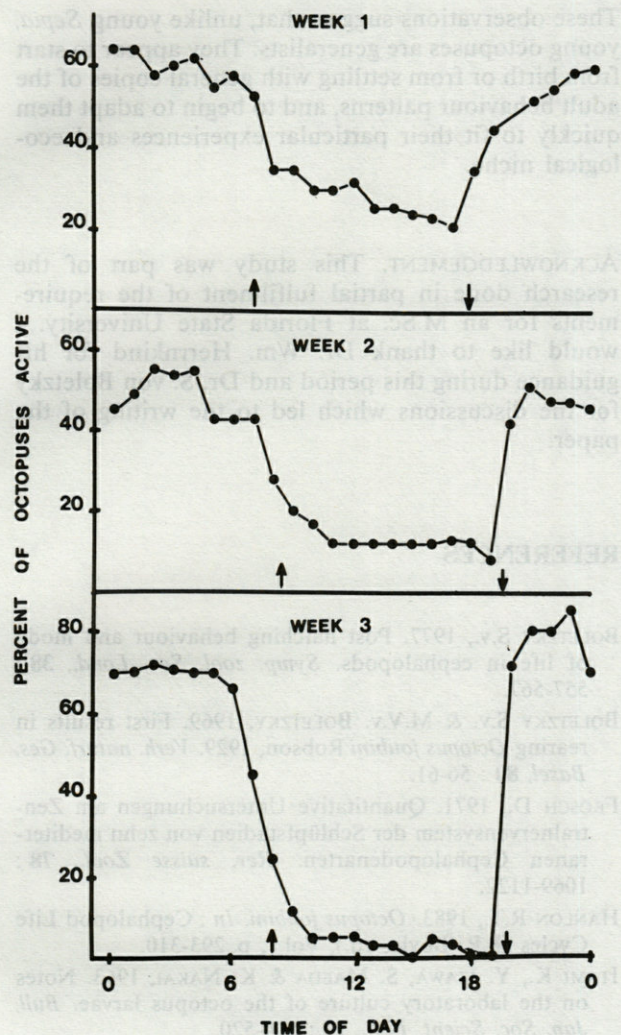
octopuses, aged 1-7 days, remained. They were observed over a 24-hour period for 4 minutes each hour, once a week for 4 weeks. They were fed pieces of crab meat at the water surface daily, except during observation days, between 2 100 and 2 300. Mortality was high; there were 70 animals at week 1, 45 at week 2, 25 at week 3 and 12 at week 4. During observation days, an hourly count of the number of octopuses Out (on the side of the aquarium, on top of the shell rubble which covered the bottom of the tank, or swimming) was made. In a 4-minute observation period each hour, a count was made of the number of octopuses moving by swimming in the water column or crawling on the tank bottom. Predatory behaviour was observed in these animals and in a group which were raised initially on pieces of crab meat and only fed living prey at 2 months of age. Another group of 8 young octopuses less than 2 weeks of age was placed in a small beaker of water with sand bottom and 12 small gastropod shells, to see if the octopuses would occupy the home type preferred by adults (Mather, 1982). Their behaviour was observed and the occupancy of shells after 6 hours was noted.

For observations on the activity cycle of adults as a comparison, four adult *O. joubini*, also from St. Joseph Bay, were kept in separate 40 l closed-system aquaria. They were exposed to daylight through 2 windows, and to supplementary constant light to aid observation, supplied by dim red lights behind the tanks. Each octopus was given a gastropod shell « home » and a small *Pagurus longicarpus* hermit crab each day as food, and these were usually eaten. Each animal was observed 4 times in every 3-hour section of the 24-hour cycle. They were noted as In (withdrawn into the shell), Alert (at the entrance of the shell with 2 dorsal arms curled back over the head) or Out.

RESULTS

A. Activity Cycle. Young *Octopus joubini* were only somewhat nocturnal, with 30 % of week 1 animals active in the daytime and 65 % at night. As they grew older, octopuses were more likely to be active at night and less likely to be active in the daytime (Fig. 1). As well, they changed from a gradual to a more abrupt onset of the active period, as timed by the offset of room lights. By 28 days, young octopuses showed the strict nocturnal activity pattern which was true of adults. Adult *O. joubini* were almost never out of their homes during daylight hours (0600-1800), and also gradually emerged from their homes during the night to show a peak of activity from 2400-0300 (Fig. 2A).

B. Locomotion. During their first month of life, small octopuses adopted a « semi-benthic » mode of



life which was quite unlike that of the adult. Adult *O. joubini* only swim if disturbed, and never move far from the bottom. Young animals tended to move upward onto high surfaces of rocks and algae, and, further, to swim in the open water, often drifting with spread arms in the middle of the water. This tendency changed slowly as the animals aged, from an equal chance of each type of locomotion at one week to infrequent swimming at one month (Fig. 2B).

C. Feeding. Live food small enough for new-born octopuses was not available, but the young treated conspecifics as prey. They showed two types of predatory behaviour very similar to that of the adult. One was the leap and grab onto moving and non-moving individuals. Another was a more speculative behaviour, surrounding projections on the bottom or shells, and then inserting an arm under or into the surrounded area for possible trapped prey. Two octopuses raised on pieces of crab meat showed the adult sequence of predatory behaviour at the first opportunity to express it. Juvenile octopuses hunting crabs first made a general grab in the direction of the prey, and after being pinched learned to come from behind to avoid the claws. They also learned to wait in ambush for the very fast-swimming Portunid crabs, after earlier approaches from further away ended in failure.

Fig. 1. — The activity cycle of young *Octopus joubini* in the first, second and third week of life. Each dot represents percentage of animals Active at one hour of the day, and the arrows up and down indicate light onset and offset.

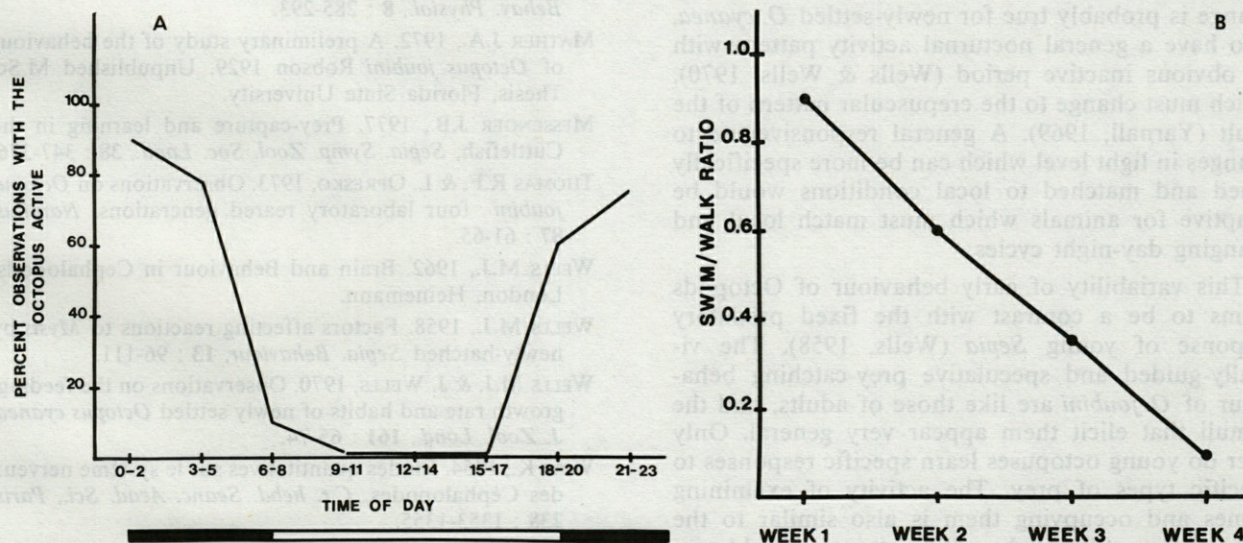


Fig. 2. — A, the activity cycle of adult *Octopus joubini* (n = 6). Each position represents the percentage of animals active in a three-hour period of the day. The dark bar below indicates nighttime and the open lines show daytime; B, the ratio of young *Octopus joubini* which were observed swimming to those observed walking, as recorded during observation periods in the first four weeks of their life.

D. Home Choice. New-hatched *O. joubini* hid amongst shell rubble when it was offered to them. When offered gastropod shells of an appropriate size, five of eight occupied them. They entered by the same technique as adults, first « exploring » the open area with a single arm. Once in, they adopted the adult arms-outward posture.

DISCUSSION

The variability of locomotion of young *Octopus joubini*, despite their benthic mode of life, is striking. Boletzky (1977) has pointed out the variability in mode of locomotion in planktonic and benthic young octopods. In a benthic species, it may be an adaptation to allow passive post-hatching dispersal for a small animal which would not otherwise move far during its lifetime. But the variability of locomotion across different species of Octopods and the smooth progression from frequent swimming to walking in *O. joubini*, which is paralleled by the smooth, gradual transition in *O. vulgaris* settling out of the plankton (Itami *et al*, 1963), suggests these are not fixed motor patterns. No species-typical locomotion exists; instead the type of movement which is predominant may be more closely linked to the size of young octopods.

The change in activity cycle that is seen in young *O. joubini* represents an adaptive but specialized type of learning. Young octopuses not only change from being always active, somewhat more so at night, to being active at night and inactive in the daytime (Fig. 2A). They also change from being gradually responsive to the light change (week 1) to reducing activity before light onset (week 3). A similar activity change is probably true for newly-settled *O. cyanea*, who have a general nocturnal activity pattern with no obvious inactive period (Wells & Wells, 1970), which must change to the crepuscular pattern of the adult (Yarnall, 1969). A general responsiveness to changes in light level which can be more specifically timed and matched to local conditions would be adaptive for animals which must match local and changing day-night cycles.

This variability of early behaviour of Octopods seems to be a contrast with the fixed predatory response of young *Sepia* (Wells, 1958). The visually-guided and speculative prey-catching behaviour of *O. joubini* are like those of adults, and the stimuli that elicit them appear very general. Only later do young octopuses learn specific responses to specific types of prey. The activity of examining homes and occupying them is also similar to the examination of homes by adult octopuses, and home selection is similar but appropriate to their size.

These observations suggest that, unlike young *Sepia*, young octopuses are generalists. They appear to start from birth or from settling with general copies of the adult behaviour patterns, and to begin to adapt them quickly to fit their particular experiences and ecological niche.

ACKNOWLEDGEMENT. This study was part of the research done in partial fulfilment of the requirements for an M.Sc. at Florida State University. I would like to thank Dr. Wm. Herrnkind for his guidance during this period and Dr. S. von Boletzky for the discussions which led to the writing of the paper.

REFERENCES

- BOLETZKY S.V., 1977. Post hatching behaviour and mode of life in cephalopods. *Symp. zool. Soc. Lond.*, **38** : 557-567.
- BOLETZKY S.V. & M.V.V. BOLETZKY, 1969. First results in rearing *Octopus joubini* Robson, 1929. *Verh. naturf. Ges. Basel*, **80** : 56-61.
- FRÖSCH D., 1971. Quantitative Untersuchungen am Zentralnervensystem der Schlüpfstadien von zehn mediterranen Cephalopodenarten. *Rev. suisse Zool.*, **78** : 1069-1122.
- HANLON R.T., 1983. *Octopus joubini*. In : Cephalopod Life Cycles (P.R. Boyle, ed.), Vol.1, p. 293-310.
- ITAMI K., Y. IZAWA, S. MAEDA & K. NAKAI, 1963. Notes on the laboratory culture of the octopus larvae. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.*, **29** : 514-520.
- MATHER J. A., 1982. Choice and Competition : their effects on occupancy of shell homes by *Octopus joubini*. *Mar. Behav. Physiol.*, **8** : 285-293.
- MATHER J.A., 1972. A preliminary study of the behaviour of *Octopus joubini* Robson 1929. Unpublished M.Sc. Thesis, Florida State University.
- MESSINGER J.B., 1977. Prey-capture and learning in the Cuttlefish, *Sepia*. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **38** : 347-376.
- THOMAS R.F. & L. OPRESKO, 1973. Observations on *Octopus joubini* : four laboratory reared generations. *Nautilus*, **87** : 61-65.
- WELLS M.J., 1962. Brain and Behaviour in Cephalopods. London, Heinemann.
- WELLS M.J., 1958. Factors affecting reactions to *Mysis* by newly-hatched *Sepia*. *Behaviour*, **13** : 96-111.
- WELLS M.J. & J. WELLS, 1970. Observations on the feeding, growth rate and habits of newly settled *Octopus cyanea*. *J. Zool. Lond.*, **161** : 65-74.
- WIRZ K., 1954. Etudes quantitatives sur le système nerveux des Céphalopodes. *C.r. hebd. Seanc. Acad. Sci., Paris*, **238** : 1353-1355.
- YARNALL J.Y., 1969. Aspects of the behaviour of *Octopus cyanea* Gray. *Anim. Behav.*, **17** : 747-754.

DISTRIBUTION PATTERN OF ORGANOCHLORINE COMPOUNDS IN FIVE TISSUES OF *BUBULCUS IBIS* NESTLINGS (AVES, ARDEIDAE) FROM THE EBRO DELTA, NORTHEAST SPAIN

X. RUIZ, G.A. LLORENTE and J. NADAL

*Càtedra de Zoologia Vertebrats,
Facultat de Biologia de la Universitat de Barcelona,
Av. Diagonal, 645, 08071 Barcelona, Spain*

PCBs	PESTICIDES	HÉRON GARDE-BŒUF DELTA DE L'EBRE CROISSANCE
1	1	1
2	2	2
3	3	3
4	4	4
5	5	5
6	6	6
7	7	7
8	8	8
9	9	9
10	10	10
11	11	11
12	12	12
13	13	13
14	14	14
15	15	15
16	16	16
17	17	17
18	18	18
19	19	19
20	20	20
21	21	21
22	22	22
23	23	23
24	24	24
25	25	25
26	26	26
27	27	27
28	28	28
29	29	29
30	30	30
31	31	31
32	32	32
33	33	33
34	34	34
35	35	35
36	36	36
37	37	37
38	38	38
39	39	39
40	40	40
41	41	41
42	42	42
43	43	43
44	44	44
45	45	45
46	46	46
47	47	47
48	48	48
49	49	49
50	50	50
51	51	51
52	52	52
53	53	53
54	54	54
55	55	55
56	56	56
57	57	57
58	58	58
59	59	59
60	60	60
61	61	61
62	62	62
63	63	63
64	64	64
65	65	65
66	66	66
67	67	67
68	68	68
69	69	69
70	70	70
71	71	71
72	72	72
73	73	73
74	74	74
75	75	75
76	76	76
77	77	77
78	78	78
79	79	79
80	80	80
81	81	81
82	82	82
83	83	83
84	84	84
85	85	85
86	86	86
87	87	87
88	88	88
89	89	89
90	90	90
91	91	91
92	92	92
93	93	93
94	94	94
95	95	95
96	96	96
97	97	97
98	98	98
99	99	99
100	100	100

RÉSUMÉ. — Analyse du point de vue de la contamination par des composés organochlorés d'une série d'échantillons formés par le pool de subéchantillons de tissus provenant de sept poussins de Héron garde-bœuf (*B. ibis*) du delta de l'Ebre, âgés de 10 à 14 jours. Les tissus analysés sont les suivants : musculature de vol, foie, graisse, rein et cerveau. Les résultats montrent que la distribution quantitative et qualitative des composés organochlorés n'est pas homogène et doit être interprétée en fonction de la dynamique physiologique générale de l'organisme et du rôle spécifique que joue chacun des tissus dans celle-ci, ainsi que des affinités lipidiques particulières des composés organochlorés.

ABSTRACT. — Samples obtained from a pool of tissue and organ subsamples of 7 cattle egret chicks from the Ebro Delta have been analysed in search of organochlorine compounds. All specimens were between 10 and 14 days old. Tissues pooled were : flight muscle, liver, adipose tissue, kidneys and brain. Results show that the qualitative and quantitative distribution of the organochlorine compounds are not homogeneous. This should be interpreted according to the overall physiological dynamics of the organism and the specific role of each tissue, together with the peculiar affinity that the different pollutants might present.

INTRODUCTION

Pollutant residue levels in wildlife are of obvious interest in themselves but, in the present study, the interest of the survey lies in the attempt to analyse the significance of the concentrations found in subsamples of tissues or organs clearly affected by biological factors. We should point out that, while great attention has been paid to the variability in results that analytical procedures in themselves may introduce (Holden, 1970, 1973) only occasionally has

the intrinsic variability of the tissue sample — due to the physiological conditions of the species at the moment of sampling — been taken into account.

Llorente *et al.* (1982) have shown the influence that ecological factors such as the trophic type of the species have on pollutant levels in such special tissues as the nervous type. The present survey aims to demonstrate the influence of global physiological dynamics on the distribution pattern of organochlorine residue levels in five tissues (those most commonly found in the literature) both from the quantitative and qualitative standpoint.

It should be borne in mind that the tissue or organ subsamples are the basic elements for interpreting changes over a period of time or for comparing pollutant residue levels among different vertebrate populations. To ignore the fluctuations in the tissues or organs that may be caused by the special physiological dynamics revealed by the species at the moment of capture, or the specific role that the said tissues are carrying out regarding the characteristic lipid metabolism of such dynamics, is almost the same as saying that the comparison is not valid.

This line of thinking is not new, since Holden (1975) had already expressed his concern about the fact that most surveys are carried out on the basis of inadequate sampling, and that the intrinsic variability thus introduced in the sample disqualifies the results for comparative purposes and, ultimately, their proper evaluation.

For this reason, the present survey has been carried out on a sample within an overall physiological framework which clearly affects the fat metabolism in one direction: the mobilization of lipidic compounds to supply the energy requirements of the newly formed or developing tissues.

MATERIAL AND METHODS

Since 1977, the cattle egret has been an all-year round resident species in the Ebro Delta. The samples used in the present survey come from seven chicks whose morphometrics are shown in table IA. They were caught in their nest in July 1981, at the nesting colony on the Aufacada lagoon, one of the most important nesting places for this species on the Ebro Delta (Ruiz *et al.*, 1982).

From the growth studies carried out on this population (Ruiz, 1982), we can deduce from the morphometrics of the sampled chicks that their age falls within the second week of life, ranging from 10 to 14 days, at which time such semialtricial birds are still strictly altricial or nidicolous.

The specimens were sacrificed at the colony site and immediately sent to the laboratory, where they were deep frozen at -18°C and preserved in this state until the time of analysis. Following the proposal of Bernhard (1976) samples of the following tissues were pooled: flight muscle, liver, adipose tissue, kidneys and brain. We have followed the analysis procedures described by Holden & Marsden (1969) with the modifications specified by Llorente *et al.* (1983), and Aguilar (1983) in those aspects concerning PCB-DDT interference.

The pesticides analysed are the following: cyclodienes (Heptachlor, Heptachlor epoxide, Aldrin and Dieldrin); DDTs (pp'DDE, pp'TDE (DDD),

pp'DDT and all of them as the sum of DDTs); PCBs (Aroclor 1254 and 1260).

The lowest level of detection used was 10 ppb for cyclodienes and pp'DDE; 20 ppb for pp'TDE and pp'DDT and 80 ppb for PCBs. In tables, N.D. means not detected. Analysis procedures took place on a series 2700 Varian Aerograph apparatus, furnished with a Ni 63 E.C.D., a column 2 m long and 1/4 inch internal diameter with 4% DC-200 and 6% QF-1 on Chromosorb WAWDMCS of 80-100 mesh, and a Varian CDS 111 computer of areas.

Table I. — A, Morphometrics of *B. ibis* nestlings caught in the Aufacada Lagoon. W = weight in grams; L.C. = Culmen length, in mm; L.T. = Tarsus length; L.M.T. = Mid Toe length; L.W. = Wing length; B, organochlorine compound levels in ppm, given on a fat basis, obtained in the analysis of *B. ibis* nestling subsamples. Figures given correspond to the averages of all the samples analysed. N.D. = not detected.

A	W.	L.C.	L.T.	L.M.T.	L.W.
1	195.-	26.6	36.9	47.-	50.-
2	211.-	29.7	42.9	52.-	60.-
3	183.-	25.85	36.-	46.-	51.-
4	252.8	39.3	45.-	57.5	77.-
5	256.6	30.05	46.5	58.-	69.5
6	266.-	32.6	47.-	58.-	77.-
7	198.3	26.-	35.8	49.5	51.-

B	Organochlorine compound	Flight muscle	Liver	Adipose tissue	Kidney	Brain
	Heptachlor	N.D.	0.25	0.02	0.02	0.02
	Aldrin	N.D.	0.01	0.04	0.02	N.D.
	H. Epoxide	N.D.	N.D.	0.16	0.15	N.D.
	Dieldrin	N.D.	N.D.	0.19	0.30	N.D.
	Cyclodienes	—	0.26	0.41	0.49	0.02
	pp'DDE	1.51	3.52	3.07	19.19	0.61
	pp'TDE	—	—	0.28	1.50	—
	pp'DDT	—	—	0.27	1.85	—
	DDTs	1.51	3.52	3.62	22.54	0.61
	PCBs	—	3.31	1.35	9.61	—
	% Cyclodienes	—	3.66	7.56	1.50	2.85
	% DDTs	100	49.64	67.47	69.05	97.14
	% PCBs	—	46.68	25.05	29.44	—
	Total in PPMs	1.51	7.09	5.38	32.64	0.63
	% Lipid extraction	1.26	2.24	50.77	1.77	2.91

RESULTS

The results obtained in the analysis are given in table IB, the levels of each pesticide and its structural group being expressed in terms of ppm fat basis. The figures given correspond to the averages of all the samples analysed from each tissue.

DDTs are the most ubiquitous group and, quantitatively, they represent the most important part of the total organochlorine pollutant load in all of the five tissues. Cyclodienes are not present in the flight

muscle and their percentage is higher in the adipose tissue than elsewhere, although it is in the kidneys that such pesticides reach their highest absolute levels. Moreover, cyclodienes are, as a whole, the components with least quantitative incidence in the total load of organochlorines detected.

PCBs, all matching the Aroclor 1260 pattern, reveal higher levels but they are only present in liver, adipose tissue and kidneys.

The percentage incidence of each structural group in the total load of organochlorine pollutants for each tissue is represented in figure 1. In figure 2, the distribution of organochlorines in the tissues analysed is shown where it is possible to compare the relative pollutant concentrations, expressed in lipid basis, that each one of them accumulates. Thus, the kidneys are the tissues which show the highest level of contamination by organochlorines, followed by the liver, the adipose tissue, the muscle and brain.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Both cyclodienes and DDTs are fitosanitary products still used in the Ebro Delta zone, proved

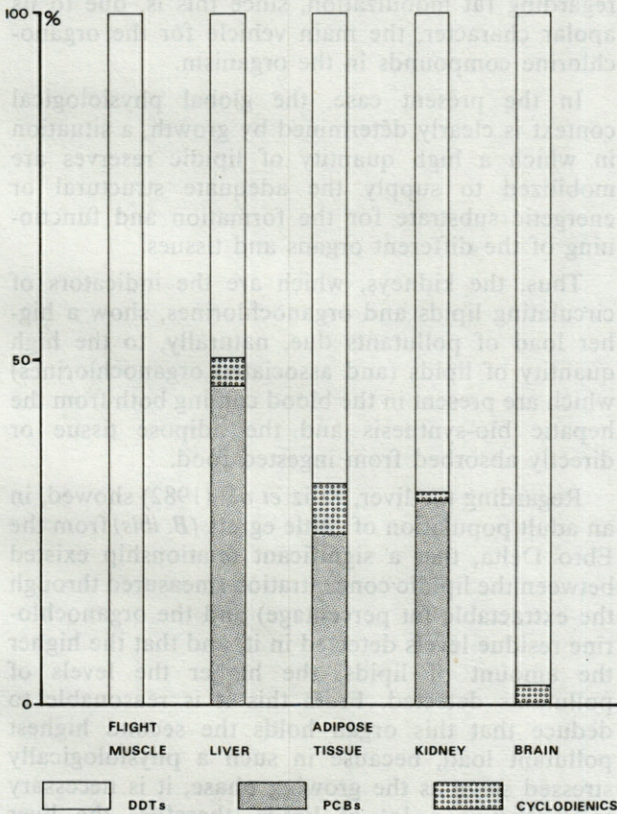


Fig. 1. — Percentage incidence of each structural group in the total load of organochlorine pollutants for each subsample.

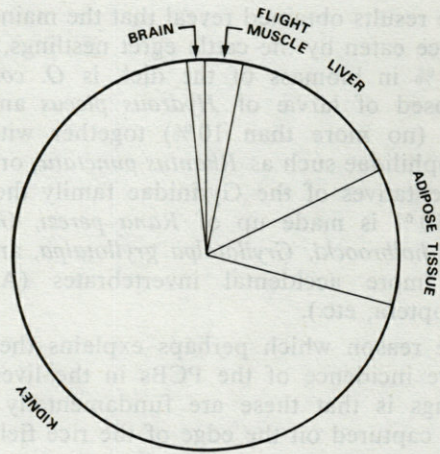


Fig. 2. — Percentage distribution of total ppm in the tissues analysed showing the relative pollutant concentrations accumulated by each one.

by the presence, although in small quantities, of insecticides such as Heptachlor, Aldrin, and pp'DDT in the samples. The experimental evidence of other studies carried out in this area, both on eggs (Nadal, 1981; Ruiz *et al.*, 1983) and bird tissues (Ruiz *et al.*, 1979; Ruiz, 1982; Ruiz *et al.*, 1982; Ruiz *et al.*, in press; Llorente *et al.*, 1982; Llorente *et al.*, 1983) as well as personal observation, are concomitant with a recent use of these products in the agricultural dynamics of the area, mainly rice, fruit, and vegetable growing (Ruiz *et al.*, 1981).

The PCB residues come mainly from the industrial activity located up-river on the course of the Ebro, spills from which are carried down-river towards the Delta.

The incidence of these compounds in the Delta's birds and wildlife depends to a large extent on their degree of ichthyophagy (Ohlendorf *et al.*, 1979), which in the case of the cattle egret favours a greater pressure from the DDTs because of its manifestly landbased habits as compared to other Ardeidae (Ruiz 1982; Ruiz *et al.*, 1983).

It is also worth considering whether the residues found in the cattle egret nestlings come from the lipidic reserves in the egg, or else correspond to new entries from their food intake.

In general the residues of organochlorine compounds found in the tissues of *B. ibis* nestlings correspond perfectly with the residues in eggs, pp'DDE being the most ubiquitous together with the PCBs. The DDT/PCB ratio favours the former group of compounds both in eggs and in nestlings and in both types of sample the cyclodienes make up the residues with least quantitative incidence. The food habits of the cattle egret nestlings has been studied on the basis of the gastric contents of the same specimens caught in order to carry out this study (Ruiz, 1982; Ruiz & Llorente, in press).

The results obtained reveal that the main trophic resource eaten by the cattle egret nestlings, making up 70% in biomass of the diet, is *O. coleoptera*, composed of larvæ of *Hydrous piceus* and some adults (no more than 10%) together with other Hydrophilidae such as *Rhantus punctatus* or smaller representatives of the Gyrinidae family the remaining 30% is made up of *Rana perezi*, *Gambusia affinis holbroocki*, *Gryllotalpa gryllotalpa*, and some much more accidental invertebrates (Araneida, Heteroptera, etc.).

The reason which perhaps explains the greater relative incidence of the PCBs in the liver of the nestlings is that these are fundamentally aquatic preys, captured on the edge of the rice fields.

In any case the results obtained prove that the distribution of organochlorine compounds among the five tissues analysed is not homogeneous, either quantitatively or qualitatively.

From the quantitative standpoint, the behaviour of PCBs should be stressed, since they are only present in liver, fat and kidneys, but are absent in the flight muscle and brain. Recently, Schneider (1982) has shown that PCBs do not display the same behaviour in relation to the different kinds of lipids which are usually grouped under the heading of « fat » in the literature concerning pollution. Thus, PCBs show a clear affinity for metabolic lipids, while structural ones have a lesser capacity for containing them in solution. Possibly this should be related to the presence in the structural lipids of polar radicals and to the strong lipophilic character of the PCBs, even when compared with the organochlorine compounds.

