

ETUDE DE LA DYNAMIQUE DE POPULATION DE *TALITRUS SALTATOR* (CRUSTACE, AMPHIPODE) ISSU DE LA PLAGE DE BIZERTE

Amel AYARI-AKKARI et K. NASRI-AMMAR

Unité de recherche « Bio-écologie et Systématique Evolutive », Faculté des Sciences de Tunis, Campus Universitaire de
Tunis El Manar I 2092, Tunis, Tunisie.

ayariamel@gmail.com

ملخص

دراسة دينميكية مجموعة من مزدوج الأرجل *Talitrus saltator* على مستوى شاطئ بنزرت: تمت دراسة دينميكية مجموعة من مزدوج الأرجل، (مونتاجو، 1808) *Talitrus saltator*، وذلك شهريا من جوان 2007 إلى ديسمبر 2008، على مستوى شاطئ بنزرت (37° 19' 17.1''N; E 09° 51' 57.3''). خلال هذه الفترة، تم تحديد 2073 فرد من نوع *Talitrus saltator*. يتم التزاوج بصفة موسمية و يمتد من مارس إلى نوفمبر مع فترة من الراحة خلال فصل الشتاء. نسبة الجنس العام تساوي 0.74 مما يشير إلى اختلال التوازن لصالح الإناث، إلا أن في عينات أشهر جويلية، أوت وأكتوبر 2007 وأشهر ماي، أوت وسبتمبر 2008، ينعكس هذا الخلل لصالح الذكور. كذلك أثناء هذه الدراسة، حددت ثلاثة أفواج خلال العينة الأولى و تم الكشف عن 12 فوجا جديدا في 17 شهرا التالية. كما قدر عمر هذا النوع ما بين 4 و 10 أشهر. الكلمات المفتاحية: *Talitrus saltator*، مزدوج الأرجل، دورة التزاوج، تونس.

RESUME

La dynamique de population de l'Amphipode supralittoral *Talitrus saltator* (Montagu, 1808) a été étudiée mensuellement de juin 2007 à décembre 2008, au niveau de la plage de Bizerte (37°19'17.1''N; 09°51'57.3''E). Durant cette période, 2073 spécimens de *Talitrus saltator* ont été identifiés. La reproduction est saisonnière, s'étendant de mars à novembre avec une période de repos sexuel pendant l'hiver. La sex-ratio globale est égale à 0,74 révélant ainsi un déséquilibre en faveur des femelles; cependant, au niveau des prélèvements des mois de juillet, août et octobre 2007 et des mois de mai, août et septembre 2008, ce déséquilibre s'inverse en faveur des mâles. En effet, la taille de la ponte augmente avec celle des femelles. Au cours de cette étude, trois cohortes ont été identifiées lors du premier prélèvement et douze nouvelles cohortes ont été détectées durant les 17 mois suivants. Ainsi, la durée de vie de cette espèce a été estimée entre 4 et 10 mois.

Mots clés : *Talitrus saltator*, Amphipode, cycle de reproduction, Tunisie.

ABSTRACT

Population dynamic of *Talitrus saltator* (Crustacea: Talitridae) from Bizerta beach : Population dynamics of the amphipod *Talitrus saltator* (Montagu, 1808) was studied monthly from June 2007 to December 2008 in Bizerta beach (37°19'17.1''N; 09°51'57.3''E). During this period, 2073 specimens of *Talitrus saltator* were identified. The reproductive season extended from March to November, with a sexual rest period during a winter. The global sex ratio was equal to 0.74, revealing that is biased in favour of females, however, during the months of July, August and October 2007 and the months of May, August and September 2008, it is biased in favour of males. During the study period, three cohorts were identified on the first sampling date and twelve new cohorts were detected later. Life span was estimated at 4 to 10 months.

Key words: *Talitrus saltator*, Amphipoda, reproductive cycle, Tunisia.

INTRODUCTION

Les Amphipodes talitridés constituent l'un des groupes d'Arthropodes prédominant dans la faune des plages sableuses (Lagardere, 1966; Weslawski et al., 2000) se caractérisant par les comportements les plus particuliers résultants des diverses adaptations à leurs environnements. Cette famille des Talitridés a fait l'objet de plusieurs recherches à l'échelle mondiale. Concernant le cycle reproducteur de ces Talitridés, la reproduction saisonnière est observée chez plusieurs populations d'Amphipodes comme chez l'espèce *Orchestia mediterranea* issue de l'estuaire de

Medway en Grande-Bretagne (Wildish, 1979) et celle issue des étangs du Languedoc dans le sud de la France (Louis, 1977). De même, Marsden (1991), Williams (1978) et Persson (1999) ont montré que ce type de reproduction est révélé chez d'autres espèces telles que *Talorchestia quoyana* (Nouvelle-Zélande), *Talitrus saltator* (côte atlantique) et *Orchestia gammarellus* (Mer Baltique).

