

ISSN 0240-8759

# Vie et Milieu

*Life and Environment*

Vol. 42 n° 3/4 – Sept.-Déc. 1992

Périodique d'écologie - Publication trimestrielle

# VIE ET MILIEU

## *Life and Environment*

PÉRIODIQUE D'ÉCOLOGIE GÉNÉRALE  
JOURNAL OF GENERAL ECOLOGY

LABORATOIRE ARAGO — UNIVERSITÉ P. et M. CURIE

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

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

Un numéro à thème paraît chaque année.

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

Les manuscrits sont reçus par le Professeur A. GUILLE, Directeur de la Publication, ou par M<sup>me</sup> 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.

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

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

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

The journal is quarterly. Each volume (four fascicles) of ca 400 pages presents original articles, reviews and short papers, in french or english.

Manuscripts are received by Professor Dr. A. GUILLE, Editor in Chief, or by Dr. N. COINEAU, Associate Editor (Laboratoire Arago, F. 66650 Banyuls-sur-Mer). Papers are only accepted after review by two anonymous referees.

### Membres du Comité scientifique international — *International advisory board*

A. ANGELIER (Toulouse), M. BACESCU (Bucarest), B. BATTAGLIA (Padoue), M. BLANC (Paris), F. BLANC (Marseille), A. BIANCHI (Marseille), J. BLONDEL (Montpellier), C.F. BOUDOURESQUE (Marseille), P. BOUGIS (Paris), P. CHARDY (Brest), C. COMBES (Perpignan), P. DRACH (Paris), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan), J. FOREST (Paris), L. FOULQUIER (Cada-rach), R.N. GIBSON (Oban-Argyll), C. HEIP (Gent), R. HESSLER (La Jolla), A. IVANOFF (Paris), G. JACQUES (Banyuls-sur-Mer), W. KÜHNELT (Vienne), R. LABAT (Toulouse), M. LAMOTTE (Paris), L. LAUBIER (Paris), P. LUBET (Caen), R. MARGALEF (Barcelone), R.C. NEWELL (Plymouth), M. PAVANS de CECATTY (Lyon), J.M. PERÈS (Marseille), J. POCHON (Paris), S. POULET (Roscoff), P. REY (Toulouse), H. SAINT GIRONS (Paris).

---

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

---

### ABONNEMENTS/SUBSCRIPTIONS 1992

Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i> .....	FRANCE 630 F	AUTRES PAYS 840 F
---	-----------------	----------------------

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

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

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

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

VIE ET MILIEU — Laboratoire Arago — F. 66650 BANYULS-SUR-MER

## ACTIVITÉ ET DISTRIBUTION SPATIALE DE L'ENTOMOFAUNE MOBILE ASSOCIÉE À UN ARBRE DES FORÊTS HUMIDES D'AUSTRALIE

*Foraging activity and spatial distribution of mobile arthropods associated  
with an Australian rainforest tree*

Yves BASSET

*Division of Australian Environmental Studies, Griffith University, Nathan Qld 4111, Australia  
Adresse actuelle : Bishop Museum, Dept. of Zoology, P.O. Box 19000 A, Honolulu, HI 96817-0916, USA*

ARGYRODENDRON  
ACTIVITÉ  
ARTHROPODES ARBORICOLES  
ENSOLEILLEMENT  
FORÊTS HUMIDES

**RÉSUMÉ** – L'activité et la distribution spatiale de l'entomofaune mobile associée à l'arbre *Argyrodendron actinophyllum* Edlin ont été étudiées en piégeant de façon continue durant deux années avec des pièges d'interception dans une forêt subtropicale chaude d'Australie. L'entomofaune capturée dans les couronnes de cet arbre était très différente de celle qui circulait dans la strate herbacée de la forêt. Les captures dans les pièges semblaient être influencées localement par l'abondance et la complexité de la litière et de la végétation sous-jacentes, par l'ensoleillement et l'ouverture de la couronne et, dans une moindre mesure, par la complexité du feuillage et des éléments ligneux adjacents aux pièges. Bien que l'entomofaune ne soit pas qualitativement très différente entre les cinq arbres étudiés, l'activité des différents taxa et groupes trophiques y différait significativement dans la plupart des cas. Ces résultats suggèrent que la situation d'un arbre dans une forêt tropicale humide peut être très importante pour l'activité de la faune associée, d'autant plus que certains facteurs microclimatiques influents, comme l'ensoleillement, sont susceptibles de varier sur quelques mètres.

ARGYRODENDRON  
FORAGING ACTIVITY  
ARBOREAL ARTHROPODS  
ILLUMINATION  
RAIN FORESTS

**ABSTRACT** – The foraging activity and spatial distribution of mobile arthropods associated with the rainforest tree *Argyrodendron actinophyllum* Edlin were investigated in a warm subtropical rain forest in Australia. Arthropods were sampled continuously during a two year period by interception traps. The arthropod fauna foraging within the crowns of this tree was very different from that foraging within the field layer. Trap catches seemed to be influenced locally by the abundance and complexity of the forest litter and of the subjacent vegetation, by the illumination and openness of the tree crown and, to a lesser extent, by the complexity of the foliage and of woody elements next to the traps. Although the arthropod fauna was not qualitatively very different between the five study trees, the activity of the different taxa and arboreal guilds differed significantly. These data suggest that the precise location of the tree within the rain forest may be important for the foraging activity of the associated fauna, particularly because some influential microclimatic factors, such as illumination, may vary within a few meters.

Durant ces dernières années, plusieurs auteurs ont décrit la composition et l'organisation des communautés d'Arthropodes arboricoles qui peuplent les forêts tropicales humides (Erwin et Scott 1980; Erwin 1983; Adis *et al.* 1984; Stork 1987; Morse *et al.* 1988; Basset 1991 a, 1992 b; Basset et Kitching 1991). Cependant il existe peu d'information sur l'activité et la répartition spatiale des Insectes et leur dispersion dans ces écosystèmes, et ceci particulièrement au niveau de la strate arbustive et de la canopée (Sutton *et al.*

1983; Shelly 1988; Sutton 1989; Basset 1991 c, 1992 a).

L'étude de la distribution temporelle à l'aide de pièges d'interception des Arthropodes arboricoles associés avec un arbre des forêts humides d'Australie, *Argyrodendron actinophyllum* (Basset 1991 b, 1991 d) a permis d'analyser l'activité et la répartition spatiale de l'entomofaune mobile qui fréquente régulièrement les couronnes de cet arbre. Cet article décrit et interprète les différences observées entre les peuplements entomologiques de

cinq arbres, qui ont été échantillonnés en continu durant deux années consécutives. Ce programme de piégeage a en particulier permis de préciser (a) les particularités de l'entomofaune de la strate arbustive par rapport à celle de la strate herbacée; (b) l'influence de la méthode de piégeage sur les différences quantitatives observées entre les différentes stations (arbres) et (c) les différences de composition de l'entomofaune à ces stations.

## MÉTHODES

L'essentiel des récoltes a été réalisé dans une forêt « subtropicale chaude » (« complex notophyll vine forest », Webb *et al.* 1984) située au Mount Glorious (27° 19' 20" S, 152° 44' 55" E, altitude 700 m), à 30 km au NW de Brisbane, en Australie. Les détails floristiques du site d'étude sont décrits dans Young (1985). *Argyrodendron actinophyllum* (Bailey) Edlin (Sterculiaceae) est une espèce courante des forêts humides Australiennes, qui peut atteindre 50 m de hauteur (Boland *et al.* 1984). Au Mt Glorious la phénologie de cet arbre est synchrone entre individus et la production foliaire est restreinte durant l'été (octobre – février; Basset 1991 d).

La méthode des jumars (Perry 1978) a permis l'accès régulier à la couronne de 15 arbres pendant près de 4 années. L'entomofaune mobile a été principalement échantillonnée à l'aide de pièges d'interception composés chacun de deux sous-unités « piège Malaise » (PM) et « vitre d'interception » (VI) (Basset 1988). Cinq de ces pièges ont été installés au milieu de la couronne de 5 arbres différents, à 25 m de hauteur. Les caractéristiques essentielles de ces arbres sont résumées au tableau I. Les Arthropodes étaient récoltés chaque semaine et la période de piégeage a été continue, jour et nuit, de février 1986 à février 1988. Un piège de contrôle, identique à ceux opérants dans la strate arbustive, a fonctionné dans la strate herbacée, en zone ombragée, de janvier à février 1988. Les avantages et limitations de ces pièges, ainsi que les relations entre l'activité et l'abondance des captures, sont discutés ailleurs (Basset 1988, 1991 b, 1991 d).

La compacité du feuillage à proximité immédiate des pièges a été estimée à deux occasions, après la première et deuxième année d'échantillonnage, en mars 1987 et février 1988, grâce à la méthode des points quadrats de Warren Wilson (1963). Les contacts ont été dénombrés entre un bâton (6 mm de diamètre et 1,80 m de longueur) et le feuillage ou les éléments ligneux, en orientant le bâton depuis le piège dans toutes les directions (100 échantillons) et en l'inclinant à près de 30°, comme préconisé par Warren Wilson (1963).

L'analyse des données présentées dans cet article s'est faite principalement au niveau taxonomique de la famille et au niveau du groupe trophique (guilde) (voir Basset 1991 a pour plus de détails), afin de dégager les différences essentielles entre les cinq stations étudiées. Une variante de l'analyse factorielle des correspondances, qui réduit l'effet Guttman (ANAFAC; « detrended correspondence analysis »: Digby et Kempton 1987), a été calculée en considérant le nombre total d'individus des 55 familles d'Arthropodes les plus courantes (au moins 100 individus récoltés) capturés dans les 5 pièges. Les différences d'abondance relative de ces familles entre les 5 arbres ont été mises en évidence par l'analyse de variance et des tests de Tukey. Dans ce cas, un pourcentage hebdomadaire de capture a été calculé pour chaque groupe dans chacun des pièges (le nombre total de spécimens récoltés par un certain piège durant une semaine = 100 %). Les observations pour les années 1986 et 1987 ont été réunies.

## RÉSULTATS

### *Différences de composition de l'entomofaune au niveau des strates herbacée et arbustive*

Dans la strate herbacée le piège de contrôle intercepta plus de Nématocères, mais moins de Coléoptères et Homoptères que ses équivalents placés dans la strate arbustive (fig. 1). En particulier la proportion de Coléoptères interceptés par les sous-unités piège Malaise étaient bien plus élevée dans les couronnes des arbres qu'au sol (arbres : 11,8 % des individus; sol : 4,9 %). La plupart des familles bien représentées dans la strate arbustive l'étaient moins au sol, mis à part les Cecidomyiidae (9 % du total des individus récoltés dans la strate arbustive; 26 % au sol), Sciaridae, Psychodidae et, dans une moindre mesure, les Corylophidae, Staphylinidae, Braconidae, Ichneumonidae et Scelionidae.

Une comparaison des proportions des différentes guildes arboricoles entre les deux strates révèle sans surprise que les guildes intimement liées à l'habitat arboricole, et plus particulièrement les phytophages, étaient mieux représentées dans les arbres (fig. 1; analyse des tableaux de contingence pour la distribution des 9 guildes les plus importantes,  $\chi^2 = 193,9$ ,  $p < 0,001$ ). Les prédateurs et parasitoïdes étaient également représentés dans les deux strates alors que les « touristes » (ceux-ci étant représentés pour la plupart par des Nématocères sciaphiles, voir Basset 1991 b) dominaient les récoltes au sol. Au total durant la période de piégeage considérée et pour la résolution du tri du matériel adoptée (Basset 1991 a), 333 espèces

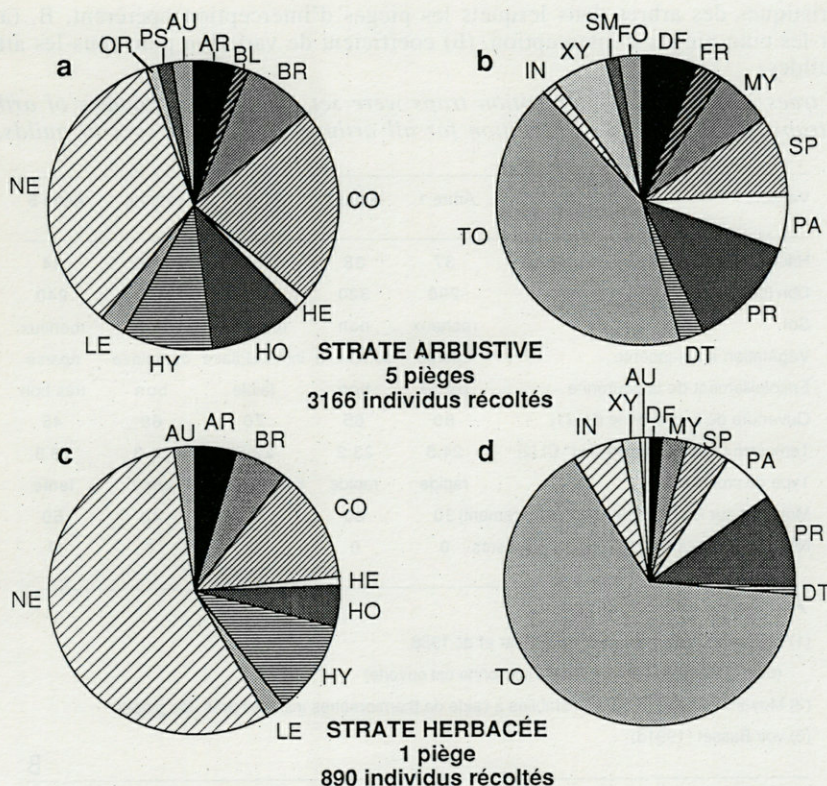


Fig. 1. — Pourcentages des individus récoltés dans la strate arbustive, répartis par ordres (a) et par guildes (b), et pourcentages correspondant aux captures dans la strate herbacée (c, d). Légende : AR = Araneae, BL = Blattodea, BR = Brachycera, CO = Coleoptera, HE = Heteroptera, HO = Homoptera, HY = Hymenoptera, LE = Lepidoptera, NE = Nematocera, OR = Orthoptera, PS = Psocoptera, AU = Autres. DF = défoliateurs, FR = frondicoles, MY = mycétophages, SP = suceurs de sève (phloème), PA = parasitoïdes, PR = prédateurs, DT = détritivores, TO = « touristes », IN = incertains, XY = xylophages, SM = suceurs de sève (mésophylle), FO = Fourmis.

Percentage distribution of individuals collected in the canopy, distributed by orders (a) and by guild (b), and corresponding percentages in the field layer (c, d). Legend : AR = Araneae, BL = Blattodea, BR = Brachycera, CO = Coleoptera, HE = Heteroptera, HO = Homoptera, HY = Hymenoptera, LE = Lepidoptera, NE = Nematocera, OR = Orthoptera, PS = Psocoptera, AU = Others, DF = chewers, FR = epiphyte grazers, MY = fungal-feeders, SP = phloem-feeders, PA = parasitoids, PR = predators, DT = scavengers, TO = « tourists », IN = uncertain, XY = wood-eaters, SM = mesophyll-feeders, FO = ants.

furent reconnues dans les collections des 5 pièges placés dans les arbres et 89 espèces dans les collections du piège de contrôle. Seulement 26 espèces étaient communes aux deux strates, la plupart de celles-ci étant des prédateurs ou des mycétophages.

#### *Influence de la situation des pièges sur la magnitude des captures*

Le nombre absolu d'Arthropodes récoltés par les 5 pièges était extrêmement variable. Par exemple, le second piège a été à peu près trois fois plus efficace que le cinquième (tabl. I B). Le coefficient de variation pour les sous-unités « piège Malaise » était bien plus élevé que celui des « vitres d'interception » (tabl. I B). La haute variabilité des xylophages était due à la présence de

branches nécrosées près de certains pièges qui attirait ces Insectes en masse.

La compacité du feuillage et l'abondance des éléments ligneux, déterminées par la méthode des points quadrats, étaient relativement constantes durant les deux années d'étude, mais différentes entre les 5 stations (analyse de variance à 2 facteurs, tabl. II). Néanmoins, aucune corrélation significative n'a pu être établie entre ces mesures et les captures dans les pièges d'interception (tabl. II).

L'analyse factorielle a retenu 4 axes principaux qui expriment, respectivement, 54,3; 25,5; 12,9 et 7,3 % de la variance dans l'abondance des taxa observés aux 5 stations. Ces axes ont été interprétés comme suit. Le premier axe représente probablement une mesure de l'abondance et de la diversité de la litière et de la végétation sous-jacentes aux pièges et sépare les taxa particulièrement associés aux basses strates de la végétation

Tabl. I. – A, Caractéristiques des arbres dans lesquels les pièges d'interception opérèrent. B, (a) nombre total d'arthropodes récoltés par les cinq pièges d'interception. (b) coefficient de variation pour tous les arthropodes confondus et pour différentes guildes.

A, Characteristics of trees in which the interception traps were set. B, (a) total number of arthropods collected in the five interception traps. (b) coefficient of variation for all arthropods and for several guilds.

Variable	Arbre 1	Arbre 2	Arbre 3	Arbre 4	Arbre 5
Hauteur (m)	37	38	34	36	34
Dbh (cm)	290	320	200	310	240
Sol	rocheux	non	rocheux	non	rocheux
Végétation sous-jacente	éparse	complexe	intermédiaire	complexe	éparse
Ensoleillement de la couronne	partiel	bon	faible	bon	très bon
Ouverture de la couronne (%) (1)	80	65	70	60	45
Température de l'air maximale (° C) (2)	24.3	23.2	22.6	24.3	28.8
Type de croissance (3)	rapide	rapide	intermédiaire	lente	lente
Mousses sur les branches (% recouvrement)	30	80	80	40	50
Nombre d'arbres conspécifiques adjacents	0	0	0	1	0

### A

(1) Méthode photographique de Walker et al. 1988

(plus la valeur est basse, plus la couronne est ouverte)

(2) Moyennes hebdomadaires établies à l'aide de thermomètres installés près des pièges

(3) voir Basset (1991d)

### B

(a) Sous-unités	Nombre total					moyenne ± e.s.
	Piège 1	Piège 2	Piège 3	Piège 4	Piège 5	
Vitre d'interception	4526	4102	4302	3683	2449	3812 ± 368
Piège Malaise	2912	10900	5560	4216	3339	5391 ± 1449
Piège d'interception	7458	15002	9862	7899	5788	9203 ± 1588

(b) Sous-unités	Coeff. de variation (%)						
	Tous	Déf	Suc	Par	Pré	Tou	Xyl
Vitre d'interception	21.6	51.1	46.2	53.8	19.7	21.1	91.9
Piège Malaise	60.1	76.2	56.2	77.8	64.2	68.6	70.7

Guildes : Déf = défoliateurs, Suc = suceurs de sève; Par = parasitoïdes; Pré = prédateurs;

Tou = touristes; Xyl = xylophages.

et bien capturés par les sous-unités piège Malaise (fig. 2, à droite : Empididae, Yponomeutidae, etc) de ceux moins sensibles à ce facteur, capturés principalement par les vitres d'interception (fig. 2, à gauche : Scolytidae, nymphes de Cicadellidae, etc). Le second axe est probablement à mettre en relation avec l'ensoleillement et l'ouverture de la couronne des arbres étudiés. Il groupe les taxa photophiles (Muscidae, Dolichopodidae, etc) en haut de la fig. 2 et ceux sciaphiles (Laemophlœidae, Ceratopogonidae, Empididae, etc) en bas de la fig. 2. Le troisième axe a été interprété comme une mesure de la complexité de l'environnement

immédiat des pièges (p. ex. le rapport de la moyenne des contacts feuillage à celle des contacts ligneux) et sépare les taxa folicoles (Psylloidea, Arctiidae, Miridae, etc) de ceux subcorticoles (Scolytidae, Gryllidae, Tenebrionidae, etc). L'interprétation du quatrième axe reste obscure.

### Différence de composition de l'entomofaune entre les cinq stations

Bien que l'entomofaune mobile n'était qualitativement pas très différente entre les 5 stations,

Tabl. II. – a, Moyennes des contacts (erreur standard) avec le feuillage et les éléments ligneux déterminées par la méthode des points quadrats pour chaque piège (résultats confondus pour 1987 et 1988; les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes, tests de Tukey,  $p < 0.05$ ). b, Coefficients de corrélation établis entre les moyennes des contacts et les captures dans les pièges (données  $\log(x + 1)$  transformées).

a, Means of contact (standard error) with foliage and with woody elements as determined with the point quadrat method for each trap (data pooled for 1987 and 1988; means followed by different letters are significantly different, Tukey tests,  $P < 0.05$ ). b, Coefficients of correlation computed between means of contact and trap catches (data  $\log(x + 1)$  transformed).

(a) Variable	Arbre 1	Arbre 2	Arbre 3	Arbre 4	Arbre 5
Contacts feuillage (n=100)	0.82 a (0.109)	0.68 a (0.124)	0.65 a (0.083)	1.15 b (0.104)	0.71 a (0.123)
Contacts él. ligneux (n=100)	0.13 a (0.034)	0.30 b (0.046)	0.13 a (0.034)	0.13 a (0.034)	0.35 b (0.050)

Analyse de variance à deux critères de classification:

Variable feuillage :  $F_{5,494} = 3.45$ ,  $p < 0.01$ ; entre 1987 et 1988 :  $F_{1,494} = 3.11$ , n.s.;

entre arbres :  $F_{4,494} = 3.53$ ,  $p < 0.01$ .

Variable él. ligneux :  $F_{5,494} = 5.85$ ,  $p < 0.001$ ; entre 1987 et 1988 :  $F_{1,494} = 0.20$ , n.s.;

entre arbres :  $F_{4,494} = 7.27$ ,  $p < 0.001$ .

(b) Variable	Captures VI	Captures PM	Captures VI + PM
Feuillage	0.023 n.s.	-0.353 n.s.	-0.301 n.s.
Éléments ligneux	-0.705 n.s.	0.280 n.s.	0.024 n.s.

l'activité relative (pourcentages hebdomadaires de captures) de la plupart des familles et des guildes y différait nettement (Appendice 1). La distribution des familles et des guildes était non-uniforme entre les 5 arbres (familles :  $\chi^2 = 7492,2$ ,  $p < 0.001$ ; guildes :  $\chi^2 = 4599,6$ ,  $p < 0.001$ ). Les différences essentielles entre les 5 arbres s'établissent comme suit :

### Arbre 1

Les groupes suivants y étaient plus abondants : prédateurs, parasitoïdes, Araneae, Cicadellidae juvéniles, Psylloidea, Staphylinidae, Miridae, Drosophilidae, Gnaphosidae, Lathridiidae, Corylophidae et Arctiidae. Une couronne compacte, peu ouverte favorisait l'activité de taxa sciaphiles. Une croissance rapide de l'arbre de même qu'une floraison importante a privilégié les populations de Psylles (Basset 1991 d), ainsi que leurs prédateurs et parasitoïdes. Peu de Nématocères, appartenant à la guildes des « touristes », ont été capturés à cette station, probablement du fait de la végétation sous-jacente réduite et du sol très rocheux où l'arbre croissait (voir discussion).

### Arbre 2

Le piège situé à cette station a récolté un nombre important de « touristes », Yponomeutidae, Empididae, Sciaridae, Cecidomyiidae, Psychodidae et Scelionidae. Au contraire de la première station, la végétation sous-jacente y était très développée et diversifiée. Bien que l'ensoleillement de la couronne soit élevé, la faune phytophage de cette station était assez similaire à celle de la première station, en raison d'une croissance vigoureuse de l'arbre.

### Arbre 3

Dans cette station ombragée de nombreux xylophages, Scolytidae, Laemophloeidae, Ceratopogonidae, Curculionidae, Salpingidae, Cerambycidae, Cleridae, Bethyidae, Braconidae et Fulgoroidea juvéniles ont été récoltés. Plusieurs branches proches du piège se nécrosèrent durant les deux années d'étude et attirèrent de nombreux xylophages. Le tronc de cet arbre était souvent beaucoup plus mouillé durant les périodes de pluie que ceux des autres arbres et probablement plus enclin à favoriser la croissance de Champignons et la

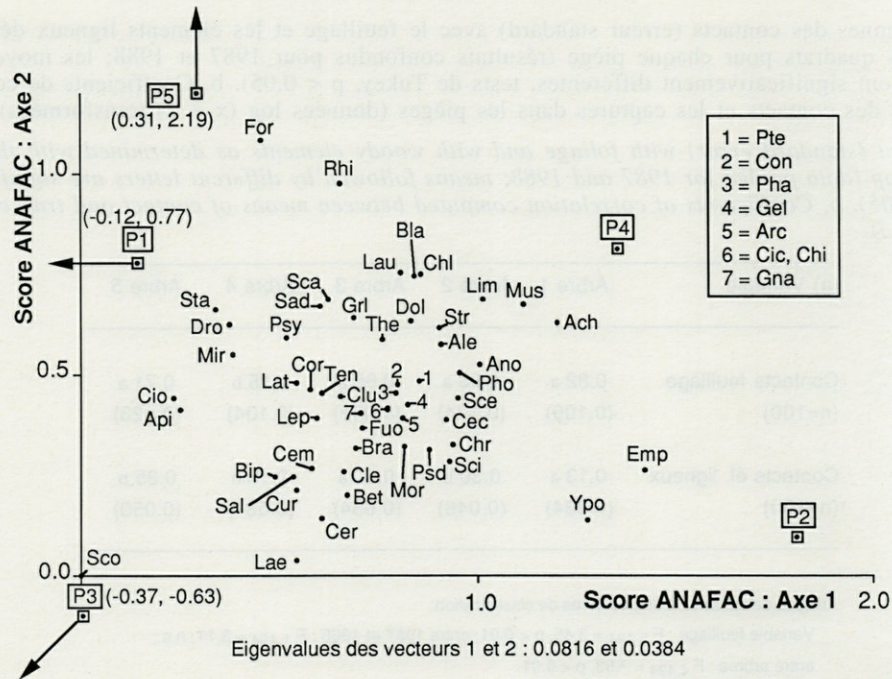


Fig. 2. – Analyse factorielle des correspondances des 55 familles d'arthropodes les plus courants (codes comme à l'Appendice 1) capturés dans les cinq pièges d'interception (P1 – P5). Représentation graphique du plan formé par les deux premiers axes de l'ordination.

*Detrended correspondence analysis of the 55 most common arthropod families (codes as in Appendix 1) collected in the five interception traps (P1 – P5). Plot of the ordination in the plane constituted by Axes 1 and 2.*

visite de mycétophages tels que certains Laemophlœidae, Salpingidae, Biphylidae et Fulgoroidea.

#### Arbre 4

Cette station était caractérisée par une abondance élevée de défoliateurs, « touristes », Achilidae, Limoniidae, Aleyrodidae, Lauxaniidae, Scarabaeidae (Melolonthinae principalement) et Chrysomelidae. Une croissance lente de l'arbre, qui favorisait une production foliaire relativement régulière (Basset 1991 d) et une couronne bien illuminée ont probablement favorisé l'activité de taxa défoliateurs. De plus, la végétation sous-jacente était bien développée et en mesure d'attirer de nombreux « touristes » dans la couronne de l'arbre.

#### Arbre 5

Une haute proportion d'éléments ligneux à proximité du piège, une température de l'air et un ensoleillement élevés ont probablement favorisé l'activité de détritivores, de certains suceurs de sève se nourrissant du mésophylle foliaire, de Formicidae, Blattellidae, Gryllidae, Dolichopodidae, Muscidae et Rhinotermitidae. Bien que le bois mort dans la couronne soit abondant à cette station, les conditions plus chaudes et sèches l'ont probablement rendu plus exploitable par les détritivores que par les xylophages.

## DISCUSSION ET CONCLUSIONS

### Piégeage

Notre discussion est limitée du fait du nombre restreint de stations (d'arbres) échantillonnés, mais est motivée par le peu d'information disponible sur la distribution spatiale des Insectes dans les forêts humides. Il est bien connu que la situation des pièges Malaise peut influencer leur efficacité (Matthews et Matthews 1970) et c'est pourquoi les pièges avaient été installés dans des situations où le feuillage était relativement épars. Bien qu'aucune corrélation directe n'ait pu être établie entre la compacité du feuillage ou la présence d'éléments ligneux et l'abondance des captures, l'influence de ces facteurs ne doit pas être totalement écartée, comme le laissent supposer les résultats de l'ANAFAC, mais il est clair que les différences observées entre les 5 stations ont peu de chances d'être dues uniquement à ces facteurs.

La variabilité élevée des captures avec les sous-unités piège Malaise, en comparaison de celle des vitres d'interception, ne peut pas être expliquée seulement par une affinité de cette méthode de capture vis-à-vis de certains taxa, ni par l'influence de l'ensoleillement sur le vol des Insectes (coefficient de variation pendant le jour : 88,1 %; pendant la nuit : 70,8 %). De même, certains facteurs locaux (les courants aériens, la présence



d'arbres conspécifiques ou d'autres habitats convenables à une certaine distance, etc) sont susceptibles d'influencer les captures, mais ceci est vraisemblable pour les vitres d'interceptions comme pour les pièges Malaise. L'interprétation la plus plausible de cette différence reste la possibilité que les Malaises interceptent les Insectes volant dans un plan horizontal (vols à travers la couronne) et principalement ceux volant dans un plan vertical (vols verticaux dans la couronne mais aussi depuis les strates de végétation sous-jacentes et depuis la litière), alors que les captures dans les vitres d'interception résultent avant tout de vols dans un plan horizontal (voir la configuration du piège d'interception, Basset 1988). En fait certains groupes probablement plus enclins à voler depuis les strates sous-jacentes, comme les « touristes » et les prédateurs, montrent une plus grande variabilité dans les pièges Malaise que dans les vitres d'interception. L'abondance de la litière influence probablement la productivité locale des « touristes », qui gagnent les couronnes d'arbres pour y essaimer, alors que l'activité des prédateurs peut être influencée par les proies potentielles associées à la végétation sous-jacente.

Enfin il est utile de se demander si l'entomofaune récoltée par un piège opérant à 25 m de hauteur à l'intérieur de la couronne peut être considérée comme représentative de l'entomofaune résidant dans l'ensemble de la couronne. Cela dépendra des groupes trophiques considérés, de leur propension à la stratification dans la couronne et de leur sensibilité à certains paramètres susceptibles de varier dans la couronne (Basset 1992 a). Dans notre cas, les résultats obtenus à l'aide des pièges d'interception sont généralement représentatifs, car la stratification des arthropodes dans les couronnes de *A. actinophyllum* n'est pas bien marquée (Basset 1992 a).

#### *Activité de l'entomofaune dans la strate arbustive*

Les captures du piège de contrôle installé au sol suggèrent que certains Coléoptères, bien récoltés par les pièges Malaise, sont plus actifs ou plus abondants dans la strate arbustive que dans la strate herbacée. Ces résultats sont parallèles à ceux de Hammond (1990) à Sulawesi, où les Coléoptères représentaient, sans tenir compte des Diptères, 16 % des captures dans les pièges Malaise disposés au sol et 22 % dans ceux de la strate arbustive. Nos autres résultats sont également conformes à ce qui est connu de la stratification de l'entomofaune ailée. Par exemple, les Hémiptères et les Chalcidoidea sont plus nombreux dans les strates élevées de végétation (Rees 1983; Hammond 1990; Wolf *et al.* 1968), alors que les Sciaridae, Cecidomyiidae et Ichneumonidae volent plus près du sol (Duviard et Pollet 1973; Wolf *et*

*al.* 1968). Bien que la faune échantillonnée dans les couronnes des arbres apparaisse être très différente de celle circulant près du sol, certaines espèces volent apparemment indifféremment dans les deux strates. Cela peut provenir de la topographie au Mt Glorious, où les pentes sont très marquées et atteignent par endroits 45 %. Sutton *et al.* (1983) ont en effet montré que plus la topographie du site est escarpée, moins la stratification des Insectes dans la végétation est évidente.

Le microclimat local et tout particulièrement l'ensoleillement peuvent influencer l'abondance et l'activité des Insectes, qui régulent souvent la température de leur corps en changeant d'endroit (Szujecki 1987). Par exemple, Shelly (1988) a montré que la plupart des Insectes volent préférentiellement dans les zones ombragées des forêts de l'île de Barro Colorado, à Panama, par rapport aux clairières ensoleillées. Les échantillons obtenus dans l'arbre 5 illustrent ces propos. L'entomofaune y était généralement moins active, probablement à cause des hautes températures et du stress hygrothermique, alors que les espèces à couleurs hautement réfléchissantes (bleu ou vert métallique), comme les Dolichopodides et les Muscides, y étaient courantes. Ces espèces montrent généralement une activité accrue lors de températures très chaudes et peuvent stationner sur les feuilles sans s'échauffer (Willmer 1982). Une autre raison probable de la rareté des Insectes au voisinage de l'arbre 5 est à mettre au compte de la fréquentation accrue de celui-ci par des fourmis arboricoles du genre *Camponotus*.

Nos résultats généraux indiquent que l'activité de l'entomofaune mobile liée aux habitats arboricoles peut être très différente d'un arbre à l'autre. La situation des arbres dans la forêt, comme indiquée par des différences locales de litière, de végétation sous-jacente et d'ensoleillement de la couronne, apparaît être ainsi essentielle pour l'activité de la faune associée. Cela suggère que les arbres peuvent être perçus comme de différente convenance par les espèces arboricoles ailées en quête de substrats pour l'oviposition. Si les adultes fréquentent en moyenne plus fréquemment ou plus longtemps les couronnes de certains arbres, ceux-ci peuvent expérimenter des taux de colonisation et d'établissement plus élevés. Moore *et al.* (1988) ont d'ailleurs suggéré que les influences de l'environnement sont très importantes pour déterminer les modèles d'oviposition des insectes phytophages et leurs dommages ultérieurs.

Tahvanainen (1983) a aussi montré que les Insectes phytophages ont à surmonter une hiérarchie de barrières provenant de l'environnement afin de se nourrir sur les plantes herbacées : la distribution géographique de l'hôte, sa disponibilité dans le temps (phénologie), les caractéristiques des micro-habitats fournis par la plante et les propriétés chimiques de celle-ci. Nos résultats suggèrent

également que certaines caractéristiques structurales et microclimatiques de l'environnement, qui sont susceptibles de changer de manière importante en quelques mètres dans les forêts humides, comme l'ensoleillement, pourraient être à même d'influencer la colonisation des arbres par certains Insectes arboricoles. Il serait intéressant de quantifier l'influence de ces facteurs sur l'activité et l'abondance des insectes arboricoles, ainsi que de comparer leurs influences respectives dans les écosystèmes forestiers tropicaux et tempérés.

REMERCIEMENTS – Je tiens à remercier tout particulièrement R.L. Kitching et A.H. Arthington pour leur aide morale tout au long de ce travail. Le « Queensland Department of Forestry » m'a permis d'effectuer le travail de terrain au Mt Glorious. W. Geiger a commenté utilement le manuscrit. Cette étude a été financée par une bourse de recherche de l'Université de Griffith et une contribution de l'Australian Museum.

## BIBLIOGRAPHIE

- ADIS J., Y.D. LUBIN and G.G. MONTGOMERY, 1984. Arthropods from the canopy of inundated and Terra firme forest near Manaus, Brazil, with critical considerations on the Pyrethrum-fogging technique. *Stud. neotrop. Fauna Envir.* **19** : 223-236.
- BASSET Y., 1988. A composite interception trap for sampling arthropods in tree canopies. *J. Aust. ent. Soc.* **27** : 213-219.
- BASSET Y., 1991 a. The taxonomic composition of the arthropod fauna associated with an Australian rainforest tree. *Aust. J. Zool.* **39** : 171-190.
- BASSET Y., 1991 b. The seasonality of arboreal arthropods foraging within an Australian rainforest tree. *Ecol. Entomol.* **16** : 265-278.
- BASSET Y., 1991 c. Influence of leaf traits on the spatial distribution of insect herbivores associated with an overstorey rainforest tree. *Oecologia* **87** : 388-393.
- BASSET Y., 1991 d. Leaf production of an overstorey rainforest tree and its effects on the temporal distribution of associated insect herbivores. *Oecologia* **88** : 211-219.
- BASSET Y., 1992 a. Influence of leaf traits on the spatial distribution of arboreal arthropods within an overstorey rainforest tree. *Ecol. Entomol.* **17** : 8-16.
- BASSET Y., 1992 b. Synecology and aggregation patterns of arboreal arthropods associated with an overstorey rainforest tree. *J. Trop.Ecol.* (sous presse).
- BASSET Y. and R.L. KITCHING, 1991. Species number, species abundance and body length of arboreal arthropods associated with an Australian rainforest tree. *Ecol. Entomol.* **16** : 391-402.
- BOLAND D.J., M.I.H. BROOKER, G.M. CHIPPENDALE, B.P.M. HYLAND, R.D. JOHNSTON, D.A. KLEINING and J.D. TURNER, 1984. Forest Trees of Australia. Nelson-CSIRO, Canberra.
- DUVIARD D. and A. POLLET, 1973. Spatial and seasonal distribution of Diptera, Homoptera and Hymenoptera in a moist shrub savanna: ecological behavior of winged insect populations in the savannas of Ivory Coast I. *Oikos* **24** : 42-57.
- ERWIN T.L., 1983. Beetles and other insects of tropical forest canopies of Manaus, Brazil, sampled by insecticidal fogging. In *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. Edited by S.L. Sutton, T.C. Whitmore and A.C. Chadwick, Blackwell, Oxford, 59-76.
- ERWIN T.L. and J.C. SCOTT, 1980. Seasonal and size patterns, trophic structure and richness of Coleoptera in the tropical arboreal ecosystem: the fauna of the tree *Luehea seemannii* Triana and Planch in the Canal Zone of Panama. *Coleopt. Bull.* **34** : 305-322.
- DIGBY P.G.N. and R.A. KEMPTON, 1987. Multivariate analysis of ecological communities. Chapman and Hall, London.
- HAMMOND P.M., 1990. Insect abundance and diversity in the Dumoga-Bone National Park, N. Sulawesi, with special reference to the beetle fauna of Lowland rain forest in the Toraut region. In *Insects and the Rain Forests of South East Asia* (Wallacea). W.J. Knight and J.D. Holloway Ed., The Royal Entomological Society of London, London, 197-254.
- MATTHEWS R.W. and J.R. MATTHEWS, 1970. Malaise trap studies of flying insects in a New York mesic forest. I. Ordinal composition and seasonal abundance. *J. New York Entomol. Soc.* **78** : 52-59.
- MOORE L.V., J.H. MYERS and R. ENG, 1988. Western tent caterpillars prefer the sunny side of the tree, but why? *Oikos* **51** : 321-326.
- MORSE D.R., N.E. STORK and J.H. LAWTON, 1988. Species number, species abundance and body length relationships of arboreal beetles in Bornean lowland rain forest trees. *Ecol. Entomol.* **13** : 25-37.
- PERRY D.R., 1978. A method of access into the crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica* **10** : 155-157.
- REES C.J.C., 1983. Microclimate and the flying Hemiptera fauna of a primary lowland rain forest in Sulawesi. In *Tropical Rain Forest: Ecology and Management*. S.L. Sutton, T.C. Whitmore and A.C. Chadwick Ed., Blackwell, Oxford, 121-138.
- SHELLY T.E., 1988. Relative abundance of day-flying insects in treefall gaps vs shaded understorey in a Neotropical forest. *Biotropica* **20** : 114-119.
- STORK N.E., 1987. Guild structure of arthropods from Bornean rain forest trees. *Ecol. Entomol.* **12** : 69-80.
- SUTTON S.L., 1989. The spatial distribution of flying insects. In *Tropical Rain Forest Ecosystems. Biogeographical and Ecological Studies*. Edited by H. Lieth and M.J.A. Werger, Elsevier, Amsterdam, 427-436.
- SUTTON S.L., C.P. ASH and A. GRUNDY, 1983. The vertical distribution of flying insects in the lowland rain forests of Panama, Papua New Guinea and Brunei. *Zool. J. Linn. Soc.* **78** : 287-297.
- SZUJECKI A., 1987. Ecology of Forest Insects. W. Junk, Dordrecht.
- TAHVANAINEN J., 1983. The relationship between flea beetles and their cruciferous host plants: the role of plant and habitat characteristics. *Oikos* **40** : 433-437.

WALKER J., P.F. CRAPPER and L.K. PENRIDGE, 1988. The crown - gap ratio (C) and crown cover : the field study. *Aust. J. Ecol.* **13** : 101-108.

WARREN WILSON J., 1963. Estimation of foliage denseness and foliage range by inclined point quadrats. *Aust. J. Bot.* **11** : 95-105.

WEBB L.J., G. TRACEY and W.T. WILLIAMS, 1984. An ecological framework of Australian rainforest. ii. Floristic classification. *Aust. J. Ecol.* **9** : 169-198.

WILLMER P.G., 1982. Hygrothermal determinants of insect activity patterns : the Diptera of water lily leaves. *Ecol. Entomol.* **7** : 221-231.

WOLF F., C. GASPAR and C. VERSTRAETEN, 1968. Recherches sur l'écosystème forêt. La chênaie à *Galeobdolon* et à *Oxalis* de Mesnil-Eglise (Ferage). Hyménoptères récoltés dans des bacs d'eau. *Bull. Rech. Agr. Gembloux* **3** : 566-579.

YOUNG P.A.R., 1985. Vegetation and Flora. Brisbane Forest Park. Brisbane Forest Park Administration Authority, Brisbane.

*Reçu le 19 décembre 1991; received December 19, 1991  
Accepté le 15 avril 1992; accepted April 15, 1992*

Appendice 1. Pourcentages totaux d'individus récoltés dans chaque piège (P1-P5), pour les familles et les guildes les plus courantes. Lorsque l'analyse de variance, effectuée sur les pourcentages hebdomadaires de captures, et les tests de Tukey correspondants sont significatifs, les pourcentages totaux suivis d'une lettre différente indiquent que les pourcentages hebdomadaires moyens sont significativement différents avec  $p < 0,05$ . Les données ont été confondues pour les années 1986 et 1987.

*Total percentages of individuals collected in each trap (P1 - P5), for the most common families and guilds. When the analysis of variance, computed on weekly percentage catches, and the corresponding Tukey tests are significant, total percentages followed by a different letter indicate that mean weekly percentages are significantly different with  $p < 0.05$ . Data were pooled for years 1986 and 1987.*

Groupe	Code	Pourcentages totaux					ANOVA F <sub>1,518</sub>	Groupe	Code	Pourcentages totaux					ANOVA F <sub>1,518</sub>
		P1	P2	P3	P4	P5				P1	P2	P3	P4	P5	
Araneae								Staphylinidae	Sta	3.19 a	0.42 b	1.13 ab	1.22 ab	1.55 ab	3.32 *
Clubionidae	Clu	1.49	1.01	1.48	1.54	1.28	1.35 n.s.	Scolytidae	Sco	2.79 a	0.81 b	10.61 c	1.25 b	3.23 a	21.86 ***
Gnaphosidae	Gna	0.87 a	0.55 ab	0.59 ab	0.65 ab	0.40 b	2.50 *	Tenebrionidae	Ten	0.12 a	0.17 a	0.33 b	0.25 ab	0.35 ab	3.92 **
Salticidae	Sad	0.25 ab	0.23 ab	0.24 ab	0.08 a	0.55 b	2.65 *	<b>Diptera</b>							
Theridiidae	The	0.54	0.41	0.34	0.53	0.59	0.84 n.s.	Cecidomyiidae	Cec	4.53 a	10.17 c	7.23 b	6.09 b	8.02 b	11.73 ***
<b>Coleoptera</b>								Ceratopogonidae	Cer	0.55 ab	0.70 ab	1.39 a	0.75 ab	0.38 b	4.70 **
Anobiidae	Ano	0.43 ab	0.42 ab	0.14 a	0.53 b	0.24 ab	3.15 *	Chironomidae	Chi	5.50	6.51	6.74	6.41	6.36	2.32 n.s.
Biphylidae	Bip	2.04 a	1.07 ab	2.55 a	1.53 ab	0.85 b	4.36 **	Chloropidae	Chl	0.83 a	0.73 a	0.47 a	1.57 b	1.52 ab	6.76 ***
Cerambycidae	Cem	0.29 ab	0.28 ab	0.48 a	0.22 b	0.26 b	3.33 *	Dolichopodidae	Dol	0.31 a	0.40 ab	0.29 a	0.44 ab	0.66 b	2.87 *
Chrysomelidae	Chr	2.02 a	4.91 b	4.70 b	6.87 b	2.59 ab	4.01 **	Drosophilidae	Dro	0.66	0.14	0.31	0.24	0.43	3.15 *
Cleridae	Cle	0.28	0.36	0.56	0.32	0.29	0.83 n.s.	Empididae	Emp	0.28 a	2.03 b	0.30 a	0.38 a	0.45 a	27.81 ***
Corylophidae	Cor	5.24 a	2.25 b	3.23 ab	3.28 ab	2.59 b	3.84 **	Lauxaniidae	Lau	0.63 ab	0.29 a	0.25 a	1.13 b	0.69 ab	6.52 **
Curculionidae	Cur	1.41 a	1.27 a	2.11 b	0.52 c	1.00 ac	13.31 ***	Limonidae	Lim	0.66 a	1.52 a	1.06 a	4.68 b	2.56 b	10.76 ***
Laemophloeidae	Lae	0.29 a	0.54 b	1.16 b	0.32 a	0.29 a	8.07 ***	Muscidae	Mus	0.05 a	0.49 b	0.15 ab	0.38 b	0.66 b	6.47 ***
Lathridiidae	Lat	1.33 a	0.54 b	0.92 a	0.90 ab	0.79 ab	3.88 **	Phoridae	Pho	1.14 ab	1.41 a	0.68 b	1.30 a	1.11 ab	2.85 *
Mordellidae	Mor	0.20 a	0.45 ab	0.62 b	0.71 b	0.36 ab	3.15 *	Psychodidae	Psd	1.91	2.81	2.31	2.22	1.40	2.15 n.s.
Phalacridae	Pha	1.98	2.53	2.32	2.15	2.75	0.88 n.s.	Sciaridae	Sci	10.03 a	15.88 b	11.87 a	12.52 b	5.70 c	21.34 ***
Salpingidae	Sal	0.52 ab	0.45 ab	0.75 a	0.18 b	0.41 ab	2.42 *	Stratiomyiidae	Str	0.24	0.21	0.08	0.22	0.22	1.32 n.s.
Scarabaeidae	Sca	1.27 ab	0.23 a	0.73 ab	2.08 b	1.00 ab	3.99 **								

Groupe	Code	Pourcentages totaux					ANOVA F <sub>1,518</sub>	Groupe	Code	Pourcentages totaux					ANOVA F <sub>1,518</sub>
		P1	P2	P3	P4	P5				P1	P2	P3	P4	P5	
<b>Hemiptera</b>							Lep. larves - défol.	Lep	0.43	0.21	0.26	0.22	0.16	1.88	n.s.
Aleyrodidae	Ale	0.21 a	0.29 a	0.39 a	1.16 b	0.45 a	11.50 ***	<b>Autres ordres</b>							
Achilidae	Ach	1.43 a	2.77 b	0.22 c	2.89 b	2.09 a	31.37 ***	Blattellidae	Bla	0.44 a	0.63 a	0.32 a	0.41 a	1.23 b	10.71 ***
Cicadellidae	Cic	5.72 ac	6.97 a	7.05 b	6.15 c	6.98 ab	4.10 **	Coniopterygidae	Con	0.58	0.36	0.29	0.60	0.24	2.12 n.s.
Cicadellidae - juv.	Cio	3.70 a	0.52 cb	2.59 b	1.37 c	1.68 cb	4.68 **	Gryllidae	GrI	0.15 a	0.22 ab	0.29 ab	0.28 ab	0.55 b	2.03 n.s.
Fulgoroidea - juv.	Fuo	0.48 a	0.87 ab	1.06 b	0.48 a	1.02 ab	4.68 **	Rhinotermitidae	Rhi	0.80	0.35	0.09	0.29	1.09	1.02 n.s.
Miridae	Mir	0.74 a	0.20 ab	0.32 ab	0.14 b	0.38 ab	3.20 *	<b>Guildes</b>							
Psylloidea	Psy	5.12 ab	1.19 ab	1.27 a	2.18 b	1.43 ab	3.38 **	Défoliateurs	-	3.83	5.40	5.86	9.22	3.89	2.04 n.s.
<b>Hymenoptera</b>							Froncoles	-	3.23 a	1.59 b	1.64 b	3.09 a	3.44 ab	5.81 ***	
Apidae	Api	0.78 a	0.17 b	0.51 ab	0.13 b	0.35 ab	3.63 **	Mycétophages	-	12.06	7.86	11.36	8.91	8.43	2.10 n.s.
Bethylidae	Bet	0.44 ab	0.49 a	0.75 a	0.47 ab	0.24 b	3.35 *	Suceurs (phloème)	-	13.43 a	12.10 ab	9.28 ab	11.13 ab	9.17 b	2.84 *
Braconidae	Bra	0.50	0.54	0.69	0.42	0.45	1.21 n.s.	Parasitoïdes	-	8.85 ab	7.67 a	4.76 b	6.29 ab	5.29 b	3.46 **
Formicidae	For	3.75 a	1.43 b	1.55 b	1.06 b	9.11 c	28.97 ***	Prédateurs	-	9.37 a	8.41 b	7.43 b	8.09 b	8.47 a	13.16 ***
Pteromalidae	Pte	5.80 a	3.15 a	1.15 b	3.48 a	0.95 b	8.96 ***	Détritivores	-	3.80 b	2.81 a	3.54 a	2.73 b	6.10 c	14.29 ***
Scelionidae	Scel	0.56 ab	0.86 a	0.44 b	0.47 ab	0.62 ab	2.55 *	"Touristes"	-	32.15 a	48.00 c	37.48 b	42.36 b	35.31 a	15.55 ***
<b>Lepidoptera</b>							Incertains	-	3.62 a	1.04 b	1.51 ab	1.04 b	2.00 ab	7.66 ***	
Arctiidae - larves	Arc	0.56 a	0.41 a	0.22 b	0.20 ab	0.17 b	4.22 **	Xylophages	-	5.34 a	3.52 b	14.50 c	3.66 b	5.30 ab	16.09 ***
Gelechiidae	Gel	0.68	1.17	1.25	1.44	1.23	1.84 n.s.	Suceurs (mésophylle)	-	0.87 a	0.72 a	1.25 a	2.24 b	3.85 b	15.44 ***
Yponomeutidae	Ypo	0.54 a	2.92 b	1.03 ab	0.85 a	0.21 a	4.18 **	Fourmis	-	3.00 a	0.60 b	0.99 ab	0.58 b	8.14 c	39.02 ***

## GENETIC DIFFERENTIATION AMONG GEOGRAPHIC POPULATIONS OF TWO SPECIES OF THE GENUS *GAMMARUS* : *G. INSENSIBILIS* AND *G. AEQUICAUDA* (CRUSTACEA, AMPHIPODA)

PATARNELLO T., B. BATTAGLIA and P.M. BISOL

Dipartimento di Biologia, via Trieste 75, 35121, Padova, Italy

*GAMMARUS*  
POLYMORPHISME GÉNÉTIQUE  
DISTANCE GÉNÉTIQUE

RÉSUMÉ – Des analyses électrophorétiques permettent de comparer la structure génétique de quelques populations géographiques (Adriatique septentrional et Méditerranée près de la côte française) de deux espèces de *Gammarus* : *G. insensibilis* Stock et *G. aequicauda* Martynov. Les résultats montrent que les populations de *G. insensibilis* sont très semblables entre elles, tandis que les populations de *G. aequicauda* semblent différentes. La distance génétique entre les deux espèces et entre les populations de chaque espèce a été également calculée. Une brève discussion porte sur les mécanismes qui peuvent être responsables des différences observées.

*GAMMARUS*  
GENETIC POLYMORPHISM  
GENETIC DISTANCE

ABSTRACT – The degree of genetic variation for the two species *Gammarus insensibilis* and *G. aequicauda* was analyzed by protein electrophoresis. The genetic variability was estimated in two populations for each species. In both cases an Italian and a French population were studied. The comparison of gene frequencies and the levels of heterozygosity indicates a greater degree of differentiation within *G. aequicauda* compared to *G. insensibilis*. The loci which are mainly responsible for the differences between the Italian and the French populations of *G. aequicauda* are *Mpi* and *Pgi*. The evaluation of the Hardy Weinberg equilibrium shows a deficiency of heterozygotes at the locus *Pgm* in both populations of *G. aequicauda*. The loci *Fh* and *Pgm* clearly discriminate between *G. aequicauda* and *G. insensibilis*. Genetic distances were calculated within and between species. The results are discussed in relation to the ecology of the two species.

### INTRODUCTION

The study of genetic strategies of adaptation to the environment is a central topic in evolutionary genetics. A common approach is to identify factors which may affect genetic variation. It consists of examining correlations between the genetic structure of populations and environmental parameters.

This method of research has successfully produced a few studies which described biochemical genetic mechanisms of adaptation (DiMichele and Powers, 1982; Watt, 1983; Koehn and Hilbish, 1987). More typically, it has provided useful informations concerning the genetic structure of several species, permitting estimation of phylogenetic relationships as well as discrimination of geographic population structure within species (Oxford and Rollinson, 1983).

The analysis of population structure by electrophoretic techniques has been successfully employed in the study of several marine species (for a review see Battaglia and Beardmore, 1978). On some occasions, it has proven useful in revealing differentiation among populations not detectable from the morphological analyses (Battaglia, 1982).

The influence of the environment on evolutionary processes may be more easily detected in stressful environments such as marginal marine habitats (Koehn and Bayne, 1989). Brackish lagoons, typical marginal marine environments, experience remarkable daily and seasonal variation in temperature, salinity and oxygen.

In this paper we report on a study of genetic variability in Italian and French populations of two species belonging to the genus *Gammarus* : *G. insensibilis* Stock, 1966 and *G. aequicauda*

(Martynov, 1931). The first description of these amphipods as distinct species was provided by Stock (1967) who based his classification on a reduced number of key morphological characters.

