

ISSN 0240-8759

Vie et Milieu

Life and Environment

Vol. 38 n° 2 - Juin 1988

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

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

Les manuscrits sont reçus par le Professeur J. SOYER, Directeur de la Publication, ou par M^{me} 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 publishes contributions in the fields of Ecology, Biology and Systematics with emphasis on marine, lagoonar and terrestrial milieus. All topics of Oceanography are considered including geological and physical aspects.

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. J. SOYER, 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 (Nouméa), C. COMBES (Perpignan), C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris), P. DRACH (Paris), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan), J. FOREST (Paris), L. FOULQUIER (Cadarach), R.N. GIBSON (Oban-Argyll), C. HEIP (Gent), R. HESSLER (La Jolla), A. IVANOFF (Paris), G. JACQUES (Banyuls-sur-Mer), W. KÜHNELT (Vienne), M. KUNST (Prague), 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), M. VACHON (Paris).

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

ABONNEMENTS/SUBSCRIPTIONS 1988

	FRANCE	AUTRES PAYS
Un an (4 numéros) / <i>Annual subscription (4 issues)</i>	550 F	700 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

DYNAMIQUE DES PEUPELEMENTS MEIOBENTHIQUES SUBLITTORAUX. II. LE PEUPELEMENT DES NEMATODES LIBRES MARINS

Dynamics of sublittoral meiobenthic communities II. The free-living marine nematodes communities

F. de BOVEE

Université P.M. Curie, Paris VI, U.A. 117,
Laboratoire Arago
66650 Banyuls-sur-Mer, France.

NEMATODES
COMMUNAUTES
MEIOBENTHOS

RÉSUMÉ — La Nématofaune des Vases Terrigènes Côtiers de Banyuls-sur-Mer possède un nombre élevé d'espèces (184 à ce jour). Ce point explique la faible dominance de la majorité des taxa puisque seulement 25 représentent 1 % ou plus, du peuplement. Toutefois, elles constituent en moyenne plus de 70 % de la faune. La composition spécifique présente de nombreuses analogies, notamment avec celles de Marseille ou Villefranche et n'est pas sans montrer des affinités certaines avec la faune des sédiments sublittoraux de la Baltique, de la Mer du Nord et du Puget Sound. A l'accoutumée, les Comesomatidae et les Linhomoeidae dominent dans les vases. Notre peuplement se distingue de tous les autres par la prépondérance des Chromadoridae et l'importance voisine des Cyatholaimidae et des Comesomatidae. Tandis que la plupart des auteurs signalent pour des biotopes similaires au nôtre la prééminence des espèces du genre *Sabatieria*, il est ici devancé par *Metacyatholaimus effilatus*, *Ptycholaimellus ponticus* et *Trochamus carinatus* et n'arrive qu'en 4^e position. Cette différence pourrait être en partie due aux technologies diverses de prélèvements. Toutefois, la fluidité de notre sédiment et la présence non négligeable d'une fraction sableuse seraient à l'origine de cette anomalie. Il est par ailleurs possible d'envisager que, en complément de la dimension, la forme et la nature du support sédimentaire jouent un rôle dans le développement des microorganismes nécessaires à la croissance des Nématodes. Ces conditions peuvent expliquer la structure très particulière du peuplement de Nématodes des Vases Terrigènes Côtiers de Banyuls-sur-Mer.

NEMATODA
COMMUNITY
MEIOFAUNA

ABSTRACT — A high number of nematodes species (184 till today) have been found in the sublittoral terrigenous muds off Banyuls-sur-Mer. This explains the low dominance indexes of most species. Only 25 taxa are over 1 % in the population. They however constitute over 70 % of the fauna. The faunistic composition shows many analogies with that of Marseille and Villefranche and has many affinities with that of Baltic, North Sea and Puget Sound sublittoral sediments. Usually, the Comesomatidae and the Linhomoeidae are the dominant species in the muds. The community described here is marked by the predominancy of the Chromadoridae and the close level of Cyatholaimidae and Comesomatidae. In similar biotopes most authors indicate the pre-eminence of species of the genus *Sabatieria*. In our samples, *M. effilatus*, *P. ponticus* and *T. carinatus* are in higher numbers than *Sabatieria* which appears in the fourth position. Differences in the sampling technics may explain such differences. Fluidity and a slight higher sand content can also be an explanation. It may also be possible to assert that, besides dimension, the nature and form of the sediment particles play a role in the development of the microorganisms required to nematod growth. Such conditions may explain the peculiar structure of the Nematode assemblage in the sublittoral terrigenous muds off Banyuls-sur-Mer.

I. INTRODUCTION

A Banyuls, les premières données quantitatives sur le méiobenthos sont dues à Bougis (1946, 1950). Les travaux de Soyer (1970, 1971) montrent tout l'intérêt du biotope des Vases Terrigènes Côtiers pour l'étude de la dynamique de la méiofaune : à partir d'une trentaine de mètres de profondeur les caractéristiques saisonnières principales sont maintenues mais les variations ne présentent plus les traits caricaturaux de la frange côtière. Boucher (1972, 1973) et de Bovée (1981) contribuent à la connaissance systématique des Nématodes de ce biotope et présentent les premières données sur leur écologie. Le présent travail décrit la structure générale du peuplement de Nématodes dans 26 prélèvements régulièrement répartis au cours d'un cycle annuel.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Un précédent travail (de Bovée, 1987) présente une description précise du biotope et la méthodologie générale. Nous rappellerons que la station prospectée est située par 32,5 m de fond sur les Vases Terrigènes Côtiers (V.T.C.) de la baie de Banyuls-sur-Mer. La granulométrie du sédiment est faible : plus de 70 % des particules mesurent moins de 40 μ m.

Les échantillons sont réalisés hebdomadairement à bimensuellement en plongée par carottage manuel. Les tubes sont en matière plastique transparente, de 20 cm de long, gradués tous les centimètres et d'un diamètre intérieur de 2 cm. Au laboratoire, la carotte, de 10 à 12 cm de long est extrudée par l'arrière et coupée tous les centimètres à l'aide d'une lame de rasoir. Le matériel est conservé au formol à 4 % neutralisé à la triéthanolamine (TAF). Les organismes sont tous extraits et comptés après lavage sur un tamis de 40 μ m de vide de maille (de Bovée et coll., 1974). Les Nématodes sont ensuite traités par la méthode lente au glycéro éthanol (Seinhorst, 1959). Les spécimens sont montés dans la glycérine pure. Afin d'éviter leur écrasement la lamelle est bloquée, selon le diamètre évalué de l'animal par des languettes de papier pelure ou de papier optique.

La base systématique est celle de DeConinck (1965). La classification des Adenophora suit celle de Lorenzen (1981). Toutefois, en accord avec plusieurs auteurs (Heip et coll., 1982; Platt et Warwick, 1983), nous maintenons les Comesomatidae au sein des Chromadorida. Enfin, nous rappelons que l'ouvrage de Gerlach et Riemann (1973/1974) demeure « la » source de renseignements fondamentale pour tous les nématologistes.

III. RÉSULTATS

L'ensemble des organismes présents dans les 26 échantillons, soit 33 174 Nématodes, sont comptés et extraits. Toutefois, le mode opératoire obligatoire qui correspond à la conservation, au montage et à l'examen des Vers est la cause de la perte de 4 601 formes (moins de 14 %). Les 28 573 individus restant ont été identifiés. Tous les taxons présents ont été identifiés, au moins au niveau générique.

3.1. Liste faunistique

Le tableau I expose pour les divers ordres de Nématodes rencontrés, l'abondance, la fréquence, la dominance, le nombre moyen d'individus et le rang des 184 espèces recensées dans l'ensemble des 26 échantillons du cycle annuel (de Bovée, 1987). Dans cette étude faunistique, et afin de respecter les structures réelles du peuplement, les données quantitatives sont celles des formes effectivement déterminées et ne sont pas converties en unité de surface standard (10 cm^2).

Les Chromadorida sont numériquement dominants (17 366 ind.) soit 60,8 % du total. Avec 44 espèces ils ne constituent que 23,6 % de l'ensemble. Les Monhysterida sont seconds (5 086 ind.) soit 17,8 % des Nématodes. Ils possèdent 58 espèces soit 31,5 % du total. Les Enoplida sont troisièmes (3 139 ind.), ils composent 11 % de la faune et comprennent 19,5 % des espèces.

50 % des espèces sont seulement présentes dans la moitié des échantillons. 24 d'entre elles sont permanentes et construisent la base du peuplement; 17 ne sont collectées qu'en une occasion. 38 % des espèces sont très fréquentes puisque reconnues dans plus de 80 % des prélèvements; 32 % sont très rares car rencontrées dans seulement 23 % des carottes. Les espèces peu fréquentes à fréquentes constituent 30 % du total.

3.2. Les espèces principales

Elles sont signalées par une astérisque dans la liste des espèces (tabl. I).

La dominance des espèces, tous prélèvements confondus, est comprise entre 0,003 et 11,25 %. Soyer (1970), pour les Copépodes Harpacticoïdes, et Vitiello (1974) pour les Nématodes, considèrent comme dominantes les espèces qui constituent 1 % ou plus, du peuplement. Sur l'ensemble des 26 prélèvements, 25 espèces correspondent à cette norme. 18 d'entre elles sont présentes dans les 26 échantillons, 3 dans 25, 2 dans 24, 1 dans 25 et 1 dans 15. Cette simple énumération montre bien que les espèces dominantes sont aussi les plus fréquen-

Composition spécifique du peuplement des Nématodes libres des Vases Terrigènes Côtières de Banyuls-sur-Mer. Ce tableau est la somme de 26 prélèvements répartis au cours d'un cycle annuel. Nb. = Nombre d'individus rencontrés; Fr. = fréquence; Do. = Dominance (%); Nb.m. = Nombre moyen d'individus par échantillon; R = rang. Les espèces dominantes (Do. > 1%) sont marquées par une astérisque et soulignées.

Nematode species composition of sublittoral terrigenous muds off Banyuls-sur-Mer. This table is an addition of 26 samples during an annual cycle. Nb. = Number of individuals; Fr. = frequency; Do. = Dominance (%); Nb.m. = mean number of individuals per sample; R = rank. Dominant species (Do. > 1%) are marked by an asterisk and underlined.

	Nb.	Fr.	Do.	Nb.m.	R		Nb.	Fr.	Do.	Nb.m.	R
ENOPLIDA						Camacolaimus sp.	7	4	0,02	0,27	141
ENOPLINA						Halaphanolaimus harpaga	247	26	0,86	9,5	28
31 espèces; 2745 individus						Leptolaimoides sp.1	11	9	0,04	0,42	129
Enoplidae						Leptolaimoides sp.2	26	12	0,09	1	103
Enoplus sp.	10	5	0,03	0,38	132	Leptolaimus pocillus	100	22	0,35	3,85	51
Thoracostomopsidae						Leptolaimus aff. pocillus	2	1	0,01	0,08	167
Paramesacanthion catellus	237	25	0,83	9,11	32	Leptolaimus timmi	124	24	0,43	4,77	46
Paramesacanthion truncus	47	12	0,16	1,81	80	Leptolaimus vinulus	18	10	0,06	0,69	110
Phanodermatidae						Leptolaimus aff. vinulus	31	1		0,04	173
Phanoderma sp.	2	2	0,01	0,08	167	Leptolaimus sp.1	32	13	0,11	1,23	97
Anticomidae						Leptolaimus aff. sp.1	13	6	0,05	0,5	126
Anticomia acuminata	19	10	0,07	0,73	107	Leptolaimus sp.2	17	9	0,06	0,65	114
Anticomia sp.	1	1		0,04	173	Leptolaimus sp.3	3	2	0,01	0,11	161
Ironidae						Leptolaimus sp.4	6	4	0,02	0,23	149
*Parironus bicuspis	491	26	1,72	18,8	12	Leptolaimus sp.5	5	3	0,02	0,19	154
Oxystominae						Leptolaimus sp.6	11	9	0,04	0,42	129
Halalaimus (q. courte)						Leptolaimus sp.7	3	1	0,01	0,11	161
*sp.1	396	23	1,39	15,2	13	Leptolaimidae sp.	1	1		0,04	173
sp.2	259	25	0,91	9,96	27	Aegiolaimidae					
sp.3	70	17	0,24	2,69	63	*Cyartoneura germanica	317	25	1,11	12,1	24
sp.4	35	16	0,12	1,35	91	Cyartoneura sp.	97	20	0,34	3,73	53
sp.5	4	4	0,01	0,15	156	Ceramemmatidae					
Halalaimus (q. filiforme)						Pselionema sp.	214	25	0,75	8,23	34
sp.1	93	22	0,33	3,58	54	Peresianidae					
sp.2	271	26	0,95	10,4	26	Manunema sp.	6	1	0,02	0,23	149
sp.3	34	12	0,12	1,31	92						
sp.4	100	22	0,35	3,85	51	DESMOSCOLECINA					
sp.5	63	17	0,22	2,42	68	20 espèces, 1694 individus					
sp.6	19	10	0,07	0,73	107	Desmoscolecidae					
Oxystomina pulchella	52	19	0,18	2	75	Desmoscolex nanus	15	7	0,05	0,58	119
Oxystomina sp.1	1	1		0,04	173	Desmoscolex prampranensis	172	24	0,6	6,61	38
Oxystomina sp.2	4	3	0,01	0,15	156	Desmoscolex sp.2	67	18	0,23	2,58	66
Oxystomina sp.3	7	6	0,02	0,27	141	Desmoscolex sp.3	14	6	0,05	0,54	123
Thalassolaimus mediterraneus	48	16	0,17	1,85	79	Desmoscolex sp.4	6	4	0,02	0,23	149
Thalassolaimus sp.1	8	6	0,03	0,31	138	Desmoscolex sp.5	18	10	0,06	0,69	110
Thalassolaimus sp.2	7	5	0,02	0,27	141	Desmoscolex sp.6	61	15	0,21	2,35	70
Wieseria sp.	16	9	0,06	0,61	118	Desmoscolex sp.7	7	5	0,02	0,27	141
Oncholaimidae						Desmoscolex sp.8	2	2	0,01	0,08	167
*Viscosia minutota	322	26	1,13	12,3	21	Protodesmoscolex sp.	18	8	0,06	0,69	110
Viscosia sp.1	28	12	0,1	1,08	100	Quadracoma lorica	15	7	0,05	0,58	119
Viscosia sp.2	9	3	0,03	0,35	134	Quadracoma trigenitares	124	23	0,43	4,77	46
Enchelidiidae						Quadracoma sp.1	21	12	0,07	0,81	105
Enchelidiidae sp.	2	2	0,01	0,08	167	Quadracoma sp.2	65	17	0,23	2,5	67
Polygastrophora attenuata	90	23	0,32	3,46	56	Quadracoma sp.3	57	14	0,2	2,19	72
						*Tricoma nematoides	443	26	2,25	24,7	9
TRIPYLOIDINA						Tricoma sp.1	179	24	0,63	6,88	37
5 espèces, 394 individus						Tricoma sp.2	133	23	0,47	5,11	44
Tripylloidae						Tricoma sp.3	62	18	0,22	2,38	69
Bathylaimus sp.	2	2	0,01	0,08	167	Tricoma sp.4	15	8	0,05	0,58	119
Paratripyloides sp.1	11	6	0,04	0,42	129						
Paratripyloides sp.2	6	3	0,02	0,23	149	MONHYSTERIDA					
*Tripyloides marinus	333	15	1,17	12,8	20	58 espèces, 5086 individus					
Rhabdodemanidae						Monhystridae					
Rhabdodemanina mediterranea	42	15	0,15	1,61	86	Monhystra disjuncta	13	3	0,05	0,5	126
						Monhystra sp.1	218	24	0,76	8,38	34
CHROMADORIDA						Xyalidae					
CHROMADORINA						Amphimonhystra sp.1	45	14	0,16	1,73	82
44 espèces, 17366 individus						Amphimonhystra sp.2	85	25	0,3	3,27	57
Chromadoridae						Amphimonhystra sp.3	32	14	0,11	1,23	97
Acantholaimus sp.	129	21	0,45	4,96	45	*Daptonema sp.1	501	26	1,75	19,2	11
Actinonema pachydermatum	238	26	0,83	9,15	31	Daptonema sp.2	34	10	0,12	1,31	92
Chromadorina sp.	46	10	0,16	1,77	81	D. Cylirotheristus acidus	29	10	0,19	1,11	99
Chromadorita sp.	1	1		0,04	173	*D. Cylirotheristus tenuispiculum	374	26	1,31	14,3	16
Dichromadora aff. cephalata	244	25	0,85	9,38	30	D. Cylirotheristus sp.1	9	1	0,03	0,35	134
*Etycholaimella actuarii	321	24	1,12	12,3	23	D. Cylirotheristus sp.2	5	3	0,02	0,19	154
*Etycholaimellus ponticus	2488	26	8,71	95,6	2	D. Mesotheristus prominens	367	25	1,28	14,1	17
Ptycholaimellus sp.	1	1		0,04	173	D. Pseudotheristus sp.	60	14	0,21	2,31	71
Rhps sp.	3	3	0,01	0,11	161	Linhystera sp.	49	19	0,17	1,88	78
*Spilophorella auxina	306	25	1,07	11,7	25	Paramonhystra pilosa	166	25	0,58	6,38	40
*Trochamus carinatus	2304	26	8,06	88,6	3	Paramonhystra sp.	91	18	0,32	3,5	55
Ethmolaimidae						Steinera sp.	8	7	0,03	0,31	138
Nannolaimus sp.1	70	21	0,25	2,69	63	Theristus Penzancia sp.1	82	8	0,29	3,15	59
Nannolaimus sp.2	20	10	0,07	0,77	106	T. Penzancia sp.2	1	1		0,04	173
Neotonchus cupulatus	14	9	0,05	0,54	123	T. Theristus sp.1	42	13	0,15	1,61	86
Neotonchus pseudocircundus	103	21	0,36	3,96	50	T. Theristus sp.2	19	8	0,07	0,73	107
Neotonchus sp.	27	6	0,09	1,04	102	T. Theristus sp.3	1	1		0,04	173
Cyatholaimidae						Trichotheristus sp.	55	14	0,19	2,11	74
*Marylinia complexa	902	26	3,16	34,6	6	Xyala sp.	3	3	0,01	0,11	161
*Metacyatholaimus effilatus	3215	26	11,2	123	1	Linhomoeidae					
Paracanthonus sp.	10	3	0,03	0,38	132	Eleutherolaimus sp.1	186	24	0,65	7,15	36
Pomponema aff. effilatum	72	23	0,25	2,77	62	Eleutherolaimus sp.2	38	17	0,13	1,46	89
Pomponema multipapillatum	84	25	0,29	3,23	58	Eleutherolaimus sp.3	34	14	0,12	1,27	92
Selachinematidae						Linhomoeidae sp.1	51	18	0,18	1,96	76
Cheironchus sp.	17	10	0,06	0,65	114	Linhomoeidae sp.2	57	22	0,2	2,19	72
Cobbioma sp.	3	3	0,01	0,11	161	Linhomoeidae sp.3	7	5	0,02	0,27	141
Halichoanilaimus filicauda	43	15	0,15	1,65	84	Metalinhomoeus biratus (i)	4	3	0,01	0,15	156
Halichoanilaimus sp.	17	8	0,06	0,65	114	Metalinhomoeus biratus (2)	7	3	0,02	0,27	141
*Richtersia mediterranea	729	26	2,55	28,0	8	Metalinhomoeus sp.1	162	21	0,57	0,23	41
Comesomatidae						Metalinhomoeus sp.2	18	10	0,06	0,69	110
Cervonema tenuicaudatum	2	2	0,01	0,08	167	Metalinhomoeus sp.3	28	7	0,1	1,08	100
*Metasabatieria sp.	322	26	1,13	12,3	21	Metalinhomoeus sp.4	45	16	0,16	1,76	82
*Dorylaimopsis mediterranea	1220	26	4,27	46,9	5	Paralinhomoeus brevisbucca	1	1		0,04	173
Hopperia massiliensis	1	1		0,04	173	Paralinhomoeus sp.1	8	3	0,03	0,31	138
Laimella vera	14	7	0,05	0,54	123	Paralinhomoeus sp.2	33	10	0,12	1,27	94
Laimella sp.	73	20	0,26	2,81	61	Terschellingia capitata	68	21	0,24	2,61	65
*Sabatieria granifer	736	26	2,58	28,3	7	*Terschellingia longicauda	385	26	1,35	14,8	15
Setosabatieria hilarula	43	18	0,15	1,65	84	Sphaerolaimidae					
*Sabatieria ornata	2114	26	7,4	81,3	4	Sphaerolaimus dispar	172	26	0,6	6,62	38
Desmodoridae						*Sphaerolaimus macrocirculus	509	26	1,78	19,5	10
*D. Pseudochromadora pontica	396	26	1,39	15,2	13	Siphonolaimidae					
D. Xenodesmodora longiseta	33	17	0,12	1,27	94	Siphonolaimus banyulensis	26	13	0,09	1	103
D. Desmodorella tenuispiculum	157	26	0,55	6,04	42	Axonolaimidae					
Epsilonematidae						*Axonolaimus arcuatus	355	26	1,24	13,6	18
Epsilonematidae sp.	38	1	0,13	1,46	89	Diplopetidae					
Microilaimidae						Campylaimus inaequalis	118	24	0,41	4,54	49
*Microilaimus sp.1	337	26	1,18	12,9	19	Campylaimus rimatus	122	25	0,		