A l'échelle de la Tunisie, parmi les travaux scientifiques qui ont contribué à l'étude de certaines espèces de cette famille, citons celui de Bouslema et al. (2009) relatif à l'étude de la distribution spatiale de certains talitridés tels que *Talitrus saltator*. En

outre, Charfi-Cheikhrouha et al., (2000) ont étudié l'activité de deux espèces sympatriques à savoir *Talitrus saltator* et *Talorchestia brito* au niveau de la plage de Zouaraa (Nord-Ouest de la Tunisie). Ces deux espèces ont une reproduction saisonnière qui s'étale d'avril jusqu'à novembre. *Talitrus saltator*, issu de la plage de Korba (côté Est de la Tunisie), a présenté une période de reproduction qui s'étale de mars jusqu'à novembre (Bouslema et al., 2007). Ces deux études montrent que la période d'arrêt de la reproduction coïncide avec la saison hivernale.

Au cours du présent travail, nous avons accordé un intérêt particulier à l'Amphipode, *Talitrus saltator*, qualifié d'espèce bio-indicatrice (Scapini et al., 2002). Au fait, nous nous sommes proposés d'étudier la dynamique de sa population issue de la plage de Bizerte Corniche durant 18 mois (juin 2007 - décembre 2008) dont le but de caractériser son cycle de vie et en déduire son activité reproductrice.

MATERIEL ET METHODES

La collecte des animaux a été effectuée mensuellement de juin 2007 à décembre 2008, dans la zone supra-littorale de la plage de Bizerte située au nord de la Tunisie (37 ° 19'17 .1 "N, 09 ° 51'57 .3" E) (Fig. 1). *Talitrus saltator* s'abrite, pendant le jour,

dans des terriers semi permanents dont la profondeur varie de 20 à 30cm afin d'éviter la dessiccation (Williams, 1995). Les individus ont été ramassés à main nue, le matin, et l'effort d'échantillonnage a varié entre 1 et 2 heures. Au laboratoire, les échantillons prélevés ont été observés sous loupe binoculaire et ils ont été identifiés, mesurés (longueurs céphalique et totale), comptés et sexés en ces différentes catégories: Indifférenciés (la taille est très réduite avec absence des caractéristiques de différenciation entre mâle et femelle), mâles (la deuxième paires des gnathopodes est plus développée chez le mâle que la femelle), femelles jeunes (sans lamelles), femelles matures (avec la présence de lamelles) et femelles reproductives (avec la présence des lamelles et des soies).

Les distributions des fréquences de taille ont été suivies successivement selon les dates d'échantillonnage et par classe de taille de 0,04 mm, en utilisant la méthode de « probability paper » (Harding, 1949) qui a été effectuée par Cassie (1954, 1963). Les distributions sont supposées suites aux nouveaux recrutements, généralement appelées cohortes. Nous avons eu recours au logiciel ANAMAOD (Nogueira, 1992) pour la détermination des cohortes et aux tests statistiques χ^2 et G ($p \leq 0,05$) pour la comparaison entre les résultats obtenus.

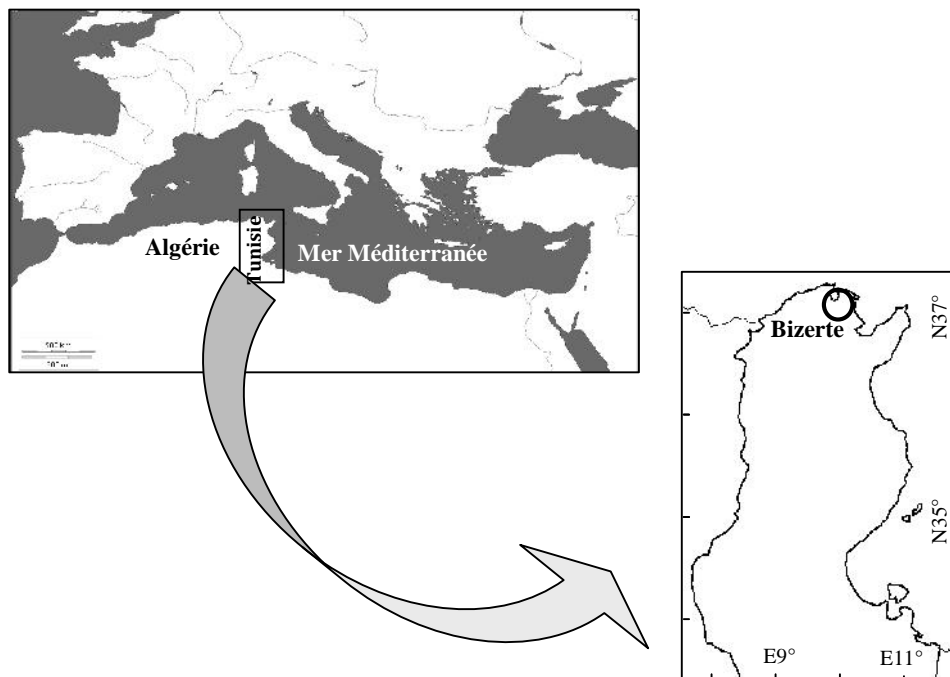


Figure1 : Site d'étude

RESULTATS

Durant la période d'échantillonnage mensuel (pendant 18 mois), un total de 2073 spécimens de *Talitrus saltator* ont été collectés dont 577♂ (27,8%), 924♀ (44,6%) et 572 juvéniles indifférenciés (27,6%) (Tableau I). Nous avons noté l'absence respectivement de femelles jeunes et d'indifférenciés durant les mois de juillet 2007 et avril 2008; contrairement aux mâles et femelles matures présents tout le long de la période d'échantillonnage. De même, nous avons constaté l'absence de femelles reproductrices durant les mois