Although both species live in brackish water, they exhibit some ecological differences. Studies conducted on both natural (Janssen *et al.*, 1979) and laboratory (Brun, 1971) populations revealed a higher tolerance of *G. aequicauda* to wide range of temperature and salinities than *G. insensibilis*. Therefore *G. aequicauda* may be considered to inhabit environments more variable than those experienced by *G. insensibilis*.

## MATERIALS AND METHODS

Samples of *G. insensibilis* were collected in the lagoon of Venice (Italy), near San Felice island, and in the lagoon of Salses-Leucate (southern France). *G. aequicauda* was sampled in the lagoon of Venice (Piovini) and in the lagoon of Canet-Saint Nazaire, which belongs to the same lagoon network of Salses-Leucate in southern France.

The two species were sampled in Italy during November 1987, and in France during August 1988 and stored at  $-40^{\circ}\text{C}$ .

Electrophoretic analyses were carried out on starch gels according to Selander *et al.* (1971).

The following enzymes were analyzed: amylase (AMY, E.C. 3.2.1.1), aminopeptidase (AP, E.C. 3.4.-.-), arginine kinase (APK, E.C. 2.7.3.3.), esterase (EST, E.C. 3.4.1.1), fumarase (FH, E.C. 4.2.1.2), glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase (GAPDH, E.C. 1.2.1.12), glutamate-oxalacetate transaminase (GOT, E.C. 2.6.1.1), glucose-6-phosphate dehydrogenase (G6PDH, E.C. 1.1.1.49), hexokinase (HK, E.C. 2.7.1.1), isocitrate dehydrogenase (IDH, E.C. 1.1.1.42), leucine aminopeptidase (LAP, E.C. 3.4.11), malate dehydrogenase (MDH, E.C. 1.1.1.37), malic enzyme (ME, E.C. 1.1.1.40) mannose-6-phosphate isomerase (MPI, E.C. 5.3.1.8), glucose-6-phosphate isomerase (PGI, E.C. 5.3.1.9), phosphoglucomutase (PGM, E.C. 2.7.5.1), pyruvate kinase (PK, E.C. 2.7.1.40), triose phosphate isomerase (TPI, E.C. 5.3.1.1), and xanthine dehydrogenase (XDH, E.C. 1.1.1.204).

Fourteen loci were classified in all four populations, as well as additional loci as indicated in Table I.

## RESULTS

Table II lists the loci monomorphic for all populations. Gene frequencies, levels of heterozygosity, and the evaluation of the fit to Hardy-Weinberg equilibrium are reported in Table III for

Table I – List of the loci analyzed in two populations of the species *G. insensibilis* and *G. aequicauda*.

<i>G. insensibilis</i>		<i>G. aequicauda</i>	
Venice	Salses Leucate	Venice	Canet S. Nazaire
<b>Common Loci</b>			
AP	AP	AP	AP
APK	APK	APK	APK
EST-1	EST-1	EST-1	EST-1
EST-2	EST-2	EST-2	EST-2
FH	FH	FH	FH
GAPDH	GAPDH	GAPDH	GAPDH
GOT-1	GOT-1	GOT-1	GOT-1
HK	HK	HK	HK
LAP-1	LAP-1	LAP-1	LAP-1
MDH-1	MDH-1	MDH-1	MDH-1
MPI	MPI	MPI	MPI
PGI	PGI	PGI	PGI
PGM	PGM	PGM	PGM
XDH	XDH	XDH	XDH
<b>Other scored loci</b>			
AMY-1	-	-	-
AMY-2	-	-	-
G6PDH	-	-	-
-	LAP-2	LAP-2	LAP-2
ME	ME	-	-
PK	-	-	-
TPI	-	TPI	-
-	MDH-2	MDH-2	MDH-2
-	-	IDH	IDH
-	-	GOT-2	-

Table II. – List of monomorphic loci in two populations of the species *G. insensibilis* and *G. aequicauda*. G.i.(Ve) = *G. insensibilis* from the lagoon of Venice; G.i.(L) = *G. insensibilis* from Salses Leucate; G.a.(Ve) = *G. aequicauda* from the lagoon of Venice; G.a.(C) = *G. aequicauda* from Canet Saint Nazaire;

G.i.(Ve)	G.i.(L)	G.a.(Ve)	G.a.(C)
AP	AP	AP	AP
APK	APK	APK	APK
EST-2	EST-2	EST-2	EST-2
GOT-1	GOT-1	GOT-1	GOT-1
LAP-1	LAP-1	LAP-1	LAP-1
XDH-1	XDA-1	XDH-1	XDH-1
AMY-1	-	-	-
AMY-2	-	-	-
ME	ME	-	-
G6PDH	-	-	-
PK	-	-	-
TPI	-	TPI	-
MDH-2	MDH-2	MDH-2	-
IDH	IDH	-	-

loci which are polymorphic in at least one of the four populations.

The loci most polymorphic in the *G. insensibilis* population from the lagoon of Venice are *Mpi* and *Pgi*, with five and six alleles classified, respectively. The level of observed heterozygosity is 9 % for *Mpi* and 45 % for *Pgi*. The other polymorphic loci are *Fh*, *Mdh-1* and *Gapdh*. The mean heterozygosity observed over 20 loci is 3 % compared to the expected values of 3.5 % (Table IV A).

A similar situation characterizes the genetic structure of the French population of *G. insensibilis*. The most polymorphic locus is again *Pgi* with an observed heterozygosity of 45 %, while *Mpi* in this population shows only 1.9 % observed heterozygosity (Table III). The mean values of polymorphism are calculated over 17 loci and are not significantly different from those found in the Italian population of this species (Table IV A).

The gene frequencies and the heterozygosity of both populations of *G. aequicauda* are reported in Table III. In the Italian sample, *Mpi*, *Pgi*, and *Pgm* are highly polymorphic, and the observed heterozygosities are 53.5 %, 60.0 %, and 31.4 %, respectively. The population from Canet Saint Nazaire exhibits some differences for these loci: *Mpi* is monomorphic, and the observed heterozygosity for *Pgi* is only 9.4 %. In contrast, *Pgm* in this population is more heterozygous than in the Italian sample ( $H_{obs} = 57.6\%$ ). These differences are responsible for the lower mean heterozygosity found in the French population of *G. aequicauda* ( $H_{obs} = 3.8\%$ ) compared to the Italian one ( $H_{obs} = 7.8\%$ ).

With regard to Hardy-Weinberg equilibrium expectations, PGM shows heterozygote deficiencies in both populations of *G. aequicauda*. The deficiency is significant in the Italian sample (Table III).

Nei's genetic distance (D) (1972) calculated for 14 common loci indicates greater differentiation between the two populations of *G. aequicauda* ( $D = 0.0399$ ) than between the Italian and the French populations of *G. insensibilis* ( $D = 0.0014$ ) (Table IV B, Figure 1). The genetic distance between *G. insensibilis* and *G. aequicauda* is 0.14 (Fig. 1).

## DISCUSSION

The analyses of enzymatic polymorphism in the two species points out similarities in their genetic structure. The level of heterozygosity is very low in both species. Nevertheless, some differences are obvious. The loci *Fh* and *Pgm* discrimi-

Table III. - Gene frequencies, observed and expected heterozygosity, and evaluation of the Hardy-Weinberg equilibrium for loci polymorphic in two populations of the species *G. insensibilis* and *G. aequicauda*. G.i. = *Gammarus insensibilis*; G.a. = *Gammarus aequicauda*; Ve = lagoon of Venice; L = Salses-Leucate; C = Canet-Saint Nazaire. Hobs = observed heterozygosity; Hexp = expected heterozygosity; 2N = number of scored genes; P(H-W) = Hardy-Weinberg equilibrium; 1,2,3,4,5,6 = gene frequencies of the alleles 1,2,3,4,5, classified according to their electrophoretic mobility.

	1	2	3	4	5	6	2N	Hobs	Hexp	P(H-W)
<b>EST-1</b>										
G.i.(Ve)	0	1					200			
G.i.(L)	0	1					106			
G.a.(Ve)	0	1					100			
G.a.(C)	0.011	0.989					94	0.021	0.021	>0.95
<b>FH</b>										
G.i.(Ve)	0.010	0.990					200	0	0.020	>0.10
G.i.(L)	0.009	0.991					106	0.019	0.018	>0.95
G.a.(Ve)	1	0					100	0	0	
G.a.(C)	0.989	0.011					94	0.021	0.022	>0.90
<b>GAPDH</b>										
G.i.(Ve)	0.005	0.995	0				200	0.010	0.010	>0.95
G.i.(L)	0	0.972	0.028				106	0.057	0.054	>0.95
G.a.(Ve)	0	0.986	0.014				144	0.015	0.015	>0.90
G.a.(C)	0	0.989	0.011				94	0.021	0.022	>0.90
<b>HK</b>										
G.i.(Ve)	1	0					200			
G.i.(L)	1	0					106			
G.a.(Ve)	0.980	0.020					100	0.040	0.039	>0.90
G.a.(C)	1	0					94			
<b>LAP-2</b>										
G.i.(Ve)	-	-					-			
G.i.(L)	0.991	0.009					106	0.019	0.018	>0.95
G.a.(Ve)	1	0					100			
G.a.(C)	1	0					94			
<b>MDH-1</b>										
G.i.(Ve)	0.025	0.975					200	0.050	0.049	>0.80
G.i.(L)	0.010	0.990					96	0.021	0.021	>0.95
G.a.(Ve)	0	1					88			
G.a.(C)	0	1					88			
<b>MPI</b>										
G.i.(Ve)	0.005	0.015	0.955	0.010	0.015		200	0.090	0.087	>0.95
G.i.(L)	0	0	0.991	0.009	0		106	0.019	0.016	>0.95
G.a.(Ve)	0	0.563	0.430	0.007	0		142	0.535	0.498	>0.50
G.a.(C)	0	0	1	0	0		86	0	0	
<b>PGI</b>										
G.i.(Ve)	0.005	0.030	0.580	0.375	0.005	0.005	200	0.450	0.524	>0.10
G.i.(L)	0	0.146	0.622	0.230	0	0	102	0.459	0.538	>0.20
G.a.(Ve)	0	0.429	0.500	0.043	0.028	0	140	0.600	0.563	>0.50
G.a.(C)	0	0.019	0.934	0.047	0		106	0.094	0.125	>0.50
<b>PGM</b>										
G.i.(Ve)	1	0					200	0	0	
G.i.(L)	1	0					106	0	0	
G.a.(Ve)	0.010	0.353	0.431	0.186	0.020		102	0.314	0.655	<0.01
G.a.(C)	0.076	0.390	0.347	0.187	0		118	0.576	0.687	>0.05

Table IV. – A, Mean values and standard deviations of the genetic polymorphism in two populations of the species *G. insensibilis* and *G. aequicauda*. A locus is considered polymorphic when the frequency of the rare allele is > 0.01. B, Genetic identity and genetic distance between two populations of the species *G. insensibilis* and *G. aequicauda*. Gi(Ve) = *G. insensibilis* from the lagoon of Venice; Gi(L) = *G. insensibilis* from Salses Leucate; Ga(Ve) = *G. aequicauda* from the lagoon of Venice; Ga(C) = *G. aequicauda* from Canet Saint Nazaire.

A	<i>G. insensibilis</i>		<i>G. aequicauda</i>	
	Venice	Salses Leucat	Venice	Canet S. Nazaire
n° of individuals	100	55	50	47
n° of enzymes	18	14	15	14
n° of loci	20	17	19	17
Mean n° of genes sampled per locus	187.5 ± 31.93	94.12 ± 8.01	107.16 ± 20.51	94.12 ± 8.02
Mean n° of alleles per locus	1.60 ± 1.39	1.47 ± 0.87	1.58 ± 1.17	1.47 ± 0.87
% of polymorphic loci	20.0	29.4	26.3	29.4
Mean observed heterozygosity	0.030 ± 0.101	0.038 ± 0.120	0.078 ± 0.187	0.038 ± 0.120
Mean expected heterozygosity	0.035 ± 0.117	0.043 ± 0.131	0.094 ± 0.215	0.043 ± 0.121

B	Populations	Gi(Ve)	Gi(L)	Ga(Ve)	Ga(C)
	Gi(Ve)	***	0.999	0.839	0.875
	Gi(L)	0.001	***	0.842	0.878
	Ga(Ve)	0.176	0.172	***	0.961
	Ga(C)	0.134	0.130	0.040	***

Below diagonal: Nei's genetic distance (Nei, 1972);  
Above diagonal: Nei's genetic identity (Nei, 1972).

nate clearly between *G. insensibilis* and *G. aequicauda*. Moreover, the locus *Pgm* is polymorphic only in the latter species and shows a deficit of heterozygotes in both populations analyzed. The exact evolutionary cause of this deficit does not emerge from the present data and could be due to selective forces or stochastic factors. The fact that a deficiency is found in both Italian and French populations of *G. aequicauda* suggests the possibility of genotypic selection.

The genetic distance estimates show a higher degree of differentiation within *G. aequicauda* than within the two populations of *G. insensibilis*. In *G. aequicauda*, previous studies conducted on a sample from Sigean (a brackish water basin belonging to the same lagoon network that includes Canet Saint Nazaire) confirm the low genetic polymorphism characterizing the French populations ( $H_{obs} = 0.038$ ) (Bisol *et al.*, 1987).

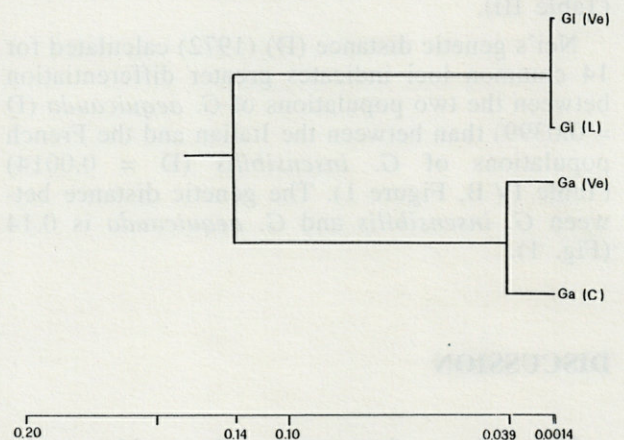


Fig. 1. – Phylogenetic relationship between two populations of the species *G. insensibilis* and *G. aequicauda* based on Nei's (1972) genetic distance.



The comparison of the two samples of *G. aequicauda* in the present study reveals that a large degree of the differentiation is due to the loci *Mpi* and *Pgi* loci. The first locus is monomorphic in the sample from Canet-Saint Nazaire whereas the heterozygosity observed in the Venetian population exceeds 50%. A similar situation characterizes the locus *Pgi* where the polymorphism of the Italian population is obviously higher compared with the French one.

The tendency for greater differentiation within the *G. aequicauda* populations could be a consequence of its ecology. This species lives in a very marginal environment as shown in natural and laboratory studies (Brun, 1971; Janssen, 1979). The salinity tolerated by *G. aequicauda* ranges from 1‰ to 39‰, whereas *G. insensibilis* can live between salinities of 15‰ and 37‰.

Experiments conducted at controlled temperatures on samples of both species from the same location in Italy as in the present paper, demonstrate mortalities of approximately 50% in *G. insensibilis* after 36 hrs at 27°C, whereas *G. aequicauda* exhibited mortalities of only 10% under these conditions (Patarnello, unpublished). This confirms that *G. aequicauda* is able to survive at more stressful conditions where selective mechanisms of genetic adaptation may play a stronger role (Koehn and Bayne, 1990).

The environmental characteristics of the habitats where the two populations of *G. aequicauda* have been collected show different degrees of marginality. This may be relevant in explaining the degree of genetic differentiation observed. Canet-Saint Nazaire is a small closed basin of shallow brackish water with wide annual fluctuation of both temperature and salinity. The latter ranges from low values of 7‰ during the winter to high values of 30‰ during the summer. Water temperature is strongly influenced by air temperature due to the shallow depths of the water combined with restricted circulation caused by the sea grass *Ruppia maritima*. During the summer the temperature can exceed 32°C while in the winter it may drop below 5°C (Herve', 1978). In contrast, the Italian population of *G. aequicauda* was collected from Piovini, an area far from the open sea but directly connected with the main basin of the Lagoon of Venice. The annual range of variation of both temperature and salinity are, on average, narrower than Canet-Saint Nazaire (Brunetti *et al.*, 1983). These differences may account for the more stressful environment in the basin of Canet Saint-Nazaire.

The lower level of polymorphism observed here in *G. aequicauda* may be the result of stronger selective pressures favoring the fixation, or increased frequency, of alleles which allow greater physiological flexibility. It is not possible from the present data to exclude that the greater degree of

differentiation observed within the two populations of *G. aequicauda* is the consequence of stochastic factors, namely genetic drift or founder events. However, evidence for selection acting on *PGI* and *MPI* in other species of amphipods (Patarnello *et al.*, 1989, McDonald, 1989) suggests the possibility that in marginal environments, such as the brackish water lagoons discussed here, selection drives allele frequencies.

Further analyses of other natural populations of *G. insensibilis* and *G. aequicauda* from different geographic areas are needed in order to confirm the greater degree of differentiation within *G. aequicauda* compared with *G. insensibilis*. Moreover, biochemical characterization of *MPI* and *PGI* genotypes in relation to their metabolic roles is necessary in order to evaluate if, under stressful environmental condition, these genotypes possess differential fitness.

ACKNOWLEDGMENTS – We are deeply indebted with Dr. S. Ruffo for his help in the classification of samples. We are grateful to Dr. J. Soyer, director of the Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer (France), for having put his laboratory to our disposal. We thank Dr. R. Bidoli for laboratory assistance and Ms. M. K. Krause and Dr. A. Meyer for suggestions on the manuscript.

## REFERENCES

- BATTAGLIA B., 1982. Genetic variation and speciation events in marine copepods. In C. Barigozzi (ed.) *Mechanisms of Speciation*, A.R. Liss, Inc., New York, 377-392.
- BATTAGLIA B AND J.A. BEARDMORE (eds.), 1978. *Marine Organisms: Genetic, Ecology, and Evolution*. Plenum Press, New York, 757 p.
- BISOL P.M., T. PATARNELLO AND B. BATTAGLIA, 1987. Variabilità genetica in Anfipodi del genere *Gammarus* di ambienti salmastri. *Accad. Naz. Lincei Rend. Fis.* **80**: 593-601.
- BRUN B., 1971. Variation intraspécifique et spéciation chez deux espèces de gammarus d'eau saumâtre du groupe *Gammarus locusta*. Thèse, Marseille, C.N.R.S., A.O., 6247.
- BRUNETTI R., M. MARIN, L. BEGHI AND M. BRESAN, 1983. Study of pollution in the Venetian lagoon's lower basin during the period 1974-1981. *Riv. Idrobiol.* **22**: 27-58.
- DIMICHELE L. AND D.A. POWERS, 1982. Physiological basis for swimming endurance differences between LDH-B genotypes of *Fundulus heteroclitus*. *Science* **216**: 1014-1016.
- HERVE P., 1978. Ichtyofaunes comparées de deux étangs littoraux du Roussillon: Canet-Saint Nazaire et Salses-Leucate. *Ecologie générale et biologie de diverses espèces de poissons*. Univ. Perpignan.
- JANSSEN H., M. SCHEEPMACKER, M. VAN COUWELAAR AND S. PINKSTER, 1979. *Biology*

- and distribution of *Gammarus aequicauda* and *G. insensibilis* (Crustacea, Amphipoda) in the lagoon system of Bage-Sigean (France). *Bijdr. Dierk.* **49** : 42-70.
- KOEHN R.K. AND B.L. BAYNE, 1989. Towards a physiological and genetical understanding of the energetics of the stress response. *Biol. J. Linn. Soc.* **37** : 157-171.
- KOEHN R.K. AND T.J. HILBISH, 1987. The adaptive importance of genetic variation. *Amer. Sci.* **75** : 134-141.
- OXFORD G.S. AND D. ROLLINSON, 1983. Protein Polymorphism. Adaptive and Taxonomic Significance. Academic Press, London and New York, special vol. n. 24.
- NEI M., 1972. Genetic distance between populations. *Amer. Nat.* **106** : 283-292.
- McDONALD J.H., 1989. Selection component analysis of the *Mpi* locus in the amphipod *Platorchestia platensis*. *Heredity* **62** : 243-249.
- PATARNELLO P.M., P.M. BISOL AND B. BATTAGLIA, 1989. Studies on differential fitness of PGI genotypes with regard to temperature in *Gammarus insensibilis* (Crustacea: Amphipoda). *Mar. Biol.* **102** : 355-359.
- SELANDER R.K., M.H. SMITH, S.J. YANG, W.E. YOHNSON AND J.B. GENTRY, 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus*. I. Variation in the old-field mouse (*Peromyscus plionotus*. « Studies in Genetics », IV, Univ. Texas Publ. **7103** : 49-90.
- STOCK J.H., 1967. A revision of the European species of the *Gammarus locusta* group (Crustacea, Amphipoda). *Zool. Verhandlungen* **90** : 1-56.
- WATT W.B., 1983. Adaptation at specific loci II. Demographic and biochemical elements in the maintenance of the *Colias* PGI polymorphism. *Genetics* **103** : 691-724.

Reçu le 8 août 1991; received August 8, 1991

Accepté le 16 mars 1992; accepted March 16, 1992

# LE RÉGIME ALIMENTAIRE DE LA PASTENAGUE MARBRÉE, *DASYATIS MARMORATA* (PISCES, DASYATIDAE), DES EAUX TUNISIENNES

*The diet of the marbled stingray, Dasyatis marmorata  
(Pisces, Dasyatidae) from Tunisian waters*

C. CAPAPE\* et J. ZAOUALI\*\*

\*Laboratoire d'Ichthyologie, Université Montpellier II, Sciences et Techniques du Languedoc, case 102,  
place E. Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5

\*\*Département halieutique, Institut national agronomique de Tunisie,  
43, avenue Charles Nicolle, 1002 Tunis-Belvédère, Tunisie

DASYATIDAE  
*DASYATIS MARMORATA*  
RÉGIME ALIMENTAIRE  
MÉDITERRANÉE  
TUNISIE  
LAGUNE DES BIBANS  
GOLFE DE GABES

RÉSUMÉ – La pastenague marbrée, *Dasyatis marmorata* (Steindachner, 1892) habite en Méditerranée uniquement dans le golfe de Gabès et la lagune des Bibans (sud de la Tunisie). L'espèce est vorace et se nourrit en abondance tout au long de l'année. Les jeunes individus consomment essentiellement des Invertébrés benthiques, les adultes préfèrent les poissons téléostéens. Le régime alimentaire de *D. marmorata* est sensiblement différent de celui de la pastenague commune, *D. marmorata* (L., 1758) présente dans la même région marine.

DASYATIDAE  
*DASYATIS MARMORATA*  
DIET  
MEDITERRANEAN  
TUNISIA  
LAGOON OF BIBANS  
GULF OF GABES

ABSTRACT – The marbled stingray, *Dasyatis marmorata* (Steindachner, 1892) occurs in the Mediterranean, only in the Gulf of Gabes and in the Lagoon of Bibans (southern Tunisia). This species is voracious and feeds throughout year. The young ones mainly eat benthic Invertebrates, the adults eat Teleosts more than other animals. The diet of *D. marmorata* is qualitatively different from this of the common stingray, *D. pastinaca* (L., 1758), other Dasyatidae occurring in the same marine area.

## INTRODUCTION

Reconnue comme espèce valide (Krefft, 1968; Capapé et Desoutter, 1990), la Pastenague marbrée, *Dasyatis marmorata* (Steindachner, 1892) est l'un des six Dasyatidae cités en Méditerranée (Mac Eachran et Capapé, 1984; Fredj et Maurin, 1987; Capapé, 1989). Cependant, hormis le golfe de Gabès, *D. marmorata* n'est signalée nulle part ailleurs dans cette mer, à notre connaissance (Fig. 1). Le long de l'Atlantique oriental, Collignon et Aloncle (1969) ne mentionnent pas sa présence au large des côtes marocaines. C'est seulement à partir de la Mauritanie que *D. marmorata* fait sa réapparition (Maurin et Bonnet, 1970). Elle est ensuite citée sans discontinuité jusqu'en Afrique australe (Smith, 1965). La présence de *D. marmorata* dans le golfe de Gabès est strictement limitée à une région côtière qui jouxte la lagune ou « mer » des Bibans. C'est dans ce secteur que la Pastenague marbrée est le plus fréquemment capturée. D'après Medhioub et Perthuisot (1977), la lagune des Bibans « est sé-

parée de la mer, sur une distance de 35 km, environ, par une étroite bande de terre interrompue en son milieu par la guirlande d'îlots d'El Bibans et formant ainsi deux slob (pente, en langue arabe) : slob ech Chergui (à l'est) et slob el Gharbi (à l'ouest) ». Entre le slob ech Chergui et l'un des îlots se trouve une pêcherie fixe (ou bordigue) au niveau de laquelle sont réalisées des captures de *D. marmorata* (Fig. 1C1 et 1C2).

La lagune des Bibans aux eaux très riches en sels minéraux abrite de nombreuses espèces végétales et animales (Zaouali, 1982; Zaouali et Baeten, 1985). Elle constitue, de ce fait, un site d'engraissement pour nombre de Poissons euryhalins juvéniles, notamment pour la Daurade royale, dont les pêches, au moment des migrations génétiques atteignent plusieurs centaines de tonnes (Zaouali, 1981).

Les jeunes de *D. marmorata* sont dans leur immense majorité capturés dans la lagune des Bibans. Les adultes sont rapportés, à parts quasi égales, de cette étendue d'eau et de la zone voisine du golfe de Gabès.

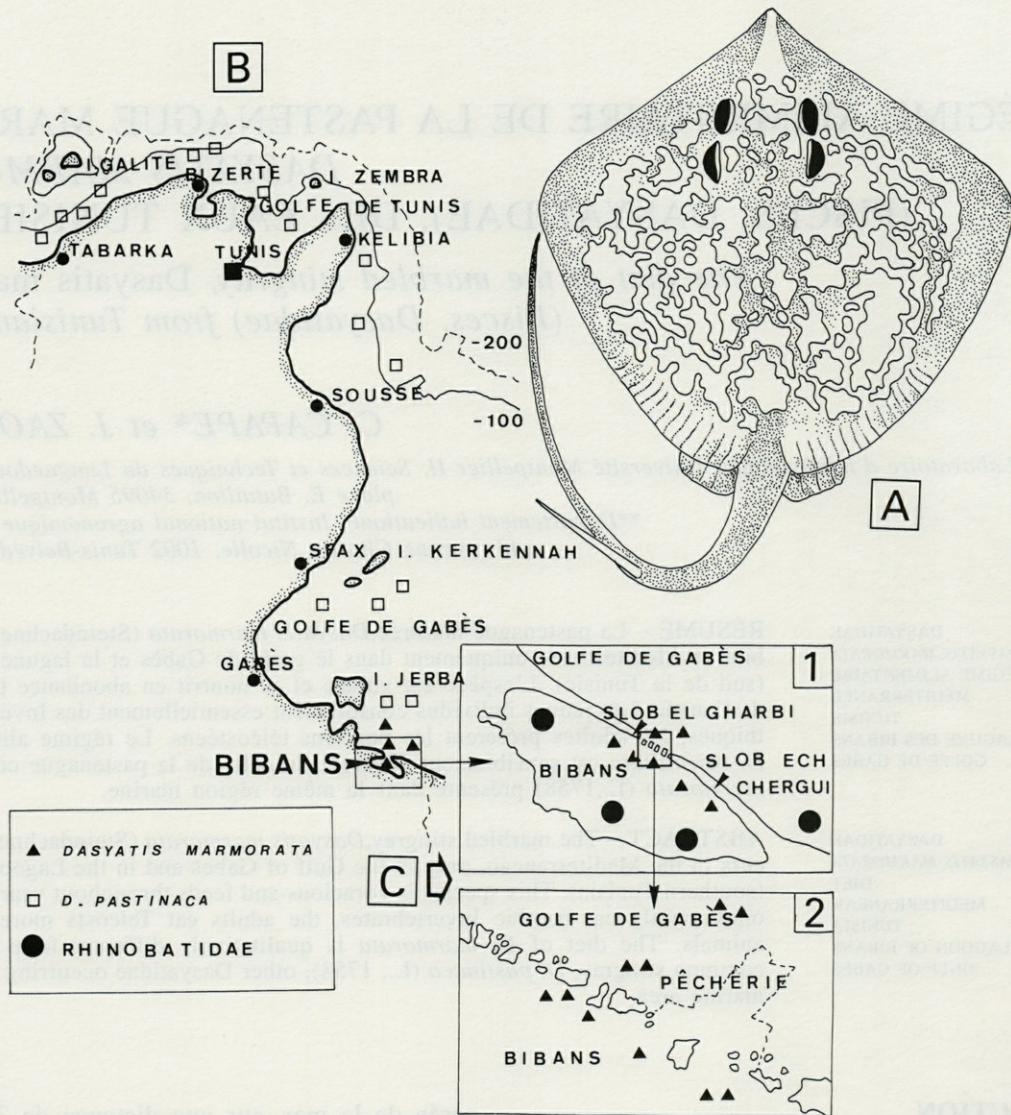


Fig. 1. — A, *Dasyatis marmorata* (Steindachner, 1892), exemplaire femelle adulte de 42 cm d'envergure discale. B, Points de captures de *D. marmorata* et de *D. pastinaca* dans les eaux tunisiennes. C, Encadrés. 1. Communications entre lagune des Bibans et golfe de Gabès. Points de captures de *D. marmorata* et des Rhinobatidae. 2. Installation de la pêcherie (d'après Medhioub et Perthuisot, 1977). Points de captures de *D. marmorata*.

A, *Dasyatis marmorata* (Steindachner, 1892), exemplar female adult at about 42 cm of disk-width. B, Caught-points of *D. marmorata* and *D. pastinaca* in Tunisian waters. C, Inserts. 1. The communications between the Lagoon of Bibans and the Gulf of Gabès. Sample points of *D. marmorata* and of Rhinobatidae. 2. Arrangements of the fishery (according to Medhioub and Perthuisot, 1977). Sample points of *D. marmorata*.

La Pastenague marbrée habite de préférence des fonds de natures diverses, sableux, vaseux, sablo-vaseux, les herbiers, les détritiques coquilliers ne dépassant pas 50 mètres.

Le comportement de *D. marmorata* semble grégaire : les captures en effet, concernent des lots relativement importants d'individus.

*D. marmorata* n'a fait l'objet que de rares études, morphologiques (Krefft, 1968; Capapé, 1983a) et bio-écologiques (Capapé, 1983b et 1990). il nous a donc paru intéressant et utile de poursuivre des recherches sur ce Sélacien, en nous

attachant dans le présent travail à son régime alimentaire.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'examen des contenus stomacaux a toujours été effectué sur du matériel fraîchement capturé de 1975 à 1979, en excellent état de conservation. Cet examen concerne 401 individus dont 177 mâles (101 jeunes et 76 adultes) et 224 femelles

(110 jeunes et 114 adultes). Sont considérés comme adultes, les mâles et les femelles ayant atteint ou dépassé respectivement 30 cm et 32 cm de largeur ou envergure discale (Capapé, 1990; Capapé et Zaouali, travail en préparation). Pour l'étude du régime alimentaire de *D. marmorata*, nous avons utilisé les paramètres suivants :

— le coefficient de réplétion (CR), défini comme le pourcentage d'estomacs pleins ou contenant des restes de nourriture, par rapport au nombre total d'estomacs examinés.

— l'indice de fréquence (IF) des proies, qui est le rapport du nombre d'estomacs contenant un certain groupe écologique de proies au nombre total d'estomacs pleins.

## RÉSULTATS

### 1) Coefficient de réplétion (CR) (tableau I)

Le CR se maintient à des valeurs élevées, il ne subit pas de variations importantes au cours de l'année pour chaque catégorie d'individus. Le CR est significativement plus élevé chez les jeunes que chez les adultes, quel que soit le sexe.

### 2) Analyse qualitative et quantitative des groupes zoologiques ingérés. Indice de fréquence (IF) (tableau II)

La part des Invertébrés benthiques dans le régime alimentaire est relativement importante chez la plupart des spécimens jeunes ou adultes, mâles ou femelles et il n'y a pas de différence significative de l'IF au cours des saisons. Les Annélides

polychètes, les Lamellibranches, les Gastéropodes et les Crustacés sont toutefois plus représentés que les Céphalopodes dans les contenus gastriques de *D. marmorata*. Les adultes consomment dans l'ensemble davantage de poissons téléostéens que les jeunes.

### 3) Analyse spécifique des proies ingérées (tableau III)

Parmi les Annélides polychètes, il faut surtout noter la présence d'espèces du genre *Nereis* (36) et parmi les Lamellibranches celles des genres *Chlamys* (15), *Tapes* (16), *Venus* (11).

Les Crustacés sont essentiellement représentés par des groupes ou genres de petite taille : Amphipodes (17), Isopodes (15) et *Alpheus* (15). Dans ce groupe zoologique, la diversité des espèces-proies est relativement élevée, 18 au moins ont été comptées.

On trouve dans les estomacs des Pastenagues marbrées, des Echinodermes de l'espèce *Asterina gibbosa* (7) essentiellement.

La diversité spécifique des Téléostéens ingérés est à la fois remarquable et importante. Parmi les 19 espèces recensées au minimum, on note celles des genres *Gobius* (26) et *Mugil* (23). Les blennies (7) sont bien représentées ainsi qu'au moins cinq espèces appartenant à l'ordre des Pleuronectiformes (23).

## DISCUSSION - CONCLUSION

Le régime alimentaire de *D. marmorata* montre que l'espèce, comme les Sélaciens, en général, est

Tabl. I. - Variations du coefficient de réplétion en fonction du sexe, de l'âge et des saisons (P, printemps; E, été; A, automne; H, hiver).

Variations of the coefficient of repletion according to sex, age and seasons.

Sexe	Mâles								Femelles							
	Jeunes				Adultes				Jeunes				Adultes			
Saisons	P	E	A	H	P	E	A	H	P	E	A	H	P	E	A	H
Estomacs examinés	36	21	19	25	19	15	22	20	21	38	21	30	26	41	19	28
Estomacs pleins	32	18	16	21	15	12	17	15	18	32	18	21	20	32	14	18
Coefficient de réplétion	88	88	84	86	79	79	77	75	85	84	85	8	77	8	74	75

Tabl. II. – A, Indices de fréquence (IF) des proies en fonction du groupe zoologique. B, Comparaison des indices de fréquence des différents groupes zoologiques consommés par *Dasyatis pastinaca* et *D. marmorata*. C, Comparaison des nombres totaux d'espèces et des nombres d'espèces par groupes zoologiques ingérés par *Dasyatis pastinaca* et *D. marmorata*. (\*) Espèces-proies ingérées communément par *D. pastinaca* et *D. marmorata*.

A, Index of frequency (IF) of preys versus zoological division. B, Comparison of indexes of frequency of the different zoological divisions consumed by *Dasyatis pastinaca* and *D. marmorata*. C., Comparison of total numbers of species and of numbers of species according to the zoological divisions consumed by *Dasyatis pastinaca* and *D. marmorata*. (\*) Species-preys ingested by both *D. pastinaca* and *D. marmorata*.

## A

Groupes zoologiques	Nombre total	IF
Annélides polychètes	87	0,27
Lamellibranches	82	0,25
Gastéropodes	42	0,13
Céphalopodes	57	0,18
Crustacés	74	0,23
Téléostéens	98	0,30
Autres groupes	18	0,06

## B

Groupes zoologiques	espèces	
	<i>D. pastinaca</i>	<i>D. marmorata</i>
Annélides polychètes	0,04	0,27
Lamellibranches	0,24	0,25
Gastéropodes	0,10	0,13
Céphalopodes	0,14	0,18
Crustacés	0,46	0,23
Téléostéens	0,32	0,30
Autres groupes	0,04	0,06

## C

Groupes zoologiques	espèces	
	<i>D. pastinaca</i>	<i>D. marmorata</i>
Nombre total d'espèces	64	60
Annélides polychètes	2	8 (4)*
Lamellibranches	9	4 (3)*
Gastéropodes	10	3 (2)*
Céphalopodes	6	4 (4)*
Crustacés	16	18 (8)*
Téléostéens	18	19 (8)*
Autres groupes	2	1 (1)

vorace : les coefficients de réplétion (CR) restent élevés tout au long de l'année. Les CR des jeunes sont significativement plus élevés que ceux des adultes, pris dans leur ensemble, quelle que soit la saison. Les jeunes s'alimentent davantage que les adultes, ce caractère est probablement la résultante d'une intense activité métabolique. Ils

trouvent, en outre, dans un habitat bien protégé, une nourriture pour le moins régulière si ce n'est abondante. Les processus de la reproduction peuvent, à la rigueur, détourner les adultes de la recherche des proies. La gestation ne semble pas, néanmoins, avoir d'impact précis sur le coefficient de réplétion.

Les indices de fréquence des différents groupes zoologiques consommés présentent une grande stabilité. Elle n'est pas modulée en fonction de la catégorie d'individus ou des saisons. Cette stabilité pourrait trouver une origine dans les populations animales qui habitent les mêmes secteurs maritimes que *D. marmorata* : ces populations ne subiraient que peu de variations qualitatives et quantitatives au cours de l'année.

L'indice de fréquence des Téléostéens est plus élevé chez les adultes que chez les jeunes en général. Cette inversion de groupe zoologique avec l'âge des individus serait liée *a priori* à de meilleures aptitudes dans la capture de proies agiles. Dans l'ensemble, le spectre des espèces ingérées identifiables montre de nettes similitudes avec la distribution des organismes benthiques, endogés, hypogés et démersaux des milieux fréquentés : lagune et zones marines proches (Zaouali et Baeten, 1985). En particulier, l'essentiel des espèces trouvées montre que sont explorés, de façon préférentielle, la zone infralittorale supérieure et les herbiers de phanérogames sans que l'on puisse faire de distinction nette entre les jeunes et les adultes. Ceci indiquerait une certaine mobilité qui montrerait des échanges fréquents entre les deux milieux qui ne seraient pas aussi isolés que pourrait le faire penser la présence d'un piège fixe. Il paraît toutefois possible que les juvéniles restent, dans leur majorité cantonnés à des zones nettement plus littorales que les adultes comme le montre une consommation préférentielle du vivale endogé *Tapes decussatus* espèce caractéristique des fonds sablo-vaseux de la zone infralittorale supérieure.

Nous avons jugé intéressant d'établir une comparaison entre les régimes alimentaires de deux Dasyatidae, l'un semi-lagunaire, *D. marmorata*, l'autre exclusivement marin, *D. pastinaca* (L., 1758). Ces deux espèces ont fait souvent l'objet de confusions en systématique. Elles vivent également dans les eaux côtières tunisiennes mais occupent des niches écologiques différentes (Capapé, 1983 et 1989). Leur répartition est représentée dans la figure 1B. Les régimes alimentaires de ces Poissons révèlent quelques analogies. Tout d'abord, les CR atteignent des valeurs élevées, 79 pour *D. pastinaca* et 81 pour *D. marmorata*. En outre, pour chacune de ces Pastenagues les groupes zoologiques ingérés sont identiques et les nombres d'espèces-proies ingérées sont sensiblement les mêmes. Cependant les tableaux II B et C font apparaître chez ces Sélaciens des variations

appréciables dans le choix des groupes zoologiques et celui des espèces-proies. La Pastenague marbrée consomme davantage d'Annélides Polychètes et de Gastéropodes que la Pastenague commune. En revanche, elle se nourrit beaucoup moins de Téléostéens et surtout de Crustacés. Parmi les groupes zoologiques, il y a peu d'espèces-proies consommées en commun par les deux Dasyatidae. Cette différence de choix des proies serait à mettre en relation, d'une part, avec le fait que l'un d'eux, *D. pastinaca*, ne pénètre pas en milieu lagunaire et l'autre part pourrait avoir un comportement à la fois plus agressif et plus démersal (Capapé, 1983b et 1989).

Les espèces d'Invertébrés benthiques, de Céphalopodes et de Téléostéens absorbés par *D. marmorata* sont à quelques exceptions près les mêmes que celles trouvées par Capapé et Zaouali (1979) dans les estomacs de *Rhinobatos rhinobatos* (L., 1758) et de *R. cemiculus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1817), autres Sélaciens capturés dans la lagune des Bibans (Zaouali, 1981). Ces résultats pourraient nous faire admettre que s'instaure une compétition entre la Pastenague marbrée et ces Rhinobatidae. En fait, la lagune des Bibans, est riche en espèces-proies et leur répartition est sensiblement la même sur toute l'étendue de cette région. Des observations réalisées, *in situ*, montre que les Rhinobatidae et *D. marmorata* sont capturées dans des zones bien différentes de la mer des Bibans (Fig. 1B). Enfin, il est possible que des Poissons consommant les mêmes espèces-proies puissent le faire à des moments de la journée différents, voire à des périodes de l'année pas forcément les mêmes. Une forme de coexistence s'est établie entre la Pastenague marbrée et les deux Rhinobates avec partage équitable des ressources trophiques. Les Rhinobates sont définis comme des « prédateurs fouisseurs » types (Capapé, 1974), fouillant le sable ou la vase avec leur museau pour y trouver et en extraire leur nourri-

ture. La présence de certains groupes zoologiques dans les contenus stomacaux des Rhinobatidae est le résultat pour ces Poissons d'une adaptation naturelle et fonctionnelle à un milieu donné. Dans le cas de *D. marmorata*, le problème est différent. La Pastenague marbrée a des affinités tropicales marquées. Présente dans la lagune des Bibans et dans le golfe de Gabès, *D. marmorata* n'est mentionnée dans aucune autre région du bassin méditerranéen. Au long des côtes atlantiques, on ne la retrouve qu'à partir de la Mauritanie. Cet important hiatus géographique s'explique par les importants mouvements tectoniques qui, au cours des temps géologiques ont affecté la Mésogée, « ancêtre de la Méditerranée » (Quignard, 1978). Cette mer disparaît et donne naissance à la Méditerranée appendice de l'océan atlantique. De nombreuses espèces disparaissent, certaines se réfugient en des régions privilégiées. Ainsi, pourrait se comprendre la distribution géographique originale de *D. marmorata*. A cette hypothèse géologique devrait s'ajouter l'éventualité d'une compétition avec *D. pastinaca*, espèce de plus grande taille qui aurait migré de l'Atlantique vers la Méditerranée, ultérieurement, à travers le détroit de Gibraltar. *D. marmorata* aurait été refoulée de certains biotopes et se serait naturellement réfugiée dans des niches écologiques auxquelles elle était bien adaptée auparavant. Alors on peut admettre que la présence de certaines espèces-proies dans les estomacs de *D. marmorata* est le fait d'une adaptation conjoncturelle, suite aux pressions sélectives exercées tout au moins par une espèce voisine.

Tout comme *D. pastinaca*, *D. marmorata* est un prédateur vorace. Globalement les groupes ingérés par ces espèces sont les mêmes. Cependant au niveau spécifique il apparaît des différences significatives. Il s'agit là d'un caractère supplémentaire permettant de séparer ces deux espèces, même s'il faut considérer ce caractère au second degré.

Tabl. III. – Liste des groupes zoologiques, genres et espèces identifiés dans les contenus stomacaux de *Dasyatis marmorata*.List of zoological divisions, genera and species identified in the stomach contents of *Dasyatis marmorata*.

Sexe	Mâles								Femelles								Total
	Jeunes				Adultes				Jeunes				Adultes				
Age	P	E	A	H	P	E	A	H	P	E	A	H	P	E	A	H	
Saisons	P	E	A	H	P	E	A	H	P	E	A	H	P	E	A	H	
Estomacs examinés	36	21	19	25	19	15	22	20	21	38	21	30	26	41	19	28	401
<b>Annélides Polychètes</b>																	
<i>Nereis</i> sp.	1	2	1	2				1	1		2	2	1	2	1	2	18
<i>N. diversicolor</i>	2	2	2	2				1	1	1	1	1	2	2	1	2	18
<i>Perinereis cultrifera</i>	2		1							2							5
<i>Platynereis dumerilei</i>				1			1			1							3
<i>Syllis variegata</i>										1							1
<i>Hermione hystrix</i>	1			1			2			1							5
<i>Aphrodite aculeata</i>					2				1								3
<i>Sabella pavonina</i>					1				2								3
Indéterminables	3	2	1	2	2	3		2	2		2	3	2	4	2	2	32
<b>Lamellibranches</b>																	
<i>Chlamys</i> sp.	1	1	1	1		1	2	1	1	1	1	1	1	1	1		15
<i>Tapes decussatus</i>	1	3	2	1			1	1	2	1	1	1	1			1	16
<i>Venus gallina</i>	1			1	1				1	2			1				8
<i>Venus verrucosa</i>						1	1	1									3
Indéterminables	3	3	2	3	2	1	2	3	3	3	3	3	3	4	3	2	43
<b>Gastéropodes</b>																	
<i>Murex trunculus</i>	1		1		1	1				1	1						6
<i>Pleurobranchia meckeli</i>		2	1				1			1							5
Nudibranches	2	1		1				1	2		1		1				9
Indéterminables	2	1	2	3	2	2	2	1	3	2	2	4	2	2	3	2	35
<b>Céphalopodes</b>																	
<i>Sepia officinalis</i>	1				1		1	1	1								5
<i>Sepia elegans</i>			1						1				1	1			4
<i>Loligo vulgaris</i>	1																1
<i>Eledone moschata</i>						1											1
Indéterminables		1	1	1	1	2	2	1	2		1	1	1	1	1	2	18
<b>Crustacés</b>																	
Amphipodes	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1		1	17
Isopodes	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1		2	1			15
<i>Squilla mantis</i>							1			1			2	1			5
<i>Peneus kerathurus</i>													1	1			2
<i>Alpheus dentipes</i>	1		2	1	1				1	1	1		1	1			10
<i>Alpheus glaber</i>	1					1			1	1			1				5
<i>Aegaeon calathracius</i>								1		1							2
<i>Sycionia carinata</i>							1				1						1
<i>Dorippe lanata</i>											1						1
<i>Dromia vulgaris</i>	1																1
<i>Pagurus bernhardus</i>	1																1
<i>Carcinus estuari</i>	1	1					1		1						1	1	6
<i>Atelecyclus rotundatus</i>									1				1				2
<i>Portumnus latipes</i>											1			1			2
<i>Macropipus depurator</i>											1			1			2
<i>Macropipus puber</i>											1						1
<i>Goneplax rhomboides</i>	1								1						1		3
<i>Dorippe lanata</i>									1	1							2
Indéterminables	1								2					1	2		6



Sipunculien											
<i>Sipunculus nudus</i>	2						1		1	4	
Indéterminables		1								1	
Echinodermes											
<i>Asterina gibbosa</i>		1		1	1			1		1	7
<i>Ophroderma longicauda</i>						1				1	2
<i>Astropecten spinulosus</i>							1			1	2
Indéterminables		1					1	1		1	4
Téléostéens											
Clupeidae	1		1		1	1	2		1		8
<i>Atherina</i> sp.	1		1			1	1		1		6
<i>Conger conger</i>								1		1	3
<i>Merluccius merluccius</i>			1		1	1			1	1	7
<i>Serranus scriba</i>		1					1		1		4
<i>Mullus surmuletus</i>		1						1	1	2	9
<i>Gobius</i> sp.	1		1			1	1		1	1	8
<i>Gobius jazo</i>		1	1	1		2	1		1	1	12
<i>Gobius gobitis</i>			1			1			1	1	6
<i>Callionymus</i> sp.								1		2	6
<i>Mugil</i> sp.						2					4
<i>Mugil aurata</i>				2	1	1	1		1		6
<i>Mugil cephalus</i>		1	1	2	1	1	1				7
<i>Blennius</i> sp.				1	2	1	1			1	7
<i>Citharus macrolepidotor</i>		1		1		1		1			5
<i>Bothus podas-podas</i>				1		1				1	5
<i>Solea solea</i>									1	1	3
<i>Microchirus variegatus</i>						1		1	1	1	6
<i>Monochirus hispidus</i>				1					1	1	4
Indéterminables				2					1	2	7

## BIBLIOGRAPHIE

- CAPAPE C., 1975. Contribution à la biologie des Dasyatidae des côtes tunisiennes. II *Dasyatis pastinaca* (Linné, 1758) : régime alimentaire. *Ann. Inst. Michel Pacha* : 1-15.
- CAPAPE C., 1976. Essai de classification des Sélaciens basé sur le régime et le comportement alimentaire. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **23** (8) : 41-42.
- CAPAPE C., 1983 a. Nouvelles données sur la morphologie des Dasyatidae (Pisces, Rajiformes) des côtes tunisiennes. *Bull. Inst. natn. scient. techn. Océanogr. Pêche Salammbô* **10** : 69-98.
- CAPAPE C., 1983 b. Répartition géographique et affinités bio-écologiques des espèces tunisiennes du genre *Dasyatis* Rafinesque, 1810 (Pisces, Rajiformes, Dasyatidae). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **28** (5) : 19-23.
- CAPAPE C., 1989. Les Sélaciens des côtes méditerranéennes : aspects généraux de leur écologie et exemples de peuplements. *Océanis* **15** (3) : 309-331.
- CAPAPE C., 1990. Observations sur la biologie de la reproduction de *Dasyatis marmorata* (Steindachner, 1892) (Pisces, Dasyatidae) de la mer des Bibans (Tunisie méridionale). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **32** (1) : 263.
- CAPAPE C. et M. DESOUTER, 1990. Dasyatidae. In : Check-list of the Fishes of the Eastern Tropical Atlantic I (Clofeta I) J.C. Quero, J.C. Hureau, C. Karer, A. Post and L. Saldanha ed., Presses de l'UNESCO, Paris, 59-63.
- CAPAPE C. et J. ZAOUALI, 1979. Etude du régime alimentaire de deux Sélaciens communs dans le golfe de Gabès (Tunisie) : *Rhinobatos rhinobatos* (L., 1758) et *Rhinobatos cemiculus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1817). *Archs Inst. Pasteur Tunis* **56** (3) : 287-305.
- COLLIGNON J. et H. ALONCLE, 1972. Catalogue raisonné des Poissons des mers marocaines, I : Cyclostomes, Sélaciens, Holocéphales. *Bull. Inst. Pêch. marit. Maroc* **19** : 164 p.
- FREDJ G. et C. MAURIN, 1987. Les poissons dans la banque de données Médifaune. Application à l'étude des caractéristiques de la faune ichthyologique méditerranéenne. *Cybium* **11** (3) : 217-288.
- KREFFT G., 1968. Knorpelfisches (Chondrichthyes) aus der tropischen Ostatlantik. *Atlantide rep.* **10** : 76 p.
- MAURIN C. et M. BONNET, 1970. Poissons des côtes nord-ouest africaines (Campagnes de la « Thalassa », 1962 et 1968). *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* **34** (2) : 125-170.
- MEDHIOUB K. et J.P. PERTHUISOT, 1977. Le comportement des eaux de la bahiret El Biban. Conséquences sur la pêche. *Bull. Off. natn. Pêch., Tunisie* **1** (1) : 23-35.
- QUIGNARD J. P., 1978. Introduction à l'ichtyologie méditerranéenne : aspect général du peuplement. *Bull. Off. Natn. Pêch. Tunisie* **2** (1-2) : 3-21.



## THE INFLUENCE OF ENVIRONMENTAL CHANGES ON WING DEVELOPMENT IN CARABIDS (Col. Carabidae) IN THE GUADIATO RIVER BASIN (SW SPAIN)

A.M. CARDENAS & C. BACH

*Departamento de Biología Animal (Sección de Zoología), Facultad de Ciencias, Universidad de Córdoba  
Avda. San Alberto Magno s/n, E-14004 Córdoba, Spain*

COLEOPTERA  
CARABIDAE  
MORPHOLOGIE  
GUADIATO

**RÉSUMÉ** – Le propos de ce travail a été l'établissement de l'impact de l'altération du milieu sur le degré de développement des ailes des Coléoptères Carabiques ripicoles. L'échantillonnage a été réalisé dans deux stations du fleuve Guadiato (SO Espagne) distantes de 22 km dont la principale différence est due à la construction du barrage de La Breña, proche de la seconde station aux conditions environnementales fluctuantes. Les résultats montrent qu'il y a une prédominance d'effectifs aptères à la première station et que les formes macroptères sont les plus abondantes dans la faune qui colonise les rivières après les inondations.

COLEOPTERA  
CARABIDAE  
MORPHOLOGY  
GUADIATO

**ABSTRACT** – The aim of this paper was to determine the effect of environmental changes on the degree of wing development in ripicolous Carabidae Coleoptera. Data were taken from two stations in the Guadiato River basin (SW Spain); the stations were separated by 22 km. The main difference between the two stations was the presence of La Breña reservoir near the second one, which resulted in frequently flooded banks. According to the results obtained, apterous morphs prevail at the first station (stable conditions), while macropterous morphs abound in the fauna that colonizes the banks of the river at the second station, after one of the frequent floodings.

### INTRODUCTION

The distribution of species over specific habitats under natural conditions is influenced by one or more factors of biotic and/or non-biotic nature, so much so that in stable, well-defined faunistic areas, the presence of certain species can be fairly predicted and their abiotic requirements can be estimated by studying the prevailing factors of the habitat in question (Thiele, 1977).

The above considerations can particularly be applied to Carabidae Coleoptera because of the close relationship they maintain with their abiotic environment. As a result, the composition of ripicolous carabid and their physiological and behavioral strategies largely depend on the characteristics of their environment and are specially affected by its stability or instability.

Lindroth (1949) and Den Boer *et al.* (1980) claimed that all carabids were originally monomorphic macropterous. However, the Carabidae

family also includes wing-dimorphic, brachypterous and apterous species (Freude *et al.*, 1976).

The factors determining the variability in the degree of wing development can be both of individual genetic (Aukema, 1990) and environmental nature (Van Huizen, 1979). In any case, such variability affects the dispersal power and survival rate of the species concerned (Den Boer, 1971, 1977).

As a rule, and according to the results obtained by Den Boer *et al.* (*op. cit.*) on the evolution of wing development in carabids, apterous and brachypterous specimens can be assumed to prevail in stable environments (essentially sylvicolous), while macropterous forms occur mainly in changeable environments (e.g. shallow river banks, intermittent streams, temporary ponds and seasonal lagoons).