Taking into account the above considerations, the presence of PCBs in liver and adipose tissue is reasonable, because the former has been found to be responsible for 95% of the fat bio-synthesis in the avian body (Hazelwood, 1972; Griminger, 1976) and the latter is the main storing site for metabolic lipids. In the case of the kidneys the situation is different, since they are considered to be representative of the fat levels circulating in the blood (and then of the associated organochlorine pollutants) (Walker, 1975). The blood circulating lipids are both metabolic and structural whether they come from the liver, the adipose tissue or the ingested food, and this explains the presence of PCBs in the kidneys.

Following this line, the absence of such compounds in the brain is easily explained, because this tissue is essentially made up of structural lipids. The flight muscle needs more extensive considerations, since it can usually be considered one of the most important consumers of metabolic lipids in the avian body, in order to obtain from their oxidation the energy required for the development of flight.

In the present case the absence of PCBs should be concurrent with the absence of this kind of lipidic molecules. This can only be explained by conside-

ring that the samples on which we have worked came from chicks between 10 and 14 days old. The Cattle egret (*Bubulcus ibis*) is a semialtricial bird, which means that it displays strictly altricial behaviour during the first stages of its life (2 weeks) and behaves later as an altricial "sensu lato". Thus, it escapes from the nest at the least sign of alarm or even behaves in this way spontaneously, without any clear reason, although it comes back to the nest to be fed by the parents until the moment when it attains its independence at the end of its growing period (50-60 days) (Siegfried, 1972; Weber, 1975; pers. obs.).

During its strictly altricial stage, to which period the sample corresponds, the flight muscle is only poorly developed, being at a growing phase in which it is not yet functional and has a lipid supply based mainly on structural lipids in order to constitute the muscular cell membranes of which it is made up.

Looking now at the unequal quantitative distribution of organochlorines in the tissues, it is observed that kidneys are those most heavily polluted, followed by liver, adipose tissue, muscle and brains. In order to understand such results, it is important to take into account the physiological context of the sampled specimens, as well as the role performed by each one of the tissues considered in relation to global physiological dynamics and, most important, regarding fat mobilization, since this is, due to its apolar character, the main vehicle for the organochlorine compounds in the organism.

In the present case, the global physiological context is clearly determined by growth, a situation in which a high quantity of lipidic reserves are mobilized to supply the adequate structural or energetic substrate for the formation and functioning of the different organs and tissues.

Thus, the kidneys, which are the indicators of circulating lipids and organochlorines, show a higher load of pollutants due, naturally, to the high quantity of lipids (and associated organochlorines) which are present in the blood coming both from the hepatic bio-synthesis and the adipose tissue or directly absorbed from ingested food.

Regarding the liver, Ruiz *et al.*, (1982) showed, in an adult population of cattle egrets (*B. ibis*) from the Ebro Delta, that a significant relationship existed between the lipidic concentration (measured through the extractable fat percentage) and the organochlorine residue levels detected in it, and that the higher the amount of lipids, the higher the levels of pollutants detected. From this it is reasonable to deduce that this organ holds the second highest pollutant load, because in such a physiologically stressed stage as the growing phase, it is necessary to synthesize a lot of lipids, therefore the liver becomes very active and it contains a high quantity of them.

The adipose tissue is, naturally, the most suitable

kind for containing the organochlorine compounds dissolved in it and its position, therefore, in relation to the muscle or brain is logical. Nevertheless, it is significant that it is less contaminated than the liver or the kidneys. In relation to this we must bear in mind on the one hand that a high proportion of the lipids elaborated by the liver — and thus the associated pollutants — are directly used, never managing to accumulate in the reserve tissues; on the other hand, the relative proportion of dissolvent (fat) is much higher in this tissue than in the others, a factor which will also account for the levels observed.

The flight muscle is still an immature tissue, and it should present a higher percentage of water in its constitution, related to its degree of functional maturity (Ricklefs, 1979; Ricklefs & White, 1981). Moreover, its lipidic components should be essentially structural, and this implies some discrimination in the capacity for containing organochlorines, especially the PCBs (Schneider, 1982). This should probably also affect DDTs and cyclodienes, although the compounds of these groups, and specially the DDTs, seem to show much more ubiquitous behaviour. Up to now, no information similar to that obtained by Schneider (1982), for the PCBs is available for the remaining compounds. In any case closer and more specific studies will be required for a complete understanding of this phenomenon.

The levels in brains are usually much lower than in the rest of the body. Such a peculiarity has permitted consideration of this organ as the most reliable indicator of mortality for organochlorine toxicity (Stickel, 1973), since it seems to be, by nature, protected against the accumulation of these pollutants. However, for one particular contaminant, the dieldrin, and for one avian family, the ardeidae, Ohlendorf *et al.* (1979, 1981) have been able to establish a significant relationship between the levels in this organ and the rest of the bird's body while for other pollutants this has not been possible (Brown, 1978 and the references given by this author).

The existence of an effective hematoencephalic barrier is open to discussion since Hunzicker & Hazelwood (1970) and Hazelwood (1972) showed that it does not exist in chicks of the domestic hen while in adults it can be considered a porous barrier, enabling the transfer of high molecular weight substances (molecules similar to insulin).

In conclusion, the brain's lipidic composition should considerably affect the capacity for association which the different organochlorine compounds display, and this results in an unequal representation of structural groups, essentially excluding PCBs and possibly making the entrance of DDTs and cyclodienes difficult. These considerations, together with the relatively low lipidic metabolism of this organ means that the possibilities of accumulation are lower here than in the rest of the avian body. From the above said, it is commonly found that, as is our

case, the brain is the organ least affected by organochlorine compounds although it proves the most sensitive to them, since one of the main toxic effects of these compounds is axonic deregulation, which produces well known effects such as uncontrolled shaking followed by passivity and apathy.

Finally it is worth noting that the distribution of pollutant levels is related to the overall physiological dynamics of the specimen sampled. In this sense, the levels of contaminants from avian or mammalian tissue subsamples should be considered cautiously, since they are only suitable for comparison when proceeding from specimens with the same (or very similar) physiological characteristics. This should be specially stressed, since researchers rarely plan their sampling from such a standpoint and biological and physiological data are often lacking in their publications.

ACKNOWLEDGEMENTS. We would like to express our acknowledgement to Mr. A. Aguilar for the translation and useful comments, and to Mr. J. Beattie from the British Institute of Barcelona, for his revision of the final English text.

BIBLIOGRAPHY

- AGUILAR A., 1973. Organochlorine pollution in sperm whales, *Physeter macrocephalus*, from the temperate waters of the Eastern North Atlantic. *Marine Pollution Bulletin*, 14 (9) : 342-352.
- ALBERTO L.J. and J. NADAL, 1981. Residuos organoclorados en huevos de diez especies de aves del delta del Ebro. *Publ. Dept. Zool. Barcelona*, 6 : 73-83.
- BERNHARD M., 1976. FAO Fish. Tech. Pap. (158) : 124 p. Manual of methods in aquatic environment research. Part 3. Sampling and analysis of biological material.
- BROWN A.W.A., 1978. Ecology of Pesticides. Ed. John Wiley & Sons Inc. New York, 525 p.
- GRIMINGER P., 1976. Lipid metabolism. In *Avian Physiology*, edited by P.D. Sturkie, 3rd. Edition, Springer Verlag, New York.
- HAZELWOOD R.L., 1972. The intermediary metabolism of birds. In *Avian Biology*. Vol. II. Edited by D.S. Farner and J.R. King, Academic Press, New York : 471-526.
- HOLDEN A.V., 1970. International cooperative study of organochlorine pesticide residues in terrestrial and aquatic wildlife, 1966/1968. *Pest. Monit. J.*, 4 (3) : 117-135.
- HOLDEN A.V., 1973. International cooperative study of organochlorine and mercury residues in wildlife, 1969/1971. *Pest. Monit. J.*, 7 (1) : 37-52.
- HOLDEN A.V., 1975. Monitoring persistent organic pollutants. In *Organochlorine insecticides : Persistent organic pollutants*, Edited by F. Moriarty, Academic Press, London 1-27.
- HOLDEN A.V. and K. MARSDEN, 1969. Single-stage clean-up of animal tissue extracts for organochlorine residue analysis. *J. of Chromatography*, 44 : 481-492.

- HUNZICKER M.E. and R.L. HAZELWOOD, 1970. Chicken cerebrospinal spinal fluid : Insulin-like activity. *Comp. Biochem. Physiol.*, **36** : 795-801.
- LLORENTE G.A., X. RUIZ and J. NADAL, 1982. Compartimentación de los plaguicidas organoclorados en tres especies de anátidas procedentes del delta del Ebro (Tarragona). Actas del I. Congreso Iberoamericano de Toxicología Sevilla : 691-702.
- LLORENTE G.A., X. RUIZ and J. NADAL, 1983. Incidence des pesticides organochlorés sur trois espèces d'anatide du delta de l'Ebre (Tarragone, Espagne). Proceed. VIth ICSEM/IOC/UNEP Workshop on Pollution of the Mediterranean, Cannes : 179-186.
- OHLENDORF H.M., D.M. SWINEFORD and L.N. LOCKE, 1979. Organochlorine poisoning of herons. Proceed. 1979 conference of the colonial waterbird group. Lab. of Ornithology, Cornell University, Ithaca, New York. pp. 176-185.
- OHLENDORF H.M., D.M. SWINEFORD and L.N. LOCKE, 1981. Organochlorine residues and mortality of herons.
- RICKLEFS R.E., 1979. Patterns of growth in birds. V.A comparative study of development in the Starling, Common Tern, and Japanese Quail. *The Auk.*, **96** : 10-30.
- RICKLEFS R.E. and S.C. WHITE, 1981. Growth and energetics of chicks of the sooty Tern (*Sterna fuscata*) and common Tern (*S. hirundo*). *The Auk*, **98** : 361-378.
- RUIZ X., 1982. Contribución al conocimiento de la biología y ecología de *Bubulcus ibis ibis* (L.), 1758 en el delta del Ebro (Tarragona). Ph. D. Thesis, Universidad de Barcelona, 396 pp.
- RUIZ X. and G.A. LLORENTE (in press). Sobre la alimentación de pollos de garcilla bueyera (*Bubulcus ibis*) en el delta del Ebro y la elaboración de una hipótesis trófico-ecológica en relación a su dinámica expansiva. Actas II Congreso Iberoamericano de Ornitología, Xalapa (Veracruz) México.
- RUIZ X., G.A. LLORENTE and J. NADAL, 1979. Residuos de plaguicidas organoclorados en avifauna del delta del Ebro. *Bol. Est. Cent. Ecología*, **8** (16) : 17-24.
- RUIZ X., G.A. LLORENTE and J. NADAL, 1981. Problemática de una zona litoral con amplia influencia humana : el delta del Ebro. Actas del Coloquio Hispano-Francés sobre espacios litorales Madrid : 197-200.
- RUIZ X., Ll. JOVER and A. MONTORI, 1982. Primeros datos sobre la reproducción de la garcilla bueyera, *Bubulcus ibis ibis* (L.), en el delta del Ebro, Tarragona (España). *Publ. Dept. Zool. Barcelona*, **7** : 77-86.
- RUIZ X., G.A. LLORENTE and J. NADAL, 1982. El papel del hígado como indicador de niveles de contaminantes organoclorados en aves : una contrapropuesta. Actas I Congreso Iberoamericano de Toxicología, Sevilla : 715-723.
- RUIZ X., G.A. LLORENTE and J. NADAL, 1983. Incidence des composés organochlorés sur la viabilité de l'œuf du *Bubulcus ibis* dans le delta de l'Ebre. Proceed VIth ICSEM/IOC/UNEP Workshop on Pollution of the Mediterranean, Cannes : 807-811.
- RUIZ X., G.A. LLORENTE and J. NADAL (in press). Dinámica de los compuestos organoclorados en cuatro tejidos de una población de garcillas bueyeras durante un ciclo entre periodos de reproducción. Actas II Congreso Iberoamericano de Ornitología, Xalapa (Veracruz) México.
- SCHNEIDER R., 1982. Polychlorinated biphenyls (PCBs) in cod tissues from the Western Baltic : significance of equilibrium partitioning and lipid composition in the bioaccumulation of lipophilic pollutants in gill-breathing animals. *Meeresforsch*, **29** : 69-79.
- SIEGFRIED W.R., 1972. Aspects of the feeding ecology of Cattle egret (*Ardeola ibis*) in South Africa. *Journal of Animal Ecology*, **41** (1) : 71-78.
- STICKEL L.F., 1973. Pesticide residues in birds and mammals. In *Environmental Pollution by Pesticides*. Edited by C.A. Edwards, Plenum Publishing Company Ltd London : 254-312.
- WALKER C.H., 1975. Variations in the intake and elimination of pollutants. In *Organochlorine insecticides : persistent organic pollutants*. Edited by F. Moriarty, Academic Press, London : 73-130.
- WEBER J., 1975. Notes on Cattle egret breeding. *The Auk*, **92** : 111-117.

BRYOZOAIRES ÉPIBIONTES SUR LE BRACHIOPODE ARTICULÉ *Gryphus vitreus* (Born, 1778) EN MER MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE (CORSE)

*Epibiotic Bryozoa on Gryphus vitreus (Born, 1778),
Brachiopoda Articulata, in West Mediterranean Sea (Corsica)*

Jean-Loup d'HONDT

Muséum National d'Histoire Naturelle,
Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie,
55, rue de Buffon, 75005 Paris

BRYOZOAIRES
EPIBIONTES
Gryphus vitreus
MÉDITERRANÉE
CORSE

RÉSUMÉ. — Observations sur les 12 espèces de Bryozoaires épibiontes sur des tests de *Gryphus vitreus* (Brachiopode) dans la région de Calvi (Corse, Méditerranée Occidentale) : étude systématique, fréquence des espèces, taux de colonisation, compétitions et associations interspécifiques et intraspécifiques, comparaison avec les Bryozoaires vivant sur d'autres substrats dans le même biotope. *Microporella ciliata* et *Diaperoecia major* sont les deux espèces dominantes sur les coquilles de *Gryphus vitreus*, qui est même pour *M. ciliata* le substrat exclusif dans ce biotope.

BRYOZOA
EPIBIONTES
Gryphus vitreus
MEDITERRANEAN SEA
CORSICA

ABSTRACT. — Observations have been made on the epifaunal Bryozoa (12 species) living on the shell-valves of *Gryphus vitreus* (Brachiopoda) in the Calvi area (Corsica, West Mediterranean Sea) : systematic study, percentages of settling, intraspecific and interspecific competitions and associations, comparison with the bryozoans living on other substrata in the same environment. *Microporella ciliata* and *Diaperoecia major* are the two prevailing species on the *Gryphus vitreus* tests.

De nombreux exemplaires du Brachiopode *Gryphus vitreus* (Born, 1778), récoltés lors de la campagne corse organisée au large de Calvi (Cap Cavallo-Cap Corse) du 30 mai au 10 juin 1983 avec le navire « Catherine-Laurence » dans le cadre du programme C.N.R.S.-R.C.P. 728 (Etude des populations de Brachiopodes actuels; transposition aux formes fossiles), présentaient sur l'une ou l'autre valve des colonies de Bryozoaires épibiontes; le taux de colonisation a été évalué selon les stations de 30 à 100 % des *Gryphus* récoltés.

L'objet de ce programme étant de permettre aux spécialistes des Brachiopodes fossiles d'accéder à

une meilleure connaissance des paléoenvironnements à partir de l'étude et par comparaison avec la faune actuelle, il était intéressant d'entreprendre une étude plus précise des Bryozoaires colonisant les valves de *Gryphus vitreus* à partir d'un échantillonnage représentatif (un lot de 93 exemplaires de ce Brachiopode recouverts d'une épifaune de Bryozoaires).

Différents cas de développement de Bryozoaires sur des coquilles de Mollusques sont connus de l'Ordovicien (Mc Namara, 1978) à nos jours (Monod et d'Hondt, 1978). En revanche, la présence de Bryozoaires sur des tests de Brachiopodes n'a fait

l'objet que d'une littérature réduite, essentiellement de la part de paléontologistes; la présente étude en complète et confirme les divers résultats.

Ainsi Pedley (1976) s'est-il surtout intéressé à la signification paléo-écologique des Bryozoaires épibiontes; en fonction des types zoariaux (Cellariiforme, Vinculariiforme, encroûtants, ...), il a tenté d'expliquer les conditions écologiques dans lesquelles vivaient les Brachiopodes étudiés, certains de ces types étant exclusifs dans une association donnée (mais il donne très peu de déterminations spécifiques); selon lui, les stations où domineraient les Bryozoaires encroûtants devraient être sublittorales et exposées à une certaine turbulence. Or les espèces colonisant les *Gryphus vitreus* de Calvi sont essentiellement encroûtantes (9 espèces sur 12) et proviennent effectivement d'un biotope à turbulence. Ager (1960) a observé deux espèces de Bryozoaires, l'une encroûtante, l'autre arborescente, toutes deux présentes dans 44% des cas, sur un Spiriferide du Dévonien et établi des pourcentages de colonisation respective par ces deux épibiontes. L'épifaune est surtout localisée sur la face dorsale (brachidiale) de la coquille qu'elle colonise parfois complètement, et déborde parfois sur l'autre valve au-dessus de la commissure, observations que nous avons nous-même effectuées sur notre matériel.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les coquilles de Brachiopodes étudiées, parfois encore fixées à leur substrat, proviennent de 9 des stations de récolte échelonnées le long du littoral nord de la Corse. Deux seulement de ces coquilles étaient mortes, mais non encore détériorées et portaient encore des colonies vivantes (présence de polypides) de Bryozoaires (aussi la comparaison entre le peuplement des coquilles vivantes et mortes est-elle malaisée). Quatre de ces stations ont été prospectées à l'aide d'un chalut (type « Guigui »), les autres par une drague à maille fine. Nous avons en outre obtenu un refus de tamisage (650 cm³) du sédiment de l'une des stations (n° 73), comportant essentiellement des Bryozoaires dont la très grande majorité était également vivante au moment de la récolte. Ce matériel nous a permis de comparer les Bryozoaires épibiontes de *Gryphus vitreus* avec les formes vivant sur les autres substrats du même biotope. Toutes les récoltes ont été effectuées sur des fonds détritiques sablo-vaseux, entre 105 et 163 m de profondeur. En plus des Bryozoaires, les tests de Brachiopodes ne portaient que quelques tubes de Serpules, peu nombreux.

LISTE SYSTÉMATIQUE DES BRYOZOAIRES ÉPIBIONTES SUR *GRYPHUS VITREUS*

Ordre *Cheilostomida* Busk, 1852

Sous-Ordre *Anascina* Levinsen, 1909.

Scrupocellaria incurvata, Waters, 1896
Onychocella antiqua (Busk, 1858)
Cribrilaria innominata (Couch, 1844)

Sous-ordre *Ascophorina* Levinsen, 1909

Microporella ciliata (Pallas, 1766)
Escharoides coccinea (Abildgaard, 1806)
Escharella ventricosa (Hassall, 1842)
Schizomavella auriculata (Hassall, 1842)
Escharina hyndmanni (Johnston, 1847)
Buffonellaria divergens (Smitt, 1873)
 Indéterminable (Famille Reteporidae : un zoarium rétéporiforme usé).

Ordre *Cyclostomida* Busk, 1852

Diaperoecia major (Johnston, 1847)
Entalophoroecia (?) sp. (très abîmée)

Scrupocellaria incurvata est toujours représentée par plusieurs colonies côte à côte, aussi bien sur les coquilles de *Gryphus* que sur les autres substrats; ceci pourrait être la conséquence de la métamorphose simultanée de plusieurs larves issues d'une même colonie-mère voisine, la durée de vie larvaire étant courte chez les *Scrupocellaria*.

Onychocella antiqua est beaucoup plus fréquente sur les autres substrats (coquilles de Lamellibranches, Bryozoaires arborescents) que sur les *Gryphus vitreus* (une seule colonie épibionte observée). *Escharoides coccinea* n'a que rarement été observée dans le matériel étudié, peut-être parce que les dragages ont été effectués à la limite supérieure de son aire de répartition bathymétrique, comprise entre 30 et 80 m de profondeur (Gautier, 1961).

Microporella ciliata est l'un des seuls Bryozoaires dont Gautier (1961) avait signalé la présence en Méditerranée sur des coquilles (mortes) de Brachiopodes. Fiala-Médioni (1972-1973) l'a trouvée jusqu'à 40 m de profondeur sur des Algues, des Gorgones et des concrétions coralligènes près de Banyuls. Dans un travail antérieur, Gautier (1958) a signalé 5 espèces de Bryozoaires de fonds détritiques à coraux profonds et *Gryphus vitreus* (110 m de profondeur), mais n'y mentionne pas *Microporella ciliata*. Dans l'Atlantique, cette espèce existe essentiellement sur les Algues de la région littorale (surtout les Laminaires), plus rarement sur les coquilles et les cailloux (Hayward et Ryland, 1979); à Roscoff notamment (Echalier et Prenant, 1951; d'Hondt, inédit) elle se rencontre à la fois sur les Algues à la

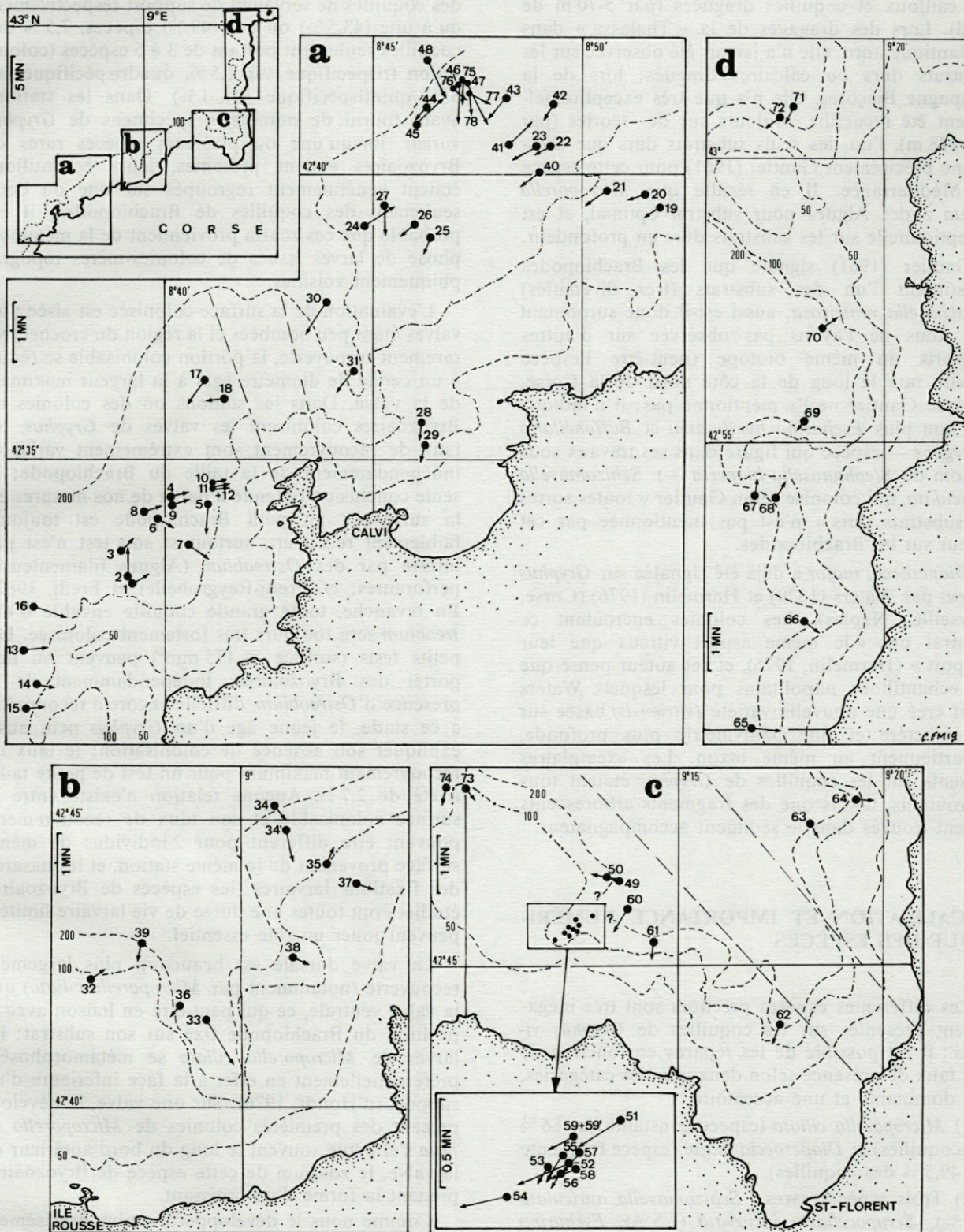


Fig. 1. — Carte de la région prospectée lors de la campagne du « Catherine-Laurence » (dressée par M. C. Emig et publiée avec son aimable autorisation).

Map of the studied area during the « Catherine-Laurence » cruise (designed by M. C. Emig, and published with his kind authorization).

grève à faible profondeur, et moins fréquemment sur des cailloux et coquilles dragués (par 5-70 m de fond). Lors des dragages de la « Thalassa » dans l'Atlantique nord, elle n'a jamais été observée sur les substrats durs ou calcaires dragués; lors de la campagne Biaçores, elle n'a que très exceptionnellement été recueillie, toujours sur des scories (par 135-148 m), l'un des seuls substrats durs que mentionne précisément Gautier (1961) pour cette espèce en Méditerranée. Il en résulte que *Microporella ciliata* a des Algues pour substrat optimal, et est exceptionnelle sur les substrats durs en profondeur.

Gautier (1961) signale que les Brachiopodes constituent l'un des substrats (très diversifiés) d'*Escharella ventricosa*; aussi est-il donc surprenant que nous ne l'ayons pas observée sur d'autres supports du même biotope (peut-être l'espèce est-elle rare le long de la côte nord de la Corse, puisque Gautier ne l'y mentionne pas; il n'indique pas non plus *Escharina hyndmanni* et *Buffonellaria divergens* — espèce qui figure dans ses travaux sous le nom de *Stephanosella biaperta* —). *Schizomavella auriculata*, qui colonise selon Gautier « toutes sortes de substrats durs » n'est pas mentionnée par cet auteur sur les Brachiopodes.

Diaperoecia major a déjà été signalée sur *Gryphus vitreus* par Waters (1879) et Harmelin (1976) (Corse, Marseille, Naples). Les colonies encroûtant ce substrat ont « le même aspect vitreux que leur support » (Harmelin, 1976), et cet auteur pense que les échantillons napolitains pour lesquels Waters avait créé une nouvelle variété (*vitriensis*) basée sur ce caractère et une bathymétrie plus profonde, appartiennent au même taxon. Les exemplaires présents sur les coquilles de *Gryphus* étaient tous encroûtants, tandis que des fragments arborescents étaient trouvés dans le sédiment accompagnateur.

LOCALISATION ET IMPORTANCE NUMÉRIQUE DES ESPÈCES

Les différentes espèces précitées sont très inégalement présentes sur les coquilles de *Gryphus vitreus*: il est possible de les répartir en fonction de leur taux de présence selon deux grandes catégories, une dominante et une accessoire:

1) *Microporella ciliata* (espèce constante sur 86 % des coquilles) et *Diaperoecia major* (espèce fréquente sur 49,5 % des coquilles).

2) Trois espèces rares: *Schizomavella auriculata* (7,5 %), *Scrupocellaria incurvata* (7,5 %), *Escharina hyndmanni* (6,5 %) et une majorité d'espèces occasionnelles: *Cribrilaria innominata* (2 %), *Escharella ventricosa* (2 %) et 5 espèces rencontrées une seule fois (*Onychocella antiqua*, *Escharoides coccinea*, *Buffonellaria divergens*, Reteporidae indéterminable, *Entalophoroecia* (?) sp.).

Les 2 valves étant prises en considération, 92,5 % des coquilles ne servaient de support respectivement qu'à une (43,5 %) ou à 2 (49 %) espèces, 7,5 % des coquilles seulement portant de 3 à 5 espèces (colonisation trispécifique sur 1,5 %, quadrispécifique sur 5 %, quintispécifique sur 1 %). Dans les stations ayant fourni de nombreux spécimens de *Gryphus vitreus*, lorsqu'une ou plusieurs espèces rares de Bryozoaires étaient présentes, leurs échantillons étaient généralement regroupés sur une ou deux seulement des coquilles de Brachiopodes; il est probable que ces zoaria proviennent de la métamorphose de larves issues de colonies-mères topographiquement voisines.