de décembre 2007, janvier 2008, février 2008 et de nouveau en décembre 2008 (Tableau I).

Sex-ratio

La sex-ratio globale est égale à 0,74 révélant ainsi un déséquilibre en faveur des femelles qui sont présentes avec un effectif de 924 individus par rapport aux mâles présents avec 577 spécimens. Cependant, au niveau des échantillonnages des mois de juillet, août et octobre 2007 et des mois mai, août et septembre 2008, ce déséquilibre s'inverse en faveur des mâles; il est respectivement égal à 1,2; 1,5; 1,45; 1,96; 1,46 et 1,22 (Tableau I).

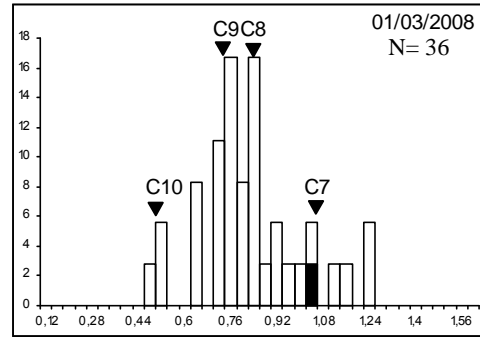
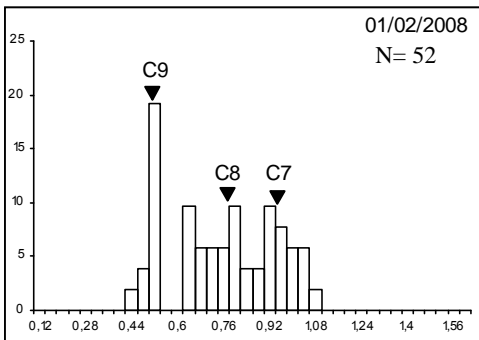
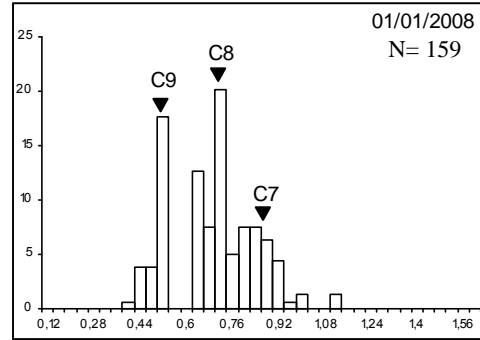
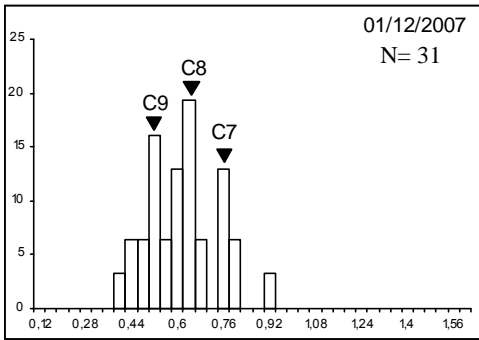
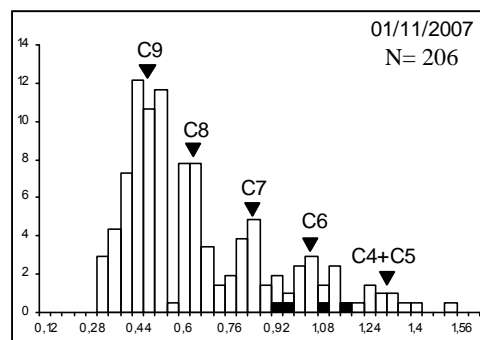
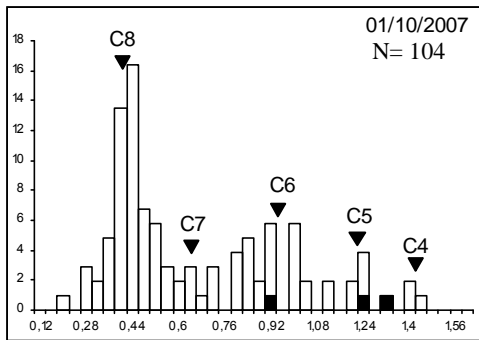
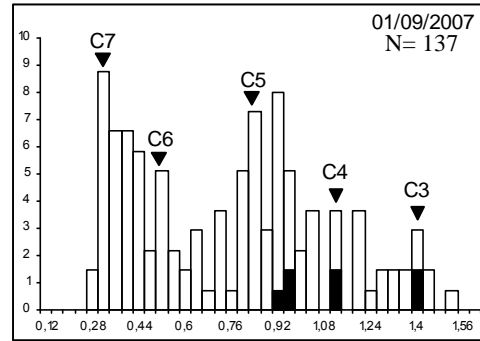
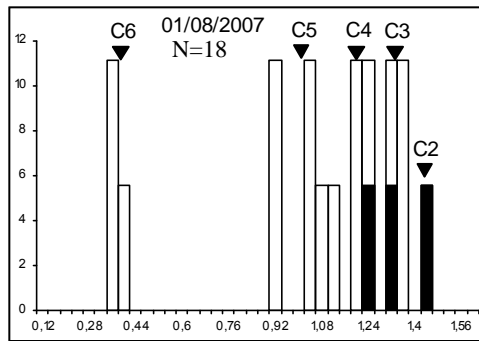
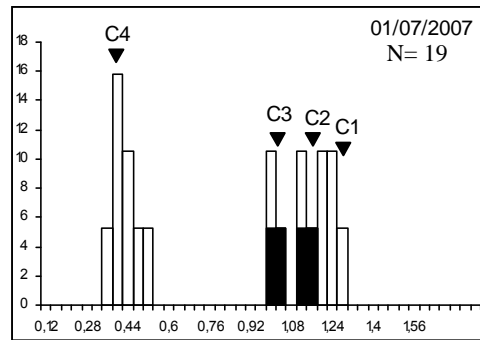
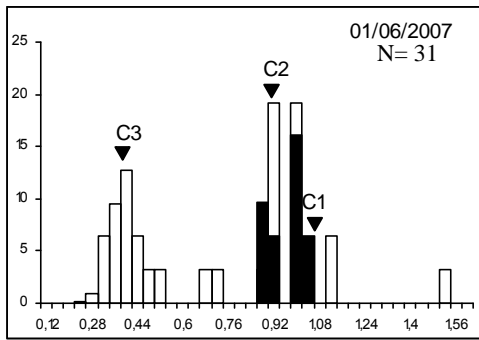
Tableau 1: Sex-ratio et structure de la population de *Talitrus saltator* durant la période d'étude au niveau de la plage de Bizerte Corniche. *Indif*= Indifférenciés; *M*= Mâles; *FJ*= Femelles jeunes; *FNR*= Femelles non reproductives et *FR*= Femelles reproductives.