The presence of a given form not always is a response to a natural change in environmental conditions. Rather, the effect of the regulation of the



Fig. 1. – On the right, the Bejarano Stream station. On the left Guadiato River station.

water ways can be a selective pressure favouring macropterous forms as a result of the introduction of unstable environments since the water level varies arbitrarily with each release.

The purpose of this work was to determine whether macropterous or wing-dimorphic morphs prevail in unstable environments with frequent changes of the conditions.

## STUDY AREA

Data were collected at two sampling stations located at the Guadiato River Basin. One, known as the Bejarano Stream (fig. 1) is a permanent water way, a tributary to the Guadiato River on its left banks. The other is at the very mouth of the Guadiato River into the Guadalquivir River half-way down its course (fig. 1). The distance between the two stations is 22 km (fig. 2) and, while the former station can be considered to be well preserved, the latter has been markedly altered by La Breña reservoir, which was constructed on the Guadiato River, a few kilometers away from the station.

## METHODS

The results were obtained from the field data collected. In order to establish possible differences between the two sampling stations, a comprehensive study including geological, pedological, climatological and vegetation data was performed. Also, soil and water from the two sampling sites were analysed (Tables I-II).

The stations were sampled each fortnight between June 1989 and November 1990 by using 30

pitfalls containing 4 % formaldehyde as a preservative and placed at distances of 15 m from each other along both river banks. Samplings were completed with data obtained by other usual entomological techniques such as hand collecting, Berlese, etc.

Once captured and identified, specimens were classified according to their degree of wing development into : (a) macropterous, (b) brachypterous or (c) apterous, according to their second wing pair was fully developed, partly developed

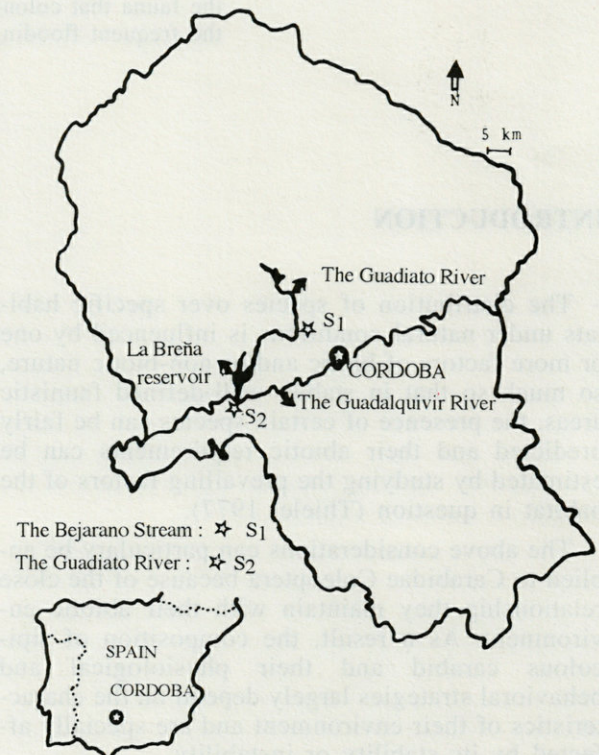


Fig. 2. – Map showing the location of the two sampling stations.

Tabl. I. – Features of the sampling stations.

	Bejarano Stream	Guadiato River
STU coordinates	30SUH35-01	30OSUG87-19
Longitude	4° 53' 50" W	5° 2' 30" W
Latitude	37° 35' 43" N	37° 49' 50" N
Altitude (m)	376	120
Lithology	Shales, lime	Quartzite, conglomerate, quartz, shales
Edaphology	Meridional dark soils, ranks	Meridional dark and red soils
Annual average precipitation (mm)	828.53	649.17
Hygrocont. Index		
Gams' P/P	2.2043	5.4097
Complementary hygrocont. Index		
Hygrocont.	24°	10°
Ocean.	66°	80°
Climax vegetation		
Alliance	Oleo–Ceratonia	Oleo–Ceratonia
Residual community	Quercion–Rotundifoliae Domain	Asparago–Rhamnetum Alliance
Association	Pyro–Quercetum–latriscetosum	Thero–Brachypodium

(i.e. wing shorter than elytra when spread) or virtually non-existent, respectively.

The results were tested with similarity test.

## RESULTS AND DISCUSSION

Table III lists the carabid species and the numbers of specimens of each captured at the two sampling stations, as well as their wing class.

In order to establish faunistic differences between the Bejarano Stream and the Guadiato River we calculated a qualitative and a quantitative similarity coefficient according to Czekanowski (Southwood, 1978) and Harrison (Southwood, op. cit.) respectively, which were found to be  $S = 0.1356$  and  $S' = 0.238$ .

Taking into account that  $S$  and  $S'$  are smaller than unity and greater than zero, faunistic overlap was not higher than 25 %, which indicates that the fauna changed considerably along the 22 km separating the two stations. Similar results were reported by Plachter (1986), who also found the carabid fauna to vary continuously along 10 control points at the basin of the Isar River (Bavaria, Germany), the flow of which is altered by a number of reservoirs, and differences to increase with the distance between the control points compared.

Tabl. II. – Analysis of water and soil from the two sampling stations.

Parameter	Bejarano Stream	River Guadiato
Conductivity (mmhos/cm)	0.50	0.25
Soluble Ca (mg/l)	3.88	1.36
Mg <sup>2+</sup> (mg/l)	2.01	0.35
Na <sup>+</sup> (mg/l)	0.51	0.56
K <sup>+</sup> (mg/l)	0.01	0.00
CO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> (mg/l)	1.06	0.00
HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup> (mg/l)	4.98	1.53
Cl <sup>-</sup> (mg/l)	0.42	0.32
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> (mg/l)	1.16	1.16
RAS (mg/l)	0.30	0.60
Water class	C <sub>2</sub> S <sub>1</sub>	C <sub>1</sub> C <sub>1</sub>
Gross elements	9.0	12.9
Sand (%)	38.5	74.6
Slime (%)	33.0	16.6
Clay (%)	28.5	8.8
Texture	Limey–clayey	Limey–sandy
pH (water) 1:2.5	6.9	8.6
pH (KCl) 1:2.5	6.6	8.1
Organic matter (%)	4.4	1.2
N (%)	0.1	0.05
Assimilable P (ppm)	3.0	6.7
Assimilable K (ppm)	137.0	118.3
Total carbonates (%)	0.0	1.3
Active limestone (%)	0.0	1.0
Exchange capacity (mg/100 g)	42.7	20.2
Exchange Ca (mg/100 g)	14.5	10.6
Exchange Mg (mg/100 g)	13.4	0.9
Exchange Na (mg/100 g)	0.7	0.9
Exchange K (mg/100 g)	0.2	0.3

As far as the degree of development of the second wing pair is concerned (Table IV) 64.2 % of the 28 species collected at the Bejarano Stream station were macropterous, 3.57 brachypterous and 32.23 % apterous (none of them are wing dimorphic species in the research area, except *Trechus fulvus*). On the other hand, 91.3 % of the 46 species found at the Guadiato River station were monomorphic and macropterous and 8.6 % were apterous – no brachypterous species were captured there –.

The result appear to reveal the prevalence of macropterous morphs at both sampling stations. Moreover, macropterous specimens accounted for 96.8 % of the carabid captured at the Guadiato

Tabl. III. – Species, number of specimens and wing classes in the two sampling stations. M = monomorphic macropterous; A = monomorphic apterous; B = monomorphic brachipterous; A/M = wing dimorphic.

Species	Number of specimens		Wing shape
	Bejarano Stream	River Guadiato	
<i>Macrothorax rugosus</i>	46	1	A
<i>Hadrocarabus lusitanicus</i>	29	–	A
<i>Trechus fulvus</i>	13	1	A/M
<i>Trechus quadristriatus</i>	25	–	M
<i>Trechus obtusus</i>	16	–	A
<i>Dischyrius rufoaeneus</i>	–	2	M
<i>Tachys scutellaris</i>	1	–	M
<i>Tachys tetraphacus</i>	–	2	M
<i>Eotachys bistriatus</i>	1	1	M
<i>Tachyura bisbimaculata</i>	–	19	M
<i>Tachyphanes lucasi</i>	–	159	M
<i>Tachyta nana</i>	–	2	M
<i>Asaphidion rosii</i>	–	12	M
<i>Asaphidion curtum</i>	1	7	M
<i>Notiophilus geminatus</i>	–	11	M
<i>Notaphus varius</i>	–	31	M
<i>Emplanes latiplaga</i>	3	–	M
<i>Trepanes maculatus</i>	–	4	M
<i>Bembidion quadripustulatum</i>	–	5	M
<i>Philochtus iricolor</i>	–	22	M
<i>Princidium laetum</i>	–	5	M
<i>Ocydromus coeruleus</i>	–	3	M
<i>Nepha genei</i>	–	5	M
<i>Nepha callosum</i>	–	1	M
<i>Synechostictus dalhi</i>	–	1	M
<i>Synechostictus cribrum</i>	–	2	M
<i>Synechostictus elongatus</i>	–	1	M
<i>Phyla tethys</i>	–	3	A
<i>Ocys harpaloides</i>	4	–	M
<i>Emphanes rivularis</i>	–	7	M
<i>Pogonus chalceus</i>	1	–	M
<i>Metallina ambiguum</i>	–	9	M
<i>Egadroma marginatum</i>	–	53	M
<i>Stenolophus teutonius</i>	–	5	M
<i>Stenolophus mixtus</i>	–	1	M
<i>Acupalpus brunneipes</i>	–	10	M
<i>Poecilus kugelanni</i>	–	1	M
<i>Poecilus purpurascens</i>	–	2	M
<i>Platysma nigrita</i>	–	–	M
<i>Steropus globosus</i>	117	–	A
<i>Amara metallescen</i>	–	1	M
<i>Sphodrus leocophthalmus</i>	1	–	B
<i>Calathus piceus</i>	1	–	A
<i>Calathus fuscipes</i>	1	–	A
<i>Calathus ambiguus</i>	66	–	M
<i>Calathus granatensis</i>	116	–	A
<i>Calathus baeticus</i>	29	–	M
<i>Calathus circumseptus</i>	3	–	M
<i>Calathus mollis</i>	2	–	M
<i>Harpalus litigiosus</i>	–	1	M
<i>Harpalus distinguendus</i>	–	1	M
<i>Ophonus hespericus</i>	–	1	M
<i>Zabrus ignavus</i>	–	1	M
<i>Anchomenus dorsalis</i>	1	–	M
<i>Anchus ruficornis</i>	11	33	M
<i>Penetretus rufipennis</i>	1	–	M
<i>Ditomis chypeatus</i>	1	–	M
<i>Chlaenius vestitus</i>	–	3	M
<i>Chlaenius velutinus</i>	–	2	M
<i>Syntomus obscuroguttatus</i>	–	3	M
<i>Syntomus foveatus</i>	–	10	A
<i>Syntomus foveolatus</i>	–	2	M
<i>Microlestes corticalis</i>	–	8	M
<i>Microlestes luctuosus</i>	–	5	M
<i>Apristus europaeus</i>	–	2	M
<i>Lionychus albonotatus</i>	–	5	M
<i>Brachinus efflans</i>	1	–	M
<i>Brachinus sclopeta</i>	3	–	M
<i>Aptinus displosor</i>	1	–	A

Tabl. IV. – Wing class distribution of the total number of species and specimens (*Trechus fulvus*, the only wing dimorphic species living in the two sampling sites, is not considered in this table).

Station \ Species	Total	%Macropterous	%Apterous	%Brachypterous
Bejarano Stream	28	64.2	32.2	3.5
Guadiato River	46	91.3	8.6	0.0

Station \ Specimens	Total	%Macropterous	%Apterous	%Brachypterous
Bejarano Stream	500	29.9	69.8	0.2
Guadiato River	466	96.8	3.2	0.0

River Station, and for only 69.8 % of those collected at the Bejarano Stream station (Table IV).

The three species prevailing in the carabid fauna of the Guadiato River (Cardenas & Bach, in press) namely *Tachyphanes lucasi*, *Egadroma marginatum*, and *Philochthus iricolor* are macropterous, whereas those prevailing at the Bejarano Stream (*Steropus globosus* and *Calathus granatensis*) are apterous. In addition, the only wing-dimorphic species common to both sampling stations, *Trechus fulvus*, occurred in its winged morph at the Guadiato River and in its apterous form on the Bejarano Stream.

The above results reveal outstanding differences in faunistic composition and wingmorphs (apterism, macropterism and brachypterism) between the two sampling stations. Taking into account that : (a) the distance between them is only 22 km; (b) the altitude difference is ca. 250 m; (c) the physico-chemical differences found in soil and water from the two river beds were not important enough to result in significant selective pressure (Thiele, 1977); and (d) the climax vegetation corresponds to *Alianza Oleoceratonion* in both seasons, the marked faunistic changes observed must be the result of the altered abiotic environment at the second sampling station.

Most macropterous taxa are associated with unstable conditions (Darlington, 1943; Den Boer, 1970; Kavanaugh, 1985; Liebher, 1988) basically as a result of the high chance of extinctions and the continuous need to colonize new suitable habitats because environmental conditions change frequently.

On the basis of the above reasoning we may state that the carabid fauna of the Guadiato River consists mainly of species of stable environments (i.e. apterous forms), and that, when the alterations resulting from the regulation of the river

flow become apparent, the ripicolous carabid fauna undergoes a change involving replacement of non flying species by flying ones capable of rapidly colonizing the river banks when they become accessible after one of the frequent floodings.

## REFERENCES

- AUKEMA B., 1990. Wing – length determination in two wing – dimorphic *Calathus* species (Col. Carabidae). *Hereditas* **113** : 159-202.
- BOER DEN P.J., 1970. On the significance of dispersal power for populations of Carabid Beetles (Col. Carabidae). *Oecologia* (Berl.) **4** : 1-28.
- BOER DEN P.J., 1971. On the dispersal power of Carabid Beetles and its possible significance. *Miscell. Papers*, L.H. Wageningen **8** : 119-137.
- BOER DEN P.J., 1977. Dispersal power and survival. *Miscell. Papers*, L.H. Wageningen **14**.
- BOER DEN P.J., T.H. VAN HUIZEN, W. DEN BOER DAANAJE, B. AUKEMA and C.F.M. DEN BIEMAN, 1980. Wing polymorphism and dimorphism in Ground Beetles as stages in an evolutionary process. *Entom. Gen.* **6** : 107-134.
- CARDENAS A.M. & C. BACH. The effect of river damming on the composition and structure of two ripicolous carabid communities in the SW of the Iberian Peninsula. *Environmental Conservation* (in press).
- DARLINGTON P.J., 1943. Carabidae of mountains and islands : data on the evolution of isolated faunas and on atrophy wings. *Ecol. Monographs* **13** : 37-64.
- FREUDE H., K.W. HARDE and G.A. LOHSE, 1976. Die käfer Mitteleuropas. **2**.
- HUIZEN VAN T.H.P., 1979. Individual and environmental factors determining flight in Carabid beetles. *Miscell. Papers*. Landb. Wageningen **18** : 199-211.

KAVANAUGH D.H., 1985. On wing atrophy in Carabid Beetles (Col. Carabidae) with special reference to Nearctic *Nebria*; 408-431. In G.E. Ball. Taxonomy, Phylogeny and Zoogeography of Beetles and Ants. Junk, The Hague.

LIEBHER J.K., 1988. Brachyptery and Phyletic size increase in Carabidae (Coleoptera). *Ann. Ent. Soc. Am.* **81** (2) : 157-163.

LINDROTH C.H., 1949. Die Fennoskandischen Carabidae. Allgemeiner Teil. Kungl. Vetensk. Vitterh. Samh. Handlung, sér. b **4** (3) : 1-911.

PLACHTER H., 1986. Composition of the Carabid Beetle fauna of Natural Riverbanks and of Man-made

Secondary habitats. In Den Boer *et al.* Carabid Beetles. Gustav Fischer : Stuttgart. New York : 509-535.

SOUTHWOOD T.R.E., 1978. Ecological Methods with particular reference to the study of insect populations. London. Chapman & Hall. 524 p.

THIELE H.U., 1977. Carabid Beetles in their Environments. Springer, Berlin, Heidelberg. New York. 369 p.

Reçu le 23 mai 1991; received May 23, 1991  
 Accepté le 13 février 1992; accepted February 13, 1992

flow because species of the epicoelous carabid fauna undergoes a change involving replacement of non flying species by flying ones capable of rapidly colonizing the river banks when they become accessible after one of the frequent flood-

REFERENCES

ALLEN J.B., 1980. Wing - length determination in two wing - dimorphic Carabid species (Col. Carabidae). *Wetland* **11** : 129-132.

BOER DEN B., 1970. On the significance of dispersal power for populations of Carabid beetles (Col. Carabidae). *Oecologia* (Berlin) **4** : 1-28.

BOER DEN B., 1971. On the dispersal power of Carabid beetles and its possible significance. *Wetland* **2** : 119-127.

BOER DEN B., 1977. Dispersal power and survival. *Wetland* **8** : 149-157.

BOER DEN B., TH. VAN HUIJZEN, W. DEN BOER, G.A.M. DE ALKENA and E.M. DE BIKMAN, 1980. Wing polymorphism and dispersal power in Ground Beetles as related to an ecological process. *Wetland* **11** : 187-194.

CARDENAS A.M. & C. BACH, 1991. The effect of river channeling on the composition and structure of riverbank carabid communities in the SW of the Iberian Peninsula. *Environmental Conservation* (in press).

DARLINGTON P.J., 1943. Carabids of mountains and plains : data on the evolution of isolated forms and on winged forms. *Ent. Monographs* **13** : 1-64.

FREUDE H., K.W. HÄRDIG and G.A. LÖHLE, 1978. Die Käfer Mitteleuropas. **2**.

HUIJZEN VAN T.H.B., 1979. Individual and environmental factors determining flight in Carabid beetles. *Wetland* **10** : 199-211.

River Station, and for only 69.8% of those collected in the Betanico stream station (Table IV).

The three species prevailing in the carabid fauna of the Guadalupe River (Cardenas & Bach, 1991) namely *Leptochorus luteus*, *Agathidium punctatum* and *Polydora punctata* are the most common species found prevailing in the Betanico stream (Agathidium luteus and Leptochorus luteus) and the Guadalupe river (Agathidium luteus and Polydora punctata) in both sampling stations. *Leptochorus luteus* occurred in the wetland morph at the Guadalupe River and in its adjacent form on the Betanico stream.

The above results reveal outstanding differences in faunistic composition and wing polymorphism, macropterism and brachypterism between the two sampling stations. Taking into account that : (a) the distance between them is only 12 km; (b) the altitude difference is ca. 250 m; (c) the physico-chemical differences found in soil and water from the two river beds were not important enough to result in significant selective pressure (Table 1977); and (d) the climate corresponds to Atlantic Oceanic weather in both seasons, the marked faunistic changes observed must be the result of the direct effect of channeling at the second sampling station.

Most macropterous taxa are associated with unstable conditions (Darlington, 1943; Den Boer, 1970; Kavanagh, 1985; Liebherr, 1988) particularly as a result of the high chance of extinction and the conditions need to colonize new suitable habitats because environmental conditions change frequently.

On the basis of the above reasoning we may state that the carabid fauna of the Guadalupe River consists mainly of species of stable environments (i.e. apterous forms), and that when the above-mentioned changes resulting from the regulation of the river



# INTERACTIONS ENTRE PRÉDATEURS APHIDIPHAGES ET LA FOURMI *TAPINOMA SIMROTHI*, SUR ORANGERS EN KABYLIE

*Interactions between aphidiphagous predators  
and the ant Tapinoma simrothi, on orange-trees in Kabylia*

D. DARTIGUES

Université Paul Sabatier, Laboratoire d'Entomologie, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cédex, France

CITRUS  
APHIDE  
PRÉDATEUR  
FOURMI

**RÉSUMÉ** – Sur orangers au printemps, le pourcentage de colonies d'aphides détruites est en corrélation avec l'évolution numérique des prédateurs. Les Syrphes, principalement *Epistrophe balteata*, constituent 26 % des prédateurs quand le nombre des aphides commence à diminuer. Etant données leur grande voracité et leur intervention précoce, les Syrphes jouent le rôle majeur dans cette régulation. Les Cécidomyies sont les plus nombreuses (58 %), mais comme les Scymnini, leur voracité est faible et leur intervention est tardive. Les Coccinellini connues pour être des prédateurs très efficaces, sont abondantes seulement sur les jeunes arbres. *Tapinoma simrothi* est la fourmi la plus commune dans les vergers. En plus de ses effets directs et positifs sur la multiplication des aphides, elle intervient indirectement en perturbant l'activité des prédateurs. Aucune agression n'est notée sur ces prédateurs.

CITRUS  
APHID  
PREDATOR  
ANT

**ABSTRACT** – On orange-trees in spring, the percentage of destroyed colonies of aphids correlates with the numeric evolution of predators. Syrphids, mainly *Epistrophe balteata*, constitute 26 % of predators when the number of aphids begins to decrease. Given their great voracity and their precocious intervention, Syrphids play the major part in this regulation. Cecidomyids are the most numerous (58 %), but like Scymnini, their voracity is feeble and their intervention is late. Coccinellini known to be very affective predators, are abundant only on young trees. *Tapinoma simrothi* is the most current ant in orchards. In addition to its direct and positive effects on the multiplication of aphids, it interferes indirectly by disturbing the activity of predators. No attack is noted on these predators.

## INTRODUCTION

En zone méditerranéenne occidentale, les infestations de pucerons sur agrumes sont essentiellement printanières. Elles sont surtout régulées par les prédateurs (Coccinelles, Syrphes, Chrysopes et Cécidomyies), l'impact des parasites (Aphidiides) est mineur (Stary *et al.*, 1975; Lyon, 1979; Aroun, 1985). En Kabylie (Algérie) où *Toxoptera aurantii* (Boyer de F) est l'espèce dominante sur arbres âgés, c'est généralement vers la fin mai que le niveau des populations diminue. Pourtant les conditions climatiques restent encore favorables pour le développement des pucerons. Certes, il existe une relation entre la diminution des effectifs de pucerons et le nombre de colonies détruites (Dartigues, 1991), mais la relation entre cette destruction et

l'intervention des ennemis naturels des pucerons reste à préciser. C'est l'un des objectifs de cette note. Un inventaire des espèces aphidiphages a été récemment établi pour la Mitidja (plaine de l'Algérois, située à une centaine de kilomètres de la Kabylie) par Aroun (1985), mais aucune étude quantitative n'a été faite à ce jour.

Il est bien connu que l'activité des prédateurs, et parfois des parasites est sensiblement atténuée avec la visite des fourmis (El-Ziady et Kennedy, 1956; Bartlett, 1961; Way, 1963; Bradley et Hinks, 1968; Bradley, 1973; Tilles et Wood, 1982; Adenuga et Adeboyeku, 1983; Kreiter, 1985). Elles peuvent, soit les maintenir à distance et perturber leur activité, soit les tuer à tous les stades de leur développement. Par ailleurs, nous avons montré que *Tapinoma simrothi* Krausse, la fourmi la plus

fréquente sur agrumes, joue un rôle positif sur la croissance des populations de *T. aurantii* (Dartigues, 1992). Les effets directs sur la multiplication des pucerons n'excluent pas cependant une intervention des fourmis sur les prédateurs. C'est cet aspect qui est abordé dans la seconde partie du présent travail.

## MATÉRIEL ET MÉTHODE

L'évolution numérique des populations de pucerons et le pourcentage des colonies détruites ont été étudiées sur des Orangers de la variété Thomson Navel, au printemps durant 3 années successives (1985 à 1987), dans un verger de Oued-Aïssi de la région de Tizi-Ouzou en Algérie (Dartigues, 1991). Le contrôle visuel hebdomadaire portait sur des groupes d'une quarantaine d'arbres âgés de 40 à 50 ans (diamètre de la couronne externe : 3 à 4 m). Pour chaque arbre, 40 rameaux de la couronne externe et 4 rameaux tendres (gourmands) internes étaient suivis toutes les semaines. Cette étude a montré que malgré une hétérogénéité des infestations au niveau des rameaux et des arbres, sur des parcelles de même nature l'évolution des populations de pucerons est similaire, et ceci au cours des 3 années. L'effectif des populations d'aphides commence à diminuer vers la fin du mois de mai lorsque le pourcentage de colonies détruites se situe entre 40 et 50 %. Une colonie est considérée comme détruite quand plus de la moitié des pucerons qui la composent sont morts sur la feuille, ou quand cette dernière, enroulée et crispée, présente de nombreuses piqûres avec des pucerons épars séparés par des plages de miellat. Parallèlement à ces observations, un contrôle visuel de même type (40 rameaux externes et 4 gourmands / arbre sur un ensemble de quelques dizaines d'arbres) est effectué dans le même verger avec prélèvement des rameaux infestés vers 18 heures, quand les températures sont plus favorables à l'activité des prédateurs. Ainsi chaque semaine, plusieurs dizaines à une centaine de rameaux contaminés (soit 1 000 à 6 000 pucerons avec les prédateurs) sont récoltés pour être analysés au laboratoire. Ce contrôle visuel avec prélèvement des rameaux a été préféré au frappeage à cause de l'hétérogénéité des infestations au niveau des arbres et de son caractère plus sélectif pour les aphidiophages.

Pour l'étude de l'influence de *T. simrothi* sur les prédateurs, nous avons choisi des rameaux très tendres (gourmands) et qui sont toujours les plus infestés. Au début du mois de mai, nous repérons des gourmands présentant un début d'infestation similaire sur des arbres connus pour être régulièrement visités par *T. simrothi*, et sur des arbres non visités dont le tronc est protégé à la glu. A la fin de mai, lorsque le déclin des populations

aphidiennes commence, nous analysons le contenu biologique de ces rameaux (pucerons vivants, pucerons vidés, prédateurs) sur les 5 premiers rangs foliaires en partant de la rosette apicale. L'approche comportementale concernant l'action directe des fourmis sur les prédateurs est réalisée en utilisant des cages expérimentales à deux compartiments communicants (5 x 8 x 3 cm); l'un reçoit les ouvrières, l'autre la feuille portant les aphides et prédateurs. Sachant que l'activité des prédateurs, et en particulier des Syrphes peut varier en fonction du jour et de la nuit (Ankersmit *et al.* 1986), la durée des expériences est de 6 heures avec 3 heures de jour et 3 heures de nuit.

## RÉSULTATS

Parmi les principaux groupes et espèces aphidiophages, nous avons recensé :

— des Syrphes prédateurs à l'état larvaire, surtout représentés par *Epistrophe balteata* Deg (environ 80 % des Syrphes).

— des larves de Cécidomyies non déterminées, de couleur jaune paille à jaune orangé. Ces larves de petite taille sont difficiles à observer du fait de leur localisation sous les aphides.

— des Coccinelles de la tribu des Coccinellini : *Coccinella septempunctata* L. et *Adonia variegata* Gze.

— des petites coccinelles de la tribu des Scymnini : *Pullus subvillosus* Gze et *Scymnus interruptus* Gze.

— des Chrysopes, essentiellement représentées par *Chrysopa septempunctata* Wesn.

Des Hyménoptères Aphidiides, sont aussi répertoriés, notamment *Lysiphlebus ambiguus* Hal. Leur parasitisme ne semble pas avoir une grande incidence sur les populations aphidiennes : on note un maxima d'environ 10 % colonies détruites par parasitisme en mai.

### *Evolution numérique des prédateurs*

Cette évolution est étudiée au printemps, durant trois années, en fonction du pourcentage du nombre de colonies détruites dans le verger (tableau IA).

Au moment de l'inflexion des populations de pucerons (fin mai), le pourcentage de colonies détruites se situe entre 40 et 50 %. Nous notons alors 84 % de Diptères prédateurs (26 % de Syrphes et 58 % de Cécidomyies). Mais l'intervention des Syrphes est la plus précoce. Les Scymnini sont assez tardives et ne sont abondantes qu'en juin lorsque la majorité des colonies sont détruites. Sur ces arbres âgés les Chrysopes et les Coccinellini

Tabl. I. - A, nombre de prédateurs/1000 aphides vivants ( $\bar{X} \pm SE$ ), en fonction du temps et du pourcentage de colonies détruites ( $\bar{X} \pm SE$ ). B, nombre d'aphides ( $\bar{X} \pm SE$ ) et de prédateurs observés (fin mai 1987) sur des rameaux tendres, en présence (V) et absence (L) de fourmis.

A, number of predators/1000 living aphids ( $\bar{X} \pm SE$ ), according to time and percentage of destroyed colonies ( $\bar{X} \pm SE$ ). B, number of aphids ( $\bar{X} \pm SE$ ) and predators observed (late may 1987) on tender shoots, with (V) and without (L) ant-attendance.

A						B		
						L	V	
						Nombre de rameaux	12	12
date	11 au 17.05	18 au 24.05	25 au 31.05	01 au 07.06	08 au 14.06	Nombre d'aphides vivants	1070 89 $\pm$ 29	3860 322 $\pm$ 54
% destruction	4 $\pm$ 4	20 $\pm$ 7	44 $\pm$ 2	71 $\pm$ 10	83 $\pm$ 9	morts	1280 107 $\pm$ 25	940 78 $\pm$ 33
								(2)
syrphes	0,3 $\pm$ 0,3	1,5 $\pm$ 0,5	3,5 $\pm$ 1 26%(1)	5,8 $\pm$ 1,2	7,6 $\pm$ 2,3		8	13
cécidomyies	0	1 $\pm$ 0,3	7,8 $\pm$ 1,6 58%	18,1 $\pm$ 6,9	25,3 $\pm$ 10,4		25	31
coccinellini	0,5 $\pm$ 0,3	0,7 $\pm$ 0,2	0,3 $\pm$ 0,3 2,5%	1,2 $\pm$ 0,9	0,5 $\pm$ 0,3		0	1 (3)
scymnini	0	0,3 $\pm$ 0,3	1,5 $\pm$ 1 11%	3,3 $\pm$ 1,5	6,7 $\pm$ 2,9		5	6
chrysopes	0	0,3 $\pm$ 0,3	0,3 $\pm$ 0,3 2,5%	0,8 $\pm$ 0,5	0,3 $\pm$ 0,3		0	0
Total	0,8	3,8	13,4	29,2	40,4		38	51

(1) sur le total des prédateurs. (2)  $P < 0,001$ : test de Pearson. (3) corrélation à  $P < 0,05$ : test de Spearman.

sont relativement rares, puisqu'ensemble, à la fin de mai, elles ne représentent que 5 % des prédateurs.

Une récolte de prédateurs effectuée sur les jeunes plants (âgés de 5 ans) au moment des maxima d'infestation des aphides permet d'observer une distribution différente des prédateurs : Syrphes (22 %), Cécidomyies (37 %), Coccinellini (21 %), Scymnini (17 %), Chrysopes (3 %). Sur ces jeunes Orangers les Coccinellini sont nettement plus abondantes que sur les arbres plus âgés.

#### Influence de *T. simrothi* sur les prédateurs

Le pourcentage de colonies d'aphides détruites est nettement plus faible sur les arbres visités par *T. simrothi* que sur les arbres non visités (Dartigues, 1991). Dans la partie du verger où nous avons réalisé notre étude, nous observons à la fin mai sur les gourmands 12 % de colonies détruites sur les arbres âgés visités par les fourmis et 59 % sur les arbres non visités. Le nombre d'aphides et de prédateurs prélevés sur des gourmands à cette date sont rapportés dans le tableau I B.

Nous constatons que le nombre total des pucerons est plus élevé sur les rameaux visités (V) que sur les rameaux témoins portant les aphides libres (L). Ceci est dû aux effets directs multiplicateurs des fourmis sur les pucerons. Pour un nombre de

prédateurs important (51) sur les rameaux visités, supérieur à celui des rameaux témoins (38), le nombre de pucerons morts (vidés) reste plus faible : 940 pour V contre 1 280 pour L. Pourtant aucune carence en prédateurs n'est notée dans V, et la distribution des 5 groupes d'aphidiphages est qualitativement semblable (Spearman :  $P < 0,05$ ). Ajoutons à cela, qu'aucun transport d'aphides morts ou vivants n'est noté, que ce soit dans la nature ou au laboratoire sur des colonies visitées. La mortalité enregistrée en présence des fourmis n'est donc pas sous-estimée. Dans les deux situations (L et V), nous pouvons estimer l'efficacité des aphidiphages sur les pucerons par le rapport nombre d'aphides morts/nombre de prédateurs : il est de 34 pour L contre seulement 18 pour V. Le rapport du nombre d'aphides vivants/nombre de prédateurs est plus élevé pour V (76) que pour L. (28). Les fourmis ont donc une influence négative sur l'activité des aphidiphages.

Pour tenter de connaître la nature de l'action des ouvrières de *T. simrothi* sur les aphidiphages, nous introduisons ces prédateurs dans les cages expérimentales. Sur 23 Syrphes, 29 Cécidomyies, et 7 Scymnini laissées avec les fourmis, seules une larve de Syrpe et une larve de Cécidomyie sont mortes ne présentant aucune trace d'agression. De plus, les prédateurs se trouvent en position un peu décentrée sur les colonies d'aphides visitées.

L'action des fourmis ne semble pas s'exercer d'une façon directe sur les prédateurs. Les ouvrières doivent perturber leur mobilité et/ou les dissuader.

## DISCUSSION

La liste des principaux prédateurs de pucerons répertoriés dans les orangeries de Kabylie est analogue à celle présentée par Aroun (1985) pour la Mitidja, bien que la présence des Cécidomyies ait été confirmée par l'auteur plus tard (communication personnelle). L'abondance des prédateurs et la chronologie de leur apparition ne suffisent pas pour attester de leur efficacité, il est nécessaire de connaître aussi leur voracité. Cette dernière peut être estimée à partir des valeurs rapportées par quelques auteurs : Lyon (1973), Lyon et Goldlin de Tienenau (1974), Iperti (1974), Bondarenko (1981), Gus'Ev (1981), Plotnikov (1981), Ankersmit *et al.* (1986). Les larves de Syrphes et en particulier celles d'*E. balteata* peuvent vider en moyenne 200 à 300 aphides/semaine, beaucoup plus lorsqu'elles sont âgés. Il en est de même pour d'autres prédateurs tels que les larves et adultes de Coccinellini et les larves de Chrysope. Par rapport à ces aphidiphages, le pouvoir de prédation reste inférieur à 1/8 pour les Scymnini et inférieur à 1/10 pour les Cécidomyies. Ces derniers prédateurs sont dits « de faiblesse » et n'interviennent que tardivement. Ainsi sur les arbres âgés, les Syrphes grâce à leur voracité, leur précocité d'action, et leur nombre relativement élevé, jouent le rôle majeur dans la régulation des populations aphidiennes. Sur les jeunes plants, pour lesquels nous n'avons que des données plus limitées, les Coccinellini semblent avoir un impact similaire à celui des Syrphes. Mais il est connu que *C. septempunctata* et *A. variegata* sont des espèces inféodées aux strates herbacées et arbusculaires (Iperti, 1974). Enfin, malgré leur faible voracité et leur apparition un peu tardive, les Cécidomyies restent numériquement les plus abondantes. Ce phénomène est probablement dû à une meilleure répartition des pontes et à la faible mobilité des larves (Plotnikov, 1981). Ce sont des prédateurs complémentaires très utiles pour l'extermination complète des colonies.

On sait que *T. simrothi* a une influence bénéfique directe sur *T. aurantii*, qui se manifeste au niveau de la ponte, du développement des larves, et du déplacement des aphides. Il faut maintenant ajouter une intervention sur les prédateurs. Cette fourmi est surtout active en fin de soirée et durant une partie de la nuit, donc au moment où des aphidiphages importants, tels qu'*E. balteata* sont normalement les plus actifs (Ankersmit *et al.*, 1986). Cependant, la fourmi n'est pas agressive (Rosen,

1967; Stary, 1969), et de plus les résultats expérimentaux, l'ont confirmé sur les prédateurs. La possibilité d'un transport par les fourmis de pucerons morts (Wellenstein, 1952), pourrait expliquer la faible mortalité de pucerons enregistrée. Mais, sur orangers dans la nature comme en laboratoire, nous n'avons pas noté un tel transport. Par contre, nous l'avons observé en été sur amandier après une très forte pullulation printanière de *Hyalopterus pruni* Geoffr, lorsqu'il ne reste plus un seul puceron vivant sur les feuilles. Dans ce cas, les ouvrières peuvent transporter quelques individus morts, mais intacts, englués dans le miellat. Il s'agit là d'un mode de récolte du miellat résiduel pratiqué par les fourmis en l'absence de pucerons vivants.

Finalement, il est peu probable que *T. simrothi*, fourmi non agressive, agisse directement sur les prédateurs. Une explication s'appuyant sur un rôle passif des fourmis peut être proposée. Les passages fréquents des ouvrières dans les colonies associées aux nombreuses sollicitations qu'elles réalisent sur les aphides, font que le temps d'exposition de ces derniers aux prédateurs est réduit. Ce temps d'exposition est par exemple relativement faible en mai, lorsque les jeunes colonies de pucerons sont bien visitées par les fourmis et quand les prédateurs sont peu nombreux. Au contraire en juin, la « balance » est inversée : le rapport numérique ouvrières/aphides est plus faible, l'activité des fourmis est souvent réduite aux pucerons des plantes adventices, et le nombre des prédateurs est élevé.

REMERCIEMENTS – L'auteur exprime sa reconnaissance aux entomologistes de l'I.N.R.A. (Antibes, Valbonne, Montpellier) et I.N.A. (Alger) pour leur aide dans la détermination des espèces et la documentation.

## BIBLIOGRAPHIE

- ADENUGA A.O. et K. ADEBOYEKU, 1983. Influence of *Camponotus acropinensis* Mayr (Hym. formicidae) on the multiplication of *Aphis craccivora* Koch (Hom. Aphididae). *Rev. Zool. Afr.* **97** : 836-845.
- ANKERSMIT G.W., H. DIJKMAN, N.J. KEUNING, H. MERTENS, A. SINS et H.M. TAKOMA, 1986. *Epi-syrphus balteatus* as a predator of the aphid *Sitobion avenae* on winter wheat. *Ent. exp. & appl.* **42** : 271-277.
- AROUN M., 1985. Les aphides et leurs ennemis naturels en vergers d'agrumes de la Mitidja. *Premières journées d'études*. I.N.A. Alger, 1-6.
- BARTLETT B.R., 1961. The influence of ants upon parasites, predators, and scale insects. *Ann. Ent. Soc. Am.* **50** : 543-551.
- BONDARENKO N.V., 1981. Utilisation des insectes aphidiphages pour la lutte contre les pucerons en

- serre. *In* Lutte biologique et intégrée contre les pucerons. Colloque Franco-soviet, 1979, I.N.R.A. Ed., Paris, 39-45.
- BRADLEY G.A., 1973. Effect of *Formica obscuripes* (Hym. Form) on the predator-prey relationships between *Hyperaspis congressis* (Coleo-Coccin) and *Touneyella numionatium* (Hom. Coccid). *Can. Ent.* **105** : 1113-1118.
- BRADLEY G.A. et J.D. HINKS, 1968. Ants, aphids, and jack pine in Manitoba. *Can. Ent.* **100** (1) : 40-50.
- DARTIGUES D., 1991. Répartition spatio-temporelle des aphides et influence des fourmis, sur orangers en Kabylie. *Fruits* **46** : 461-469.
- DARTIGUES D., 1992. Effets de *Tapinoma simrothi* (Hym. Formicidae) sur le déplacement, la fécondité et le développement de *Toxoptera aurantii* (Hom. Aphididae). En préparation.
- EL-ZIADY S. et J.S. KENNEDY, 1956. Beneficial effects of the common garden ant *Lasius niger* L. on the black bean aphid *Aphis fabae* Scopoli. *Proc. R. Ent. Soc. Lond.* **31** (1) : 61-65.
- GUS'EV. G.V., 1981. Particularités biologiques des aphidiphages et possibilités de leur utilisation pratique en plein champ pour la protection des cultures. *In* Lutte biologique et intégrée contre les pucerons. Colloque Franco-Soviet, 1979, I.N.R.A. Ed., Paris, 25-38.
- IPERTI G., 1974. Les principaux auxiliaires entomophages Coléoptères. *In* Les organismes auxiliaires en verger de pommiers. OILB/SROP, 111-121.
- KREITER S., 1985. Etude biologique d'*Olla v-nigrum* (Mulsant) et essai de quantification de l'action prédatrice d'*Adalia bipunctata* (L) contre les aphides en vergers de pêchers. Thèse Univ. Aix-Marseille III, 324 p.
- LYON J.P., 1973. Les Syrphes prédateurs. *Entomops*, Nice, 29, 129-134.
- LYON J.P., 1980. Les pucerons en agrumiculture. CR. Journées citrus Côte d'Azur, 1979, OILB/INRA, Antibes, 2 p.
- LYON J.P. et P. GOLDLIN de TIEENAU, 1974. Diptères : les Syrphes prédateurs. *In* Les organismes auxiliaires en verger de pommiers. OILB/SROP, 163-170.
- PLOTNIKOV V.F., 1981. Efficacité de l'utilisation d'insectes aphidiphages pour la protection des cultures maraichères sous verre. *In* Lutte biologique et intégrée contre les pucerons. Colloque Franco-soviet, 1979, I.N.R.A. Ed., Paris, 59-65.
- ROSEN D., 1967. On the relationships between ants and parasites of coccids and aphids on citrus. *Beitr. Ent.* **17** (1/2) : 281-286.
- STARY P., 1969. Aphid - Ant - Parasite relationship in Iraq. *Insectes soc. Paris* **16** : 269-278.
- STARY P., F. LECLANT, J.P. LYON, 1975. Aphidiides (Hym) et Aphides (Hom) : I - Les Aphidiides. *Ann. Soc. ent. Fr.* **11** : 745-762.
- TILLES D.A. et D.L. WOOD, 1982. The influence of carpenter ant (*Camponotus modoc*) (Hymenopt : Formicidae) and attendance on the development and survival of aphids *Cinara Spp* (Homopt. Aphididae) in a giant sequoia Forest. *Can. Ent.* **114** : 1133-1142.
- WAY M.J., 1963. Mutualism between ants and honeydew - producing Homoptera. *Ann. Rev. Ent.* **8** : 307-344.
- WELLENSTEIN G., 1952. Zur Ernährungsbiologie der roten Waldameisen (*Formica rufa* L.). *Z. Pflkrankh. Pflschutz* **59** : 430-451.

Reçu le 12 juillet 1991; received July 12, 1991  
 Accepté le 13 décembre 1991; accepted December 13, 1991



## AMAKUSANTHURA IBERICA N.SP., FIRST RECORD OF THE GENUS AMAKUSANTHURA IN EUROPE (CRUSTACEA, ISOPODA, ANTHURIDEA)

P. REBOREDA<sup>(1)</sup> and J.W. WÄGELE<sup>(2, 3)</sup>

<sup>(1)</sup> Depto. de Biología Animal, Universidad Santiago de Compostela, Spain

<sup>(2)</sup> Fachbereich Biologie, Universität Oldenburg, 2900 Oldenburg, Germany

<sup>(3)</sup> Present address : Fakultät für Biologie, Universität Bielefeld, 4800 Bielefeld, Germany

CRUSTACEA ISOPODA  
ANTHURIDAE  
AMAKUSANTHURA IBERICA  
NORTH-WESTERN SPAIN

CRUSTACÉS ISOPODES  
ANTHURIDAE  
AMAKUSANTHURA IBERICA  
NORD-OUEST ESPAGNOL

**ABSTRACT** – *A. iberica*, a new species of the genus *Amakusanthura* Nunomura, 1977, is the first representative of this genus in Europe. It was found in north-western Spain. It is characterized by form and setation of the tail fan. The genus, until now, was known from the Caribbean, the Atlantic coast of North America and from several Indopacific localities, especially from Australia.

**RÉSUMÉ** – *A. iberica*, nouvelle espèce du genre *Amakusanthura* Nunomura, 1977, est le premier représentant du genre en Europe. Il provient du Nord-Ouest de l'Espagne. Il se caractérise par la forme et la chétotaxie de l'éventail caudal. Jusqu'à maintenant, le genre était connu de la région des Caraïbes, de la Côte Atlantique Nord-Américaine et de diverses localisations indopacifiques, notamment en Australie.

### RESULT

Suborder Anthuridea Leach, 1814

Family Anthuridae Leach, 1814

*Amakusanthura iberica* n. sp.

Holotype : immature adult, 8.2 mm, in the collection of the Departamento de Biología Animal de la Universidad de Santiago de Compostela, Spain.

Type locality : north-west Spain, Ria de Ferrol, 43°23'18" N, 8°15'37" W, 13 m depth, collected on November 12th, 1987.

Paratypes : 1 immature adult, 10.8 mm; 1 immature adult, 9.5 mm; both from type locality.

### Diagnosis

*Amakusanthura* with 3 free pleonites, pleonites 4 and 5 dorsally fused; pleotelson dorsally with 2 pairs of long setae and 4 pairs of setae on apical notch (Fig. 1 : T); uropodal exopod oval, with deep sinuosity on distal lateral margin (Fig. 3 : Urp Ex).

### Description of holotype

Body about 10 times longer than wide. Cephalothorax elongate rectangular in dorsal view (Fig. 1), with small dorsolateral eyes. Relative dorsal length of somites : C < 1 = 2 > 3 < 4 < 5 = 6 > 7 = pleon. Relative width of somites : C < 1 < 2 < 3 < 4 = 5 > 6 > 7 > pleon.

The pleon is as long as pleonite 7, with first 3 pleonites separated by sutures, pleonites 4 and 5 only laterally separated by suture lines (Fig. 1).

Antennule (Fig. 1 : A1) with 3 peduncular and 3 flagellar articles. First flagellar article short, ring-like, with 1 feather-like bristle; second article the longest; third article small, bearing 3 aesthetascs and 3 simple setae. Antenna (Fig. 1 : A2) with 5 peduncular articles (article 1 not seen in Fig. 1), 3 short flagellar articles; last article bearing about 20 simple setae.

Mandible (Fig. 1 : Md) with short, blunt *pars molaris*, lamina dentata notched, but not distinctly serrated; *pars incisiva* with 3 teeth; palp of 3 articles, last article shortest, with 5 apical simple setae. First maxilla lost during preparation (there is little interspecific variation in this appendage). Maxilliped (Fig. 1 : Mxp) composed of 4 articles

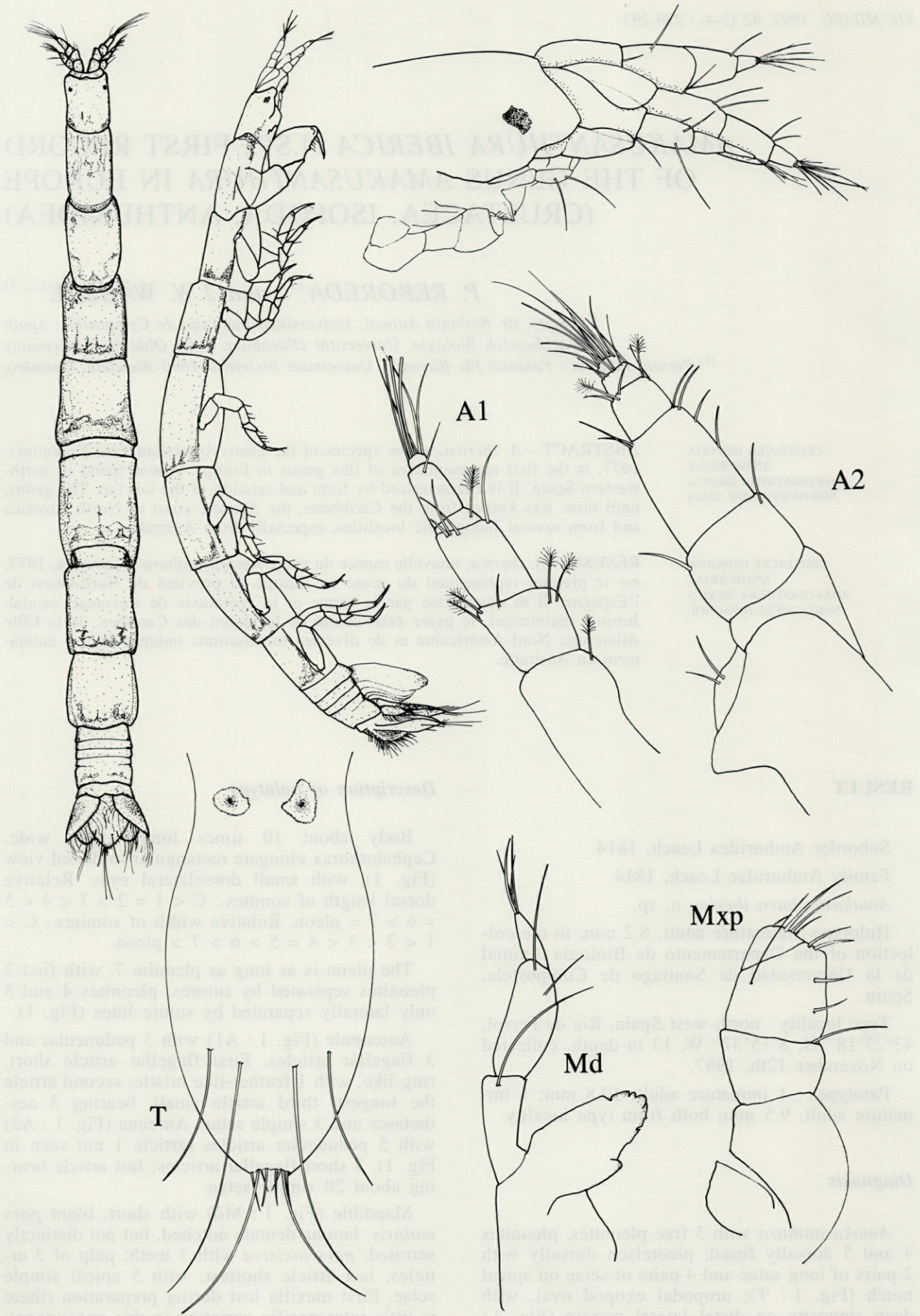


Fig. 1. — *Amakusanthura iberica* n. sp., 8.2 mm holotype (immature adult) in dorsal and lateral view, cephalothorax in lateral view, antennae (A1, A2), mouthparts (Md, Mxp) and pleotelson (T), with 2 proximal statocysts.



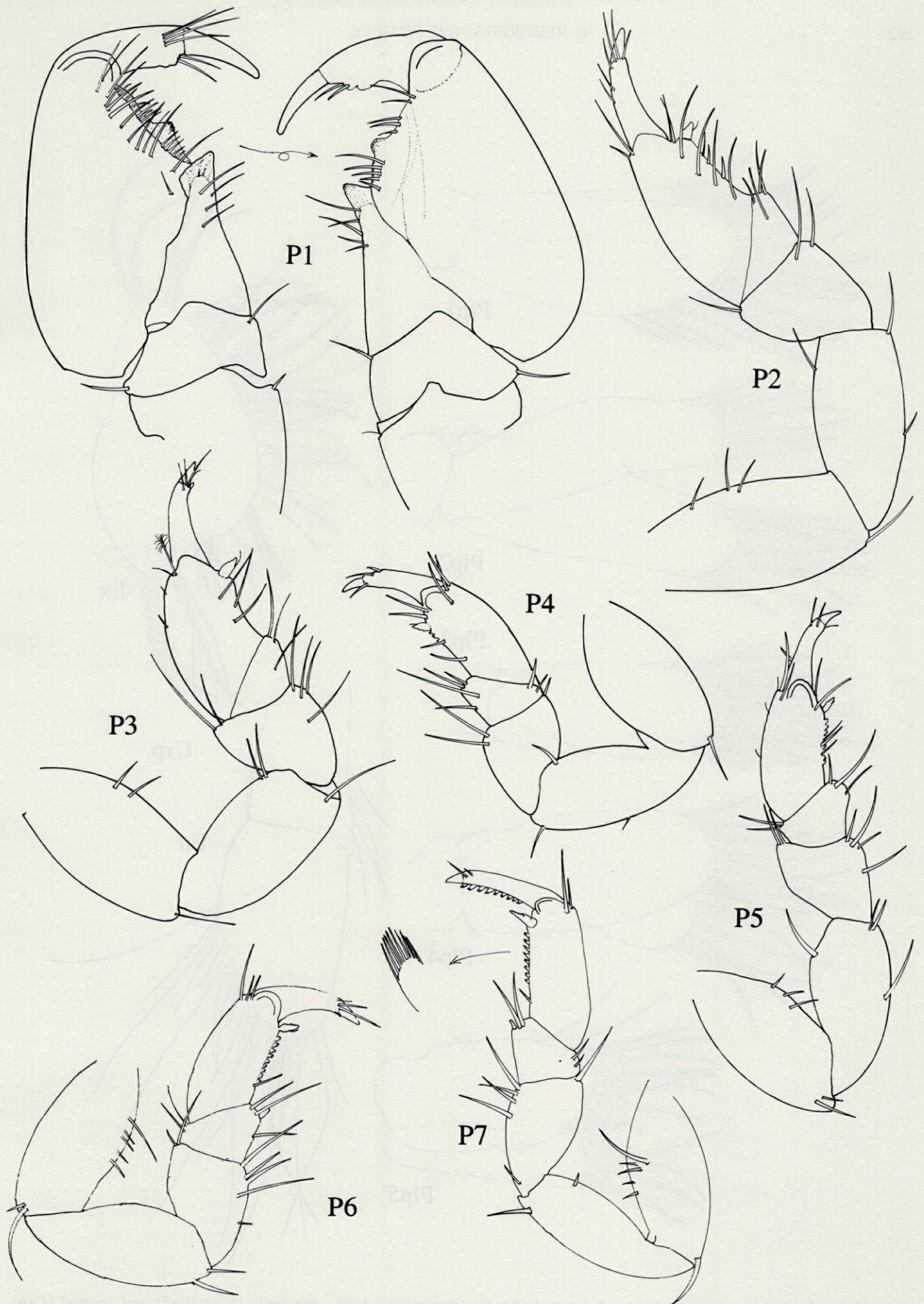


Fig. 2. - *Amakusanthura iberica* n. sp., 8.2 mm holotype (immature adult) : pereopods (P1-P7); pereopod 1 : only distal articles shown, in 2 views.