L'évaluation de la surface colonisée est aisée: les valves étant peu bombées et la région du crochet très rarement recouverte, la portion colonisable se réduit à un cercle de diamètre égal à la largeur maximale de la valve. Dans les stations où des colonies de Bryozoaires colonisent les valves de *Gryphus*, les taux de recouvrement sont extrêmement variables indépendamment de la taille du Brachiopode; la seule conclusion obtenue à partir de nos mesures est la suivante: un petit Brachiopode est toujours faiblement recouvert, surtout si son test n'est pas infesté par des *Ostreobium* (Algues filamenteuses perforantes; cf. Fredj-Reygrobellet et Fredj, 1982). En revanche, toute grande coquille envahie d'*Ostreobium* sera toujours très fortement colonisée. Les petits tests (surface $\leq 175 \text{ mm}^2$) peuvent ou non porter des Bryozoaires; indépendamment de la présence d'*Ostreobium*, difficile encore à reconnaître à ce stade, le jeune âge d'un *Gryphus* peut aussi expliquer son absence de colonisation; le taux de recouvrement maximum pour un test de petite taille a été de 2,7 %. Aucune relation n'existe entre la surface colonisable et son taux de recouvrement, pouvant être différent pour 2 individus de même surface provenant de la même station, et les hasards des fixations larvaires (les espèces de Bryozoaires étudiées ont toutes une durée de vie larvaire limitée) peuvent jouer un rôle essentiel.

La valve dorsale est beaucoup plus largement recouverte (notamment par *Microporella ciliata*) que la valve ventrale, ce qui peut-être en liaison avec la position du Brachiopode fixé sur son substrat; les larves de *Microporella ciliata* se métamorphosent préférentiellement en effet à la face inférieure d'un support (d'Hondt, 1976). Sur une valve, le développement des premières colonies de *Microporella ciliata* s'effectue souvent le long du bord antérieur de la valve, le zoarium de cette espèce de Bryozoaires prenant la forme d'un croissant.

Comme nous le développerons plus précisément ci-après à propos de l'exemple caractéristique de *Microporella ciliata*, l'abondance des Bryozoaires sur les tests de *Gryphus vitreus* (notamment âgés) est peut-être liée à l'infestation de ces Brachiopodes par les *Ostreobium*. Plusieurs espèces de Bryozoaires sont en effet plus fréquemment trouvées sur les

Algues que sur d'autres substrats, et aucune autre espèce de Brachiopode, même de grande taille, n'est connue pour être infestée par les *Ostreobium*.

Microporella ciliata et *Diaperoecia major* coexistent sur plus de la moitié des coquilles et des valves. A *Microporella ciliata* sont en outre quelquefois associées *Schizomavella auriculata*, *Scrupocellaria incurvata* et *Escharina hyndmanni*; les autres associations avec elle sont minimales ou nulles. *Diaperoecia major*, outre *Microporella ciliata*, n'est assez souvent associée qu'à *Schizomavella auriculata*.

La pauvreté du recouvrement des *Gryphus vitreus* et, d'une façon générale, des Brachiopodes par les Bryozoaires au large des côtes atlantiques européennes est très frappante comparée à la richesse de leur épifaune en Méditerranée Occidentale, et ceci d'autant plus que les Bryozoaires épibiontes de *Gryphus vitreus* se rencontrent communément en Atlantique; la plupart des espèces de Bryozoaires observées sur les tests des *Gryphus* méditerranéens se retrouvent à la même profondeur dans l'Atlantique.

COMPARAISON AVEC LES BRYOZOAIRES ÉPIBIONTES D'AUTRES BRACHIOPODES ET AVEC LES AUTRES BRYOZOAIRES DU MILIEU

1. Bryozoaires fixés sur d'autres espèces de Brachiopodes du même biotope

Outre *Gryphus vitreus*, 4 autres espèces de Brachiopodes ont été récoltées lors de la campagne du « Catherine-Laurence » : un Inarticulé, *Crania anomala* (Müller, 1776), et trois Articulés, *Terebratulina retusa* (Linné, 1758), *Megathyris detruncata* Gmelin, 1790 et *Megerlia truncata* (Linné, 1767), tous ayant déjà été signalés de la région de Calvi par Logan (1979) d'après les récoltes de Fredj et Falconetti.

Sur ces différentes espèces, les Bryozoaires sont rares. Deux *Terebratulina retusa* portaient, l'une *Escharella coccinea*, l'autre *Scrupocellaria incurvata*, toutes 2 aussi observées parmi les épibiontes de *Gryphus vitreus*. Deux colonies d'*Escharina vulgaris* encroûtaient le même exemplaire de *Crania anomala*. Les 2 autres espèces de Brachiopodes ne portaient pas de Bryozoaires, et on peut émettre l'hypothèse d'une relation entre cette absence d'épifaune et la petite taille et la forme plus bombée des coquilles de *Megerlia* et de *Megathyris*. Ni *Microporella ciliata*, ni *Diaperoecia major*, n'ont été vues sur les tests d'autres espèces de Brachiopodes que *Gryphus vitreus*. Nous n'avons jamais trouvé de Bryozoaires épibiontes sur les différents *Gryphus vitreus* provenant de l'Atlantique nord que nous avons eu l'occasion jusqu'à présent d'examiner.

2. Bryozoaires récoltés sur d'autres substrats ou dans le sédiment des stations à *Gryphus vitreus*

Les récoltes ont rapporté 11 espèces de Bryozoaires Cheilostomes Anascina, 20 de Cheilostomes Ascophorina et 7 de Cyclostomes. 23 d'entre elles (noms précédés d'un astérisque) étaient fixées sur des substrats durs, les autres existant seulement sous la forme de débris à la surface du sédiment. 21 d'entre elles (soit un tout petit peu plus de la moitié) étaient encroûtantes, les autres arborescentes. La plupart de ces espèces figuraient dans la liste des Bryozoaires trouvés dans les sédiments organogènes du précontinent algérois établie par Caulet (1969) :

Ordre *Cheilostomida* Busk, 1852

Sous-ordre *Anascina* Levinsen, 1909

- * *Onychocella antiqua* (Busk, 1858)
- * *Copidozoum planum* (Hincks, 1880)
- * *Ramphonotus minax* (Busk, 1860)
- * *Setosellina capriensis* (Waters, 1926)
- Flustridae indéterminable (un spécimen encroûtant très détérioré)
- * *Cellaria salicornioides* (Lamouroux, 1816) (A.C.)
- * *Scrupocellaria incurvata* Waters, 1896 (A.C.)
- Scrupocellaria scrupea* Busk, 1852
- * *Caberea boryi* (Audouin, 1826)
- * *Cribrilaria innominata* (Couch, 1844) (A.C.)
- * *Cribrilaria radiata* (Moll, 1803) (A.C.)

Sous-Ordre *Ascophorina* Levinsen, 1909

- * *Adeonellopsis distoma* (Busk, 1858)
- Adeonella calveti* Canu et Bassler, 1930 (A.C.)
- * *Pentapora ottomulleriana* (Moll, 1803) (P.C.)
- * *Smittoidea reticulata* (McGillivray, 1842)
- Palmicellaria elegans* Alder, 1864
- Smittina cervicornis* (Pallas, 1766)
- * *Schizomavella auriculata* (Hassall, 1842)
- * *Schizomavella auriculata* (Hassall, 1842) (?) (forme, sans aviculaires ?)
- * *Escharina vulgaris* (Moll, 1803)
- * *Escharina hyndmanni* (Johnston, 1847) (A.C.)
- * *Escharina dutertrei* (Audouin, 1826) (P.C.)
- * *Buffonellaria divergens* (Smitt, 1873) (C.C.) (forme à zoarium adéoniforme)
- * *Microporella ciliata* (Pallas, 1766) (une seule colonie, fixée sur un Cyclostome arborescent érodé).
- * *Microporella marsupiata* (Busk, 1860) (P.C.)
- * *Fenestrulina malusii* (Audouin, 1826)
- * *Chorizopora brongniartii* (Audouin, 1826) (A.C.)
- Omalosecosa ramulosa* (Linné, 1767)
- Buskea dichotoma* (Hincks, 1862)
- * *Celleporina globulosa* (d'Orbigny, 1852) (A.C.)
- Sertella* sp. (fragment).

Ordre *Cyclostomida* Busk, 1852*Crisia* sp.*Tervia irregularis* (Meneghini, 1844)**Diaperoecia major* (Johnston, 1847) (A.C.)*Entalophoroecia gracilis* Harmelin, 1976*Cardioecia watersi* (O'Donoghue et de Watterville, 1939) (?) — érodé —*Tubulipora notomale* (Busk, 1875) (A.C.)*Fron dipora verrucosa* (Lamouroux, 1821) (C.C.)

(Signification des sigles utilisés : Peu commun : P.C., Assez commun : A.C., Très commun : C.C.)

La comparaison de cette liste avec celle des espèces observées sur les tests de *Gryphus vitreus* montre que, parmi les espèces de Bryozoaires épibiontes :

1) 2 d'entre elles, *Escharella ventricosa* et surtout *Microporella ciliata* qui est la plus fréquente sur les tests de Brachiopodes, n'ont pas été retrouvées dans le biotope environnant (à l'exception d'une unique colonie de *Microporella ciliata* encroûtant un autre Bryozoaire). On peut donc supposer que *Gryphus vitreus* représente pour cette espèce et dans ce biotope un substrat pratiquement exclusif. Une espèce proche, *Microporella marsupiata*, a été trouvée à plusieurs reprises sur des substrats durs calcaires dans le même biotope; aussi peut-on supposer qu'elle correspond à une niche écologique différente.

2) Les 8 autres espèces déterminables fixées sur les *Gryphus* se rencontrent sur différents autres substrats dans le même biotope, et ne témoignent donc pas d'une stricte spécificité pour ce support. *Diaperoecia major*, en particulier, a été observée dans le sédiment sous sa forme encroûtante sur divers substrats et sous sa forme érigée.

Gautier (1961) signale la présence de *Microporella ciliata* dans les 100 premiers mètres de profondeur, sur des organismes morts très diversifiés et généralement calcifiés (dont les Brachiopodes), et sur des galets, scories et poteries, et indique qu'elle est partout abondante sur des végétaux marins (Posidonies, Algues précoraligènes, ceintures littorales sciaphiles). Par ailleurs, cet auteur ne mentionne pas les Brachiopodes comme supports privilégiés pour d'autres espèces de Bryozoaires. Ces observations appellent 2 conclusions : a) *Microporella ciliata*, dont les larves témoignent de grandes affinités pour les substrats végétaux, se développe aussi en abondance sur les *Gryphus vitreus*, substrat pour lequel elles manifestent un tropisme certain; un facteur commun serait à rechercher entre ces 2 supports apparemment si différents. Peut-être réside-t'il dans la présence d'un même constituant biochimique chez les *Ostreobium* et les différents substrats végétaux ? b) Les valves de *Gryphus* apparaissent, aussi bien chez les individus morts que vivants, comme un substrat naturel, ni plus ni moins favorable que la plupart des autres supports, en particulier pour

Diaperoecia major, *Schizomavella auriculata*, *Escharina hyndmanni* et *Scrupocellaria incurvata*.

REMARQUE

Lors de cette étude, l'observation de nombreux cas de compétitions entre colonies de *Microporella ciliata* et de *Diaperoecia major* sur le même substrat a montré qu'une colonie de *M. ciliata* pouvait s'étendre sur la région marginale d'un zoarium de *Diaperoecia major*, mais sans en recouvrir les tubes, alors que *D. major* peut croître sur une colonie de *M. ciliata*. Le contact entre deux colonies de *M. ciliata* peut se présenter sous trois aspects différents, un de fusion complète et deux d'antagonisme (soit apparition d'une ligne continue de calcification entre les deux zoaria, soit formation d'une crête surélevée par rapport au substrat au niveau d'affrontement des deux colonies). Dans ce dernier cas, cette gibbosité est constituée par la juxtaposition désordonnée de zoécies appartenant aux deux colonies, et présente de nombreuses loges anormales (réduction de taille, irrégularité des contours, duplication des aviculaires latéraux). Cette crête surélevée, alors que le restant du zoarium est encroûtant, devient une région très fragile et frangible. Jackson et Winston (1981) ayant émis l'hypothèse de possibles histocompatibilités et d'incompatibilités intraspécifiques à déterminisme génétique chez d'autres Bryozoaires (Steginoporellidae), les cas de fusion parfaite de colonies de *Microporella* pourraient être le fait de zoaria à patrimoine génétique peu différent, par exemple issus de larves émises par un même zoarium.

REMERCIEMENTS. Nous sommes heureux de témoigner l'expression de notre vive gratitude à nos collègues MM. C. Emig, G. Fredj, B. Laurin et M^{lle} O. Oliveri, qui ont effectué ces récoltes à notre attention, et à M. C. Emig et à M^{me} D. Fredj-Reygrobellet qui ont eu l'obligeance de nous transmettre le matériel correspondant. Nos plus vifs remerciements iront à MM. les Professeurs C. Lévi (Paris) et G. Fredj (Nice) et à M. C. Emig (Marseille), qui ont bien voulu prendre connaissance de ce texte et le critiquer avant son dépôt pour publication.

BIBLIOGRAPHIE

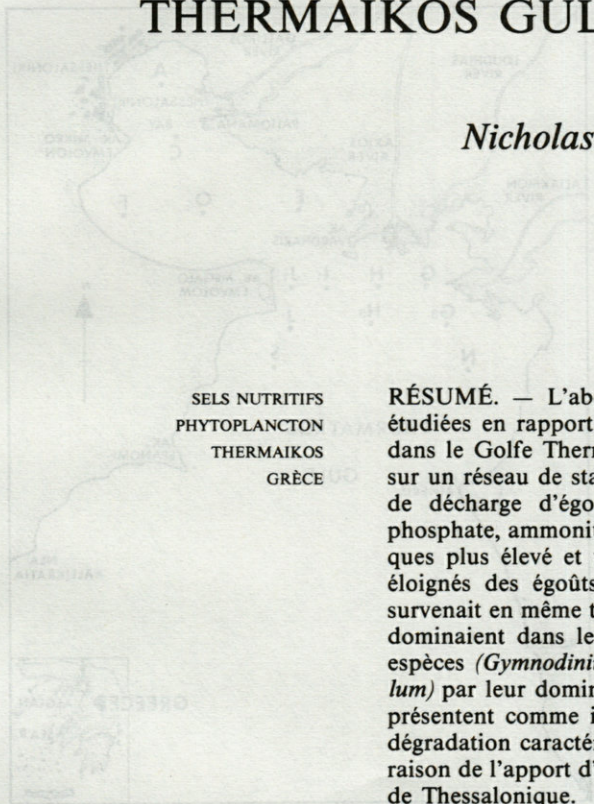
- AGER D.V., 1960. The epifauna of a Devonian Spiriferid. *Quart. J. Geol. Soc. London*, 117 : 1-10.
- CAULET J., 1969. Contribution à l'analyse des sédiments organogènes du précontinent algérien. *Bull. Mus. nat. Hist. nat. Paris*, 2^e sér., 41 (3) : 801-816.
- ECHALIER G. et M. PRENANT, 1951. Bryozoaires. Inventaire de la Faune Marine de Roscoff : 1-34.

- FIALA-MEDIONI A., 1972 (1973). Bryozoaires du benthos rocheux de Banyuls-sur-Mer. Inventaire faunistique et écologique. *Vie Milieu*, **23** (2A) : 273-308.
- FREDJ-REYGRBELLET D. et G. FREDJ, 1982. Etat des recherches sur les populations méditerranéennes de *Gryphus vitreus* (Born) de la limite inférieure du plateau continental. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **107** (2) : 217-233.
- GAUTIER Y., 1958. Sur quelques Bryozoaires de la « zone à coraux profonds » du Golfe de Gênes. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, **1123** : 1-11.
- GAUTIER Y., 1961. Recherches écologiques sur les Bryozoaires Chilostomes en Méditerranée occidentale. *Trav. Stn Mar. Endoume*, **38** (25) : 1-434.
- HARMELIN J.G., 1976. Le sous-ordre des Tubuliporina (Bryozoaires Cyclostomes) en Méditerranée. Ecologie et systématique. *Mém. Inst. Océanogr. Monaco*, **10** : 1-326.
- HAYWARD P.J. et J.S. RYLAND, 1979. British Ascophoran Bryozoans. The Linnean Society of London, Academic Press, London, 1-314.
- HONDT J.-L. (d'), 1976. Les larves, la métamorphose larvaire et la morphogenèse post-larvaire chez les Bryozoaires Gymnolaemates (Étude anatomique et ultrastructurale). Thèse Doct. Etat, Université P. et M. Curie, Paris. Article principal : 96 p. et 16 pl., tome I : 195 p., tome II : 34 p. et 55 pl.
- JACKSON J.B.C. et J.E. WINSTON, 1981. Modular growth and longevity in Bryozoans. Recent and Fossil Bryozoa, Larwood & Nielsen Ed., Olsen & Olsen, Fredensborg : 121-126.
- LOGAN A., 1979. — The Recent Brachiopoda of the Mediterranean Sea. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, **72** (1434) : 1-112.
- McNAMARA K.J., 1978. Symbiosis between gastropods and Bryozoans in the late Ordovician of Cumbria, England. *Lethaia*, **11** (1) : 25-40.
- MONOD Th. et J.-L. d'HONDT, 1978. A propos d'un échantillon de *Conopeum commensale* (Kirkpatrick et Metzelaar, 1922) (Bryozoa Cheilostomata) trouvé dans un site archéologique mauritanien. *Bull. I.F.A.N.*, **40** (2A) : 423-427.
- PEDLEY H.M., 1976. A paleoecological study of the upper coralline Limestone, *Terebratula-Aphelesia* bed (Miocene, Malta) based on Bryozoan growth-form studies and Brachiopod distributions. *Paleogeography, Paleoclimatol., Paleoecol.*, **20** : 209-234.
- WATERS A.M., 1879. On the Bryozoa of the Bay of Naples. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, **5** (3) : 28-43, 114-126, 192-202.

PRELIMINARY OBSERVATIONS ON SEWAGE NUTRIENT ENRICHMENT AND PHYTOPLANKTON ECOLOGY IN THE THERMAIKOS GULF, THESSALONIKI, GREECE

Nicholas FRILIGOS and Theodore KOUSSOURIS

Institute of Oceanographic and Fisheries Research,
GR 166 04 Helliniko, Greece



SELS NUTRITIFS
PHYTOPLANKTON
THERMAIKOS
GRÈCE

NUTRIENT
PHYTOPLANKTON
THERMAIKOS
GREECE

RÉSUMÉ. — L'abondance et la diversité taxonomique du phytoplancton ont été étudiées en rapport avec la pollution urbaine (à proximité d'un point de décharge) dans le Golfe Thermaïkos en Grèce. Des échantillons d'eau de surface ont été pris sur un réseau de stations en septembre 1977. Des échantillons d'eau près d'un point de décharge d'égoûts montraient des teneurs très élevées en phosphore total, phosphate, ammonium et nitrite, ainsi qu'un nombre total de cellules phytoplanctoniques plus élevé et une plus petite diversité taxonomique que les échantillons plus éloignés des égoûts. Une variation considérable des espèces et de la dominance survenait en même temps que le changement du degré de pollution. Les Dinoflagellés dominaient dans les eaux plus propres, loin de la décharge des égoûts. Certaines espèces (*Gymnodinium* sp., *Prorocentrum micans*, *Peridinium* sp., et *Ceratium Pulchellum*) par leur dominance et leur distribution relative sur le gradient de pollution, se présentent comme indicatrices de pollution. Ces changements correspondent à une dégradation caractéristique d'une communauté complexe qui devient moins mûre en raison de l'apport d'eaux d'égoûts riches en sels nutritifs (eutrophisation) dans la Baie de Thessalonique.

ABSTRACT. — The abundance and taxonomic diversity of phytoplankton has been studied in relation to sewage pollution (proximity to outfalls) in the Thermaikos Gulf, Greece. Surface water samples were collected from a grid of stations in September 1977. Water samples from the vicinity of sewer outfalls showed very high concentrations of total phosphorus, PO_4^{3-} , NH_4^+ , and NO_2^- , a greater total concentration of phytoplankton, and a lower taxonomic diversity than samples remote from outfalls. A considerable variation in the occurrence of species and dominance occurred along the pollution gradient. Dinoflagellates were dominant in pollution waters, while diatoms dominated in cleaner water away from sewage outflow. From the dominance and relative distribution of the species along the pollution gradient certain species (*Gymnodinium* sp., *Prorocentrum micans*, *Peridinium* sp., and *Ceratium pulchellum*) emerge as indicator species of pollution. These changes correspond to a typical degradation of a complex community to a less mature state by the inflow of nutrient-rich sewage (eutrophication) in the Thessaloniki Bay.

INTRODUCTION

It is most often the availability of nutrient such as nitrogen and phosphorus that controls the rate of organic production by marine phytoplankton (Thomas, 1966; Dugdale, 1967; Ignatiades, 1969; Ryther and Dunstan, 1971). In the Eastern Mediterranean Sea, the low influx of nutrients from land drainage and the characteristic circulation pattern normally result in a small phytoplankton crop and low rate of primary production (Becacos-Kontos, 1968). However continued increases in the influx of phytoplankton nutrients into coastal environments especially in enclosed seas such as the Mediterranean, can have harmful effects on marine communities. An increase in nutrients is often accompanied by an increase in phytoplankton standing-crop and a decrease in stability and taxonomic diversity, since species with the highest intrinsic rates of natural increase become dominant (Margalef, 1963, 1967). Species diversity indices, when correlated with physical and chemical parameters, provides one of the best ways to detect and evaluate the impact of pollution on aquatic communities (Williams, 1964; Margalef, 1967; Ignatiades, 1981).

As there was not any available literature on phytoplankton ecology and sewage nutrient enrichment in the Thermaikos Gulf, we studied the effects of untreated coastal sewage outfalls in this Gulf, on the relative abundance, species composition and taxonomic diversity of the marine phytoplankton community.

MATERIALS AND METHODS

The Bay of Thessaloniki is in the northern part of the Thermaikos Gulf. This Bay is a shallow semi-enclosed coastal basin heavily polluted by domestic and industrial waste (120 000-140 000 m³/24 h), of the Major Thessaloniki area (Fig. 1). The annual mean discharge of the largest rivers Axios and Aliakmon is of the order of 200 m³/sec. Water samples for the determination of the physico-chemical parameters and phytoplankton were obtained from the surface and sometimes at 20 m for phytoplankton with a Nansen water bottle of capacity 1.5 l/C.O.D. was measured by the SCAN-W (1966) method. The salinity samples were collected in 300 ml glass bottles and measured in the laboratory with an Autolab Mk III 601 inductive salinometer of precision ± 0.003 ‰. The water samples for nutrient analyses were collected in 100 ml plastic bottles to which one drop of 1% HgCl₂ have been added for preservation and kept under deep freeze. The filtered samples were processed on a Technicon CSM₆ Autoanalyser following the method of Hager *et al.*, (1968) and Slawyk and MacIsaac (1972). Chlorophyll-*a*, filtered

through Whatman GF/C filter, was measured by fluorescence after Holm-Hansen *et al.*, (1965). The phytoplankton species diversity *D* was estimated by the application of Margalef's (1967) formula :

$$D = \frac{1}{N} \cdot \log \frac{N!}{N_a! N_b! \dots N_s!}$$

where *N_a*, *N_b*,...*N_s* are numbers of individuals and *N* is the total number of individuals.

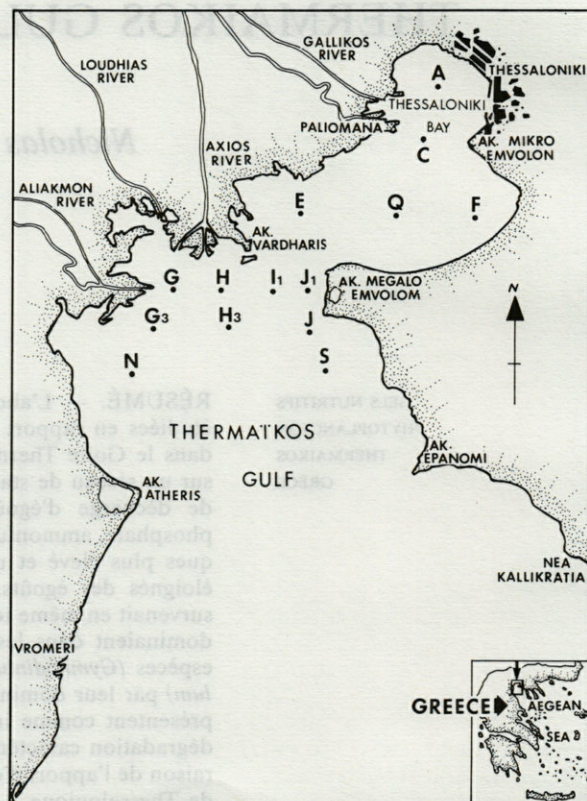


Fig. 1. — Location of the stations.

RESULTS

Physical and Chemical environment

The temperature ranged from 22.9-23.8 °C, while the salinity ranged from 35.4-36.4 ‰ with the lowest values in river estuaries (Table IA). The nutrient concentrations were ranged: PO₄-P=0.11-0.33 µg-at/l, total phosphorus=0.18-1.23 µg-at/l, NH₃-N=0.40-5.00 µg-at/l, NO₃-N=0.06-0.31 µg/l, NO₃-N=0.40-2.92 µg-at/l and SiO₄-Si=1.29-3.27 µg-at/l. The distribution of nutrients was not very clear; however total phosphorus, ammonia and silicate decreased with increasing distance from the sewer outfalls.

Tabl. I. — A, Physico-chemical parameters, abundance and diversity of the phytoplankton in the sampling stations; B, cell percentage of the most abundance phytoplankton species in surface samples at the sampling stations.

STATIONS	A	C	Q	F	E	I ₁	H	G	G ₃	H ₃	J ₁	J ₄	N	S
A Parameters														
T, °C	23.0	23.2	23.1	22.9	23.0	23.0	22.9	23.8	23.4	23.1	23.0	23.1	23.1	23.0
S, ‰	36.0	36.0	36.2	35.8	35.7	35.8	35.6	35.8	35.6	35.4	36.4	36.2	35.7	36.1
NH ₄ -N, µg-at/l	1.19	1.27	1.27	1.03	2.14	0.64	0.71	0.64	0.71	1.03	5.00	1.59	0.40	—
NO ₂ -N, µg-at/l	0.17	0.31	0.15	0.12	0.10	0.07	0.07	0.06	0.13	0.17	0.09	0.24	0.07	—
NO ₃ -N, µg-at/l	2.29	1.42	1.56	1.14	2.29	0.57	0.40	0.97	0.64	2.40	2.92	1.34	0.28	—
SiO ₄ -Si, µg-at/l	3.27	2.91	2.19	1.74	2.01	1.47	1.29	3.27	4.35	2.70	1.59	1.96	1.71	—
PO ₄ -P, µg-at/l	0.24	0.17	0.20	0.13	0.17	0.33	0.11	0.13	0.13	0.13	0.31	0.24	0.13	—
T.P, µg-at/l	0.65	0.68	0.63	0.25	0.27	0.40	0.18	0.21	1.23	0.18	0.32	0.30	0.18	—
COD, mg/l	0.80	0.32	1.44	1.28	0.80	—	0.48	1.44	0.64	0.48	1.92	1.28	0.13	—
Chl a, mg/m ³	2.60	—	2.40	0.68	0.63	0.70	0.35	0.65	0.80	0.19	0.33	0.16	0.31	0.10
Abundance, cells/l x 10 ³	112	64	27	81	27	41	58	72	66.0	27	50	16	69	7
Diversity, bits/individu	3.2	3.4	3.5	3.5	3.3	3.7	3.6	3.9	3.9	3.7	3.9	3.4	3.6	3.4
B Species														
Diatoms														
<i>Chaetoceros affinis</i>														18
<i>Chaetoceros danicus</i>					7				25					
<i>Leptocylindrus danicus</i>				29							19	32		
<i>Nitzschia closterium</i>			11											
<i>Rhizosolenia styliformis</i>						17	22	13		17		20	22	26
<i>Schroederia delicatula</i>	16	19	29	48	43	43	42	33	26	26	33		35	
Dinoflagellates														
<i>Exuviaella compressa</i>	21													
<i>Prorocentrum micans</i>	24	25												

Abundance, Diversity and Dominance

What are the effects of the sewage nutrient-enrichment described above on phytoplankton abundance, taxonomic diversity and dominance? A dense phytoplankton population was recorded in the water near the sewer outfalls (Table IA) where the density reached 112 cells. ml⁻¹. In contrast, the density was much lower at station S away from the outfalls (7 cells.ml⁻¹). The distribution of chlorophyll-a (Table IA) showed higher values at the point of discharge of the effluents, smaller at small distance and much smaller even further. The distribution of COD was not clear (Table IA).