	<i>Indif</i>	<i>M</i>	<i>FJ</i>	<i>FNR</i>	<i>FR</i>	Total femelles	Sex-ratio
<i>juin-07</i>	13	1	1	8	14	23	0,04
<i>juil-07</i>	0	6	0	1	4	5	1,20
<i>août-07</i>	3	9	1	2	3	6	1,50
<i>sept-07</i>	45	27	22	29	16	67	0,40
<i>oct-07</i>	54	29	9	9	2	20	1,45
<i>nov-07</i>	75	44	40	9	4	53	0,83
<i>déc-07</i>	15	5	11	2	0	13	0,38
<i>janv-08</i>	75	20	68	45	0	113	0,18
<i>févr-08</i>	24	9	12	18	0	30	0,30
<i>mars-08</i>	5	4	9	19	1	29	0,14
<i>avr-08</i>	0	21	0	28	3	36	0,58
<i>mai-08</i>	65	108	15	19	21	55	1,96
<i>juin-08</i>	45	38	33	37	19	85	0,45
<i>juil-08</i>	7	20	34	45	5	83	0,24
<i>août-08</i>	1	60	9	27	6	41	1,46
<i>sept-08</i>	96	72	10	35	13	59	1,22
<i>oct-08</i>	13	26	36	23	2	61	0,43
<i>nov-08</i>	23	55	65	48	1	114	0,48
<i>déc-08</i>	13	23	10	21	0	31	0,74
TOTAL	572	577	385	425	114	924	0,74

Espérance de vie et taux d'accroissement

Les distributions polymodales des fréquences de taille ont été estimées pour la reconnaissance des cohortes (Fig. 2). Dans le premier échantillonnage mensuel (juin 2007), 3 cohortes ont été reconnues et 12 nouvelles ont été identifiées durant les autres

prélèvements. Ces 12 nouvelles cohortes sont apparues respectivement le 01 juillet 2007 (cohorte 4), le 01 août 2007 (cohortes 5 et 6), le 01 septembre 2007 (cohorte 7), le 01 octobre 2007 (cohorte 8), le 01 novembre 2007 (cohorte 9), le 01 mars 2008 (cohorte 10), le 01 mai 2008 (cohorte 11), le 01 juin