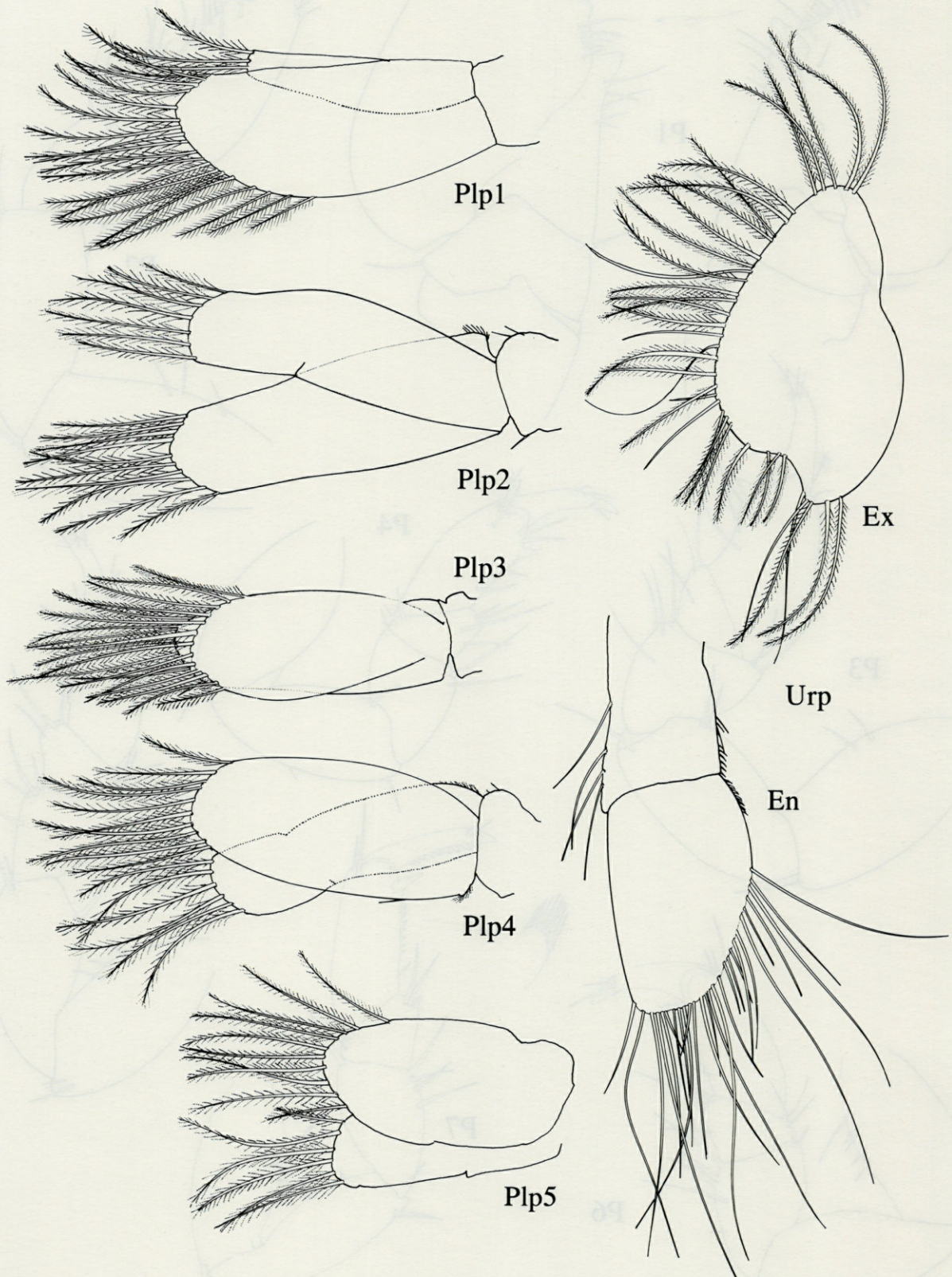


Fig. 3. *Amakusanthura iberica* n. sp., 8.2 mm holotype (immature adult): pleopods (Plp1-Plp5) and uropod (Urp; Ex : exopod; En : endopod).

and a short epipod; third article bearing 1 long lateral seta on ventral surface and 4 setae on medial margin; last article shortest, subtriangular, with 4 apical setae.

Pereopod 1 (Fig. 2 : P1) subchelate, carpus with pointed distoventral edge, propodus broad oval, with distinct tooth in the center of palm, setation as in Fig. 1; length of claw about 1/3 of length of dactylus. Pereopods 2 and 3 (Fig. 2 : P2, P3) subsimilar, with relatively short merus, subtriangular carpus, elongate, bean-shaped propodus; 1 sensory spine distally on propodal palm; dactylus distally with 1 strong and 1 tiny claw. Pereopods 4 to 7 (Fig. 2 : P4-P7) somewhat more slender than anterior pereopods; articles subsimilar to those of anterior pereopods, but carpus trapezoidal, not subtriangular, propodus with slightly concave or straight palm, bearing small cuticular scales (Fig. 2). First pleopod (Fig. 3 : Plp1) with enlarged operculiform exopod and much narrower and shorter endopod; exopod with about 20, endopod with 4 swimming setae on distal margin. Pleopods 2 to 5 (Fig. 3 : Plp2-5) smaller than pleopod 1, setation as in Fig. 3. Pleotelson (Fig. 1 : T) long oval, broadest at half of length, about 2.2 times longer than wide, dorsally convex, margins proximally concave in area of the pair of statocysts, more distally convex, apex with shallow notch; median lateral margin with short cuticular hairs. Dorsally 2 pairs of very long setae (Fig. 1) and 8 setae inserting in apical notch. Uropods (Fig. 3 : Urp) with marginal simple and plumose setae; endopod (En) longer than wide and about as long as sympod; exopod (Ex) ovate; 1.5 times longer than wide, distolateral margin with deep sinuosity (Fig. 3).

## DISCUSSION

The genus *Amakusanthura* was erected by Nunomura (1977) for a species (*A. longiantennata*) where all pleonites are dorsally fused. The original descriptions did not allow a comparison with other species of the *Apanthurra*-group. Of the latter all those with dorsally fused pleonites 4 and 5 and a maxilliped without endite were placed in the genus *Apanthuretta* by Wägele (1981). Poore & Lew Ton (1988) examined the type species of

*Amakusanthura* and in a study of 13 new species from Australia, they came to the conclusion that the genus *Apanthuretta* (Wägele, 1981) must be synonymized with *Amakusanthura* (Nunomura, 1977). In their new diagnosis Poore & Lew Ton (1988 : 108) state that the maxilliped bears an acute endite with a terminal seta, as in species of the genus *Apanthura*, but unfortunately they do not show the mouthparts of a single of the 13 new species. The maxillipedal endite is absent in *Amakusanthura iberica* n. sp. as well as in other species of « *Apanthuretta* » (Wägele, 1981); it is present in some species described earlier by Poore & Lew Ton (1985). Some characters that remain to uphold the genus *Amakusanthura* and that are visible in the new species are the pleon, which is longer than wide, and the dorsal fusion of at least pleonites 4 and 5.

In comparison with other species of the genus, *A. iberica* n. sp. has a typical setation of the pleotelson (Fig. 1 : T), also the outline of the uropodal exopod (Fig. 3 : Ex) is not seen in other species. The genus was not known until now from any European coast; it seems to be absent in the Mediterranean; the majority of species occurs in Australia, further localities are Japan, the Red Sea, the Caribbean and the east coast of North America.

## REFERENCES

- NUNOMURA N., 1977. Marine Isopoda from Amakusa, Kyushu (I). *Publ. Amakusa Mar. Biol. Lab.* **4** : 71-90.
- POORE G.C.B. & H.M. LEW TON, 1985. *Apanthura*, *Apanthuretta* and *Apanthuropsis* gen-nov. (Crustacea : Isopoda : Anthuridae) from south-eastern Australia. *Mem. Mus. Victoria* **46** : 103-151.
- POORE G.C.B., H.M. LEW TON, 1988. *Amakusanthura* and *Apanthura* (Crustacea : Isopoda : Anthuridae) with new species from tropical Australia. *Mem. Mus. Victoria* **49** : 107-147.
- WAGELE J.W., 1981. Study of the Anthuridae (Crustacea : Isopoda : Anthuridae) from the Mediterranean and the Red Sea. *Isr. J. Zool.* **30** : 113-159.

*Reçu le 19 juillet 1991; received July 19, 1991*  
*Accepté le 3 septembre 1991; accepted September 3, 1991*



# ACINÉTIENS NOUVEAUX OU MAL CONNUS DES CÔTES MÉDITERRANÉENNES FRANÇAISES. 3. *DENTACINETIDES COLLINI* GEN. N., SP. N. (SUCTORIA, OPHRYODENDRINA)

*New or badly known suctorians from French Mediterranean coasts.*  
3. *Dentacinetides collini* gen. n., sp. n. (*Suctorina*, *Ophryodendrina*)

A. BATISSE

Université P. et M. Curie, Cytophysiologie des Protozoaires, Evolution des Etres Organisés,  
105 bd Raspail, 75006 Paris, France

SUCTORIA  
DENTACINETIDES  
MORPHOLOGIE  
CYCLE ÉPIZOÏQUE  
SYSTÉMATIQUE

RÉSUMÉ – *Dentacinetides collini* gen. n., sp. n. est un Acinétién Ophryodendrina inédit, épizoïque sur *Robertgurneya similis* (Copépode Harpacticoïde), des sables grossiers hétérogène de Banyuls-sur-Mer. Le cycle vital s'organise entre un *trophotomonte* (adulte) pédiculé, pyramidal, cuirassé (pseudo-lorica), à bouquet apical de longs tentacules, et un *tomite* vermiforme (bourgeon) également fixé, en massue aplatie, carénée, très allongé, terminé par un col mince portant une raquette adhésive losangique. Le tomite, implanté sur l'urosome postérieur de l'hôte, peut se libérer, ramper, et doit se fixer sur le segment génital où il se métamorphose en adulte. Il peut aussi probablement infester un autre Copépode en cours d'accouplement. Voisin de *Dentacineta campanuliformis* (Collin), cet Acinétién forme avec ce dernier la famille nouvelle des *Dentacinetidae*.

SUCTORIA  
DENTACINETIDES  
MORPHOLOGY  
EPIZOIC CYCLE  
SYSTEMATICS

ABSTRACT – *Dentacinetides collini* gen. n., sp. n. is a new Suctorina Ophryodendrina, epizoic on *Robertgurneya similis* (Copepoda Harpacticoida), living among coarse heterogenous sands, in Banyuls-sur-Mer. The life cycle mainly comprises a stalked pyramidal *trophotomont* (adult), with thick pseudolorica and apical fascicle of long tentacles, and a vermiform *tomite* (bud), with flattened keeled club-shaped body, ending in rhombic sticky « racket » on slender neck. The tomite is fastened on host's back urosome, but can free itself, crawl, and probably get fixed on genital segment, where it may undergo metamorphosis, so becoming an adult. Infestation of other Copepods seems possible during mating of hosts. We create the new family *Dentacinetidae* for accomodation of this new Suctorian as well as the related *Dentacineta campanuliformis* (Collin).

Le Laboratoire Arago a longtemps possédé au pied de ses murailles un « vivier », vaste bassin triangulaire adossé à la digue de l'Île Grosse, séparé de la rade de Banyuls-sur-Mer par des levées de blocs uniquement percées de deux étroits pertuis ralentissant fortement les échanges avec la mer ouverte. Cet isolement relatif, associé à une faible profondeur (0,5 à 2 m), entraînait de fortes variations de salinité (pluies, évaporation estivale...) ou de température, tant spatialement que chronologiquement. La grande diversité des fonds, rocheux, caillouteux ou sablo-vaseux, nus ou colonisés par de mini-herbiers à Zostéracées ou des tapis algaux (Ulves, Entéromorphes, *Padina*, *Codium*...), conférait par ailleurs à cet espace restreint un grand intérêt écologique et faunistique, en faisant une remarquable mosaïque biocénotique.

L'extension du port de plaisance local, impliquant la rupture partielle des levées de blocs, le remblaiement ou au contraire le dragage du bassin, par zones, a malheureusement détruit cette « station ». Avant cette disparition, durant plusieurs séjours estivaux au Laboratoire Arago, nous avons recueilli de nombreux échantillons de la faune carcinologique du vivier, notamment divers Copépodes Cyclopoïdes et Harpacticoïdes. Certains se sont révélés régulièrement porteurs de Ciliés Péritriches et surtout Suctorien, la plupart de ces derniers nouveaux pour la Science. Nous consacrons le présent article, troisième d'une série dévolue aux Acinétiens de nos côtes méridionales (Batisse 1969, 1986), à l'étude d'un curieux Ophryodendrina vivant en épizoïque sur l'Harpacticoïde *Robertgurneya similis* A. Scott. Nous le nommons *Dentacinetides collini* gen. n., sp. n., en

hommage à la mémoire de B. Collin, talentueux Protistologue du début de ce siècle, qui découvrit (1909) une forme voisine, également analysée ici, et dont nous ferons le type de la nouvelle famille des *Dentacinetidae*.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Du sédiment sableux, faiblement vaseux, hétérogène et légèrement caillouteux, est prélevé superficiellement à faible profondeur (- 0,5 m), dans des zones pauvres en végétation, par râclage à l'aide d'un seau. Préalablement débarrassé manuellement des composants trop grossiers, l'échantillon est fortement agité, rapidement décanté, et le surnageant est filtré sur tamis muni d'une trame de nylon Blutex BLM 10 de Tripette & Renaud (150 µm de vide de maille), afin d'éliminer les fines particules. Demeurés dans le refus de sable moyen, les Copépodes sont alors triés à vue sous loupe binoculaire et stockés dans de grandes boîtes de Pétri, en eau de mer fréquemment renouvelée. Malgré la température ambiante du laboratoire, élevée en juillet, ils survivent aisément quelques heures avec leurs épizoïques et se prêtent aux observations vitales en lames creuses ou micro-aquariums, ceux-ci pouvant être compressifs.

Nous avons également fixé de nombreux Copépodes, fraîchement triés ou stabulés, avec du liquide de Bouin, de l'eau de mer formolée à 10 % ou du fluide de Champy, associé au Da Fano marin. Ramené à Paris, ce matériel a pu être imprégné au Protéinate d'argent (Protargol) selon Tuffrau (1967), ou coloré soit à l'hémalum acide de Mann, soit au Carmin boracique-Vert Lumière, puis monté au baume du Canada, les Copépodes y étant laissés entiers ou dilacérés.

Les illustrations de cet article sont des synthèses obtenues à partir de dessins à la chambre claire sur microscope Nachet 300, exceptées les fig. 4 A à C, basées sur des spécimens uniques. Très peu contractiles (mis à part les suçoirs), les Acinétes ont fourni des mensurations très voisines sur individus vivants ou fixés et montés. Ces mesures obtenues par micromètre oculaire (x 11) étalonné avec un micromètre objectif de Reichert (échelle de 2 mm graduée en dixièmes de mm) sont présentées groupées dans le Tableau.

## MORPHOLOGIE

Les Suctorida Ophryndrina se caractérisent par une alternance cyclique entre deux formes principales (Batisse, 1975). La plus durable est un

« adulte » ou *trophotomonte* fixé, tentaculé, à silhouette généralement éloignée de l'habitus classique d'un Acinéte. Il bourgeonne un migrateur non cilié, très allongé, le *tomite* vermiforme, capable de ramper sur son support ou de l'arpenter, puis de se cémenter, parfois définitivement. L'abondance relative des Copépodes disponibles nous a permis d'observer, outre ces deux stades, quelques représentants de phases intermédiaires plus fugaces (bourgeoisement ou métamorphose).

### 1. Le *trophotomonte* (fig. 1, 2 A)

C'est le stade le plus abondant (137 individus observés). Le corps grisâtre est approximativement un tronc de pyramide comprimé, renversé, à 8 pans inégaux, limités par de forts bourrelets corticaux méridiens. Deux de ces pans, opposés, plus étroits, se situent dans le plan de compression, l'un étant le site du bourgeoisement des tomites (fig. 1 C, 2 A). Les 6 autres s'assemblent en deux larges faces convexes, d'élévation différente, s'achevant distalement en épaisses lèvres inégales surplombant une profonde gouttière tentaculifère (fig. 1 A). Si le cortex de celle-ci est très souple, souvent turgescent, les autres surfaces constituent une puissante cuirasse peu déformable, simulant une thèque (*pseudo-loge*), mais devant ses qualités à l'épaisseur de l'épithélium sous-jacent aux membranes plasmiques, comme le révèle la microscopie électronique (travail en cours). Les renforts méridiens se rapprochent et s'achèvent basalement contre un bourrelet circulaire (*b. St.*) d'importance variable, cernant l'insertion stylaire.

Le pédoncule, ou style, est une colonne cylindrique épaisse, mais souple, parfois sinueuse, constituée de fibres réfringentes, superficiellement plus serrées (illusion d'une médulle « creuse »). Il est revêtu d'une fine gaine souvent transversalement plissée, surtout à la base où les fibres divergent et s'étalent sur le support en un disque cimenté. Apicalement, le style s'élargit brusquement contre le corps de l'Acinéte et ses fibres s'assemblent en faisceaux denses.

Implantés dans la gouttière, les tentacules se groupent en un seul bouquet de 7 à 8 éléments en moyenne. Extraordinairement flexueux et contractiles, ils peuvent se rétracter quasi totalement à l'abri des lèvres, ou s'étirer jusqu'à atteindre 2 à 3 fois la longueur de leur possesseur, balayant ainsi un vaste volume d'eau ambiante ou explorant d'importantes surfaces de l'hôte avec leur petit bouton distal. Les manchons corticaux de ces suçoirs se plissent en spire à pas variable avec l'extension, tandis que les axonèmes argyrophiles peuvent glisser dans le corps où, après s'être croisés en chiasma, ils dessinent de complexes arabesques.

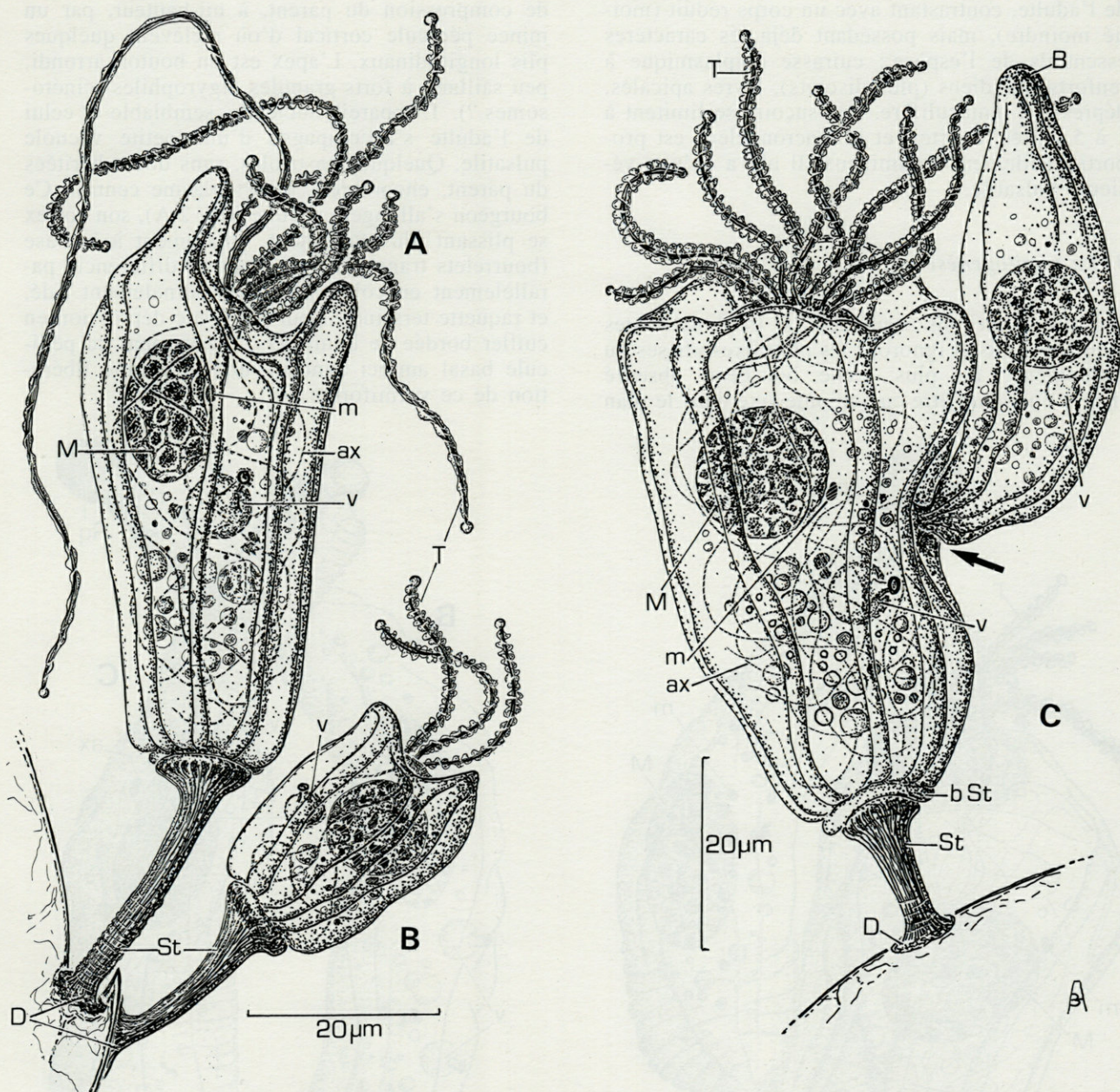


Fig. 1. — *Dentacinetides collini* gen. n., sp. n. A, Grand trophotomonte (profil). B, Jeune trophonte récemment métamorphosé. C, Trophotomonte (face) portant le plus jeune bourgeon observé, qui lui est relié par un pédicule cortical (flèche).

*Dentacinetides collini* gen. n., sp. n. A, Great trophotomont (side view). B, Young trophont, recently metamorphosed. C, Lateral view of a trophotomont with the youngest bud observed, linked to it by cortical bridge (arrow).

L'Acinétiens possède 1 ou 2 vésicules pulsatiles classiques, s'ouvrant à mi-corps par un canal et un pore permanents. Plus distalement s'observe un macronucleus sphérique ou ovale, relativement petit, accompagné d'un seul micronucleus très proche. La trame chromatinienne macronucléaire, régulière, délimite de nombreuses « cavités » claires occupées par de volumineux nucléoles granuleux. Le cytoplasme n'est pas différencié en zones distinctes; sa périphérie est cependant plus claire, faiblement marbrée de travées fibreuses,

tandis que la masse centrale grossièrement grenue s'encombre de nombreuses vacuoles digestives et de corps chromatiques (déchets ou réserves). Nous n'avons pas observé de capture ou d'ingestion de proie.

## 2. Le jeune trophonte (pré-adulte en croissance, fig. 1 B)

Stade très rare (4 individus), il se caractérise par un appareil pédonculaire peu différent de celui

de l'adulte, contrastant avec un corps réduit (moitié moindre), mais possédant déjà les caractères essentiels de l'espèce : cuirasse épiplasmique à renforts méridiens (plus discrets), lèvres apicales, dépression tentaculifère. Les suçoirs se limitent à 1 à 5 unités, courtes, et le macronucleus est proportionnellement volumineux. Il n'y a qu'une vésicule pulsatile.

### 3. La tomitogenèse

Nous possédons seulement 4 trophotomontes bourgeonnants et ignorons les premières phases du phénomène. Le plus jeune bourgeon observé (fig. 1 C) est un être cucumioïde fixé dans le plan

de compression du parent, à mi-hauteur, par un mince pédicule cortical d'où s'élèvent quelques plis longitudinaux. L'apex est un bouton arrondi, peu saillant, à forts granules argyrophiles (cinétosomes ?). L'appareil nucléaire semblable à celui de l'adulte s'accompagne d'une petite vacuole pulsatile. Quelques gastroloes, sans doute héritées du parent, encombrent le cytoplasme central. Ce bourgeon s'allongera ensuite (fig. 2 A), son cortex se plissant plus fortement, notamment à la base (bourrelets transverses). L'apex se différencie parallèlement en col étroit, longitudinalement ridé, et raquette terminale pourvue d'une dépression en cuiller bordée de bourrelets. L'étirement du pédicule basal aminci annonce une prochaine libération de ce vermiforme.

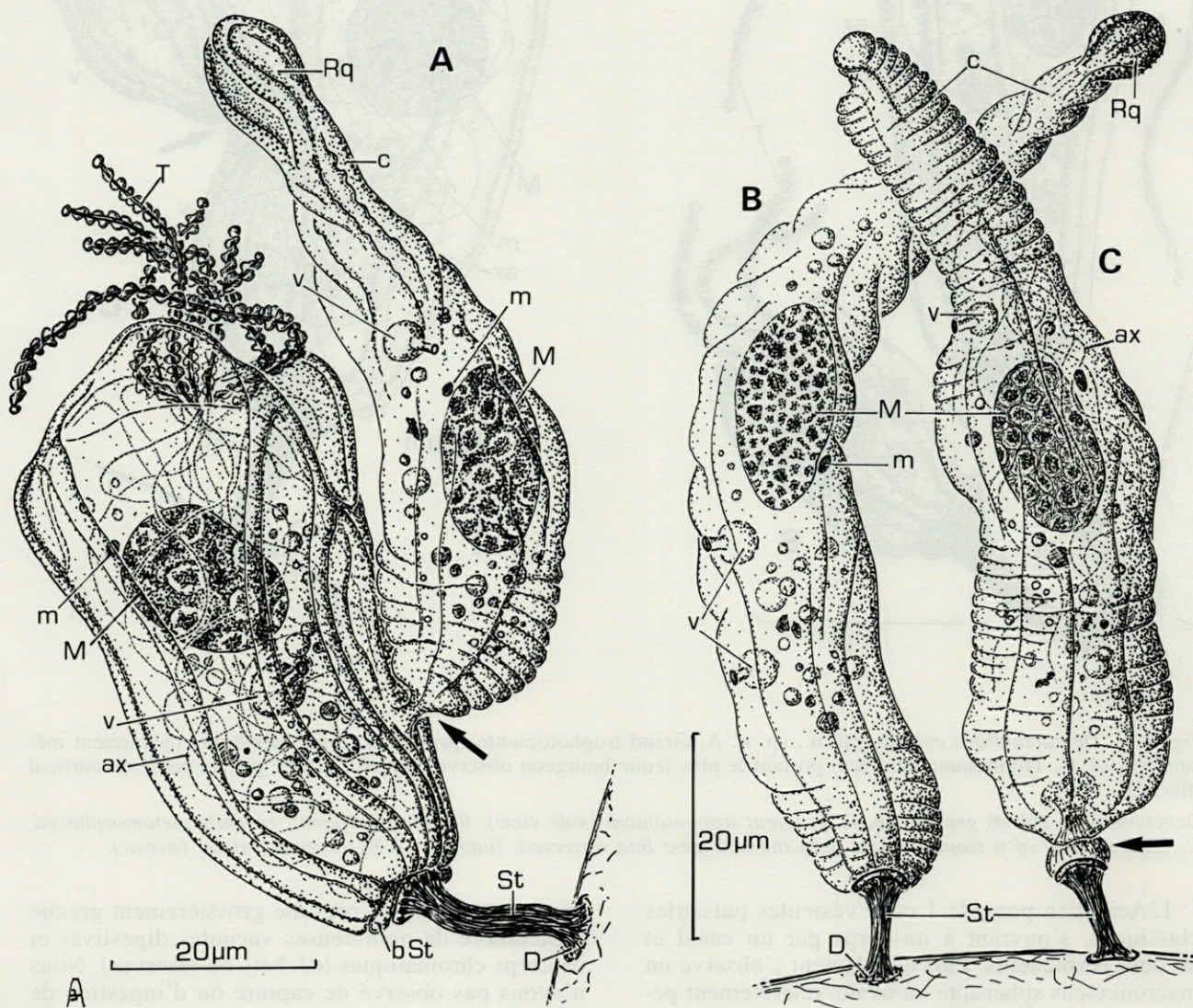


Fig. 2. - A, Stade plus tardif du bourgeonnement : le tomita s'est allongé et apicalement différencié. Pédicule basal aminci (flèche). B, Tomite avec apex et col contractés. C, Tomite en prémétamorphose, à zone distale rétractée, plissée. Présence d'axonèmes tentaculaires et début d'autotomie stylaire (flèche).

A, Older stage in budding, with lengthened tomita, apically differentiated. Basal bridge thinner (arrow). B, Tomite with apex and neck contracted. C, Premetamorphic tomita with retracted apical zone (plicated). Tentacular axonemes present. Beginning of stylar discarding (arrow).



#### 4. Le tomite vermiforme et ses variations

Sous son aspect le plus fréquent (65 spécimens), c'est un animalcule très allongé, clavi-forme (fig. 3), à région médiobasale élargie, déprimée, carénée de fortes côtes longitudinales corticales, souvent recoupées par des plis transverses variables, trahissant une certaine flexibilité locale. Le vermiforme se fixe à la cuticule du Copépode par un pédoncule fibreux, plus mince que celui de l'adulte, et cimenté par un disque étroit. Un bourrelet annulaire marque la jonction entre le style élargi en plateau argyrophile et le corps qui contient à ce niveau une masse granuleuse dense (réserve de produit styligène ?).

Le col précédemment apparu s'est beaucoup allongé, rétréci, étayé de plis plus marqués, et montre une grande souplesse. Il peut aisément se plier sous des angles divers, portant au contact des cuticules ou soies voisines la raquette apicale à présent losangique. Renforcée de bourrelets marginaux, cette raquette comporte une face nue, simple, finement ponctuée (puits corticaux ?), opposée à une face carénée garnie de gros grains argyrophiles serrés, souvent développés en courts bâtonnets saillants, qui sont peut-être des cils abortifs, semblables à ceux que nous avons décrit chez *Dendrosomides paguri* (Batisse 1974). Des extrusomes spéciaux existent sans doute aussi à ce niveau, car l'apex du tomite jouit d'aptitudes adhésives notables et fixe de nombreux corpuscules étrangers.

Le vermiforme est spécialement riche en vésicules pulsatiles (de 2 à 5) encadrant à mi-corps l'appareil nucléaire. Ceci est sans doute en rapport avec l'activité épisodique accrue de ce stade. Le macronucleus, ovale allongé, peut montrer la structure observée chez l'adulte. Il est aussi souvent régulièrement grenu, sans différenciation nette des nucléoles. Très clair et finement réticulé, le cytoplasme comporte une région centrale réduite dotée de quelques gastrioles, probable résidu de l'héritage parental. Mise à part une possible osmotrophie, nous n'avons pas observé de prise de nourriture.

Outre ces tomites « typiques », restant longtemps passifs, mais pouvant brusquement fléchir sur leur style, ou plier le col, nous avons découvert 2 individus raccourcis (fig. 2 B) développant de gros plis collaires ondulants et arrondissant leur raquette. Peut-être s'agit-il de vermiformes récemment implantés, ou au contraire prêts à se libérer. Le style apparaît en effet aisément caduc et il s'en trouve souvent d'isolés, abandonnés sur la cuticule de l'hôte (fig. 3, 4 C).

Notre matériel inclut enfin 2 vermiformes libres (fig. 4 A) portant au pôle basal une cicatrice stylaire avec plage scopuloïde centrale densément ponctuée, circonscrite par des bourrelets circu-

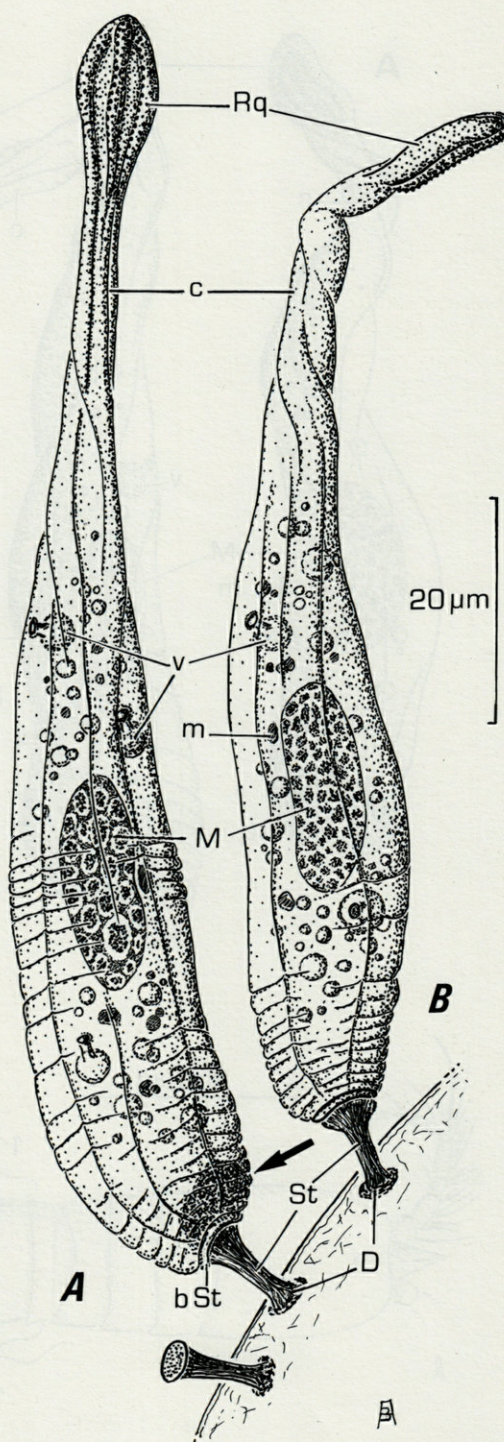


Fig. 3. — A, Grand tomite typique au repos, voisin d'un style abandonné. Présence de substance suprastylaire granuleuse (flèche). B, Tomite en « attitude exploratoire », avec col infléchi.

A, Typical great tomite at rest, near forsaken peduncle. The arrow shows suprastylar granule material. B, tomite in « searching attitude », with flexed neck.

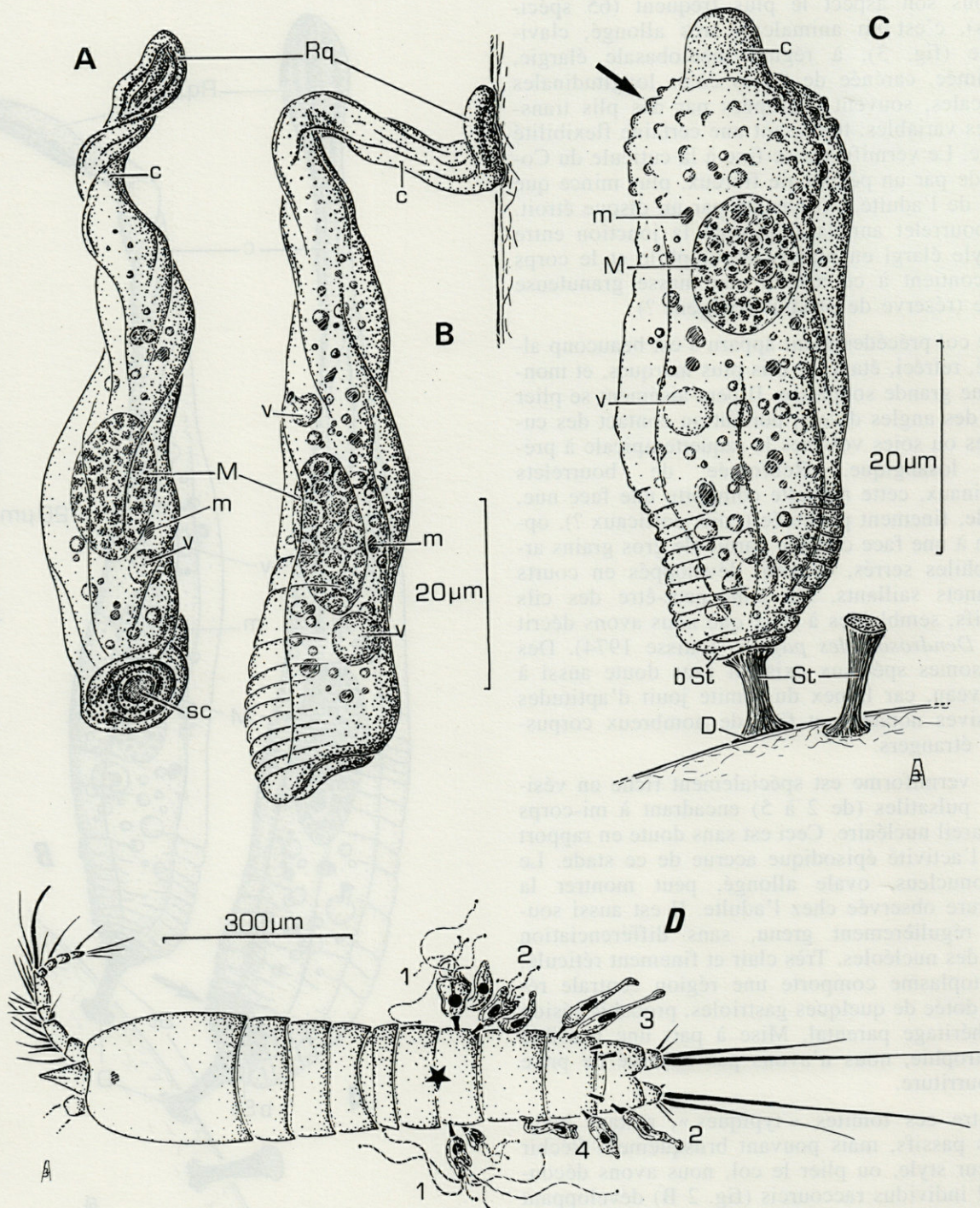


Fig. 4. — A, Tomite libre avec cicatrice scopuloïde et torsion collaire. B, Tomite en reptation sur l'hôte, adhérant par la raquette apicale. C, Tomite en métamorphose, avec apex involué et « verrues » corticales (flèche). Au voisinage, un style abandonné. D, *Robertgurneya similis* A. Scott (habitus), portant des *Dentacinetides* à divers stades, sur leur loci. Les numéros correspondent aux figures précédentes. L'étoile signale le segment génital.

A, Free tomite showing scopuloid scar and flexed neck. B, A tomite creeping on host, with adhesive apical « racket ». C, Metamorphosing tomite, with reduced apex and cortical varicosities (arrow). A forsaken peduncle is standing near. D, *Robertgurneya similis* A. Scott (habitus), bearing some *Dentacinetides* in various stages, standing on their typical loci. Numbers are those of preceding figures. Genital segment shown by star.

lares. Corps et col sont tourmentés de puissantes vagues corticales torsadées, longitudinales, témoins d'actives contractions, également révélées par des plis transverses. L'un des spécimens adhère fortement à la cuticule du Copépode par sa raquette aplatie, supportée par un col plié à angles droits.

### 5. Métamorphose

Nous n'en connaissons que les phases préliminaires. Dans 2 cas, le tomité raccourci et fortement ridé transversalement sur toute son étendue a perdu sa raquette apparemment différenciée et rétractée dans le col, qui porte une fossette apicale (fig. 2 C). Un étirement basal indique le proche abandon du style auquel adhère encore un résidu cytoplasmique. Le fait le plus significatif est la différenciation d'axonèmes tentaculaires sinueux, fixés au cortex sous-collaire par des boutons argyrophiles.

Plus avancé semble être un unique individu très compact (fig. 4 C) où raquette et col sont totalement régressés, seulement indiqués par une masse cytoplasmique apicale résiduelle. De curieuses « verrues » corticales développées plus bas témoignent sans doute des contre-coups d'importants remaniements corticaux. Certaines sont peut-être liées aux boutons tentaculaires en développement, mais la coloration au carmin-vert de cet Acinéte ne révèle pas les axonèmes. Le reste du corps est modelé par des plis basaux transverses recoupant de rares rides longitudinales. Ce vermiforme très modifié est demeuré fixé au site primitif sur le mince style typique de ce stade.

## RAPPORTS AVEC L'HÔTE

### 1. Spécificité de la relation

Les Acinétiens épizoïques sur les Insectes aquatiques et surtout les Crustacés montrent tous les degrés de spécificité dans leurs relations avec ces porteurs (Batisse 1992), et les Ophryodendrina présentent de très nombreux cas de sténoxénie. Bien que *Robertgurneya similis* soit accompagné dans sa station par d'autres Harpacticoïdes, souvent plus abondants et offrant des sites favorables à divers Péririchs et Acinétiens, il est seul colonisé par *Dentacinetides collini*. Ce dernier est donc un « symphorionte spécifique strict » au sens de Keiser (1921), incapable de vivre sur tout autre Copépode. Sa répartition dans la région doit donc suivre obligatoirement celle de son hôte.

Celui-ci, au moins par sa sous-espèce *bulbamphiascoides*, est classé comme espèce mésopsam-

mique de la communauté à *Rhyncholagena levantina* et *Pseudamphiascopsis ismaelensis* (Diosaccidae) caractéristique des sables grossiers et fins graviers, ou « sables à Amphioxus » (Soyer 1970, Bodiou & Soyer 1973). Cette communauté est représentée aux environs de Banyuls, par fonds de - 4 à - 30 m, depuis le cap l'Abeille jusqu'à Collioure, en passant notamment par le Troc, la petite baie des Elmes, le cap Oullestreil et l'anse de Paulilles, puis la face nord du cap Béar (Port-Vendres). Les poches de sable hétérogène de l'ex-vivier, d'où provient notre matériel, sont sans doute des enclaves, en conditions extrêmes, de ce biotope des sables à Amphioxus, faunistiquement modifié pour partie, et certains petits fonds très localisés proches de l'île Grosse voisine assurent peut-être une transition. L'existence d'une composante de vase dans les sables du vivier à *Robertgurneya similis* n'est pas contradictoire. Ce Copépode est en effet présent, en faible nombre, dans la « communauté des sédiments détritiques envasés » à *Enhydrosoma curvirostre* (Cletodiidae), existant en baie de Banyuls et à Port-Vendres (Soyer 1970).

### 2. Répartition sur l'hôte

Quoique « mésopsammique », *R. similis* n'est pas un interstitiel. Il est capable de fouir activement le sédiment, s'y frayant passage en force, comme le permet sa forme en massue modérément allongée, robuste, aux appendices brefs. Dans ces conditions, les frottements majeurs contre les grains du substrat affectent principalement le bloc céphalo-métasomien plus large, souplement articulé sur l'urosome plus effacé, et mû par les appendices thoraciques et la musculature somatique.

On ne sera donc pas surpris de constater une localisation postérieure de *Dentacinetides* (fig. 4 D). Les trophotomontes (1 à 3), trapus, à épais cortex, à style solide mais flexible, s'implantent surtout sur les surfaces latéro-dorsales du segment génital. Sur 112 adultes observés, nous n'en n'avons vu que 3 fixés en zone latéro-ventrale de ce segment, 1 seul sur la 5<sup>e</sup> tergite thoracique précédent, 1 autre sur la 2<sup>e</sup> tergite abdominal. Une situation très postérieure, sur le 4<sup>e</sup> segment urosomien, est exceptionnelle (2 cas). Ce dernier locus est au contraire très recherché par les vermiformes (38 cas sur 54), conjointement avec le 3<sup>e</sup> urosomite (12 cas), et on y trouve la totalité des styles abandonnés (fig. 4 D). Les tomites se fixent très rarement sur les rames furcales (1 cas) ou le second tergite urosomien (3 exemples). Tous les Acinétes, entraînés par le porteur, sont habituellement orientés vers l'arrière, mais les adultes peuvent se dresser temporairement et leurs suçoirs très extensibles explorent la quasi-totalité des surfaces moyennes et postérieures du Copépode.

Aptes à fléchir sur leur style ou à tordre leur col, les tomites peuvent de même « lécher » la cuticule et les soies voisines avec leur raquette adhésive. Nous n'avons pas observé de capture de proie (Flagellé ou Cilié) par *Dentacinetides*, qui bénéficie sans doute des pérégrinations de son hôte au sein du sable aux grains revêtus de périphyton pour y saisir les Protistes exploitant ce milieu spécial.

Les Copépodes infestés portent majoritairement 1 à 3 Acinètes. Sur 82 *Robertgurneya* examinés pour leur peuplement, nous en avons trouvé seulement 2 hébergeant 6 *Dentacinetides*, 1 autre en ayant 8, enfin 1 dernier (mâle adulte) surchargé de 13 Suctorien. Dans ce cas extrême, le seul segment génital supportait 4 trophotomontes à droite, 3 à gauche, tous étroitement serrés vers le dos, 4 vermiformes s'entassant par ailleurs sur le 4<sup>e</sup> urosomite. Les tomites sont globalement deux fois moins fréquents que les trophotomontes, ces deux stades, certainement durables, étant seuls communs. Le nombre habituellement modéré d'Acinètes sur un hôte est probablement la conséquence d'une élimination fréquente des Copépodes surpeuplés, et donc handicapés dans leurs mouvements et la compétition vitale.

Une localisation moins étroite est observée par Kunz (1936) chez *Cucumophrya leptomesochrae*, Acinète Rhabdophryidae vivant sur l'Harpacticoïde *Leptomesochra confluens*, des sables à Amphioxus d'Helgoland. L'extension de cet épizoïque à l'ensemble thoraco-abdominal du porteur s'explique ici par son corps en languette très aplatie, orienté vers l'arrière, plaqué à la cuticule. Les Copépodes acinétifères des sables vaseux ou des vases franches sont encore plus extensivement colonisés. Tels sont le *Cletodes longicaudatus* où Chatton & Collin (1910) ont découvert *Rhabdophrya trimorpha* (aux divers stades installés des antennules à la furca), et le *Typhlamphiascus lutencola* sur lequel nous observons plusieurs Suctoria se partageant des loci mitoyens sur les divers appendices et l'urosome, en compagnie de Péritriches (travail en cours). Soumis à un environnement moins abrasif, moins dynamique, ces Acinètes peuvent adopter des formes moins compactes, des attitudes plus variées, souvent dressées. Il en est de même des *Lecanophryella* des *Paraleptastacus* vivant dans le réservoir de Kremenchug, en URSS (Dovgal 1985) ou des Péritriches Vaginicolidae (peut-être mêlés de Suctoria ?) étudiés par Herman & coll. (1971). Une localisation très antérieure, sur les antennules (*Lecanophrya* des *Nitocra* observées par Kahl, 1934), avec extension au céphalosome (cas des *Stylostoma* des *Tisbe*, selon Grüber, 1884, ou des *Asterifer* des *Scutellidium*, vus par Guilcher, 1951), semble au contraire propre aux Acinètes fixés sur des Copépodes nageant ou rampant parmi les Algues ou le substrat, sans y pénétrer. Les *Loricodendron*

métasomiens des *Rhynchothalestris* algophiles de Villefranche-sur-Mer (Batisse 1969) semblent faire exception, mais sont hautement dressés sur le Crustacé et se protègent dans un thèque discal.

Les possibilités morphodynamiques de l'hôte et les opportunités alimentaires ambiantes semblent donc conditionner étroitement la place des Acinétiens harpacticophiles, tout autant que celle des *Dendrosomides* des Pagures (Batisse 1986).

### 3. Le cycle de *Dentacinetides*

Nous n'avons trouvé aucun Acinétien sur les copépodites, même de dernier stade, de *Robertgurneya*. Les adultes, seuls colonisés, le sont à peu près également selon le sexe, et le pourcentage d'infestation nous a paru élevé (environ 30 %), ce qui est peut-être dû à l'isolement relatif de ces Copépodes dans le vivier.

Le cycle possible de *Dentacinetides* sur un individu-hôte peut se retracer comme suit (fig. 4 D). Un jeune trophonte récemment implanté (préférentiellement sur le segment génital) subit une croissance très rapide (d'où la rareté du stade), multiplie ses suçoirs, se remodèle et devient un trophotomonte. La vie de celui-ci est certainement longue, peut-être égale à celle du Copépode, comme l'indiquent la grande abondance du stade et l'absence de tout style abandonné (cet organisme très résistant subsiste normalement quelque temps après la chute d'un Acinétien mort). Le bourgeonnement externe observé produit ensuite des tomites vermiformes, sans cils fonctionnels, incapables de nager mais pouvant ramper sur les cuticules en se fixant temporairement par leur raquette apicale. Ayant choisi un site adéquat, (généralement le 3<sup>e</sup> ou 4<sup>e</sup> urosomite), le tomite y sécrète un style provisoire par son aire scopuloïde et s'y maintient assez durablement. La métamorphose sur place en trophonte est possible, mais très rare. Une autotomie stylaire semble plus fréquente et doit être suivie d'une nouvelle période migratrice susceptible de ramener l'Acinète au segment génital.

Nous n'avons pas observé les tous premiers stades de la tomitogenèse, mais ce que nous savons de ce phénomène chez d'autres Ophryodendrina (Batisse & Dragesco 1967, Batisse 1986) permet d'envisager d'abord un jeune bourgeon sphérique, apparaissant sur le flanc du trophotomonte au niveau d'une plage corticale prolifère qui développe vers l'extérieur (*exotropie*) un important néocortex. La division nucléaire a lieu en cette période, avec attribution d'un lobe macronucléaire au bourgeon. A la fin de la phase tomitique, d'autre part, la régression de structures apicales et la contraction du corps, avec importants plissements transverses, se déroulent conformément à ce qui s'observe chez les *Dendrosomides* (Batisse)

et sans doute les *Rondosomides* (Bowman 1977). Le développement d'axonèmes tentaculaires en prémétamorphose annonce une « pousse » des suçoirs dans la région sub-collaire, telle qu'elle adient chez plusieurs Rhabdophryidae (Collin 1912, Jankowski 1970, 1981, Batisse 1986) ou Stylostomatidae (Milne 1986).

La nécessaire transmission de *Dentacinetides* à un autre hôte est plus malaisée à expliquer. L'incapacité des vermiformes à nager et l'étroite spécificité de l'Acinétiens impliquent soit le séjour d'une forme infestante (tomite, kyste) dans le milieu, en attente du passage aléatoire d'un *Robertgurneya*, soit un transfert direct à l'occasion d'un contact prolongé entre deux Copépodes convenables. Sans être totalement impossible, la première éventualité nous paraît fort peu probable. Des kystes durables sont connus chez divers Acinétiens (Collin 1912) mais aucun n'a été découvert pour l'instant parmi les Ophryodendrina. Les phases vagiles, où aucune alimentation ne semble intervenir, sont d'autre part toujours beaucoup plus éphémères que les trophotomontes. Enfin, les vermiformes libres ont toujours paru conserver un contact tenace avec leur substrat vivant, qu'ils reconnaissent peut-être chimiquement. Les Copépodes mâles adultes sont par ailleurs bien connus pour s'ancrer durablement (à l'aide des antennules géciculées chez les Harpacticoïdes) à un congénère, habituellement un copépodite femelle, surtout de dernier stade (Kern & coll. 1984, Boxshall 1990), exceptionnellement un autre mâle (Itô 1970). L'accouplement véritable, avec transfert de spermatophore, s'effectue au contraire très rapidement avec une femelle adulte récemment muée. La fixation du mâle se fait sur la furca, le dernier somite, le 4e thoracopode ou les marges céphalosomes du partenaire, puis intervient un affrontement des pièces génitales. Aucun copépodite n'ayant été trouvé infesté par l'Acinétiens, nous devons supposer que la colonisation d'un nouveau Copépode a lieu durant le bref appariement des adultes, immédiatement après la mue de la femelle saisie, ou lorsqu'un mâle s'empare d'un semblable par erreur. Bien qu'ayant pu observer quelques couples, nous n'avons cependant pas assisté à ce transfert.

## SYSTÉMATIQUE

Par la possession d'un tomite vermiforme à aire scopuloïde styligène opposée à un organe adhésif apical comportant une probable ciliature résiduelle (sans cils fonctionnels), *Dentacinetides collini* se classe sans équivoque parmi les Suctoria Ophryodendrina (définis dans Batisse 1975). Les phases connues du bourgeonnement sont conformes à ce qui s'observe chez les autres membres du Sous-Ordre et on peut présumer que la tomitogénèse dé-

bute et se déroule selon le type exotrope (synthèse de néocortex vers l'extérieur à compter de l'initiale corticale).

Aucune des familles composant actuellement les Ophryodendrina ne peut cependant intégrer ce nouvel Acinétiens. Ses trophotomontes pyramidaux à bouquet de suçoirs centro-apical ne ressemblent ni aux adultes rhabdoïdes ou ramifiés, à nombreux tentacules diversement répartis, des *Rhabdophryidae* (Batisse 1986), ni à ceux, élégamment phialoïdes, à bras distaux, des *Stylostomatidae* (Collin 1912, Guilcher 1951), ni aux *Ophryodendridae* d'habitus variable, mais à trompe contractile caractéristique, pourvue d'un bouquet tentaculaire apical (Batisse & Dragesco 1967, Batisse 1969). Ils s'écartent tout autant des *Spelaophryidae*, cônes étroits surmontés de verticilles de suçoirs (Matthes & Plachter 1978). Si certains *Lecanophryidae* adultes présentent une silhouette assez voisine, leurs tentacules raides, disposés en rangs transverses ou concentriques sur un plateau apical oblique, ou en bouquets sur des bras aplatis, trahissent une organisation différente (Kahl 1934, Dovgal 1985). Par ailleurs, les tomites de *Dentacinetides collini*, déprimés, carénés, à raquette losangique, se séparent radicalement des nématoides plus classiques, à section ronde et bouton apical hémisphérique, des trois premières familles, des vermiformes cylindroïdes avec apex aplati et tronqué des *Spelaophryidae*, enfin des étranges migrateurs à ventouse basale invaginable et large apex discoïde latéralement déjeté propres aux *Lecanophryidae*.