tes. Une seule d'entre elles n'est trouvée que dans 58 % des cas.

Boucher (1980) adopte comme dominantes les espèces dont l'importance cumulée atteint 75 % de la faune. Les 25 espèces que nous envisageons constituent 71 % des Nématodes. Les deux valeurs sont très proches. Au delà les espèces ne comptent alors, au mieux, que moins de 10 individus par échantillon et l'on peut s'interroger sur la représentativité statistique de telles valeurs. De plus, lors de l'interprétation de matrices de dissimilarité, le risque est d'aggréger des espèces dont le point commun serait de ne pas avoir été rencontrées ensemble.

Notre choix des 25 espèces, fondé sur un critère de dominance, ne saurait être exhaustif. Il a toutefois l'avantage de condenser l'importance quantitative de la faune (plus de 70 % des individus), la quasi totalité des espèces permanentes et d'introduire le rôle d'espèces plus opportunistes.

Les Chromadoridae comportent 4 espèces dominantes *Ptycholaimellus ponticus*, *Trochamus carinatus*, *Prochromadorella actuatoria* et *Spilophorella euxina* soit 19 % du total. Les Comesomatidae comportent 4 espèces : *Sabatieria ornata*, *S. granifer*, *Dorylaimopsis mediterranea* et *Metasabatieria* sp. soit 15,4 % de la faune. Les Cyatholaimidae comportent 2 espèces : *Metacyatholaimus effilatus* et *Marilynia complexa* soit 14,4 % du total. Les Monhysteridae comportent 3 espèces : *Daptonema*, *Cylindrotheristus tenuispiculum*, *D. Cylindrotheristus prominens* et *D. sp.1* soit 4,34 % du total. Les autres familles Desmodoridae, Micro-laimidae, Selachinematidae, Desmoscolecidae, Axonolaimidae, Sphaerolaimidae, Tripyloididae, Linhomoeidae, Aegiolaimidae, Oxystominidae, Oncholaimidae, Ironidae ne sont représentées que par une espèce : *Desmodora*, *Pseudochromadora pontica*, *Microlaimus* sp.1, *Richtersia mediterranea*, *Tricoma pampranensis*, *Axonolaimus arcuatus*, *Sphaerolaimus macrocirculus*, *Tripyloides marinus*, *Terschellingia longicaudata*, *Cyartonea germanicum*, *Halalaimus* sp.1, *Viscosia minudonta*, *Parironus bicuspis*.

3.3. Comparaisons biogéographiques

Boucher (1973) à Banyuls et Vitiello (1974) à Marseille décrivent des communautés des vases terrigènes. Leurs résultats sont très proches et ils constatent une forte dominance des Comesomatidae. Toutefois, ils ne mentionnent ni *Trochamus carinatus*, ni *Metacyatholaimus effilatus*, pourtant importants au sein du peuplement. Deux indices nous permettent de penser que ces différences de composition faunistique sont le reflet des techniques d'échantillonnage. Le prélèvement à la benne adopté par Vitiello (1974) aussi bien que les méthodes de tri sur le matériel vivant choisies par Boucher (1973) contribuent à « la perte » de ces espèces de très petites tailles. Le souffle des engins de prélèvements mis en oeuvre depuis un bateau est susceptible

d'éliminer certains des organismes superficiels. Dans le second cas, une mobilité plus faible et surtout leur taille réduite les dissimulent lors du tri. Ainsi, Boucher (1972), avec une méthode proche de la nôtre (carottage en plongée et tri sur 40 µm du matériel fixé), a alors trouvé ces deux espèces (*T. carinatus* et *M. effilatus* nec *Paralongicyatholaimus effilatus*). Il est donc clair que les fluctuations de dominance et de rang entre les peuplements ou les isocommunautés de diverses localités doivent être analysées avec circonspection en regard des méthodologies employées. Dans les sables envasés d'Helgoland, *Trochamus carinatus* (syn. *Nygmatochus minimus*, cf. Boucher 1976, p.36), a une dominance inférieure à 1 % (Juario, 1975).

Nous retrouvons cependant toutes les espèces signalées par Boucher. Sur les 37 formes classées, selon l'indice de Sanders par Vitiello, 20 sont communes avec Banyuls. Nous remarquons, à l'exception de *Sabatieria vulgaris*, toutes les espèces caractéristiques des Vases Terrigènes Côtiers (*S. ornata*, *S. granifer*, *M. complexa*, *D. mediterranea*). Selon cet auteur, *S. vulgaris* est vasicole stricte et la présence d'une fraction sableuse non négligeable, comparée aux teneurs des vases de Provence expliquerait son absence à Banyuls.

Jensen (1979) propose une révision des Comesomatidae et en analyse la distribution (Jensen, 1981). Platt (1985) revoit le genre *Sabatieria* et synonymise *Sabatieria granulosa* Vitiello & Boucher, 1971 avec *S. granifer* Wieser, 1954 et *S. proabyssalis* Vitiello et Boucher, 1971 avec *S. ornata* (Ditlevsen, 1918). De Bovée (1975a; 1975b; 1981; 1983) réalise une étude morphométrique des formes larvaires et adultes de *S. granifer*, *S. ornata* et *Dorylaimopsis mediterranea*. *D. mediterranea* semble constant dans les vases de Méditerranée. Cette espèce décrite à partir de spécimens des vases du corraligène à Bari (Grimaldi de Zio, 1968) est aussi signalée à Villefranche (nec *D. punctata*) par Schuurmans-Stekhoven (1950). *S. « proabyssalis »* et « *granulosa* » n'étaient connues qu'en Méditerranée, leur synonymisation en fait des espèces cosmopolites caractéristiques des fonds sablo-vaseux sublittoraux.

Lorenzen (1978) synonymise *Parasphaerolaimus paradoxus* (Ditlevsen, 1918) et *Sphaerolaimus dispar* Filipjev (1918). Nous renvoyons à cet auteur et à Gourbault et Boucher (1981) pour une discussion approfondie de la position systématique des différents genres et espèces de Sphaerolaimidae. L'importance de *Parasphaerolaimus paradoxus* dans nos échantillons (0,25 %) est nettement inférieure à celle trouvée par Boucher ou Vitiello (5,58; 4,7). La deuxième espèce de Sphaerolaimidae, *S. macrocirculus*, apparaît mieux représentée (1,78 %). Ces deux espèces sont typiques des fonds meubles de Méditerranée. Toutefois, Wieser (1960) signale aussi *P. paradoxus* sur les côtes américaines. Les Sphaerolaimidae et *P. paradoxus* en particulier sont considé-

rés comme caractéristiques des milieux réduits. Rien dans nos prélèvements n'indique une tendance euxinique et ne permet donc de confirmer une telle hypothèse.

Les dominances de *Marylinia complexa* à Marseille (4,95 %) et à Banyuls sont voisines (3,16 %). Cette espèce signalée pour la première fois dans les vases sublittorales de la Manche (Warwick et Buchanan, 1970) est alors considérée comme vasicole ($D = 3,3$ %). Juario (1975) la retrouve dans les sables vaseux de la Baltique avec une dominance de 3,9 % et la considère comme eurytope. Elle serait donc plus liée à une certaine quantité de particules fines plutôt qu'à une fraction granulométrique bien déterminée.

Ptycholaimellus ponticus est ici très abondant ($D = 8,71$ %) et cette importance est inhabituelle. Vitiello (1976) le signale dans les vases profondes avec seulement une dominance de 0,31 % et dans les sédiments vaseux de mode calme ($D = 0,05$ %). Pour Boucher (1973) elle ne constitue que 1,95 % de la faunule. Cette forme est cosmopolite et commune en Méditerranée dans la plupart des sables fins ou envasés, ou dans les vases.

Desmodora Pseudochromadora pontica est une espèce essentiellement méditerranéenne mais signalée à plusieurs reprises dans les sédiments sublittoraux de la Manche et de la Mer du Nord. Vitiello (1974) fait état de dominances très variables pour un même biotope (de 19,5 à 2,5 %). A Banyuls nous trouvons 1,39 % ou 4,74 % (Boucher). Cette forme ne semble pas très stricte sur la nature du substrat : il est aussi possible de la rencontrer dans des vases (Juario), dans des sables infralittoraux (Boucher, 1980) ou même dans des sables grossiers (Lorenzen, 1974).

Cyartoneuma germanicum présente une dominance de 0,2 % dans les sables envasés du German Bight (Juario), de 0,3 % dans les sables de la baie de Morlaix (Boucher) et de 1,11 % dans les V.T.C. de Banyuls. Cette espèce serait donc susceptible de posséder un caractère eurytope à tendance vasicole nette. Elle est aussi signalée dans l'estuaire de l'Ems par Bouwman (1983).

Le genre *Richtersia*, bien représenté dans nos prélèvements par une seule espèce (*R. mediterranea*, Soetaert et Vincx, 1987) est absent des V.T.C. de Marseille. En fait, le travail de ces auteurs semble indiquer un genre bien diversifié en Méditerranée mais dans des biotopes plus profonds. Cette détermination recouvre les diverses signalisations du genre faites à Banyuls sous l'appellation *Richtersia* sp. (de Bovée, 1981) et *R. botulus* (Boucher, 1972).

Terschellingia longicaudata constitue 1,35 % du peuplement. Elle serait plus caractéristique des sédiments vaseux de mode calme à tendance sableuse où elle prolifère (Vitiello) ou sablo vaseux (Gourbault et Renaud-Mornant, 1985). Toutefois, cette espèce cosmopolite (Bouwman, 1983) semble

en fait très eurytope de la zone littorale (Galtsova, 1976) à sublittorale. Elle ne serait absente que dans les substrats démunis de particules fines et de type sable grossier (Tietjen, 1977).

Axonolaimus arcuatus possède ici une dominance de 1,24 % largement supérieure à celle calculée à Marseille (0,2 %) et inférieure à celle trouvée par Boucher (2,23 %). Cette espèce est aussi rencontrée dans les vases de Villefranche (Schuurmans-Stekhoven, 1950), aux Maldives (Gerlach, 1962) et au Puget Sound ($D = 0,2$ %, Tietjen, 1977).

Spilophorella euxina ($D = 1,07$ %) est surtout connue en Méditerranée et en Mer Noire. Vitiello (1976) la signale dans les fonds envasés avec une dominance inférieure à 1 %.

Tripyloides marinus ($D = 1,71$ %) est une forme qui n'est présente que dans la moitié de nos prélèvements. Elle est cosmopolite et se tient dans des types de fonds très divers. Le fait qu'elle soit peu constante et sa dominance relativement importante laissent penser que sa présence en zone sublittorale est due à des conditions inhabituellement favorables qui permettent son développement. Ward (1973) signale toutefois le genre *Tripyloides* comme important dans les sédiments vaseux de la baie de Liverpool. Dans les vases du Puget Sound, *Tripyloides gracilis* est classée 3ème par Tietjen (1977) avec une dominance de 8,8 %.

Daptonema Cyllindrotheristus tenuispiculum a, à Banyuls, une dominance de 1,31 %. Cette valeur est voisine de celle établie par Boucher (1,95) et supérieure à ce que l'on observe à Marseille (0,35 %).

Daptonema Cyllindrotheristus prominens, *Viscosia minudonta* et *Prochromadorella actuararia* ne sont connues qu'à Banyuls et Marseille avec des dominances respectivement égales à 1,28 et 0,60 %; 1,13 et 0,20 %; 1,12 et 0,85 %.

Parironus bicuspidis n'est trouvé qu'à Banyuls, $D = 1,72$.

En plus de ces formes dominantes, de nombreuses espèces sont communes aux Vases Terrigènes Côtiers de Banyuls et Marseille. Nous signalerons *Paramesacanthion catellus* ($D = 0,35$); il lui est associé *Paramesacanthion truncus* ($D = 0,16$). Nous relevons 3 espèces du genre *Neotonchus* dont *N. pseudocorcondus* et *N. cupulatus*. Cette dernière est plus caractéristique des Fonds Détritiques Envasés. *Setosabatieria hilarula*, espèce cosmopolite et eurytope a ici une dominance réduite (0,15). Nous reconnaissons également *Metalinhomoeus biratus* sous les deux formes décrites par Vitiello (1969). Parmi les autres espèces dotées d'une certaine importance, nous mentionnerons pour les Chromadoridae : *Dichromadora cephalata* ($D = 0,85$), *Actinonema pachydermatum* (nec *Adeuchromadora megamphida*, Boucher et de Bovée, 1972 : cf. Boucher, 1976) $D = 0,83$). Chez les Desmodoridae, 2 espèces eurytopes : *Desmodora Desmodorella tenuispiculum*

et *Desmodora Xenodesmodora longiseta* ont des dominances de 0,55 et 0,12 %. Pour les Cyatholaimidae, *Pomponema multipapillatum* atteint une dominance de 0,16 %. Nous détenons une forme, *P. aff. effilatum* ($D = 0,25$ %) très proche de celle décrite par Boucher (1976) dans les sables de la baie de Morlaix. Pour les Leptolaimidae, *Halaphanolaimus harpaga*, *Leptolaimus poccilus* et *L. timmi* représentent respectivement 0,86 %, 0,35 % et 0,43 %. *Campylaimus rimatus* et *C. inaequalis* ($D = 0,42$ et 0,41 %) dominent les Diplopeltidae. Enfin, chez les Oxystominidae nous mentionnerons la grande diversification du genre *Halalaimus* (11 espèces). Le genre *Thalassoalaimus* comporte surtout *T. mediterraneus* ($D = 0,17$ %), espèce mieux représentée dans les Fonds Détritiques Envasés de Marseille

($D = 0,89$ %). *Oxystomina pulchella* possède des caractéristiques voisines (0, 8 et 0,71).

IV. CONCLUSIONS

Affinités et spécificités de la Nématocénose

Comme Boucher et Vitiello le soulignent, la nématofaune des Vases Terrigènes Côtiers de Banyuls et Marseille présentent de nombreux points communs. Nous y associerons également celle décrite par Schuurmans-Stekhoven (1950) en rade de Villefranche en dépit des problèmes systématiques posés par cet auteur. Nous y ajouterons aussi la communauté décrite par Warwick et Buchanan au large du Northumberland qui montre, au plan générique, de nombreuses affinités avec nos peuplements. Plusieurs espèces vasicoles ou à tendance eurytope sont aussi communes (*T. longicaudata*, *S. hilarula*, *D. pontica*, *A. pachydermatum*, *C. inaequalis*,...). *Dorylaimopsis punctata* y remplace *D. mediterranea*. Les Cyatholaimidae (Warwick, 1971) sont très comparables. *Marylinia complexa* est trouvé dans les deux nématocénoses; le genre *Neotonchus* y possède plusieurs formes proches. De plus, cet auteur décrit une petite espèce *Paralongicyatholaimus minutus* remplacé dans nos échantillons par *Metacyatholaimus effilatus*.