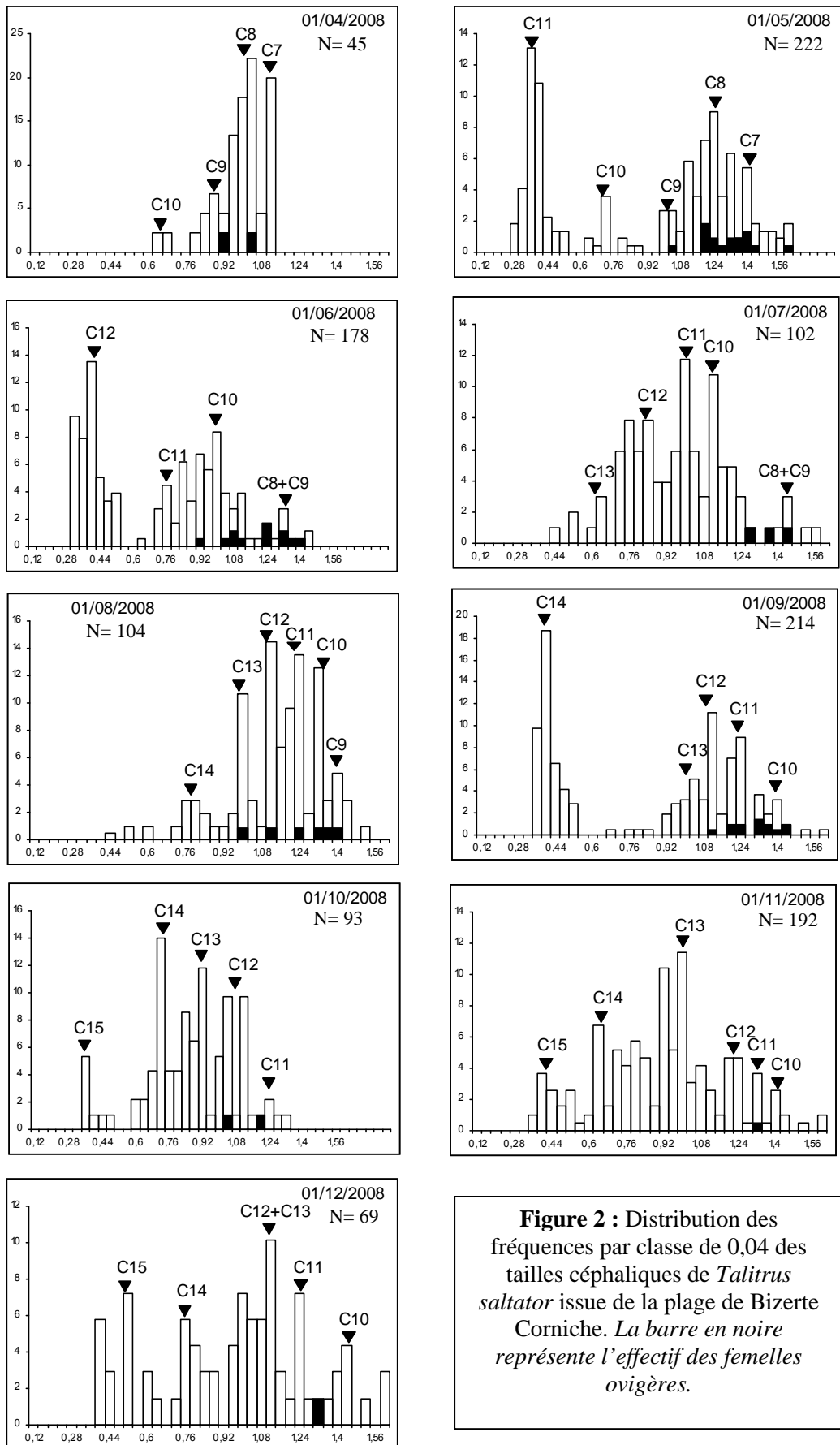


Figure 2 : Distribution des fréquences par classe de 0,04 des tailles céphaliques de *Talitrus saltator* issue de la plage de Bizerte Corniche. La barre en noire représente l'effectif des femelles ovigères.

2008 (cohorte 12), le 01 juillet 2008 (cohorte 13), le 01 août 2008 (cohorte 14) et le 01 octobre 2008 (cohorte 15) (Fig. 2).

De plus, au niveau de la figure 3, la taille des cohortes a été estimée. La longueur céphalique minimale est comprise entre 0,3517 et 0,6328mm, ce qui correspond à une longueur totale minimale comprise entre 2,25 et 5mm alors que le maximum de longueur céphalique varie de 1,0287 à 1,4969 et de 12,9 à 16,2 mm pour le maximum de la longueur totale.

La croissance, au cours de la durée de vie, se caractérise par un taux d'accroissement variable en fonction des saisons (Fig. 3). En effet, les vitesses des taux d'accroissement les plus faibles sont observées au cours de l'été alors que le maximum est obtenu en hiver. La durée de vie a été à 4-10 mois; par ailleurs, les cohortes nées à la fin de la période de

reproduction comme les cohortes 7, 8 et 9 tendraient à avoir des durées de vie plus longues.