Taxonomic diversity decreased with decreasing distance from the sewer outfalls (Table IA). The diversity was minimum at stations A(3.2) (Fig. 1). At stations A to N, taxonomic diversity generally increased with decreasing nutrient concentrations. In general diversity was inversely related to abundance. No correlation was found between the chemical parameters and the phytoplankton abundance and diversity, except in the case of total phosphorus and diversity (r=0.45). The greatest degree of dominance (the ratio of the concentration of the two most abundance species to the total cell concentration in

a sample) occurred near the sewer outfalls and decreased as the distance from the sewer increased. Thus stations A and C had the highest dominance values concerning Dinoflagellates (Table IB). Of the four major phytoplankton groups identified, Dinoflagellates dominated polluted waters and their abundance decreased with increasing distance from the sewer. On the other hand, Diatoms were dominant in relatively clean waters (Fig. 2).

DISCUSSION

The annual range of air temperature is 7-27 °C, the lowest, 7 °C, during February and the highest 27 °C, in August. Surface sea water temperature in the Gulf fluctuated between 10 and 23 °C and surface salinity between 34 and 38 ‰, with the lowest salinity at the surface in the river estuaries (Friligos, 1977). Tides in this region are not very remarkable and normally the currents are influenced by winds prevailing in the Gulf. Ganoulis *et al.*, (1980) and Balopoulos (1982) reported the prediction of the water movement in Thessaloniki Bay using mathematical models. The nutrients values

shown in Table IA do not differ significantly from those found in the same area during August 1975 (Frigilos and Satsmadjis, 1977).

Phytoplankton abundance was maximum at the sewer outfalls and lowest at relatively clean stations (Table IA). At the unpolluted reference stations (S), the abundance (7 cells. ml⁻¹) was slightly higher than that of a station in the lower Saronikos Bay (0.1 cells. ml⁻¹; Ignatiades, 1969). However the maximum abundance (112 cells. ml⁻¹) at station A was lower than that of a station near the sewage outfall in the upper Saronikos Gulf (1 000 cells. ml⁻¹; Ignatiades, 1981).

Increased nutrient concentrations, brought to the sea by sewage, increase the average level of phytoplankton abundance, and result in a population dominated by a few species. A few "opportunistic" fastgrowing species increase at a much faster rate than others. Consequently the diversity index based on the distribution of individuals, into species decreases. At stations near the sewer the abundance of phytoplankton was high, the number of taxa low, and consequently the taxonomic diversity low compared to the other stations (Table IA). Also in the same study of zooplankton, it was observed that the biomass decreased and the diversity increased gradually from the north to the south (Paradimitriou,

1979). Moreover, it was observed from measurements of nutrients and zooplankton in the Thermaikos Gulf during August 1975, that the nutrients decreased from north to south (Frigilos and Satsmatjis, 1977), while the distribution of zooplankton had not a clear patten (Yannopoulos, 1979).

Phytoplankton abundance and taxonomic diversity depend upon the supply of nutrients in natural waters. This in Table IA shows that the abundance increases and diversity falls as the nutrient concentrations go-up. Total phosphorus seems to play the most important role in controlling taxonomic diversity.

The occurrence and dominance of species changed along a pollution gradient (Table IB). Compared to reference station S, the greatest degree of dominance in Dinoflagellate species composition occurred at the sewer outfalls and decreased with increasing distance from the sewer. This relative dominance and the distribution of taxa (Fig. 2) along the pollution gradient points to "indicator species" of pollution. The best indicator of sewage pollution are the Dinoflagellates (mainly *Gymnodinium* sp., *Prorocentrum micans*, *Peridinium* ssp., and *Ceratium pulchellum*). Almost the same species are also recorded along the central coast of Lebanon (Taslakian and Hardy, 1976).

Thus, the natural coastal phytoplankton community appears disturbed by the increased level of nutrients from untreated sewage effluents. Increased total phosphorus and probably some trace metals increase abundance, decrease diversity and radically change the species composition within an extensive coastal area in the Thessaloniki Gulf.

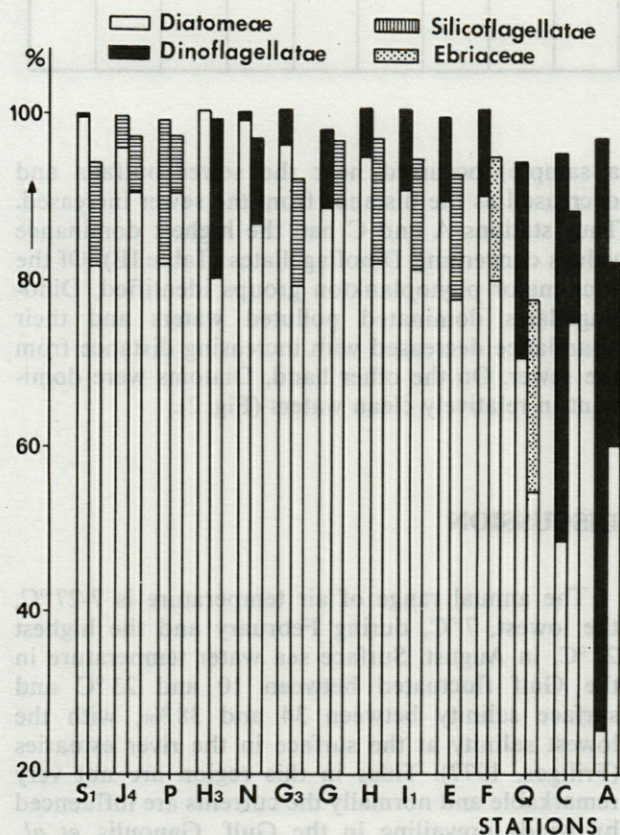


Fig. 2. — The degree of dominance of the two most important groups in surface (1) and water column (2) samples.

REFERENCES

- BALOPOULOS E., 1982. Circulation and mixing in the water masses of the N.W. Aegean sea. (Noting effects of waste disposal in Thermaikos Gulf). Ph.D. Thesis. University of Wales, U.K. 825 p.
- BECACOS-KONTOS T., 1968. The annual cycle of primary production in the Saronikos Gulf (Aegean Sea) for the period November 1963-October 1964. *Limnol. Oceanogr.*, 13 (3) : 485-489.
- DUGDALE R.G., 1967. Nutrient limitation in the sea : dynamic, identification and significance. *Limnol. Oceanogr.*, 12 : 685-695.
- FRILIGOS N., 1977. Seasonal variation of nutrient salts (N, P, Si), dissolved oxygen and chlorophyll-*a*, in Thermaikos Gulf (1975-76). *Thalassia Yugosl.*, 13 (3/4) : 327-342.
- FRILIGOS N. and J. SATSMATJIS, 1977. Nutrient distribution in the Thermaikos Gulf (August, 1975). *Thalassia Yugosl.*, 13 (1/3) : 45-51.
- GANOULIS J. and C. KOUTITAS, 1980. Utilisation de données hydrographiques et de modèles mathématiques pour l'étude hydrodynamique du Golfe de Thessaloniki (Grèce). *Journ. Etud. Pollut.* 5 : 937-944.

- HAGER S.W., L.I. GORDON and P.K. PARK 1968. A practical manual for use of Technikon Autoanalyzer in seawater nutrient analysis. A final report to B.C.F. Contract 14-17-0001-1759. Ref. 68-33. (Unpubl. manuscr.)
- HOLM-HANSEN O., C.J. LORENZEN, R.N. HOLMES and J.D.H. STRICKLAND, 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. *Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* **30** : 3-15.
- IGNATIADIS L. 1969. Annual cycle, species diversity and succession of phytoplankton in lower Saronikos Bay, Aegean Sea. *Mar. Biol.*, **3** (3) : 196-200.
- IGNATIADIS L., 1981. On the horizontal distribution of phytoplankton in relation to sewage-derived nutrients. *Rapp. Comm. Int. Mer. Medit.*, **27** (7) : 91-93.
- MARGALEF R., 1963. On certain unifying principles in ecology. *Am. Nat.*, **97** : 357-374.
- MARGALEF R., 1967. Some concepts relative to the organization of plankton. *Oceanogr. Mar. Biol. A. Rev.*, **5** : 257-289.
- PAPADIMITRIOU D., 1979. Zooplankton distribution in Thermaikos Gulf. *Biol. Gallo-Hellen.*, **8** : 37-40 (in Greek).
- RYTHER J.H. and W.M. DUNSTAN, 1971. Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment. *Science N.Y.*, **171** : 1008-1013.
- SCAN W., 1966. Determination of permanganate oxygen demand. *Scand. Pulp. Pap. and Board Test. Comm.*, **1** : 66.
- SLAWYK G. and J.J. MACISAAC, 1972. Comparison of two automated ammonium methods in a region of coastal upwelling. *Deep Sea Res.*, **19** : 521-524.
- TASLAKIAN M.J. and J.T. HARDY, 1976. Sewage nutrient enrichment and phytoplankton ecology along the central coast of Lebanon. *Mar. Biol.*, **38** : 315-325.
- THOMAS W., 1976. Surface nitrogenous nutrients and phytoplankton in the northeastern tropical Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, **11** : 393-400.
- YANNOPOULOS K., 1979. The biologic situation (zooplankton, chlorophyll-*a*) in Thermaikos Gulf with special emphasis to secondary production. *Prakt. Hellen. Soc. Biol. Sci.*, **1** : 11-21 (in Greek).
- WILLIAMS H., 1964. Possible relation between plankton and diatom species and water quality estimates. *Ecol.*, **45** : 809-823.

INVENTAIRE DES ALGUES MARINES BENTHIQUES DANS LES PYRÉNÉES-ORIENTALES (MÉDITERRANÉE, FRANCE)

*A checklist of benthic marine algae
from Pyrénées-Orientales (Mediterranean, France)*

C.F. BOUDOURESQUE*, M. PERRET-BOUDOURESQUE*
et M. KNOEPFFLER-PEGUY**

*Laboratoire d'Ecologie du Benthos et Biologie Végétale marine,
Faculté des Sciences de Luminy,
13288 Marseille, Cedex 9, France

**Laboratoire Arago, Université de Paris VI,
66650 Banyuls-sur-Mer, France

ALGUES BENTHIQUES
RAPPORT R/P

RÉSUMÉ. — Inventaire bibliographique des Algues benthiques de mer ouverte et des étangs saumâtres littoraux. Pour chaque espèce, les références des signalisations sont précisées. Quelques changements taxonomiques ont été proposés : *Acrosymphytonema breemaniae*, *Dermatolithon confinis*, *Acrosorium uncinatum* var. *venulosum* et var. *reptans*. Au total, 540 espèces, variétés, formes et stades sont retenus : 21 Bangiophyceae, 311 Florideophyceae, 2 Xanthophyceae, 113 Phaeophyceae, 1 Prasinophyceae, 1 Zygnematophyceae, 44 Chlorophyceae et 47 Bryopsidophyceae.

BENTHIC ALGAE
R/P INDEX

ABSTRACT. — A revised list of all previously published records of benthic algae (open sea and brackish lagoons) known from Pyrénées-Orientales is given. A few taxonomic changes are incorporated : *Acrosymphytonema breemaniae*, *Dermatolithon confinis*, *Acrosorium uncinatum* var. *venulosum* and var. *reptans*. A total of 540 species, varieties, formae and stadii is included, consisting of 21 Bangiophyceae, 311 Florideophyceae, 2 Xanthophyceae, 113 Phaeophyceae, 1 Prasinophyceae, 1 Zygnematophyceae, 44 Chlorophyceae and 47 Bryopsidophyceae.

1. INTRODUCTION

La flore des Algues marines du département des Pyrénées-Orientales nous est surtout connue par les travaux de J. Feldmann (1937, 1938, 1939a, 1941, 1942). Mais ces travaux ne concernent que la côte rocheuse des Albères, d'Argelès à Cerbère. Depuis lors, de nombreux travaux ont enrichi nos connaissances sur la flore marine des Pyrénées-Orientales, tandis que la nomenclature et la délimitation des

formes, variétés et espèces évoluaient considérablement.

Il nous est donc apparu nécessaire d'établir un inventaire bibliographique critique de toutes les espèces signalées à ce jour dans la région. Plusieurs dizaines d'espèces, nouvelles pour la région, ont été récoltées par les auteurs et par d'autres chercheurs, en particulier dans le cadre des stages d'algologie de Banyuls-sur-Mer, mais ces signalisations n'ont jamais été publiées : nous avons choisi de les exclure

du présent travail, qui se veut essentiellement bibliographique; ces espèces feront l'objet d'une publication séparée, qui suivra cet inventaire.

2. MÉTHODES

Groupes systématiques pris en compte

Cet inventaire concerne les Algues au sens strict : les Cyanophytes (procaryotes) n'ont donc pas été pris en compte. En ce qui concerne les Algues, nous avons considéré les classes comportant (partiellement ou en totalité) des Algues benthiques pluricellulaires ou macroscopiques : Bangiophyceae, Florideophyceae, Phaeophyceae, Xanthophyceae, Zygnematophyceae, Chlorophyceae, Bryopsidophyceae; les Diatomophyceae (Bacillariophyceae, Diatomées) sont donc exclues de cet inventaire. A la suite de Feldmann (1937), nous avons également considéré quelques Prasinophyceae et Chlorophyceae unicellulaires non benthiques, mais localisées dans des cuvettes médiolittorales ou supralittorales.

Biotopes pris en compte

Etages [Supralittoral, Médiolittoral, Infralittoral et Circalittoral] du système phytal (Pérès et Picard, 1964) en mer ouverte, ainsi que les étangs saumâtres du littoral roussillonnais.

Variétés et formes

Lorsque plusieurs variétés ou formes ont été explicitement signalées dans la région, les références, ne précisant pas la variété ou la forme, sont rapportées à la variété ou à la forme type. Lorsqu'une seule variété ou forme a été signalée dans la région, les références, ne précisant pas la variété ou la forme, sont rapportées à la variété ou forme qui a été signalée. Les exceptions à cette règle font l'objet de commentaires. D'une façon générale, nous avons réduit le nombre de formes et de variétés prises en compte.

Classification

Dans la délimitation et le classement des ordres, nous avons suivi Parke et Dixon (1976) et Feldmann (1978) pour les Bangiophyceae, Feldmann (1978) pour les Florideophyceae, Parke et Dixon (1976) pour les Xanthophyceae, Bold et Wynne (1978) pour les Phaeophyceae, Parke et Dixon (1976) pour les Prasinophyceae, Round (1973) pour les Zygnematophyceae, les Chlorophyceae et les Bryopsidophyceae.

Les familles n'ont pas été distinguées. Les genres et les espèces ont été rangés par ordre alphabétique.

Synonymies

L'insertion dans la taxonomie actuelle des espèces signalées sous des synonymes anciens ne pose généralement pas de problèmes; nous avons indiqué, après le nom actuel, les synonymes les plus usuels.

Pour un certain nombre de genres dits « diaboliques », cette opération s'avère en revanche extrêmement hasardeuse; c'est en particulier le cas des *Ulva* : il n'est pas possible, sans examen des spécimens récoltés par les auteurs, de replacer les signalisations dans la nomenclature. C'est également le cas des *Cladophora* : *C. crystallina* (Roth) Kützing a été signalé dans les Pyrénées-Orientales par Feldmann J. (1937) et par Feldmann G. (1954); Hoek (1963), qui a examiné un très grand nombre de spécimens d'herbier, rapporte les *C. crystallina* des auteurs à : *C. albida*, *C. sericea*, *C. liniformis*, *C. laetevirens*, *C. glomerata*, *C. dalmatica*, *C. fracta*, *C. vagabunda*, etc. *C. utriculosa* Kützing a été signalée par Hamel (1931), Feldmann J. (1937) et Feldmann G. (1954); pour Hoek (1963), les *C. utriculosa* des auteurs correspondent surtout à des *C. lehmanniana*, mais aussi à des *C. laetevirens* et à d'autres espèces; il en va de même pour le *C. expansa* (Mertens ex Jürgens) Kützing; en l'absence d'une étude critique des spécimens correspondant aux signalisations, nous avons donc dû ne pas tenir compte de ces dernières.

Taxonomie

D'une façon générale, nous avons suivi, pour chaque groupe, les conclusions des auteurs récents qui l'ont étudié. Par exemple, le traitement des *Cladophora* sera celui de Hoek (1963). Dans certains cas, toutefois, nous n'avons pas tenu compte de changements nomenclaturaux qui nous paraissent injustifiés, prématurés, ou établis sans prise en compte des populations méditerranéennes. Le fait que nous n'ayons pas regroupé certaines espèces d'*Erythrotrichia* ou d'*Erythrocladia* ne signifie pas que nous soyons persuadés de la valeur de ces espèces.

Les Corallinaceae méditerranéennes demanderaient à être réétudiées à la lumière des critères systématiques modernes; en l'absence d'une telle étude, nous n'avons pu que reprendre les travaux de Feldmann (1939a) et d'Hamel et Lemoine (1952).

3. RÉSULTATS

Pour comparer valablement l'inventaire de Feldmann (1937, 1939a, 1941, 1942), le dénombrement de Boudouresque et Perret-Boudouresque (1979) et le présent inventaire, nous avons éliminé de l'inven-

taire de Feldmann les variétés et formes que nous ne distinguons plus aujourd'hui. Malgré cette précaution, la comparaison reste difficile : plusieurs espèces sont devenues des variétés ou des stades, tandis que la conception de plusieurs genres (*Cladophora*, *Enteromorpha* par ex) a été bouleversée. En outre, la région concernée par le présent inventaire (Pyrénées-Orientales) est plus large que celle étudiée par Feldmann (Côte des Albères). Enfin, nous avons inclus la flore benthique des étangs saumâtres. Nous présentons toutefois ci-dessous, à titre indicatif, les effectifs en espèces, variétés, formes et stades des différentes classes (Tabl. I, A et B), et nous comparons les inventaires successifs (Tabl. I, C).

Tabl. I. — A. Répartition des espèces, variétés, formes et stades entre les différentes classes d'après l'inventaire de Feldmann (1937, 1939a, 1941, 1942); B. Répartition des espèces, variétés, formes et stades entre les différentes classes dans le présent inventaire; C. Comparaison entre les inventaires et dénombrements de Feldmann (1937, 1939a, 1941, 1942), Boudouresque et Perret-Boudouresque (1979) et le présent travail.

A. Number of species, varieties, formae and stadii in each class; according to Feldmann; B. number of species, varieties, formae and stadii in each class, according to the present treatment; C. comparison between Feldmann (1937, 1939a, 1941, 1942), Boudouresque and Perret-Boudouresque (1979) and the present treatment lists.

Classes		Espèces	Variétés et formes	Stades	Total
A	Bangiophyceae	14	—	—	14
	Florideophyceae	244	16	—	260
	Xanthophyceae	—	—	—	—
	Phaeophyceae	84	6	3	93
	Prasinophyceae	1	—	—	1
	Zygnematophyceae	—	—	—	—
	Chlorophyceae	32	—	—	32
	Bryopsidophyceae	46	2	—	48
	Total	421	24	3	448
B	Bangiophyceae	21	—	—	21
	Florideophyceae	278	30	3	311
	Xanthophyceae	2	—	—	2
	Phaeophyceae	101	9	3	113
	Prasinophyceae	1	—	—	1
	Zygnematophyceae	1	—	—	1
	Chlorophyceae	44	—	—	44
	Bryopsidophyceae	43	2	2	47
	Total	491	41	8	539
C	Classes	1937-1942	1979	1984	
	Bangiophyceae	14	} 328	21	
	Florideophyceae	260		311	
	Xanthophyceae	—	1	1	
	Phaeophyceae	93	111	113	
	Prasinophyceae	1	—	1	
	Zygnematophyceae	—	1	1	
	Chlorophyceae	32	30	44	
	Bryopsidophyceae	48	56	47	
	Total	448	527	539	
Rapport R/P	2.95	2.96	2.94		

Près d'une centaine de taxons et stades s'ajoutent donc à l'inventaire de Feldmann, sans compter les nombreuses récoltes inédites qui feront l'objet d'une publication séparée; on mesure bien combien, malgré le nombre et la qualité des phycologues qui ont exploré la région depuis un siècle, l'étude de sa flore algale reste incomplète.

Le rapport R/P est le rapport du nombre de Rhodophyta (Bangiophyceae + Florideophyceae) sur le nombre de Phaeophyceae; il a été proposé par Feldmann (1938); cet auteur a montré que sa valeur augmente des régions froides vers les régions chaudes : voisin de l'unité dans les zones arctiques et boréales, il atteint 1.6 à Cherbourg, 2.2 à Saint-Malo, 2.3 sur la côte basque française, 3.7 aux Canaries, 4.6 aux Bahamas. Feldmann (1938) indique 2.9 pour la flore de la Côte des Albères.

Par convention, nous calculons le rapport R/P à partir du nombre total de taxons (Espèces, variétés, formes) augmenté du nombre de stades. La valeur que nous attribuons à Feldmann (Tabl. I, C) a été recalculée en fonction de nos conventions et des travaux de Feldmann (1937, 1939a, 1941, 1942); elle ne diffère du reste pas (2.95) de la valeur indiquée par Feldmann (1938 : 2.9). On remarquera qu'elle ne diffère pas non plus de façon significative de la valeur calculée à partir du présent inventaire (2.94). Confirmée par plusieurs inventaires successifs, basée sur un grand nombre de taxons et de stades, une valeur comprise entre 2.9 et 3.0 peut donc être considérée comme une base fiable pour des comparaisons avec d'autres régions.

4. INVENTAIRE

Les chiffres renvoient à des références numérotées en bibliographie.

BANGIOPHYCEAE

Porphyridiales

Chroodactylon ornatum (C. Agardh) Drew et Ross (= *Asterocystis ornata* (C. Agardh) Hamel) : 8, 37, 49, 55, 94.

Goniotrichum alsidii (Zanardini) Howe (= *G. elegans* (Chauvin) Le Jolis) : 8, 10, 15, 18, 19, 37, 48, 55, 94.

G. cornu-cervi (Reinsch) Hauck : 8, 13, 15, 17, 37, 48, 55.

G. subcoeruleum Dangeard : 46.

Bangiales

Bangia atropurpurea (Roth) C. Agardh (= *B. fuscopurpurea* (Dillwyn) Lyngbye) : 8, 55, 78, 94.

- Erythrocladia grisea* Dangeard : 46.
E. polystromatica Dangeard : 8, 37.
E. subintegra Rosenvinge : 8, 15, 37, 43, 52, 55, Dangeard (1934).
E. violacea Dangeard : 8.
Erythropeltis discigera (Berthold) Schmitz (= *Erythrotrichia discigera* Berthold) : 8, 43, 55.
Erythrotrichia biseriata Tanaka : 8.
E. carnea (Dillwyn) J. Agardh : 3, 8, 10, 13, 15, 17, 18, 37, 48, 55.
E. ciliaris (Carmichael) Batters (*non* Thuret *nec* Berthold) : 8, 55.
E. investiens (Zanardini) Bornet : 55.
E. obscura Berthold : 15, 43, 46, 55.
E. reflexa (Crouan et Crouan) Thuret *ex* De Toni : 43, 55.
E. simplex Dangeard : 8.
E. pseudodiscigera Belsher, nomen nudum : 8.
Porphyra leucosticta Thuret *in* Le Jolis : 13, 15, 55, 78, 94.
P. linearis Greville : 55.
P. umbilicalis (Linnaeus) J. Agardh : 55.
 « *Conchocelis rosea* Batters » stadium, stade de *Porphyra* mais aussi de *Bangia* (Bold et Wynne, 1978), n'a pas encore été formellement signalé dans la région.

FLORIDEOPHYCEAE

Acrochaetiales

- Acrochaetium crassipes* Børgesen : 8.
A. daviesii (Dillwyn) Nägeli (= *Audouinella daviesii* (Dillwyn) Woelkerling) : 8, 10, 13, 15, 17, 37, 48, 55, 82, 94.
A. dubosquii J. Feldmann : 55.
A. leptonema (Rosenvinge) Børgesen : 8, 15, 55.
A. mediterraneum (Levring) Boudouresque (= *Audouinella mediterranea* (Levring) Woelkerling) : 37, 55.
A. microscopicum (Nägeli *in* Kützing) Nägeli, *non al.* : 55.
A. nemalionis (De Notaris *ex* Dufour) Bornet : 55, 78.
A. savianum (Meneghini) Nägeli (= *Audouinella saviana* (Meneghini) Woelkerling) : 55, Dangeard (1934).
A. secundatum (Lyngbye) Nägeli (= *Colaconema secundata* (Lyngbye) Woelkerling) : 55.
A. trifilum (Buffham) Batters (= *Audouinella trifila* (Buffham) Woelkerling) : 55.
A. virgatulum (Harvey) Bornet : 10, 55.
Rhodochorton hauckii (Schiffner) Hamel : 19, 55.
R. membranaceum (Magnus) Hauck (= *Audouinella membranacea* (Magnus) Papenfuss) : 8, 55.
R. velutinum (Hauck) Hamel : 55.
Rhodothamniella codii (Crouan et Crouan) J. Feldmann (= *Acrochaetium codii* (Crouan et Crouan) Bornet) : 37, 48.

Nemalionales

- Liagora distenta* (Mertens) C. Agardh : 55, 78.
L. tetrasporifera Børgesen : 41, 55.
L. viscida (Forsskaal) C. Agardh : 37, 48, 55, 78.
Nemalion helminthoides (Velley *in* Withering) Batters (= *N. multifidum* (Weber et Mohr) J. Agardh) : 55, 78.
Scinaia complanata (Collins) Cotton : 28, 55 (sub nom. var. *intermedia* Børgesen).
S. furcellata (Turner) Bivona : 55.

Gelidiales

- Gelidiella lubrica* (Kützing) Feldmann et Hamel : 55, 72, 73.
G. pannosa (Bornet *ex* J. Feldmann) Feldmann et Hamel (= *G. tenuissima* Feldmann et Hamel) : 37, 48.
Gelidium crinale (Turner) Lamouroux : 8, 13, 17, 37, 48, 55, 73, 83, 94.

La mise en synonymie de *G. crinale* avec *G. pusillum* (Dixon et Irvine, 1977) paraît prématurée, sinon douteuse pour ce qui concerne les populations méditerranéennes; des recherches précises seraient nécessaires.

- G. latifolium* (Greville) Thuret et Bornet
 var. *latifolium* : 13, 15, 17, 48, 55, 73.
 var. *hystrix* (J. Agardh) Hauck : 55.
 var. *luxurians* Crouan et Crouan : 37.
G. melanoideum Schousboe *ex* Bornet : 52, 55 (sub nom. var. *gracile* Feldmann et Hamel), 73.
G. pectinatum Schousboe *ex* Montagne : 55, 73.
G. pusillum (Stackhouse) Le Jolis (= *G. pulchellum* (Turner) Kützing) : 37, 48, 55, 73.
 Nous ne distinguons pas la var. *pulvinatum* (C. Agardh) J. Feldmann.
G. spathulatum (Kützing) Bornet : 8, 13, 17, 55, 73.
Pterocladia capillacea (Gmelin) Thuret et Bornet (= *P. pinnata* (Hudson) Papenfuss) : 55, 73.
Wurdemannia miniata (Lamouroux) Feldmann et Hamel : 37, 55, 73, 104.

Gigartinales

- Calliblepharis jubata* (Goodenough et Woodward) Kützing (= *C. lanceolata* (Stackhouse) Batters) : 57.
Calosiphonia vermicularis (J. Agardh) Schmitz : 18, 57.
Cruoria cruoriaeformis (Crouan et Crouan) Denizot (= *C. purpurea* Crouan et Crouan) : 16, 18, 57.
Feldmannophycus rayssiae (Feldmann et Feldmann) Augier et Boudouresque (= *Caulacanthus rayssiae* Feldmann et Feldmann) : 6, 13, 17, 37, 48, 68.
Gigartina acicularis (Roth) Lamouroux : 13, 15, 17, 37, 57.