Lorenzen (1974) ne récolte pas le genre *Dorylaimopsis* et les Comesomatidae sont surtout dominés par *Sabatieria pulchra*. *T. longicaudata* est classé 3e.

Dans le Puget Sound, Tietjen (1977) montre des vases dominées par *Sabatieria pulchra*, *Terschellingia communis*, *Tripyloides gracilis*; *Dorylaimopsis metatypicus* serait l'équivalent de *D. punctata* et *D. mediterranea*.

En dépit de ces points communs la nématofaune des V.T.C. de Banyuls possède des originalités profondes. Ce sont tout d'abord la diversification extrême des Oxystominidae (les genres *Halalaimus*, *Oxystomina*, *Thalassoalaimus* et *Wieseria* comptent à eux quatre, 19 espèces) et des Desmoscolecidae (5

genres et 21 espèces). Nous ne constatons l'équivalent que dans les Fonds Détritiques Envasés de Vitiello (1976).

Les auteurs précités et Heip et coll. (1982; 1985) s'accordent à reconnaître que les vases sont dominées par les Comesomatidae et les Linhomoeidae avec les genres *Sabatieria* et *Terschellingia* (Tietjen, 1977). Les Desmodoridae, Chromadoridae et Monhysteridae sont plus abondants dans les sables.

Nos observations sont en net désaccord avec ce fait général. En effet, la famille la plus importante est celle des Chromadoridae qui comprend les espèces classées secondes (*P. ponticus*, $D = 8,71$ %) et 3e (*T. carinatus*, $D = 8,06$ %). L'espèce classée première est *M. effilatus* ($D = 11,25$ %); avec *M. complexa* ($D = 3,16$ %) elle permet aux Cyatholaimidae d'être la 3e famille du peuplement. Les Comesomatidae sont second mais ses espèces principales *S. ornata* ($D = 7,40$ %), *D. mediterranea* ($D = 4,27$ %) et *S. granifer* ($D = 2,58$ %) ne sont que 4e, 5e 7e.

C'est à notre connaissance la première fois qu'une telle structure est mentionnée. Nous avons déjà souligné l'importance de la technique de prélèvement pour la récolte de *T. carinatus*: le carottage en plongée permet de récupérer ces petites formes qui se tiennent superficiellement. Toutefois, il est difficile d'admettre que les aléas méthodologiques puissent être la raison unique de l'originalité de cette communauté. Les granulométries sont plus grossières en Mer du Nord et plus fines dans le Puget Sound qu'à Banyuls. Nos vases sont très molles dans leur horizon superficiel et contiennent environ 50 % d'eau. Les fractions sableuses et grossières (supérieures à 40 μ m) constituent 30 % du sédiment. Cette part non négligeable de sable et la fluidité du sédiment permettraient l'expansion notamment des Chromadoridae et des Cyatholaimidae.

T. carinatus et *M. effilatus* ont des extrémités antérieures de l'ordre de quelques microns. Leur présence en abondance dans nos biotopes serait alors en accord avec l'hypothèse de Wieser (1962) qui relie, pour les consommateurs de dépôts, les dimensions de la capsule buccale avec celles des particules sédimentaires. Cette notion de compacité du sédiment et de gamme granulométrique mériterait d'être étudiée plus en détail et permettrait peut-être d'expliquer la distribution de certaines espèces eurytopes. Ce sont par exemple des espèces communes aux vases et aux sables vaseux (*T. longicaudata*, *C. germanicum*, *Linhystera* sp.). De même, la présence avec les particules fines d'un certain contingent sableux permettrait le développement d'espèces à capsules buccales de plus grande dimension (*P. ponticus*, *M. complexa*, *D. pontica*). Au demeurant, les espèces strictement inféodées qu'aux substrats vaseux devraient être assez rares. C'est ainsi que Vitiello (1974) explique la distribution de *Sabatieria vulgaris*.

Ce serait donc l'absence ou la présence en quantité suffisante d'une frange granulométrique en relation avec la compacité du sédiment qui conditionnerait le développement des espèces. Il nous est évident que, de même que la notion de bathymétrie est composite (éclairage, distance à la côte, activité biologique...), la notion de gamme granulométrique recouvre un ensemble de paramètres vraisemblablement d'ordre trophique. Ainsi, en raison de microstructures différentes, le grain de sable ne sert pas de support (Meadows et Anderson, 1968) aux mêmes microorganismes que les particules argileuses (Sieburth, 1975).

REMERCIEMENTS. — Ce travail est réalisé avec l'aide et dans le cadre des activités de recherche de l'U.A. CNRS 117 et de l'Université P. et M. Curie (Paris VI). Je remercie MM. Mabit pour l'assistance à la collecte du matériel en plongée, J.C. Colomines et Ph. Albert pour leur contribution très importante lors du tri, extraction et montage des Nématodes puis à l'occasion de la mise en forme des fichiers informatiques.

BIBLIOGRAPHIE

- BOUCHER G., 1972. Distribution quantitative et qualitative des Nématodes d'une station de vase terrigène côtière de Banyuls-sur-Mer. *Cah.Biol.mar.*, 13 : 457-474.
- BOUCHER G., 1973. Premières données écologiques sur les Nématodes libres marins d'une station de vase côtière de Banyuls. *Vie Milieu*, 23 (1B) : 69-100.
- BOUCHER G., 1976. Nématodes des sables fins infralittoraux de la Pierre Noire (Manche Occidentale). II. Chromadorida. *Bull.Mus.natn.Hist.nat.* Paris, 3^e série, 352, Zool. 245 : 25-61.
- BOUCHER G., 1980. Facteurs d'équilibre d'un peuplement de Nématodes des sables sublittoraux. *Mem.Mus.natn.Hist.Nat.*, N.S., Sér.A, Zool., 114 : 1-81.
- BOUCHER G. & F. de BOVEE, 1972. *Trochamus carinatus* gen. et sp.n. et *Adeuchromadora megamphida* gen. et sp.n. Chromadoridae (Nematoda) à dix soies céphaliques de la vase terrigène côtière de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, 22 : 231-242.
- BOUGIS P., 1946. Analyse quantitative de la microfaune d'une vase marine à Banyuls. *C.r.hebd.Séanc.Acad.Sci.*, Paris, 222 : 1122-1124.
- BOUGIS P., 1950. Méthode pour l'étude quantitative de la microfaune des fonds marins (Méiobenthos). *Vie Milieu*, 1 (1) : 23-38.
- BOUWMAN L.A. 1983. Systematics, Ecology and feeding Biology of estuarine Nematodes. B.O.E.D.E., Publications in Verslagen, 3 : 1-172.
- BOVEE F. (de), 1975a. Etude morphométrique de *Dorylaimopsis mediterranea* Grimaldi de Zio, Nématode libre marin. *Vie Milieu*, 25 (2A) : 215-226.
- BOVEE F.(de), 1975b. *Dorylaimopsis mediterranea* Grimaldi de Zio (Nematoda Comesomatidae). Description d'une forme intersexuée. *Vie Milieu*, 25 (2A) : 227-233.
- BOVEE F.(de), 1981. Ecologie et dynamique des Nématodes d'une vase sublittorale (Banyuls-sur-Mer). Thèse Doct.Etat, Univ.P.M. Curie, 194p.
- BOVEE F.(de), 1983. Identification des stades juvéniles de *Sabatieria proabyssalis* (Nematoda Comesomatidae). *Vie Milieu*, 33 (3/4) : 153-159.
- BOVEE F.(de), 1987. Dynamique des peuplements méiobenthiques sublittoraux. I. Les facteurs du milieu. *Vie Milieu*, 38(1)
- BOVEE F.(de), J. SOYER & Ph. ALBERT, 1974. The importance of the mesh size for the extraction of the muddy bottom meiofauna. *Limnol.Oceanogr.*, 19 (2) : 350-354.
- CONINCK L.(de), 1965. Systématique des Nématodes. In : *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie* Ed. P.P. Grassé, Paris, Masson : 586-681.
- DITLEVSEN H., 1918. Marine free-living nematodes from Danish waters. *Vidensk.Meddr dansk naturh.Foren.*, 70 : 147-214.
- FILIPJEV I., 1918. Svobodnozhivushchie morskije nematody okrestnostei Sevastolya. *Tr.Osoboï Zool.Lab. i Sevastopolskoï Biol. St.*, 2 (4) : 1-350.
- GALTSOVA V.V., 1976. Free-Living Marine Nematodes as a component of the meiobenthos of Chupa Inlet of the White Sea. In T.A. Platonova & V.V. Galtsova : *Nematodes and Their Role in the Meiobenthos, Studies on Marine Fauna*, 15 (23) : 215-366. (Traduit du Russe pour Smithsonian Institution Libraries, 1985, Oxonian Press Pvt. Ltd., New Delhi).
- GERLACH S.A., 1962. Freilebende Meeresnematoden von den Molediven. *Kieler Meeresforsch.*, 18 (1) : 81-108.
- GERLACH S.A. & F. RIEMANN, 1973/1974. The Bremerhaven checklist of aquatic nematodes. A catalogue of Nematoda Adenophora excluding the Dorylaimida. *Veröff.Inst.Meeresforsch.Bremerh.*, Suppl.4, Part 1 (1973) et Part 2 (1974) : 1-736.
- GOURBAULT N. & G. BOUCHER, 1981. Nématodes abyssaux (Campagnes Walda du N.O. « Jean Charcot ») III. Une sous-famille et six espèces nouvelles de Sphaerolaimidae. *Bull.Mus.natn.Hist.nat.*, Paris, 4^e sér., 3, section A, n°4 : 1035-1052.
- GOURBAULT N. & J. RENAUD-MORNANT, 1985. Le méiobenthos de la Rance maritime et la structure des peuplements de nématodes. *Cah.Biol.Mar.*, 26 : 409-430.
- GRIMALDI de ZIO S., 1968. Una nuova specie di Nematodi Comesomatidae : *Dorylaimopsis mediterraneus*. *Boll.Zool.*, 35 : 137-141.
- HEIP C., M. VINCX, N. SMOL & G. VRANKEN, 1982. The systematics and ecology of free-living marine nematodes. *Helminth.Abstr.* (Series B), 51 : 1-31.
- HEIP C., M. VINCX, & G. VRANKEN, 1985. The Ecology of Marine Nematodes. *Oceanogr.Mar.Biol.Ann.Rev.*, 23 : 399-489.
- JENSEN P., 1979. Revision of Comesomatidae (Nematoda). *Zool.Scr.*, 8 (2) : 81-105.
- JENSEN P., 1981. Species, distribution and a microhabitat theory for marine mud dwelling Comesomatidae (Nematoda) in European waters. *Cah.Biol.Mar.*, 22 (2) : 231-241.
- JUARIO J.V., 1975. Nematode species composition and seasonal fluctuation of a sublittoral meiofauna community in the German Bight. *Veröff.Inst.Meeresforsch. Bremerh.*, 15 (4) : 283-337.
- LORENZEN S., 1974. Die Nematodenfauna der sublittoralen region der Deutschen Bucht, insbesondere im Titan-Abwasse-gebiet bei Helgoland. *Veröff.Inst.Meeresforsch.Bremerh.*, 14 (3) : 305-327.

- LORENZEN S., 1978. Postembryonal entwicklung von *Steineria* und *Sphaerolaimidenarten* (Nematoden) und ihre Konsequenzen für die Systematik. *Zool.Anz., Jena*, 200 : 53-78.
- LORENZEN S., 1981. Entwurf eines phylogenetischen Systems der freilebenden Nematoden. Veröff. *Inst.Meerforsch.Bremerh.*, Suppl.7 : 1-472.
- MEADOWS P.S. & J.G. ANDERSON, 1968. Microorganisms attached to marine sand grain. *J.Mar.Biol.Assoc.U.K.*, 48 : 161-175.
- PLATT H.M., 1985. The freeliving marine nematode genus *Sabatieria* (Nematoda; Comesomatidae). Taxonomic revision and pictorial keys. *Zool.J.Linn.Soc.*, 83 : 27-78.
- PLATT H.M. & R.M. WARWICK, 1983. Free-living Marine Nematodes. Part I: British Enoplids. In: Synopses of the British fauna (New series) Ed.
- D.M. KERMACK & R.S.K. BARNES N°28. Cambridge University Press. 307p.
- SCHUURMANS-STEKHOFEN J.H., 1950. The free-living marine Nematodes of the Mediterranean. I. The bay of Villefranche. *Mem.Inst.Roy.Sci.Nat. Belg.*, 2è sér., 37 : 1-220.
- SEINHORST J.W., 1959. A rapid method for the transfert of nematodes from fixative to anhydrous glycerine. *Nematologica*, 4 : 67-69.
- SIEBURTH J. McN., 1975. Microbial Seascapes. A Pictorial Essay on Marine Microorganisms and Their Environments. University Park Press, Baltimore.
- SOETAERT K. & M. VINCX, 1987. Six new Richtersia species (Nematoda, Selachinematidae) from the Mediterranean Sea. *Zoologica Scripta*, 16 (2) : 125-142.
- SOYER J., 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. III. Les peuplements de Copépodes Harpacticoïdes (Crustacea). *Vie Milieu*, 21 (3B) : 337-511.
- SOYER J., 1971. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. V. Densités et biomasses du méiobenthos. *Vie Milieu*, 22 (2B) : 351-424.
- TIETJEN J.H., 1977. Population distribution and structure of the free-living nematodes of Long Island Sound. *Mar.Biol.*, 43 (2) : 123-136.
- VITIELLO P., 1969. Linhomoeidae (Nematoda) des vases profondes du golfe du Lion. *Téthys*, 1 : 493-527.
- VITIELLO P., 1974. Peuplements de nématodes marins des fonds envasés de Provence. I. Sédiments vaseux de mode calme et vases terrigènes côtières. *Ann.Inst.Océanogr.*, 50 (2) : 145-172.
- VITIELLO P., 1976. Peuplements de nématodes marins des fonds envasés de Provence. II. Fonds détritiques envasés et vases bathyales. *Ann.Inst.Océanogr.*, 52 (2) : 283-311.
- VITIELLO P. & G. BOUCHER, 1971. Nouvelles espèces de Chromadorida (Nematoda) des vases terrigènes Méditerranéennes. *Bull.Soc.Zool. France*, 96 : 187-196.
- WARD A.R. 1973. Studies on the sublittoral freeliving Nematodes of Liverpool Bay. I. The structure and distribution of the Nematode populations. *Mar.Biol.*, 22 (1) : 53-66.
- WARWICK R.M., 1971. The Cyatholaimidae (Nematoda, Chromadoroidea) off the coast of Northumberland. *Cah.Biol.mar.*, 12 (1) : 95-110.
- WARWICK R.M. & J.B. BUCHANAN, 1970. The meiofauna off the coast of Northumberland. I. The structure of the nematode population. *J.mar.biol.Ass. U.K.*, 51 (1) : 129-146.
- WIESER W., 1954. Free-living marine nematodes. II. Chromadoroidea. *Acta Univ.lund. (N.F.2)*, 50 (16) : 1-148.
- WIESER W., 1960. Benthic studies in Buzzards Bay. II. The meiofauna. *Limnol.Oceanogr.*, 5 : 121-137.
- WIESER W., 1962. Die trophische Struktur mariner Kleintiergemeinschaften. *Naturwiss.Rundsch.*, 15 : 99-105.

Reçu le 20 novembre 1987; received November 20, 1987

Accepté le 6 janvier 1988; accepted January 6, 1988

ON THE ECOLOGY AND BIOLOGY OF *DIPLOSOMA LISTERIANUM* (MILNE EDWARDS, 1841) (ASCIDIACEA, DIDEMNIDAE)

R. BRUNETTI, M. BRESSAN, M. MARIN and M. LIBRALATO

Department of Biology, University of Padua,
Via Loredan 10, 35131 Padova, Italy

ECOLOGIE
EMISSION LARVAIRE
FIXATION
CROISSANCE
REPRODUCTION
BIOLOGIE

RÉSUMÉ — L'écologie de l'Ascidie *Diplosoma listerianum* a été étudiée pendant plusieurs années d'observations dans le milieu naturel. La reproduction sexuée exige une température au-dessus de 10°C avec un optimum entre 15°C et 17°C. Les températures élevées voisines de 25°C ralentissent la maturation des gonades. La durée moyenne des colonies et leur croissance sont fonction du temps nécessaire pour la réalisation de la maturité sexuelle et donc de la température. Dans la zone étudiée (Lagune de Venise), caractérisée par une amplitude thermique d'environ 25°C, il y a trois générations sexuées, celles de l'automne passant l'hiver. La durée du développement larvaire (15 jours à 18°C) est longue si on la compare à la durée moyenne des colonies; il s'écoule donc un laps de temps entre le début de l'activité sexuelle et l'émission des premières larves (un mois dans la zone étudiée). L'émission des larves présente un cycle diurne avec un maximum correspondant au maximum d'intensité lumineuse. La durée de la vie larvaire est également influencée par la variation diurne de la lumière : elle est plus brève en conditions naturelles qu'à l'obscurité.

ECOLOGIE
SPAWNING
SETTLEMENT
GROWTH
REPRODUCTION
BIOLOGY

ABSTRACT — The ecology of the ascidian *Diplosoma listerianum* has been studied by field observations over several years. Sexual reproduction requires a temperature greater than 10°C with an optimum between 15°C and 17°C while temperatures around 25°C produce a delay in gonad ripening. The mean life span and the growth of the colonies is a function of the time required for reaching sexual reproduction, therefore they are controlled by temperature. In the area examined (Lagoon of Venice) which is characterized by a range of temperature variation of about 25°C, there are three sexual generations; the autumn generation passes the winter. The time required for egg development (15 days at 18°C) is long as compared with the mean life time, so time elapses therefore between the beginning of sexual activity and settlement of larvae (1 month in the studied area). Release of larvae shows a diurnal pattern, with a maximum at high light intensity. The length of the pelagic life is also influenced by the day-night cycle : it is shorter under natural conditions than in larvae kept in the dark.