En effet, les cohortes nées durant la période de reproduction fin hiver/début printemps (les mois de mars et avril), telle que la cohorte C₁₀, vont continuer à se reproduire au cours de la même saison, mais ne survivraient probablement pas l'hiver. Contrairement à celles qui sont nées fin été/début automne (les mois de septembre et octobre), comme les cohortes C₇ et C₈, survivant l'hiver, d'où elles vont survivre plus longtemps, et atteignent la maturité sexuelle au printemps suivant (Fig.3). Par conséquent, *Talitrus saltator* est qualifiée d'espèce semi-annuelle, avec des femelles possédant la capacité de se reproduire plusieurs fois. Ces femelles itéropares peuvent effectuer au moins deux portées par an.

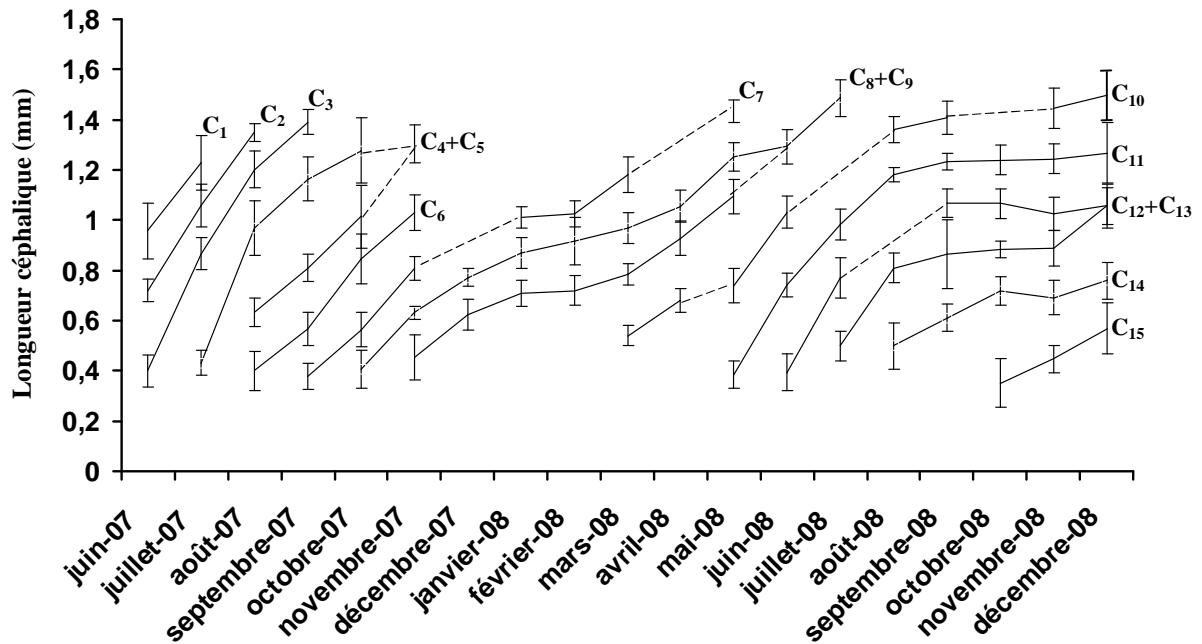


Figure 3. Croissance estimée et durée de vie de *Talitrus saltator* au niveau de la plage de Bizerte Corniche.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les résultats relatifs à la taille totale des individus ont révélé que les spécimens mâles et femelles de *Talitrus saltator* varient respectivement entre 4,7-16,2mm et 4,6-14,3mm. Concernant, la taille céphalique, celle-ci est comprise respectivement entre 0,6-1,7mm et 0,5-1,6mm. Par ailleurs, entre les populations d'une même espèce les différences

morphologiques existent et s'accroissent avec le gradient géographique de température ainsi que les caractéristiques écologiques du biotope. Ainsi, Scapini et al., (1999) ont révélé des différences morphologiques entre les populations méditerranéennes et celles atlantiques de *Talitrus saltator* sans pour autant les corrélées à un gradient géographique, mais plutôt aux caractéristiques écologiques locales propres aux deux milieux.

Durant la période d'étude, nous avons remarqué l'absence des femelles reproductrices pendant la saison hivernale, mettant en évidence le caractère saisonnier du cycle reproducteur de cette espèce. Celle-ci présente une activité reproductrice et de recrutement qui s'étend de mars à novembre avec une période de repos sexuel de trois mois allant de décembre à février. La reproduction saisonnière est observée chez plusieurs populations d'Amphipodes tels que *Deshayesorchestia deshayesii* issue de la même plage mais avec une période de repos plus longue qui s'étend de décembre à mars (Ayari-Akkari et al., 2014), chez *Talitrus saltator* issue de la plage de Korba en Tunisie avec une période de repos de décembre à mars (Bouslema, 2009). Cependant, d'autres populations d'Amphipodes sont caractérisées par une activité reproductrice continue comme chez les populations d'*Orchestia gammarellus*, *Orchestia montagui* et *Orchestia mediterranea* étudiées au niveau de la lagune de Bizerte (Djelassi, 2008), chez *Talorchestia capensis* (Van sensu, 1988), ainsi que chez *Platorchestia platensis* avec un ralentissement important en janvier et février en Guadeloupe (Ciavatti, 1989). Ces différents résultats suggèrent que la stratégie de reproduction adoptée que ce soit saisonnière ou continue, semble être corrélé avec le degré de variabilité de plusieurs paramètres tels que la température et la photopériode.