- Gracilaria armata* (C. Agardh) J. Agardh : 57.
G. bursa-pastoris (Gmelin) Silva (= *G. compressa* (C. Agardh) Greville) : 57.
G. corallicola Zanardini : 57.
G. dura (C. Agardh) J. Agardh : 57.
G. verrucosa (Hudson) Papenfuss (= *G. confervoides* (Linnaeus) Greville) : 37, 83, 94.
Gymnogongrus crenulatus (Turner) J. Agardh (= *G. norvegicus* (Gunner) J. Agardh) : 14, 57.
G. griffithsiae (Turner) Martius : 57, 83, 94.
G. pusillus (Montagne in Steinheil) Feldmann et Mazoyer : 105.
Hypnea musciformis (Wulfen) Lamouroux : 57.
Nemastona dichotoma J. Agardh : 57.
Neurocaulon foliosum (Meneghini) Zanardini (= *N. reniforme* (Postels et Ruprecht) Zanardini, = *N. grandifolium* Rodriguez) : 18, 29, 30, 57.
Phyllophora heredia (Clemente) J. Agardh : 57.
P. nervosa (De Candolle) Greville : 57.
Plocamium cartilagineum (Linnaeus) Dixon (= *P. vulgare* Lamouroux, = *P. coccineum* (Hudson) Lyngbye)
 var. *cartilagineum* : 15, 16, 18, 19, 48, 57 (sub nom. fa. *angustifrons* Le Jolis).
 var. *uncinatum* J. Agardh : 37.
Rhodophyllis appendiculata J. Agardh : 57.
R. divaricata (Stackhouse) Papenfuss (= *R. bifida* (Goodenough et Woodward) Kützing) : 13, 15, 17, 18, 37, 48, 57.
Rissoëlla verruculosa (Bertoloni) J. Agardh : 57, 95, 106.
Schottera nicaeensis (Lamouroux ex Duby) Guiry et Hollenberg (= *Petroglossum nicaeense* (Lamouroux ex Duby) Schotter) : 15, 18, 57.
Sebdenia feldmannii Codomier (= *Halymenia dichotoma* (J. Agardh) J. Agardh, = *S. dichotoma* Berthold) : 29, 34, 55.
S. rodrigueziana (J. Feldmann) Codomier (= *Halymenia rodrigueziana* J. Feldmann) : 19, 29, 31, 55, 65.
Sphaerococcus coronopifolius Stackhouse : 15, 18, 37, 57, 75.
 Une espèce de Solieriaceae indéterminée (peut-être *Solieria chordalis* (C. Agardh) J. Agardh) est signalée par Cinelli et Guglielmi (1977).

Rhodymeniales

- Botryocladia boergesenii* J. Feldmann : 16, 18, 37, 48, 57.
B. botryoides (Wulfen in Jacquin) J. Feldmann : 37, 57.
B. chiajeana (Meneghini) Kylin : 18, 19, 57.
Champia parvula (C. Agardh) Harvey : 10, 18, 57.
Chrysomenia ventricosa (Lamouroux) J. Agardh : 18, 57.
Chylocladia squarrosa (Kützing) Le Jolis : 57.

- C. verticillata* (Lightfoot) Bliding (= *C. kaliformis* (Goodenough et Woodward) Greville, = *C. bistratosa* Ercegovic) : 8, 37, 48, 57.
Cordylecladia erecta (Greville) J. Agardh : 51 (spécimens stériles : l'auteur ne les rapporte qu'avec doute au genre *Cordylecladia*).
Fauchea repens (C. Agardh) Montagne et Bory ex Montagne : 57.
Gastroclonium clavatum (Roth) Ardissonne : 13, 15, 17, 57.
Gloiocladia furcata (C. Agardh) J. Agardh : 18, 37, 57.
Lomentaria articulata (Hudson) Lyngbye : 15, 57.
L. chylocladiella Funk (au sens de Boudouresque, 1974b) : 37.
L. clavellosa (Turner) Gaillon
 var. *clavellosa* : 8, 13, 15, 17, 18, 37, 48.
 La plupart de ces références se rapportent sans doute à la var. *conferta*, bien que les auteurs aient omis de le préciser.
 var. *conferta* (Meneghini) J. Feldmann : 57.
L. ercegovicii Verlaque et al. (= *L. pennata* Coppejans, nomen nudum) : 37, 48.
L. linearis (Zanardini) Zanardini : 18, 57.
L. uncinata (Meneghini ex Kützing) Farlow : 57.
L. verticillata Funk (au sens de Boudouresque, 1974b) : 8, 37, 48.
Rhodymenia ardissonnei J. Feldmann (= *R. corallicola* Ardissonne non *Gracilaria corallicola* Zanardini) : 13, 15, 17, 18, 57.

Cryptonemiales

- Acrodiscus vidovichii* (Meneghini) Zanardini : 18, 55.
Acrosymphyton purpuriferum (J. Agardh) Sjöstedt : 23, 40, 50, 55.
Acrosymphytonema bremaniae nov. gen. stadii, nov. sp. stadii : 23.
 Les « *Hymenoclonium* » stadium d'*Acrosymphyton* et de *Bonnemaisonia* peuvent maintenant être distingués l'un de l'autre (Breeman, 1979); en outre, Breeman a réussi à récolter *in situ* le tétrasporophyte d'*Acrosymphyton purpuriferum* (J. Agardh) Sjöstedt (Cap du Troc, Banyuls-sur-Mer). Nous considérons qu'un genre défini par un stade dans un cycle hétéromorphe est un concept commode en écologie et en biogéographie. C'est la raison pour laquelle nous proposons de nommer *Acrosymphytonema* les tétrasporophytes d'*Acrosymphyton* et *Acrosymphytonema bremaniae* le tétrasporophyte d'*Acrosymphyton purpuriferum* (typifié par les figures et le matériel de Breeman). Nous sommes naturellement conscients, comme Cinelli et al. (1981) lorsqu'ils ont proposé le genre de stade *Pedodiscus*, du fait que cette démarche n'est pas prévue par le Code International de la Nomenclature Botanique (Stafleu et al., 1978) pour ce qui concerne les Algues; la multiplication du nombre des Algues connues pour avoir un cycle hétéromorphe, et le fait qu'il apparaît néces-

saire, à l'usage, de conserver les noms de genres de stades, devraient conduire à étendre aux Algues les dispositions prévues pour les Champignons par le Code International de la Nomenclature Botanique (art. 59).

Acrosymphytonema gen. stad. nov. : *Stadium tetrasporiferum reptans in vita cyclica generis Acrosymphyton*.

Acrosymphytonema breemaniae sp. stad. nov. : *A Hymenoclonium serpens stadio (in vita cyclica generis Bonnemaisionia) differt praesentia cellularum fulgentium, cellulis filamentorum quibus 0-2 ramos apicales nec non 0-2 ramos proximales ferunt, et thallo compactiore.*

Aeodes marginata (Roussel) Schmitz : 16, 18.

Amphiroa beauvoisii Lamouroux : 13, 55, 81.

A. cryptarthrodia Zanardini : 15, 16, 17, 18, 37, 55, 81.

A. rigida Lamouroux : 13, 17, 25, 37, 48, 55, 81, 107.

A. verruculosa Kützing : 107.

Choreonema thuretii (Bornet) Schmitz : 55, 81, 107.

Contarinia peyssonneliaeformis Zanardini (= *Rhizophyllis codii* J. Feldmann) : 8, 18, 19, 37, 55.

C. squamariae (Meneghini) Denizot (= *Rhizophyllis squamariae* (Meneghini) Kützing) : 16, 18, 19, 55.

Corallina elongata Ellis et Solander (= *C. mediterranea* Areschoug in J. Agardh) : 8, 13, 15, 17, 37, 48, 55, 81.

C. granifera Ellis et Solander : 37, 48, 55, 81.

C. officinalis Linnaeus : 55.

Cryptonemia lomation (Bertoloni) J. Agardh : 18, 19, 29, 30, 37, 55.

C. tunaeformis (Bertoloni) Zanardini : 55.

Dermatolithon confinis (Crouan et Crouan) comb. nov. (= *D. hapalidioides* (Crouan et Crouan) Foslie f. *confinis* (Crouan et Crouan) Foslie) : 15 (sub nom. *D. hapalidioides* : l'auteur n'a pas précisé la forme), 55, 81.

Adey et Adey (1973) considèrent *D. hapalidioides* f. (ou var.) *confinis* (= *Melobesia confinis* Crouan et Crouan : Crouan et Crouan, 1867, p. 150) comme une espèce distincte de *D. hapalidioides* (Crouan et Crouan) Foslie; ils la nomment *Tenarea confinis* (Crouan et Crouan) Adey et Adey. La distinction de ces deux espèces paraît justifiée; *D. confinis* a en particulier des cellules hypothalliennes qui sont en général deux fois plus longues que chez *D. hapalidioides*. La mise en synonymie des genres *Tenarea* et *Dermatolithon* est en revanche plus discutable, et nous maintenons donc leur distinction.

D. cystoseirae (Hauck) H. Huvé

var. *cystoseirae* : 55 (sub nom. *Lithophyllum papillosum* (Zanardini) Foslie), 81 (sub nom. *Dermatolithon papillosum* (Zanardini) Foslie), Lemoine (1915, sub nom. *Lithophyllum papillosum* (Zanardini) Foslie).

var. *saxicola* H. Huvé : 18.

D. litorale Suneson : 8, 10, 49, 81, 83, 94.

D. pustulatum (Lamouroux) Foslie

var. *pustulatum* : 15, 18, 55, 81.

var. *corallinae* Foslie : 13, 15, 17.

var. *macrocarpa* (Rosanoff) Howe (= *Lithophyllum macrocarpum* (Rosanoff) Foslie) : 55 (sub nom. fa. *intermedia* Foslie).

Dudresnaya verticillata (Withering) Le Jolis : 10, 37, 50, 55.

Ethelia fissurata (Crouan et Crouan) Denizot (= *E. van bosseae* J. Feldmann) : 55.

Fosliella farinosa (Lamouroux) Howe (= *Melobesia farinosa* Lamouroux)

var. *farinosa* : 10, 13, 17, 18, 19, 37, 48, 49, 55, 81, 83, 91, 94, Lemoine (1915).

var. *chalicodictya* Taylor : 36, 37, 48.

var. *solmsiana* (Falkenberg) Foslie : 18, 37, 48, 55.

F. ischiensis Coppejans, nomen nudum : 37. Il s'agit du *Fosliella* sp. décrit par Boudouresque et Cinelli (1971) de la région de Naples (Italie).

F. lejolisii (Rosanoff) Howe (= *Melobesia lejolisii* Rosanoff) : 8, 10, 37, 48, 55, 81.

F. minutula (Foslie) Ganesan : 37, 48.

F. zonalis (Crouan et Crouan) J. Feldmann (= *Melobesia zonalis* (Crouan et Crouan) Foslie) : 55, 81, 91, Lemoine (1915).

Gelidiocolax christiana J. Feldmann et G. Feldmann : 69.

Grateloupia dichotoma J. Agardh : 55.

G. filicina (Lamouroux) C. Agardh : 55, 83, 94.

Halymenia floresia (Clemente) C. Agardh var. *floresia* et var. *ulvoidea* (Zanardini) Codomier : 16, 18, 19, 29, 55, 85.

H. latifolia Crouan et Crouan : 29, 55, Dangeard (1934).

H. trigona (Clemente) C. Agardh (= *H. fastigiata* J. Agardh) : 32.

Hildenbrandia rubra (Sommerf.) Meneghini (= *H. prototypus* Nardo) : 55.

Jania corniculata (Linnaeus) Lamouroux : 13, 17, 18, 37, 55, 81.

J. longifurca Zanardini : 55, 81.

J. rubens (Linnaeus) Lamouroux : 13, 15, 17, 18, 37, 48, 55, 81, 107.

Kallymenia feldmannii Codomier : 29.

K. lacerata J. Feldmann : 29.

K. microphylla J. Agardh (= *Meredithia microphylla* J. Agardh) : 18, 29, 30, 33, 55.

K. patens (J. Agardh) Codomier (= *Halarachnion patens* (J. Agardh) De Toni) : 18, 29.

K. requienii J. Agardh (= *K. tenuifolia* (Rodriguez) J. Feldmann, = *K. rigida* J. Feldmann) : 16, 18, 29, 55.

Litholepis mediterranea Foslie (= *Fosliella mediterranea* (Foslie) J. Feldmann) : 55, 81, 91, Lemoine (1915).

Lithophyllum dentatum (Kützing) Foslie : 55, 81, 91.

L. incrustans Philippi : 8, 13, 15, 17, 55, 81, 86, 91, 94, Lemoine (1915).

Nous ne distinguons pas les fa. *depressa* Crouan et Crouan, *harveyi* Foslie, *angulata* Foslie, *flabellata* Heydrich, *subdichotoma* Heydrich, et *labyrinthica* Heydrich.

L. racemus (Lamarck) Foslie : 81.

L. tortuosum (Esper) Foslie (= *Tenarea tortuosa* (Esper) Lemoine) : 15, 55, 81, 91, 109.

Nous ne distinguons pas les fa. *crassa* (Lloyd) Lemoine, *cristata* (Meneghini) Lemoine, et *decumbens* Foslie.

Lithothamnium bornetii Foslie : 18, 55, 81, 109.

L. philippii Foslie : 18, 55, 81.

L. sonderi Hauck : 15, 55, 81.

L. subtenellum (Foslie) Lemoine : 55, 81, 91, Lemoine (1915).

L. tenuissimum Foslie : 55, 81.

Melobesia membranacea (Esper) Lamouroux (= *Eplithon membranaceum* (Esper) Heydrich) : 13, 15, 17, 18, 55, 81.

Mesophyllum lichenoides (Ellis) Lemoine : 8, 13, 15, 17, 18, 19, 55, 81, 91.

Neogoniolithon mammosum (Hauck) Setchell et Mason (= *Lithothamnium hauckii* Rothpletz, = *Lithophyllum hauckii* (Rothpletz) Lemoine) : 16, 17, 18, 19, 55, 81, 91, 109, Lemoine (1915).

N. notarisii (Dufour) Setchell et Mason (= *Lithophyllum notarisii* (Dufour) Lemoine, = *Lithophyllum chalonii* Heydrich) : 13, 24, 25, 55, 81, 86, 91.

Nous ne distinguons pas les fa. *ptychoides* Foslie et *insidiosa* (Solms) Foslie.

Peyssonnelia armorica (Crouan et Crouan) Børgesen (= *Cruoriella armorica* Crouan et Crouan, = *Cruoriopsis cruciata* Dufour, = *Cruoriopsis rosenvingii* Børgesen) : 37, 55.

P. atropurpurea Crouan et Crouan : 37, 55.

P. bornetii Boudouresque et Denizot : 19, 21, 22, 37, 48.

P. dubyi Crouan et Crouan (= *Cruoriella dubyi* (Crouan et Crouan) Schmitz) : 8, 19, 37, 55.

P. harveyana Crouan et Crouan ex. J. Agardh : 18, 19, 37, 55.

P. polymorpha (Zanardini) Schmitz : 13, 15, 17, 18, 55, 97, Lemoine (1915).

Une partie des signalisations anciennes de cette espèce se rapporte sans doute à *P. rosa-marina*.

P. rosa-marina Boudouresque et Denizot : 21, 22, 37, 48.

P. rubra (Greville) J. Agardh : 15, 16, 18, 22, 37.

P. squamaria (Gmelin) Decaisne : 18, 19, 22, 37, 48, 55.

Phymatolithon calcareum (Pallas) Adey et Mc Kibbin (= *Lithothamnium calcareum* (Pallas) Areschoug) : 55, 81, 91, Lemoine (1915).

P. lenormandii (Areschoug in J. Agardh) Adey (= *Lithothamnium lenormandii* (Areschoug) Foslie) : 15, 55, 81.

Pseudolithophyllum expansum (Philippi) Lemoine : 16, 18, 19, 25, 55, 75, 81, 91, 107, 109.

Nous ne distinguons pas les fa. *agariciforme* Hauck et *involvens* Vinassa.

P. lobatum (Lemoine in Børgesen) Verlaque et Boudouresque (= *Lithophyllum lobatum* Lemoine in Børgesen) : 8.

P. orbiculatum (Foslie) Lemoine : 8.

Thuretella schousboei (Thuret) Schmitz : 55.

Bonnemaisoniales

Asparagopsis armata Harvey : 37, 52, 55, 64.

Bonnemaisonia asparagoides (Woodward) C. Agardh : 18, 19, 55.

B. clavata Schousboe ex Hamel : 18, 55.

« *Falkenbergia rufolanosa* (Harvey) Schmitz » stadium (tétrasporophyte d'*Asparagopsis armata*) : 10, 13, 15, 17, 18, 37, 48, 58, 64, 82, 104.

« *Hymenoclonium serpens* (Crouan et Crouan) Batters » stadium (stade de *Bonnemaisonia*) : 16, 18, 19, 23.

Les *Hymenoclonium* de *Bonnemaisonia clavata* ne peuvent pas être distingués de ceux de *B. asparagoides* (Dixon et Irvine, 1977); en revanche, les *Hymenoclonium* d'Acrosymphyton sont morphologiquement bien reconnaissables (Breeman, 1979), et nous les avons distingués plus haut sous le nom d'*Acrosymphytonema breemaniae*.

« *Trailliella intricata* Batters » stadium (tétrasporophyte de *Bonnemaisonia hamifera* Hariot) : 15, 37.

Ceramiales

Acrosorium uncinatum (Turner) Kylin

var. *uncinatum* : 15, 18, 37, 58.

var. *reptans* (Crouan et Crouan) comb. nov. (= *Acrosorium reptans* (Crouan et Crouan) Kylin, = *Nitophyllum reptans* Crouan et Crouan : Crouan et Crouan, 1851, p. 365) : 58.

Nous ne sommes pas persuadés de la valeur de ce taxon, tout au moins en Méditerranée. En tout état de cause, *A. reptans* ne saurait avoir un rang supérieur à la variété.

var. *venulosum* (Zanardini) comb. nov. (= *Acrosorium venulosum* (Zanardini) Kylin, = *Nitophyllum venulosum* Zanardini : Zanardini, 1865, p. 33, Fig. 49A) : 37, 58.

Tous les intermédiaires séparent les formes riches en « crochets » (*A. uncinatum*) et les formes qui en sont totalement dépourvues (*A. venulosum*); par ailleurs, les *A. uncinatum* fertiles sont eux-mêmes dépourvus de crochets; la distinction entre ces deux taxons n'a pas été clairement établie par des travaux récents; pour le moment, il est donc préférable de considérer *A. venulosum* comme une simple variété d'*A. uncinatum*.

Aglaothamnion bipinnatum (Crouan et Crouan) Feldmann et Feldmann : 19.

- A. brodiaei* (Harvey) Feldmann-Mazoyer : 58, 74.
A. caudatum (J. Agardh) Feldmann-Mazoyer : 15, 58, 74.
A. furcellariae (J. Agardh) Feldmann-Mazoyer : 18, 37, 58, 74, 75.
A. neglectum Feldmann-Mazoyer : 10, 16, 18, 74.
A. scopulorum (J. Agardh) Feldmann-Mazoyer : 15, 58, 74.
A. tenuissimum (Bonnemaison) Feldmann-Mazoyer : 10, 16, 18, 37, 58, 74, 75.
A. tripinnatum (Grateloup) Feldmann-Mazoyer : 10, 15, 18, 37, 58, 75.
Alsidium corallinum C. Agardh : 7, 58.
A. helminthochorton (La Tourette) Kützing : 7, 58.
Antithamnion cruciatum (C. Agardh) Nägeli
 var. *cruciatum* : 8, 10, 15, 18, 19, 37, 48, 58, 75.
 var. *profundum* G. Feldmann : 10, 37, 48, 58.
A. heterocladum Funk : 8, 15, 16, 18, 37, 48.
A. tenuissimum (Hauck) Schiffner : 8, 10, 15, 16, 18, 19, 37, 58, 74, 75.
Antithamnionella elegans (Berthold) Boudouresque et Verlaque (= *Antithamnion elegans* Berthold) : 8, 13, 15, 17, 18, 58, 74.
A. spirographidis (Schiffner) Wollaston : 8, 18, 19, 37, 48, 58, 74.
Apoglossum ruscifolium (Turner) J. Agardh : 10, 15, 17, 18, 19, 37, 48, 58.
Boergesenella deludens (Falkenberg) Kylin (= *Polysiphonia deludens* Falkenberg) : 58.
B. fruticulosa (Wulfen) Kylin (= *Polysiphonia fruticulosa* (Wulfen) Sprengel) : 13, 17, 37, 58, 104.
Bornetia secundiflora (J. Agardh) Thuret : 58.
Brongniartella byssoides (Goodenough et Woodward) Schmitz : 58.
Callithamniella tingitana (Schousboe ex Bornet) Feldmann-Mazoyer : 15, 37, 48.
Callithamnion corymbosum (Smith) Lyngbye : 37, 48, 58, 74, 75, 82. Nous n'avons pas distingué la var. *secundatum* Harvey.
C. granulatum (Ducluzeau) C. Agardh : 13, 15, 17, 58, 75.
C. tetragonum (Withering) Gray : 13, 15, 17, 58, 74.
Centroceras cinnabarinum (Grateloup) J. Agardh : 37, 48, 58, 74, 104.
Ceramium bertholdii Funk : 16, 18, 19, 58, 74, 75.
C. ciliatum (Ellis) Ducluzeau
 var. *ciliatum* : 37, 48.
 var. *robustum* (J. Agardh) Mazoyer : 8, 13, 17, 58, 75.
 Schiffner (1931) décrit un *C. leptocladum* Schiffner qu'il place au voisinage de *C. ciliatum*; il le mentionne en particulier de Port-Vendres; ni Feldmann-Mazoyer (1940), ni Feldmann (1942) n'en ont récolté ou examiné d'échantillons.
C. cingulatum Weber van Bosse : 37, 38, 48.
C. circinnatum (Kützing) J. Agardh : 58, 75.
C. codii (Richards) Mazoyer : 8, 16, 18, 19, 37, 48, 58, 74, 75.
C. comptum Børgesen : 10, 18, 74, 75.
C. diaphanum (Lightfoot) Roth
 var. *diaphanum* : 2, 8, 13, 15, 17, 18, 37, 48, 58, 74, 83, 94, 96, 104 (sub nom. *C. orthocladum* Schiffner).
 var. *lophophorum* Feldmann-Mazoyer : 8, 10, 58, 74, 75.
 var. *strictum* (Kützing) Feldmann-Mazoyer : 58, 75.
 var. *zostericola* Thuret : 37, 49, 74.
C. echionotum J. Agardh : 13, 15, 17, 37, 48, 58, 74, 75.
C. fastigiatum (Roth) Harvey : 8, 37, 48.
C. gracillimum Griffiths et Harvey var. *byssoides* Harvey : 8, 10, 13, 15, 17, 18, 37, 48, 58, 75.
C. petiti G. Feldmann : 49.
C. rubrum (Hudson) C. Agardh
 var. *rubrum* : 10, 13, 15, 17, 18, 37.
 var. *barbatum* (Kützing) J. Agardh : 58, 74, 75.
 var. *implexo-contortum* Solier : 58, 74.
 var. *tenue* C. Agardh : 58, 74.
C. taylori Dawson : 8, 37.
C. tenerrimum (Martens) Okamura : 13, 17, 37 (var. *brevizonatum* (Petersen) G. Feldmann-Mazoyer).
C. tenuissimum (Lyngbye) J. Agardh : 13, 15, 17, 37, 49, 58, 74, 75, 96.
Chondria borvana (De Notaris) De Toni : 13, 17, 58.
C. dasyphylla (Woodward) C. Agardh : 37.
C. tenuissima (Goodenough et Woodward) C. Agardh : 18, 37, 49, 58, 83, 94, 96.
Compsothamnion thuyoides (Smith) Schmitz : 8, 16, 18, 19, 37, 48, 58, 74, 75.
Crouania attenuata (Bonnemaison) J. Agardh
 f. *attenuata* : 13, 15, 17, 18, 37, 58, 74, 75.
 f. *bispora* (Crouan et Crouan) Hauck : 10, 37, 58.
Dasya baillouviana (Gmelin) Montagne (= *D. elegans* (Martens) C. Agardh, = *D. pedicellata* C. Agardh) : 37, 48, 58.
D. corymbifera J. Agardh : 15, 37, 58.
D. hutchinsiae Harvey in Hooker (= *D. arbuscula* (Dillwyn) C. Agardh) : 58.
D. ocellata (Grateloup) Harvey : 8, 15, 18, 37, 48, 58.
D. rigidula (Kützing) Ardissonne : 37, 48, 58.
Dasyopsis cervicornis (J. Agardh) Schmitz : 37.
D. plana (C. Agardh) Zanardini : 16, 18, 37, 58.
D. spinella (C. Agardh) Zanardini : 10, 18, 58.
Dipterosiphonia rigens (Schousboe) Falkenberg : 37, 58.
Dohrniella neapolitana Funk : 58, 74, 92.
Erythrocytis montagnei (Derbès et Solier) Silva (= *Ricardia montagnei* Derbès et Solier) : 58.
Erythroglossum balearicum (Rodriguez) J. Agardh : 58.
E. sandrianum (Zanardini) Kylin : 16, 18, 19, 37, 58.
Griffithsia barbata (Smith) C. Agardh (= *Anotrichium barbatum* (Smith) Nägeli) : 37, 58, 74.
G. flosculosa (Ellis) Batters
 var. *flosculosa* : 15, 74, 75.