INTRODUCTION

Diplosoma listerianum (Fig. 1, A and A') is a colonial ascidian belonging to the family Didemnidae (ord. Enterogona). This species, extensively studied by Lafargue (1968), is widely distributed in the Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea (Lafargue, 1987), and it is also present in the Pacific Ocean (Kott, 1981). Although the species is typical of the upper layers of the littoral zone, it may be found to a depth of about 40 m (Lafargue, 1975).

Among the European species of the same genus, *D. listerianum* may be confused only with *D. spongiforme* (= *D. cupuliferum*), from which it differs by its incubation mode (Lafargue and Valentincic, 1973). Due to the absence of calcareous spicules in the tunic, it is well suited to laboratory investigations. The subject of the present study is the ecology of this species approached by both field and laboratory observations.

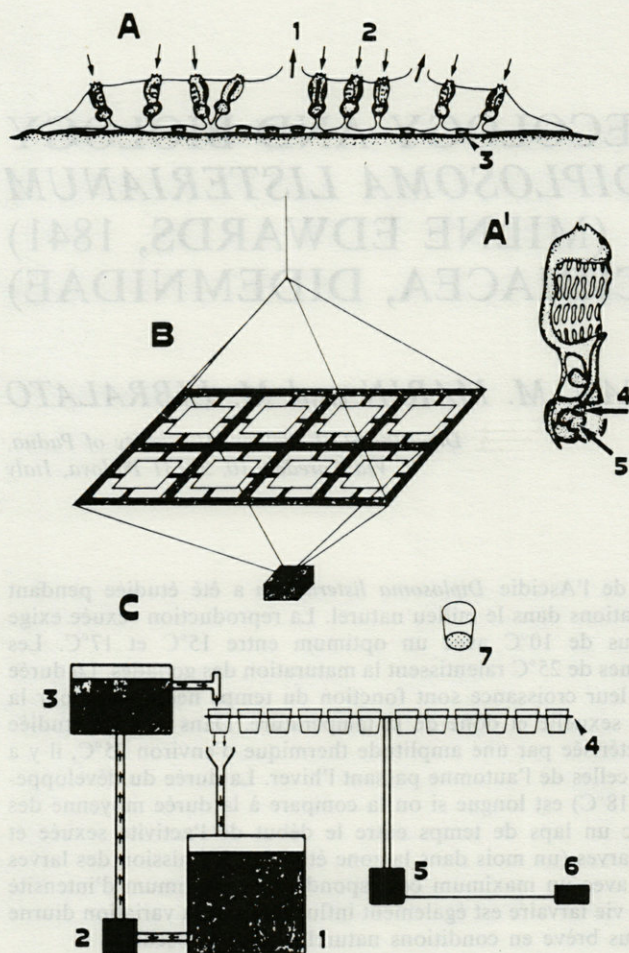


Fig. 1. — A, A', outline of the structure of the colony and the zooid: 1, cloacal opening; 2, oral siphon; 3, developing egg in the basal tunic; 4, ovary; 5, testis; B, disposition of the frame with glass slides; C, equipment to study the pattern of larva release: 1, sea water tank; 2, pump; 3, aquarium; 4, rotating disk (a displacement of 15° every hour) with 24 traps; 5, engine; 6, timer; 7, trap: a tumbler with the bottom replaced by a plankton net.

MATERIALS AND METHODS

The settling of young colonies was detected by analyzing glass slides 12 cm x 12 cm, positioned horizontally within PVC frames located at a depth of 0.5 m (Fig. 1, B); only the lower layer was taken into account.

Colonial growth was estimated measuring the extension of surface occupied by the colonies, from slides and frames similar to those described above. A single metamorphosing larva was put in the centre of the lower surface of each slide. Slides and frames were cleaned weekly of any other settled material to avoid spatial competition; a greater sample size would have been otherwise necessary because of the increased mortality rate. Measurement of colony

surface was performed by photographing the panels, in order to shorten the removal time of the animals from their environment. Gonad development and ripening were studied with a stereomicroscope. The time span of embryonic development was derived from laboratory experiments. The animals were kept at a temperature of $18 \pm 1^\circ\text{C}$ and a salinity of 34-36‰ in continuously flowing water; the natural diet was supplemented by addition of *Dunaliella tertiolecta*.

In order to measure the emission rate, the simple equipment outlined in Figure 1C, was adopted.

RESULTS AND DISCUSSION

1. Number and length of sexual generations

Three generations follow one another in the course of the year: two, G_1 and G_2 , during the summer, with a mean life time from 1 to 3 months, and one, G_3 , during fall, with a mean life time of 6-7 months. The latter will undergo sexual reproduction in the following year (Fig. 2, A and B).

Testicle development, which is always preceding that of the ovary, is not arrested by winter temperatures ($5-7^\circ\text{C}$), and ripening seems to occur also at a temperature as low as 8°C . Ovaries develop from a temperature of 10°C upwards. High summer temperatures do not inhibit reproduction but seem to slow down gonad ripening (compare generations G_1 and G_2 in Fig. 2C). This metabolic delay indicates that the animals are close to the upper limit of thermal tolerance: above 25°C a significant mortality is manifested. For this reason generation $G_1/1982$, which was exposed to a temperature of 25°C for two months, exhibited a mortality twice as high as that shown by the $G_1/1983$ generation, which remained at that temperature for only one month (Fig. 2 A and B).

As already observed in the colonial ascidian *Botryllus schlosseri* (Brunetti, 1974), colonies died within one month from the beginning of sexual reproduction (Fig. 2 A and B). Thus temperature seems to influence the mean life time through control of gonad maturation.

2. Settlement (Fig. 3).

During the years 1972, 1980 and 1982, settlement was first observed between the end of April and the beginning of May, when water temperature reached or exceeded 15°C . Assuming that ovarian activity starts at a temperature of 10°C , development of the first larvae takes about one month; this is the time required by the Lagoon waters to undergo a thermal change from 10°C to 15°C (Brunetti, 1973). Data from 1979 are an exception, implying peculiar

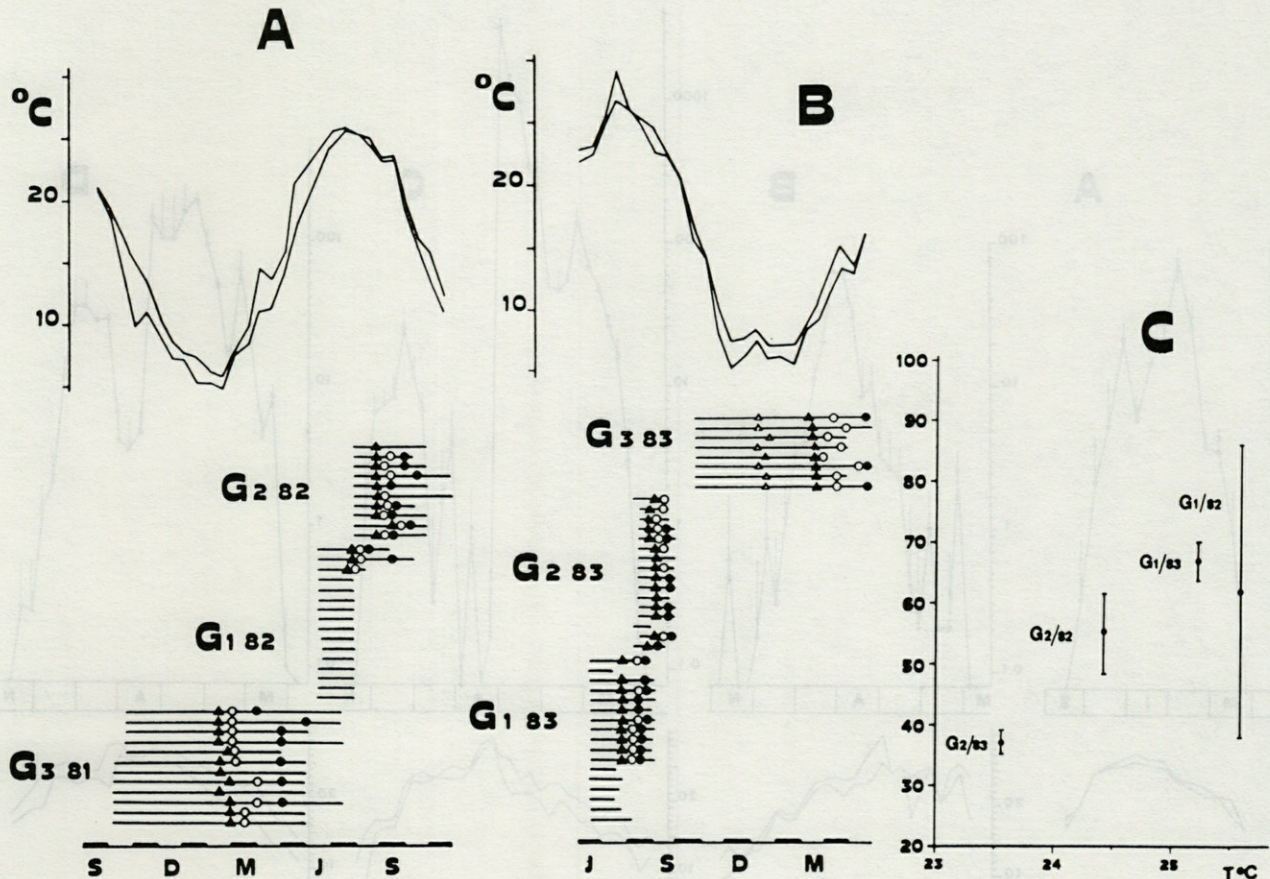


Fig. 2. — A, length of sexual generations in the period 1981-1982, and B, in 1983. G1 and G2 : summer generations. G3 : autumn (overwintering) generation. White triangle : unripe testis present; black triangle; ripe testis present; white ball : oocytes present; black ball : larvae present. Above : pattern of the sea water highest and lowest temperature. C : mean age of the colonies (in days) at the start of the oocytes ripening as a function of the temperature, vertical bars represent the 95 % confidence intervals; sample size n (= number of colonies) : G2/83, $n = 15$; G2/82, $n = 10$; G1/83, $n = 17$; G1/82, $n = 16$.

population dynamics during the preceding months. It is indeed clear that our method is valid only for environments with an abundant population, i.e. where the number of larvae is large enough to leave some on a few slides. The hypothesis of a reduced population density on the preceding year is even improved considering the global pattern of settlement in 1979, which is very low for the whole year.

Settlement is very high in summer (June to August) when the new generations reach sexual maturity. At midsummer, with temperature above 25°C, we nonetheless observed a sudden decrease (Fig. 3, A,C,D). As seen above, such high temperatures exert a negative influence on the species, but probably they do not constitute the principal reason for this phenomenon. It is probable that the midsummer minimum in settling values corresponds to the disappearance of the spring generation, which at this time has already completed sexual reproduction. High summer temperatures would act on colonies at the end of their life cycle, thus accelerating the generation renewal, without being its principal fac-

tor. 1979 differs from other years also in the absence of a midsummer minimum (Fig. 3B); the low settling values during spring probably mask a more general phenomenon.

The possibility of estimating the succession of generations through settling values, already demonstrated for other colonial ascidians (Brunetti, 1974), exists for species in which winter temperatures arrest gonad ripening but not vegetative reproduction : in these cases gonad ripening and spawning take place almost at the same time in all individuals.

Settlement rapidly decreases in October and stops completely in November. This decrease may be due to the gradual disappearance of the second generation. For this reason it is sometimes possible (years 1972 and 1982, Fig. 3 A and D) to see no settlement at all at temperatures around 17°C, while in other cases (years 1979 and 1980, Fig. 3 B and C) settlement stops only when the temperature decreases to winter levels.

From data available in the literature, it is not possible to determine the lower temperature thresh-

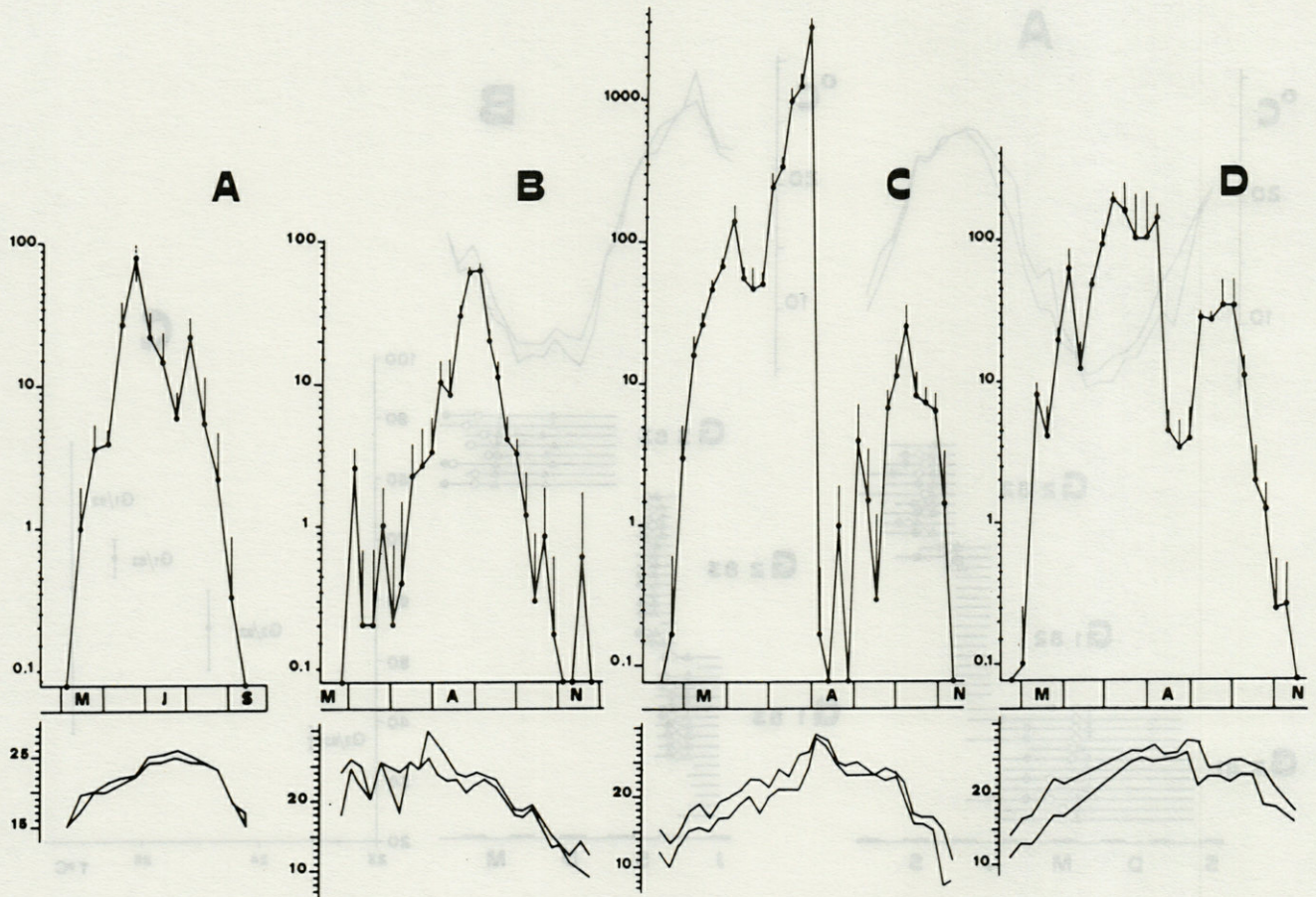


Fig. 3. — Pattern of the settlement during the year 1972 (A)(log scale), 1979 (B), 1980 (C), 1982 (D). Every point represents the mean value per slide over a period of ten days, vertical bars represent the 95 % confidence intervals (only half interval is drawn), n (= number of slides) : A,B,C, $n = 6$; D, $n = 15$. Below : pattern of the sea water highest and lowest temperature in the same period.

hold value for larva release. In Ardrossan (Ayrshire), Millar (1952) noticed the presence of many colonies during July-September (water temperature $> 12^{\circ}\text{C}$), but he had already observed the existence of developing larvae in the colonies at the end of May (water temperature around 10°C). In Chichester (Stubblings and Houghton, 1964) settlement occurred from April to November (water temperature $> 10^{\circ}\text{C}$) with a peak in June-July (temperature $> 15^{\circ}\text{C}$). The same authors nonetheless mentioned the presence of new colonies (even though at negligible levels) by February in some years, at temperatures $< 5^{\circ}\text{C}$. Finally, Wither and Thorp (1977) found settlement in the harbour of Langstone (South England) from March to November, with a maximum from May to September (water temperatures not quoted). In the Mediterranean Sea, Montanari and Relini (1970) recorded the presence of settlement in the harbour of Genova during the whole year; in Banyuls-sur-Mer, with the same winter minima (Thiriou, 1966), Lafargue (1975) found colonies with mature zooids, developing eggs and larvae during the whole year. In the Adriatic Sea, settlement of *D. listerianum* was detected by Igjic (1972) in Rivinj and Pomer. At

both stations there was settlement during the whole year, with a winter minimum. The two places have a different thermal pattern : in Rivinj the minimal temperature is about $9-10^{\circ}\text{C}$ and remains at these values for no more than one month; in Pomer, on the contrary, the winter minimum is below 10°C (from 6° to 8°C) for three months.

These data, taken as a whole, agree with our observations showing that the ovary is not active at temperatures below 10°C . From this point of view the winter settlements noticed at Pomer and Chichester could be considered as paradoxical events, if settlement is assumed to be a sexual reproduction activity indicator. But this is not necessarily true. We indeed noticed that embryo development requires a large amount of time as compared to the mean life time of colonies : 15 days at 15°C and about 30 days between 10°C and 15°C . If ripe colonies survive after winter temperature decrease, they should therefore undergo a blockage of gamete production while the development of eggs already fertilized should not stop. A winter settlement could be due to the release of these larvae. In winter 1979 the authors followed a colony in which some larvae, at an advanced

developmental stage, remained in the basal tunic until February, without degenerating. Perhaps the « compound colonies » mentioned by Millar (1952, page 55) are a similar phenomenon. This hypothesis obviously requires that embryonic development and swimming ability of larvae are not inhibited by low temperatures (this could be tested in the laboratory).