*Dentacinetides collini* n'est pas pour autant totalement isolé au sein des Ophryodendrina. Après une première description sommaire (1909), Collin précisa plus tard (1912) les caractères et le biotope (antennules de l'Harpacticoïde sabulicole *Ameira* sp., à Sète et Roscoff) d'un *Acinetopsis campanuliformis*, et nous reproduisons (fig. 5) les figures qu'il fournit de l'adulte, seul connu. Le corps campaniforme pédiculé possède un épais cortex soulevé en 6 côtes méridiennes distalement achevées en autant d'angles aigus autour d'une région apicale saillante, souple, supportant un bouquet de 5 ou 6 tentacules flexueux inégaux, à gaine fortement plissable. La paroi latérale côtelée est interprétée comme une loge, notamment du fait d'un décollement partiel (fig. 5 B). Semblable accident intervient en fait souvent chez des formes notoirement dépourvues d'exosquelette, et Collin lui-même le décrit chez des *Tokophrya* (1912, p. 121, 122), où l'épiplasma peut se séparer du cytoplasme sous-jacent, notamment lors d'une observation prolongée, mais aussi spontanément. Nous estimons donc que la « loge » d'*A. campanuliformis* est en réalité une cuirasse épiplasmique non sécrétée, et que l'espèce de Collin est très proche, par tous ses caractères adultes, de notre *Dentacinetides*.

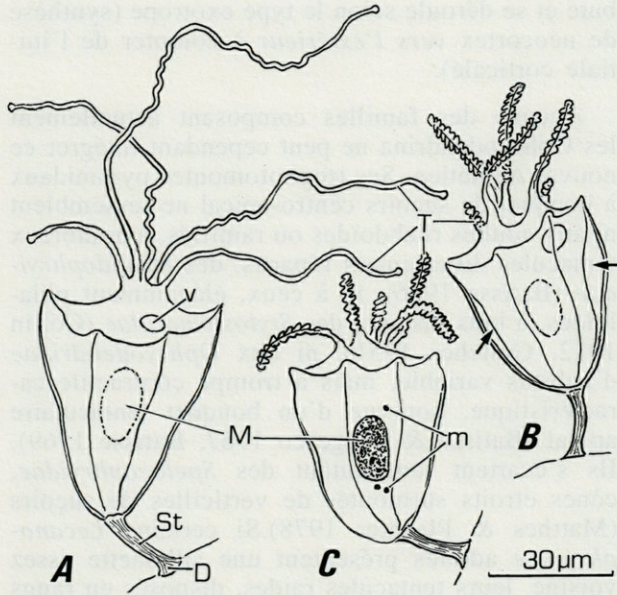


Fig. 5. — *Dentacineta campanuliformis* (Collin). A et B, Spécimens vivants, avec suçoirs en extension variable et décollement cortical partiel (flèches). C, Individu fixé, à noyaux colorés (Redessiné d'après Collin, 1912). *Dentacineta campanuliformis* (Collin). A and B, Living cells with various extending tentacles and local cortical detachment (arrows). C, Same as B but fixed and stained for nuclear apparatus (Redrawn from Collin, 1912).

Les véritables *Acinetopsis* possèdent au contraire une authentique loge extracellulaire, ainsi que de grands tentacules haptéurs, associés à de petits suçoirs facultatifs. Leur tomitogenèse est circumvaginaire, entotrope, ce qui les place parmi les *Acinetina*. Aussi, la nécessité de créer pour « *Acinetopsis* » *campanuliformis* un genre nouveau fut-elle plusieurs fois suggérée (Root 1922, Kahl 1934, Grell & Meister 1982). Jankowski (1978) a tranché la question en établissant, sur une diagnose fort sommaire (*Acinète* « à contour denté de l'embouchure »), le genre *Dentacineta*, sans pour autant en préciser la situation dans un taxon supérieur.

Sur la base de toute ce qui précède, nous nous trouvons donc amené à créer, au sein des *Ophryodendrina*, une nouvelle famille des *Dentacinetidae* dont nous donnons ici la diagnose et la composition générique et spécifique.

#### Famille des *Dentacinetidae* fam. nov.

Suctorina *Ophryodendrina* à trophomontes pédonculés, campaniformes ou pyramidaux, à cortex latéro-basal épais, formant une pseudo-lorica méridiennement costulée, cernant une aire apicale souple. Tentacules suceurs à cortex fortement plissé en rétraction, groupés en unique faisceau centro-apical. Macronucleus ovale ou sphérique, médian ou subapical. Tomites connus vermiformes

déprimés, à long cou terminé par une raquette losangique adhésive. Macronucleus ovale.

#### 1. Genre *Dentacineta* Jankowski, 1978

*Genre-type* de la famille. Trophomontes (seul connu) campaniformes, à section hexagonale, à cuirasse corticale pseudoloculaire soulevée en 6 côtes méridiennes convergeant basalement, achevées apicalement en angles saillants. 5 à 6 tentacules inégaux étroitement groupés sur une surface apicale très saillante. Macronucleus ovale, médian. Jusqu'à 3 micronuclei. Une vacuole pulsatile latéro-apicale. Style fibreux robuste, long, légèrement flexueux, cylindrique, peu dilaté à ses extrémités.

— *Espèce unique (type)* : *D. campanuliformis* (Collin, 1909)

(Syn. *Acinetopsis campanuliformis* Collin, 1909, 1912).

Avec les caractères du genre. Epizoïque sur les antennules d'*Ameira* sp. (Copépode Harpacticoïde), sabulicole marin de Sète et Roscoff (France).

*Dimensions* : Style 20 µm long; Pseudologe 45-50 µm x 30-37 µm; Suçoirs jusqu'à 100 µm.

*Matériel-type*. En l'absence de spécimens conservés connus, et conformément aux dispositions du Code International de Nomenclature Zoologique (1985, titre XVI, art. 72/b II, p. 140), nous désignons comme *série-type* les 3 figures de Collin (1912, p. 357, fig. XCIII, a, b, c), reproduites ici (fig. 5 A, B, C).

#### 2. Genre *Dentacinetides* gen. n.

Trophomontes tronco-pyramidaux comprimés, à section octogonale aplatie, à cuirasse corticale pseudoloculaire soulevée en 8 côtes méridiennes inégalement espacées, convergeant basalement sur un bourrelet suprastylaire, se fondant apicalement en une marge saillante délimitant deux lèvres dissymétriques. En moyenne 6 à 7 tentacules subégaux, étroitement groupés en unique faisceau sur une aire apicale peu saillante, prolongés dans le cytoplasme par de longs axonèmes sinueux formant chiasma. Macronucleus ovale ou sphérique, subapical. Un micronucleus. Une ou deux vacuoles pulsatiles latérales, à mi-corps. Style fibreux robuste, long, parfois flexueux, cylindrique, nettement étalé en disque basal, fortement dilaté à son extrémité somatique.

Tomites vermiformes déprimés, élargis dans leur moitié basale, à costules longitudinales saillantes basalement recoupées de plis transverses. Col mince portant une raquette distale rhombique à forts bourrelets marginaux et carène axiale. Style

Tabl. I. – Mesurations de *Dentacinetides collini* gen. n., sp. n. Mesures données en  $\mu\text{m}$ ; max. et min. = dimensions maximales et minimales.  $\bar{X}$  est la moyenne arithmétique.

*Measurements of Dentacinetides collini gen. n., sp. n. Measures given in  $\mu\text{m}$ ; max. and min. are maximal and minimal sizes.  $\bar{X}$  is the arithmetic average.*

STADES (nombre de cas mesurés)		CORPS (longueur)	CORPS (largeur maximale)	STYLE (longueur)	STYLE (diamètre à mi- hauteur)	STYLE (diamètre apical)	MACRONUCLEUS (axes)	TENTACULES (nombre et longueur maximale)	RAQUETTE (longueur)
Jeune Trophonte ( 2 )	min.	21	14	14	3	7	9 x 9	1 /	
	max.	34	21	17	3,5	10,5	10,5 x 7	5 / 28	-
	$\bar{X}$ .	27,5	17,5	15,5	3,2	8,7	9,2 x 8	3 /	
Tropho- tomonte ( 61 )	min.	31,5	26	14	2,5	7	10,5 x 7	3 /	
	max.	70	42	28	5	12,5	17,5 x 10	12 / 210	-
	$\bar{X}$ .	50	39	18	3,7	9,5	12,3 x 9	7 /	
Bourgeon sur Adulte ( 4 )	min.	53	12				8 x 8		5
	max.	98	21	-	-	-	15 x 7	-	12
	$\bar{X}$ .	83	17				6,5 x 7,5		7
Tomite libre ( 2 )	min.	67	10				10 x 5,5		5
	max.	93	14	-	-	-	12 x 5	-	12
	$\bar{X}$ .	80	12				11 x 5,2		11,2
Tomite fixé ( 35 )	min.	119	10,5	9	2	4	8,5 x 7		10,5
	max.	175	17,5	24,5	3	7	24,5 x 6,5	-	12
	$\bar{X}$ .	143	14,5	15	2,7	5,3	14,5 x 6,5		13,5
Tomite contracté ( 2 )	min.	91	14	11	2	5,5	12,5 x 6,5		
	max.	98	15,5	21	3	6	14 x 7,5	-	-
	$\bar{X}$ .	94,5	14,7	16	2,5	5,7	13,2 x 7		
Tomite en métamorphose ( 1 )	-	60	22	9,5	2	5	12,5 x 10,5	-	-

fibreux assez mince, élargi apicalement, caduc. Tomitogenèse exotrope latéro-médiane. Métamorphose avec contraction du tomite, involution apicale, différenciation d'axonèmes tentaculaires.

— *Espèce unique (type)* : *D. collini* sp. n.

Avec les caractères du genre. Epizoïque sur l'urosome et le segment génital de *Robertgurneya similis* A. Scott (Copépode Harpacticoïde Diosaccidae), à Banyuls-sur-Mer (France). Dans les sables grossiers hétérogènes du vivier, Laboratoire Arago.

*Dimensions* : voir Tableau

*Matériel-type*. Conformément aux dispositions du Code International de Nomenclature Zoologique (1985, titre XVI, art. 72/c IV, pp. 142-144), nous établissons comme *hapantotype* un ensemble de 2 préparations permanentes, actuellement conservées dans notre collection, en l'absence de collection centrale française de Protistes. La première (n° SUC. Exo. 02.06.01/01), traitée au Protargol, comporte 8 trophotomontes au repos, 2 adultes bourgeonnants, 1 jeune trophonte, 11 vermiformes typiques fixés et 1 vermiforme libre en reptation, tous ces Acinètes étant répartis sur 10 Copépodes laissés entiers (3 mâles, 7 femelles dont 4 ovigères). La seconde lame (n° SUC. Exo. 02.06.02.01/02), colorée au Carmin boracique-

Vert Lumière, comprend 14 trophotomontes interphasiques, 1 adulte bourgeonnant, 1 jeune trophonte, 2 vermiformes typiques fixés et l'unique tomite en métamorphose. Ces Acinètes sont fixés sur 12 Copépodes entiers (3 mâles, 9 femelles dont 3 ovigères). Une série de 9 autres préparations permanentes est conservée à titre complémentaire, hors matériel-type.

REMERCIEMENTS – Nous sommes très heureux de pouvoir témoigner ici notre gratitude à la Direction du Laboratoire Arago, ainsi qu'à ses Chercheurs et Techniciens, qui nous ont toujours réservé le meilleur accueil, mettant à notre disposition les moyens de travail les plus adaptés à nos besoins. Nous exprimons des remerciements particuliers à notre Collègue J.Y. Bodiou, qui a bien voulu déterminer pour nous les Copépodes Harpacticoïdes de nos prélèvements, et notamment celui porteur des Acinètes étudiés dans le présent article.

## ABRÉVIATIONS

ax, axonèmes tentaculaires; B, bouton apical du jeune bourgeon; b.St., bourrelet suprastylaire; c, col du tomite; D, disque basal du style; M, macronucleus; m, micronucleus; Rq, raquette apicale

du tomite; sc, aire scopuloïde; St, style ou pédoncule; T, tentacule ou suçoir; v, vésicule pulsatile.

ax, tentacular axonems; B, apical button of young bud; b, St, suprastylar bulge; c, neck of tomite; D, basal disc of peduncle; M, macronucleus; m, micronucleus; Rq, apical racket of tomite; sc, scopuloid area; St, peduncle; T, sucking tentacle; v, pulsatile vesicle.

## BIBLIOGRAPHIE

- BATISSE A., 1969. Acinétiens nouveaux ou mal connus des côtes méditerranéennes françaises. 1. *Ophryodendron hollandei* n. sp. (Suctorida, Ophryodendriidae). *Vie Milieu* **20** (2 A) : 251-278.
- BATISSE A., 1974. Ultrastructural features in the adhesive end of vermiform tomites of *Dendrosomides paguri*, Collin (Ciliata, Suctorida). *J. Protozool.* **21** (193) : 467 p.
- BATISSE A., 1975. Propositions pour une nouvelle systématique des Acinétiens (Ciliophora, Kinetofragmophora, Suctorida). *C.R. Acad. Sci.* **280** : 1797-1800, 2121-2124.
- BATISSE A., 1986. Acinétiens nouveaux ou mal connus des côtes méditerranéennes françaises. 2. *Dendrosomides grassei* n. sp. (Suctorida, Ophryodendrina). *Protistologica* **22** (1) : 11-21.
- BATISSE A., 1992. Sous-classe des Suctorida Claparède & Lachmann, 1858. Dans : *Traité de Zoologie*, II (2) Ciliés. Edité par P.P. Grassé. Masson, Paris (sous presse).
- BATISSE A. et J. DRAGESCO, 1967. *Ophryodendron roscoffensis* n. sp. *Protistologica*, **3** (2) : 103-112.
- BODIOU J.Y. et J. SOYER, 1973. Sur les Harpacticoïdes (Crustacea, Copepoda) des sables grossiers et fins graviers de la région de Banyuls-sur-mer. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **21** (9) : 657-659.
- BOWMAN T.E., 1977. *Dendrosomides lucicutiae*, a new species of Suctorian from the pelagic Calanoid Copepod, *Lucicutia*. *Proc. Biol. Soc. Wash.* **89** (60) : 695-702.
- BOXSHALL G.A., 1990. Precopulatory mate guarding in copepods. *Bijdr. t. Dierk.* **60** (3-4) : 209-213.
- CHATTON E. et B. COLLIN, 1910. Sur un Acinézien nouveau commensal d'un Copépode, *Rhabdophrya trimorpha* n. g., n. sp. *Arch. Zool. Exp. Gén.* 5<sup>e</sup> sér. N. & R. **5** (5) : 138-145.
- Code International de Nomenclature Zoologique, 1985. Edité par W.D.L. Ride, C. W. Sabrosky, G. Bernardi & R.V. Melville. Internat. Trust Zool. Nomencl. & British Mus. London, 1-338.
- COLLIN B., 1909. Diagnoses préliminaires d'Acinétiens nouveaux ou mal connus. *C.R. Acad. Sci.* **149** : 1094-1095.
- COLLIN B., 1912. Etude monographique sur les Acinétiens. 2. Morphologie, Physiologie, Systématique. *Arch. Zool. Exp. Gén.* **51** (1) : 1-457.
- DOVGAL I.V., 1985. *Lecanophryella paraleptastaci* gen. et sp. n. (Vermigenea, Lecanophryidae). *Zool. Zh.* **64** (8) : 1256-1259 (en russe, rés. angl.).
- GRELL K.G. & A. MEISTER, 1982. Die Ultrastruktur von *Acinetopsis rara* Robin (Suctorida). II. Zellbau und Schwärmerbildung. *Protistologica* **18** (3) : 403-421.
- GRUBER A., 1884. Die Protozoen des Hafens von Genua. *Nova Acta Leop. Carol.* **46** : 475-539.
- GUILCHER Y., 1951. Contribution à l'étude des Ciliés gemmipares, Chonotriches et Tentaculifères. *Ann. Sci. Nat. Zool.* 11e sér. **13** (3) : 33-132.
- HERMAN S.S., B.C. COULL and L.M. BRICKMAN, 1971. Infestation of Harpacticoid Copepods (Crustacea) with Ciliate Protozoans. *J. Invert. Pathol.* **17** : 141-142.
- ITO T., 1970. The Biology of a Harpacticoid Copepod, *Tigriopus japonicus* Mori. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* ser. 6, *Zool.* **17** : 474-500.
- JANKOWSKI A.V., 1970. *Trophogemma poljanskyi* gen. et sp. n. (Ciliophora, Suctorida) from the shrimp's antennae. *Zool. Zh.* **49** (3) : 454-457, (en russe, rés. angl.).
- JANKOWSKI A.V., 1978. (Phylogenia i divergensia chtoupaltsevik Prosteicik). *Doklad. Akad. Nauk. SSSR. Zool.* **242** (2) : 493-496 (en russe).
- JANKOWSKI A.V., 1981. Nouvelles espèces, nouveaux genres et familles d'Infusoires tentaculés (Classe Suctorida). *Trudy Zool. Inst. SUN Leningrad* **107** : 80-115 (en russe).
- KAHL A., 1934. Suctorida. Dans : *Die Tierwelt der Nord-und Ostsee*. Edité par G. Grimpe et E. Wagler, **26** (II, c 5) 184-226, Leipzig.
- KEISER A., 1921. Die sessilien peritrichen Infusorien und Suctorien von Basel und Umgebung. *Rev. Suisse Zool.* **28** (12) : 221-341.
- KERN J.C., N.A. EDWARDS and S.S. BELL, 1984. Precocious clasping of early copepodite stages : a common occurrence in *Zausodes arenicolus* Wilson (Copepoda : Harpacticoida). *J. Crust. Biol.* **4** (2) : 261-265.
- KUNZ H., 1936. Eine neue Suctorie, *Cucumophrya leptomesochrae* n. g., n. sp. von Helgoland. *Zool. Anzeiger* **114** : 173-174.
- MATTHES D. und H. PLACHTER, 1978. Das Sauginfuser *Spelaeophrya polypoides* (Daday) (Ciliata, Suctorida). *Arch. Protistenk.* **120** : 190-205.
- MILNE W., 1886. On a new Tentaculiferous Protozoon and other Infusoria, with Notes on Reproduction and the Function of the Contractile Vesicle. *Proc. Phil. Soc. Glasgow* **18** : 48-55.
- ROOT F.M., 1922. A new Suctorian from Woods Hole. *Trans. Amer. Micr. Soc.* **11** : 77-81.
- SOYER J., 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte Catalane Française. III. Les peuplements de Copépodes Harpacticoïdes (Crustacea). *Vie Milieu* **21** (2 B) : 337-516.
- TUFFRAU M., 1967. Perfectionnements et pratique de la technique d'imprégnation au Protargol des Infusoires Ciliés. *Protistologica* **3** (1) : 91-98.

Reçu le 18 juillet 1991; received July 18, 1991  
 Accepté le 17 décembre 1991; accepted December 17, 1991



# LA SÉDIMENTATION LAGUNAIRE DES DERNIERS SIÈCLES EN LANGUEDOC-ROUSSILLON. DONNÉES SÉDIMENTOLOGIQUES, ISOTOPIQUES ET PALYNOLOGIQUES

*Lagoonal sedimentation of the last centuries in Languedoc-Roussillon (France).  
Sedimentological, radiometric and palynological data*

J.P. BARUSSEAU<sup>1</sup>, P. GIRESSE<sup>1</sup>, N. PLANCHAIS<sup>2</sup>, O. RADAKOVITCH<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup> Laboratoire de Recherche en Sédimentologie Marine, Université de Perpignan, 66860 Perpignan Cedex, France.

<sup>2</sup> Laboratoire de palynologie, U.S.T.L., 34095 Montpellier Cedex 5, France.

<sup>3</sup> Affiliation actuelle : Laboratoire de Sédimentologie et Géochimie Marines, Université de Perpignan, 66860 Perpignan Cedex, France.

MILIEUX LAGUNAIRES  
SÉQUENCES SÉDIMENTAIRES  
PALYNOLOGIE  
LANGUEDOC-ROUSSILLON

LAGOONAL ENVIRONMENT  
SEDIMENTARY SEQUENCES  
PALYNOLOGY  
MEDITERRANEAN COASTS

**RÉSUMÉ** – Les milieux laguno-littoraux du Languedoc-Roussillon présentent des taux de sédimentation de quelques millimètres par an. Pour cette raison, ils offrent une opportunité d'étude d'archives sédimentaires enregistrant des événements récents. Cette analyse prend en compte les conséquences des phénomènes naturels à rythme climatique, mais également l'influence des entreprises réalisées par l'homme. De courtes carottes de l'étang du Dou (Bages-Sigean, Aude) et de l'étang de Canet (Pyrénées-Orientales) embrassent un intervalle de temps correspondant aux deux à trois derniers siècles. La présence de pollen de *Vitis* montre sa valeur comme marqueur chronologique en permettant une corrélation entre le vignoble du XIX<sup>e</sup> siècle et ses deux périodes de forte dégradation. La sédimentation dans l'étang du Dou, avant l'aménagement des salins par l'homme, obéit à un rythme pluriannuel d'ouvertures et de fermetures de la communication avec le complexe lagunaire de Bages-Sigean. Dans l'étang de Canet, le facteur majeur répond à une autre logique liée aux crues exceptionnelles.

**SUMMARY** – Coastal lagoons of the Languedoc-Roussillon (South of France) exhibit sedimentation rates close to some mm.yr<sup>-1</sup>. Therefore recent events controlling the sedimentary processes may be registered. Sediments may be considered as natural archives in which are concentrated informations concerning both the natural processes with the climatic rhythm and the human activities. These informations can be cross-correlated with human archives. Short cores in the Dou lagoon (Aude) and in the Canet lagoon (Pyrénées-Orientales) represent a time interval encompassing the last 2 or 3 centuries. *Vitis* pollen content proved useful as a chronological index. A fairly good correlation is observed with both periods of vineyard degradation during the nineteenth century. In the Dou lagoon, before the creation of salt pans, the sedimentation was controlled by natural openings and closings of the communication channel with the Bages-Sigean lagoon. In the Canet lagoon, the main factor is related to the major floods on the catchment.

## I – INTRODUCTION

Le Quaternaire est caractérisé par une variabilité importante des facteurs du milieu que déterminent des oscillations de périodes et d'amplitudes diverses. Cette irrégularité et les interférences qui en résultent rendent illusoire la recherche harmonique de véritables cycles. Si l'idée de cyclicité est commode pour évoquer l'alter-

nance des conditions de milieu observée à différentes échelles, elle cache la difficulté de leur mise en évidence. Seuls les cycles climatiques majeurs (10<sup>5</sup> ans) sont aisément repérés. A plus courte période, les particularités régionales ou locales impliquent une hétérogénéité des informations qui complique la lecture. Dans les épisodes les plus récents, l'enregistrement des phénomènes est, en outre, obscurci par l'influence de l'activité humaine remontant au moins à 7 000 ans B. P.

dans les régions NW-méditerranéennes (Planchais, 1987). Plus on se rapproche de l'actuel et plus on peut soupçonner la forte incidence de ces facteurs anthropiques (Planchais, 1985). Parallèlement, l'interrogation pressante posée par les événements résultant de la montée du niveau marin conduit à rechercher, dans le très récent ( $10^2$ - $10^3$  ans), des signaux susceptibles de rendre compte des évolutions historiques et d'en dégager des prévisions.

L'environnement laguno-littoral du Languedoc-Roussillon offre des dispositifs dans lesquels les matériaux sédimentaires peuvent s'accumuler à vitesse élevée (Cataliotti-Valdina, 1978; Martin, 1978). On peut espérer y rencontrer un archivage naturel des modifications des conditions du milieu de courte longueur d'onde. L'objet de cette étude est donc une tentative pour mettre en évidence les facteurs physiques et anthropiques majeurs qui gouvernent cette évolution durant les derniers siècles. On a choisi de comparer les enregistrements sédimentaires de deux domaines lagunaires rattachés à l'étang de Canet et à l'étang de Sigean (étang du Doul).

L'intérêt principal de ce type d'analyse réside dans la possibilité d'une calibration chronologique des événements, soit de façon directe (Plomb 210), soit de façon indirecte en corrélant une variation macroscopique (type lithologique) ou microscopique (contenu pollinique) à un événement historique précis.

## II. DESCRIPTION DES SITES

### 1. L'étang du Doul

Le Doul est une petite lagune encaissée dans un promontoire de calcaires stampiens (fig. 1A). Elle fut utilisée dès le XVIII<sup>ème</sup> siècle comme bassin de préconcentration annexé aux Salins de Peyriac et de Saint-Paul. Sa superficie est de 43 hectares pour un diamètre de 750 m environ. La profondeur maximale (4 m) est décalée vers l'Est, dissymétrie qui souligne l'existence d'une accumulation sédimentaire dans la moitié occidentale, au débouché du goulet de communication avec l'étang de Bages. La distribution du sédiment est également dissymétrique, principalement sous l'effet des vents de NW (Tramontane) qui concentrent l'énergie sur le contour oriental de l'étang et le frangent de sédiments plus grossiers. La salinité, mesurée de façon régulière entre 1925 et 1961, indique des variations saisonnières allant de 40 à 75 g/l (données non publiées des Salins de Peyriac). Le bilan hydrique de l'étang, avec une pluviométrie moyenne de 451 mm/an (1938-1950) et une évaporation de 1546 mm/an à Lapalme (15 km au sud), est équilibré par l'admission

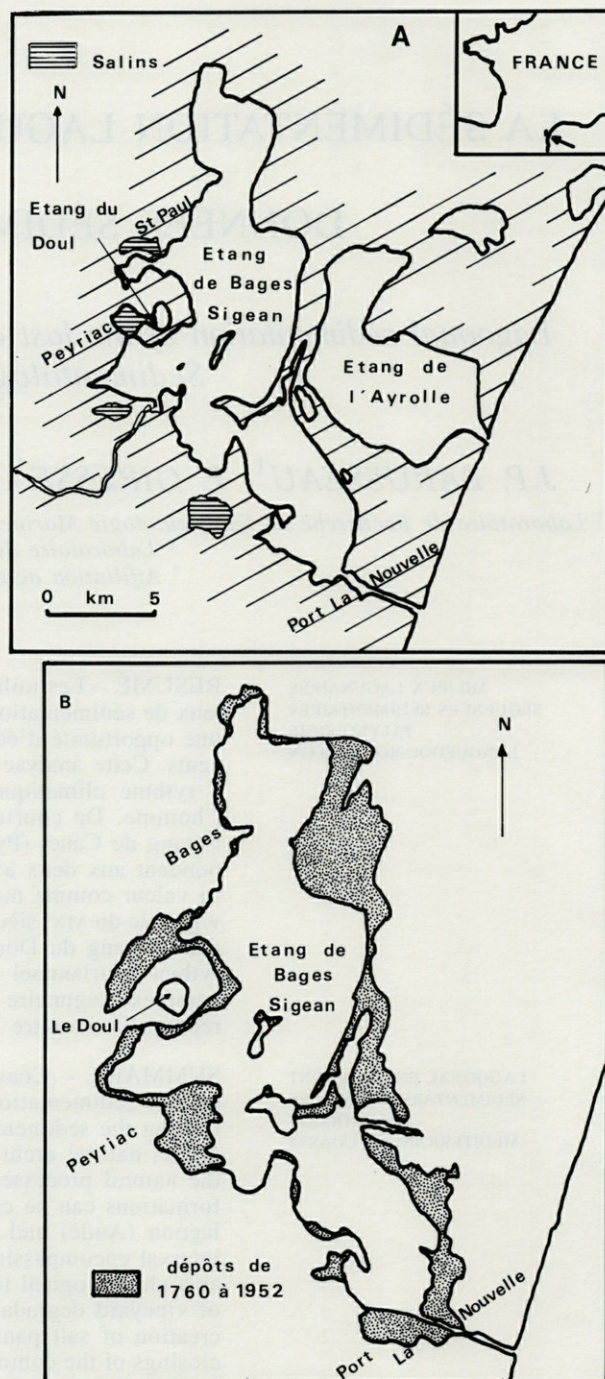


Fig. 1. – A, Localisation de l'étang du Doul dans le complexe lagunaire de Bages-Sigean (Aude). B, Progression des atterrissements dans le complexe lagunaire de Bages-Sigean.

A, Location of Doul lagoon in the lagoonal complex of Bages-Sigean (Aude). B, Historical extension of land in the lagoonal complex of Bages-Sigean.

d'eaux provenant de la lagune de Bages (Radakovitch, 1989). L'actuelle pauvreté floristique et faunistique de l'étang souligne une tendance au confinement qui se traduit par une diminution de la richesse taxonomique. La faune se caractérise

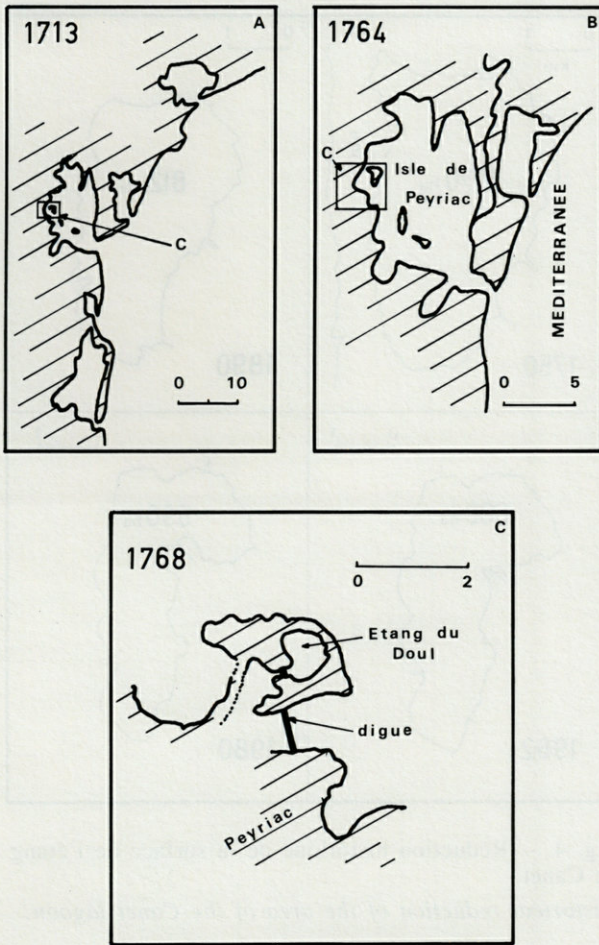


Fig. 2. – Evolution historique du DouI.  
Historical changes of DouI site.

par la présence de *Abra ovata*, *Ceratoderma glaucum*, *Hydrobia acuta* et *Nereis diversicolor*. Les Foraminifères appartiennent à deux espèces

communes du littoral : *Triloculina trigona* et *Ammonia beccarii*. La flore se limite à *Ruppia spiralis* pour les phanérogames et *Microcoleus* pour les cyanobactéries (Boutière, 1974; Radakovich, 1989). La vidange quasi-totale de l'étang en 1931 ne semble pas avoir entraîné de profondes répercussions sur les caractères du biotope.

Jusqu'à une date récente (XVII-XVIII<sup>ème</sup> siècles), le massif du DouI constituait une île : « l'Isle de Peyriac » (fig. 2). Cette géographie paraît assez ancienne puisqu'elle est mentionnée en 1309 et 1657 sur des documents anonymes. La toponymie se réfère d'ailleurs à cette disposition avec l'existence, à l'Est de l'étang, des lieux-dits « Moulin de l'île » et « Plan de l'île ». Les hommes ont exploité la tendance générale au colmatage dans le domaine paralytique du Golfe du Lion (Cataliotti-Valdina, 1978), pour aménager des salins dans les atterrissements (fig. 1B). En particulier, le salin de Peyriac fut délimité entre 1760 et 1770 par deux digues qui le séparent des étangs du DouI et de Bages. Un canal d'amenée et d'exportation des eaux entre ces deux bassins contribue à la régulation du stockage hydrique du DouI.

L'étang du DouI fut utilisé jusqu'en 1967 par la compagnie des Salins du Midi. Depuis, la gestion des rythmes et des directions de mouvements d'eaux est assurée par la commune avec comme objectif de conserver les caractéristiques d'hyper-salinité qu'a connu cet étang pendant près de 200 ans ( $S > 40$  g/l).

## 2. L'étang de Canet

L'étang de Canet est le bassin de sédimentation du réseau fluvial du Réart, petit cours d'eau circulant en quasi-totalité dans les terrains meubles

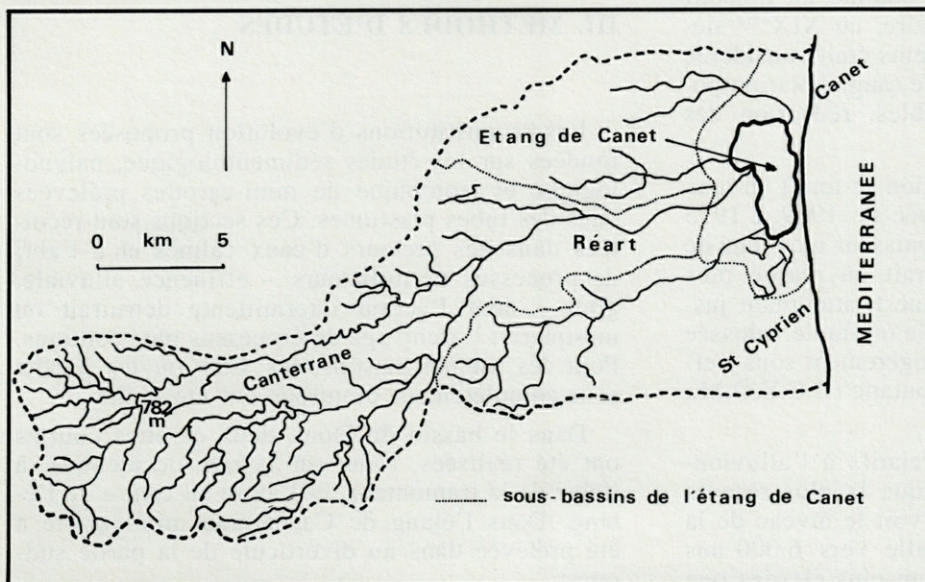


Fig. 3. – Localisation de l'étang de Canet et de son bassin-versant (Pyrénées-orientales).

Location of Canet lagoon (Pyrénées-Orientales).

du Pliocène. Trois autres sous-bassins (fig. 3) n'influencent pas sensiblement la nature et le volume des matériaux apportés. Le régime d'écoulement dans le Réart est irrégulier en raison de la capacité d'infiltration dans le bassin pliocène mais surtout de la variabilité des précipitations. La pluviosité, observée à Perpignan depuis 1845, s'établit en moyenne à 584,4 mm/an. Les marges de fluctuations sont larges avec des années sèches (décennale : 351 mm; cinquantennale : 280 mm; centennale : 259 mm) et des années humides (décennale : 873 mm; cinquantennale : 1 184 mm; centennale : 1 323 mm). Dans le Réart lui-même, l'écoulement n'a lieu que pendant les crues. On n'a cependant d'enregistrements réguliers que depuis 1966; auparavant, seuls les modules des plus grandes crues étaient reportés (B.C.E.O.M., 1981). On observe ainsi 450 m<sup>3</sup>/s en octobre 1940, 400 m<sup>3</sup>/s en septembre 1959 et 520 m<sup>3</sup>/s en septembre 1971, avec une périodicité de 10 à 20 ans insuffisamment documentée pour être mieux précisée.

Au cours de ces événements paroxysmaux, de grandes quantités de matériaux sont entraînés et s'accumulent principalement dans la lagune en raison du barrage constitué par le lido joignant Saint-Cyprien à Canet-Plage. Ce colmatage est attesté par les documents cartographiques disponibles (fig. 4). En dépit des imprécisions résultant des méthodes utilisées (par exemple un levé sur photographies aériennes de 1953 donne une superficie de 520 ha, alors qu'un levé bathymétrique de 1969 indique une surface d'étang de 690 ha, la cote du plan d'eau modifiant grandement l'emprise sur les basses terres), la sédimentation est évidente. La perte de surface lagunaire se fait au taux de 1,7 ha/an et le delta du Réart a progressé à l'intérieur de l'étang de 260 m entre 1866 et 1970. Des travaux en cours ont pour objet de stopper ou de ralentir ce processus, le maintien du plan d'eau étant maintenant perçu comme un objectif à atteindre, alors qu'au contraire, au XIX<sup>ème</sup> siècle, la formation d'atterrissements était considérée comme une évolution favorable (augmentation potentielle des surfaces cultivables, réduction des foyers à moustiques...).

Actuellement, la sédimentation se ferait au taux moyen de 70 000 m<sup>3</sup>/an évaluée de 1969 à 1973 (B.C.E.O.M., 1981), soit une épaisseur moyenne de dépôt de 13 mm/an. Elle serait en réalité plus forte dans les parties sud et ouest, atteignant jusqu'à 9 cm/an, alors que la partie orientale, adossée au lido sableux, se creuserait légèrement sous l'effet des houles courtes de tramontane (B.C.E.O.M., 1981).

Confrontées aux résultats relatifs à l'alluvionnement de la période géologique la plus récente (après l'épisode flandrien qui voit le niveau de la mer se fixer à sa cote actuelle vers 6 000 ans B.P.), ces valeurs sont beaucoup plus élevées que

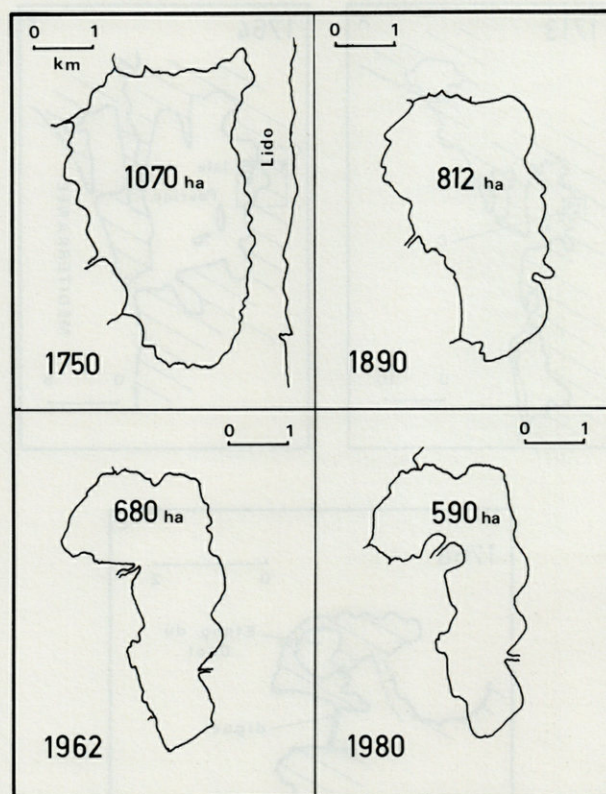


Fig. 4. – Réduction historique de la surface de l'étang de Canet.

*Historical reduction of the area of the Canet lagoon.*

ce qui avait été observé jusque-là : 0,8 cm/an entre 4 800 et 4 200 B.P.; 0,45 à 0,55 cm/an entre 4 000 et 2 700 B.P.; 0,05 à 0,15 cm/an entre 2 700 et 1 170 B.P.; 0,29 cm/an entre 700 ans B.P. et l'actuel (Martin *et al.*, 1981; Planchais, 1985).

### III. MÉTHODES D'ÉTUDES

Les reconstitutions d'évolution proposées sont fondées sur les études sédimentologique, palynologique et isotopique de mini-carottes prélevées dans des tubes plastiques. Ces sections sont récoltées dans des secteurs d'eaux calmes et à l'abri de processus perturbateurs – effluence alluviale, grau – dont l'action intermittente détruirait ou masquerait l'archivage de processus plus continus. Pour les mêmes raisons, les sites où les dépôts sont complètement bioturbés ont été évités.

Dans le bassin du Dou, deux carottes courtes ont été réalisées, l'une sur la rive occidentale, à l'abri de la tramontane, et l'autre au centre de l'étang. Dans l'étang de Canet, une mini-carotte a été prélevée dans un diverticule de la partie sud-ouest.

### 1. Echantillonnage

Ces colonnes sédimentaires sont constituées de fines couches argilo-silteuses ou sableuses. On a cherché à conserver l'individualité de ces unités par un échantillonnage respectant les limites des alternances successives. Cependant, dans l'étang du Dou, la finesse des lamines empêche parfois de recueillir les matériaux d'un seul niveau. La carotte de Canet a été découpée en tranches de 5 mm d'épaisseur, desquelles ont été éliminées les quelques parties bioturbées, reconnues à l'examen oculaire.

### 2. Analyse palynologique

L'analyse pollinique identifie et évalue la quantité de pollens et spores par gramme de sédiment (Absolute Pollen Frequency : A.P.F.) et permet de calculer le rapport AP/T (« Arboreal Pollen/Total Pollen Sum »), rapport de l'ensemble des pollens des plantes ligneuses sur le total des pollens et des spores. Les pourcentages ont ensuite été établis à partir d'une somme de base calculée en excluant de la somme pollinique totale les plantes d'eau : *Ruppia*, Cyperaceae, Typhaceae, type *Potamogeton-Triglochin*, *Myriophyllum t. alterniflorum* ou *t. spicatum*, *Isoetes*. Les Chenopodiaceae, les spores trilètes et monolètes et les graminées (ou Poaceae) ont été également exclues car elles constituent une grande partie de la flore locale. Les hystrichosphères et le palynofaciès complètent l'analyse palynologique.

### 3. Analyse isotopique

La technique utilisée est celle du plomb 210 (Goldberg, 1969; Krishnaswamy *et al.*, 1971), un radioélément de courte période (22,3 ans) de la famille de l'uranium 238. Dans le sédiment, il provient principalement d'apports atmosphériques, et permet une datation sur les 100 dernières années. Les mesures ont été réalisées au Laboratoire de Glaciologie et de Géophysique de l'Environnement de Grenoble.

Le  $^{210}\text{Pb}$  des sédiments lacustres est issu de plusieurs sources (Appleby et Oldfield, 1978; Oldfield et Appleby, 1984; Robbins 1978) :

— L'apport direct : formation *in-situ* de  $^{210}\text{Pb}$  par désintégration de l'élément père, le radium 226. Il s'agit du « plomb supporté », en équilibre avec le radium.

— L'apport atmosphérique direct : issu de la désintégration du radium 226, le radon 222 est un gaz inerte qui diffuse des roches superficielles vers l'atmosphère. Il s'y désintègre et donne du  $^{210}\text{Pb}$  qui regagne le sol par l'intermédiaire des retombées sèches et humides. La partie tombant sur un plan d'eau est rapidement adsorbée par les

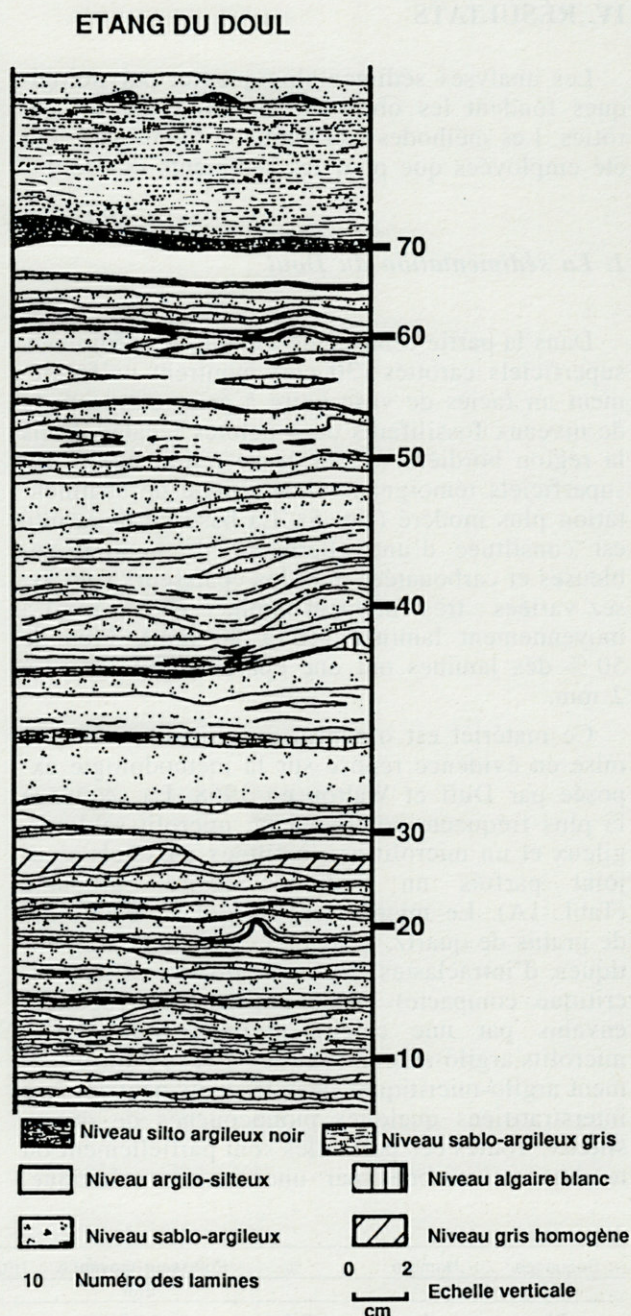


Fig. 5. — Successions sédimentaires dans l'étang du Dou.

*Sedimentary sequences in the Dou lagoon.*

particules en suspension et déposée. Ce plomb constitue le « plomb en excès » (par opposition au plomb supporté) et sa décroissance sur toute la carotte permet d'établir la datation du sédiment.

De nombreux modèles sont applicables suivant le profil. Nous avons retenu le modèle C.F.C.S. (Constant Flux – Constant Sedimentation rate) de Goldberg (1963), où le taux de sédimentation est donné par la pente d'un diagramme activité de  $^{210}\text{Pb}$  en excès-profondeur.

#### IV. RÉSULTATS

Les analyses sédimentologiques et palynologiques fondent les observations faites sur les carottes. Les méthodes isotopique et chimique n'ont été employées que pour les sédiments du Dou.

##### 1. La sédimentation du Dou

Dans la partie centrale de l'étang, les sédiments superficiels carottés (30 cm) montrent uniformément un faciès de vase noire à grise entrecoupée de niveaux fossilifères ou à pelotes fécales. Dans la région bordière, ce faciès se réduit aux 5 cm superficiels témoignant d'un rythme de sédimentation plus modéré (fig. 5). La base de la carotte est constituée d'une alternance de lamines sableuses et carbonatées dont les épaisseurs sont assez variées : très finement laminée (0 à 3 mm) à moyennement laminée (10 à 30 mm). Plus de 50 % des lamines ont une épaisseur inférieure à 2 mm.

Ce matériel est organisé en séquences dont la mise en évidence repose sur la méthodologie exposée par Duff et Walton en 1968. La séquence la plus fréquente comprend un microlit sablo-argileux et un microlit argilo-silteux auxquels s'adjoint parfois un microlit algaire carbonaté (Tabl. 1A). Le microlit sablo-argileux est formé de grains de quartz, de débris coquilliers aragonitiques, d'intraclastes (grains de quartz, calcite micritique compacte) et de pellicules irrégulières envahies par une calcite cryptocristalline. Les microlits argilo-silteux sont des niveaux uniformément argilo-micritiques dans lesquels peuvent être interstratifiées quelques monocouches de quartz silteux. Toutes ces particules sont partiellement ou totalement enrobées par une micrite calcitique.

Les microlits cyanobactériens carbonatés sont formés de micrite cryptocristalline riche en matière organique, constituée par une calcite magnésienne à 12 % de molécules de  $MgCO_3$ . Elle correspond à une précipitation physico-chimique de diagenèse précoce en milieu marin vadose. Dans les lamines algaires, la calcite magnésienne est parfois associée à des aiguilles d'aragonite observées au M.E.B. Ces microlits carbonatés peuvent résulter de deux processus mettant en cause : (1) une précipitation induite par une augmentation de la concentration des saumures interstitielles, une décomposition de la matière organique et une évaporation capillaire (Tutenuit, 1980; Cornée, 1983) et/ou (2) une précipitation bio-physicochimique favorisée par la croissance de plantes et entraînant la formation d'une lamine aragonitique dans le tapis algaire (Geisler, 1980).

L'analyse pollinique a été réalisée sur 9 échantillons représentatifs de la succession des niveaux, répartis de la base au sommet. Sur les 80 taxons recensés, 20 % ont un taux pollinique au moins une fois égal ou supérieur à 5 % (fig.6). L'ensemble reflète un paysage ouvert. Les eaux, oligohalines à saumâtres à la base, prennent un caractère plus marin au sommet avec l'augmentation du pourcentage des *Hystrichospheridae*. Les variations de pourcentage des pollens montrent également la nature fluctuante des taux de sédimentation, les faibles vitesses induisant des valeurs d'A.P.F. élevées, notées parfois à la base de la carotte mais surtout dans sa partie sommitale.

L'estimation du taux d'accumulation basée sur la décroissance du  $^{210}Pb$  en excès en fonction de la profondeur (fig. 7A) ne fournit qu'une indication, compte tenu du petit nombre de mesures réalisées. Les valeurs de la partie supérieure, qui seules montrent une activité liée au  $^{210}Pb$  en excès

Séquence	Nombre	%	Épaisseur moyenne mm	Intervalle mm
GA	1	3,3	6,16	
GCA	1	3,3	9,33	
SCSA	1	3,3	8,33	
CSCA	1	3,3	24	
SCA	3	10	5,04	4-6,3
CA	6	20	6,05	2,5-9,6
SA	17	56,6	7,97	3,6-18

N° d'échantillon	Somme Ericaceae	Somme Fagus+Betula+Corylus
6	4,93	2,38
26	10,47	3,31
31	6,41	2,05
37	3,9	0,9
53	6,42	0,84
67	0,79	2,92
70	12,57	3,13
71	12,25	1,75
72	14,23	1,47

Tabl. I. - A, Séquences rythmiques de la carotte du Dou, différents paramètres (A : niveau argilo-silteux; S : niveau sablo-argileux; G : niveau gris translucide; C : niveau algaire carbonaté). B, Variations polliniques caractéristiques des sédiments du Dou. La somme des Ericaceae comprend *Erica* (type *arborea-scoparia*) + *Calluna*, *Erica* indéterminées et caractérise l'extension des garrigues. Le niveau 53 se signale par un minimum forestier marqué par la somme Fagus + Betula Corylus.

A, *Sedimentological rhythms in the Dou core* (A : silty-clay lamina; S : clayey-sand lamina; G : grey lamina; C : carbonate lamina). B, *Characteristic pollen variations in the Dou sediments*.

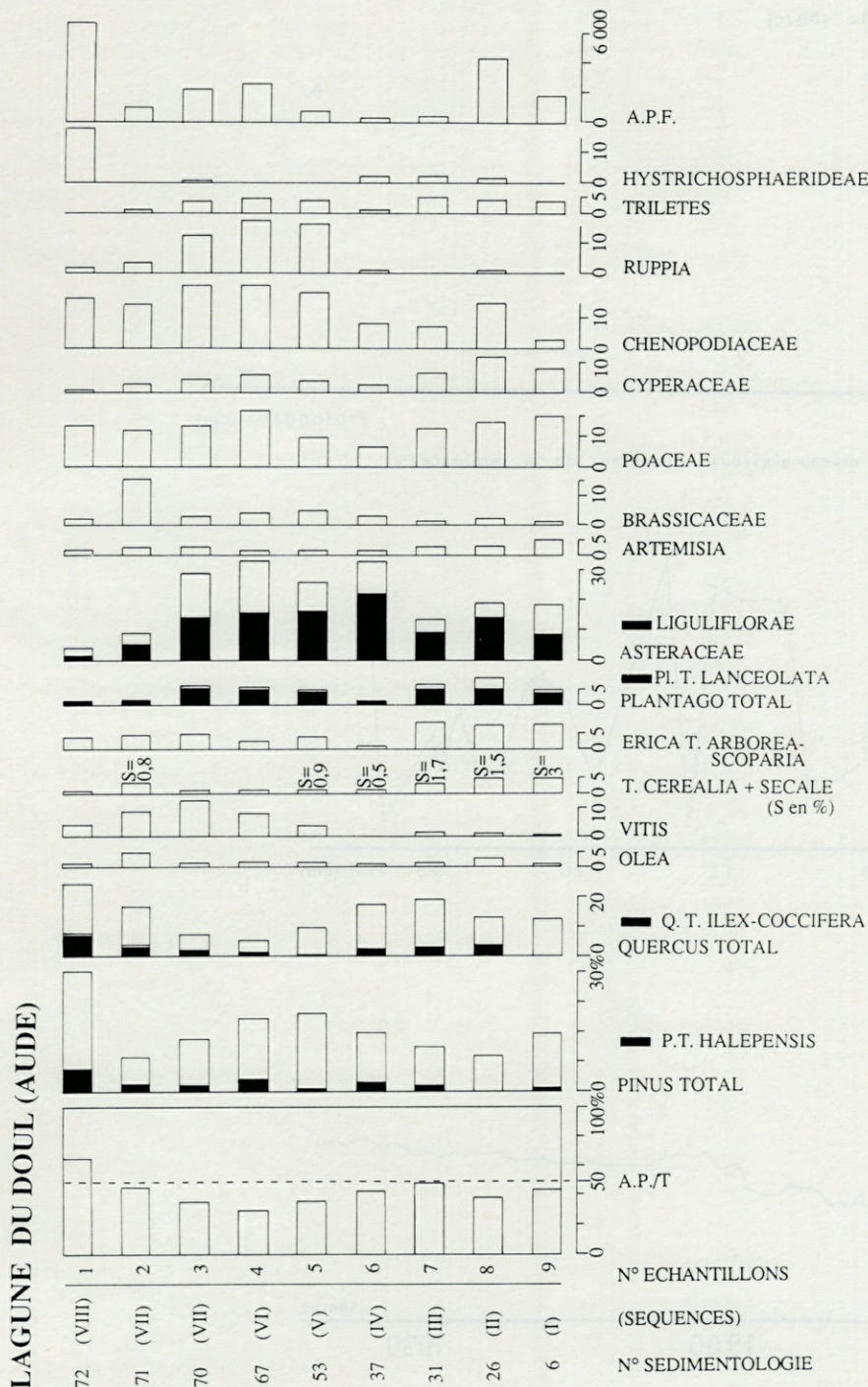


Fig. 6. - Diagrammes polliniques de la carotte du Douil.