- var. *irregularis* (C. Agardh) G. Feldmann-Mazoyer : 58, 74.
 var. *sphaerica* (Schousboe ex C. Agardh) G. Feldmann-Mazoyer : 58, 74.
G. furcellata J. Agardh (= *Neomonospora furcellata* (J. Agardh) G. Feldmann et Meslin) : 8, 58, 76.
G. genovefae J. Feldmann : 18, 19, 58, 59.
G. opuntioides J. Agardh : 18, 58, 74.
G. schousboei Montagne
 var. *schousboei* : 15, 37, 48, 58, 74.
 var. *minor* J. Feldmann : 58.
Gulsonia nodulosa (Ercegovic) J. Feldmann et G. Feldmann (= *Crouaniopsis annulata* (Berthold) J. Feldmann et G. Feldmann, = *Gulsonia mediterranea* Kylin) : 18, 37, 58, 62, 74, 75.
Gymnothamnion elegans Schousboe ex C. Agardh (= *Plumaria schousboei* (Bornet) Schmitz) : 13, 15, 17, 58, 70, 74.
Halodictyon mirabile Zanardini : 35, 37, 48, 58.
Halopitys incurvus (Hudson) Batters : 58.
Haraldia lenormandii (Derbès et Solier) J. Feldmann : 15, 18, 56, 58, 114.
Herposiphonia tenella (C. Agardh) Ambronn
 f. *tenella* : 8, 13, 15, 17, 37, 48, 58, 82.
 f. *secunda* (C. Agardh) Hollenberg (= *H. secunda* (C. Agardh) Ambronn) : 10, 37, 48, 58.
Heterosiphonia wurdemanii (Bailey) Falkenberg : 58.
Hypoglossum woodwardii Kützing : 10, 15, 18, 19, 37, 58.
Janczewskia verrucaeformis Solms : 58, 66, 67.
Laurencia obtusa (Hudson) Lamouroux : 10, 13, 17, 18, 37, 48, 58, 67, 104, 159.
 Nous ne séparons pas ici les différentes variétés et formes qui ont été distinguées (var. *obtusa*, var. *obtusa* f. *gracilis* (Kützing) Hauck et f. *racemosa* Kützing, var. *laxa* (Kützing) Ardissonne, var. *genuina* Kützing, var. *pulvinata* J. Feldmann).
L. paniculata (C. Agardh) J. Agardh : 18, 58.
L. papillosa (C. Agardh) Greville : 58, 159.
L. pelagosae (Schiffner) Ercegovic (= *Rodriguezella pelagosae* Schiffner) : 37, 58 (sub nom. *Laurencia pinnatifida*, forme de profondeur), 61.
L. pinnatifida (Gmelin) Lamouroux : 13, 15, 17, 37, 48, 58.
Lejolisia mediterranea Bornet : 10, 19, 37, 48, 58, 63, 74, 75.
Lophosiphonia obscura (C. Agardh) Falkenberg (= *L. reptabunda* (Suhr in Kützing) Kylin) : 58, 94.
L. scopulorum (Harvey) Womersley (= *Polysiphonia scopulorum* Harvey) : 8, 36, 37, 48.
L. subadunca (Kützing) Falkenberg : 37, 48, 49, 83, 96.
Microcladia glandulosa (Solander ex Turner) Greville : 58, 74, 75.
Monosporus pedicellatus (Smith) Solier in Castagne (= *Corynospora pedicellata* (Smith) J. Agardh, = *Neomonospora pedicellata* (Smith) G. Feldmann et Meslin)
 var. *pedicellatus* : 13, 17, 18, 37, 58.
 var. *tenuis* G. Feldmann : 9, 37, 48, 58, 74, 75.
Myriogramme distromatica Boudouresque ex Rodriguez : 16, 18, 37.
M. minuta Kylin : 13, 15, 17, 18, 58.
M. tristromatica (Rodriguez ex Mazza) Boudouresque (= *Nitophyllum tristromaticum* Rodriguez ex Mazza) : 48.
 Le nom de *Nitophyllum tristromaticum* apparaît d'abord comme nomen nudum dans l'herbier Rodriguez (Navarro et Bellon-Uriarte, 1945; Seoane Camba, 1969), puis dans des lettres de Rodriguez et de Bornet; l'espèce est décrite par Mazza (1903, p. 106-108), sous le nom de *N. tristromaticum* Rodriguez, d'après un échantillon de Port-Mahon (Minorque) que lui avait envoyé Rodriguez. L'étude de spécimens récoltés à Zembra (Tunisie) et d'échantillons de Rodriguez conservés dans l'herbier Thuret (PC), a conduit Boudouresque (sous presse) à placer cette espèce dans le genre *Myriogramme*.
M. unistratosa Coppejans, nomen nudum : 37.
Nitophyllum punctatum (Stackhouse) Greville : 13, 15, 17, 37, 48, 58.
Platythamnion plumula (Ellis) Boudouresque et al. (= *Antithamnion plumula* (Ellis) Thuret)
 var. *plumula* : 15, 16, 18, 19, 37, 48, 58.
 var. *bebii* (Reinsch) J. Feldmann : 10, 15, 37, 48, 58, 74.
 var. *crispum* (Ducluzeau) Hauck : 8, 10, 15, 18, 37, 48, 58, 75.
Pleonosporium borneri (Smith) Nägeli ex Hauck : 15, 58, 75.
Polysiphonia banyulensis Coppejans : 37.
P. biformis Zanardini (= *Dasya corallicola* Funk) : 58.
P. brodiaei (Dillwyn) Sprengel : 58, 94.
P. derbesii Solier ex Kützing : 58.
P. dichotoma Kützing : 58.
P. elongata (Hudson) Sprengel : 10, 37, 48, 58.
P. flocculosa Kützing : 58.
P. furcellata (C. Agardh) Harvey in Hooker : 37, 48, 58.
P. opaca (C. Agardh) Morris et De Notaris : 37, 49, 58, 83, 94.
P. pulvinata Kützing : 58.
P. sanguinea (C. Agardh) Zanardini : 58.
P. sertularioides (Grateloup) J. Agardh : 58, 90.
P. subulata (Ducluzeau) J. Agardh : 58.
P. subulifera (C. Agardh) Harvey : 48, 58.
P. tenerima Kützing : 58.
Pseudocrouania ischiana Funk : 37, 48.
Pterosiphonia parasitica (Hudson) Falkenberg : 8, 58.
Ptilothamnion pluma (Dillwyn) Thuret in Le Jolis (= *P. micropterum* (Montagne) Bornet in Sauvageau) : 8, 16, 18, 19, 37, 48, 58, 74, 75.
Radicilingua reptans (Zanardini) Papenfuss : 18, 20, 37, 71, 87.

- R. thysanorhizans* (Holmes) Papenfuss : 5, 18.
Rodriguezella ligulata Feldmann : 18.
R. pinnata (Kützing) Schmitz : 18, 58 (sub nom. *Rodriguezella pelagosae* Schiffner).
R. strafforellii Schmitz ex Rodriguez : 18, 19, 58.
Rytiphlaea tinctoria (Clemente) C. Agardh : 58.
Seirospora giraudyi (Kützing) De Toni : 37, 48, 58, 74, 75.
S. interrupta (Smith) Schmitz : 10, 37, 58, 74, 75.
S. sphaerospora J. Feldmann : 10, 37, 48, 58, 74, 75.
Spermothamnion flabellatum Bornet : 8, 10, 18, 58, 74, 75.
S. irregulare (J. Agardh) Ardissonne : 58, 74.
S. johannis G. Feldmann-Mazoyer : 18, 19, 37, 58, 74, 75.
S. repens (Dillywn) Rosenvinge : 8, 18, 37, 58, 75.
 Nous n'avons pas distingué la var. *turneri* (Mertens) Rosenvinge.
Sphondylothamnion multifidum (Hudson) Nägeli : 8, 18, 37, 48, 58, 74, 75.
Spyridia filamentosa (Wulfen) Harvey in Hooker : 18, 58, 75.
Vidalia volubilis (Linnaeus) J. Agardh : 58.
Wrangelia penicillata C. Agardh : 10, 37, 48, 58, 74, 75.

XANTHOPHYCEAE

Tribonematales

- Tribonema marinum* J. Feldmann : J. Feldmann (1941b).

Vaucheriales

- Vaucheria dichotoma* (Linnaeus) Martius : 49.

PHAEOPHYCEAE

Ectocarpales

- « *Acinetospora vidovichii* (Meneghini) Sauvageau » stadium (= *A. crinita* (Carmichael ex Harvey in Hooker) Kornmann) : 8, 37, 54, 80, 89 et Knoepffler-Péguy (1947b).
Ectocarpus confervoides (Roth) Kjellman
 var. *confervoides* : 10, 15, 54, 80, 94.
 var. *siliculosus* (Dillwyn) Kjellman (= *E. siliculosus* (Dillwyn) Kjellman (= *E. siliculosus* (Dillwyn) Lyngbye) : 54, 80, 96.
E. fasciculatus Harvey : 54, 80.
Feldmannia caespitula (J. Agardh) Knoepffler-Péguy (= *F. paradoxa* Hamel, non *Ectocarpus paradoxus* Montagne)
 var. *caespitula* : 8, 13, 37, 54, 80, 88, 89.
 var. *lebellii* Areschoug ex Crouan et Crouan (=

- F. lebellii* (Areschoug ex Crouan et Crouan) Hamel) : 13, 17, 54, 80, 88.
F. globifera (Kützing) Hamel : 8, 15, 37.
F. irregularis (Kützing) Hamel : 8, 37, 54, 80.
Giffordia fuscata (Zanardini) Kuckuck : 8.
G. granulosa (English Botany) Hamel : 8, 17, 54, 80.
G. mitchelliae (Harvey) Hamel (= *Ectocarpus virescens* Thuret, = *Giffordia virescens* (Thuret) Hamel) : 8, 19, 37, 54, 80, Dangeard (1934).
G. sandriana (Zanardini) Hamel (= *Ectocarpus elegans* Thuret) : 8, 10, 15, 18, 37.
Herponema valiantei (Bornet ex Sauvageau) Hamel : 13, 17, 54, 80.
Kuckuckia kylinii Cardinal : 8.
K. spinosa (Kützing) Kornmann (= *K. criniger* (Kückück) Hamel) : 19, 80.
Kuetzingiella battersii (Bornet) Kornmann (= *Feldmannia battersii* (Bornet) Hamel) var. *mediterranea* (Bornet) Sauvageau : 37, 54, 80.
Streblonema sphaericum Derbès et Solier in Castagne : 54, 80.
Streblonemopsis irritans Valiante : 54, 80.

Ralfsiales

- Lithoderma adriaticum* Hauck : 13, 17, 37, 54.
Mesospora macrocarpa (J. Feldmann) Den Hartog (= *M. mediterranea* J. Feldmann, = pro. parte *Ralfsia macrocarpa* J. Feldmann) : 13, 17, 54, 80.
Nemoderma tingitanum Schousboe ex Bornet : 54, 80, 100.
Ralfsia verrucosa (Areschoug) J. Agardh : 13, 17, 37, 54, 80.

Chordariales

- Castagnea cylindrica* Sauvageau : 10, 37, 48, 54, 80.
C. irregularis Sauvageau : 10, 54, 80.
C. mediterranea (Kützing) Hauck : 10, 54, 80.
Corynophlaea hamelii J. Feldmann : 54, 80.
C. umbellata (C. Agardh) Kützing : 54, 80.
Cylindrocarpus microscopicus Crouan et Crouan : 54, 80.
Elachista intermedia Crouan et Crouan : 10, 37, 54, 80.
Gontrania lubrica Sauvageau : 80.
Hecatonema liagorae (J. Feldmann) Hamel (= *Componema liagorae* J. Feldmann) : 54, 80.
Leathesia mucosa J. Feldmann
 var. *mucosa* : 54, 80.
 var. *condensata* J. Feldmann : 54, 80.
Leptonematella fasciculata (Reinke) Silva (= *Leptonema fasciculatum* Reinke) : 82.
Liebmannia leveillei J. Agardh : 13, 17, 54, 80.
Mesogloia vermiculata (Smith) S.F. Gray : 37.

- Myriactula elongata* (Sauvageau) Hamel : 37.
M. gracilis Van der Ben : 9, 10.
M. rigida (Sauvageau) Hamel (= *Myriactis rigida* Sauvageau) : 61.
M. rivulariae (Suhr in Areschoug) J. Feldmann (= *Gonodia rivulariae* (Suhr in Areschoug) Hamel) : 54, 80.
M. stellulata (Griffiths) Levring (= *Gonodia stellulata* (Griffiths) Hamel) : 37, 54, 80.
Myrionema conchicola (J. Feldmann) Boudouresque (= *Ascocyclus conchicola* J. Feldmann : Feldmann, 1947, p. 254) : 54, 80.

La valeur systématique de cette espèce mériterait d'être étudiée.

- M. liechtensternii* Hauck : 37, 39.
M. orbiculare J. Agardh (= *Ascocyclus orbicularis* (J. Agardh) Magnus) : 10, 54, 80, 82.
M. strangulans Greville : 54, 80.
Nemacystus ramulosus Derbès et Solier : 54, 80.
Sauvageaugloia griffithsiana (Greville) Hamel : 26, 80.

- Spermatochnus paradoxus* (Roth) Kützing : 54, 80.
Stilophora rhizodes (Turner) J. Agardh : 37, 54, 80.

Les auteurs distinguent souvent les spécimens méditerranéens sous le nom de var. *adriatica* (C. Agardh) J. Agardh; Selon Feldmann (1937), la distinction de cette variété n'est pas justifiée.

- Strepsithalia liagorae* Sauvageau : 37, 54, 80.
Symphoricoccus stellaris (Areschoug) Kuckuck (= *Elachista stellaris* Areschoug) : 10, 37, 54, 80.

Sporochnales

- Carpomitra costata* (Stackhouse) Batters var. *mediterranea* J. Feldmann : 54, 80.
Nereia filiformis (J. Agardh) Zanardini : 37, 54, 80.
Sporochnus pedunculatus (Hudson) C. Agardh : 26, 37, 54, 80.

Desmarestiales

- Arthrocladia villosa* (Hudson) Duby : 54, 80.

Cutleriales

- « *Aglaozonia chilosa* Falkenberg » stadium (sporophyte de *Cutleria monoica*) : 18, 54, 80.
 « *A. melanoidea* Schousboe » stadium (sporophyte de *Cutleria adspersa*) : 8, 13, 15, 17, 37, 48, 54, 80, 101.
 « *A. parvula* (Greville) Zanardini » stadium (sporophyte de *Cutleria multifida*) : 8, 13, 17, 18, 37, 48, 54, 80, 101.
Cutleria adspersa (Mertens) De Notaris (gamétophyte d'*Aglaozonia melanoidea*) : 13, 15, 17, 37, 54, 80, 102.
C. monoica Ollivier (= *C. chilosa* (Falkenberg) Silva; gamétophyte d'*Aglaozonia chilosa*) : 54, 80.

- C. multifida* (Smith) Greville (gamétophyte d'*Aglaozonia parvula*) : 18, 54, 80.

- Zanardinia prototypus* Nardo : 37, 48, 54, 80.

Sphacelariales

- Cladostephus hirsutus* (Linnaeus) Boudouresque et Perret (= *C. verticillatus* (Lightfoot) Lyngbye, = *C. spongiosus* (Hudson) C. Agardh f. *verticillatus*) (Hudson) C. Agardh : 37, 54, 80, Sauvageau (1914). Si l'on maintient la distinction entre *C. spongiosus* et *C. verticillatus*, ce dernier doit porter le nom de *C. hirsutus* (= *Fucus hirsutus* Linnaeus : Linnaeus, 1767, p. 717).

- Halopteris filicina* (Grateloup) Kützing : 10, 15, 16, 18, 19, 37, 48, 54.

- Sphacelaria cirrosa* (Roth) C. Agardh : 8, 10, 13, 15, 17, 18, 37, 48, 54, 80.

- S. furcigera* Kützing : 8, 37.

- S. fusca* (Hudson) C. Agardh : 37.

- S. hystrix* Suhr in Reinke : 13, 17, 80.

- S. papilloniformis* Coppejans, nomen nudum : 37.

- S. plumula* Zanardini : 18, 19, 37, 54, 80.

- S. tribuloides* Meneghini : 37, 48, 54, 80.

- Stypocaulon scoparium* (Linnaeus) Kützing (= *Halopteris scoparia* (Linnaeus) Sauvageau) : 13, 17, 37, 48, 54, 80.

Dictyotales

- Dictyopteris membranacea* (Stackhouse) Batters : 15, 18, 37, 54, 80.

- Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamouroux.

- var. *dichotoma* : 8, 10, 16, 18, 37, 48, 54, 80, 94.

- var. *intricata* (C. Agardh) Greville (= var. *implexa* (Desfontaines) S.F. Gray) : 18, 37, 80.

- D. linearis* (C. Agardh) Greville : 10, 37, 54, 80.

- Dilophus fasciola* (Roth) Howe

- var. *fasciola* : 18, 37, 54, 77, 80.

- var. *repens* (J. Agardh) Feldmann : 13, 15, 17, 54, 80.

- D. spiralis* (Montagne) Hamel (= *D. ligulatus* (Kützing) Feldmann) : 54, 80.

- Lobophora variegata* (Lamouroux) Womersley (= *Zonaria variegata* Lamouroux = *Pocokiella variegata* (Lamouroux) Papenfuss) : 8.

- Padina pavonica* (Linnaeus) Thivy (= *P. pavonia* (Linnaeus) Gaillon) : 10, 37, 48, 54, 80.

- Taonia atomaria* (Woodward) J. Agardh : 10, 37, 48, 54, 80.

Dictyosiphonales

- Asperococcus scaber* Kuckuck : 54, 80.

- A. turneri* (Smith) Hooker (= *A. bullosus* Lamouroux)

- var. *turneri* : 54, 80.

- var. *profundus* J. Feldmann : 37, 54, 80.

Desmotrichum undulatum (J. Agardh) Reinke : 96
(sub nom. *D. balticum* Kützing).

Giraudia sphacelarioides Derbès et Solier in Castagne : 9, 37, 54, 80, 82.

Ce genre est souvent orthographié *Giraudya*, mais la graphie originale est *Giraudia* (Castagne, 1851 : 100). Bien qu'il soit dédié à l'algologue français Giraudy (Sauvageau, 1927 : 3; De Toni, 1895 : 447), il est permis de penser que sa graphie originale n'est pas une erreur orthographique mais une tentative de latinisation qu'il ne convient pas de corriger (Code international de nomenclature botanique, article 73.7 : Stafleu *et al.*, 1978).

Haloglossum compressum (Griffiths) Hamel (= *Asperococcus compressus* Griffiths) : 54, 80.

Myriotrichia adriatica Hauck : 54, 80.

Punctaria latifolia Greville : 54, 80.

Stictyosiphon adriaticus Kützing : 26, 27, 54, 80.

S. soriferus (Reinke) Rosenvinge : 54, 80.

Scytosiphonales

Colpomenia peregrina (Sauvageau) Hamel : 93.

C. sinuosa (Mertens ex Roth) Derbès et Solier in Castagne : 13, 15, 17, 37, 48, 54, 80.

Petalonia fascia (Müller) Kuntze : 26, 54, 80.

Scytosiphon lomentaria (Lyngbye) Endlicher (= *S. lomentarius* (Lyngbye) Link) : 15, 54, 80, 94.

Laminariales

Phyllaria reniformis (Lamouroux) Rostafinsky : 53, 54, 80, 103.

Fucales

Cystoseira barbata (Goodenough et Woodward) C. Agardh : 54, 80, 94, Sauvageau (1912).

C. caespitosa Sauvageau : 54, 80, Sauvageau (1912).

C. compressa (Esper) Gerloff et Nizamuddin (= *C. abrotanifolia* C. Agardh), = *C. fimbriata* (Desfontaines) Bory) : 13, 17, 54, 80, Sauvageau (1912).

C. crinita (Desfontaines) Bory ex Montagne : 54, 80, Sauvageau (1912).

C. elegans Sauvageau : 54, 80, Sauvageau (1912).

C. ercegovicii Giaccone (= *C. discors* (Linnaeus) C. Agardh) : 54, 80, Sauvageau (1912).

C. mediterranea Sauvageau
var. *mediterranea* : 13, 17, 54, 80, 103, Sauvageau (1912).

var. *valiantei* Sauvageau : 54, 80, Sauvageau (1912).

C. sauvageauiana Hamel (= *C. selaginoïdes* Valiante non aliores) : 54, 80, 103, Sauvageau (1912).

C. spinosa Sauvageau : 54, 80, Sauvageau (1912).

C. zosteroides (Turner) C. Agardh (= *C. opuntioïdes* Montagne ex Bory) : 18, 54, 80, Sauvageau (1912).

Sargassum acinarium (Linnaeus) C. Agardh (= *S. linifolium* (Turner) J. Agardh) : 54, 80.

S. hornschurchii C. Agardh : 54, 80.

S. vulgare C. Agardh

var. *vulgare* : 80.

var. *megalophyllum* (Montagne) Grunow : 54.

var. *diversifolium* Bory (= *S. salicifolium* f. *diversifolia* J. Agardh) : 54.

PRASINOPHYCEAE

Prasinocladales

Platymonas tetrathele West : 54.

ZYGNEMAPHYCEAE

Zygnemales

Spirogyra sp. : 1.

CHLOROPHYCEAE

Volvocales

Asteromonas gracilis Artari (= *Stephanoptera gracilis* (Artari) Smith) : 54.

Brachiomonas submarina Bohlin : 54, 79.

Carteria feldmannii Conrad et Kufferath : 54 (sub nom. *Carteria* sp.).

Chlamydomonas sp. : 54.

Tetrasporales

Palmophyllum crassum (Naccari) Rabenhorst : 18, 19, 54, 79.

Nous ne distinguons pas les var. *typicum* Feldmann et *orbiculare* (Bornet) Feldmann.

Chlorococcales

Chlorochytrium cohnii Wright : 54.

Ulotrichales

Ulothrix flacca (Dillwyn) Thuret : 54.

U. pseudoflacca Wille : 54.

U. subflaccida Wille : 54, 94.

Ulinales

Blidingia chadefaudii (J. Feldmann) Bliding : 11, 71.

B. marginata (J. Agardh) Dangeard : 8.

B. minima (Nägeli ex Kützing) Kylin var. *minima* : 8, 11, 54.

Enteromorpha adriatica Bliding : 8.

- E. aragoensis* Bliding : 8, 11.
E. clathrata (Roth) Greville : 11, 94.
E. compressa (Linnaeus) Greville var. *compressa* : 8, 10, 54, 94.
E. flexuosa (Wulfen ex Roth) J. Agardh ssp. *flexuosa* : 8, 11, 54, 94.
E. intestinalis (Linnaeus) Link : 4, 49, 54, 94, 96.
E. jugoslavica Bliding : 8.
E. linza (Linnaeus) J. Agardh : 54, 79.
E. multiramosa Bliding : 37.
E. prolifera (Müller) J. Agardh ssp. *prolifera* : 8, 11, 94.
E. ramulosa (Smith) Hooker : 11, 54, 79.
E. stipitata P. Dangeard var. *linzoides* Bliding : 11.
Gayralia oxysperma (Kützing) Vinogradova (= *Ulva-ria oxysperma* (Kützing) Bliding var. *oxysperma*) : 12, 94.
Ulva curvata (Kützing) De Toni : 12, 94.
U. lactuca Linnaeus : Divers auteurs anciens ont signalé cette espèce dans les Pyrénées-Orientales : 1, 44, 54, 96. Bliding (1968), dans sa monographie des Ulvales d'Europe, ne la mentionne toutefois pas dans la région. Il est certain que les mentions anciennes d'*U. lactuca* se réfèrent, au moins en partie, à des *Ulva* maintenant désignées sous d'autres noms. *U. lactuca* semble toutefois présente dans la région : elle est en effet signalée, au sens de Bliding (1968), par Belsher (1977) : 8.
U. olivascens P. Dangeard : 8, 12.
U. rigida C. Agardh : 8, 12, 13, 15, 17, 37, 44, 54, 94.

Chaetophorales

- Blastophysa rhizopus* Reinke : 54.
Didymosporangium repens Lambert : 8, 18, 37, 54.
Ectochaete leptochaete (Huber) Wille : 8, 54.
Entocladia viridis Reinke (= *Endoderma viride* (Reinke) Lagerheim) : 8, 10, 13, 15, 17, 18, 19, 37, 48, 54, 94, 96.
E. majus (J. Feldmann) Nielsen (= *Endoderma majus* J. Feldmann) : 54.
Gomontia polyrhiza (Lagerheim) Bornet et Flahault : 8, 54.
Phaeophila dendroides (Crouan et Crouan) Batters : 2, 37, 49, 54, 94, 96.
Pringsheimiella conchyliophila J. Feldmann : 47, 54.
P. scutata (Reinke) Marchewianka : 13, 15, 17, 18, 19, 54.
Pseudendoclonium submarinum Wille (= *Pseudendoclonium submarinum* Wille, = *Protoderma marinum* Reinke) : 8.
Pseudopringsheimia confluens (Rosenvinge) Wille : signalé avec doute par Dangeard (1934).
Tellamia contorta Batters : 54.
Ulvella lens Crouan et Crouan : 37, 52, 54.
U. monostromatica Dangeard : 45.
U. setchellii Dangeard : 18, 37, 48, 54.

BRYOPSIDOPHYCEAE

Cladophorales.

- Chaetomorpha adriani* J. Feldmann : 54.
C. aerea (Dillwyn) Kützing : 8, 37, 48, 49, 54, 79, 94.
C. capillaris (Kützing) Børgesen var. *capillaris* : 17, 54.
 var. *crispa* Schousboe ex J. Feldmann : 8, 13, 15, 54.
C. gracilis Kützing : 54.
C. linum (Müller) Kützing : 2, 49, 54, 94, 96.
Cladophora albida (Hudson) Kützing (= *C. hamosa* (Kützing) Kützing) : 8, 15, 54, 79, 94, 84.
C. coelothrix Kützing : 8, 13, 17, 37, 54.
C. dalmatica Kützing : 13, 15, 17, 37, 48, 54, 79, 84.
C. echinus (Biasoletto) Kützing : 8, 37, 48.
C. fracta (Müller ex Vahl) Kützing : 96.
C. hutchinsiae (Dillwyn) Kützing : 54, 84.
C. laetevirens (Dillwyn) Kützing : 8, 13, 17, 94, 84.
C. lehmanniana (Lindenberg) Kützing (= *C. ramulosa* Meneghini) : 13, 17, 54 (sub nom. *C. ramulosa* et *C. catenata* (C. Agardh) Hauck).
 Selon Hoek (1963), les échantillons méditerranéens de *C. lehmanniana* ont souvent été déterminés comme *C. catenata*.
C. pellucida (Hudson) Kützing : 15, 16, 18, 19, 37, 48, 54.
C. prolifera (Roth) Kützing : 37, 48, 54, 79, 84.
C. ruchingeri (C. Agardh) Kützing : 54.
 Hoek (1963) n'a vu d'échantillons méditerranéens qu'en provenance de la lagune de Venise (Italie). La présence de cette espèce dans la région demanderait donc à être confirmée.
C. sericea (Hudson) Kützing (= *C. rudolphiana* (C. Agardh) Kützing) : 8, 54.
C. vadorum (Areschoug) Kützing : 84, 94.
C. vagabunda (Linnaeus) Van den Hoek : 84, 94.
Rhizoclonium riparium (Roth) Harvey (= *R. kernerii* Stockmayer, = *R. kochianum* Kützing) : 10, 19, 37, 48, 54, 94.
R. tortuosum (Dillwyn) Kützing : 37 (sub nom. *Lola implexa* (Harvey) Hamel), 48 (signalé avec doute, sub nom. *Lola implexa*).

Siphonocladales

- Siphonocladus pusillus* (Kützing) Hauck : 54.
Valonia macrophysa Kützing : 54.
V. utricularis (Roth) C. Agardh : 15, 36, 37, 48, 54, 79.

Dasycladales

- Acetabularia acetabulum* (Linnaeus) Silva (= *A. mediterranea* Lamouroux) : 37, 49, 54, 79, 83, 94, 108.

Derbesiales

Bryopsidella halymeniae (Berthold) J. Feldmann (= *Bryopsis halymeniae* Berthold; stade de *Derbesia neglecta*) : 98, 99.

« *Derbesia neglecta* Berthold » stadium (stade de *Bryopsidella halymeniae*) : 18.

« *D. tenuissima* (Morris et De Notaris) Crouan et Crouan » stadium (sporophyte d'*Halicystis parvula*) : 8, 10, 19, 37, 54, 79, 94.

Halicystis parvula Schmitz in Murray (gamétophyte de *Derbesia tenuissima*) : 8, 15, 16, 18, 37, 52, 54.

Pedobesia lamourouxii (J. Agardh) Feldmann et al. (= *Derbesia lamourouxii* (J. Agardh) Solier) : 8, 54, 79.

Codiales

Bryopsis adriatica (J. Agardh) Meneghini : 15, 18, 48, 54.

B. corymbosa J. Agardh : 8, 54.

B. cupressoides Kützing : 54.

B. duplex De Notaris (= *B. balbisiana* Lamouroux, = *B. disticha* Kützing) : 8, 15, 54, 79.

B. hypnoides Lamouroux : 54, 94, 99.

B. monoica Berthold : 19, 37, 54, 99.

B. muscosa Lamouroux : 54, 79.

B. pennata Lamouroux : 37, 54.

INDEX

Index alphabétique des noms de genres cités; les chiffres renvoient aux pages. En *italique*, les genres non retenus dans la nomenclature adoptée, et qui n'apparaissent que dans des synonymes.

Acetabularia 53	Blastophysa 53	Choreonema 46	Cystoseira 52	Ethelia 46
Acinetospora 50	Blidingia 52	Chroodactylon 43	Dasya 48-49	Falkenbergia 47
Acrochaetium 44	Boergeseniella 48	Chrysomenia 45	Dasyopsis 48	Fauchea 45
Acrodiscus 45	Bonnemaisonia 45-47	Chylocladia 45	Derbesia 54	Feldmannia 50
Acrosorium 47	Bornetia 48	Cladophora 53	Dermatolithon 46	Feldmannophycus 44
Acrosymphyton 45-46	Botryocladia 45	Cladostephus 51	Desmotrichum 52	Fosliella 46
Acrosymphytonema 45, 46, 47	Brachiomonas 52	Codium 54	Dictyopteris 51	<i>Fucus</i> 51
Aeodes 46	Brongiartella 48	<i>Colaconema</i> 44	Dictyota 51	Gastroclonium 45
Aglaothamnion 47	Bryopsidella 54	Colpomenia 52	Didymosporangium 53	Gayralia 53
Aglaozonia 51	Bryopsis 54	Compsonema 50	Dilophus 51	Gelidiella 44
Alsidium 48	Calliblepharis 44	Compsothamnion 48	Dipterosiphonia 48	Gelidiocolax 46
Amphiroa 46	Callithamniella 48	Conchocelis 44	Dohrniella 48	Gelidium 44
Anotrichium 48	Callithamnion 48	Contarinia 46	Dudresnaya 46	Giffordia 50
Antithamnion 48-49	Calosiphonia 44	Corallina 46	Ectocarpus 50	Gigartina 44
Antithamnionella 48	Carpomitra 51	Cordylecladia 45	Ectochaete 53	Giraudia 52
Apoglossum 48	Carteria 52	Corynophlaea 50	Elashista 50-51	<i>Giraudya</i> 52
Arthrocladia 51	Castagnea 50	<i>Corynospora</i> 49	<i>Endoderma</i> 53	Gloiocladia 45
<i>Ascocyclus</i> 51	<i>Caulacanthus</i> 44	Crouania 48	Enteromorpha 52	Gomontia 53
Asparagopsis 47	Centroceras 48	<i>Crouaniopsis</i> 49	Entocladia 53	Goniotrichum 43
Asperococcus 51-52	Ceramium 48	Cruoria 44	<i>Epilithon</i> 47	<i>Gonodia</i> 51
<i>Asterocystis</i> 43	Chaetomorpha 53	<i>Cruoriella</i> 47	Erythrocladia 43	Gontrania 50
Asteromonas 52	Champia 45	<i>Cruoriopsis</i> 47	Erythrocyctis 48	Gracilaria 44-45
<i>Audouinella</i> 44	Chlamydomonas 52	Cryptonemia 46	Erythroglossum 48	Grateloupia 46
Bangia 43-44	Chlorochytrium 52	Cutleria 51	Erythropeltis 44	Griffithsia 48
	Chondria 48	Cylindrocarpus 50	Erythrotrichia 44	Gulsonia 49

B. plumosa (Hudson) C. Agardh : 8, 15, 48, 49, 54, 94.

Codium bursa (Linnaeus) C. Agardh : 37, 48, 54, 75, 79.