3. Colonial growth

Changes in surface area (cm²) occupied by the colony are expressed by the growth rate r_i :

$$r_i = (\text{surface at time } t_2 - \text{surface at time } t_1) / \text{surface at } t_1$$

This is a rough estimate of the budding process. In fact, in living colonies at the same temperature the crowding of zooids is not constant : it depends on environmental, genetic and physiological factors, as will be shown later. Even with these limitations, data referring to the first month of life (Fig. 4) even if greater or much greater than 1 (remember that $r_i = 1$ means a doubling of the colony surface) clearly indicates that the blastogenic power is very high in the young phase. This has been demonstrated for other colonial ascidians (Brunetti and Copello, 1978); it is not surprising if we consider the advantage of a rapid juvenile growth for benthic sessile organisms. Growth rates reach extremely high values in summer generations (Fig. 4 B) because of the positive influence of high temperatures on the blastogenic rate. Actually, in the overwintering generations the r_i values are small but positive and this indicates that blastogenesis is not halted except, perhaps, at minimum temperatures (Fig. 4 A and D). As a consequence, the overwintering colonies are those that reach a larger size, similarly to what happens in other colonial forms under the same environmental conditions (Brunetti, 1974).

After the beginning of sexual reproduction the growth rates show a discontinuous pattern with negative values alternating with positive one that may be even greater than 1. It is difficult, on the basis of these facts, to evaluate possible interactions between blastogenesis and sexual reproduction, which only a laboratory investigation could eventually demonstrate. Sexual maturity has at least two antagonistic effects : the « clearing » and the suffering of colonies.

1. « Clearing » : with the beginning of sexual reproduction colonies seem to become more transparent. Such an appearance is due to the presence of fewer zooids per unit area. In seven summer colonies we evaluated the number of zooids present in 1 cm² of colony surface before and after the beginning of sexual reproduction, obtaining the following values :

22.02 (st. d. 5.3) before
14.10 (st. d. 3.3) after

The difference between the mean values is statistically significant ($p < 0.01$) according to the Wilcoxon-two samples test. The lower number of zooids per unit area could be due to their complete regression, but since from the first to the second sampling a colonial surface increase was noticed, we would suggest that zooids moved further apart from one another.

The phenomenon could probably be explained taking into account the larval incubation process. It is well known that in *D. listerianum* the egg is expelled through the distal part of the ovary (through breakage or consumption of the wall ?) and after descending along the tunic filament connecting the zooid to the basal tunic it is incubated in the latter (Fig. 1,A). The increasing distance between zooids would allow a greater number of larvae to be accommodated. So the « clearing » of the colonies could positively interact with a low rate of colony growth due to blastogenesis.

2. Colony death takes place generally within one month from the beginning of sexual reproduction (Fig. 2 A and B). The colonies break up into small pieces containing a few zooids, that are easily destroyed by bacteria. In the last days of life the colonies seem to break up and often regressive zooids leave the cloaca together with the swimming larvae. This phenomenon reduces the size of the colonies.

4. Duration of embryonic development

Embryonic development was evaluated by daily observation of a sample sexually mature colonies kept at a temperature of $18 \pm 1^\circ\text{C}$. As previously mentioned, the ripe egg is expelled from the ovary and is incubated in the basal tunic. From the disruption of connections with the parent it takes 2-3 days before the first cleavage appears, and another 12-13 days before the larva is released. Data obtained in 10 colonies are summarized here :

mean duration (days) st.d.

from ovulation to the beginning of segmentation	2.70	0.85
from the beginning of segmentation to larva release	12.75	0.85
from the ovulation to larva release	15.45	1.32

5. Effect of light on larva release

The influence of natural light on larva release was studied by laboratory experiments using the simple equipment shown in fig. 1C. In fig. 5A, the larva release pattern of two large colonies with a surface area of about 100 cm² is drawn. During the phase of maximum lighting two relative minima exist corresponding to the passage of the sun light from

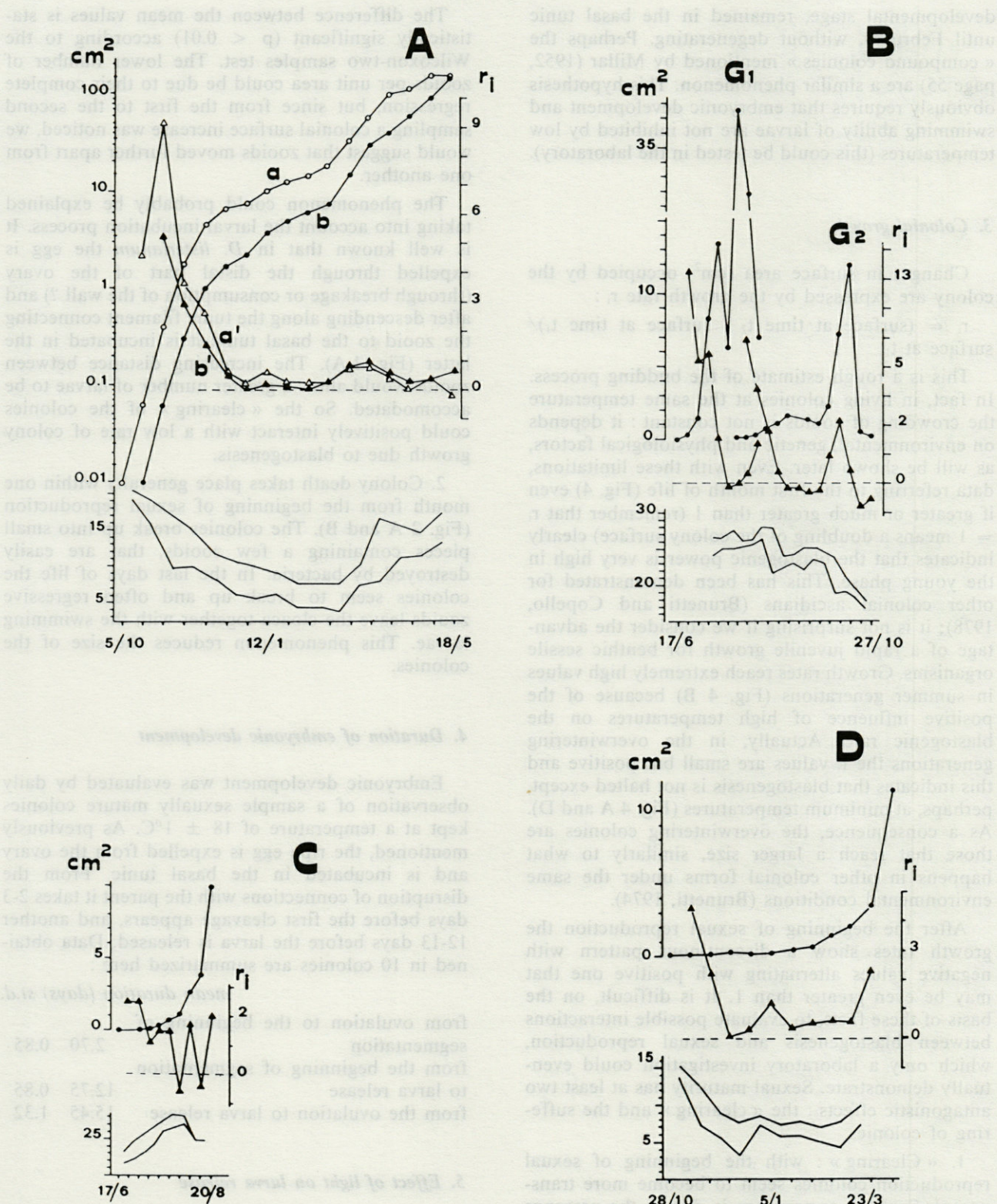


Fig. 4. — Colonial growth expressed as occupied surface (cm^2) (circles) and growth rate (r_i) (triangles) at different generations. A, generation G3 of the year 1981; thus the metamorphosis date was not the same for all the colonies, the experimental sample was divided in two sub-samples; a : colonies settled (n = 5) the Oct. 5; b : colonies settled (n = 9) the Oct. 20. B, generation G1 (n. of colonies = 13) and G2 (n. of colonies = 11) of the year 1982. C : generation G1 (n. of colonies = 10) of the year 1983. D : generation G3 (n. of colonies = 8) of the year 1983. Every point represents the mean value over a period of 14 days in A and D and of 7 days in B and C. Pattern of sea water temperature as in previous figs.

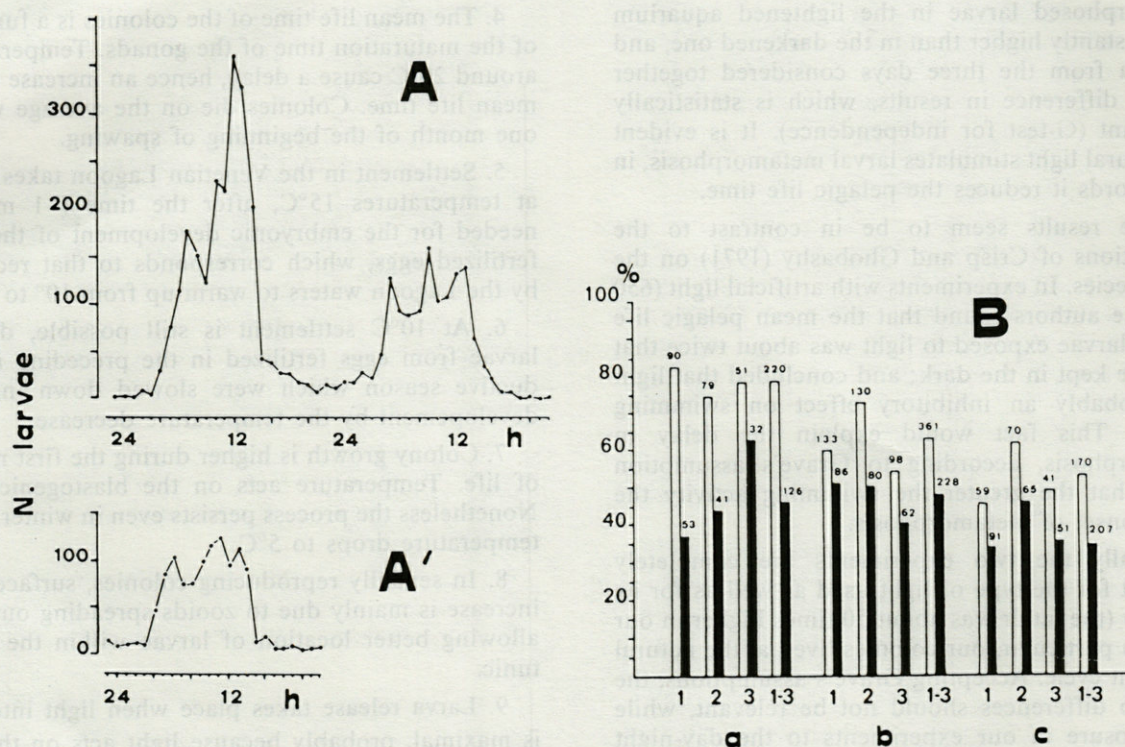


Fig. 5. — A, A', pattern of larva release in two colonies. B, percentage of metamorphosed larvae in natural lightened (white columns) and darkened (black columns) aquaria detected in three successive days in three experiments (a,b,c). Columns 1-3 : pooled data. Above each columns the total number of scored larvae is indicated.

one laboratory window to another and demonstrating the extreme sensitivity of the colonies to variations of light intensity. The influence of light on larva release is well documented both for solitary (Huus, 1939; Rose, 1939; Hirai and Tsubata, 1956; Costello *et al.*, 1957; Lambert and Brandt, 1967; Wittingham, 1967; West and Lambert, 1976) and colonial Ascidians (Grave and Woodbridge, 1924; Grave, 1936; Scott, 1954; Watanabe and Lambert, 1973; Numakunai and Hoshino, 1980; Hashimoto and Watanabe, 1982) even though other internal factors can be involved (Abbott, 1955; Yamaguchi, 1970, 1975; Georges, 1977).

Generally larvae are released under light stimulation, but little is known of the stimulation mechanism. In oviparous as well as in viviparous forms, in which embryos lie inside the parent body, light could act on parental structures (oviducts, incubatory pouch or others) (Lambert and Brandt, 1967; Reese, 1967; Woollacott, 1974) but when embryos develop in the peribranchial chamber or completely outside the parent body, light stimulation could only affect the larva when it has completed its development. This happens in *Metandrocarpa* (Watanabe and Lambert, 1973), in which larvae are incubated in the peribranchial chamber and in *D. listerianum* in which larval development takes place in the basal tunic of the colony. In the latter ripe larvae exhibit clock spring oscillatory movements caused by contraction of the caudal muscles. Probably these

movements, which are enhanced by light, break the envelope and the tunic that cover the larva. In this way release of unripe larvae is prevented, contrary to what can happen in species incubating their larvae in the peribranchial chamber (Abbott, 1955; Watanabe and Lambert, 1973).

Larva release does not damage the colony, as assumed by Millar (1952, p. 54) : the breaking up of the colony occurs only in the last stages of the life cycle.

6. Effect of light on the duration of larval life

The influence of light on metamorphosis and, as a consequence, on the length of larval life was evaluated from three experiments performed in summer, during clear days, in a outdoor aquarium. In two aquaria of the same capacity (15 l), one exposed to natural light and one completely darkened, two sexually ripe colonies of about the same size were placed. Water temperature was between 23°C and 25.5°C and was the same in both aquaria. Every 24 hours the colonies were transferred to different aquaria in order to allow the detection of swimming larvae and oozoids in the old series. The colonies were removed after sunset without changing the light conditions.

Experiment lasting three days were performed. The results are shown in fig. 5 B. The number of

metamorphosed larvae in the lightened aquarium was constantly higher than in the darkened one, and the data from the three days considered together show a difference in results, which is statistically significant (G-test for independence). It is evident that natural light stimulates larval metamorphosis, in other words it reduces the pelagic life time.

These results seem to be in contrast to the observations of Crisp and Ghobashy (1971) on the same species. In experiments with artificial light (650 lx), these authors found that the mean pelagic life time of larvae exposed to light was about twice that of larvae kept in the dark; and concluded that light had probably an inhibitory effect on swimming activity. This fact would explain the delay in metamorphosis, according to Grave's assumption (1935) that the greater the swimming activity the earlier onset of metamorphosis.

Actually the two experiments are completely different for the type of light used as well as for its intensity (the latter was about 50 times higher in our case). In particular, our colonies lived at the natural day-night cycle. Accepting Grave's assumptions, the first two differences should not be relevant, while the exposure in our experiments to the day-night cycle could explain the different experimental results (because variations in light intensity rather than the light intensity itself would stimulate the swimming activity).

In spite of the fact that our present knowledge cannot completely explain the phenomenon of metamorphosis, on which many internal and external factors are likely to act, it is unquestionable that light radiation has an effect on the choice of settling substratum. Indeed Crisp and Ghobashy (1971) clearly showed, that larvae can distinguish between a dark and a light surface, showing preference for the first. The choice, probably influenced also by tactile stimuli (Cloney, 1977, p. 280), has a fundamental ecological meaning, in determining the success of the subsequent phase of the life cycle (Thorson, 1964; Olson, 1983).

CONCLUSIONS

1. *D. listerianum* is slightly protandric: development of the testicle requires a temperature of at least 8°C and that of the ovary 10°C, with an optimum between 15° and 17°C.

2. In laboratory conditions, embryonic development requires about 15 days at a temperature of 18°C.

3. The number of sexual generations in one year is a function of temperature: in the Venice Lagoon, with a temperature range of variation over about 25°C, there are two summer and one autumn generations, the latter passing winter and reproducing the next year.

4. The mean life time of the colonies is a function of the maturation time of the gonads. Temperatures around 25°C cause a delay, hence an increase of the mean life time. Colonies die on the average within one month of the beginning of spawning.

5. Settlement in the Venetian Lagoon takes place at temperatures 15°C, after the time (1 month) needed for the embryonic development of the first fertilized eggs, which corresponds to that required by the Lagoon waters to warm up from 10° to 15°C.

6. At 10°C settlement is still possible, due to larvae from eggs fertilized in the preceding reproductive season which were slowed down in their development by the temperature decrease.

7. Colony growth is higher during the first month of life. Temperature acts on the blastogenic rate. Nonetheless the process persists even in winter, until temperature drops to 5°C.

8. In sexually reproducing colonies, surface area increase is mainly due to zooids spreading out, this allowing better location of larvae within the basal tunic.

9. Larva release takes place when light intensity is maximal, probably because light acts on the tail muscle contractions of ripe larvae, thus allowing the breakage of the protective wrappings.

10. The day-night cycle has a great influence on pelagic life. Naturally illuminated larvae present a shortened mean life if compared with those kept in the dark.

ACKNOWLEDGMENTS. — This work was supported by grants from the Italian Ministry of Education (M.P.I.).

LITERATURE

- ABBOTT D.P., 1955. Larval structure and activity in the ascidian *Metandrocarpa taylori*. *J. Morph.*, 97 : 569-594.
- BRUNETTI R., 1974. Observations on the life cycle of *Botryllus schlosseri* (Pallas)(Ascidacea) in the Venetian Lagoon. *Boll. Zool.*, 41 : 225-251.
- BRUNETTI R. & J.W. CANZONIER, 1973. Physico-chemical observations on the waters of the southern basin of the Laguna Veneta from 1971 to 1973. *Atti. Ist. Ven. Sci. Lett. Arti.*, 131 : 503-523.
- BRUNETTI R. & M. COPELLO, 1978. Growth and senescence in colonies of *Botryllus schlosseri* (Pallas)(Ascidacea). *Boll. Zool.*, 45 : 359-364.
- BRUNETTI R., M. MARIN, L. BEGHI and M. BRESSAN, 1983. Study of the pollution in the Venetian Lagoon's lower basin during the period 1974-1981. *Riv. Idrobiol.*, 22 : 27-58.
- CLONEY R.A., 1977. Ascidian metamorphosis: review and analysis. pp. 255-282. In: Chia F.-S. and Rice M.E. (eds), Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae, Elsevier-N.Y.