*Pollen assemblages distribution in the Douil core.*

sont très faibles, et correspondent à un taux de sédimentation de l'ordre de 0,02 à 0,06 cm/an. La sédimentation laminée paraît ainsi antérieure en totalité à la limite inférieure accessible à la méthode, soit la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle.

La base de la carotte (jusqu'à 20 cm du sommet) témoigne de relations plus ou moins constantes entre les étangs de Bages-Sigean et du Douil. La faune de Mollusques et de Foraminifères est, en effet, assez bien représentée. La relative abondance des chlorites remaniées du Trias dans les dépôts détritiques les plus grossiers et la

concentration des interstratifiés illite-smectite dans la partie centrale de l'étang soulignent un triage sélectif, donc un hydrodynamisme assez élevé.

A partir de 20 cm du sommet, les microlits argileux prennent plus d'importance et une raréfaction de la faune a été observée. Des relations avec l'étang de Bages sont encore manifestes, mais elles interviennent de plus en plus rarement, entraînant une accentuation du confinement biologique liée à une saturation des eaux et une déficience en éléments nutritifs (le plancton marin

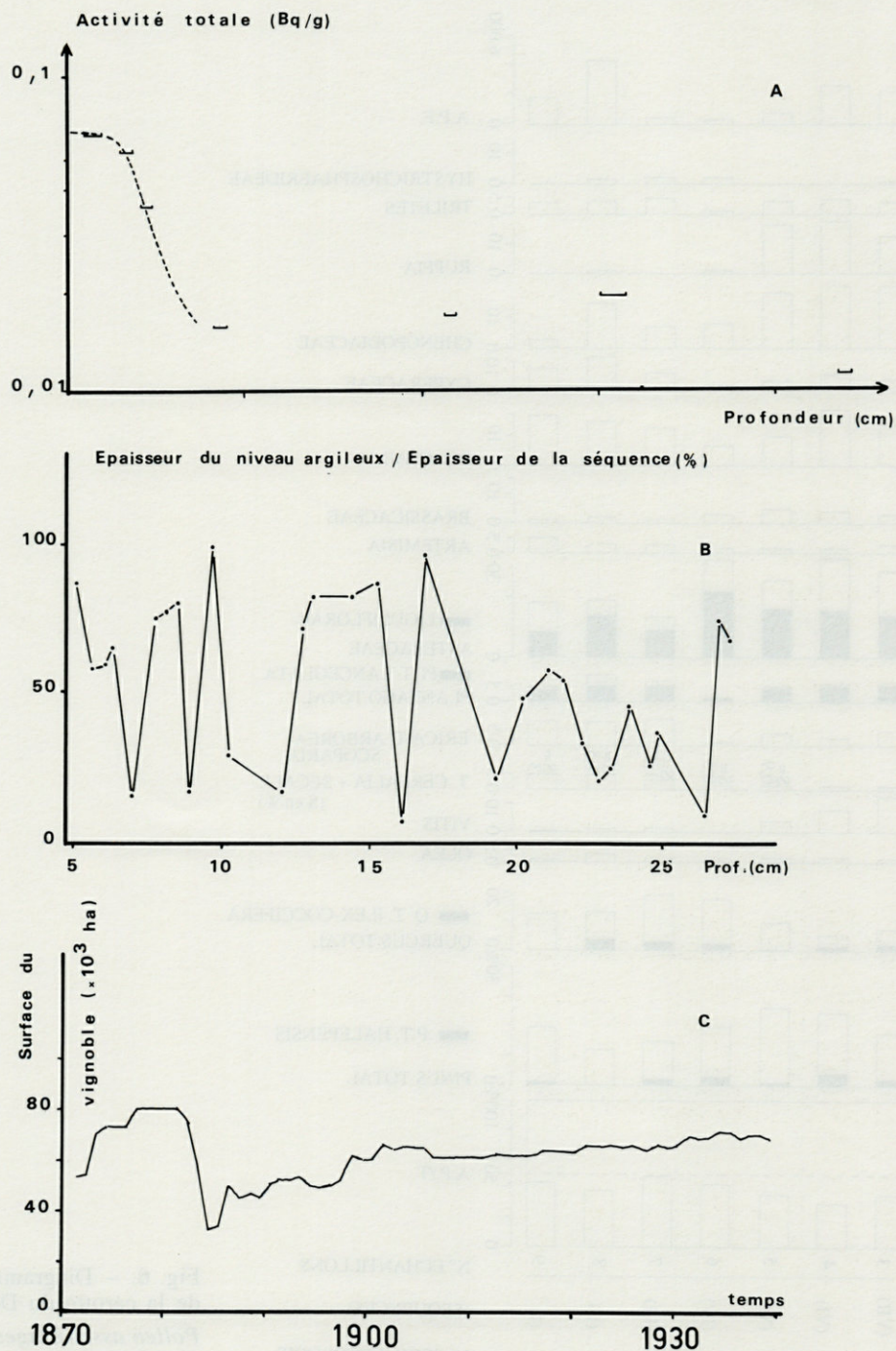


Fig. 7. — A, Activité  $Pb^{210}$  en excès-profondeur pour la carotte du Douil. B, Epaisseur relative des lits argilo-silteux en fonction de la profondeur dans la carotte du Douil. C, Variations de l'extension du vignoble dans les Pyrénées-Orientales entre la fin du XIX<sup>e</sup> et le début du XX<sup>e</sup> siècle.

A, A plot of excess  $^{210}Pb$  activity vs depth in the Douil core. B, A plot of silty-clay lamina thickness vs depth in the Douil core. C, Vineyard variations in Pyrénées-Orientales between XIX<sup>th</sup> and XX<sup>th</sup> century.

ne pénètre plus). Ce confinement se traduit aussi par l'augmentation de l'épaisseur du microlit argilo-silteux dans les séquences (fig. 7B).

Vers 11 cm de profondeur, la décroissance des chlorites au profit des minéraux argilo-silteux de petite taille et une sensible diminution du matériel

quartzeux indiquent une baisse dans l'énergie du milieu. La faune disparaît et les tapis algaires cyanobactériens (*Microcoleus*) définissent, surtout sur la côte occidentale, un milieu confiné et sursaturé caractéristique (Cornée, 1983; Perthuisot et Jauzin, 1978; Perthuisot, 1981; Osty, 1981). Compte



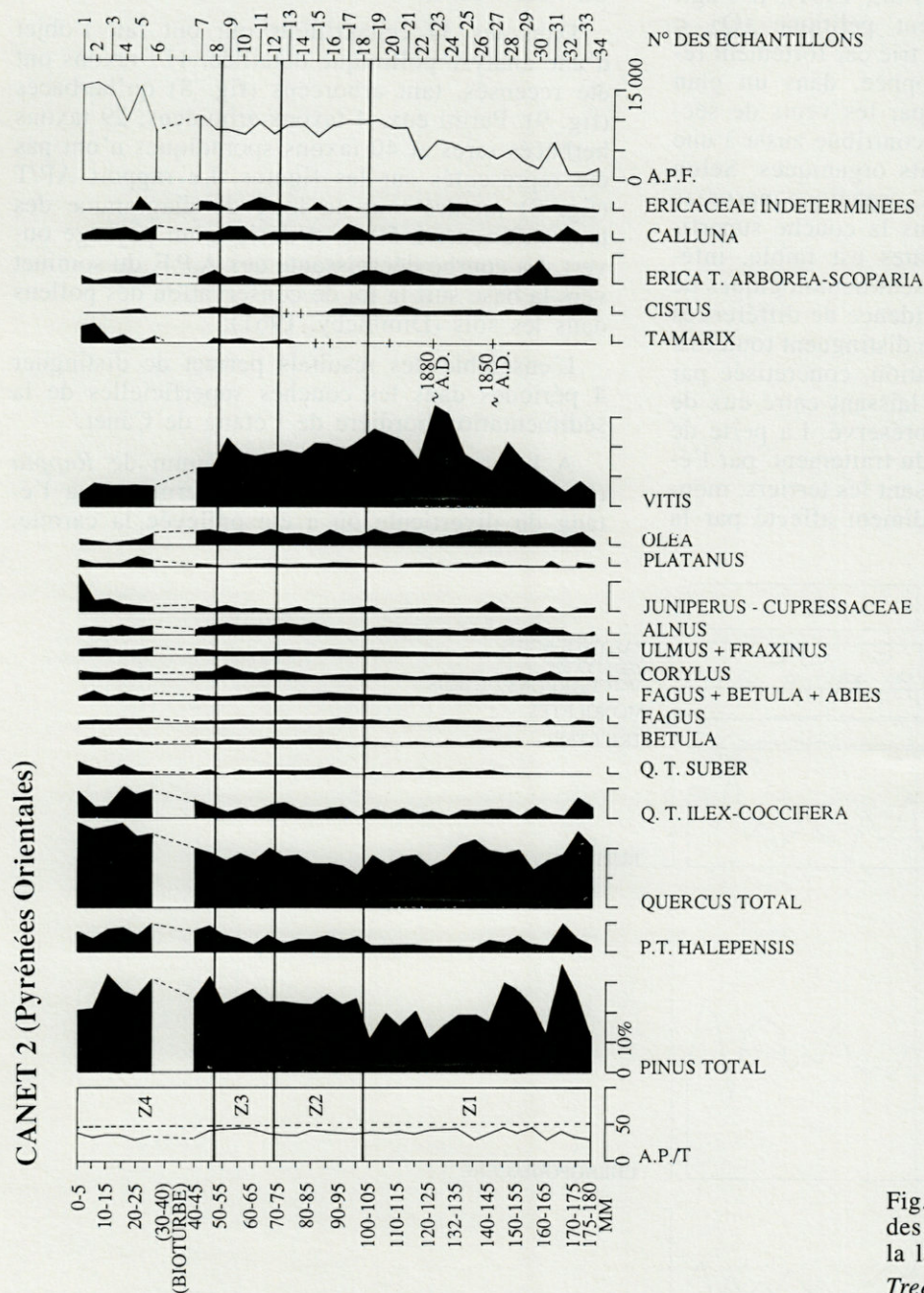


Fig. 8. - Diagrammes polliniques des taxons arboréens présents dans la lagune de Canet.

*Tree pollen from the Canet core.*

tenu du comblement rapide enregistré dans l'étang de Bages-Sigean (Cataliotti-Valdina, 1978) il est possible que la ligne de rivage de l'étang de Peyriac ait marqué un léger retrait et que les chlorites encore apportées se soient alors déposées en avant ou au niveau du seuil.

A 4,5 cm de profondeur apparaît un niveau noir sablo-argileux qui se perpétue jusqu'à nos jours. Il s'agit d'une sédimentation en milieu confiné et sursalé, attestée par la présence de précipitations carbonatées cyanobactériennes. Cependant, une faune plus abondante et le grand développement des hystrichosphères matérialisent l'existence

d'arrivées d'eaux lagunaires. La présence de la matière organique, les faibles apports détritiques et les conditions hydrodynamiques calmes concourent à la formation de ce niveau réducteur.

## 2. La sédimentation et la palynologie de l'étang de Canet

La carotte de l'étang de Canet représente un échantillonnage de matériel uniformément vaseux si l'on exclut une mince passée de débris coquilliers entre -14,5 et -15 cm. Le matériel a globalement

les caractéristiques du niveau supérieur des vases récentes de l'étang (Martin *et al.*, 1981). Il s'agit d'un sédiment principalement pélitique ( $Q_2 < 2\text{mm}$ ) mais relativement bien trié car fortement remanié par l'agitation développée, dans un plan d'eau de faible profondeur, par les vents de secteur N à NE. Cette agitation contribue aussi à une minéralisation des composants organiques. Selon Gadel (1968), les valeurs de C organique mesurées sont en effet plus basses dans la couche superficielle. La teneur en carbonates est faible, inférieure à 5%. Les indicateurs sédimentologiques ne permettent pas la mise en évidence de différences significatives. Des niveaux se distinguent toutefois par l'intensité de la bioturbation, concrétisée par un réseau de tubes disjoints laissant entre eux de larges espaces de sédiment préservé. La perte de matériel entraînée, au cours du traitement, par l'élimination de la vase remplissant les terriers, montre que la proportion du sédiment affecté par la

bioturbation atteint 5 à 25% selon les niveaux. On note l'absence de toute lamination.

Dans les 34 échantillons qui ont fait l'objet d'une analyse pollinique détaillée, 117 taxons ont été recensés, tant arboréens (fig. 8) qu'herbacés (fig. 9). Parmi eux, 4 taxons arboréens, 29 taxons herbacés rares et 40 taxons sporadiques n'ont pas été représentés sur les figures. Le rapport AP/T (fig. 8) montre tout au long du diagramme des taux inférieurs à 50% et désigne un paysage ouvert. La courbe décroissante des A.P.F. du sommet vers la base suit la loi de conservation des pollens dans les sols (Dimbleby, 1961).

L'ensemble des résultats permet de distinguer 4 périodes dans les couches superficielles de la sédimentation bordière de l'étang de Canet.

A la base (zone 1), un maximum de *Ruppia* (fig. 9) signale le rattachement permanent à l'étang du diverticule où a été prélevée la carotte.

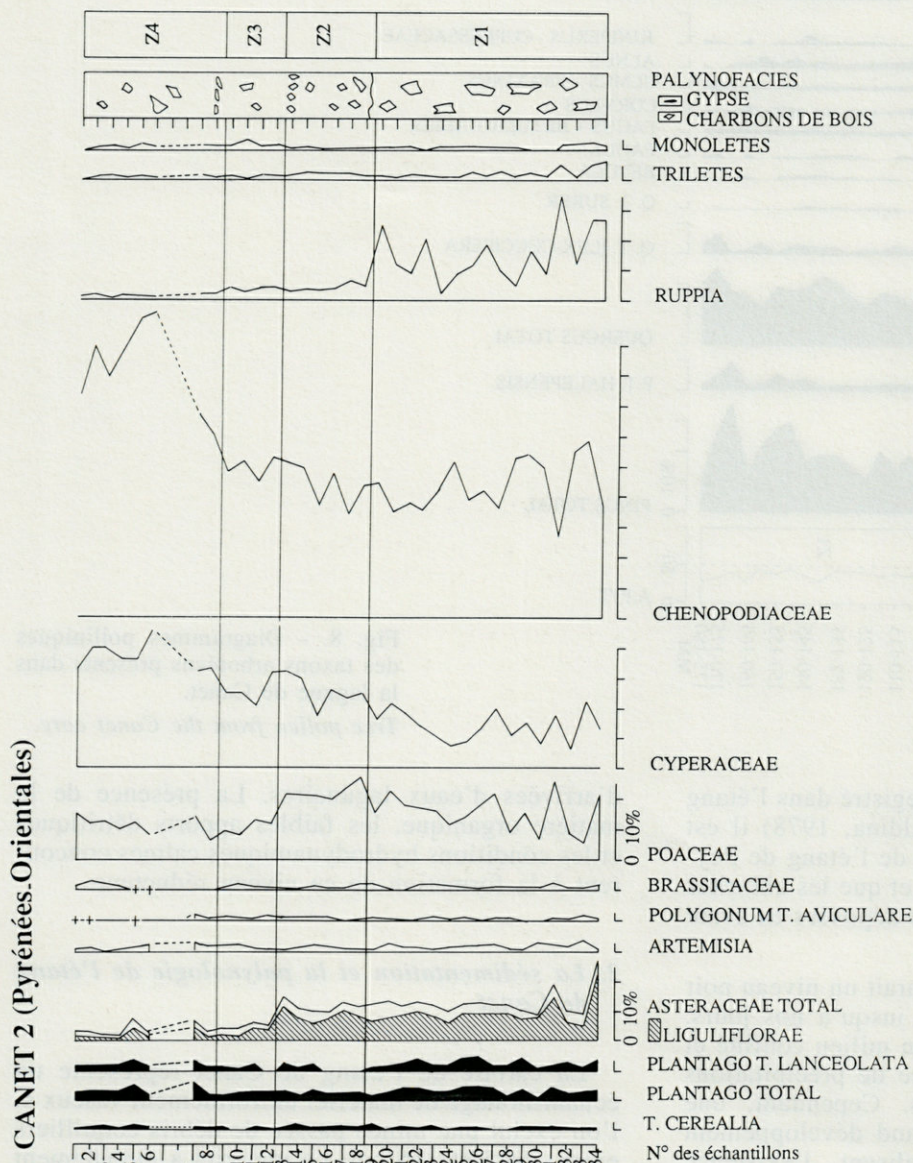


Fig. 9. - Diagrammes polliniques des taxons herbacés présents dans la lagune de Canet.  
*Herbaceous pollen from the Canet core.*

Le caractère fluctuant des abondances relatives pourrait signaler l'instabilité des conditions physiques ambiantes. *Vitis* (fig. 8) varie grandement et atteint son maximum dans cette zone. Le maximum de *Plantago* type *lanceolata* indique l'importance des activités anthropiques dans le proche voisinage. En raison du mode de pollinisation entomogame des plantes maraichères et fruitières, la diminution nette de *Pinus* au sommet de la zone 1 signale, de façon indirecte, l'extension des terres cultivées.

Dès la zone 2, la décroissance de *Ruppia* témoigne d'un milieu oligohalin, en relation avec la rupture des communications permanentes avec l'étang. Le paysage végétal, proche et lointain, manifeste une reprise de la forêt (*Pinus*) tandis qu'en plaine alluviale, l'augmentation des essences ligneuses (*Corylus*, *Quercus t. ilex-coccifera* et *Quercus t. suber* et, dans une plus faible mesure, *Alnus* et *Calluna*) et la diminution de *Vitis* correspondraient à une phase de régression locale des surfaces cultivées.

La zone 3 ne manifeste pas de changements profonds, le boisement est conservé et la déprise culturale s'observe aussi à ce niveau. La différence avec la zone 2 vient de l'accentuation de l'incorporation du milieu au domaine émergé, avec la présence de *Cistus* et l'apparition de *Tamarix*.

La zone 4 s'inscrit dans la poursuite de cette évolution, caractérisée par le confinement du milieu. On note la présence simultanée de gypse et l'extension de la flore halophile (*Chenopodiaceae*). De grands pollens de *Cyperaceae* pourraient être attribués à *Scirpus maritimus*, seule *Cyperaceae* d'atterrissement acceptant une sursalure éventuelle (Braun-Blanquet *et al.*, 1952). Le paysage végétal est conforme à ce que montre l'extension actuelle des formations végétales sauvages ou cultivées.

## V. DISCUSSION

La sédimentation dans les deux sites se différencie par la structure des dépôts. Le flux sédimentaire est continu dans l'étang de Canet, alors que, dans l'étang du Dou, il est réglé, dans un premier temps, par des processus naturels à caractère cyclique avant que l'homme n'intervienne et que le régime de dépôt ne se trouve complètement changé. On a donc, dans le premier cas, une sédimentation homogène en nature, en texture et en structure, tandis que dans le second, les particules s'accumulent en lamines distinctes qui se regroupent en séquences. De plus, un changement lithologique majeur marque, au sommet de la co-

lonne (0-6 cm), la modification anthropique des conditions de sédimentation.

La calibration chronologique est fondée sur les mesures directes ( $^{210}\text{Pb}$ ) ou sur la corrélation susceptible d'être établie entre les variations observées (lithologie, contenu pollinique) et des événements historiques connus qui ont entraîné des modifications sensibles de l'environnement.

La situation la plus claire sur le plan sédimentologique est celle offerte par la sédimentation du Dou, où deux étapes successives peuvent être distinguées dans l'histoire de l'étang :

— dans une première phase, la sédimentation est contrôlée par les facteurs naturels. La succession d'un microlit sablo-argileux et d'un microlit principalement carbonaté (niveau algaire ou niveau gris, fig. 5) évoque alors une alternance dans les phases de dépôt et dans les variations de confinement de l'étang, entraînant des modifications hydrodynamiques et géochimiques. La communication entre les deux étangs de Bages-Sigean et du Dou a permis alors l'entrée de matériel détritique dans le Dou et son dépôt près du seuil ouest. Ce flux, essentiellement sableux, nécessite des conditions hydrodynamiques capables d'engendrer un classement du sédiment. D'autre part, compte tenu de la faible profondeur d'eau sur le site, la partie la plus fine a pu être remise en suspension par les clapots et, parfois, éliminée en totalité ou en partie du dépôt, donnant naissance à un lit sablo-argileux ou silteux. Au fur et à mesure du colmatage général du système lagunaire, le seuil ouest s'est trouvé obstrué et les échanges restreints (disparition des hystrichosphères). Seules devaient alors pénétrer dans le Dou des particules argileuses et silteuses, se déposant dans des eaux calmes et substagnantes et s'immisçant dans la porosité intergranulaire du sable (formation du lit argilo-silteux). L'étroitesse du passage au seuil ouest (100 m de large) fait qu'une flèche de 1 m de haut sur 1 m de large, correspondant à 100 m<sup>3</sup> de sédiment seulement, a pu suffire à arrêter périodiquement les échanges. Pendant toute cette phase de confinement règnent des conditions favorables à la prolifération cyanobactérienne et à la précipitation bio-physicochimique (microlit carbonaté). La destruction de tout ou partie de la flèche sableuse, lors de fortes pluies par exemple, devait permettre, en rétablissant les conditions initiales, la réalisation d'un nouveau microlit sablo-argileux. L'échelle de la cyclicité n'a pu être définie avec précision, elle est très vraisemblablement pluriannuelle (1 à 3 ans), mais n'obéit pas à une périodicité constante. Des évolutions à plus grande échelle ont, par contre, été mises en évidence. Le développement de l'accumulation détritique dans le complexe Bages-Sigean, en colmatant progressivement la voie de communication avec le Dou, a réduit, peu à peu, les échanges entre les deux étangs, aboutissant à un semi-confi-

nement naturel observé dans la partie supérieure de la séquence laminée. La chronologie est suggérée par les résultats palynologiques (fig. 6). La période historique, bien connue par les grands défrichements qui commencent au début du XVIII<sup>ème</sup> siècle et atteignent les garrigues (Oner et Planchais, 1975), pourrait être placée à partir des niveaux 37 à 53 (tabl. 1B). Dans cette hypothèse, la base de la minicarotte de l'étang du Doul ne remonterait pas plus avant que le XVII<sup>ème</sup> siècle où les défrichements inopportuns se situent dans une phase pluvieuse et se traduisent par l'extension maximale des *Ericaceae*.

— Dans une deuxième phase, la sédimentation est liée aux facteurs anthropiques. L'homme profite du comblement de la lagune pour isoler l'étang du Doul et l'utiliser comme bassin de préconcentration saline. Cette opération est réalisée entre 1760 et 1770. Le canal d'alimentation autorise, dès lors, l'arrivée de matériel argileux fin, mais cet apport est dorénavant contrôlé par l'homme (une certaine « permanence » est établie). La réduction des apports détritiques et l'accumulation de la matière organique entraînent le développement d'un milieu réducteur uniforme où aucune lamination n'est observée. Par ailleurs, la réapparition d'une faune plus abondante est favorisée par les échanges d'eaux permis par ce canal (retour abondant des hystrichosphères). L'abandon récent de l'exploitation des salins et la gestion conséquente du canal de communication du Doul avec le complexe Bages-Sigean ne semble pas avoir modifié le système biosédimentaire, et ce en dépit d'un événement singulier survenu en 1931 (vidange quasi-totale du bassin). Le niveau noir supérieur représente donc l'enregistrement sédimentaire des événements de la période moderne. Le changement de régime sédimentaire serait ainsi à rapporter à l'intervalle 1770-actuel. L'analyse pollinique conduit aussi à attribuer le niveau sombre supérieur à la période moderne. Le maximum de la vigne observé au niveau 70 pourrait, en effet, par analogie avec ce que montre l'étang de Canet, caractériser l'intervalle milieu du XIX<sup>ème</sup> - début du XX<sup>ème</sup> siècle, qui correspond à l'extension maximale du vignoble avant la crise du phylloxera (fig. 6). La base du niveau sombre supérieur pourrait donc ne pas dater exactement la fermeture (1770) mais un épisode plus tardif (1890). Dans les deux cas, la vitesse de sédimentation est d'ordre inframillimétrique, très inférieure à ce qu'on observait auparavant (tabl. I). En soustrayant le Doul à l'influence des remaniements et des remises en suspension des dépôts de l'étang de Bages ainsi qu'aux effets des crues de la Berre (fig. 1A; Cataliotti-Valdina, 1978), les travaux d'endiguement permanent de la passe et la régulation des flux hydriques ont conduit à réduire le volume des apports dans la lagune et à prolonger son espérance de vie. Un aménagement, dans une optique d'exploitation, a donc induit, de manière

Tabl. II. — Taux moyens de sédimentation dans l'étang du Doul.

*Mean sedimentation rates of the Doul lagoon.*

N° de la séquence	Profondeur mm	Age probable	Taux correspondant mm/an
73	0	Présent	0,2-0,45
70	45	1770-1890	0,2-0,45
69	45	1770	2,2
37	200	1700	2,2

Profondeur du niveau mm	Age présumé (A.D.)	Taux de sédimentation mm/an
0	1990	1,1
115	1885	1,1-0,7
140	1850	0,7

fortuite, une évolution finalement bénéfique pour la conservation de l'environnement.

Dans l'étang de Canet, l'analyse sédimentologique a montré la continuité de l'évolution morphosédimentaire. Aucun repère macroscopique ne permet un découpage stratigraphique. Le contenu pollinique permet de remédier, dans une certaine mesure, à cette absence de critère lithologique ou géochimique en se fondant sur le pollen de *Vitis* (fig. 8). En effet, au contraire de *Pinus* et *Quercus*, dont la dispersion des pollens est largement assurée (Rossignol-Strick et Planchais, 1989), le pollen de la vigne est peu abondant et de provenance toujours locale (Triat-Laval, 1978). Cependant, l'observation des grains en amas dans quelques niveaux (9, 12, 23, 24 et 25) indique que des venues plus lointaines par transport aquatique assurent aussi une certaine représentation du bassin-versant et des rives du bassin lagunaire par redistribution interne (Duboul-Razavet *et al.*, 1982). C'est donc l'évolution du vignoble avoisinant (fig. 7C) qui peut servir de base à l'interprétation des fluctuations observées.

Trois événements historiquement datés sont matérialisés dans la courbe des pollens de vigne : l'attaque de l'oïdium et du mildiou surmontée à la fin des années 1870, l'atteinte profonde constituée par la crise phylloxérique de 1885 et, entre les deux, le maximum d'extension du vignoble rencontré dans la période 1878-1881. L'hypothèse retenue est que ces deux césures correspondent aux récessions enregistrées dans les surfaces productives. Des taux de sédimentation peuvent être calculés à partir des dates correspondant à cette hypothèse (tabl. II). Les valeurs obtenues sont proches de 1 mm/an, taux tout à fait comparable avec la vitesse observée, à l'échelle millénaire, pour la partie terminale de l'Holocène (Martin *et al.*, 1981). Il se différencie cependant quelque peu des valeurs obtenues dans le récent (8 mm/an : Planchais, 1985) et se démarque nettement, en revanche, des indications obtenues pendant la période 1969-1973 (13 mm/an; B.C.E.O.M., 1981). A partir de ces dernières, supérieures d'un facteur

10 à 20, on peut supposer une augmentation drastique des taux d'érosion et de sédimentation de 2 à 3 fois supérieure à celle entraînée par les défrichements survenus, à différentes périodes du Moyen-Age (Oner et Planchais, 1975). En outre, traduites en tonnage en fonction des données de teneur en eau et de densité humide de la littérature (Martin *et al.*, 1981), et compte tenu de la surface du bassin-versant (260 km<sup>2</sup>), elles conduisent à un taux d'ablation minimum de 420 T/km<sup>2</sup>/an pour cette période. Cette valeur est très au-dessus des moyennes données pour les grands fleuves (Milliman et Meade, 1983), tels la Garonne depuis 1971 (30 T/km<sup>2</sup>/an), le Pô (214), le Rhône (111) ou le Danube (83), issus de hautes montagnes; a fortiori pour les fleuves de bassins moins escarpés (Frécaut, 1964), tels la Seine (4 à 5) ou la Loire (8). Elle est plus de 10 fois plus forte que la moyenne européenne (32 T/km<sup>2</sup>/an) indiquée par Robinson (1977). En ce sens, elle pourrait correspondre à une limite supérieure, à caractère exceptionnel, de l'ablation et de l'accumulation résultante. L'observation faite pendant la période 1969-73 apparaît, par conséquent, le résultat d'événements à probabilité décennale ou cinquantennale (B.C.E.O.M., 1981).

## VI. CONCLUSIONS

Les données sédimentologiques caractérisant le matériel de deux espaces lagunaires du Golfe du Lion ont été confrontées dans un cadre chronologique, édifié à l'aide de mesures directes et indirectes. Il existe une cohérence des résultats obtenus dans les deux domaines. Les dépôts repérés dans les carottes courtes représentent une sédimentation d'échelle séculaire. Les vitesses de sédimentation sont de l'ordre du millimètre par an en bordure d'étangs, *sensu lato*. Les déforestations et le déclin économique du XVII<sup>ème</sup> et du XVIII<sup>ème</sup> siècles semblent cependant avoir eu un effet considérable sur le colmatage, à Canet, par réduction de la lagune de presque deux fois en superficie sur un peu plus des deux derniers siècles (fig. 4).

Les disparités observées tiennent à des situations particulières.

Dans le cas de l'étang du Doul, les caractères de la sédimentation changent en nature et en quantité à partir du moment où le rythme de fermetures et d'ouvertures est remplacé par un confinement permanent qui met l'étang à l'abri des venues sédimentaires en suspension. Les taux de dépôts se réduisent alors fortement en raison du contrôle anthropique.

Dans le cas de l'étang de Canet, l'étude palynologique a montré que l'échantillonnage porte sur les deux derniers siècles. Les changements les

plus significatifs du cortège affectent l'abondance de *Vitis* et matérialisent l'histoire récente de la culture « industrielle » de la vigne. Le taux de sédimentation est faible dans cet environnement. Toutefois, le dernier millénaire se distingue par un accroissement sensible qui, entre le bas Moyen-Age et la période actuelle, conduit à un taux moyen environ 3 fois supérieur aux valeurs enregistrées dans l'Holocène terminal pour le centre du bassin. Les données sédimentologiques les plus récentes d'ordre quinquennal (1969-1973) illustrent le rôle des crues exceptionnelles du Réart dans ce bilan. Des mesures supplémentaires sont nécessaires pour établir une liaison avec la remontée actuelle du niveau marin.

REMERCIEMENTS – Les auteurs remercient le CNRS-PIREN qui, dans le cadre de son ATP « Histoire de l'environnement », a financé les travaux exposés dans cette étude.

## BIBLIOGRAPHIE

- APPLEBY P.G. and F. OLFIELD, 1978. The calculation of lead-210 dates assuming a constant rate of supply of unsupported <sup>210</sup>Pb to the sediment. *Catena*, **5** : 1-8.
- B.C.E.O.M., 1981. Etude de faisabilité technique et financière sur l'aménagement global de l'étang de Canet. Rapport non publié.
- BOUTIERE H., 1974. Milieux hyperhalins du complexe lagunaire de Bages-Sigean, l'étang du Doul. *Vie Milieu*, **28** : 355-378.
- BRAUN-BLANQUET J., ROUSSINE N., NEGRE R. et L. EMBERGER, 1952. Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. C.N.R.S., éd., Paris, 314 p.
- CATALIOTTI-VALDINA D., 1978. Modalités et bilan de la sédimentation péritique dans un milieu margino-littoral : le complexe lagunaire de Bages-Sigean-Port-la-Nouvelle. Thèse Doct. Spéc., Toulouse, 203 p.
- CORNÉE A., 1983. Sur les bactéries des saumures et des sédiments des marais salants méditerranéens, importance et rôle sédimentologique. *GRECO* 52, 3, 126 p.
- DIMBLEBY G.W.j., 1961. Soil pollen analysis. *Jour. Soil Sci.*, **12** (1) : 1-11.
- DUBOUL-RAZAVET C., GADEL F., MARTIN R. and BARUSSEAU J.P., 1982. Évolution holocène du milieu margino-littoral du Languedoc-Roussillon : un stade ultime de comblement, l'étang de Canet-saint-Nazaire. *Mém. géol. Univ. Dijon*, **7** : 73-80.
- DUFF P.Mc. and E.K. WALTON, 1962. Statistical basis for cyclothem : a quantitative study of the sedimentary succession in the East Pennine coalfield. *Sedimentology*, **1** : 235-255.
- FRECAUT R., 1964. Les transports solides des cours d'eau et leur signification morphologique. *Rev. Géogr. Est*, **4** : 447-458.

- GADEL F., 1968. Sur un exemple d'évolution lagunaire : l'étang de Saint-Nazaire (Roussillon). *Vie Milieu*, **28** : 291-322.
- GEISLER D., 1980. Genèse et diagenèse des gypses de Salin de Giraud (Camargue). *Bull. liaison Soc. Tr. Minéral. Cristall.*, **103** (2) : 29-35.
- GOLDBERG E.D., 1963. Geochronology with  $^{210}\text{Pb}$ . In *Radioactive Dating*. Edited by Int. At. Energy Agency, 121-131.
- KRISHNASWAMY S., LAD D., MARTIN J.M. and M. MEYBECK, 1971. Geochronology of lake sediments. *Earth Planet. Sci. Lett.*, **11** : 407-414.
- MARTIN R., 1978. Évolution holocène et actuelle des conditions de sédimentation dans le milieu lagunaire de Salses-Leucate. Thèse non publiée, Univ. Toulouse III, 210 p.
- MARTIN R., GADEL F. and J.P. BARUSSEAU, 1981. Holocene evolution of the Canet-St Nazaire lagoon (Golfe du Lion, France) as determined from a study of sediment properties. *Sedimentology*, **28** : 823-836.
- MILLIMAN J.D. and R.H. MEADE, 1983. World wide delivery of river sediments to ocean. *Jour. Geol.*, **91** : 1-21.
- OLDFIELD F. and P.G. APPLEBY, 1984. Empirical testing of  $^{210}\text{Pb}$  dating models for lake sediments. In *Lakes sediments and environmental history*. Edited by E.F. Haworth and J.W.G. Lund, Leicester University Press, 92-124.
- ONER S. et PLANCHAIS N., 1975. La Châtaigneraie : intérêt de l'approche palynologique pour l'étude du paléoenvironnement languedocien. *Pollen Spores*, **18** (2) : 231-241.
- OSTY A., 1981. Étude sédimentologique du marais salant de Lapalme : premières études de cristallogénèses. Mém Dea, Univ. Toulouse III.
- PERTHUISOT J.P., 1981. Études hydrochimiques, biologiques, sédimentologiques et diagénétiques d'un grand marais salant : Salin de Giraud (Bouches du Rhône). Réunion RCP 459, non publié.
- PERTHUISOT J.P. et A. JEAUZIN, 1978. Le khour El Aaidid, lagune sursalée de l'émirat du Qatar. *Rev. Géogr. Phys. Géol. Dyn.*, **4** : 347-358.
- PLANCHAIS N., 1985. Analyse pollinique du remplissage holocène de la lagune de Canet. *Ecologia Mediterranea*, **11** (1) : 117-127.
- PLANCHAIS N., 1987. Impact de l'homme lors du remplissage de l'estuaire du Lez (Palavas, Hérault). *Pollen Spores*, **29** (1) : 73-88.
- RADAKOVITCH O., 1989. Microrhythmes sédimentaires dans un secteur paralicque du Golfe du Lion : l'étang du Dou (Aude). Mém DEA, Univ. Perpignan, 40 p.
- ROBBINS J.A., 1978. Geochemical and geophysical applications of radioactive lead. In *The biochemistry of lead in the environment*. Ed. J.Nriagu, Elsevier, Biomedical press, North Holland, 285-393.
- ROBINSON A.R., 1977. Relationship between erosion and sediment delivery. Proc. of Paris Symp., A.I.H.S. publ., 122 : 159-167.
- ROSSIGNOL-STRICK M. et N. PLANCHAIS, 1989. Climate patterns revealed by pollen and oxygen isotope records of a Tyrrhenian sea core. *Nature*, **342** : 413-416.
- TRIAT-LAVAL H., 1978. Contribution pollénanalytique à l'histoire tardi- et postglaciaire de la végétation de la Basse Vallée du Rhône. Thèse doct., Univ. Aix-Marseille III, 343 p.
- TUTENUIT N., 1980. Étude sédimentologique et géochimique des salins de Camargue. Mém DEA, Univ. P. et M. Curie, 120 p.

# ON THE HELMINTHFAUNAS OF CARNIVORES IN MONTSENY MASSIF (CATALONIA, SPAIN). I. PARASITES OF VIVERRIDAE AND MUSTELIDAE

J. MIQUEL<sup>(1)</sup>, J. TORRES<sup>(1)</sup>, C. FELIU<sup>(1)</sup>, J.C. CASANOVA<sup>(1)</sup>  
and J. RUIZ-OLMO<sup>(2)</sup>

<sup>(1)</sup> *Unidad de Parasitología, Departamento de Microbiología y Parasitología Sanitarias, Facultad de Farmacia, Av. Diagonal s/n, 08028 Barcelona, España*

<sup>(2)</sup> *Servei de Protecció i Gestió de la Fauna, Direcció General del Medi Natural, c/ Corcega, 329 5º, 08037 Barcelona, España*

HELMINTHOFAUNES  
CARNIVORES  
MONTSENY  
CATALOGNE, ESPAGNE

RÉSUMÉ – Etude helmintho-écologique des Carnivores (Viverridae et Mustelidae) dans le Massif du Montseny (Catalogne, Espagne). 11 espèces d'Helminthes parasites (3 Cestodes et 8 Nématodes) ont été récoltés dans 49 hôtes étudiés. Les résultats obtenus semblent être influencés par les conditions écologiques particulières qui caractérisent cette montagne, surtout dans le cas des Helminthes parasites de *Genetta genetta* (Viverridae). Comparativement aux autres régions péninsulaires, l'effet le plus remarquable est l'existence d'une diversité biologique dans la communauté parasitaire de ces carnivores.

HELMINTHFAUNAS  
CARNIVORES  
MONTSENY  
CATALONIA, SPAIN

ABSTRACT – Helminthecological study of carnivores belonging to the families Viverridae and Mustelidae, inhabitants of Montseny Massif (Catalonia, Spain). 49 hosts have been analyzed, among which 11 species of parasitic helminths have been detected (3 Cestodes and 8 Nematodes). Special ecological conditions in Montseny Massif seem to have incidence on the parasitic findings, specially in the case of *Genetta genetta* (Viverridae). In regard to which, above all, decrease in number of the helminthic species in relation to those found in hosts of other peninsular areas is worth to be mentioned.

## INTRODUCTION

Studies concerning the parasitic helminths of Iberian wild Carnivores have been scarce up to now and always tending to elucidate faunistic-systematical aspects fairly definitive (Simon Vicente, 1968; Vericad and Sanchez-Acedo, 1973; Martínez-Gomez *et al.*, 1978; Rocamora *et al.*, 1978; Simon Vicente, 1981; Feliu *et al.*, 1989; Torres *et al.*, 1989). The convenience of analyzing helminths of different species of Carnivores from Montseny Massif (Catalonia, Spain) has made possible that, besides providing new information about the Spanish helminthfauna of these Vertebrates, it has made feasible to arrive at helminthecological conclusions until now practically unseen in the studies of Iberian Carnivores. This was possible on account of the special biotic and abiotic characteristics of the area subject to study, given that Montseny represents the meridional boundary of

Eurosiberian Region, presenting alpine influences in the highest zones. Regarding its location, Montseny is a mediterranean mountain (just 15.5 miles « as the crow flies » from the coast); however the environs determine self climatic conditions, that allow founding of animal and plant communities of more northern nature. So much so, that at present it is accepted that Montseny could be thought of as an island within the Iberian Peninsula, with all the ecological repercussions that it can represent.

The existence at present of six species of wild Carnivores in Montseny: *Genetta genetta* (Linnaeus, 1758) (Viverridae), *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758) (Canidae), *Mustela nivalis* Linnaeus, 1766, *Mustela vison* Schreber, 1777, *Martes foina* (Erxleben, 1777) and *Meles meles* (Linnaeus, 1758) (Mustelidae) and one made wild, *Felis catus* Linnaeus, 1758 (Felidae), some of them in very high density of population and living closely to-

gether, represents a good opportunity for accomplishing a parasitic study according to the stated objectives.

Recently, helminthecological studies involving Rodents have been initiated among hosts from peninsular areas with ecological features similar to the ones existing in Montseny (Feliu *et al.*, 1988; Torres and Feliu, 1990). The present study is the first of a series of three, intending to analyze ecological characteristics of the parasitofaunas of Carnivores of Montseny, through families of hosts (Viverridae-Mustelidae/Canidae-Felidae) and from a global point of view. Given the lack of available data from similar studies on this subject in the Palearctic region, it is evident that it also represents a contribution to understanding of ecologic factors which act upon the helminthfaunas of this region. Loos-Frank and Zeyhle (1982) and Sadykhov and Fataliev (1987) have attached ecological aspects in european Carnivores.

## MATERIAL AND METHODS

In this study 49 specimens of Carnivores, belonging to species *G. genetta* (21), *M. nivalis* (10), *M. vison* (9), *M. foina* (7) and *M. meles* (2) have been studied. They have all been captured in biotopes of Montseny Massif during different seasons of the years 1989-90. Hosts were kept frozen after death and for extraction and conservation of helminths, techniques well known in helminthology were used.

## RESULTS

Helminths found are : Cestoda : *Taenia martis* (Zeder, 1803) and *Taenia parva* Baer, 1926 (Taeniidae) and *Joyeuxiella pasqualei* (Diamare, 1893) (Dilepididae); Nematoda : *Aonchotheca putorii* (Rudolphi, 1819) and *Pearsonema plica* (Rudolphi, 1819) (Trichuridae), *Strongyloides mustelorum* Cameron and Parnell, 1933 (Strongyloididae), *Mastophorus muris* (Gmelin, 1790) (Spiroceridae), *Crenosoma sp.* (Crenosomatidae), *Filaroides martis* (Werner, 1783) (Filaroididae), *Uncinaria criniformis* (Goeze, 1782) (Ancylostomatidae) and *Molineus patens* (Dujardin, 1845) (Molineidae).

In table I the helminthfauna of each one of the five host species is specified, as well as prevalences and intensities of infestation obtained for each parasitic species in the hosts. For identification of said species we followed bibliography related to morphologic descriptions of these helminths (Butterworth and Beverley-Burton, 1980; Murai, 1982; Jones, 1983; Durette-Desset and Pesson, 1987; Murai *et al.*, 1989). The species *Crenosoma sp.*, not specifically determined, is very similar to *C. schachmatovae* Kontrimavichus, 1969 detected in the Soviet Union (Kontrimavichus, 1985). Morphologic differences, that clearly appear in caudal extremity of male and vulvar region of female, counsel for leaving said material unnamed, for the present.

Although it is reasonable to take the results with observations owing to the small number of

Table I. - Prevalences and mean intensities in the species of Carnivores studied.

	<i>G. genetta</i> (n=21)		<i>M. nivalis</i> (n=10)		<i>M. vison</i> (n=9)		<i>M. foina</i> (n=7)		<i>M. meles</i> (n=2)	
	Preval.	Mean intens.	Preval.	Mean intens.	Preval.	Mean intens.	Preval.	Mean intens.	Preval.	Mean intens.
<i>T. martis</i>					11.1	9.0				
<i>T. parva</i>	90.5	72.9								
<i>J. pasqualei</i>	4.8	2.0								
<i>A. putorii</i>			20.0	6.5						
<i>P. plica</i>									50.0	1.0
<i>S. mustelorum</i>			10.0	6.0						
<i>M. muris</i>	9.5	1.5	10.0	1.0						
<i>Crenosoma sp.</i>			10.0	10.0	11.1	16.0				
<i>F. martis</i>							14.3	18.0		
<i>U. criniformis</i>									100.0	3.5
<i>M. patens</i>			70.0	29.3	44.4	7.7	14.3	5.0	50.0	103.0
Total prevalence	90.5		80.0		66.7		28.6		100.0	



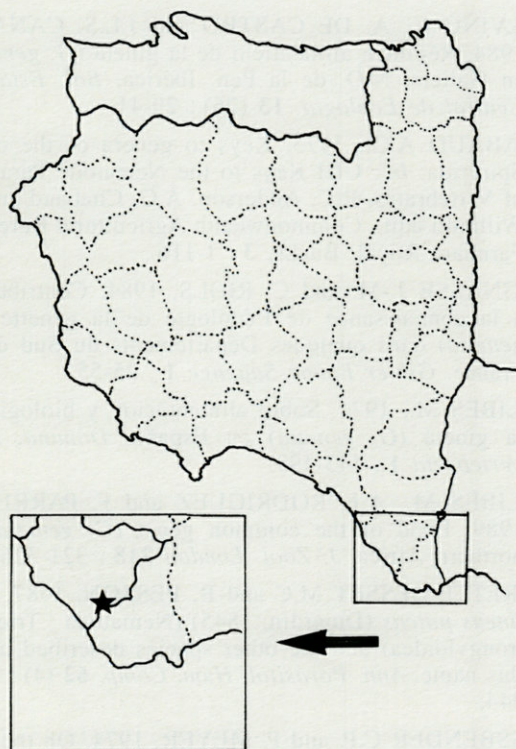


Fig. 1. – Localization of the Montseny Massif in Iberian Peninsula.

specimens studied, the helminthfaunas discovered seem interesting in various aspects, which are discussed in the following.

## DISCUSSION

Considering the results it seems evident that the special ecological features of Montseny act upon helminthfaunas of host species. Inference which initially appears to be most spectacular is the lowering in the number of parasitic species, specially in the case of the Viverrid (*G. genetta*). In this Carnivore there has been noted, in a different area of the Peninsula, up to 17 different helminth species (6 Cestodes, 9 Nematodes, 2 Acanthocephala). Therefore loss of helminths shows as an important phenomenon, specially in the case of Nematodes. Nevertheless, quantitative results are totally different with a very high prevalence, 90.5 % of general infestation, caused by the repeated presence of *Taenia parva* in this Carnivore. Intensity has also provided to be very significant, with the number of specimens of *T. parva* per intestine ranging between 9 and 214. Concerning this, we corroborate what was pointed out by Arrizabalaga *et al.* (unpublished data) who detected that excrements of *G. genetta* of Montseny corresponded by majority (52-80 % of faecal mass) to remnants of *Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758 (Rodentia : Muridae). It should be re-

membered that the biological cycle of this parasite is restricted in Iberia to *G. genetta* and the Murid (Mas-Coma and Feliu, 1977). Nevertheless, as for the biomass, the small mammals stand for no more than 26.5 per cent of the biomass in genets of Montseny. Thus, infestation will depend on the amount of units of prey consumed (mostly *A. sylvaticus*), rather than the caloric intake which these yield. In any case, it is worthwhile to keep in mind that there is a decrease of trophic diversity of the genet from south to north (Delibes, 1974; Braña and del Campo, 1982; Cugnasse and Riols, 1984; Calvino *et al.*, 1984; Delibes *et al.*, 1989) which favors the conclusion of the long-tailed field mouse as the main prey of the Carnivore in Montseny, whereas northern location of the Massif in relation to the distribution area of *G. genetta*.

The parasitofauna found in genet, therefore, is reminiscent of that of hosts subjected to the ecological influences of the islands (see Mas-Coma and Feliu, 1984) in which it is patent the decrease in the number of parasitic species and an increase of the prevalence and the intensity of parasitization, in relation to helminthfaunas of the same hosts in continental territory. Unfortunately the lack of information concerning the structure of the helminthfauna of genet from out the Iberian Peninsula hinders the performance of an analysis comparing with our results. Regarding this point it must be remembered that most of the existing studies on parasitic helminths of this Carnivore within their distribution area (Africa, Iberian and southern part of France) deal with definite faunistic or systematical aspects (Tadros, 1966; Bernard, 1968; Fassbender and Meyer, 1974).

The structure of helminthfaunas of Mustelids of Montseny is conditioned chiefly by the presence of oligoxenous or eurixenous species (*Aonchotheca putorii*, *Mastophorus muris*, *Filaroides martis*, *Strongyloides mustelorum*, *Molineus patens*) which accompany them wherever. Among these species *Mastophorus muris* deserves special attention. This helminth was thought to occasionally infest Carnivores (Chabaud, 1975), and in this case, considering the frequency of appearance detected in Montseny up to now and in other peninsular areas (unpublished data), perhaps this characteristic should be reconsidered, at least among iberian hosts.

The limited presence of Cestodes within Mustelids of Montseny (only american mink has found to be infested) also seems surprising considering the acknowledged ease with which small mammals become part of the diet of these hosts. Curiously, however, this phenomenon also appears in Mustelids of peninsular territory, for which we are unable to give an explanation for the moment, with regard to the large number of larval stages of species of Taeniids and Mesocestoidids parasitizing Rodents and Insectivores (Feliu, 1980; Galan-Puchades, 1986).

The finding of *Pearsonema plica* in *Meles meles* is most probably due to close cohabitation of said host and the fox within habitats of Montseny, owing to the fact that both Vertebrates present considerable densities of population. Studies that we have accomplished within Canidae have helped to reveal, up until now, a high prevalence of this Trichurid (60 %) within this area.

As for detection of a *Crenosoma* within analyzed Mustelidae, everything seems to suggest we are facing a case of endemism, caused by the aforementioned continental isolation and similar to that of other Iberian parasitofaunas, with « relictual » features (Hugot and Feliu, 1990). Curiously, the morphologic above mentioned resemblance between the detected *Crenosoma* and *C. shachmatovae* from the Soviet Union, would be another example of parasitic species included in a genus with cited representatives in Iberia and Russia up to now (Hugot and Feliu, 1990), a phenomenon similar to the cases in which, the same helminthic species, has appeared only in this two countries (Feliu *et al.*, 1984 a; Feliu *et al.*, 1984 b; Feliu *et al.*, 1988).

Among the Mustelids of Montseny environmental action upon its helminths seems not to be as definite as in the case of *G. genetta*. Data from other peninsular and continental areas (Prokopic, 1958; Prokopic, 1965; Rocamora *et al.*, 1978; Hancox, 1980; Jones *et al.*, 1980; Zimmerli, 1981; Loos-Frank and Zeyhle, 1982; Zarzere, 1987; Brglez, 1988; etc.) prove in general poor helminthofaunas regarding the similar number of species and prevalence of infestation. Probably the smaller density of populations of this Carnivores in the area subjected to study do not allow the reflection, in a more exact manner, of what is the true ecological influence of the environment. Further contribution of data through new dissections of hosts would render more conclusive results.

ACKNOWLEDGEMENTS – Study supported by Spanish DGICYT Project PB 87-0135.

## LITTERATURE

- BERNARD J., 1968. Contribution à la connaissance de la faune helminthologique d'Afrique du Nord. *Archs. Inst. Pasteur Tunis* **45** (1) : 71-75.
- BRAÑA F. and J.C. DEL CAMPO, 1982. Nota sobre la alimentación de la gineta (*G. genetta* L.), en Asturias. *Bol. Ciencias de la Nat. I.D.E.A.* **29** : 125-129.
- BRGLEZ J., 1988. Some endohelminths in badgers, *Meles meles* L., in Slovenia. *Zbornik Biot. Fak. Univ. Edv. Kard. v Ljubl. Vet.*, **25** (2) : 251-257.
- BUTTERWORTH E.W. and M. BEVERLEY-BURTON, 1980. The taxonomy of *Capillaria* spp. (Nematoda : Trichuroidea) in carnivores mammals from Ontario, Canada. *System. Parasitol.* **1** (3/4) : 211-236.
- CALVIÑO F., A. DE CASTRO and J.L.S. CANALS, 1984. Régimen alimenticio de la gineta (*G. genetta*) en Galicia, N.O. de la Pen. Ibérica. *Bol. Estacion Central de Ecologia.* **13** (26) : 29-41.
- CHABAUD A.G., 1975. Keys to genera of the order Spirurida. In : CIH Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates. R.C. Anderson, A.G. Chabaud and S. Willmott edit., Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, Bucks, **3** : 1-116.
- CUGNASSE J.-M. and C. RIOLS, 1984. Contribution à la connaissance de l'écologie de la genette (*G. genetta*) dans quelques Départements du Sud de la France. *Gibier Faune Sauvage* **1** : 25-55.
- DELIBES M., 1974. Sobre alimentación y biología de la gineta (*G. genetta*) en España. *Doñana, Acta Vertebrata* **1** : 143-199.
- DELIBES M., A.F. RODRIGUEZ and F. PARRENO, 1989. Food of the common genet (*G. genetta*) in northern Africa. *J. Zool. London* **218** : 321-326.
- DURETTE-DESSET M.C. and B. PESSON, 1987. *Molinueus patens* (Dujardin, 1845) (Nematoda : Trichostromyloidea) and the other species described under this name. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.* **62** (4) : 326-344.
- FASSBENDER C.P. and P. MEYER, 1974. On the distribution of *Trichinella spiralis* in the musculature of some North African Carnivores. *Tierärztliche Wochenschrift* **81**(2) : 284-287.
- FELIU C., 1980. Contribución al conocimiento de la helmintofauna de Micromamíferos ibéricos. Tesis Doctoral. Univ. Barcelona, Barcelona, 556 p.
- FELIU C., M. GRACENEA and M. TORREGROSA, 1988. Consideraciones ecológicas acerca de la helmintofauna de *Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758 (Rodentia : Muridae) en el Pirineo español. In : Mamíferos y Helmintos. Ed. Ketres, Barcelona, 175-181.
- FELIU C., S. MAS-COMA and J. GALLEGO, 1984 a. Contribución al conocimiento de la helmintofauna de micromamíferos ibéricos. VIII. Nuevos datos sobre parásitos de *Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758 (Rodentia : Muridae). *Rev. Ibér. Parasitol.* **44** (2) : 109-128.
- FELIU C., J. TORRES and M. MOTJE, 1989. Primera cita en España del adulto de *Euryhelms squamula* (Rudolphi, 1819) (Trematoda : Heterophyidae). *Rev. Ibér. Parasitol.* **49** (3) : 215-216.
- FELIU C., S. MAS-COMA, F. ROSET and J. GALLEGO, 1984 b. Contribución al conocimiento de la helmintofauna de micromamíferos ibéricos. X. Parásitos de *Arvicola terrestris* Linnaeus, 1758 (Rodentia : Arvicolidae). *Circular Farmaceutica* **42** (285) : 227-234.
- GALAN-PUCHADES M.T., 1986. Contribución al conocimiento de la fauna de Platelminfos parásitos de Crocidurinae (Insectivora : Soricidae) en el marco europeo continental e insular del Mediterraneo occidental. Tesis Doctoral. Univ. Valencia, Valencia, 729 p.
- HANCOX M., 1980. Parasites and infectious diseases of the Eurasian badger (*Meles meles* L.) : a review. *Mammal Review* **10** (4) : 151-162.