Un faible effectif des indifférenciés est enregistré pendant les mois de février et mars 2008. Leur absence a été notée durant le mois d'avril 2008 reflétant une diminution significative de l'activité reproductrice durant ces mois.

L'étude de la sex-ratio de *Talitrus saltator*, issu de la plage de Bizerte corniche, a montré qu'elle est biaisée en faveur des femelles à l'exception des mois de juillet, août et octobre (2007) et mai, août et septembre (2008) où le déséquilibre s'inverse en faveur des mâles. Au fait, la sex-ratio biaisée en faveur des femelles est très fréquente chez les Amphipodes comme c'est le cas de *Deshayesorchestia deshayesii* (Ayari-Akkari et al., 2014), d'*Orchestia gammarellus* (Dias & Sprung, 2004), de *Peudorchestoidea brasiliensis* (Cardoso & Veloso, 1996) et également chez *Talitrus saltator* de la plage de Zouaraa (Charfi et al., 2000). Quant à la sex-ratio biaisée en faveur des mâles, elle a été observée chez des populations de *Talitrus saltator* issues de la plage de Collerlungo (Italy) et de la plage de Lavos (Portugal) (Marques et al., 2003).

Les résultats des analyses modales ont révélé durant la période d'étude (18 mois) l'apparition de 12 nouvelles cohortes. D'autres travaux chez différentes populations de cette même espèce, issues de Korba (Tunisie) (Bouslema, 2007), de Zouaraa (Tunisie) (Bouslema, 2009), de Collerlungo (Italie) (Marques et al., 2003) et de Lavos (Portugal) (Marques et al., 2003) ont montré que, durant une période

d'échantillonnage de 12 mois, le nombre des nouvelles cohortes identifiées a été respectivement égal à 9 cohortes, 6 cohortes, 8 cohortes et 5 cohortes. La longévité chez *Talitrus saltator* estimée est de 4 à 10 mois. Chez d'autres espèces de talitridés, cette longévité varie de 5 à 7 mois chez *Deshayesorchestia deshayesii* issu de la même plage (Ayari-Akkari, 2012), de 5 à 8 et 6 à 11 mois chez *Talorchestia brito* respectivement à Zouaraa (Tunisie) (Bouslema, 2009) et à Lavos (Portugal) (Marques et al., 2003), et de 6 à 8 et 6 à 9 mois respectivement au niveau de deux plages tunisiennes Zouaraa et Korba chez *Talitrus saltator* (Bouslema, 2009). Selon Marques et al., (2003), la variabilité de la longévité est en étroite corrélation avec le gradient géographique; Ainsi, elle diminue des populations nordiques de l'Europe vers les populations méditerranéennes.

Par ailleurs, *Talitrus saltator* étudiée au niveau de la plage de Bizerte corniche, présente une reproduction semi-annuelle et avec des femelles itéropares puisqu'elles se reproduisent au moins deux fois par an. Chez d'autres espèces d'Amphipodes telle que *Orchestia gammarellus* vivant dans les marais salants au Portugal, les femelles peuvent effectuer au moins 3 portées par an (Dias & Sprung, 2004).

BIBLIOGRAPHIE

- Ayari-Akkari A., Jelassi R., Khemaissia H. & Nasri-Ammar K., 2014. Life history of the sandy beach amphipod *Deshayesorchestia deshayesii* (Crustacea: Talitridea) from Bizerta beach (North of Tunisia). *Invertebrate Reproduction and Development Journal*. (http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/07924259.2014.920422#.U5n_pnJ5N1Y)
- Bouslema M.F., Neto J.M., Charfi-Cheikhrouha F. and Marques J.C. (2007) Biology, population dynamics and secondary production of *Talitrus saltator* (Amphipoda, Talitridae) at Korba beach (east coast of Tunisia). *Crustaceana*. 80: 1103-1119.
- Bouslema M.F. (2009) Etude comparative de la dynamique et de la génétique de populations de quelques espèces de Talitridés en Tunisie (Crustacea, Amphipoda). *Thèse d'Université, Faculté des Sciences de Tunis*. 207 p.
- Bouslema M.F., El Gtari M. and Charfi-Cheikhrouha F. (2009) Impact of environmental factors on zonation, abundance, and other biological parameters of two Tunisian populations of *Talitrus saltator* (Amphipoda, Talitridae). *Crustaceana*. 82: 141-157.
- Cassie R.M. (1954) Some uses of probability paper in the analysis of size-frequency distributions. *Australian Journal of Marine Freshwater Research*. 3: 513-522.