- COSTELLO D.P., DAVIDSON M.E., A. EGGERS, H.M. FOX and C. HENLEY, 1957. Methods for obtaining and handling marine eggs and embryos. *Mar. Biol. Lab. Woods Hole, Mass.*, p. 247.
- CRISP D.J. and F.A.A. GHOBASHY, 1971. Responses of the larvae of *Diplosoma listerianum* to light and gravity. pp. 443-465. In : Crisp D.J. (ed.), Fourth European Marine Biology Symposium, Cambridge.
- GEORGES D., 1974. Activité rythmique du complexe neural de *Ciona intestinalis* (Tunicier). Relation avec la ponte. *Bull. G.E.R.B.*, 6 : 83-99.
- GRAVE C., 1935. Methamorphosis of ascidian larvae. *Pap. Tortugas Lab.*, 29 : 209-291.
- GRAVE C. and WOODBRIDGE H., 1924. *Botryllus schlosseri* (Pallas) : the behaviour and morphology of the free-swimming larva. *J. morph.*, 39 : 207-247.
- HASHIMOTO K. and H. WATANABE, 1982. Spawning as affected by light conditions in the compound ascidian, *Polyandrocarpa misakiensis*. *Proc. Japan Acad.*, 58, Ser. B, n° 1 : 9-12.
- HIRAI E. and B. TSUBATA, 1956. On the spawning of an ascidian, *Halicynthia roretzi*. *Bull. Mar. Biol. Stat. Asamushi. Tohoku Univ.*, 8 : 1-4.
- HUUS J., 1939. The effect of light on the spawning in Ascidians. *Avhandl. utg. Det Norske Vidensk.-Akad. 1 Oslo I. Mat.-Naturv. Kl.*, 4 : 5-49
- IGIC L.J., 1972. The synascidian *Diplosoma listerianum* (M-Edw.) as epibiont on mussels (*Mytilus galloprovincialis* Lmk) and oysters (*Ostrea edulis* L.) in the north Adriatic. *Thalassia Yougosl.*, 8 : 215-230.
- KOTT P., 1981. The Ascidians of the Reef Flats of Fiji. *Proc. Linn. Soc. N.S.W.*, 105 : 147-212.
- LAFARGUE F., 1968. Les peuplements sessiles de l'Archipel des Glénan. II. Les Didemnidae - Systématique - Ecologie. *Vie Milieu*, 19 (2A) : 353-446.
- LAFARGUE F. and T. VALENTINCIC, 1973. *Diplosoma carnosum* Von Drasche, 1883 (Ascidie composée Nord Adriatique) et essai de clé tabulaire des espèces européennes du genre *Diplosoma*. *Biol. vestn.*, 21 : 139-151.
- LAFARGUE F., 1975. Révision taxonomique des *Didemnidae* des côtes de France (Ascidies composées). Description des espèces de Banyuls-sur-Mer. Genre *Lissoclinum*. Genre *Diplosoma*. *Vie Milieu*, 25 : 289-309.
- LAFARGUE F., 1987. The Didemnid ascidian fauna of France. *Ann. Inst. océanogr. Paris*, 63 : 1-46.
- LAMBERT C.C. and C.L. BRANDT, 1967. The effect of light on the spawning of *Ciona intestinalis*. *Biol. Bull.*, 132 : 222-228.
- MILLAR R.H., 1952. The annual growth and reproductive cycle in four Ascidians. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 31 : 41-61.
- MONTANATI M. and G. RELINI, 1970. Fouling di zone inquinate. Osservazioni nel porto di Genova : Idrozoi e Ascidiacei. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 38 (suppl.) : 34-54.
- NUMAKUNAI T. and Z.I. HOSHINO, 1980. Periodic spawning of three types of the ascidian, *Halocynthia roretzi* (Drasche), under continuous light conditions. *J. exp. Zool.*, 212 : 381-387.
- OLSON R.R., 1983. Ascidian-Prochloron symbiosis : the role of larval photoadaptions in midday larval release and settlement. *Biol. Bull.*, 165 : 221-240.
- REESE J.P., 1967. Photoreceptive regulation of spawning in *Ciona intestinalis* (L.). Masters Thesis San Diego St. Coll., 81 p.
- ROSE S., 1939. Embryonic induction in ascidian. *Biol. Bull.*, 77 : 216-232.
- SCOTT S.F.M., 1954. Methamorphic differentiation in *Amaroucium constellatum* treated with nitrogen mustard. *J. exp. Zool.*, 127 : 331-365.
- STUBBINGS H.G. and D.R. HOUGHTON, 1964. The ecology of Chichester Harbour, S. England, with special reference to some fouling species. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 49 : 233-279.
- THIRIOT A., 1966. Variations annuelles de la température de l'eau côtière superficielle de Banyuls-sur-Mer. *Vie Milieu*, 17 : 243-252.
- THORSON G., 1964. Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of larvae of marine bottom invertebrates. *Ophelia*, 1 : 167-208.
- WATANABE H. and C.C. LAMBERT, 1973. Larva release in response to light by the compound ascidians *Distaplia occidentalis* and *Metandrocarpa taylori*. *Biol. Bull.*, 144 : 556-566.
- WEST A.B. and C.C. LAMBERT, 1976. Control of spawning in the tunicate *Styela plicata* by variations in a natural light regime. *J. exp. Zool.*, 195 : 263-270.
- WHITTINGHAM D.G., 1967. Light-induction of shedding of gametes in *Ciona intestinalis* and *Molgula manhattensis*. *Biol. Bull.*, 132 : 292-298.
- WITHER R.C. and C.H. THORP, 1977. Studies on the shallow, sublittoral epibenthos of Langstone harbour, Hampshire, using settlement panels. pp. 515-604. In : Keegan B.F. et al. (Eds.), *Biology of Benthic Organisms*, Pergamon Press-N.Y.
- WOOLLACOTT R.M., 1974. Microfilaments and mechanism of light-triggered sperm release in ascidians. *Develop. Biol.*, 40 : 186-195.
- YAMAGUCHI M., 1970. Spawning periodicity and settling time in ascidians *Ciona intestinalis* and *Styela plicata*. *Rec. Oceanogr. Works Jap.*, 10 : 147-155.
- YAMAGUCHI M., 1975. Growth and reproductive cycles of the marine fouling ascidians *Ciona intestinalis*, *Styela plicata*, *Botrylloides violaceus* and *Leptoclinum mitsukurii* at Aburatsubo-Moroiso Inlet (Central Japan). *Mar. Biol.*, 29 : 253-259.

Reçu le 2 juin 1987; received June 2, 1987

Accepté le 1er juillet 1987; accepted July 1st, 1987.

NUTRIENTS AND PHYTOPLANKTON DISTRIBUTIONS DURING SPRING IN THE AEGEAN SEA

N. FRILIGOS* and M. KARYDIS**

*National Centre for Marine Research,
GR 16604 Hellinikon, Athens, Greece

**Hydrobiological Station and Public
Aquarium of Rhodes, Rhodes, Greece.

GOLFE DE KAVALA
GOLFE D'ALEXANDROUPOLIS
SELS NUTRITIFS
PHYTOPLANKTON

RÉSUMÉ — Les paramètres physicochimiques et la distribution du phytoplancton pendant la poussée printanière du phytoplancton sont étudiés dans le golfe de Kavala et d'Alexandroupolis où se jettent des rivières. La salinité, la température et les sels nutritifs sont influencés par le déversement irrégulier des rivières et une corrélation significative avec la croissance du phytoplancton est mise en évidence. La structure hydrographique près de la rivière Evros est hétérogène. Les données numériques de l'abondance du phytoplancton à l'intérieur de la zone d'influence de la rivière Evros sont plus élevées que dans la Méditerranée Orientale. La structure de la communauté du phytoplancton est dominée par les Diatomées *Rhizosolenia hebetata* dans le Golfe de Kavala, tandis qu'une poussée très intense de *Skeletonema costatum* est observée dans le golfe d'Alexandroupolis. Les relations entre les paramètres du phytoplancton, en particulier la dominance et la diversité sont également discutées.

GULF OF ALEXANDROUPOLIS
GULF OF KAVALA
NUTRIENTS
PHYTOPLANKTON

ABSTRACT — Physico-chemical parameters and phytoplankton distributions were studied during the spring phytoplankton bloom in Kavala and Alexandroupolis Gulfs, both influenced by river waters. Salinity, temperature and nutrients were affected by uneven river discharges and some significant correlations with phytoplankton growth were found. The hydrographical structure near the Evros River is heterogenous. The numerical data of phytoplankton abundance inside the Evros River plume were higher than those of the Eastern Mediterranean. Phytoplankton community structure was dominated by the diatom *Rhizosolenia hebetata* in Kavala Gulf, whereas, a very intense bloom of *Skeletonema costatum* was observed in Alexandroupolis Gulf. The relationships between phytoplankton parameters especially dominance and diversity are also discussed.

INTRODUCTION

It is most often the availability of nutrients such as nitrogen and phosphorus that controls the rate of organic production by marine phytoplankton (Thomas, 1966; Ignatiades, 1969; Ryther and Dunstan, 1971). In the eastern Mediterranean Sea, the low influx of nutrients from land drainage and the characteristic circulation pattern normally result in a small phytoplankton crop and low rate of primary production (Becacos-Kontos, 1968). However continued increases in the influx of phytoplankton nutrients into coastal environments especially in enclosed seas such as the Mediterranean, can have harmful effects on marine communities. An increase

in nutrients is often accompanied by an increase in phytoplankton standing-crop and a decrease in stability and taxonomic diversity, since species with the higher intrinsic rates of natural increases become dominant (Margalef, 1967).

There are few publications on phytoplankton and environmental factors in coastal and semi-closed areas in various parts of the Aegean (Blasco, 1974; Ignatiades, 1974; Friligos and Koussouris, 1984). As there is no information about phytoplankton, hydrography and nutrients in the Gulf of Alexandroupolis and Kavala, in the north Aegean Sea, this study was undertaken in March 1982. The aim of this work is to study the nutrients and phytoplankton distributions in the north Aegean Sea.

MATERIAL AND METHODS

Alexandroupolis and Kavala Gulfs are located in the northern part of the Aegean Sea. The bulk of the run off comes from the river Evros in the Alexan-

droupolis Gulf, while only a minor amount of the Nestos River freshwater reaches the gulf of Kavala from the east (Fig. 1), both draining agricultural areas. The annual mean flow rate are of the order of $103 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ and $58 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ for Evros and Nestos respectively (Therianos, 1974). In addition Kavala Gulf is also affected by the phosphate fertilizer factory at Nea Karvali.

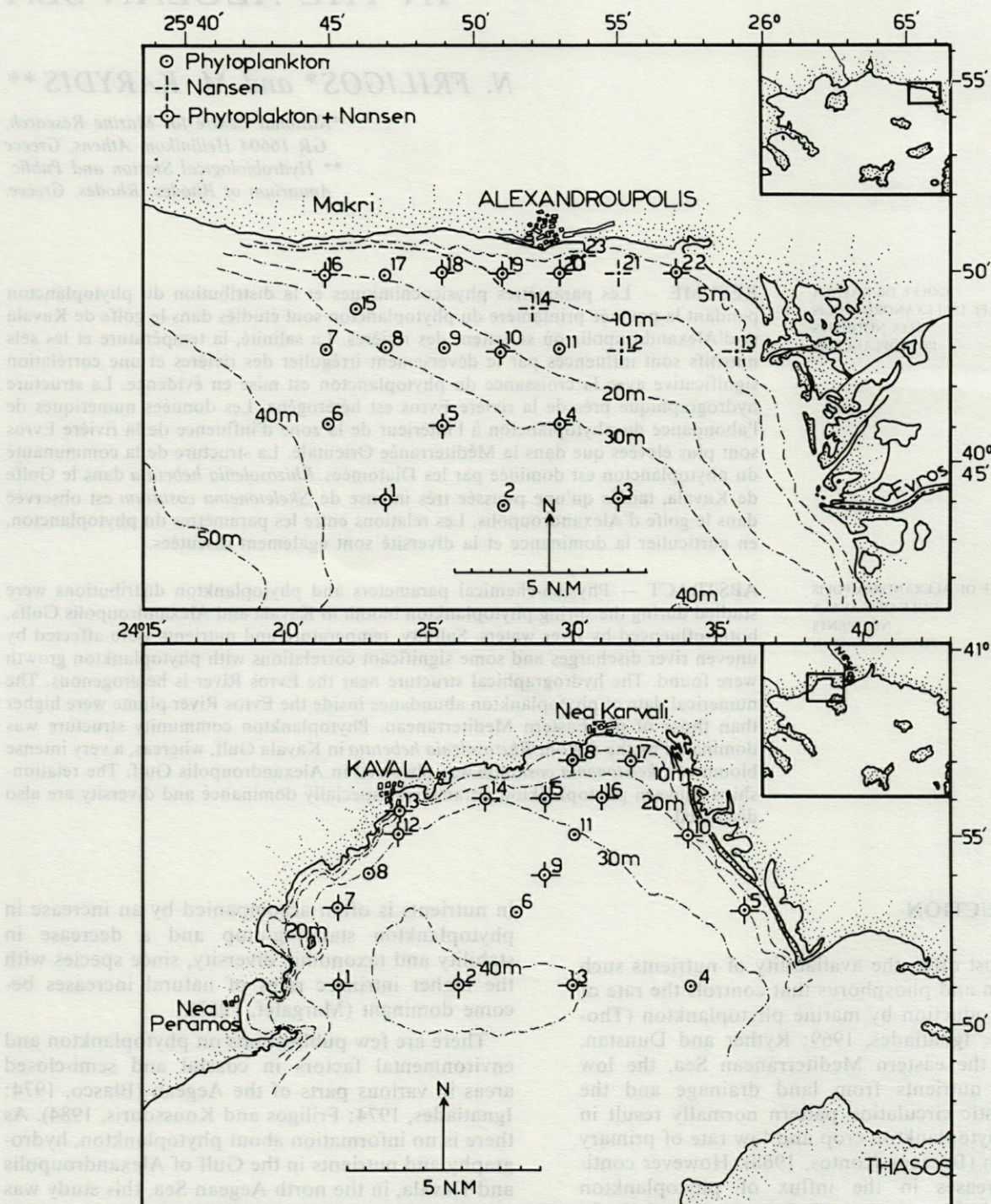


Fig. 1. — Location of the hydrographic and phytoplankton stations in the Alexandroupolis and the Kavala Gulfs.

Twenty three sampling stations were located in Alexandroupolis and eighteen in Kavala Gulf. Oceanographic casts were carried out by the Hydrographic Boat « Naftilos » in March 1982. Water samples were collected from 1,10,20,30 and 40 m by using Nansen water bottles. Temperatures at individual depths were determined by reversing thermometers attached to Nansen bottles, considered accurate to $\pm 0.02^\circ\text{C}$. Water samples were drawn from the Nansen bottles into glass bottles for salinity analyses, there were made after sea cruise on a digital inductively coupled salinometer against standard sea water, estimated accurate to $\pm 0.01\text{‰}$. Dissolved oxygen analysis was made aboard ship and samples for nutrients were taken and frozen for later analysis with a Technicon Autoanalyser. Chlorophyll *a* filtered through Whatman GF/C filters was measured by fluorescence. Methods used for dissolved oxygen, nutrients and chlorophyll *a* were those described by Friligos and Koussouris (1984).

For the corrections of errors the method used was that of Satsmadjis (1978), who reported that the average coefficient of variation of the four standards covering the whole range of concentrations were: ammonia 7 %, phosphate 5 %, silicate 7 %, nitrite 3 % and nitrate 7 %.

Only surface samples of phytoplankton were collected with Nansen bottles and fixed with lugol and examined by an inverted microscope (Lund *et al.*, 1958). The structure of the phytoplankton community was expressed through dominance and diversity indices. Dominance was calculated according to the formula:

$$\delta = \frac{100 (n_1 + n_2)}{N}$$

where δ is the dominance index equal to the percentage of the total standing crop contributed by the two most important species (McNaughton, 1967). Species diversity was calculated according to Margalef's (1967) formula derived from the information theory:

$$D = \frac{1}{N} \log_2 \frac{N!}{N_a! N_b! \dots N_s!}$$

where $N_a, N_b, \dots, N_s$ are numbers of individuals in the species and N is the total number of individuals in the collection.

RESULTS

The variation of average salinity and temperature as a function of depth in both gulfs are depicted in Figure 2. Average represents values for all stations in every gulf at the same depth. The average temperature was very narrow ($10.2\text{--}11.8^\circ\text{C}$). The average salinity spread was $35.0\text{--}37.5\text{‰}$ with the lowest values on the surface and the highest at the bottom, a typical pattern for river estuaries. The O_2 figures establish that the water column was stratified, with

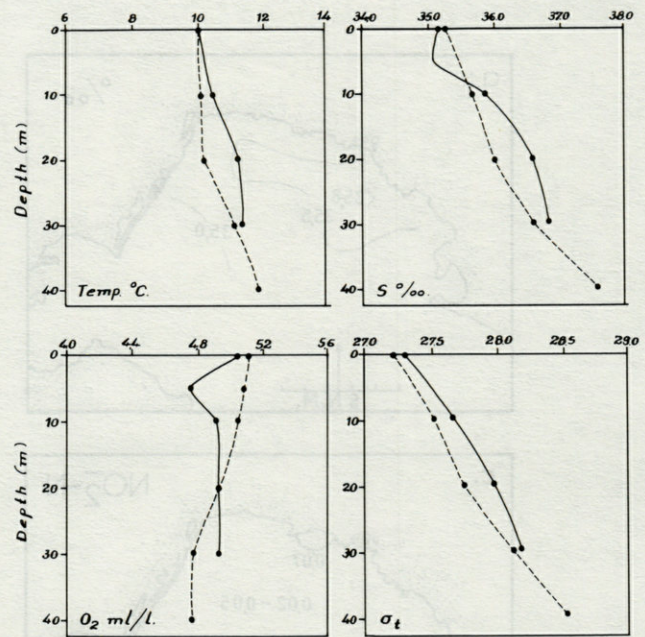


Fig. 2. — Vertical variation of average temperature, salinity, dissolved oxygen and density in the Alexandroupolis (—) and the Kavala (.....) Gulfs.