C. coralloides (Kützing) Silva : Delepine (1959).

C. effusum (Rafinesque) Delle Chiaje (= *C. difforme* Kützing) : 37, 48, 54, 79.

C. fragile (Suringar) Hariot : 37, 60 et Delepine (1959).

C. vermilara (Olivi) Delle Chiaje : 13, 17, 37, 48, 54.

C'est sans doute cette espèce qui est mentionnée sub nom. *C. dichotomum* (Hudson) Setchell, 79 (c'est sans doute cette espèce qui est mentionnée de Banyuls, d'après Feldmann, sub nom. *C. tomentosum* (Hudson) Stackhouse) et Delepine (1959).

Trichosolen myura (J. Agardh) W.R. Taylor (= *Pseudobryopsis myura* (J. Agardh) Berthold) : 52, 54, 79.

Caulerpales

Halimeda tuna (Ellis et Solander) Lamouroux

fa. *tuna* : 16, 18, 54, 75, 79.

fa. *platydisca* (Decaisne) Barton : 54.

Ostreobium queckettii Bornet et Flahault : 8, 52, 54, 79.

Pseudochlorodesmis furcellata (Zanardini) Børgesen : 15, 16, 18, 19, 37, 48, 54.

Udotea petiolata (Turra) Børgesen : 18, 54, 75, 79.

Gymnogongrus 45	Liebmannia 50	Nitophyllum 47-49	Pterocladia 44	Spirogyra 52
Gymnothamnion 49	Lithoderma 50	Ostreobium 54	Pterosiphonia 49	Sporochnus 51
<i>Halarachnion</i> 46	Litholepis 46	Padina 51	Ptilothamnion 49	Spyridia 50
Halicystis 54	Lithophyllum 46	Palmophyllum 52	Punctaria 52	Stephanoptera 52
Halimeda 54	Lithothamnium 47	Pedobesia 54	Radicilingua 49	Stictyosiphon 52
Halodictyon 49	Lobophora 51	Petalonia 52	Ralfsia 50	Stilophora 51
Haloglossum 52	<i>Lola</i> 53	<i>Petroglossum</i> 45	Rhizoclonium 53	Streblonema 50
Halopitys 49	Lomentaria 45	Peyssonnelia 47	<i>Rhizophyllis</i> 46	Streblonemopsis 50
Halopteris 51	Lophosiphonia 49	Phaeophila 53	Rhodochorton 44	Strepsithalia 51
Halymenia 45-46	Melobesia 46-47	Phyllaria 52	Rhodophyllis 45	Stypocaulon 51
Haraldia 49	<i>Meredithia</i> 46	Phyllophora 45	Rhodothamniella 44	Symphoricoccus 51
Hecatonema 50	Mesogloia 50	Phymatolithon 47	Rhodymenia 45	Taonia 51
Herponema 50	Mesophyllum 47	Platymonas 52	<i>Ricardia</i> 48	Tellamia 53
Herposiphonia 49	Mesospira 50	Platythamnion 49	Rissoëlla 45	<i>Tenarea</i> 46
Hildenbrandia 46	Microcladia 49	Pleonosporium 49	Rodriguezella 49-50	Thuretella 47
Hymenoclonium 45-47	Monosporus 49	Plocamium 45	Rytiphlaea 50	Trailliella 47
Hypnea 45	<i>Myriactis</i> 51	<i>Plumaria</i> 49	Sargassum 52	Tribonema 50
Hypoglossum 49	Myriactula 50	<i>Pocockiella</i> 51	Sauvageaugloia 51	Trichosolen 54
Janczewskia 49	Myriogramme 49	Polysiphonia 47-49	Schottera 45	Udotea 54
Jania 46	Myrionema 51	Porphyra 44	Scinaia 44	Ulothrix 52
Kallymenia 46	Myriotrichia 52	Pringsheimiella 53	Scytosiphon 52	Ulva 53
Kuckuckia 50	Nemacystus 51	<i>Protoderma</i> 53	Sebdenia 45	<i>Ulvaria</i> 53
Kuetzingiella 50	Nemalion 44	<i>Pseudenclonium</i> 53	Seirospora 50	Ulvella 53
Laurencia 49	Nemastoma 45	Pseudendoclonium 53	Siphonocladus 53	Valonia 53
Leathesia 50	Nemoderma 50	<i>Pseudobryopsis</i> 54	Solieria 45	Vaucheria 50
Lejolisia 49	Neogoniolithon 47	Pseudochlorodesmis 54	Spermatochnus 51	Vidalia 50
<i>Leptonema</i> 50	<i>Neomonospora</i> 49	Pseudocrouania 49	Spermothamnion 50	Wrangelia 50
Leptonematella 50	Nereia 51	Pseudolithophyllum 47	Sphacelaria 51	Wurdemannia 44
Liagora 44	Neurocaulon 45	Pseudopringsheimia 53	Sphaerococcus 45	Zanardinia 51
			Sphondylothamnion 50	<i>Zonaria</i> 51

BIBLIOGRAPHIE

Références numérotées utilisées pour l'inventaire :

1. ALEEM A.A., 1952a. Sur l'autoécologie d'une Spirogyre d'eau saumâtre. *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **234** : 2648-2650.
2. ALEEM A.A., 1952b. *Phaeophila dendroides* (Cr.) Batters (Chaetophoraceae), endophyte dans *Ceramium diaphanum* et *Chaetomorpha linum*, à Salses. *Vie Milieu*, **3** : 474-475.
3. ALEEM A.A., 1952c. Présence d'une flore épiphyte sur *Hippocampus guttulatus* Cuvier (Poisson Téléostéen) capturé à Banyuls. *Vie Milieu*, **3** : 210-211.
4. ALEEM A.A., 1953. Sur la flore algale de Font-Estramer. *Vie Milieu*, **4** : 743-745.
5. AUGIER H., BOUDOURESQUE C.F., 1969. Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). IV. *Radicilingua thysanorhizans* (Holmes) Papenfuss, Délesseriaceae nouvelle pour la Méditerranée. *Téthys*, **1**(4) : 1139-1146.
6. AUGIER H., C.F. BOUDOURESQUE, 1971. Découverte des cystocarpes de *Feldmannophycus rayssiae* (J. Feld. et G. Feld.) nov. gen. (Rhodophycées, Gigartinales). *Bull. Soc. phycol. Fr.*, **16** : 25-30.
7. AUGIER J., 1953. La constitution chimique de quelques Floridées Rhodomélacées. *Rev. gén. Bot.*, **60**(711) : 257-283.
8. BELSHER T., 1977. Analyse des répercussions de pollutions urbaines sur le macrophytobenthos de Méditerranée (Marseille, Port-Vendres, Port-Cros). Thèse Doct. 3^e cycle Océanologie, Univ. Aix-Marseille 2 : 1-287.
9. BEN D. van der, 1969. Un *Myriactula* nouveau des côtes françaises de la Méditerranée : *Myriactula gracilis* sp. nova. (Phéophycées, Chordariales). *Vie Milieu*, **20** (1A) : 1-8.
10. BEN D. van der, 1971. Les épiphytes des feuilles de *Posidonia oceanica* Delile sur les côtes françaises de la Méditerranée. *Mém. Inst. r. Sci. nat. Belgique*, **108** : 1-101 + 6 tabl. h.t.
11. BLIDING C., 1963. A critical survey of European taxa in Ulvales. Part I : *Capsosiphon*, *Percursaria*, *Blidingia*, *Enteromorpha*. *Opera Botanica*, **8**(3) : 1-160.
12. BLIDING C., 1968. A critical survey of European taxa in Ulvales. II : *Ulva*, *Ulvaria*, *Monostroma*, *Kornmania*. *Bot. Notiser*, **121** : 535-629.
13. BOUDOURESQUE C.F., 1969. Etude qualitative et quantitative d'un peuplement algal à *Cystoseira mediterranea* dans la région de Banyuls-sur-Mer (P.-O.). *Vie Milieu*, **20**(2B) : 437-452.
14. BOUDOURESQUE C.F., 1970a. Distribution et écologie de *Gymnogongrus norvegicus* (Rhodophycée, Phylloporacées) en Méditerranée occidentale. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, **30** : 253-260.
15. BOUDOURESQUE C.F., 1970b. Recherches de bionomie analytique, structurale et expérimentale sur les peuplements benthiques sciaphiles de Méditerranée occidentale (fraction algale). Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille 2 : 1-623.

16. BOUDOURESQUE C.F., 1971a. Sur le *Nitophyllum distromaticum* Rodr. mscr. (*Myriogramme distromatica* (Rodr.) comb. nov.). *Bull. Soc. phycol. Fr.*, **16** : 76-81.
17. BOUDOURESQUE C.F., 1971b. Recherches de bionomie analytique, structurale et expérimentale sur les peuplements benthiques sciaphiles de Méditerranée occidentale (fraction algale). La sous-strate sciaphile des peuplements de grandes *Cystoseira* de mode battu. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, **31** : 141-151.
18. BOUDOURESQUE C.F., 1973. Recherches de bionomie analytique, structurale et expérimentale sur les peuplements benthiques sciaphiles de Méditerranée occidentale (Fraction algale). Les peuplements sciaphiles de mode relativement calme sur substrats durs. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, **33** : 147-225.
19. BOUDOURESQUE C.F., 1974a. Aire minima et peuplements algaux marins. *Bull. Soc. phycol. Fr.*, **19** : 141-157.
20. BOUDOURESQUE C.F., E. BOUDOURESQUE, 1968. Sur la présence à l'île de Bagaud (Port-Cros, Var), de *Radicalingua reptans* (Zan.) Papenfuss. Morphologie et écologie. *Ann. Soc. Sci. nat. Archéol., Toulon Var*, **20** : 107-114.
21. BOUDOURESQUE C.F., M. DENIZOT, 1973. Recherches sur le genre *Peyssonnelia*. I : *Peyssonnelia rosa-marina* sp. nov. et *Peyssonnelia bornetii* sp. nov. *G. bot. ital.*, **107**(1) : 17-27.
22. BOUDOURESQUE C.F., M. DENIZOT, 1975. Révision du genre *Peyssonnelia* (Rhodophyta) en Méditerranée. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, **35** : 1-92.
23. BREEMAN A.M., 1972. The life history and its environmental regulation in the subtidal red alga *Acrosymphyton purpuriferum* (J. Ag.) Sjöst. Doctoraat wiskunde Natuurwetenschappen, Rijkuniversiteit Groningen, 18 juni 1979, 141 p.
24. CABIOCH J., 1968. Sur le mode de formation des trichocystes chez le *Neogoniolithon notarisii* (Dufour) Setchelle et Mason. *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **266** : 333-336.
25. CABIOCH J., 1969. Sur le mode de développement de quelques *Amphiroa* (Rhodophycées, Corallinacées). *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **269** : 2338-2340.
26. CARAM B., 1964. Recherches sur la reproduction et le cycle sexuel de quelques Phéophycées. Thèse Univ. Paris : 1-160.
27. CARAM B., 1965. Recherches sur la reproduction et le cycle sexué de quelques Phéophycées. *Vie Milieu*, **16**(1A) : 21-221.
28. CINELLI F., L. CODOMIER, 1973. Le genre *Scinaia* (Rhodophycées, Némalionales) de la Méditerranée occidentale. *G. bot. ital.*, **107**(6) : 281-290.
29. CODOMIER L., 1968. Recherches sur les *Kallymenia* (Cryptonemiales) et sur quelques autres Rhodophycées foliacées de la Méditerranée. Thèse Doct. 3^e Cycle Univ. Paris : 1-288.
30. CODOMIER L., 1972a. Le cycle du *Neurocaulon reniforme* (P. et R.) Zanardini (Rhodophycée, Gigartinales). *Mém. Soc. bot. Fr.*, 293-310.
31. CODOMIER L., 1972b. Sur la reproduction sexuée du *Sebdenia rodrigueziana* (J. Feldmann) comb. nov. (Gigartinales, Sebdeniacées). *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **274** : 2299-2301.
32. CODOMIER L., 1972c. Sur la structure des gonophores et le mode de formation du gonimoblaste de l'*Halymenia trigona* (Clemente) C. Agardh (Cryptonemiales, Cryptonemiacées). *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **274** : 826-828.
33. CODOMIER L., 1973a. Sur le développement des spores et la formation du thalle rampant de *Kallymenia microphylla* J. Ag. (Rhodophyceae, Cryptonemiales). *G. bot. ital.*, **107**(6) : 269-280.
34. CODOMIER L., 1973b. Caractères généraux et développement des spores de *Sebdenia dichotoma* (J. Ag.) Berthold (Rhodophycées, Gigartinales). *Phycologia*, **12** (3-4) : 97-105.
35. COPPEJANS E., 1975. Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). XI — Sur *Halodictyon mirabile* Zanard. (Rhodophyceae). *Biol. Jb. Dodonaea*, **43** : 116-126.
36. COPPEJANS E., 1976. *Fosliella farinosa* (Lamouroux) Howe var. *chalycodictya* Taylor (Rhodophyceae — Cryptonemiales) et *Lophosiphonia scopulorum* (Harvey) Womersley (Rhodophyceae — Ceramiales) récoltées en Méditerranée nord-occidentale. *Biol. Jb. Dodonaea*, **44** : 101-111.
37. COPPEJANS E., 1977a. Bijdrage tot de studie van de wierpopulaties (Chlorophyceae, Phaeophyceae, Rhodophyceae) van het fotofiel infralittoraal in het noordwestelijk mediteraan bekken. Deel III : Tabellen. Thèse Doct. Univ. Gent, 1-339.
38. COPPEJANS E., 1977b. Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). XV. *Ceramium cingulatum* Weber van Bosse nouvelle pour la Méditerranée, et quelques populations d'un *Ceramium* sp. à parasporocystes. *Biol. Jb. Dodonaea*, **45** : 51-61.
39. COPPEJANS E., F. DHONDT, 1976. Végétation marine de l'île de Port-Cros (Parc National). XIV : *Myrionema liechtensternii* Hauck (Phaeophyta — Chordariales), espèce nouvelle pour la flore algologique de France. *Biol. Jb. Dodonaea*, **44** : 112-117.
40. CORTEL-BREEMAN A.M., C. HOEK van den, 1970. Life history studies on Rhodophyceae. I : *Acrosymphyton purpuriferum* (J. Ag.) Kyl. *Acta Bot. neerl.*, **19**(2) : 265-284.
41. COUTE A., 1971. Sur le cycle morphologique du *Liagora tetrasporifera* comparé à celui du *Liagora distenta* (Rhodophycées, Némalionales, Helminthocladiacées). *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **273** : 626-629.
42. COUTE A., 1976. Etude comparative du *Liagora tetrasporifera* Borg. et du *Liagora distenta* (Mert.) C. Ag. en culture. *Rev. algol., N.S.*, **11**(3-4) : 273-297.
43. DANGEARD P., 1932. Sur quelques *Erythrotrichia* et *Erythrocladia* de Banyuls et du Croisic. *Botaniste*, **24** : 143-154, pl. 15-17.
44. DANGEARD P., 1959-1960. Recherches sur quelques *Ulva* des côtes françaises. *Botaniste*, **43** : 119-155.
45. DANGEARD P., 1965. Sur cinq espèces d'*Ulvella*. *Botaniste*, **48**(1-6) : 45-64.
46. DANGEARD P., 1968. Recherches sur quelques Bangiophycées (Protofloridées). *Botaniste*, **51**(1-6) : 1-57.
47. DANGEARD P., 1970. Sur l'observation en culture du *Pringsheimiella conchyliophila* Feldmann. *Botaniste*, **53**(1-6) : 13-21.
48. DHONDT F., 1976. Minimumareaalstudie van wiervegetaties op rotskustente Port-Cros en Banyuls. Thèse de Licence, Univ. Gent, Belg. : 1-64, 3 tabl., 13 fig., 2 cartes h.t.

49. FELDMANN G., 1954. Contribution à l'étude biologique des étangs méditerranéens. La végétation de l'étang de Salse (rive Sud). *Vie Milieu*, 4 (4) : 685-700.
50. FELDMANN G., 1955. Développement comparé des spores du *Dudresnaya verticillata* (Withering) Le Jolis et de l'*Acrosymphyton purpuriferum* (C.Ag.) Sjöstedt. *Rev. gén. Bot.*, 62 : 629-631.
51. FELDMANN G., 1967. Le genre *Cordylecladia* J. Ag. (Rhodophycées, Rhodyméniales) et sa position systématique. *Rev. gén. Bot.*, 74 : 357-375, 2 pl. h.t.
52. FELDMANN J., 1929. Note sur quelques algues marines de Banyuls. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 76 : 785-793.
53. FELDMANN J., 1934. Les Laminariacées de la Méditerranée et leur répartition géographique. *Bull. Stat. Aquicult. Pêche Castiglione*, 2 : 1-42.
54. FELDMANN J., 1937. Les algues marines de la côte des Albères. I-III : Cyanophycées, Chlorophycées, Phéophycées. *Rev. algol.*, 9 : 1-189, pl. 1-10.
55. FELDMANN J., 1939a. Les algues marines de la côte des Albères. Fascicule I : Bangiales, Némalionales, Géli-diales, Cryptonémiales. *Rev. algol.*, 11(3-4) : 247-330.
56. FELDMANN J., 1939b. *Haraldia*, nouveau genre de Delesseriacée. *Botaniska Notiser*, 1-6.
57. FELDMANN J., 1941a. Les algues marines de la côte des Abères. Fascicule II : Gigartinales, Rhodyméniales. *Trav. algol.*, 12(1-2) : 77-100.
58. FELDMANN J., 1942. Les algues marines de la côte des Albères. Fascicule III : Céramiales. *Trav. algol.*, 1 : 23-113.
59. FELDMANN J., 1948. Une nouvelle espèce méditerranéenne de *Griffithsia* (*Griffithsia genovefae*). *Bull. Soc. Hist. nat. Af. Nord*, 39 : 121-124.
60. FELDMANN J., 1956. Sur la parthénogenèse du *Codium fragile* (Sur.) Hariot dans la Méditerranée. *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 243 : 305-307.
61. FELDMANN J., 1961. Note sur les algues marines de La Galite (Tunisie). *Rapp. P.V. Réun. Commiss. internation. Explor. sci. Médit.*, 16(2) 503-508.
62. FELDMANN J., G. FELDMANN, 1940a. *Crouaniopsis*, nouveau genre de Céramiacée méditerranéenne. *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 210 : 181-183.
63. FELDMANN J., G. FELDMANN, 1940b. Sur la structure du procarpe et le développement du gonimoblaste chez *Lejolisia mediterranea*. *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 210 : 308-310.
64. FELDMANN J., G. FELDMANN, 1942. Recherches sur les Bonnemaisoniacées et leur alternance de génération. *Ann. Sci. nat.*, 11(3) : 75-115.
65. FELDMANN J., F. FELDMANN, 1944. Sur les cellules sécrétrices à mucilage de certains *Halymenia* (Rhodophycées). *Bull. Soc. Hist. nat. Af. Nord*, 35 : 41-46.
66. FELDMANN J., G. FELDMANN, 1951. Sur quelques particularités cytologiques du *Janczewskia verrucaeformis* Solms-Laub., parasite du *Laurencia obtusa* (Huds.) Lamour. *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, 233 : 1385-1386.
67. FELDMANN J., G. FELDMANN, 1958. Recherches sur quelques Floridées parasites. *Rev. gén. Bot.*, 65 : 49-127, 2 pl.
68. FELDMANN J., G. FELDMANN, 1961. Une nouvelle Rhodophycée méditerranéenne : *Caulacanthus* (?) *rayssiae* sp. nov. *Bull. Res. Counc. Israël*, 10 : 59-65.
69. FELDMANN J., G. FELDMANN, 1963. Une nouvelle espèce de Floridée parasite du genre *Gelidiocolax* Gardner. *Rev. gén. Bot.*, 70 : 557-571.
70. FELDMANN J., G. FELDMANN, 1966. Sur le *Gymnothamnion elegans* (Schousboe) J. Ag. et la situation des organes femelles chez les Céramiacées. *Rev. gén. Bot.*, 73 : 5-17, 1 pl.
71. FELDMANN J., G. FELDMANN, 1967. Deux cas de parasitisme sur des algues marines. *Le Botaniste* (Travaux de Biologie végétale dédiés au Professeur P. Dangeard), 50 : 185-203.
72. FELDMANN J., G. HAMEL, 1934. Observations sur quelques Géliadiacées. *Rev. gén. Bot.*, 46 : 528-550.
73. FELDMANN J., G. HAMEL, 1936. Floridées de France. VII — Géli-diales. *Rev. algol.*, 9(1) : 85-140, 6 pl. h.t.
74. FELDMANN-MAZOYER G., 1940. Recherches sur les Céramiacées de la Méditerranée occidentale. Ed. Minerva, Alger, 510 p., 4 pl.
75. FELDMANN-MAZOYER G., 1941. Ecologie et répartition géographique des Céramiacées Méditerranéennes. *Bull. Soc. Hist. nat. Af. Nord*, 32 : 62-78.
76. FELDMANN-MAZOYER G., R. MESLIN, 1939. Note sur le *Neomonospora furcellata* (J. Ag.) comb. nov. et sa naturalisation dans la Manche. *Rev. gén. Bot.*, 51 : 193-204, 1 pl. h.t.
77. GAILLARD J., 1973. Quelques remarques sur *Dilophus fasciola* (Roth) Howe (Dictyotales, Dictyotacées). *Bull. Soc. phycol. Fr.*, 18 : 65-67.
78. HAMEL G., 1924-1930. Floridées de France. *Rev. algol.*, 1(3) : 278-292 (1924), 1(4) : 427-457 (1924), 2(1) : 39-67 (1925), 2(3-4) : 280-309 + 2 pl. h.t. (1925), 3(1-4) : 99-158 (1928), 5(1) : 61-109 (1930). Saint-Lô : 1-117 (1927).
79. HAMEL G., 1931. Chlorophycées des côtes françaises. Rouen : i-xv, 1-168, 2 pl. h.t.
80. HAMEL G., 1931-1939. Phéophycées de France. Paris : i-xlvi, 1-431, 10 pl. h.t.
81. HAMEL G., M. LEMOINE, 1952. Corallinacées de France et d'Afrique du Nord. *Arch. Mus. Hist. nat.*, 7(1) : 15-136.
82. HOEK C. van den, 1958. *Leptonema fasciculatum* Reinke var. *uncinatum*, une Phéophycée nouvelle pour les côtes françaises. *Vie Milieu*, 9(1) : 124-125.
83. HOEK C. van den, 1960. Groupements d'algues des étangs saumâtres méditerranéens de la côte française. *Vie Milieu*, 11(3) : 392-412, 2 tabl. h.t.
84. HOEK C. van den, 1963. Revision of the European species of *Cladophora*. Ed. Brill, Leiden, Netherlands : i-vii + 1-248 + 55 pl.
85. HOEK C. van den, A.M. CORTEL-BREEMAN, 1970. Life-history studies on Rhodophyceae. II. *Halymenia floresia* (Clem.) Ag. *Acta bot. neerl.*, 19(3) : 341-362.
86. HUVE H., 1963. Données écologiques et biogéographiques relatives à quelques Mélobésiées méditerranéennes caractéristiques des niveaux superficiels de la roche littorale. *Rapp. P.V. Réun. Commiss. internation. Explor. sci. Médit.*, 17(2) : 147-160.
87. HUVE P., R. RIOUALL, 1970. Présence dans l'étang de Berre (Bouches-du-Rhône) d'une petite Delesseriacée atlantique intéressante *Radicilingua thysanorhizas* (Holmes) Papenfuss. *Bull. Soc. phycol. Fr.*, 16 : 61-62.

88. KNOEPFFLER-PEGUY M., 1970. Quelques *Feldmannia* Hamel 1939 (Phaeophyceae, Ectocarpales) des côtes d'Europe. *Vie Milieu*, **21**(1A) : 137-188.
89. KNOEPFFLER-PEGUY M., 1974a. Le genre *Acinetospora* Bornet 1891 (Phaeophyceae-Ectocarpales). *Vie Milieu*, **24**(1A) : 43-72.
90. LAURET M., 1967. Morphologie, phénologie, répartition des *Polysiphonia* marins du littoral languedocien. I. Section *Oligosiphonia*. *Naturalia monpeliensis, ser. Bot.*, **18** : 347-373, pl. 1-14.
91. LEMOINE M., 1914. Algues calcaires recueillies par MM. A. et L. JOLEAUD et catalogue des Mélobésiées des côtes françaises de la Méditerranée. *Bull. Soc. linn. Provence*, **3** : 5-14.
92. L'HARDY-HALOS M.T., 1966. Observations sur la morphologie et la position systématique de *Dohniella neapolitana* Funk (Floridées — Céramiacées). *Bull. Soc. bot. Fr.*, **113**(5-6) : 295-304.
93. MENDEZ-DOMINGO C., 1957. Sur l'existence du *Colpomenia peregrina* (Sauv.) Hamel dans la Méditerranée. *Vie Milieu*, **8**(1) : 92-98.
94. MERCIER A., 1973. Etude écologique de la végétation du complexe lagunaire de Bages-Sigean. Biomasse et production primaire des macrophytes. Thèse Doct. 3^e cycle Univ. Paris 6 : 1-105 + documents.
95. MOLINIER R., 1955. Note sur la répartition de *Rissoella verruculosa* (Bert.) J. Ag. sur les côtes de la Méditerranée occidentale. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, **15** : 1-4.
96. PETIT G., A.A., ALEEM, 1952. Caractéristiques et évolution de la végétation d'un étang des Pyrénées-Orientales. *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, **235** : 632-634.
97. RAPHELIS A., 1922. Sur le *Peyssonnelia polymorpha* (Zanard.) Schmitz. Stations nouvelles. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **69** : 452-454.
98. RIETEMA H., 1972. A morphological developmental and caryological study of the life history of *Bryopsis halymeniae* (Chlorophyceae). *Netherl. J. Sea Res.*, **5**(4) : 445-457.
99. RIETEMA H., 1975. Comparative investigations on the life-histories and reproduction of some species in the siphonous green algal genera *Bryopsis* and *Derbesia*. Profschrift Doct. wiskunde Natuurwetenschappen Rijksuniversiteit Groningen, Netherl. : 1-130.
100. SAUVAGEAU C., 1907a. Le *Nemoderma tingitana* est une algue méditerranéenne. *C.R. Séances Soc. Biol.*, **62** : 273-274.
101. SAUVAGEAU C., 1907b. Sur la présence de l'*Aglaozonia melanoidea* dans la Méditerranée. *C.R. Séances Soc. Biol.*, **62** : 271-272.
102. SAUVAGEAU C., 1908. Sur la germination parthénogénétique du *Cutleria adspersa*. *C.R. Soc. Biol.*, **64** : 2 p.
103. SAUVAGEAU C., 1920. A propos des *Cystoseira* de Banyuls et de Guétary. Supplément. *Bull. Stat. biol. Arcachon*, **17** : 5-52.
104. SCHIFFNER C., 1931. Sur quelques algues Phéosporées de la rade de Villefranche (Alpes-Maritimes). *Bull. Stat. biol. Arcachon*, **28** : 7-165.
105. SCHOTTER G., 1968. Recherches sur les Phyllophoracées. *Bull. Inst. océanogr.*, **67** (1383) : 1-99, 1 pl. h.t.
106. SCHOTTER G., CABIOCH J., 1963. Sur les organes mâles de *Rissoella verruculosa* (Bertol.) J. Ag. (Floridées). *C.R. Hebd. Séanc. Acad. Sci.*, **256** : 1336-1339.
107. SUNESON S., 1937. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Corallinaceen. *Lunds Univ. Arsskrift N.F., Swed.*, **33**(2) : 1-101, 4 pl. h.t.
108. VALET G., 1969. Contribution à l'étude des Dasycladales 2 et 3. *Nova Hedwigia*, **17** : 551-644, pl. 133-162.
109. WALTER-LEVY L., R. STRAUSS, 1961. Recherches sur les constituants minéraux des algues calcaires. *Coll. internation. Centre nation. Rech. sci., Chimie et physicochimie des principes élémentaires tirés des algues*, **103** : 39-50.