- HUGOT J.P. and C. FELIU, 1990. Description de *Syphabulea mascomai* n.sp. et analyse du genre *Syphabulea*. *System. Parasitol.* **17** (3) : 219-230.
- JONES A., 1983. A revision of the cestode genus *Joyeuxiella* Fuhrmann, 1935 (Dilepididae : Dipylidiinae). *System. Parasitol.* **5** (3) : 203-213.
- JONES G.W., C.NEAL and E.A. HARRIS, 1980. The helminth parasites of the badger (*Meles meles*) in Cornwall. *Mammal Review* **10** (4) : 163-164.
- KONTRIMAVICHUS V.L., 1985. Helminths of Mustelids and Trends in their Evolution. V.S. Kothekar edited. Amerind Publishing Co., Put. Ltd., 607 p.
- LOOS-FRANK B. and E. ZEYHLE, 1982. The intestinal helminths of the red fox and some other Carnivores in Southwest Germany. *Z. Parasitenkd.* **67** : 99-113.
- MARTINEZ-GOMEZ F., S. HERNANDEZ, R. CALERO and T. MORENO, 1978. Contribución al conocimiento de los parásitos del zorro (*Vulpes vulpes*). *Rev. Ibér. Parasitol.* **38** : 207-211.
- MAS-COMA S. and C. FELIU, 1977. Contribución al conocimiento de la helmintofauna de micromamíferos ibéricos. IV. Parásitos de *Apodemus sylvaticus* Linnaeus, 1758 (Rodentia : Muridae). *Rev. Ibér. Parasitol.* **37** (3/4) : 301-317.
- MAS-COMA S. and C. FELIU, 1984. Helminthfauna from small mammals (Insectivores and Rodents) on the Pityusic Islands. In : Biogeography and Ecology of the Pityusic Islands. H. Kuhbier, J.A. Alcover and C. Guerau d'Arellano Tur editores. Monogr. Biol. Dr. W. Junk Publ., La Haya, 469-525.
- MURAI E., 1982. Taeniid species in Hungary (Cestoda : Taeniidae). II Larval stages of taeniids parasitizing rodents and lagomorphs. *Misc. Zool. Hung.* **1** : 27-44.
- MURAI E., F. TENORA and M. STANER, 1989. Atypical strobilocercus (Cestoda : Taeniidae) - a parasite in experimental stocks of *Ondatra zibethicus* (Rodentia). *Misc. Zool. Hung.* **5** : 21-27.
- PROKOPIC J., 1958. Helminthfauna of Carnivora in Czechoslovakia. *Cs. parasit.* **5** : 157-164.
- PROKOPIC J., 1965. Helminthfauna of Carnivora in Czechoslovakia. *Cs. parasit.* **12** : 207-226.
- ROCAMORA J.M., C. FELIU and S. MAS-COMA, 1978. Sobre algunos helmintos de *Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758 (Rodentia : Sciuridae) y *Meles meles* Linnaeus, 1758 (Carnivora : Mustelidae) en Cataluña (España). *Rev. Ibér. Parasitol.* **38** (1/2) : 155-163.
- SADYKHOV I.A. and G.G. FATALIEV, 1987. Ecological characteristics of the helminth fauna of the badger in the small and large Caucasus in the Azerbaijan SSR and its formation. *Irest. Akad. Nauk Azerb. SSR Biologich. Nauk* **2** : 80-86.
- SIMON VICENTE F., 1968. Los *Rictularia* (Nematoda : Spiruridea) y *Oxyntema* (Nematoda : Oxyuridea) de *Vulpes sp.* en dos provincias de España. *Rev. Ibér. Parasitol.* **28** (1) : 1-18.
- SIMON VICENTE F., 1981. *Metorchis albidus* from *Genetta genetta*. *Rev. Ibér. Parasitol.* **41** (1) : 121-123.
- TADROS G., 1966. A redescription of *Rictularia leiperi* Ortlepp, 1961, newly recorded in Kenya. *J. Vet. Sci. U.A.R.* **3** (2) : 149-159.
- TORRES J. and C. FELIU, 1990. El Delta del Ebro, un ecosistema especial en el N.E. de la Península Ibérica : consideraciones helmintoecológicas en relación a las especies de Micromamíferos. *Circular Farmaceutica* **305** : 25-34.
- TORRES J., J.C. CASANOVA, C. FELIU, J. GISBERT and M.T. MANFREDI, 1989. Contribución al conocimiento de la Cestodofauna de *Felis silvestris* Schreber, 1776 (Carnivora : Felidae) en la Península Ibérica. *Rev. Ibér. Parasitol.* **49** (4) : 307-312.
- VERICAD J. and C. SANCHEZ-ACEDO, 1973. Endoparásitos de Aves y Mamíferos del alto Aragón (Huesca). *Rev. Ibér. Parasitol.* **33** : 267-271.
- ZARZERE K., 1987. Data on the aetiology of parasitic infection in small animals. *Arch. Vet.* **18** : 47-65.
- ZIMMERLI J., 1981. Study of the parasites of *Martes foina* in the Vaud canton during 1980-1981. *Schweiz. Archiv Tierheilk.* **124** (8) : 419-422.

Reçu le 30 avril 1991; received April 30, 1991

Accepté le 3 février 1992; accepted February 3, 1992



## COMPLEMENTARY STUDY ON THE REPRODUCTIVE BIOLOGY IN FEMALE ADDER, *VIPERA BERUS* (L.), FROM EASTERN ITALIAN ALPS

M. CAPULA, L. LUISELLI, C. ANIBALDI<sup>(\*)</sup>

Dipartimento di Biologia Animale e dell'Uomo, Università de Roma « La Sapienza »,  
via Borelli 50, 00161 Roma, Italy

*VIPERA BERUS*  
REPRODUCTION  
SEX-RATIO PRIMAIRE  
RESSOURCES NUTRITIVES  
ALPES ORIENTALES  
ITALIE

**RÉSUMÉ** – Ce travail explique quelques modalités de la reproduction des femelles de Vipère Peliade (*Vipera berus*), capturées dans une localité des Alpes orientales italiennes, pendant une période de deux ans. Les femelles se reproduisent tous les deux ans, en montrant un cycle reproductif biennal typique, qui représente la situation la plus commune chez les populations montagnardes des Vipères européennes. En comparaison avec d'autres populations de *Vipera berus* qui subissent une forte pénurie alimentaire (Andrén et Nilson, 1983), une remarquable homogénéité entre les paramètres reproducteurs a été observée pendant les deux ans d'études, probablement en raison d'une stabilité relative des sources potentielles de nourriture. En effet, la présente situation représente la norme dans les biotopes fréquentés par les Vipères européennes, où elles disposent toujours de plusieurs espèces-proies dont les fluctuations numériques éventuelles se compensent plus ou moins. Seule la sex-ratio primaire varie de façon significative et le nombre des femelles excède nettement celui des mâles. Pendant les deux années de recherche la mortalité des femelles reproductrices est très forte après la parturition. La perte relative du poids est plus forte chez les femelles mortes, que chez celles qui sont encore en vie. Enfin, la mortalité post-parturienne est nettement inférieure chez les femelles les plus grandes.

*VIPERA BERUS*  
REPRODUCTION  
PRIMARY SEX-RATIO  
FOOD AVAILABILITY  
EASTERN ALPS  
ITALY

**ABSTRACT** – This paper describes some reproductive parameters of female adders (*Vipera berus*) studied in a mountain locality of the eastern Italian Alps during a two-year period of research. In this area, females reproduce in alternate years, showing a typical biennial reproductive cycle, which is the most common situation in mountain populations of European vipers. In comparison with adder populations living in areas with fluctuating food availability (see Andrén and Nilson, 1983), a remarkable homogeneity in the reproductive parameters was observed during the two study years, probably owing to a relative firmness of the potential food resources. In the study area, in fact, it was pointed out a high heterogeneity of potential preys, including amphibian, reptile and mammal species. Primary sex-ratio was the only parameter which significantly varied between years, the number of newborn females exceeding that of males. In both the study years, the mortality of reproductive females after their parturitions was extremely high, ranging from 30 to 40 %. Relative mass loss was significantly higher in dead females than in survived ones. Post-partum mortality was higher in smaller rather than in larger females.

### INTRODUCTION

The adder (*Vipera berus* Linnaeus) is a viperid species whose wide range extends through most of Europe (Arnold and Burton, 1978), but it does not occur in the European regions characterized by a Mediterranean climate. In Italy it is present only in the southern slope of the Alpine Massif,

where it is more frequently observed than the other *Vipera* species (*V. ammodytes* and *V. aspis*). In the southern Alps, *Vipera berus* is widely distributed at altitudes ranging from 600 (Dolce and Lapini, 1990) to over 2 000 m a.s.l. (Ortner, 1975 and 1979; Marcuzzi, 1976), and it inhabits localities characterized by extremely different environmental parameters (e.g., climate, exposure, vegetation, etc.). Most of the ecological aspects

of the adder populations inhabiting sites characterized by different environmental conditions may vary considerably. Among these aspects, annual, seasonal and diel activity patterns, as well as feeding habits and reproductive frequency, may be affected by the different environmental conditions (see Capula and Luiselli, 1991; Luiselli and Anibaldi, 1991).

In this work we present information on the reproductive biology of female *Vipera berus* based on field studies carried out in a mid mountain site of the Carnic Alps (Friuli, NE Italy). Although several data regarding various aspects of the reproductive ecology of *Vipera berus* have been already reported (e.g., Vainio, 1931; Bernström, 1943; Saint Girons and Kramer, 1963; Andrén, 1981; Nilson, 1981; Andrén and Nilson 1983 and 1989; Saint-Girons, 1982 and 1985), no data on female reproduction of adders occurring in the southern slope of the Alpine Massif was yet published.

## MATERIAL AND METHODS

This study was performed on a 25 ha area, located at about 1 100 m a.s.l. in the Carnic Alps (Sella Nevea, Tarvisio Forest, Friuli). The area is situated at 46° 26'N, 13°31'E of Greenwich, and it is characterized by stonepiles, delapidated walls and ruins at the borders of a Swiss mountain pine-wood. The ruins and the stonepiles are important hibernation sites in winter and night shelters from April to October.

Vipers were localized and captured during July-August 1988 and during July-August 1989 by exploring the study area along a standardized route; two surveys (the first in the morning, the latter in the afternoon) were performed each day, and altogether about 60 days were spent in the field. In order to determine the reproductive frequency of female adders, we captured 31 specimens (longer than 50 cm) during July-August 1988 in a site close to the study area; these vipers were marked by « scale-clipping » (see Saint Girons, 1952; Brown and Parker, 1976). In this site, a survey was carried out during July-August 1989-90, and some specimens formerly marked were recaptured ( $N = 8$ ; 25.8 % of the vipers marked in 1988). The reproductive status of each recaptured specimen was compared with that of the same individual at the time of the first capture, and in this way the frequency of reproduction of each viper was determined.

The mass/total length ratio was used for determination of the female reproductive status (see Prestt, 1971; Nilson, 1981; Andrén, 1982; Andrén and Nilson, 1983). This method is particularly

useful in the field, although in laboratory conditions the X-ray analysis seems to be the better technique (see Naulleau and Bidaut, 1978 and 1981).

The pregnant females were brought to the laboratory, and the following parameters were checked: *i*) overall length of each female; *ii*) mass of each female before and after birth; *iii*) clutch mass of each female; *iv*) clutch size of each female; *v*) sex, overall length and mass of each young. Moreover, we determined « post-partum » mortality by counting the specimens which died in captivity between the birth and the release date. All specimens (either adult or young) were released at the capture point about 30 days after the birth. Juveniles which died in captivity were placed in 70 % alcohol, and they are now preserved in the herpetological collection of the Natural History Museum (Zoological Section) « La Specola », Florence.

All female adders used in this study were housed in indoor enclosures measuring 100 x 50 x 40 cm. Enclosures were lighted by « Gro-Lux » fluorescent lamps (40 W); humidity level was maintained at about 55-95 % (depending on the terrarium spots); diurnal temperature ranged between 24 and 32°C (varying from one spot to another), while nocturnal temperature ranged between 16 and 18°C. Since *Vipera berus* is a snake difficult to breed in captivity, one can hypothesize that our data on « post-partum » mortality were partially affected by this problem. However, in our opinion this problem has not influenced our findings: in fact, (1) we maintained the vipers under experimental conditions in which we were able to make them reproduce, and (2) our experiments lasted a too short time for causing unnatural mortality (on average, each viper was housed from 30 to 60 days in captivity).

Statistical analyses were performed by using both SPSS and STATGRAPHIC computer packages, all tests being two tailed. All tests were performed by using 95 % as confidence interval.

## RESULTS

### 1. Reproductive patterns in 1988 and 1989

In 1988, 18 adult females (longer than 50 cm) were captured, of which 10 (55.5 %) were pregnant. In 1989, 10 out of 19 (52.6 %) captured females were pregnant. No statistically significant difference was tested between the two years with regard to the frequency of pregnant females ( $p > 0.3$ ;  $X^2$  - test,  $df = 1$ ).

A biennial reproductive frequency was tested in the « scale-clipped » female adders ( $N = 8$ ) recaptured during the research period.

The fact that the percentages of reproductive females exceeded 50 % (ideal value that would be expected in a biennial breeder) may be explained by considering that pregnant females usually spend in thermoregulation more time than non-pregnant ones (Saint Girons, 1978), thus resulting easier to be observed. This consideration may be true also for other biennial breeder snakes, in which the percentages of reproductive females may be annually significantly greater ( $p < 0.05$ ) than 50 % (Volsoe, 1944; Tinkle, 1962; Fitch, 1965; Shine, 1977; Aldridge, 1979; Baron, 1990).

## 2. Female length and mass (before and after birth)

Female length in 1988 ( $\bar{X} = 63.1 \pm 6.88$  cm,  $r = 51 \times 71.6$  cm) did not differ significantly from that found in 1989 ( $\bar{X} = 62.4 \pm 7.02$  cm,  $r = 54.1/72.5$  cm) ( $t = 0.202$ ,  $p = 0.841$ ).

Female mass before giving birth was not significantly different in 1988 ( $\bar{X} = 148.9 \pm 42.34$  g,  $r = 81.8/217$  g) and in 1989 ( $\bar{X} = 143.4 \pm 47.83$  g,  $r = 67.6/211$  g) ( $t = 0.273$ ,  $p = 0.787$ ).

Female mass after giving birth did not differ in a statistically significant way between the two study years (1988:  $\bar{X} = 79.5 \pm 20.65$  g,  $r = 34.3/100$  g; 1989:  $\bar{X} = 73.7 \pm 27.07$  g,  $r = 28/111.9$ ,  $t = 0.532$ ,  $p = 0.601$ ).

Female length and mass were positively correlated either in 1988 or 1989, before (1988: *Pearson corr. coeff.* = 0.94,  $r^2 = 90.14$  %, *Y-intercept* =  $-219.42 \pm 43.29$ , *slope* =  $0.58 \pm 0.06$ ; ANOVA: *F-ratio* = 73.16, *d.f.* = 1,  $p = 0.00003$ ; 1989: *Pearson corr. coeff.* = 0.97,  $r^2 = 95.25$  %, *Y-intercept* =  $-270.81 \pm 32.89$ , *slope* =  $0.66 \pm 0.05$ ; ANOVA: *F-ratio* = 160.40, *d.f.* = 1,  $p = 0$  as well as after birth (1988: *Pearson corr. coeff.* = 0.83,  $r^2 = 69.63$  %, *Y-intercept* =  $-78.47 \pm 37.07$ , *slope* =  $0.25 \pm 0.05$ ; ANOVA: *F-ratio* = 18.34, *d.f.* = 1,  $p = 0.0026$ ; 1989: *Pearson corr. coeff.* = 0.94,  $r^2 = 88.42$  %, *Y-intercept* =  $-152.14 \pm 29.06$ , *slope* =  $0.36 \pm 0.04$ ; ANOVA: *F-ratio* = 61.11, *d.f.* = 1,  $p = 0.00005$ ) (see Figures 1 and 2).

## 3. Female mass loss and mortality

Female mass loss when giving birth was not significantly different in the two years (1988:  $\bar{X} = 69.2 \pm 27.40$  g,  $r = 47.5 / 117$ ; 1989:  $\bar{X} = 69.7 \pm 21.61$  g,  $r = 39.6 / 99.1$  g;  $t = -0.045$ ,  $p = 0.964$ ). In the studied population, as well as in some Swedish adder populations (Andrén and Nil-

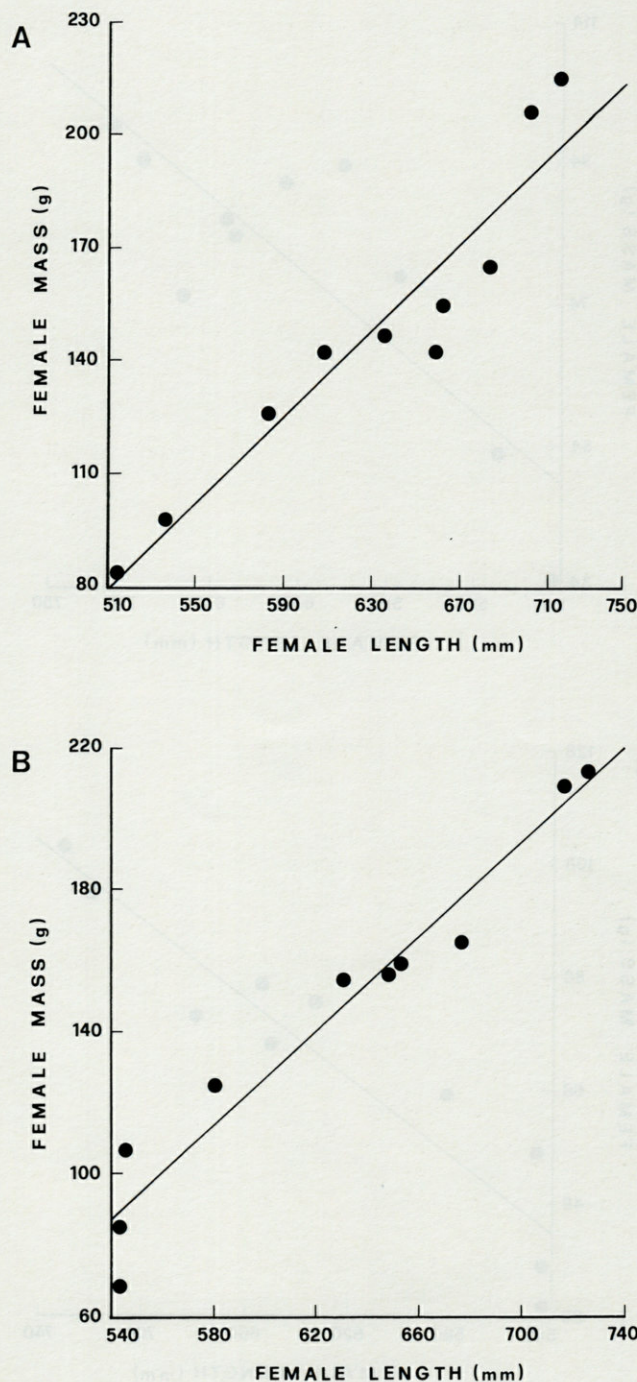


Fig. 1. - Correlation between female length and mass before giving birth in 1988 (graphic A) and 1989 (graphic B).

son, 1983), the clutch mass represented only a part of the total mass loss. The mean value of mass loss/clutch mass ratio was  $1.75 \pm 0.12$  (range = 1.612 / 1.98) in 1988 and  $1.64 \pm 0.24$  (range = 1.32/2.14) in 1989. On the whole, this parameter averaged  $1.70 \pm 0.19$  (range = 1.32 / 2.14). This does mean that, in the sample studied, clutch mass represented about 55-60 % of the total mass loss.

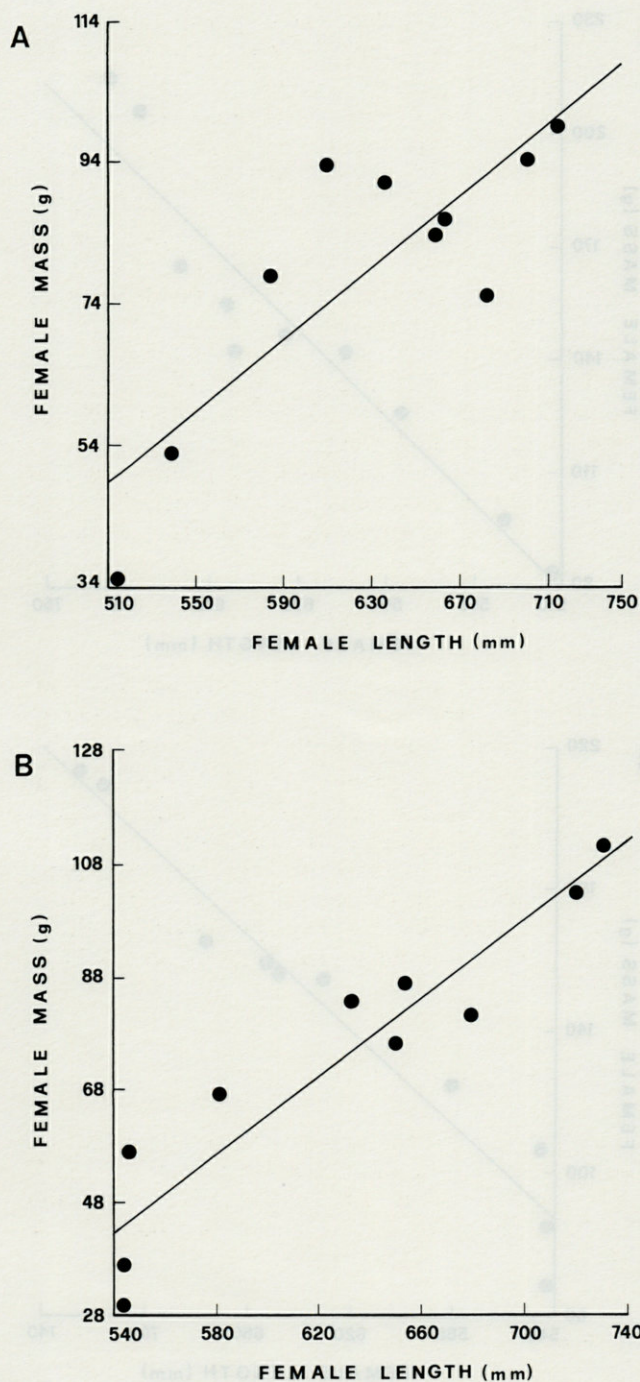


Fig. 2. - Correlation between female length and mass after giving birth in 1988 (graphic A) and 1989 (graphic B).

Relative mass loss was  $45.95 \pm 8.26\%$  in 1988 and  $49.37 \pm 4.97\%$  in 1989. Therefore, it did not vary significantly between the two years ( $t = -1.119$ ,  $p = 0.277$ ). Our results were relatively similar to those obtained by Fleury and Naulleau (1990), who reported an averaging relative mass loss of about 40%. However, the variations in the relative mass loss after parturition appeared to be extremely wide: Pomianowska-Pilipiuk (1974),

for example, observed in Polish adders a mean relative mass loss of  $73.72 \pm 31.82\%$  ( $N = 9$ ), with values ranging from 33.64 to 131.15%.

Mean body mass of « post partum » females was  $79.47 \pm 20.66$  g in 1988 and  $73.75 \pm 27.07$  g in 1989. These means did not differ significantly (two tailed  $t = 0.168$ ,  $d.f. = 18$ ,  $p > 0.5$ ). The values we obtained are very similar to that reported by Saint Girons and Naulleau (1981) for French adders ( $\bar{X} = 76.14 \pm 24.13$ ,  $N = 14$ ).

30% (1988) and 40% (1989) of the studied females were observed to die after giving birth. In both years the vipers died 3-21 days after parturitions. All the specimens which died weighted less than 77 g after the birth, and their mass loss ranged between 39.6 and 88 g. In the two study years the relative mass loss of the died specimens varied between 45 and 58.6% ( $\bar{X} = 51.88 \pm 6.24\%$ ), while the same parameter ranged between 34 and 54% ( $\bar{X} = 45.39 \pm 6.26\%$ ) in the survived vipers. Concerning the relative mass loss, the two categories (died and survived specimens) differed in a statistically significant way ( $t = 2.213$ ,  $p = 0.04$ ). Based on this evidence, it seems that the death of some females may depend on their considerable mass loss and possibly on « stress » or other factors. However, the sample studied was too small to give firm conclusions (see Luiselli, 1992).

#### 4. Female length and clutch size

Mean clutch size did not differ significantly in the two study years (1988:  $\bar{X} = 8.2$ ; 1989:  $\bar{X} = 8.9$ ;  $t$  test, n.s.).

Mean clutch size of alpine females (considering together the two study years) did not differ significantly (using two tailed  $t$ -test) from mean clutch size of French females, which was  $\bar{X} = 7.06 \pm 2.78$  ( $N = 18$ ) according to Saint Girons and Naulleau (1981).

Female length and clutch size were highly positively correlated both in 1988 and in 1989 (1988: *Pearson corr. coeff.* = 0.88,  $r^2 = 77.97\%$ , *Y-intercept* =  $-17.041 \pm 4.76$ , *slope* =  $0.039 \pm 0.007$ ; ANOVA: *F-ratio* = 28.32,  $d.f. = 1$ ,  $p = 0.00071$ ; 1989: *Pearson corr. coeff.* = 0.97,  $r^2 = 95.35\%$ , *Y-intercept* =  $-20.11 \pm 2.27$ , *slope* =  $0.046 \pm 0.003$ , ANOVA: *F-ratio* = 164.27,  $d.f. = 1$ ,  $p = 0$ ) (see Figure 3). A significant correlation between these parameters was already observed in other adder populations (e.g., Andrén and Nilson, 1981, 1983).



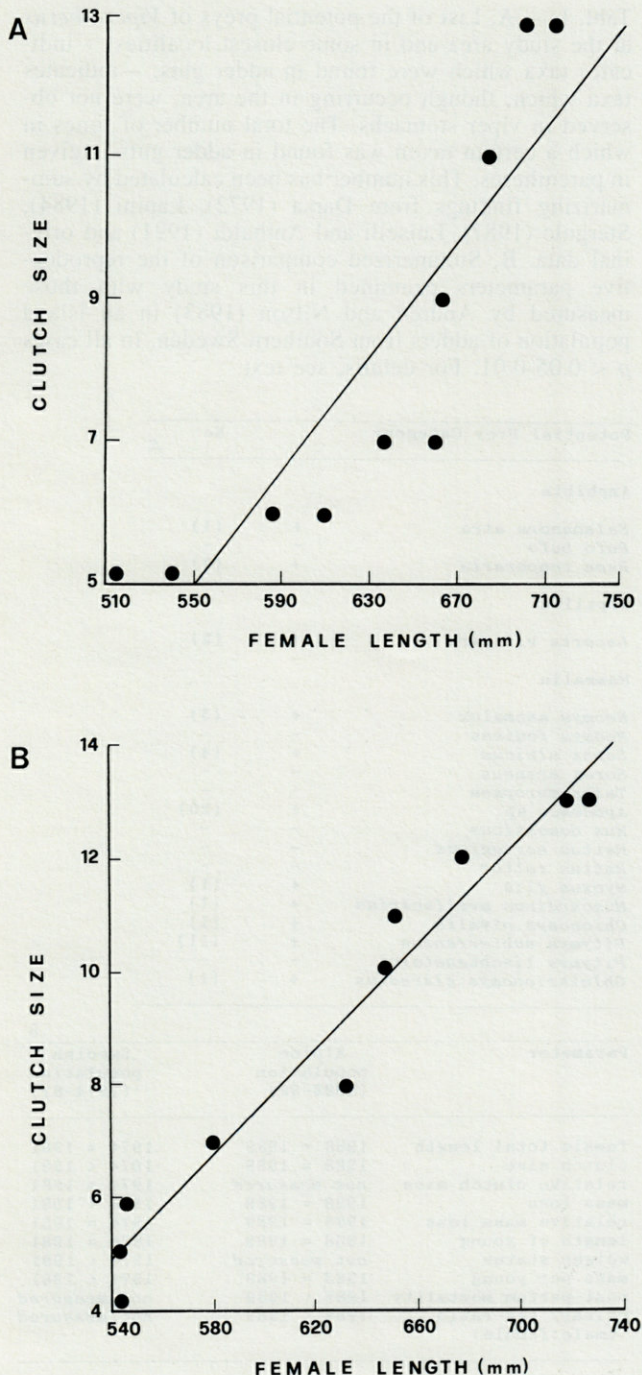


Fig. 3. — Correlation between female length and clutch size in 1988 (graphic A) and 1989 (graphic B).

#### 5. Female mass and clutch size

Female mass was correlated with clutch size before parturition in both study years (1988: *Pearson corr. coeff.* = 0.93,  $r^2 = 87.55\%$ ; ANOVA: *F-ratio* = 56.27, *d.f.* = 1,  $p = 0.0007$ ; 1989: *Pearson corr. coeff.* = 0.96,  $r^2 = 92.66\%$ ; ANOVA: *F-ratio* = 101.01, *d.f.* = 1,  $p = 0.00001$ ).

Both ordinate intercepts and slopes of the two regression lines did not differ significantly (ANCOVA,  $p > 0.05$ ).

Female mass after parturition was highly correlated with clutch size in 1989 (*Pearson corr. coeff.* = 0.93,  $r^2 = 87.12\%$ ; ANOVA: *F-ratio* = 54.089, *d.f.* = 1,  $p = 0.00008$ ). However, this correlation was significantly lower in 1988 (*Pearson corr. coeff.* = 0.59,  $r^2 = 35.38\%$ ; ANOVA: *F-ratio* = 4.38, *d.f.* = 1,  $p = 0.069$ ). Significant differences ( $p < 0.01$ ) can be found analysing by ANCOVA the ordinate intercepts and slopes of these regression lines. The presence of a positive correlation between female mass (after parturition) and clutch size in the studied sample is not surprising, as Saint Girons and Naulleau (1981) observed that it seems to be a general trait in West European viperids (*Pearson corr. coeff.* = 0.902,  $p < 0.01$ ).

#### 6. Female length and young size

Female length and young size (considering both length and mass) were not positively correlated either in 1988 or in 1989 (in both cases  $p > 0.05$ ).

In both study years total length (which was on average 18.5 cm,  $r = 13.9 / 21.6$  cm) and mass (on average 4.7–5.2 g) of the newborn vipers were extremely close to those observed in other parts of the wide range of the species, e.g. in France (see Saint Girons and Naulleau, 1981; Naulleau, 1984) and in Sweden (see Andrén and Nilson, 1983).

#### 7. Female length and relative mass loss

Female length and relative mass loss were not correlated in 1988 (*Pearson corr. coeff.* = 0.114,  $r^2 = 1.31\%$ ), while there was a relative correlation in 1989 (*Pearson corr. coeff.* = -0.409,  $r^2 = 16.75\%$ ).

#### 8. Primary sex-ratio

Sex-ratio of young adders differed significantly from 1:1 in 1988 (63.4% [ $N = 52$ ] of females versus 36.6% [ $N = 30$ ] of males;  $p < 0.05$ ;  $X^2$  test with 1 *d.f.*), while it was very close to this value in 1989 (51.7% [ $N = 46$ ] of females versus 48.3% [ $N = 43$ ] of males;  $p > 0.05$ ;  $X^2$  test with 1 *d.f.*).

#### 9. Dates of parturitions

Young snakes were born between 28<sup>th</sup> August and 8<sup>th</sup> September in 1988; between 26<sup>th</sup> August and 10<sup>th</sup> September. The parturition periods were

similar in both years (80 % of parturitions occurred at the end of August in 1988, and 90 % in the same period during 1989). In the studied population the dates of parturition were practically identical to those observed in some *Vipera berus* populations from northern France (Saint Girons, 1982 and 1985; Saint Girons, Duguy and Naulleau, 1989) and southern Finland (Viitanen, 1967). However, it must be stressed that in Sweden parturitions usually occur 15-20 days earlier (see Nilson, 1981; Madsen, 1989 a).

### 10. Potential food resources

On the basis of the faunistic data gathered by several authors, 20 different species of potential preys were observed in the study site and in neighbouring localities (Table I).

Among these, 10 species were effectively found in the adder guts (see Darsa, 1972; Luiselli and Anibaldi, 1991): i.e., the frog *Rana temporaria*, the lizard *Lacerta vivipara*, and eight small mammals belonging to the families Soricidae, Muridae, Gliridae and Arvicolidae. Since some of the mammal species included in the list (i.e. *Rattus*, *Talpa*, *Myoxus*) are relatively large sized, they could be preyed by large adders only during their first years of life. Therefore, the role of these mammals in the viper diet should be extremely small. The list reported in Table I, does not include some bird species which could be occasionally preyed by the adders. Nestlings of Passeriformes, in fact, were occasionally observed in the adder guts, either in the southern Alps (Bricchetti, 1976; Luiselli and Anibaldi, 1991) or in northern areas of the wide range of this viper (Stjernberg, 1978).

## DISCUSSION

The female adders of the Alpine study site are characterized by a biennial reproductive cycle, with reproduction occurring in alternate years.

The biennial cycle was observed also in some Swiss and Swedish *Vipera berus* populations (see Saint Girons and Kramer, 1963; Nilson, 1981), and it seems to be a common reproductive pattern in ovoviviparous snakes from temperature zones, especially in viperids (see Fitch, 1949; Glissmeyer, 1951; Tinkle, 1962; Saint Girons, 1974 and 1982).

In the snake species characterized by a biennial cycle, maximum fat body size is reached during the spring time of the reproductive year, while minimum fat body size is reached near parturition; gradual fat body increasing during autumn and during the subsequent year is also characteristic

Tabl. I. - A, List of the potential preys of *Vipera berus* at the study area and in some closest localities. + indicates taxa which were found in adder guts; - indicates taxa which, though occurring in the area, were not observed in viper stomachs. The total number of times in which a certain taxon was found in adder guts is given in parentheses. This number has been calculated by summarizing findings from Darsa (1972), Lapini (1984), Stergulc (1987), Luiselli and Anibaldi (1991) and original data. B, Summarized comparison of the reproductive parameters examined in this study with those measured by Andrén and Nilson (1983) in an island population of adders from Southern Sweden. In all cases  $p < 0.05-0.01$ . For details, see text.

Potential Prey Category	No	A
<b>Amphibia</b>		
<i>Salamandra atra</i>	+	(1)
<i>Bufo bufo</i>	-	-
<i>Rana temporaria</i>	+	(1)
<b>Reptilia</b>		
<i>Lacerta vivipara</i>	+	(2)
<b>Mammalia</b>		
<i>Neomys anomalus</i>	+	(3)
<i>Neomys fodiens</i>	-	-
<i>Sorex alpinus</i>	+	(4)
<i>Sorex araneus</i>	-	-
<i>Talpa europaea</i>	-	-
<i>Apodemus sp.</i>	+	(20)
<i>Mus domesticus</i>	-	-
<i>Rattus norvegicus</i>	-	-
<i>Rattus rattus</i>	-	-
<i>Myoxus glis</i>	+	(1)
<i>Muscardinus avellanarius</i>	+	(1)
<i>Chionomys nivalis</i>	+	(1)
<i>Pitymys subterraneus</i>	+	(11)
<i>Pitymys liechtensteini</i>	-	-
<i>Chlethrionomys glareolus</i>	+	(1)

Parameter	B	
	Alpine population (1988-89)	Swedish population (1974-81)
female total length	1988 = 1989	1974 = 1981
clutch size	1988 = 1989	1974 < 1981
relative clutch mass	not measured	1974 = 1981
mass loss	1988 = 1989	1974 < 1981
relative mass loss	1988 = 1989	1974 = 1981
length of young	1988 = 1989	1974 = 1981
weight status	not measured	1974 < 1981
mass per young	1988 = 1989	1974 < 1981
post-partum mortality	1988 < 1989	not measured
primary sex-ratio (male:female)	1988 < 1989	not measured

of temperate zone snakes showing this reproductive pattern (see Nilson, 1981; Seigel and Ford, 1987). Although the biennial cycle appears to be the general reproductive pattern of the female adders living in mid-mountain alpine localities (e.g., between 900 and 1 400 m a.s.l.), this is not the only reproductive cycle observed amongst alpine *Vipera berus*. In alpine adder populations inhabiting areas located above the wooded zone (2 200-2 500 m a.s.l.), the biennial cycle is usually replaced by a three-year one, probably due to the unfavourable thermal conditions of these extreme environments (see Capula and Luiselli, 1991). A similar situation has been observed even in some

northern populations of *Vipera aspis*, in which females reproduce every three or four years (Saint Girons, 1957), though they normally reproduce every year in the southern part of the species range, i.e. in areas characterized by Mediterranean climate (Luiselli and Agrimi, 1991).

The percentages of reproductive females observed in each year at the study site were not significantly different from those observed by Prestt (1971) in southern Britain (59 %;  $N = 49$ ) and by Vainio (1931) in Finland (53 %;  $N = 87$ ), while they were significantly lower than that observed by Volsoe (1944) in Sweden (68 %;  $N = 118$ ). Recently, different authors have suggested that reproductive frequencies are controlled both by food availability and population structure (Aldridge, 1979; Blem, 1982; Diller and Wallace, 1984), and that remarkable year-to-year variations in the breeding proportion occur in viperids (Andrén and Nilson, 1983). According to Saint Girons (1957), Tinkle (1962), Saint Girons and Kramer (1963), Gibbons (1972), and Aldridge (1979), the major factor implicated in the control of the female reproductive frequency is energy, and a biennial cycle may be due to spring foraging success (Wharton, 1966). The other reproductive parameters appear to be particularly influenced by food availability also, and therefore they may vary significantly between years (Andrén and Nilson, 1983).

On the other hand, a significant homogeneity was observed in some parameters of the alpine adder population (comparisons with Andrén and Nilson's data are shown in Table IB), at least during the two-year research period. For instance, the breeding proportion did not vary significantly from 50 %, while in the Swedish population studied by Andrén and Nilson (1983) it ranged from 30 % (in a situation of low food availability) to 75 % (when food resources were very abundant). The reasons of the high stability are not clear, but we think that this homogeneity could be correlated with a probable firmness of the food resources. In fact, in our study area (1) the heterogeneity of potential preys was significantly higher than that found by Andrén and Nilson (1983) in their study site (in which the only potential prey of adders was *Microtus agrestis*), and (2) the estimated food niche breadth ( $B = 3.5$ , according to Simpson's diversity index) was wide (see Luiselli and Anibaldi, 1991). It can be therefore stated that alpine adders may dispose of an abundant availability of food resources. Although we have no data about the numerical fluctuations of the potential preys, it seems to be highly improbable that all food resources could simultaneously decline, thus affecting the reproductive efforts of the adder population. The great taxonomical diversity of the potential prey types (including am-

phibians, reptiles and mammals of various families differently adapted to the alpine environmental conditions) could avoid itself the possibility of a simultaneous decline of the various food resources in the area. In fact, it must be stressed that the factors affecting densities of small mammal species are largely different from those affecting amphibian or reptile ones.

Unexpectedly, sex-ratio was the most variable parameter in the *Vipera berus* population studied. Primary sex-ratio was not significantly different from 1:1 in 1989; on the other hand, during 1988 the number of females exceeded that of males at a  $p < 0.05$  level (considering together the two study years, females amounted to 57.3 % of the total). This is surprising, as Prestt (1971) found 40 newborn males and 39 newborn females in a total of 10 female adders captured in southern Britain during a three year period of research. In agreement with the general theory, predicting that parents should contribute the same effort to and sons as daughters over the population as a whole (Fisher, 1930), primary sex-ratios of snakes are frequently statistically close to 1:1 (Parker and Plummer, 1987), while only four known exceptions are male-biased (see Fitch, 1960; Fukada, 1960; Shine and Bull, 1977; Gutzke *et al.*, 1985), and one is female-biased (Fukada, 1956). This yearly variation is really difficult to be interpreted. If we consider that the mortality of reproductive females was particularly high in the two study years ( $r = 30 / 40$  %), a discussion topic can be introduced: is it the high mortality of reproductive females correlated with the deviation from an equal sex-ratio, in favour of a major production of females? This working hypothesis needs further investigations. However, (1) since at our research site the sex-ratio of specimens longer than 34 cm is about 1.9:1 in favour of males (Luiselli and Anibaldi, 1991) and (2) since primary sex-ratio is in favour of females, we may conclude that the mortality of these latter is largely higher than that of the males. In this case, our data are widely in agreement with those of Madsen (1989 b), who observed a statistically significant higher mortality in reproductive rather than in non-reproductive female and in male adders from southern Sweden. Unfortunately, there is no general agreement between the various field studies on adders with regard to this argument: e.g., Volsoe (1944) has found 177 males and 174 females in the area he investigated, so that it seems that the higher mortality ratio of reproductive females might depend on local factors. One of these factors is probably the environmental temperature Saint Girons (1981) found significant increases of mortality during years having particularly hot summer. When mortality of gravid females is particularly high, melanism may represent a phenotypic condition favouring « post-par-

tum » survival (Luiselli, 1992). It is well known that melanistic snakes are superior in thermoregulation (Gibson and Falls, 1979) and that they may accumulate heat radiation more rapidly than normal coloured ones, resulting in longer activity (and consequently in an increased time for autumnal foraging) and in larger body sizes (Andrén and Nilson, 1981; Luiselli, 1992; Luiselli and Capula, 1992). The prolonged autumnal feeding period is probably of crucial importance for accumulating energy reserves, and it might be one of the principal causes favouring survival of melanistic gravid adders (Luiselli, 1992). The ecological advantages of being black appear to be significantly higher in female rather than in male adders (see Luiselli, 1992). However according to Andrén and Nilson (1981), the increased body size of black adders might be an important selective advantage also in males, as it would increase the number of their victories during sexual combats.

ACKNOWLEDGEMENTS – We are particularly indebted to G. Naulleau (Beauvoir-sur-Niort, France) for critically reading the manuscript and for very useful exchange of information. R. Aldridge (St. Louis, USA), Claes Andrén (Göteborg, Sweden), J.-P. Baron (La Rochelle, France), P. Lopez (Austin, USA), H. Saint Girons (Paris, France), and Rick Shine (Sydney, Australia) kindly responded to our bibliography requests. L. Rugiero (Rome) collected several important field-data, and L. Lapini (Udine) provided us some useful data regarding the small mammal species inhabiting the study area. Finally some anonymous referees substantially improved our manuscript.

The authors contributed in equal part to this work.

## REFERENCES

- ALDRIDGE R.D., 1979. Female reproductive cycles of the snakes *Arizona elegans* and *Crotalus viridis*. *Herpetologica* **35** : 256-261.
- ANDREN C., 1981. Behaviour and population dynamics in the adder *Vipera berus* (L.). Unpublished Ph. D. thesis, University of Göteborg.
- ANDREN C., 1982. Effect of prey density on reproduction, foraging and other activities in the adder *Vipera berus*. *Amphibia-Reptilia* **3** : 81-96.
- ANDREN C., G. NILSON, 1981. Reproductive success and risk of predation in normal and melanistic colour morphs of the adder, *Vipera berus*. *Biol. J. Linn. Soc.* **15** : 235-246.
- ANDREN C. and G. NILSON, 1983. Reproductive tactics in an island population of adders, *Vipera berus* (L.), with a fluctuating food resources. *Amphibia-Reptilia* **4** : 63-79.
- ANDREN C. and G. NILSON, 1989. Reproduction in the adder *Vipera berus* and the effect of prey density. I World Congress of Herpetology, Canterbury, 11-19 September 1989 (Abstracts).
- ARNOLD E.N. and J.A. BURTON, 1978. A field guide to the Reptiles and Amphibians of Britain and Europe. Glasgow : W. Collins Sons & Co Ltd.
- BARON J.P., 1990. Regime et cycles alimentaires de la vipère d'Orsini (*Vipera ursinii* Bonaparte, 1835) au Mont Ventoux (France). Unpublished Thesis, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris.
- BERNSTROM J., 1943. Till kannedom om huggormen *Vipera berus berus* (Linné). *Medd. Göteb. Mus. Zool. Avd.* **103** : 1-34.
- BLEM C.R., 1982. Biennial reproduction in snakes : an alternative hypothesis. *Copeia* **1982** : 961-963.
- BRICHETTI P.A., 1976. La funzione predatrice di alcune specie di viperidi (gen. *Vipera*) nei confronti delle covate di uccelli terragnoli. *Riv. It. Ornit.* **46** : 262-264.
- BROWN W.S. and W.S. PARKER, 1976. A ventral scale clipping system for permanently marking snakes (Reptilia, Serpentes). *J. Herpet.* **10** : 247-249.
- CAPULA M. and L. LUISELLI, 1991. Altitude effects on the ecology of *Vipera berus* from SE Italian Alps. VI Ordinary General Meeting, Societas Europea Herpetologica, Budapest, 19-23 August 1991. Abstract, p. 21.
- DARSA M., 1972. Anfibi e Rettili di Fusine. *Hyla* **2** (1) : 3-13.
- DILLER L.V. and R.L. WALLACE, 1984. Reproductive biology of the northern pacific rattlesnake (*Crotalus viridis oreganus*) in northern Idaho. *Herpetologica* **40** : 182-193.
- DOLCE S. and L. LAPINI, 1991. Considerazioni zoogeografiche sulla fauna erpetologica del Friuli-Venezia Giulia. *Biogeogr. Lav. Soc. It. Biogeogr. n. s.* **11** (in press).
- FISHER R.A., 1930. The genetical theory of Natural Selection, Clarendon Press, Oxford.
- FITCH H.S., 1949. Study of snake populations in central California. *Am. Midl. Nat.* **41** : 513-579.
- FITCH H.S., 1960. Autoecology of the copperhead. *Univ. Kans. Publ. Mus. Hist.* **13** : 85-288.
- FITCH H.S., 1965. An ecological study of the garter snake, *Thamnophis sirtalis*. *Univ. Kans. Publ. Mus. Nat. Hist.* **15** : 493-564.
- FLEURY F. and G. NAULLEAU, 1990. Evolution de la progestérone plasmatique chez la femelle *Vipera berus* L. (Reptilia : Viperidae) au cours du cycle sexuel. *Amphipoda-Reptilia* **11** : 61-66.
- FUKADA H., 1956. Biological studies on the snakes. III. Observations on hatching of *Elaphe climacophora*, *E. conspicillata* and *Natrix vibakari*. *Bull. Kyoto Gak. Univ. Ser. B Math. Nat. Sci.* **17** : 16-40.
- FUKADA H., 1960. Biological studies on the snakes. VII. Growth and maturity of *Elaphe quadrivirgata*. *Bull. Kyoto Gak. Univ. Ser. B Math. Nat. Sci.* **16** : 6-21.
- GIBBONS J.W., 1972. Reproduction growth and sexual dimorphism in the canebrake rattlesnake (*Crotalus horridus atricaudatus*). *Copeia* **1972** : 222-226.

- GIBSON A.R., J.B. FALLS, 1979. Thermal biology of the common garter snake *Thamnophis sirtalis sirtalis* (L.). II. The effect of melanism. *Oecologia* **43** : 97-109.
- GLISSMEYER H.R., 1951. Egg production of the Great Basin rattlesnake. *Herpetologica* **7** : 24-27.
- GUTZKE W.H.N., G.L. PAUKSTIS and L.L. McDANIEL, 1985. Skewed sex ratios for adult and hatchling bullsnakes, *Pituophis melanoleucus*, in Nebraska. *Copeia* **1985** : 649-652.
- LAPINI L., 1984. Catalogo della collezione erpetologica del Museo Friulano di Storia Naturale. Ediz. Mus. Friul. St. Nat. **30** : 87 p.
- LUISELLI L., 1992. Reproductive success in melanistic adders : a new hypothesis and some considerations on Andr n and Nilson's (1981) suggestions. *Oikos* **64** : 601-604.
- LUISELLI L. and U. AGRIMI, 1991. Composition and variation of the diet of *Vipera aspis francisciredi* in relation to age and reproductive stage. *Amphibia-Reptilia* **12** : 137-144.
- LUISELLI L. and C. ANIBALDI, 1991. The diet of the adder (*Vipera berus*) in two alpine environments. *Amphibia-Reptilia* **12** : 214-217.
- LUISELLI L. and M. CAPULA, 1992. Reproductive strategies in alpine adders, *Vipera berus*, and the effects of melanism. 6th European Ecological Congress. Marseille, 7-12 September 1992 (Abstracts).
- MADSEN T., 1989 a. Female adder (*Vipera berus*) in southern Sweden recorded giving birth in spring. *Amphibia-Reptilia* **10** : 88-89.
- MADSEN T., 1989 b. Ecology of *Vipera berus* : careful mothers stay put. I World Congress of Herpetology. Canterbury, 11-19 September 1989 (Abstract).
- MARCUZZI G., 1976. La Fauna delle Dolomiti. Manfrini, Trento.
- NAULLEAU G., 1984. Les serpents de France. *Rev. Fr. Aquar. Herpet.* (3/4) : 1-56.
- NAULLEAU G. and C. BIDAUT, 1978. Determination radiographique de l'ovulation chez la Vipere aspic (*Vipera aspis* L.). *Bull. Soc. Zool. Fr.* **103** (4) : 511-512.
- NAULLEAU G. and C. BIDAUT, 1981. Intervalle entre l'accouplement, l'ovulation et la parturition chez *Vipera aspis* L. (Reptiles, Ophidiens, Viperides) dans diff rentes conditions exp rimentales,  tudi  par radiographie. *Bull. Soc. Zool. Fr.* **106** (2) : 137-143.
- NILSON G., 1981. Ovarian cycle and reproductive dynamics in the female adder, *Vipera berus* (Reptilia, Viperidae). *Amphibia-Reptilia* **2** : 63-82.
- ORTNER P., 1975. Tierwelt der S dtirol. Athesia, Bolzano.
- ORTNER P., 1979. Tierwelt der S dalpen. Athesia, Bolzano.
- PARKER W.S. and M.V. PLUMMER, 1987. Population Ecology. In Snakes, Ecology and Evolutionary Biology. Edited by R.A. Seigel, J.S. Collins and S.S. Novak, MacMillan Publishing Company, New York, 253-301.
- POMIANOWSKA-PILIPIUK I., 1974. Energy balance and food requirements of adult vipers (*Vipera berus* L.). *Ekol. Pol.* **22** : 195-211.
- PRESTT I., 1971. An ecological study of the viper *Vipera berus* in southern Britain. *J. Zool. London* **164** : 373-418.
- SAINT GIRONS H., 1952. Ecologie et ethologie des Viperes de France. *Ann. Sci. Nat. Zool. Paris* (11) **14** : 263-343.
- SAINT GIRONS H., 1957. Le cycle sexuel chez *Vipera aspis* (L.) dans l'ouest de la France. *Bull. Biol. Fr. Belg.* **91** : 284-350.
- SAINT GIRONS H., 1974. Le cycle sexuel de *Vipera aspis* (L.) en montagne. *Vie et Milieu* **23** : 309-328.
- SAINT GIRONS H., 1978. Thermor gulation compar e des Vip res d'Europe. Etude biot l m trique. *Terre Vie* **32** : 417-440.
- SAINT GIRONS H., 1981. Cycle annuel et survie de quelques Vip res d'Europe. Influence des temp ratures exceptionnellement  lev es de l'ann e 1976. *Vie Milieu* **31** : 59-64.
- SAINT GIRONS H., 1982. Reproductive cycles of male snakes and their relationships with climate and female reproductive cycles. *Herpetologica* **38** : 5-16.
- SAINT GIRONS H., 1985. Ecophysiological characteristics of the sexual cycle of snakes from temperate zone. In Endocrine regulation as adaptive mechanisms to the environments, Colloque International du CNRS, Chiz . Edited by C.N.R.S., Paris, 63-77.
- SAINT GIRONS H., R. DUGUY and G. NAULLEAU, 1989. Spatio-temporal aspects of the annual cycle of temperate viperinae. I World Congress of Herpetology. Canterbury, 11-19 September 1989 (Abstracts).
- SAINT GIRONS H. and E. KRAMER, 1963. Le cycle sexuel chez *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse Zool.* **70** : 191-221.
- SAINT GIRONS H. and G. NAULLEAU, 1981. Poids des nouveau-n s et strat gies reproductrices des Vip res Europ ennes. *Terre et Vie* **35** : 597-616.
- SEIGEL R.A. and N.B. FORD, 1987. Reproductive ecology. In Snakes, Ecology and Evolutionary Biology. Edited by R.A. Seigel, J.T. Collins and S.S. Novak, MacMillan Publishing Company, New York, 210-252.
- SHINE R., 1977. Reproduction in Australian Elapid snakes II. Female reproductive cycles. *Austr. J. Zool.* **25** : 655-666.
- SHINE R. and J. BULL, 1977. Skewed sex-ratios in snakes. *Copeia* **1977** : 228-234.
- STERGULC F., 1987. Anfibi e rettili della Foresta di Tarvisio. Osservazioni preliminari sul popolamento erpetologico di alcuni habitat forestali e montani. In Vertebrati della Foresta di Tarvisio, 19-61.
- STJERNBERG M., 1978. A viper *Vipera berus* plundering nestbox with nestlings of *Parus major*. *Mem. Soc. Fauna Flora Fenn.* **54** (2) : 58
- TINKLE D.W., 1962. Reproductive potential and cycles in female *Crotalus atrox* from northwestern Texas. *Copeia* **1962** : 306-313.
- VAINIO J., 1931. Zur Verbreitung und Biologie der Kreuzotter, *Vipera berus* (L.) in Finland. *Ann. Zool. Soc. Vanamo* **12** : 1-19.