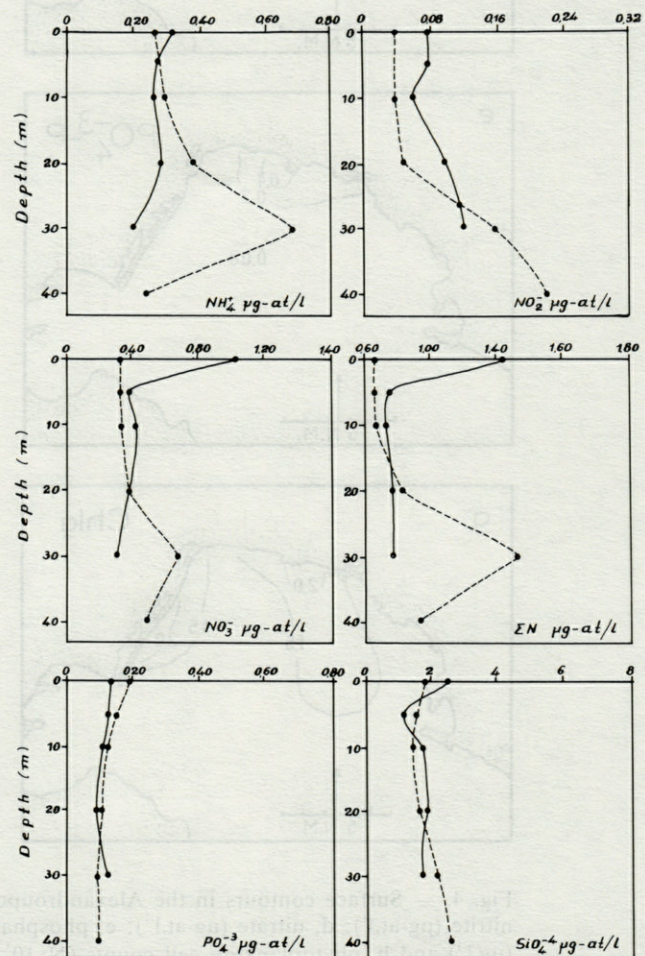


Fig. 3. — Vertical variation of average nutrients (N, P, Si) in the Alexandroupolis (—) and the Kavala (.....) Gulfs.

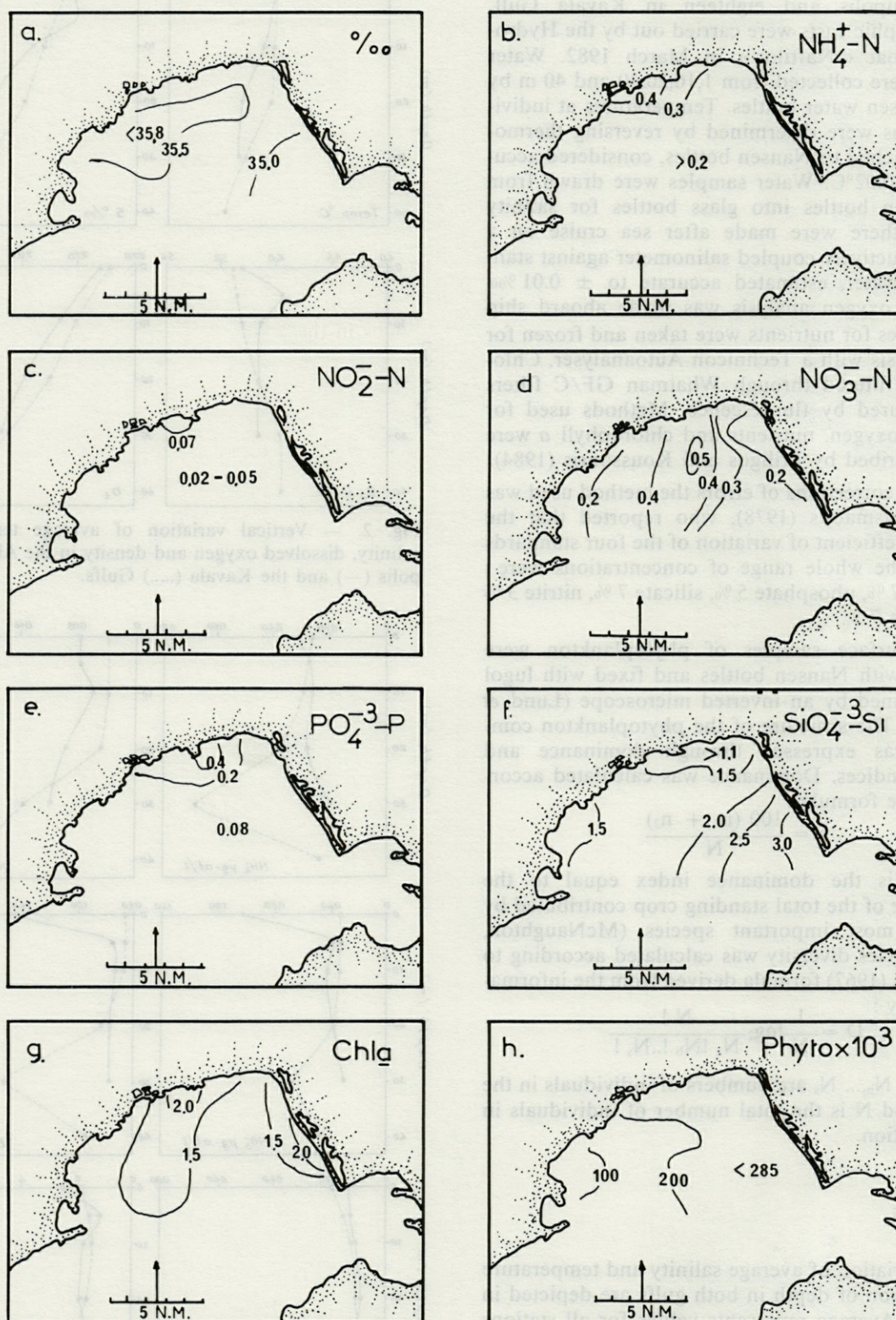


Fig. 4. — Surface contours in the Alexandroupolis Gulf. a, salinity (‰); b, ammonia ($\mu\text{g-at.l}^{-1}$); c, nitrite ($\mu\text{g-at.l}^{-1}$); d, nitrate ($\mu\text{g-at.l}^{-1}$); e, phosphate ($\mu\text{g-at.l}^{-1}$); f, silicate ($\mu\text{g-at.l}^{-1}$); g, chlorophyll *a* ($\mu\text{g.l}^{-1}$) and h, phytoplankton cell counts ($\text{N} \times 10^3 \text{ cell.l}^{-1}$).

the pycnocline related to salinity (Fig. 2). The dissolved oxygen content progressively decreased with depth and ranged from 4.7 to 5.1 ml.l⁻¹ (Fig. 2).

The average nutrient vertical variation is depicted in Figure 3. Silicate and nitrite exhibited a similar vertical variation. Except phosphate, other nutrients increase with depth. Silicate rose with ammonium and nitrate, but fell with increased salinity.

In particular, surface samples showed the greatest variation and the contour mapping of surface salinity nutrients and phytoplankton cell counts reveals pronounced spatial variability. Salinity values are given in Figures 4 and 5. An area can be defined in Alexandroupolis Gulf outside the Evros River plume with salinity values greater than 35.0 ‰, whereas Kavala Gulf appeared rather homogenous with the salinity values ranging between 34.7-35.8 ‰. Temperature did not vary greatly, (temperature range 9.7-10.7°C for both gulfs) and dissolved oxygen concentrations in Alexandroupolis Gulf are shown in Figure 4. Ammonium values varied between 0.10 and 1.50 µg-at.l⁻¹ with higher concentrations inside the Evros River plume. The nitrite values ranged from 0.03 to 0.20 µg-at.l⁻¹ and those of nitrate from 0.20 to 3.00 µg-at.l⁻¹ with enhanced values inside the Evros River plume. The phosphate and silicate

distributions was similar to that of other nutrients. The phosphate concentrations varied from 0.08 to 0.20 µg-at.l⁻¹ and those of silicate from 0.40 to 11.00 µg-at.l⁻¹. The nutrient distribution pattern in Kavala Gulf (Fig. 5) seemed to be different. The values of different forms of inorganic nitrogen presented a similar distribution and in the port of Kavala were higher. Ammonium, nitrite and nitrate levels had the following ranges respectively, 0.20-0.50 µg-at.l⁻¹, 0.03-0.07 µg-at.l⁻¹ and 0.20-0.80 µg-at.l⁻¹. The phosphate content varied from 0.10 to 0.40 µg-at.l⁻¹. The greatest values were observed near the fertilizer factory at Nea Karvali (st. 18). The silicate values ranged from 1.20 to 3.70 µg-at.l⁻¹ with enhanced values in the vicinity of the Nestos River.

In the Alexandroupolis Gulf surface abundance of phytoplankton was maximum inside the Evros River plume ($2.0-10.5 \times 10^6$ cell.l⁻¹) and along the Northern Alexandroupolis coast which is the shallowest area of the gulf (Fig. 4). Offshore stations seemed to be rather oligotrophic (cell number about 10^4 cell.l⁻¹). In the Kavala Gulf (Fig. 5) values less than 2×10^5 cell.l⁻¹ were found in the middle part of the gulf and the lowest values less than 10^5 cell.l⁻¹ occurred in the western selection of the gulf. At the eastern part stations, abundance greater than $2.0 \times$

Table I. - Range, mean, standard deviation and coefficient of variation of surface hydrographic parameters in Alexandroupolis and Kavala Gulfs.

Areas	Temperature °C	Salinity ‰	O ₂ ml/l	NH ₄ -N µg-at/l	NO ₂ -N µg-at/l	NO ₃ -N µg-at/l
Inside Evros River plume	10.09 - 10.21 x = 10.15 ± 0.08 (0.8 %)	34.23 - 34.99 x = 34.65 ± 0.31 (0.9 %)	4.97 - 5.22 x = 5.08 ± 0.08 (1.8 %)	4.97 - 5.22 x = 0.60 ± 0.51 (86.0 %)	0.07 - 0.23 x = 0.12 ± 0.07 (57.1 %)	0.38 - 2.92 x = 2.04 ± 1.39 (69.2 %)
Outside Evros River plume	9.75 - 10.50 x = 10.17 ± 0.25 (2.5 %)	34.44 - 35.97 x = 35.51 ± 0.47 (1.3 %)	4.92 - 5.22 x = 5.02 ± 0.08 (1.6 %)	0.14 - 0.27 x = 0.20 ± 0.05 (24.3 %)	0.03 - 0.18 x = 0.06 ± 0.05 (79.1 %)	0.18 - 2.76 x = 0.54 ± 0.78 (144.5 %)
Kavala Gulf	9.95 - 10.68 x = 10.23 ± 0.25 (2.5 %)	34.74 - 35.63 x = 35.31 ± 0.21 (0.6 %)	4.97 - 5.24 x = 5.09 ± 0.09 (1.8 %)	0.20 - 0.48 x = 0.28 ± 0.09 (32.3 %)	0.03 - 0.07 x = 0.04 ± 0.01 (26.1 %)	0.20 - 0.77 x = 0.33 ± 0.16 (47.3 %)
Areas	Ninorg. µg-at/l	PO ₄ -P µg-at/l	Total P µg-at/l	Ni:P atoms	SiO ₄ -Si µg-at/l	Si:P atoms
Inside Evros River Plume	0.79 - 5.21 x = 2.73 ± 1.84 (67.4 %)	0.12 - 0.24 x = 0.14 ± 0.05 (37.3 %)	0.23 - 0.75 x = 0.41 ± 0.23 (57.8 %)	6.6 - 29.4 x = 18.4 ± 10.2 (56 %)	0.87 - 11.87 x = 4.57 ± 4.27 (93.4 %)	7.3 - 49.5 x = 28.2 ± 15.8 (56 %)
Outside Evros	0.41 - 3.12 x = 0.80 ± 0.82 (103.4 %)	0.08 - 0.12 x = 0.10 ± 0.02 (19.5 %)	0.13 - 0.44 x = 0.27 ± 0.009 (32.1 %)	3.4 - 26.0 x = 7.7 ± 6.7 (87 %)	0.37 - 4.62 x = 1.35 ± 1.22 (90.8 %)	4.6 - 38.5 x = 13.2 ± 10.2 (78 %)
Kavala Gulf	0.44 - 1.32 x = 0.66 ± 0.24 (36.0 %)	0.08 - 0.57 x = 0.18 ± 0.14 (79.9 %)	0.21 - 1.40 x = 0.45 ± 0.30 (66.8 %)	1.3 - 8.6 x = 4.90 ± 2.2 (46 %)	1.12 - 3.62 x = 1.74 ± 0.65 (37.7 %)	2.8 - 45.3 x = 15.3 ± 11.7 (77 %)

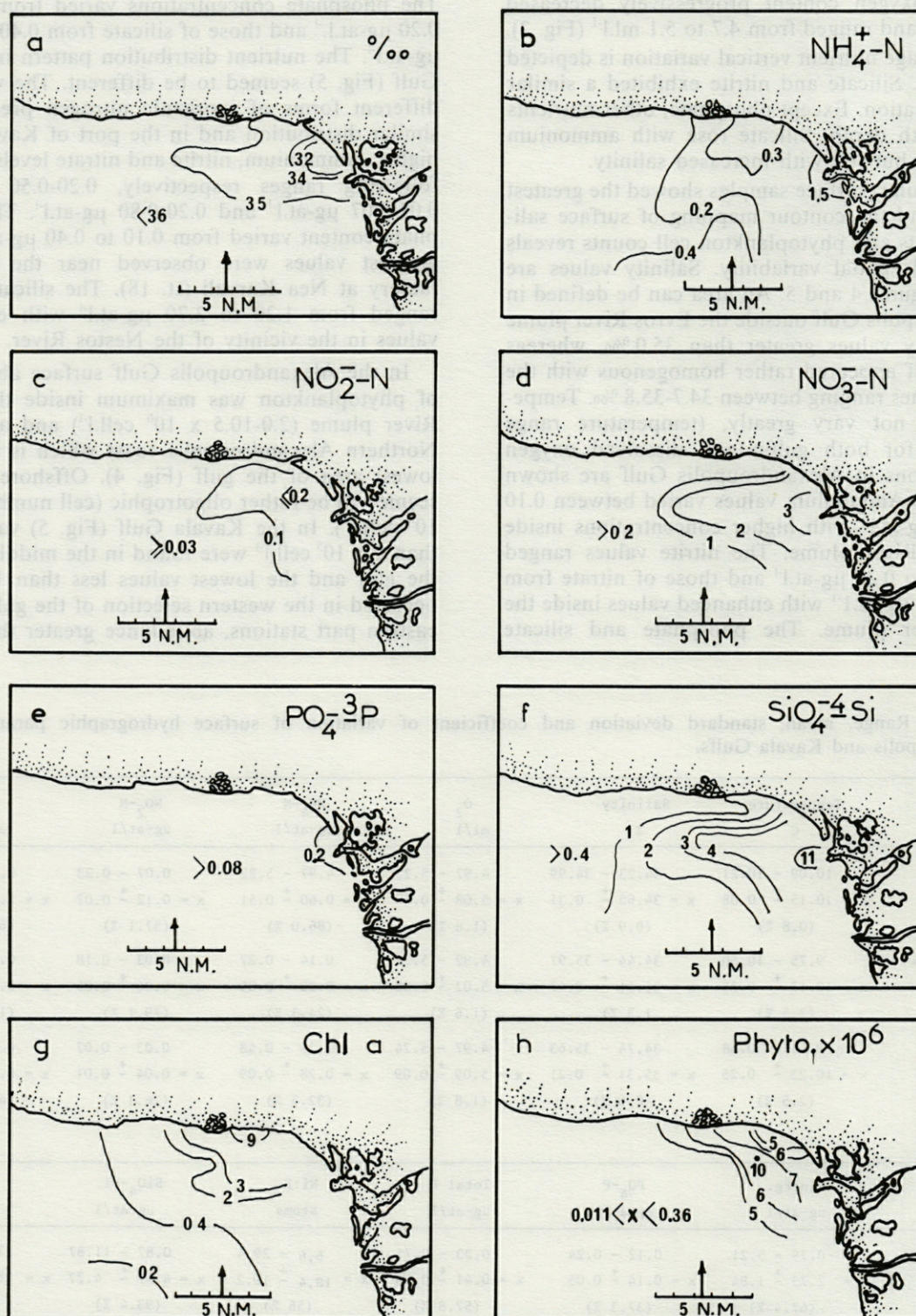


Fig. 5. — Surface contours in the Kavaka Gulf. a, salinity (‰); b, ammonia ($\mu\text{g-at.l}^{-1}$); c, nitrite ($\mu\text{g-at.l}^{-1}$); d, nitrate ($\mu\text{g-at.l}^{-1}$); e, phosphate ($\mu\text{g-at.l}^{-1}$); f, silicate ($\mu\text{g-at.l}^{-1}$); g, chlorophyll *a* ($\mu\text{g/l}$) and h, phytoplankton cell counts ($\text{N} \times 10^3 \text{ cell.l}^{-1}$).

10^5 cell.l⁻¹ were observed and the highest concentration was 9.0×10^5 cell.l⁻¹ at station 14, near the Kavala harbour.

Chlorophyll *a* follows the distribution pattern of the phytoplankton surface abundance (Figs 4 and 5). In the Alexandroupolis Gulf its concentration varied between 0.24 to 9.75 µg.l⁻¹ and the Kavala Gulf between 0.32 to 2.04 µg.l⁻¹. The lowest values were observed far from the coast. The maximum values agree with others spring chlorophyll *a* concentrations in the estuarine coastal areas in the Aegean Sea as in the Thermaikos Gulf (Friligos, 1977).