Autres références utilisées :

- ADEY W.H., P.J. ADEY, 1973. Studies on the biosystematics and ecology of the epilithic crustose Corallinaceae of the British Isles. *Br. phycol. J.*, **8** : 343-407.
- BOLD H.C., M.J. WYNNE, 1978. Introduction to the algae. Structure and reproduction. Prentice-Hall inc. ed., N.J., USA, i-xiv, 1-706.
- BOUDOURESQUE C.-F., 1974b. Nouvelle contribution à la flore des algues marines de Corse (Méditerranée occidentale). *Bull. Soc. phycol. Fr.*, **19** : 36-48.
- BOUDOURESQUE C.-F., sous presse. Quelques données sur le peuplement algal des biotopes sciaphiles de l'île de Zembra (Tunisie). *Ann. Fac. Sci., Tunis*,
- BOUDOURESQUE C.-F., F. CINELLI, 1971. Sur un *Fosliella* du golfe de Naples (Italie). *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, **39** : 108-111.
- BOUDOURESQUE C.-F., M. PERRET-BOUDOURESQUE, 1979. Dénombrement des algues benthiques et rapport R/P le long des côtes françaises de la Méditerranée. *Rapp. P.V. Réun. Commiss. internation. Explor. sci. Médit.*, **25-26**(4) : 149-152.
- CASTAGNE L., 1851. Supplément au catalogue des plantes qui croissent naturellement aux environs de Marseille. Imprimerie Nicot et Pardigon, Aix : 1-125, 10 pl. h.t.
- CINELLI F., C.-F. BOUDOURESQUE, L. MAZZELLA, M. RICHARD, 1981. Alghe marine rare o nuove per la flora italica. *Quad. Lab. Techn. Pesca, Ital.*, **3**(1 suppl.) : 467-480.
- CINELLI F., G. GUGLIELMI, 1977. Sur la présence sur la côte des Albères (Pyrénées-orientales) d'une algue de la famille des Solieriacees (Rhodophycées, Gigartinales). *Vie Milieu*, **27**(2A) : 293-295.
- CROUAN P.L., H.M. CROUAN, 1851. Etudes microscopiques sur quelques algues nouvelles ou peu connues constituant un genre nouveau. *Ann. Sci. nat., ser. 3, Bot., Fr.*, **15** : 359-366, pl. 16-17.
- CROUAN P.L., H.L. CROUAN, 1867. Florule du Finistère. Lefournier Ed., Brest, 262 p.
- DANGEARD P., 1934. Sur quelques algues marines nouvelles ou rares en France. *Le Botaniste, Fr.*, **26** : 241-258, pl. 22-24.
- DELEPINE R., 1959. Observations sur quelques *Codium* (Chlorophycées) des côtes françaises. *Rev. gén. Bot.*, **66** : 366-393.
- DE TONI G.B., 1895. *Sylloge algarum*, vol. 3. *Sylloge Fucoidearum*. i-xvi, 1-638.
- DIXON P.S., L.M. IRVINE, 1977. Seaweeds of the British Isles. 1 Rhodophyta. Part 1. Introduction, Nemaliales, Gigartinales. British Museum Ed., i-xi, 1-252.
- FELDMANN J., 1938. Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée : la côte des Albères. *Rev. algol.*, **10**(1-4) : 1-340.

- FELDMANN J., 1941b. Une nouvelle Xanthophycée marine : *Tribonema marinum* nov. sp. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord*, **32** : 56-60.
- FELDMANN J., 1978. Les algues. in GRASSE P.P., Précis de botanique. 1. Végétaux inférieurs. Masson édit., Paris, 95-320.
- KNOEPFFLER-PEGUY M., 1974b. Recherches sur le polymorphisme en culture de quelques Ectocarpacées (*Feldmannia* et *Acinetospora*). Thèse Doct. Etat, Univ. Paris 6 : 1-206.
- LEMOINE M., 1915. Calcareous algae. Report of the danish oceanographical expeditions 1908-10 to the Mediterranean and adjacent seas. *Biology*, **2** : 1-30 + 1 pl. h.t.
- LINNAEUS C., 1767. *Systema Naturae*. Ed. 12, 2.
- MAZZA A., 1903. Un nuovo *Lithophyllum*. *Nuova Notarisia*, 106-108.
- NAVARRO F. de P., L. BELLON-URIARTE, 1945. Catalogo de la flora del mar de Baleares (con exclusion de las Diatomeas). *Bol. Inst. esp. Oceanogr.*, Notas res, Ser. 2, **124** : 161-298.
- PARKE M., P.S. DIXON, 1976. Check-list of British marine algae. Third revision. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **56** : 527-594.
- PERES J.M., J. PICARD, 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Rec. Trav. Stat. mar. Endoume*, **31(47)** : 5-137.
- ROUND F.E., 1973. The biology of the algae. Second edition. St. Martin's press, New-York : i-vii, 1-278.
- SAUVAGEAU C., 1912. A propos des *Cystoseira* de Banyuls et de Guétary. *Bull. Stat. biol. Arcachon*, **14** : 133-556.
- SAUVAGEAU C., 1914. Remarques sur les Sphacélariacées. Fasc. 3. Feret et fils Impr., Bordeaux, i-xii + 481-634.
- SAUVAGEAU C., 1927. Sur les problèmes du *Giraudya*. *Bull. Stat. biol. Arcachon*, **24** : 1-75.
- SEOANE-CAMBA J., 1969. Algas bentónicas de Menorca en los herbarios Thuret-Bornet y Sauvageau del Museum National d'Histoire naturelle de Paris. *Invest. Pesq.*, **33(1)** : 213-260.
- STAFLEU *et al.*, 1978. International Code of botanical Nomenclature adopted by the twelfth International botanical Congress, Leningrad, July 1975. *Regnum vegetabile*, vol. 97. Bohn, Scheltema, Holkema Eds, Utrecht, i-xiv, 1-457.
- ZANARDINI G., 1865. Iconographia phycologica mediterraneo-adriatica ossia scelta di ficee nuove o più rare dei mari mediterraneo ed adriatico, vol. 2. *Mem. i.r. Ist. veneto Sci. Lett. Arti* : 1-168, i-viii, pl. XLI-LXXX.

A NEW SPECIES OF *FLABELLINA* (GASTROPODA, NUDIBRANCHIA) FROM THE GIBRALTAR STRAIT (SOUTHERN SPAIN)

J.C. GARCIA GOMEZ

Department of Zoology, Faculty of Biology University of Seville,
Avda Reina Mercedes s/n, Apdo.1095, Seville, Spain

SYSTÉMATIQUE
OPISTHOBRANCHES
FLABELLINA BAETICA n.sp.

RÉSUMÉ. — Description de *Flabellina baetica*, nouvelle espèce de Flabellinidae du Détroit de Gibraltar. Le corps est de couleur blanche hyaline, les ramifications de l'hépatopancréas des papilles sont de couleur crème et vers les extrémités, rouge obscur ou bordeaux; le cnidosac blanc. Les rhinophores sont rugueux. La formule radulaire est $35 \times 1.1.1$. Les dents latérales ne possèdent pas de denticules, mais les centrales en ont 7 à 9 de chaque côté.

TAXONOMY
OPISTHOBRANCHES
FLABELLINA BAETICA n.sp.

ABSTRACT. — A new species of Flabellinidae from the Strait of Gibraltar, *Flabellina baetica*, is described. The body has a white hyaline colour and the hepatic ramifications on the cerata are cream with dark-red near the tips; the cnidosac is white. The rhinophores are rugose. The radular formula is $35 \times 1.1.1$. The lateral teeth have no denticles and the central teeth have 7 to 9 on each side.

INTRODUCTION

Two specimens of an unknown eolid have been found in the Strait of Gibraltar. Though their rhinophores resemble those of *Berghia* or *Jason*, their internal anatomy is similar to that of *Coryphella* or *Flabellina*. In this paper *Flabellina* is distinguished from *Coryphella* by having horizontally ringed rhinophores and cerata inserted in peduncles which can be bi or tripartite (in *Coryphella*, rhinophores are smooth or rough — but not perfoliated —, and cerata are disposed in transverse rows on each side).

In spite of its unusual rhinophores, the disposition of cerata and other morphological characters are similar to those of *Flabellina*, so rather than describe a new genus, we consider our eolid to belong to the genus *Flabellina*.

Family : *Flabellinidae*

Genus : *Flabellina* Voigt, 1834
Flabellina baetica n. sp.

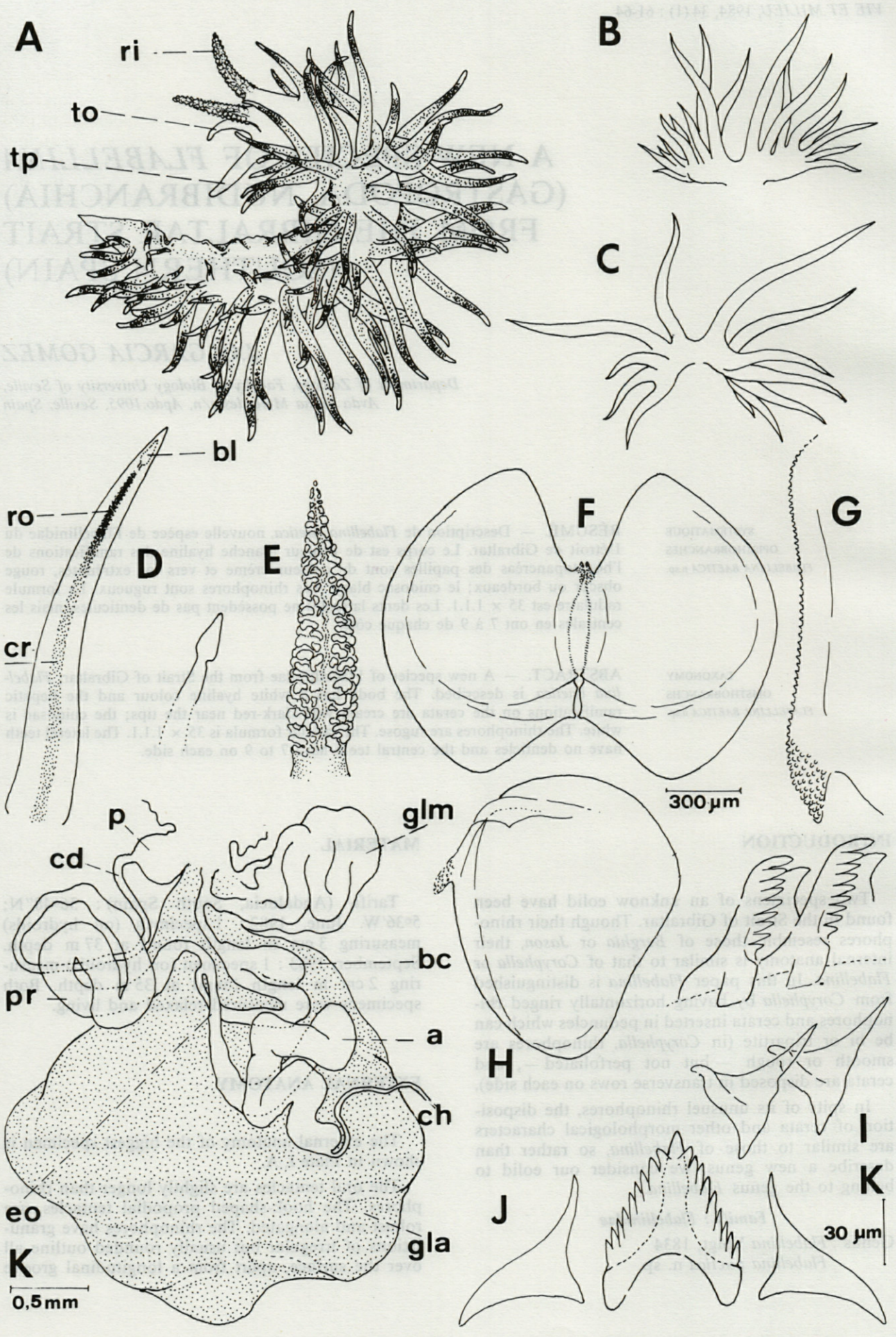
MATERIAL

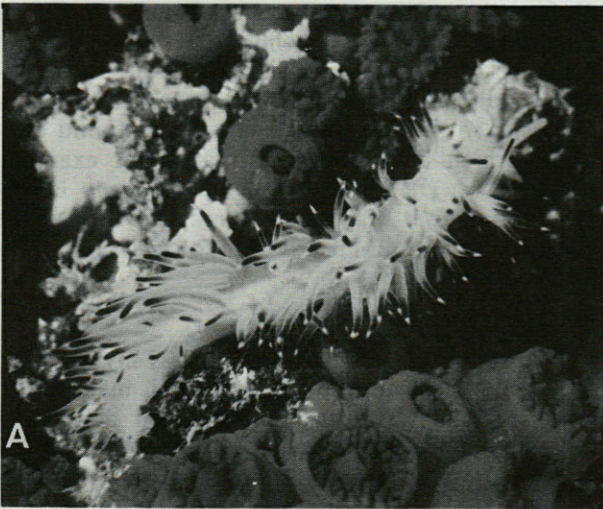
Tarifa (Andalucia, South Spain) : $36^{\circ}48'N$; $5^{\circ}36'W$. June, 1982 : 1 specimen (on hydroids) measuring 3 cm in length found at 37 m depth. September, 1983 : 1 specimen (on hydroids) measuring 2 cm in length found at 35 m depth. Both specimens were measured relaxed and living.

EXTERNAL ANATOMY

The external anatomy of the biggest specimen is shown in Plate I, A.

The oral tentacles are slightly longer than rhinophores. The hook-shaped propodial tentacles, are robust and elongated. The rhinophores have granulations of irregular but usually rounded outline all over the surface, apart from a longitudinal groove





from base to tip on the posterior surface which in some parts becomes sinuous (Pl. I, E). The cerata arise from stalked peduncles and are arranged in 7 groups on each side. Each cerata is long and thin, and widest at the base, especially when the animal is at rest. The arrangement of each group is represented in Plate I, A, B and C. The cerata of the first groups are larger and more numerous than the rest, and they frequently interlace so that they conceal the cephalic region even when at rest, and so make the eolid look like an anemone. The tail is short.

The genital orifice is located at the level of the first right group of cerata and the anus at the level of the second right group of cerata. Just in front of the anal papilla is the renal pore.

COLORATION

The body is uniform hyaline white. The rhinophores, oral tentacles, propodial tentacles and foot are of the colour. The body is transparent so the rose-coloured internal organs can be seen. The cerata are hyaline white but the hepatic ramifications, visible due to transparency, are of cream colour merging to dark-red or bordeaux-red towards the extremities (Pl. I, D). The cnidosacs are white. Towards the tail, the cerata are shorter with smaller cream areas.

Garcia & Martin (1983) published a photograph of *F. baetica* (p. 48) which shows the coloration of this species.

INTERNAL ANATOMY

Radular formula : $35 \times 1.1.1$ for the 3 cm specimen. The lateral teeth lack denticles while the central teeth have from seven to nine on each side of the prominent central cusp (Pl. I, I and J).

The jaws are brown or ochreish and their masticatory edges are denticulate (Pl. I, F, G and H).

The reproductive system is illustrated in Plate I, K. The ampulla is enlarged with foldings in its wall like the prostate. The vas deferens is thin has a clear

Plate II. — A, *Flabellina baetica* n.sp.; B, *F. babai*; C, *F. affinis*.

Plate I. — *F. baetica* n. sp. : A, dorso-lateral view of the animal; B and C, detail of groups of ceratas; D, a normal cerata and part of another one with a malformation at its tip; E, rear view of the rhinophores; F, jaws (seen from their convex face); G, detail of the masticatory edge; H, jaw seen from its internal face (concave); I, radular teeth : two central teeth in side view and two lateral teeth; J, a row of radular teeth in dorsal view; K, genital organs.

a, ampulla; bc, bursa copulatrix; bl, white; cd, vas deferens; ch, hermaphrodite duct; cr, cream; eo, spermiduct; gla, albumen gland; glm, mucous gland; p, penis; pr, prostate; ri, rhinophore; ro, dark-red; to, oral-tentacle.

ANALYSES D'OUVRAGES BOOK REVIEWS

FRICKE, H.W. (1972 — nouvelle édition 1980).
"Korallenmeer — Verhaltensforschung am tropi-
schen Riff" (La mer corallienne — Recherches
éthologiques sur les récifs tropicaux). Chr. Belzer
Verlag Stuttgart, 224 pp. avec 150 photos en
couleurs. Prix : 98,- DM

Ce qui distingue les mers coralliennes de toutes les autres mers du globe, c'est surtout la grande abondance de vie et la multitude fantastique des couleurs et des formes. Alors que dans les mers nordiques, la visibilité ne dépasse guère quelques mètres, l'eau des mers tropicales est absolument transparente et limpide. Le plongeur peut observer le monde merveilleux et coloré des récifs de corail jusqu'à une très grande profondeur. Ces dernières années, les techniques de la plongée et simultanément, la recherche sous-marine ont fait un grand pas en avant et le présent livre offre des réponses souvent surprenantes à une foule de questions.

Saviez-vous que les géants parmi les Poissons tels que les grands Requins ou les Mantas se nourrissent des plus petits organismes marins, c'est-à-dire du plancton ? Saviez-vous que les jeunes des Requins de sable se dévorent entre eux dans le ventre de leur mère pour améliorer les chances de survie de l'un d'eux ? Saviez-vous qu'il existe des Poissons qui sont mâle et femelle en même temps ? Les Poissons sont, eux aussi, capables de communiquer — par exemple avant l'appariement par des sauts de signalisation, lors d'un combat par un changement des dessins et de la coloration du corps.

Mais il y a aussi des dangers qui menacent le plongeur : le contact avec les tentacules longs de 50 m de la Galère Portugaise, la piqûre d'un Poisson Scorpion ou la morsure d'un Serpent de Mer peuvent être mortels. Les Requins et d'autres grands Poissons prédateurs présentent un danger réel.

Ce livre, illustré par les reproductions de 25 photographes subaquatiques, met en évidence les grands principes de l'évolution et décrit en même temps la vie des animaux sous l'eau dans toute sa cruauté et sa beauté.

Entre temps, le même auteur, Hans Fricke, a présenté un autre livre, à orientation plus scientifi-

que : "Bericht aus dem Riff — Ein Ethologe experimentiert im Meer" (Rapport sur le récif — un éthologiste expérimente dans la mer), Piper Verlag München (1976), 254 pp.

Armin HEYMER

DAWKINS, R. (1978). "Das egoistische Gen" (Le gène égoïste). Springer Verlag, Berlin Heidelberg New York, 246 pp. DM 19,80

Il y a 4 milliards d'années, on assista à l'apparition dans la mer de molécules capables de se reproduire. Phénomène énigmatique, processus énergétique qui se répète encore aujourd'hui en nous-mêmes à l'intérieur d'un cycle vital. Ces molécules étaient expertes dans l'art de survie et continuent d'exister à l'intérieur de structures lourdes et complexes, appelées « robots » par Dawkins, et dont elles déterminent le comportement. Ce sont les gènes. Leur conservation est la seule raison de notre existence. Nous sommes leurs machines de survie.

Selon Dawkins, le monde des machines génétiques est dominé par une concurrence brutale, une exploitation sans merci et une supercherie honteuse, et ceci non seulement dans le domaine de l'agression entre rivaux, mais aussi dans le combat beaucoup plus subtil des générations et des sexes. Dawkins détruit notre idée confortable de l'altruisme chez les animaux. Tout ce que les animaux peuvent entreprendre apparemment « au profit de l'espèce » (cf. travaux de Lorenz), sert exclusivement les « gènes égoïstes » de l'individu. Bien que l'auteur ne défende pas une éthique qui serait basée sur l'évolution, toute son œuvre est néanmoins orientée vers une nouvelle théorie sociale. Tous les exemples choisis sont consacrés à des sociétés animales, mais ils sont le prétexte à des réflexions englobant le comportement humain. Il n'échappe donc pas à l'erreur de Lorenz — Das sogenannte Böse, Ardrey — The Social Contract et Eibl-Eibesfeldt — Liebe und Hass, dont il prétend pourtant qu'ils se sont trompés parce qu'ils n'ont pas bien compris le fonctionnement de l'évolution. Mais qui le connaît

vraiment ? La plupart des machines de survie telles que les Unicellulaires (animaux aussi bien que plantes) et les animaux inférieurs sont sans doute soumises à l'évolution stabilisatrice aussi bien qu'à l'évolution constructive. Est-il justifié d'utiliser à leur égard le terme de gène égoïste ? Le présent livre donne l'impression que le « bon gène » soit le seul opérationnel alors que les autres gènes présents dans un génotype formeraient le « milieu ». Or, à l'état actuel de nos connaissances, il est généralement admis qu'il n'y ait guère de caractère qui soit déterminé par un seul gène. Plus un organisme est différencié, plus son information génétique est vaste.

Ceci est également vrai pour les gènes déterminant les caractères éthologiques ainsi que leur efficacité hiérarchique dans l'ontogenèse. Un bon gène a toutes les chances de se transformer en mauvais gène dans un autre milieu.

Au dernier chapitre, Dawkins démontre que l'Homme, grâce à sa culture extraordinaire et ses connaissances actuelles, est maintenant en mesure de comprendre l'action des gènes égoïstes et de la contrarier. Au lecteur d'en tirer les conséquences pour son propre comportement moral.

Armin HEYMER

que : "Bericht aus dem Riff - Ein Ethologe exper-
timentiert im Meer" (Rapport sur le récit - un
éthologiste expérimente dans la mer), Piper Verlag
München (1978), 224 pp.

Frank, H.W. (1972 - nouvelle édition 1980)
"Korallenriff - Verhaltensforschung am tropi-
schen Riff" (La mer corallienne - Recherches
éthologiques sur les récifs tropicaux), Carl Beiser
Verlag Stuttgart, 224 pp. avec 120 photos en
couleurs. Prix : 98,- DM

DAWKINS, R. (1978) "Das egoistische Gen" (Le gène
égoïste), Springer Verlag, Berlin Heidelberg New
York, 246 pp.

Ce qui distingue les mers coralliennes de toutes
les autres mers du globe, c'est surtout la grande
abondance de vie et la multitude fantastique des
couleurs et des formes. Alors que dans les mers
nordiques la visibilité ne dépasse guère quelques
mètres, l'eau des mers tropicales est absolument
transparente et limpide. Le plongeur peut observer
le monde merveilleux et coloré des récifs de corail
jusqu'à une très grande profondeur. Ces dernières
années, les techniques de la plongée et simultanée-
ment, la recherche sous-marine ont fait un grand pas
en avant et le présent livre offre des réponses
souvent surprenantes à une foule de questions.

Il y a 4 milliards d'années, on assiste à l'appari-
tion dans la mer de molécules capables de se
reproduire. Phénomène énigmatique, processus
énergétique qui se répète encore aujourd'hui en
nous-mêmes à l'intérieur d'un cycle vital. Ces
molécules étaient expertes dans l'art de survivre et
continuent d'exister à l'intérieur de structures tou-
jours et complexes, appelées « robots » par Dawkins,
et dont elles déterminent le comportement. Ce sont
les gènes. Leur conservation est la seule raison de
notre existence. Nous sommes leurs machines de
survie.

Savez-vous que les géants parmi les Poissons tels
que les grands Requins ou les Manas se nourrissent
des plus petits organismes marins, c'est-à-dire du
plankton ? Saviez-vous que les jeunes des Requins
de sable se développent entre eux dans le ventre de leur
mère pour améliorer les chances de survie de l'un
d'eux ? Saviez-vous qu'il existe des Poissons qui sont
mâle et femelle en même temps ? Les Poissons sont
eux aussi, capables de communiquer - par exemple,
avant l'appariement par des sauts de signalisation,
lors d'un combat par un changement des dessins et
de la coloration du corps.

Sten Dawkins, le monde des machines généti-
ques est dominé par une concurrence brutale, une
exploitation sans merci et une supercherie honteuse,
et ceci non seulement dans le domaine de l'agression
entre individus, mais aussi dans le combat beaucoup
plus subtil des générations et des sexes. Dawkins
détruit notre idée confortable de l'altruisme chez les
animaux. Tout ce que les animaux peuvent entre-
prendre apparemment « au profit de l'espèce » (cf.
travaux de Lorenz), sert exclusivement les « gènes
égoïstes » de l'individu. Bien que l'auteur ne dé-
fende pas une éthique qui serait basée sur l'évolu-
tion, tout son ouvrage est dirigé vers les exemples

Mais il y a aussi des dangers qui menacent le
plongeur : le contact avec les tentacules longs de
50 m de la Galère Portugaise, la piqure d'un Poisson
Scorpion et la morsure d'un requin.

Directeur gérant de la publication : J. SOYER

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

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

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

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Les auteurs sont priés de se conformer aux indications suivantes :

TEXTE

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

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

Chaque manuscrit comportera :

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

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

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

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

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

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

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

ILLUSTRATIONS

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

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

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

ÉPREUVES ET TIRÉS À PART

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

25 tirés à part par article sont offerts. Les exemplaires supplémentaires, facturés directement par l'imprimeur doivent être commandés dès réception de l'imprimé spécial joint aux épreuves.

SOMMAIRE — SUMMARY

The control of digestion in <i>Octopus</i> . II : the role of internal stimuli. E.M.H. BEST and M.J. WELLS	1
Cycle de vie de <i>Philocheras trispinosus</i> (Hailstone) (Crangonidae : Caridae Decapoda) dans la région de Banyuls-sur-Mer (Méditerranée Nord-Occidentale)	
<i>The life cycle of Philocheras trispinosus (Hailstone) (Crangonidae : Caridea, Decapoda), in the region of Banyuls-sur-Mer (North Western Mediterranean sea).</i>	J.Ph. LABAT 9
Development of behaviour in <i>Octopus joubini</i> Robson 1929	J.A. MATHER 17
Distribution pattern of organochlorine compounds in five tissues of <i>Bubulcus ibis</i> Nestings (Aves, Ardeidae) from the Ebro Delta, Northeast Spain	
	X. RUIZ, G.A. LLORENTE AND J. NADAL 21
Bryozoaires épibiontes sur le Brachiopode articulé <i>Gryphus vitreus</i> (Born, 1778) en mer Méditerranée Occidentale (Corse)	
<i>Epibiotic Bryozoa on Gryphus vitreus (Born, 1778), Brachiopoda Articulata, in West Mediterranean Sea (Corsica).</i>	J.L. D'HONDT 27
Preliminary observations on servage nutrient enrichment and Phytoplankton ecology in the Thermaikos Gulf, Thessaloniki, Greece	N. FRILIGOS and T. KOUSSOURIS 35
Inventaire des Algues marines benthiques dans les Pyrénées-Orientales (Méditerranée, France)	
<i>A checklist of benthic marine algae from Pyrénées-Orientales (Mediterranean, France)</i>	C.F. BOUDOURESQUE, M. PERRET-BOUDOURESQUE ET M. KNOEPFFLER-PEGUY 41
A new species of <i>Flabellina</i> (Gastropoda, Nudibranchia) from the Gibraltar Strait (Southern Spain)	J.C. GARCIA GOMEZ 61
Analyses d'ouvrages / Book reviews	65