VIITANEN P., 1967. Hibernation and seasonal movements of the viper, *Vipera berus* (L.) in southern Finland. *Ann. Zool. Fennici* 4 : 472-546.

VOLSOE H., 1944. Structure and seasonal variation of the male reproductive organs of *Vipera berus* (L.) *Spolia Zool. Mus. Hauniensis* 5 : 1-157.

WARTHON C.H., 1966. Reproduction and growth in the cottonmouth, *Agkistrodon piscivorus* Lacépède, of Cedar Keys, Florida. *Copeia*: 149-161.

Reçu le 14 janvier 1990; received January 14, 1991  
Accepté le 11 février 1992; accepted February 11, 1992

SAINT GIROUX H. 1971. La saison sexuelle de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 18 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 1974. La saison sexuelle de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 21 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 1975. L'écologie et l'éthologie de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 22 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 1981. Cycle annuel et saison de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 28 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 1982. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 29 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 1983. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 30 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 1984. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 31 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 1985. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 32 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 1986. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 33 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 1987. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 34 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 1988. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 35 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 1989. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 36 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 1990. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 37 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 1991. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 38 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 1992. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 39 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 1993. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 40 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 1994. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 41 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 1995. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 42 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 1996. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 43 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 1997. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 44 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 1998. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 45 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 1999. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 46 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2000. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 47 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2001. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 48 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2002. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 49 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2003. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 50 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2004. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 51 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2005. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 52 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2006. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 53 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2007. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 54 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2008. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 55 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2009. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 56 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2010. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 57 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2011. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 58 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2012. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 59 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2013. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 60 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2014. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 61 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2015. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 62 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2016. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 63 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2017. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 64 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2018. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 65 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2019. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 66 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2020. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 67 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2021. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 68 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2022. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 69 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2023. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 70 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2024. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 71 : 109-113.

SAINT GIROUX H. 2025. Reproduction et cycle de gestation de *Vipera berus* (L.) en montagne. *Revue Suisse de Zoologie* 72 : 109-113.

# INVENTAIRE DES COPÉPODES PLANCTONIQUES MARINS ANTARCTIQUES ET SUB-ANTARCTIQUES

## *Checklist of the antarctic marine planktonic Copepoda*

C. RAZOULS

Université P. et M. Curie, Paris 6, Observatoire Océanologique de Banyuls, Laboratoire Arago,  
URA CNRS 117, 66650 Banyuls-sur-Mer, France

COPÉPODES  
PÉLAGIQUES  
INVENTAIRE  
ANTARCTIQUE

Résumé – La clarification actuelle des synonymies et la description de nombreuses espèces nouvelles permettent de dresser un premier inventaire des Copépodes planctoniques marins signalés dans l'Océan Antarctique.

PELAGIC  
COPEPODS  
CHECKLIST  
ANTARCTIC

Abstract – Updated synonymies and descriptions of numerous new species allows the draft of a first checklist of marine planktonic Copepoda from the Antarctic Ocean.

Aucun inventaire exhaustif n'a été jusqu'ici dressé concernant les Copépodes planctoniques marins de l'Océan Antarctique<sup>(1)</sup>. Celui-ci a fait cependant l'objet de nombreuses recherches au cours de campagnes océanologiques depuis la fin du XIX<sup>e</sup> et la première décennie du XX<sup>e</sup> siècle (Brady, 1883, 1918; Chun, 1897; Giesbrecht, 1902; Quidor, 1906; Wolfenden, 1908, 1911; Cépède, 1914a, 1914b).

Vervoort (1951, 1957) inventorie 145 espèces des secteurs antarctiques et sub-antarctiques du sud Australien ainsi que des océans Atlantique et Indien.

Ultérieurement des aspects sur la biogéographie et l'écologie d'espèces dominantes ont été abordés notamment par Mackintosh, 1934; Vervoort, 1965; Voronina, 1970; et divers auteurs cités en références.

Les recherches plus récentes ont accru le nombre des espèces connues ou nouvelles de cet océan (voir littérature citée).

L'inventaire fourni ci-dessous, aussi exhaustif que possible, tient compte de la nomenclature la plus généralement admise. Pour faciliter la lecture l'ordre alphabétique des genres a été préféré à la présentation traditionnelle par famille de Rose (1933), ou de celles plus phylétiques de Andronov (1974), Bowman et Abele (1982), Park (1984), Kabata (1984).

Sur les 1938 espèces de Copépodes planctoniques marins et des eaux saumâtres recensées (Razouls, 1991), 296 (dont 16 douteuses) ont été signalées comme antarctiques ou/et subantarcti-

ques selon les limites définies par Van der Spoel et Heyman (1983, fig. 6), soit 15 %. Sur ce total, 21 espèces peuvent être considérées comme très communes, 15 communes, 35 peu abondantes et 6 rares, les formes restantes sont exceptionnelles.

Cet inventaire sert de base à la préparation d'une faune antarctique.

Ces espèces sont réparties dans 36 familles et 90 genres (Tabl. I).

Tabl. I. – Nombre de genres antarctiques par rapport au nombre total par famille.

*Number of antarctic genera compared to the total number per family.*

Acartiidae: 1/2	Aegisthidae: 1/1
Actideidae: 15/27	Arietellidae: 1/8
Augaptilidae: 7/10	Bathypontiidae: 1/7 (ou 8)
Calanidae: 4/8	Calocalanidae: 1/2
Candaciidae: 1/2	Centropagidae: 1/11
Clausocalanidae: 5/7	Corycaeidae: 2/2
Cyclopinidae: 1/3	Ectinosomatidae: 1/2
Eucalanidae: 2/4	Euchaetidae: 1/2
Heterorhabdidae: 3/8	Lucicutiidae: 1/1
Megacalanidae: 2/3	Metridinidae: 2/3
Miraciidae: 2/3	Monstrillidae: 1/7 (ou 8)
Mormonillidae: 1/1	Oithonidae: 1/3
Oncaeidae: 3/6	Paracalanidae: 1/5
Phaennidae: 5/8	Phyllopodidae <sup>(1)</sup> : 1/1
Pontellidae: 1/9	Rataniidae: 1/1
Sapphirinidae: 1/3	Scolecitrichidae <sup>(2)</sup> : 10/17
Spinocalanidae: 3/5	Stephidae: 1/3
Tharybidae: 1/5	Temoridae: 1/6

(1) et (2) : Noms émondés par Bowman & Abele (1982, p.9).

**Liste des espèces et sous-espèces**

° : genre non toujours admis par tous les auteurs.

\* : espèce ou sous-espèce douteuses.

**Aegisthus** (Aegisthidae) :

*A. mucronatus* Giesbrecht, 1891

**Aetideopsis** (Aetideidae) :

*A. antarctica* (Wolfenden, 1908), *A. inflata* Park, 1978 *A. minor* (Wolfenden, 1911), *A. multiserrata* (Wolfenden, 1904), *A. tumorosa* Bradford, 1969

**Aetideus** (Aetideidae) :

*A. armatus* (Boeck, 1872)

**Amallothrix** (Scolecitrichidae) :

*A. emarginata* (Farran, 1905), *A. hadrosoma* (Park, 1980), *A. parafalcifer* (Park, 1980), *A. polaris* (Wolfenden, 1911) \*, *A. pseudopropinqua* (Park, 1980), *A. robusta* (T. Scott, 1894) °, *A. valida* (Farran, 1908) °

**Archescolecithrix** (Scolecitrichidae) :

*A. auropecten* (Giesbrecht, 1892)

**Arietellus** (Arietellidae) :

*A. setosus* Giesbrecht, 1892, *A. simplex* Sars, 1905

**Augaptilus** (Augaptilidae) :

*A. cornutus* Wolfenden, 1911, *A. glacialis* Sars, 1900, *A. megalurus* Giesbrecht, 1889

**Bathycalanus** (Megacalanidae) :

*B. bradyi* (Wolfenden, 1905), *B. eltaninae* Bjornberg, 1968, *B. inflatus* Bjornberg, 1968

**Bradycalanus** (Megacalanidae) :

*B. pseudotypicus* Bjornberg, 1968

**Bradyidius** (Aetideidae) :

*B. bradyi* (Sars, 1884) °

**Calanoides** (Calanidae) :

*C. acutus* (Giesbrecht, 1902), *C. macrocarinatus* Brodsky, 1972

**Calanus** (Calanidae) :

*C. australis* Brodsky, 1959, *C. propinquus* Brady, 1883, *C. simillimus* Giesbrecht, 1902

**Calocalanus** (Calocalanidae) :

*C. antarcticus* Shmeleva, 1978, *C. fioleuti* Shmeleva, 1978, *C. longispinus* Shmeleva, 1978, *C. styliremis* Giesbrecht, 1888, *C. pavo* (Dana, 1849) \*

**Candacia** (Candaciidae) :

*C. cheirura* Cleve, 1904, *C. falcifera* Farran, 1929, *C. maxima* Vervoort, 1957

**Centraugaptilus** (Augaptilidae) :

*C. rattrayi* (T. Scott, 1894)

**Centropages** (Centropagidae) :

*C. aucklandicus* Krämer, 1895, *C. brachiatus* (Dana, 1849), *C. bradyi* Wheeler, 1901

**Cephalophanes** (Phaennidae) :

*C. frigidus* Wolfenden, 1911

**Chiridiella** (Aetideidae) :

*C. atlantica* Wolfenden, 1911, *C. megadactyla* Bradford, 1971, *C. subaequalis* Grice & Hulsemann, 1965

**Chiridius** (Aetideidae) :

*C. gracilis* Farran, 1908, *C. polaris* Wolfenden, 1911, *C. subantarcticus* Park, 1978

**Chirundina** (Aetideidae) :

*C. antarctica* Wolfenden, 1911 \*, *C. streetsi* Giesbrecht, 1895

**Clausocalanus** (Clausocalanidae) :

*C. brevipes* Frost & Fleminger, 1968, *C. laticeps* Farran, 1929

**Cornucalanus** (Phaennidae) :

*C. chelifera* (I.C. Thompson, 1903), *C. robustus* Vervoort, 1957, *C. simplex* Wolfenden, 1905, *C. sp.* Séret, 1979

**Corycaeus** (Corycaeidae) :

*C. flaccus* Giesbrecht, 1891, *C. furcifer* Claus, 1863, *C. inuncus* Farran, 1929, *C. speciosus* Dana, 1849

**Ctenocalanus** (Clausocalanidae) :

*C. citer* Heron & Bowman, 1971, *C. vanus* Giesbrecht, 1888 \*

**Disseta** (Heterorhabdidae) :

*D. palumboi* Giesbrecht, 1889

**Drepanopus** (Clausocalanidae) :

*D. bispinosus* Bayly, 1982, *D. forcipatus* Giesbrecht, 1888, *D. pectinatus* Brady, 1883

**Ectinosoma** (Ectinosomatidae) :

*E. antarctica* Giesbrecht, 1902

**Epicalymma** (Oncaeiidae) :

*E. schmitti* Heron, 1977 °, *E. umbonata* Heron, 1977 °

**Euaetideus** ° (Aetideidae) :

*E. australis* Vervoort, 1957 °, *E. giesbrechti* (Cleve, 1904) °

**Euaugaptilus** (Augaptilidae) :

*E. laticeps* (Sars, 1905), *E. magnus* (Wolfenden, 1904)

**Eucalanus** (Eucalanidae) :

*E. elongatus* (Dana, 1849)

**Euchirella** (Aetideidae) :

*E. latirostris* Farran, 1929 \*, *E. maxima* Wolfenden, 1905, *E. rostrata* (Claus, 1866), *E. rostromagna* Wolfenden, 1911, *E. similis* Wolfenden, 1911

**Farrania** (Clausocalanidae) :



- F. frigida* (Wolfenden, 1911)
- Farranula** (Corycaeidae) :
- F. gracilis* (Dana, 1849)
- Gaetanus** (Aetideidae) :
- G. antarcticus* Wolfenden, 1905, *G. campbellae* Park, 1975, *G. kruppi* Giesbrecht, 1903, *G. latifrons* Sars, 1905, *G. minor* Farran, 1905, *G. pileatus* Farran, 1903, *G. tenuispinus* (Sars, 1900)
- Gaidius** (Aetideidae) :
- G. affinis* Sars, 1905, *G. brevispinus* (Sars, 1900), *G. intermedius* Wolfenden, 1905, *G. pungens* Giesbrecht, 1895, *G. robustus* (Sars, 1905)
- Haloptilus** (Augaptilidae) :
- H. acutifrons* (Giesbrecht, 1892), *H. fons* Farran, 1908, *H. longicirrus* (Park, 1988), *H. ocellatus* Wolfenden, 1905, *H. oxycephalus* (Giesbrecht, 1889)
- Heterorhabdus** (Heterorhabdidae) :
- H. austrinus* Giesbrecht, 1902, *H. pustulifer* Farran, 1929, *H. clausi* (Giesbrecht, 1889), *H. robustus* Farran, 1908, *H. compactus* (Sars, 1900), *H. spinifrons* (Claus, 1863), *H. farrani* Brady, 1918, *H. papilliger* (Claus, 1863)
- Heterostylites** (Heterorhabdidae) :
- H. longicornis* (Giesbrecht, 1889), *H. major* (F. Dahl, 1894)
- Labidocera** (Pontellidae) :
- L. acutifrons* (Dana, 1849)
- Landrumius** (Scolecitrichidae) :
- L. antarcticus* Park, 1983, *L. gigas* (A. Scott, 1909)
- Lophothrix** (Scolecitrichidae) :
- L. frontalis* Giesbrecht, 1895, *L. humilifrons* Sars, 1905
- Lubbockia** (Oncaeidae) :
- L. aculeata* Giesbrecht, 1891, *L. glacialis* Sars, 1900
- Lucicutia** (Lucicutiidae) :
- L. bicornuta* Wolfenden, 1905, *L. clausi* (Giesbrecht, 1889), *L. curta* Farran, 1905, *L. macrocera* Sars, 1920, *L. magna* Wolfenden, 1903 \*, *L. grandis* (Giesbrecht, 1895), *L. ovalis* (Giesbrecht, 1889), *L. wolfendeni* Sewell, 1932, *L. flavicornis* (Claus, 1863)
- Macrosetella** (Miraciidae) :
- M. gracilis* (Dana, 1848)
- Megacalanus** (Megacalanidae) :
- M. princeps* Wolfenden, 1904
- Metridia** (Metridinidae) :
- M. brevicauda* Giesbrecht, 1889, *M. curticauda* Giesbrecht, 1889, *M. gerlachei* Giesbrecht, 1902, *M. macrura* Sars, 1905, *M. lucens* Boeck, 1865,
- M. venusta* Giesbrecht, 1889, *M. princeps* Giesbrecht, 1889
- Microcalanus** (Clausocalanidae) :
- M. pusillus* Sars, 1903, *M. pygmaeus* (Sars, 1900)
- Microsetella** (Ectinosomatidae) :
- M. norvegica* (Boeck, 1864), *M. rosea* (Dana, 1847)
- Mimocalanus** (Spinocalanidae) :
- M. cultrifer* Farran, 1908
- Mixtocalanus** (Scolecitrichidae) :
- M. alter* (Farran, 1929), *M. vervoorti* (Park, 1980)
- Monstrilla** (Monstrillidae) :
- M. conjunctiva* Giesbrecht, 1902
- Mormonilla** (Mormonillidae) :
- M. minor* Giesbrecht, 1891, *M. phasma* Giesbrecht, 1891
- Nannocalanus** (Calanidae) :
- N. minor* (Claus, 1863) \*
- Neocalanus** (Calanidae) :
- N. gracilis* (Dana, 1849), *N. tonsus* Brady, 1883 °
- Neoscolecithrix** (Phaennidae) :
- N. antarctica* Hulsemann, 1985b
- Oculosetella** (Miraciidae) :
- O. gracilis* (Dana, 1849)
- Oithona** (Oithonidae) :
- O. atlantica* Farran, 1908, *O. fallax* Farran, 1913, *O. frigida* Giesbrecht, 1902, *O. helgolandica* Claus, 1863, *O. plumifera* Baird, 1843, *O. similis* Claus, 1866, *O. simplex* Farran, 1913
- Oncaea** (Oncaeidae) :
- O. antarctica* Heron, 1977, *O. bowmani* Heron, 1977, *O. brocha* Heron, 1977, *O. compacta* Heron, 1977, *O. conifera* Giesbrecht, 1891, *O. convexa* Heron, 1977, *O. curvata* Giesbrecht, 1902, *O. damkaeri* Heron, 1977, *O. englishi* Heron, 1977, *O. gracilis* (Dana, 1849), *O. hispida* Heron, 1977, *O. illgi* Heron, 1977, *O. inflexa* Heron, 1977, *O. macilenta* Heron, 1977, *O. mediterranea* (Claus, 1863), *O. notopus* Giesbrecht, 1891, *O. olsoni* Heron, 1977, *O. parila* Heron, 1977, *O. petila* Heron, 1977, *O. prolata* Heron, 1977, *O. pumilis* Heron, 1977, *O. rotunda* Heron, 1977, *O. setosa* Heron, 1977, *O. similis* Sars, 1918, *O. succurva* Heron, 1977, *O. venusta* Philippi, 1843, *O. walleni* Heron, 1977
- Onchocalanus** (Phaennidae) :
- O. cristatus* (Wolfenden, 1904), *O. hirtipes* Sars, 1905, *O. magnus* (Wolfenden, 1906), *O. paratriginiceps* Park, 1983, *O. subcristatus* (Wolfenden, 1906), *O. trigoniceps* Sars, 1905, *O. wolfendeni* Vervoort, 1950

**Pachyptilus** (Augaptilidae) :*P. eurygnathus* Sars, 1920**Paracalanus** (Paracalanidae) :*P. aculeatus* Giesbrecht, 1888, *P. parvus* (Claus, 1863) \***Paraeuchaeta** (Euchaetidae) :*P. abbreviata* (Park, 1978), *P. antarctica* (Giesbrecht, 1902), *P. austrina* (Giesbrecht, 1902), *P. barbata* (Brady, 1883), *P. biconvexa* (Park, 1978), *P. biloba* Farran, 1929, *P. birostrata* Brodsky, 1950, *P. californica* (Esterly, 1906), *P. calva* Tanaka, 1958, *P. comosa* Tanaka, 1958, *P. confusa* Tanaka, 1958, *P. dactylifera* (Park, 1978), *P. dubia* (Esterly, 1906) \*, *P. eltaninae* (Park, 1978), *P. eribi* Farran, 1929, *P. exigua* (Wolfenden, 1911), *P. farrani* (With, 1915) \*, *P. longissima* (Park, 1978), *P. malayensis* Sewell, 1929, *P. media* (Giesbrecht, 1888), *P. parvula* (Park, 1978), *P. pseudotonsa* (Fontaine, 1967), *P. rasa* Farran, 1929, *P. regalis* (Grice & Hulsemann, 1968), *P. sarsi* (Farran, 1908), *P. scotti* (Farran, 1908), *P. similis* (Wolfenden, 1908), *P. tycodesma* (Park, 1978)**Paralabidocera** (Acartiidae) :*P. antarctica* (I.C. Thompson, 1898), *P. grandispina* Waghorn, 1979, *P. separabilis* Brodsky & Zvereva, 1976**Phyllopus** (Phyllopodidae) :*P. bidentatus* Brady, 1883 \*, *P. helgae* Farran, 1908**Pleuromamma** (Metridinidae) :*P. abdominalis* (Lubbock, 1856), *P. borealis* (F. Dahl, 1893), *P. gracilis* (Claus, 1863), *P. gracilis gracilis* (Claus, 1863), *P. piseki* Farran, 1929, *P. quadrangulata* (F. Dahl, 1893), *P. robusta* (F. Dahl, 1893), *P. robusta antarctica* Steuer, 1931, *P. xiphias* (Giesbrecht, 1889)**Pontoptilus** (Augaptilidae) :*P. ovalis* Sars, 1907**Pseudaugaptilus** (Augaptilidae) :*P. longiremis* Sars, 1907**Pseudeuchaeta** (Aetideidae) :*P. brevicauda* Sars, 1905**Pseudochirella** (Aetideidae) :*P. batillipa* Park, 1978, *P. elongata* (Wolfenden, 1905), *P. hirsuta* (Wolfenden, 1905), *P. mawsoni* Vervoort, 1957, *P. notacantha* (Sars, 1905), *P. polypina* Brodsky, 1950, *P. pustulifera* (Sars, 1905), *P. spinosa* (Wolfenden, 1905)**Pseudocyclopina** (Cyclopinidae) :*P. belgicae* (Giesbrecht, 1902)**Racovitzanus** (Scolecitrichidae) :*R. antarcticus* Giesbrecht, 1902**Ratania** (Rataniidae) :*R. atlantica* Farran, 1926**Rhincalanus** (Eucalanidae) :*R. gigas* Brady, 1883, *R. nasutus* Giesbrecht, 1888**Sapphirina** (Sapphirinidae) :*S. metallina* Dana, 1849**Scaphocalanus** (Scolecitrichidae) :*S. affinis* (Sars, 1905), *S. antarcticus* Park, 1982, *S. elongatus* A. Scott, 1909, *S. farrani* Park, 1982, *S. impar* (Wolfenden, 1911) ° \*, *S. major* (T. Scott, 1894),*S. medius* (Sars, 1907) \*, *S. parantarcticus* Park, 1982, *S. subbrevicornis* (Wolfenden, 1911), *S. vervoorti* Park, 1982**Scolecithricella** (Scolecitrichidae) :*S. cenotelis* Park, 1980, *S. dentata* (Giesbrecht, 1892), *S. dentipes* Vervoort, 1951, *S. glacialis* (Giesbrecht, 1902) \*, *S. minor* (Brady, 1883), *S. obtusifrons* (Sars, 1905) °, *S. ovata* (Farran, 1905), *S. schizosoma* Park, 1980**Scolecithrix** (Scolecitrichidae) :*S. incisa* Farran, 1929 °**Snelliaetideus** (Aetideidae) :*S. arcuatus* Vervoort, 1949 °**Spinocalanus** (Spinocalanidae) :*S. abyssalis* Giesbrecht, 1888 \*, *S. abyssalis pygmaeus* Farran, 1926 \*, *S. antarcticus* Wolfenden, 1906, *S. horridus* Wolfenden, 1911, *S. magnus* Wolfenden, 1904, *S. terranova* Damkaer, 1975**Stephos** (Stephidae) :*S. antarcticum* (Wolfenden, 1908), *S. longipes* (Giesbrecht, 1902), *S. neptuni* (Cleve, 1904) °**Subevcalanus** (Eucalanidae) : *S. longiceps* (Matthews, 1925)**Temora** (Temoridae) :*T. kerguelensis* Wolfenden, 1911**Temorites** (Bathypontiidae) :*T. brevis* Sars, 1900**Teneriforma** (Spinocalanidae) :*T. naso* (Farran, 1936)**Tharybis** (Tharybidae) :*T. magna* Bradford & Wells, 1983**Undeuchaeta** (Aetideidae) :*U. incisa* Esterly, 1911, *U. major* Giesbrecht, 1888, *U. plumosa* (Lubbock, 1856)**Undinella** (Tharybidae) :*U. brevipes* Farran, 1908**Valdiviella** (Aetideidae) :*V. brevicornis* Sars, 1905, *V. insignis* Farran, 1908 \*, *V. minor* Wolfenden, 1911, *V. oligarthra* Steuer, 1904**Xanthocalanus** (Phaennidae) :

*X. antarcticus* Wolfenden, 1908, *X. gracilis* Wolfenden, 1911, *X. tenuiserratus* Wolfenden, 1911, *X. harpagatus* Bradford and Wells, 1983

(1) : Lors de la seconde Conférence internationale sur les Copépodes (Ottawa, Canada, 13-17 août 1984), M.S. de Almeida Prado Por avait diffusé une liste préliminaire des Copépodes pélagiques antarctiques dont je me suis inspiré.

REMERCIEMENTS – Je remercie le Dr. K. Hülsemann pour les nombreuses observations qu'elle m'a adressées concernant les Calanoïdes de cet inventaire ainsi que celles relatives aux références bibliographiques.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANDRONOV V.N., 1974. *Zool. Zh.* **53** (7) : 1002-1012.
- ARCOS D.F., 1974. *Bol. Soc. Biol. de Concepcion* **47** : 215-225.
- ATKINSON A., 1989. *Polar Biol.* **10** : 81-88.
- ATKINSON A. & J.M. PECK, 1988. *Polar Biol.* **8** : 463-473.
- BAYLY I.A.E., 1982. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* **33** : 161-172.
- BJORNBERG T.K.S., 1981. In : Atlas del zooplancton del Atlantico sudoccidental : 587-679. Ed. by D. Boltovskoy, Mar del Plata, Inst. Nacional Invest. Desarrollo Pesquero.
- BODEN B.P. & L.D. PARKER, 1986. *Polar Biol.* **5** : 81-93.
- BOWMAN T.E. & L.G. ABELE, 1982. In : The Biology of Crustacea. 1 : 1-27. Ed. L.G. Abele, Academic Press, New York.
- BOXSHALL G.A., 1977. *Bull. Brit. Mus. nat. Hist., Zool.* **31** (3) : 103-155.
- BRADFORD J.M., 1971a. *Bull. N.Z. Dep. scient. ind. Res.* **206** (59) : 9-31.
- BRADFORD J.M., 1971b. *N.Z. J. Mar. Freshwater Res.* **5** : 12-40.
- BRADFORD J.M., 1971c. *N.Z. J. Mar. Freshwater Res.* **5** : 120-140.
- BRADFORD J.M., 1972. *Mem. N.Z. Oceanogr. Inst.* **54** : 1-87.
- BRADFORD J.M., 1974. *Pacif. Sci.* **28** : 159-169.
- BRADFORD J.M., 1981. *N.Z. J. Mar. Freshwater Res.* **15** : 391-402.
- BRADFORD J.M., L. HAAKONSSON & J.B. JILLET, 1983. *Mem. N.-Z. Oceanogr. Inst.* **90** : 1-150.
- BRADFORD J.M. & J.B. JILLET, 1974. *Crustaceana* **27** (1) : 5-16.
- BRADFORD J.M. & J.B. JILLET, 1980. *Mem. N.Z. Oceanogr. Inst.* **86** : 1-102.
- BRADFORD J.M. & J.B.J. WELLS, 1983. *Polar Biol.* **2** : 1-15.
- BRADY G.S., 1883. Rep. Scient. Results. Voy. Challenger, *Zool.*, **8** (23) : 1-142, pls. 1-55.
- BRADY G.S., 1918. *Scient. Rep. Australas. antarct. Exped.*, (C) **5** (3) : 1-48, pls. 1-15.
- BREEMEN P.J. VAN, 1908. *Nordisches Plankton* **4** (8) : 1-264.
- BRODSKY K.A., (1950) 1967. Keys to the Fauna of the USSR, 35 : 1-440 (traduction by Israël Program. scient. Trans.).
- BRODSKY K.A., 1964. *Soviet Antarct. Exped.* **1** : 105-110. Elsevier Publ.
- BRODSKY K.A., 1972. *Issled Fauny Morei* **12** (20) : 5-110.
- BRODSKY K.A. & J.A. ZVEREVA, 1976. *Crustaceana* **31** (2) : 181-189.
- BRODSKY K.A., N.V. VYSHKIVARTZEVA, M.S. KOS & E.L. MARKHASEVA, 1983. Copepod crustaceans (Copepoda : Calanoida) of the USSR seas and adjacent waters. *Opred. Faune SSSR. Acad. Sc. URSS*, 135 : 1-357. (En Russe).
- CEPEDE C., 1914a. *Bull. Soc. Zool. Fr.* **39** : 128-141.
- CEPEDE C., 1914b. *Bull. Soc. Zool. Fr.* **39** : 148-152.
- CHEN Q.-C. & S.-Z. Zhang, 1965. *Studia Mar. Sin.* **7** : 20-131, pls. 1-53. En Chinois avec résumé anglais.
- CHOJNACKI J. & T. WEGLENSKA, 1984. *J. Plankton Res.* **6** : 997-1017.
- DAMKAER D.M., 1975. NOAA tech. Rep. NMF Circ. **391** : 1-88.
- ESTERLY C.O., 1924. *Univ. Calif. Publ. Zool.* **26** (5) : 81-129.
- FARRAN G.P., 1929. *Nat. Hist. Rep. Br. antarct. Terra Nova Exped.*, *Zool.*, **8** (3) : 203-306.
- FLEMINGER A. & K. HULSEMAN, 1977. *Mar. Biol.* **40** : 233-248.
- FONTAINE M., 1988. Biology of the Antarctic Seas, 19. *Antarctic Res. Ser.*, Washington, **47** : 27-57.
- FOSTER B.A., 1987. *Polar Biol.* **8** : 41-48.
- FROST B.W. & A. FLEMINGER, 1968. *Bull. Scripps Instn Oceanogr. n. s.* **12** : 1-235.
- GIESBRECHT W., 1902. Résultats du voyage du S.Y. Belgica, Rapports scientifiques, Zoologie : 1-49, 13 pls.
- GRICE G.D., 1963. *Bull. mar. Sci. Gulf Carib.* **13** : 493-501.
- GRICE G.D. & K. HULSEMAN, 1965. *J. Zool. Lond.* **146** : 213-262.
- GRICE G.D. & K. HULSEMAN, 1967. *Proc. U.S. natn. Mus.* **122** (3583) : 1-67.
- GRINDLEY J.R. & S.B. LANE, 1979. *Publ. CNFRA* **44** : 111-125.
- HARDY A.C. & F.R. GUNTHER, 1935. « Discovery » Rep. **11** : 1-456.
- HEPTNER M.V., 1971. Faune. *Trudy Inst. Okeanol.* **92** : 73-161.
- HERON G.A., 1977. Biology of the Antarctic Seas, 6. *Antarct. Res. Ser.*, Washington, **26** : 37-96.
- HERON G.A. & T.E. BOWMAN, 1971. Biology of the Antarctic Seas, 4. *Antarct. Res. Ser. Washington*, **17** : 141-165.
- HOPKINS T.L., 1985. *Polar Biol.* **4** (3) : 161-170.
- HOPKINS T.L., 1985. *Mar. Biol.* **89** : 197-212.

- HOPKINS T.L., 1987. *Mar. Biol.* **96** : 93-106.
- HOPKINS T.L. & J.J. TORRES, 1988. *Polar Biol.* **9** : 79-87.
- HULSEMANN K., 1966. *Bull.mar.Sci.* **16** : 702-747.
- HULSEMANN K., 1985a. *J. Plankton Res.* **7** (6) : 909-925.
- HULSEMANN K., 1985b. *Polar Biol.* **5** : 55-62.
- JASHNOV W.A., 1970. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* **55** : 197-212.
- KABATA Z., 1986. *Sylogus* **58** : 197-208.
- MACKINTOSH N.A., 1934. « Discovery » Rep. **9** : 65-160.
- MATTHEWS J.B.L., 1969. *Sarsia* **16** : 1-46.
- MATTHEWS J.B.L., 1972. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool.* **24** (1) : 1-71.
- MINODA T., 1971. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* **18** (1-2) : 1-74.
- MORI T., 1964. The pelagic Copepoda from the neighbouring waters of Japan. Second édit., Ed. S. Shirai, Tokyo, pp 1-150.
- NAKAMURA M., S. KADOTA & M. FUKUCHI, 1982. *Mem. Natl. Inst. Polar Res.*; Spec. Issue **23** : 28-a31.
- NISHIDA S., 1985. *Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo* **20** : 1-167.
- OWRE H.B. & M. FOYO, 1967. Fauna Carib., 1. Crustacea, Part. 1, Copepoda, pp 1-137.
- PARK T.S., 1978. Biology of the Antarctic Seas, 7. Antarctic Res. Ser., Washington **27** : 91-290.
- PARK T.S., 1980. Biology of the Antarctic Seas, 9. Antarctic Res. Ser., Washington, **31** (2) : 25-79.
- PARK T.S., 1982. Biology of the Antarctic Seas, 11. Antarctic Res. Ser., Washington, **34** (2) : 75-127.
- PARK T.S., 1983a. Biology of the Antarctic Seas, 13. Antarctic Res. Ser., Washington, **38** (3) : 165-213.
- PARK T.S., 1983b. Biology of the Antarctic Seas, 14. Antarctic Res. Ser., Washington, **39** (5) : 317-368.
- PARK T.S., 1986. *Sylogus* **58** : 191-196.
- PARK T.S., 1988. Biology of the Antarctic Seas, 19. Antarctic Res. Ser., Washington, **47** : 1-25.
- PRADO POR M.S., 1986. *Sylogus* **58** : 517-523.
- QUIDOR A., 1906. *Bull.Mus.Hist.nat.Paris* **12** : 27-33.
- RAMIREZ F.C., 1966. *Boln. Inst. Biol. Mar.* **11** : 1-24.
- RAMIREZ F.C., 1969. *Contr Inst. Biol. Mar.* **98** : 1-116.
- RAZOULS C., 1982. Répertoire mondial taxonomique et bibliographique provisoire des Copépodes planctoniques marins et des eaux saumâtres. Divers systèmes de classification. I : 1-394, II : 395-875. Ed. Institut d'Ethnologie, Musée de l'Homme, Paris. Archives et Documents, microédition.
- RAZOULS C., 1991. Bilan actuel des Copépodes planctoniques marins et des eaux saumâtres. Correcti. et compléments. Ed. Institut d'Ethnologie, Musée de l'Homme, Paris. Arch. et Doc., microédition, 240 p.
- ROSE M., 1933. Faune de France **26** : 1-374.
- SARS G.O., 1924, 1925. Résultat. Camp. Scient. Prince Albert I, 69, pls 1-127 (1924), pp 1-408 (1925).
- SCHNACK-SCHIEL S.B., W. HAGEN & E. MIZDALSKI, 1991. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **70** : 17-27.
- SCOTT A., 1909. Siboga Exped., Monogr. 29 a : 1-323, 69 pls.
- SENO A., Y. KOMAKI & A. TAKEDA, 1963a. *J. Tokyo Univ. Fish.*, **49** (1) : 53-62.
- SENO A., Y. KOMAKI & A. TAKEDA, 1963b. *J. Tokyo Univ. Fish.*, **50** (1) : 1-10.
- SENO A., Y. KOMAKI & A. TAKEDA, 1966. *J. Tokyo Univ. Fish.*, **52** (1) : 1-16.
- SERET C., 1979. Taxonomie, biologie et biogéographie des Copépodes pélagiques récoltés au cours de la campagne MD 03 du « Marion Dufresne » (Iles Crozet, Kerguelen et Heard), pp 1-187. Ed. Institut d'Ethnologie, Musée de l'Homme, Paris. Archives et Documents, microédition.
- SEWELL R.B. Seymour, 1947. Scient. Rep. John Murray Exped. **8** (1) : 1-303.
- SHMELEVA A.A., 1978. *Biol. Morya*, Vladivostok **1978** (2) : 82-86.
- SIEGEL V., A. SKIBOWSKI & U. HARN, 1992. *Polar Biol.*, **12** : 15-24.
- TANAKA O., 1956. *Publs Seto mar. biol. Lab.* **5** (3) : 367-406.
- TANAKA O., 1960. Biological Results of the Japanese Antarctic Research Expedition, 10. Spec. Publs Seto mar. biol. Lab : 1-177.
- TANAKA O., 1963. *Publs Seto mar. biol. Lab.* **11** (1) : 7-55.
- TANAKA O., 1964. Scient. Rep. Jap. Antarct. Res. Exped. (E) **22** : 1-20, 8 pls.
- TANAKA O. & M. OMORI, 1968. *Publs Seto mar. biol. Lab.* **16** (4) : 219-261.
- TANIMURA A., M. FUKUCHI & H., OHTSUKA, 1984. Proc. VI Symp. Polar Biol. Mem. Natl. Inst. Polar Res., Spec. Issue **32** : 81-86.
- TANIMURA A., M. FUKUCHI & T. HOSHIAI, 1986. *Mem. Natl. Inst. Polar Res.*, Spec. Issue, **40** : 212-220.
- TUCKER M.J. & H.R. BURTON, 1988. *Hydrobiologia* **165** : 129-139.
- TUCKER M.J. & H.R. BURTON, 1990. *Polar Biol.* **10** : 571-579.
- VAN DER SPOEL S. & R.P. HEYMAN, 1983. A comparative atlas of zooplankton. Ed. Springer-Verlag, Berlin etc., pp 1-186.
- VERVOORT W., 1950. *Zool. Verh. Leiden* **10** : 1-35.
- VERVOORT W., 1951. *Verh. K. ned. Akad. Wet., Afd. Natuurk.* **2** (47) : 1-156.
- VERVOORT W., 1957. Rep. B.A.N.Z. Antarct. Res. Exped., 1929-1931, (B) **3** : 1-160.
- VERVOORT W., 1965. Biogeography and Ecology in Antarctica. Ed. P. Van Oye & J. Van Mieghem, Monographiae biol. **15** : 381-400.
- VERVOORT W., 1986a. *Crustaceana Suppl.* **10** : 1-369.
- VERVOORT W., 1986b. *Crustaceana Suppl.* **11** : 375-845.
- VERVOORT W., 1988. *Crustaceana Suppl.* **12** : 847-1316.
- VIDAL J., 1971. *Bull. Sth. Calif. Acad. Sci.* **70** (1) : 23-30.

- VORONINA N.M., 1966. *Oceanology* **6** (4) : 557-563.
- VORONINA N.M., 1970. *Antarctic Ecology*, 1, Ed. M.W. Holdgate, pp 162-172.
- VORONINA N.M., 1972. *Oceanology* **12** (3) : 415-420.
- VORONINA N.M., V.V. MENSHTUTKIN and V.B. TSEYTLIN, 1979. *Oceanology*, **19** (1) : 76-81.
- VORONINA N.M., V.V. MENSHTUTKIN and V.B. TSEYTLIN, 1980. *Oceanology*, **20** (1) : 90-93.
- VORONINA N.M., V.V. MENSHTUTKIN and V.B. TSEYTLIN, 1980. *Oceanology*, **20** (6) : 709-713.
- VORONINA N.M. & I.N. SUKHANOVA, 1977. *Oceanology*, **16** (6) : 614-616.
- VORONINA N.M., YE. V. VLADIMIRSKAYÁ and M.I. ZMIYEVSKAYA, 1978. *Oceanology* **18** (3) : 335-339.
- VYSHKVARTZEVA N.V., 1972. *Issled. Fauny Morei*, **12** (20) : 161-171.
- VYSHKVARTZEVA N.V., 1989. *Issled. Fauny Morei*, **41** (49) : 5-23.
- WAGHORN E.J., 1979. *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.* **13** (3) : 459-470.
- WARD P., 1989. *Antarctic Sci.*, **1** (2) : 141-150.
- WILSON C.B., 1938. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.* **36** : 356-361.
- WILSON C.B., 1950. *Bull. U.S. natn. Mus.*, **100** (14) (4) : I-IX, 141-441, pls. 2-36.
- WOLFENDEN R.N., 1908. *Natn. Antarct. Exped.* 1901-1904, *Nat. Hist. Zoology* **4** : 1-46.
- WOLFENDEN R.N., 1911. *Dt. Südpol.-Exped.*, **12** (=Zool. 4) : 181-380, pls. 22-41.
- YAMANAKA N., 1976. *Bolm. Zool., Univ. Sao Paulo* **1** : 161-195.
- ZVEREVA Zh. A., 1972. *Issled. Fauny Morei* **12** (20) : 215-227.

*Reçu le 11 janvier 1991; received January 11, 1991*  
*Accepté le 21 février 1991; accepted February 21, 1991*



## VIE ET MILIEU : Volume 42

### TABLE DES MATIÈRES – TABLE OF CONTENTS

J.-C. ALOISI, F. GADEL. Mécanismes sédimento-génétiques et évolution d'un écosystème lagunaire méditerranéen : l'étang de Vendres (Hérault) <i>Sedimento-genetical mecanisms and evolution of a mediterranean lagoonar ecosystem : Vendres lagoon (Hérault)</i> .....	165
Y. BASSET. Activité et distribution spatiale de l'entomofaune mobile associée à un arbre des forêts humides d'Australie <i>Foraging activity and spatial distribution of mobile arthropods associated with an Australian rainforest tree</i> .....	253
A. BATISSE. Acinétiens nouveaux ou mal connus des Côtes Méditerranéennes françaises. 3. <i>Dentacinetides collini</i> gen. n., sp. n. (Suctoria, Ophryodendrina) <i>New or badly suctorians from French Mediterranean coasts. 3. Dentacinetides collini gen. n., sp. n. (Suctoria, Ophryodendrina)</i> .....	295
J.P. BARUSSEAU, P. GIRESSE, N. PLANCHAIS, O. RADAKOVITCH. La sédimentation lagunaire des derniers siècles en Languedoc-Roussillon. Données sédimentologiques, isotopiques et palynologiques <i>Lagoonal sedimentation of the last centuries in Languedoc-Roussillon (France) Sedimentological, radiometric and palynological data</i> .....	307
P. BERREBI. Hétérogénéité génétique et évolution saisonnière du Flet ( <i>Platichthys flesus</i> , osteichthyes, pleuronectidae) lors de sa phase lagunaire <i>Genetic heterogeneity and seasonal evolution of the flounder (Platichthys flesus, osteichthyes, pleuronectidae) during its lagoonar phase</i> .....	147
J. BRUSLE, M. CAMBRONY. Les lagunes méditerranéennes : des nurseries favorables aux juvéniles de Poissons euryhalins et/ou des pièges redoutables pour eux ? Analyse critique de la croissance des populations de Muges de plusieurs étangs saumâtres du Languedoc-Roussillon, au cours de leur première année de vie. <i>Mediterranean lagoons : favorable nurseries and/or dangerous traps for juvenile euryhaline fish ? Critical analysis of the growth of grey mullet populations (1st year of life) from several brackish water lagoons in the Languedoc-Roussillon</i> .....	193
C. CAPAPE, J. ZAOUALI. Le régime alimentaire de la Pastenague marbrée, <i>Dasyatis marmorata</i> (Pisces, Dasyatidae), des eaux tunisiennes <i>The diet of the marbled stingray, Dasyatis marmorata, from Tunisian waters</i> .....	269
M. CAPULA, L. LUISELLI, C. ANIBALI. Complementary study on the reproductive biology in female adder, <i>Vipera berus</i> (L.), from Eastern Italian Alps .....	327
A.M. CARDENAS, C. BACH. The influence of environmental changes on wing development in Carabids (Coleoptera Carabidae) in the Guadiato river basin (SW Spain) .....	277
J. CASTEL. The meiofauna of coastal lagoon ecosystems and their importance in the food web ....	125
P. CAUMETTE. Bacterial communities in coastal lagoons. An overview .....	111
D. DARTIGUES. Interactions entre prédateurs Aphidiphages et la Fourmi <i>Tapinoma Simrothi</i> , sur Orangers en Kabylie <i>Interactions between aphidiphagous predators and the ant Tapinoma simrothi, on orange-trees in Kabylia</i> .....	283
A.-J. FRANCEZ. Croissance et production primaire des Sphaignes dans une tourbière des monts du Forez (Puy-de-Dôme, France)	

<i>The growth and primary production of Sphagnum in a peat-bog of the Monts du Forez (Puy-de-Dôme, France)</i> .....	21
C. GRENZ, E. ALLIOT, D. BAUDINET, L. HELIS, H. MASSE. Influence des opérations de dévasage sur les flux de nutriments à l'interface eau-sédiment (Bassin de Thau – France) <i>Incidence of dredging on nutrient fluxes at the sediment-water interface (Thau lagoon – France)</i> .....	157
O. GUÉLORGET, J.-P. PERTHUISOT. Paralic ecosystem. Biological organization and functioning.....	215
D. GUIRAL. L'instabilité physique, facteur d'organisation et de structuration d'un écosystème tropical saumâtre peu profond : la Lagune Ebrié. <i>Physical instability : factor of organization and structuration of a shallow brackish tropical ecosystem</i> .....	73
J.-C. JOYEUX, J.-A. TOMASINI, J.-L. BOUCHEREAU. Modalités de la reproduction de <i>Gobius niger</i> (Teleostei, Gobiidae) dans une lagune Méditerranéenne. <i>Reproductive cycle of Gobius niger (Teleostei, Gobiidae) in a Mediterranean Brackish Lagoon</i> .....	1
P. LAZURE. Etude de la dynamique de l'étang de Thau par modèle numérique tridimensionnel <i>Dynamical study in the Thau lagoon 3D numerical model</i> .....	137
F.J. MARQUEZ. Dynamique de la population de <i>Haemaphysalis hispanica</i> (Acarina, Ixodidae) dans le Sud-Est de l'Espagne <i>Evolution of the population of Haemaphysalis hispanica in the South East of Spain</i> .....	41
J. MIQUEL, J. TORRES, C. FELIU, J.C. CASANOVA, J. RUIZ-OLMO. On the helminthfaunas of carnivores in Montseny massif (Catalana, Spain).I. Parasites of Viverridae and Mustelidae ...	321
P.H. NIENHUIS. Ecology of coastal lagoons in the Netherlands (Veerse Meer and grevelingen)	59
T. PATARNELLO, B. BATTAGLIA, P.M. BISOL. Genetic differentiation among geographic populations of two species of the genus <i>Gammarus</i> : <i>G. insensibilis</i> and <i>G. Aequicauda</i> (Crustacea, Amphipoda) .....	263
J.-P. PERTHUISOT, O. GUELORGET. Morphologie, organisation hydrologique, hydrochimie et sédimentologie des bassins paraliqes <i>Morphology, hydrological organization, hydrochemistry and sedimentology in paralic basins</i> ..	93
C. RAZOULS. Inventaire des Copépodes planctoniques marins antarctiques et sub-antarctiques <i>Checklist of the antarctic marine planktonic Copepoda</i> .....	337
P. REBOREDA, J.W. WAGELE. <i>Amakusanthura iberica</i> n. sp., first record of the genus <i>Amakusanthura</i> in Europe (Crustacea, Isopoda, Anthuridea).....	289
F. SACCHI, A.O. AMBROGI. Confinement et biocénoses paraliqes. <i>Confinement and paralic biocenoses</i> .....	207
S. SALVIDIO. Diet and food utilization in a rock-face population of <i>Speleomantes ambrosii</i> (Amphibia, Caudata, Plethodontidae).....	35
A. THIMEL, P.J. LABOURG. <i>In situ</i> metabolism of a benthic community in a shallow brackish lagoon.....	185
V. VASSILOPOULOU, C. PAPACONSTANTINO. Age, growth and mortality of the red porgy, <i>Pagrus pagrus</i> , in the Eastern Mediterranean sea (Dodecanese, Greece).....	51
J.C. WASSERMAN, J.C. DUMON, C. LATOUCHE. Bilan de 18 éléments-traces et de 7 éléments majeurs dans un environnement peuplé de Zostères. <i>Zostera noltii Trace-metals and major-elements budget in an eelgrass (Zostera noltii) stand from the Arcachon Basin (SW coast of France)</i> .....	15



Les référés suivants ont examiné les manuscrits publiés dans le tome 42. La rédaction leur exprime sa reconnaissance pour leurs analyses critiques.

The following persons have reviewed manuscripts published in volume 42. Their constructive comments have been valuable for the authors and are greatly appreciated by the editorial board.

M. Amanieu, Montpellier; F. Binche, Banyuls-sur-Mer; J. Bruslé, Perpignan; J.P. Caddy, Rome; G. Cahet, Banyuls-sur-Mer; P. Caumette, Arcachon; N. Coineau, Banyuls-sur-Mer; P.J. Den Boer, Wijster; S. Frontier, Villeneuve d'Ascq; J.M. Gee, Devon; J. Genermont, Orsay; M. Heral, La Tremblade; J.L. Justine, Paris; R.K. Koehn, Stony Brook; P. Le Baron, Banyuls-sur-Mer; J. Lescure, Paris; J. Levieux, Olivet; P.J. Miller, Bristol; J.W. Patching, Galway; R. Pourriot, Paris; S.I. Rogers, Conwy; J.M. Rouchy, Paris; H. Saint Girons, Paris; E. Schoffeniels, Liège; L. Serve, Perpignan, J. Tahvanainen, Joensuu; F.W. Tesch, Hamburg; H. Vasander, Lammi.

Directeur gérant de la publication : A. GUILLE

---

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

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

### TEXTE

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

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

Chaque manuscrit comportera :

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

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

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

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

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

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

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

### ILLUSTRATIONS

Les figures au trait doivent être exécutées à l'encre de chine sur papier calque assez fort, bristol, carte à gratter, papier millimétré bleu. Il est exigé des lettres et chiffres « transfert » par caractères autocollants pour le lettrage et la numérotation, dont la taille tient compte de la réduction à supporter. Les figures sont regroupées au maximum en planches dont la justification pleine page est  $17 \times 24,35$  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 de tableaux et ne retenir que ceux qui sont indispensables à la compréhension du travail.

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

### ÉPREUVES ET TIRÉS À PART

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

Les tirages à part, facturés directement par l'imprimeur, doivent être commandés dès réception de l'imprimé spécial joint aux épreuves.

## INSTRUCTIONS TO AUTHORS

### TEXT

The manuscript should be typed double-spaced on one side of white paper, format A4, pages numbered (max, 20 pp), and sent in definitive form, in triplicate, to the editor.

The title of the paper should be as concise as possible; it is followed by the first and second name of the author(s) and address of the laboratory at which the work was done. Each manuscript should include :

- a french summary of 15 lines max., followed by the english translation,
- key words in french and english (6 max.) allowing treatment by abstracting journals,
- short version of title (60 signs and spaces max.),
- english translation of the full title,
- a separate list of figure legends in english and french,
- a separate list of numbered tables with their legends in english and scientific names (genera, species, sub-species) should be written in italics or underlined once.

References of papers cited in the text should be listed at the end of the manuscript in alphabetical order, according to the following models :

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

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

The title of a journal must be abbreviated according to the rules set by the World list of Scientific Periodicals.

Footnotes and acknowledgments should be as brief as possible.

### ILLUSTRATIONS

Line drawings should be prepared with India ink on heavy tracing paper, bristol board, white drawing-cardboard or graph paper (blue grid). Letters and numbers on figures should be large enough to be easily readable after reduction; use letter transfer equipment. As far as possible, figures should be grouped in plates of  $17 \times 24,35$  cm final size (generally the explanations are included in this frame); the width of a single column is 8.1 cm. Prepare figures using the "homologous rectangles" rule; indicate the number of the figure and the author's name with blue pencil on the back of the figure. Do not write explanations on the figure.

Photographs and half-tone drawings must always be grouped as plates. Scale bars are reduced with the figures. Number plates and tables in roman numbers on the back. Limit total number of tables to an absolute minimum of items indispensable for clear presentation.

The journal publishes free of charge two plates with line drawings and one plate of half-tone figures per article. Additional illustrations and colour plates are charged to the author(s).

### GALLEY-PROOFS AND REPRINTS

One set of galley-proofs is sent with the manuscript to the author(s); both proofs and manuscript must be returned to the editor with indications on indispensable corrections and insertion of figures within two weeks.

Reprints can be ordered by using the form enclosed with the galley-proofs.

## VIE ET MILIEU, 1992, 42 (3/4)

### *Life and Environment*

#### SOMMAIRE – CONTENTS

Activité et distribution spatiale de l'entomofaune mobile associée à un arbre des forêts humides d'Australie <i>Foraging activity and spatial distribution of mobile arthropods associated with an Australian rainforest tree</i>	Y. Basset	253
Genetic differentiation among geographic populations of two species of the genus <i>Gammarus</i> : <i>G. insensibilis</i> and <i>G. Aequicauda</i> (Crustacea, Amphipoda)	T. Patarnello, B. Battaglia, P.M. Bisol	263
Le régime alimentaire de la Pastenague marbrée, <i>Dasyatis marmorata</i> (Pisces, Dasyatidae), des eaux tunisiennes <i>The diet of the marbled stingray, Dasyatis marmorata, from Tunisian waters</i>	C. Capapé et J. Zaouali	269
The influence of environmental changes on wing development in Carabids (Coleoptera Carabidae) in the Guadiato river basin (SW Spain)	A.M. Cardenas & C. Bach	277
Interactions entre prédateurs Aphidiphages et la Fourmi <i>Tapinoma Simrothi</i> , sur Orangers en Kabylie <i>Interactions between aphidiphagous predators and the ant Tapinoma simrothi, on orange-trees in Kabylia</i>	D. Dartigues	283
<i>Amakusanthura iberica</i> n. sp., first record of the genus <i>Amakusanthura</i> in Europe (Crustacea, Isopoda, Anthuridea)	P. Reboreda and J.W. Wägele	289
Acinétiens nouveaux ou mal connus des Côtes Méditerranéennes françaises. 3. <i>Dentacinetides collini</i> gen. n., sp. n. (Suctoria, Ophryodendrina) <i>New or badly suctorians from french Mediterranean coasts. 3. Dentacinetides collini gen. n., sp. n. (Suctoria, Ophryodendrina)</i>	A. Batisse	295
La sédimentation lagunaire des derniers siècles en Languedoc-Roussillon. Données sédimentologiques, isotopiques et palynologiques <i>Lagoonal sedimentation of the last centuries in Languedoc-Roussillon (France). Sedimentological, radiometric and palynological data</i>	J.P. Barusseau, P. Giresse, N. Planchais et O. Radakovitch	307
On the helminthfaunas of carnivores in Montseny massif (Catalana, Spain). I. Parasites of Viverridae and Mustelidae	J. Miquel, J. Torres, C. Feliu, J.C. Casanova and J. Ruiz-Olmo	321
Complementary study on the reproductive biology in female adder, <i>Vipera berus</i> (L.), from Eastern Italian Alps	M. Capula, L. Luiselli, C. Anibaldi	327
Inventaire des Copépodes planctoniques marins antarctiques et sub-antarctiques <i>Checklist of the antarctic marine planktonic Copepoda</i>	C. Razouls	337