- Cassie R.M. (1963) Tests of significance for probability paper analysis. *New Zealand Marine Sciences Society Review*. 6: 474-482.
- Cardoso R.S. and Veloso V.G. (1996) Population biology and secondary production of the sandhopper *Pseudorchestoidea brasiliensis* (Amphipoda: Talitridae) at Prainha Beach, Brazil. *Marine Ecology Progress Series*. 142: 111-119.
- Charfi-Cheikhrouha F., El Gtari M., and Bouslema M.F. (2000) Distribution and reproduction of two sandhoppers, *Talitrus saltator* and *Talorchestia brito* from Zouaraa (Tunisia). *Polskie Archiwum Hydrobiologii*. 43 (3-4): 621-629.
- Ciavatti G. (1989) Les Talitridés de la plage de la Guadeloupe (Antilles françaises). *Faunistique et étude d'une population de Plathorchestia platensis* (KROYER).
- Dias N. and Sprung M. (2004) Population dynamics and production of the amphipod *Orchestia gammarellus* (Talitridae) in a Ria Formosa saltmarsh (southern Portugal). *Crustaceana*. 76 (9): 1123-1141.
- Djelassi R. (2008) Étude éco-éthologique du peuplement d'Amphipodes au niveau de la lagune de Bizerte. Mastère en Ecologie et Biologie des populations, *Faculté des Sciences de Tunis*. 138 p.
- Harding J.P. (1949) The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. *Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom*. 28: 141-153.
- Lagardere J.P. (1966) Recherches sur la biologie et l'écologie de la macrofaune des substrats meubles de la cote basque. *Bulletin du Centre d'Etudes et de Recherches Scientifiques Biarritz*. 6: 143-209.
- Louis M. (1977) Etude des populations de Talitridae des étangs littoraux méditerranéens I. variations des effectifs au sein des différentes phases et interprétation. *Bulletin d'Ecologie*. 8: 63-74.
- Marques J.C., Gonçalves S.C., Pardal M.A, Chelazzi L., Colombini I., Fallac M., Bouslema M.F., El Gtari M., Charfi-Cheikhrouha F. and Scapini F. (2003) Comparison of *T. Saltator* (Amphipoda, Talitridae) biology, dynamics and secondary production in Atlantic (Portugal) and Mediterranean (Italy and Tunisia) populations. *Estuarine, Coastal and Shelf Sciences*. 58 S: 127-148.
- Marsden I. D. (1991) Kelp-sandhopper interactions on a sand beach in New Zealand. II. Population dynamics of *Talorchestia quoyana* (Milne-Edwards). *Journal of experimental marine Biology and Ecology*. 152: 75-90.
- Nogueira A. (1992) ANAMOD – Extração dos componentes modais de distribuições de frequências de variáveis biométricas. Trabalho de Síntese, (Provas de Aptidão Pedagógica e de Capacidade Científica, Universidade de Coimbra), pp. 1-67.
- Persson L.E. (1999) Growth and reproduction in two brackish water populations of *Orchestia gammarellus* (Amphipoda: Talitridae) in the Baltic Sea. *Journal of Crustacean Biology*. 19: 53-59.
- Scapini F., Campacci F. and Audoglio M. (1999) Variation among natural populations of *Talitrus saltator* (Amphipoda): Morphometric analysis. *Crustaceana*. 72 (7): 659-672.
- Scapini F, Aloia A, Bouslama MF, Chelazzi L, Colombini I, El Gtari M, Fallaci M. and Marchetti GM. (2002) Multiple regression analysis of the source of variation in orientation of two sympatric sandhoppers, *Talitrus saltator* and *Talorchestia brito*, from an exposed Mediterranean beach. *Behavioural Ecology Sociobiology*. 51: 403-414.
- Van Senus P. (1988) Reproduction of the sandhopper *Talorchestia capensis* (Dana) (Amphipoda, Talitridae). *Crustaceana*. 55: 93-103.
- Weslawski J.M., Urban-Malinga B., Kotwicki L., Opalinski K., Szymelfenig M. and Dutkowski M. (2000) Sandy coastlines — are there conflicts between recreation and natural values?. *Oceanological Studies*. 24 (2): 5-18.
- Wildish D.J. (1979) Reproductive consequences of the terrestrial habit in *Orchestia* (Crustacea, Amphipoda). *International journal of Invertebrate Reproduction*. I (I): 9-20.
- Williams J.A. (1978) The annual pattern of reproduction of *Talitrus saltator* (Crustacea: Amphipoda: Talitridae). *Journal of Zoology, London*. 184: 231-244.
- Williams J.A. (1995) Burrow-zone distribution of the supralittoral Amphipod *Talitrus saltator* on Derbyhaven beach, Isle of Man – a possible mechanism for regulating desiccation stress? *Journal of Crustacean Biology*. 15: 466-475.