The main features in the surface distribution of nitrogen, phosphorus and silicon were very similar in the Alexandroupolis Gulf and varied in the opposite direction as the salinity. This suggests that the origin of the nutrients at least in the Alexandroupolis Gulf, was the run-off. Thus, the average ammonium nitrite, nitrate and silicate concentrations were greatest inside the Evros River plume (Table I). Note that, because of the presence of a fertilizer factory, at Nea Karvali, there was more phosphate and total phosphorus in the Kavala area. As a consequence, the N : P and Si : P ratios were lower outside the Evros River plume and in the Gulf of Kavala (Table I).

Relationships between the physical, chemical and biological parameters are shown in Table II. We observe that salinity was significantly correlated with cell number inside Evros River plume (Table II). Outside Evros River plume (Table II) tempera-

ture, ammonium and silicate were significantly correlated with cell number and diversity. Significant relationships were also found in Kavala Gulf between total phosphorus, ammonium, nitrite as well as cell number (Table II). Diversity index showed a decrease with increasing nutrient concentrations (Table II).

Table III presents an evaluation of the differences in abundance of these populations between the areas, in the Evros River plume the phytoplankton mean values (4.2×10^6 cell.l⁻¹) were undoubtedly much higher than the corresponding ones in the area outside it (1.2×10^6 cell.l⁻¹). Chlorophyll *a* concentrations, showed a similar distribution with phytoplankton abundance in the three areas. The t-tested for paired comparisons, showed that the « between areas » differences in concentrations of phytoplankton populations were significant, when it was compared the inside Evros River plume area with others. Only the differences in concentrations of phytoplankton populations were not significant outside the Evros River plume and Kavala area. The recorded similarity in phytoplankton abundance between the areas outside the Evros River plume and Kavala Gulf raised the question of whether the quantitative homogeneity was accompanied by qualitative homogeneity. Estimates of the species diversity showed substantial variation of these parameters between areas; its mean ranged from 0.14 to 2.29 bits. indiv.⁻¹ at the area inside Evros River plume, 0.28 to 3.03 bits. indiv.⁻¹ at the area outside Evros River plume and 1.56 to 3.45 bits. indiv.⁻¹ at Kavala Gulf.

Areas	Cell number correlated with	Regression equation	Correlation coefficient
Inside Evros River plume	Salinity	$\log y = 7.97x - 271.0$	0.88 (n = 5)*
Outside Evros River plume	Temperature	$\log y = -3.46x + 40.36$	-0.71 (n = 8)*
	Ammonia	$\log y = 33.18x - 0.68$	0.77 (n = 8)*
	Silicate	$\log y = -2.42x + 7.69$	-0.81 (n = 8)*
Kavala Gulf	Total phosphorus	$\log y = 1.11x + 4.91$	0.65 (n = 12)*
	Ammonia	$\log y = 1.61x + 4.88$	0.60 (n = 13)*
	Nitrite	$\log y = 13.2x + 4.75$	0.64 (n = 13)*

Areas	Diversity correlated with	Regression equation	Correlation coefficient
Outside Evros River plume	Temperature	$D = 2.74x - 26.28$	0.75 (n = 8)*
	Ammonia	$D = -22.95x + 5.70$	-0.72 (n = 8)*
	Silicate	$D = 2.00x - 0.43$	0.89 (n = 8)**
Kavala Gulf	Phosphate	$D = -2.32x + 3.14$	-0.63 (n = 13)*
	Total phosphorus	$D = -2.11x + 3.50$	-0.57 (n = 12)*

* Significant at the 5 % level

** Significant at the 1 % level

Table II. - Simple correlation between biological and physicochemical parameters.

Table III. - Range, mean, standard deviation and coefficient of variation of surface Chlorophyll *a* and surface phytoplankton in Alexandroupolis and Kavala Gulfs.

Areas	Chl-a ug/l	Abundance cell/l	Diversity bits/indiv.	t-tested for means abundance comparison	
1. Inside Evros	0.36 - 9.75	$7.2 \cdot 10^4$ - $10.4 \cdot 10^6$	0.14 - 2.29	$t_{1-2} = 2.63$	$t = 2.06^a$
River plume	$x = 3.80 \pm 5.17$ (136,2 %)	$x = 4.2 \cdot 10^6 \pm 3,6 \cdot 10^6$ (85,4 %)	$x = 0.86 \pm 1.06$ (123,0 %)	$t_{1-3} = 4.73$	$t = 2.06^a$
2. Outside Evros	0.24 - 3.58	$0.48 \cdot 10^4$ - $6.8 \cdot 10^6$	0.28 - 3.03		
River plume	$x = 1.34 \pm 1.46$ (108,3 %)	$x = 1.2 \cdot 10^6 \pm 2.3 \cdot 10^6$ (193,1 %)	$x = 1.91 \pm 0.87$ (45,5 %)	$t_{2-3} = 1.73$	$t = 2.06^b$
3. Kavala Gulf	0.32 - 2.04	$8.80 \cdot 10^4$ - $0.97 \cdot 10^6$	1.56 - 3.45		
	$x = 1.44 \pm 0.43$ (29,6 %)	$x = 0.25 \cdot 10^6 \pm 0.19 \cdot 10^6$ (75,8 %)	$x = 2.79 \pm 0.52$ (18,6 %)		

a significant at 0.05 level

b non-significant at 0.05 level

The phytoplankton taxa of quantitative importance are given in Table IV. Diatom concentrations are higher than flagellates in both gulfs by an order of magnitude. Diatom populations in Alexandroupolis Gulf approached 10^7 cell.l⁻¹. Dinoflagellates varied between 10^3 and 10^4 cell.l⁻¹ in both areas whereas, coccolithophores and silicoflagellates appeared at very low levels.

The community structure is summarised in Tables 5 and 6 giving the dominant species at each station as well as the dominance and diversity indices. The most important species in Alexandroupolis Gulf varied from station to station; once the diatom *Skeletonema costatum* dominated, the dominance index was usually higher than 95 indicating a bloom of the species. The diatoms *Nitzschia closterium* and *Rhizosolenia hebetata* and *Skeletonema costatum* as well as the flagellate *Prorocentrum adriaticum* also showed a rather significant contribution to the phytoplankton community of the area. Great variation was observed in the diversity index throughout Alexandroupolis Gulf, with exceptionnally low values along the coastal stations where the bloom

Skeletonema costatum was apparent. On the contrary, the diatom *Rhizosolenia hebetata* was the most dominant species throughout Kavala Gulf; *Nitzschia closterium* and *Prorocentrum adriaticum* appeared to be the second in dominance for the majority of the stations. The dominance index ranged between 50 and 70 in 12 out of 18 stations.

Simple correlation between phytoplankton variable such as standing crop (cell.l⁻¹), ratio of diatoms over flagellates, dominance and diversity indices was also attempted and the results are shown in Table VII. Some similarities were observed in both gulfs; standing crop was significantly correlated with D/F ratio and dominance with diversity. Cell number was also positively correlated with dominance and negatively with diversity in Alexandroupolis Gulf.

DISCUSSION

It can be assumed for temperate waters in general that the growth season normally starts with a diatom bloom in nutrient-rich waters, and that this bloom

Table IV. - Mean values and range (cell/l) of the most important groups in Kavala and Alexandroupolis Gulfs.

Taxa	Kavala Gulf		Alexandroupolis Gulf	
	Mean (cell/l)	Range (cell/l)	Mean (cell/l)	Range (cell/l)
Diatoms	2.2×10^5	8.4×10^4 - 9.5×10^5	2.3×10^6	1.8×10^3 - 7.6×10^6
Dinoflagell.	2.2×10^4	4.2×10^3 - 5.5×10^4	1.2×10^4	2.6×10^3 - 6.3×10^4
Coccolith.	7.5×10^2	2.0×10^2 - 1.7×10^3	1.0×10^3	5.0×10^2 - 3.1×10^3
Silicofl.	1.2×10^3	2.0×10^2 - 3.4×10^3	1.4×10^3	2.0×10^2 - 2.2×10^3

develops in a near exponential fashion until the nutrients in the euphotic layer are consumed. Later the phytoplankton stocks are quite small; grazing contributes to this, and the supply of nutrients for further growth is in the main restricted to that brought about by the recycling of organic matter within the euphotic layer. Pycnocline or the stability of the water masses severely restrict the transport of nutrients from the nutrient-rich waters below. This stability (or a pycnocline not too deep), is necessary to prevent phytoplankton from being transported to the unfavourable light regimes at greater depths (Sverdrup, 1953). In estuaries and fjords, the stability is present early in the year (being salinity dependent), and a bloom may develop as early as in late March (Baarud *et al.*, 1974; Friligos, 1977; Saksaug, 1972).

The vertical distribution in the Alexandroupolis and Kavala areas (Fig. 2) shows a correlation between density and salinity. Obviously, the presence of freshwater plays an important part. Thus in estuary such as the Alexandroupolis Gulf the major freshwater input is at the head, where it forms a thin surface layer (Fig. 4). In contrast, the Kavala Gulf receives only minor amount of freshwater directly from the Nestos River. The outflowing water from Evros River can be well defined as an estuarine area sharply bounded as « Evros stream », well several kilometers seawards. The 35 ‰ salinity was accepted as boundary value since it represents the mean salinity for Alexandroupolis surface waters (Frigilos, 1986). Inside the Evros River plume the low salinity waters are also characterised by their high amount of nutrients (Table I).

Variation of nutrient ratios (by atoms) in coastal waters and estuaries have been reported by many workers (Cooper, 1937 ; Ketchum *et al.*, 1958; Herman *et al.*, 1968; Friligos, 1977). The highest N : P ratio was found inside the Evros in water with the lowest salinity. This indicate the influence that fresh water run-off has on the relative concentration of inorganic nitrogen and phosphate. Also the fluctuations in the ratio of silicate to phosphate (by atoms) shows clearly the influence of river discharges. Inside the Evros River plume, the ratio increased through the gain in silicate and reduction of phosphate.

Phytoplankton abundance and taxonomic diversity depend upon the supply of nutrients in natural waters. This is indicated by our regression analysis (Table II) where cell number increases and diversity decreases with increasing nutrient concentrations except in the case of silicate. Cell number and diversity were highly correlated with temperature, ammonium and silicate outside the Evros River plume. Cell number was highly correlated with total phosphorus, ammonium and nitrite whereas, diversity was correlated with phosphate and total phosphorus in Kavala Gulf. However inside the Evros

River plume there is a correlation between the cell number and the salinity but not with the nutrients concentration. Ammonium and silicate seem to play the most important role in controlling phytoplankton standing crop and diversity outside the Evros River plume. Ammonium also seems to be an important factor in the regulation of phytoplankton abundance and phosphate to affect phytoplankton diversity in the area of Kavala Gulf.

Significant differences between the inside Evros River plume and the other areas were noticed (Table III); the analysis of variance showed that the « between areas » differences in concentrations of phytoplankton populations were significant at 0.05 level. It is more likely that the differences in standing crop between the inside Evros River plume and

Table V. - Dominance (δ) and diversity (D) indices of phytoplankton in Alexandroupolis Gulf.

St.	Dominant species	δ	D
A 1	<i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran <i>Phaeocystis puchetti</i> (Lagerheim)	50.81	2.41
A 2	<i>Nitzschia closterium</i> (Ehr.) W. Sm. <i>Prorocentrum adriaticum</i>	67.61	2.49
A 3	<i>Skeletonema costatum</i> (Gr.) Clev. <i>Rhizosolenia fragilissima</i> Berg.	41.82	2.45
A 4	<i>Phaeocystis puchetti</i> (Lagerheim) <i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran	67.57	2.59
A 5	<i>Nitzschia closterium</i> (Ehr.) W. Sm. <i>Skeletonema costatum</i> (Gr.) Clev.	63.59	2.99
A 6	<i>Prorocentrum adriaticum</i> Schil. <i>Nitzschia closterium</i> (Ehr.) W. Sm.	95.43	1.36
A 7	<i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran. <i>Nitzschia closterium</i> (Ehr.) W. Sm.	40.51	3.03
A 8	<i>Phaeocystis puchetti</i> (Lagerheim) <i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran.	75.32	2.21
A 9	<i>Skeletonema costatum</i> (Gr.) Clev. <i>Prorocentrum adriaticum</i> Schil.	54.12	2.73
A10	<i>Skeletonema costatum</i> (Gr.) Clev. <i>Nitzschia closterium</i> (Ehr.) W. Sm.	99.27	0.14
A11	<i>Skeletonema costatum</i> (Gr.) Clev. <i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran.	98.47	0.21
A15	<i>Skeletonema costatum</i> (Gr.) Clev. <i>Nitzschia closterium</i> (Ehr.) W. Sm.	86.26	1.38
A16	<i>Skeletonema costatum</i> (Gr.) Clev. <i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran.	82.22	1.88
A17	<i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran. <i>Skeletonema costatum</i> (Gr.) Clev.	60.65	2.76
A18	<i>Skeletonema costatum</i> (Gr.) Clev. <i>Nitzschia closterium</i> (Ehr.) W. Sm.	98.06	0.28
A19	<i>Skeletonema costatum</i> (Gr.) Clev. <i>Nitzschia closterium</i> (Ehr.) W. Sm.	97.61	0.53
A20	<i>Skeletonema costatum</i> (Gr.) Clev. <i>Nitzschia closterium</i> (Ehr.) W. Sm.	96.08	0.55
A2	<i>Skeletonema costatum</i> (Gr.) Clev. <i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran.	98.28	0.22

Table VI. - Dominance (δ) and diversity (D) indices of phytoplankton in Kavala Gulf.

St.	Dominant species	δ	D
K 1	<i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran. <i>Nitzschia closterium</i> (Ehr.) W. Sm.	62.73	2.94
K 2	<i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran. <i>Nitzschia closterium</i> (Ehr.) W. Sm.	52.50	3.45
K 3	<i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran. <i>Prorocentrum adriaticum</i> Schil.	65.33	2.61
K 4	<i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran. <i>Rhizosolenia delicatula</i> Cl.	44.57	3.14
K 5	<i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran. <i>Prorocentrum adriaticum</i> Schil.	46.51	3.51
K 6	<i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran. <i>Nitzschia closterium</i> (Ehr.) W. Sm.	65.06	2.85
K 7	<i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran. <i>Rhizosolenia delicatula</i> Cl.	75.79	2.36
K 8	<i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran. <i>Rhizosolenia delicatula</i> Cl.	70.63	2.48
K 9	<i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran. <i>Rhizosolenia delicatula</i> Cl.	56.93	2.99
K10	<i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran. <i>Skeletonema costatum</i> (Gr.) Clev.	53.80	3.15
K11	<i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran. <i>Skeletonema costatum</i> (Gr.) Clev.	62.83	3.01
K12	<i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran. <i>Nitzschia closterium</i> (Ehr.) W. Sm.	56.31	3.15
K13	<i>Skeletonema costatum</i> (Gr.) Clev. <i>Nitzschia closterium</i>	61.37	2.75
K14	<i>Skeletonema costatum</i> (Gr.) Clev. <i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran.	92.71	1.56
K15	<i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran. <i>Skeletonema costatum</i> (Gr.) Clev.	80.04	1.82
K17	<i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran. <i>Nitzschia closterium</i> (Ehr.) W. Sm.	78.12	2.33
K18	<i>Rhizosolenia hebetata</i> (Hen.) Gran. <i>Skeletonema costatum</i> (Gr.) Clev.	62.62	2.96

the other areas are due to the amount of nutrients and to differences in water column stability which is related to the freshwater run-off. The surface layer outside Evros River plume and Kavala Gulf are deeper than that found inside Evros River plume and are less stratified. In general the abundance values recorded at the different stations in the Kavala Gulf are comparable to maximum values obtained in the Mediterranean basin in Algeria (7.6×10^5 cell.l⁻¹), Monaco (1×10^5 cell.l⁻¹) and Crete (4.6×10^5 cell.l⁻¹) (Bernard, 1967) as well as Gulf of Naples (5×10^5 cell.l⁻¹; Carrada *et al.*, 1981). However the maximum values of abundance dominated by a few species in the Alexandroupolis Gulf amounted to $3.6-10.4 \times 10^6$ cell.l⁻¹ are high even when compared to Egyptian Mediterranean phytoplankton populations three weeks after the annual Nile flood (2.4×10^6 cell.l⁻¹; Halim, 1960).

The average cell number in Alexandroupolis and Kavala Gulfs (Table IV) shows that diatoms dominate in the community often observed in Greek coastal waters (Ignatiades, 1979). Offshore stations in Alexandroupolis Gulf (1-6) did not show any particular trend as far as the dominance of a species is concerned (Tables V, VI). However in the stations spaced along the coastal areas of the Gulf *Skeletonema costatum* prevailed and in some cases formed 90 % of the phytoplankton community. The dominance of the diatom *Rhizosolenia hebetata* in Kavala Gulf is a rather unusual occurrence in Greek waters since so far only *Chaetoceros* species have been found dominant in phytoplankton assemblages of the Aegean Sea, during March 1967 (Ignatiades, 1969). Very high dominance of *Skeletonema costatum* in stations 13 and 14 is possibly associated with high phosphate concentrations prevailing in the vicinity of the Kavala harbour. Summer phytoplankton samples from other Greek coastal waters (Ignatiades, 1969) were poorer in standing stock levels ($10^4 - 10^5$ cell.l⁻¹) but richer in diatom species with domination of *Skeletonema* populations. Similar blooms of *Skeletonema costatum* have been reported by Ganapati & Raman (1979), Marshall *et al.*, (1981) and Hallegref (1981) during winter and spring.

Correlations of the standing crop, D/F ratio, dominance and diversity index (Table VII) seemed to be highly significant in most cases. D/F ratio and standing crop were mainly influenced by fluctuations of the diatom populations. Diatom blooms due to one or two species increase the D/F ratio and at the same time decrease diversity. Margalef (1967) maintains from studies on marine systems that productivity seems to show good correlation with species diversity. The high correlation ($r = -0.91$) between standing crop and diversity in Alexandroupolis Gulf emphasised the application of Margalef's ideas studied and contributes towards the ecological significance of Margalef's statement. Also, this opinion seems to be the case in our phytoplankton data; the dominance of *Skeletonema costatum* populations is coupled with low diversity of biota.

Table VII. - Correlations between phytoplankton biomass (cell/l), D/F ratio, dominance (δ) and diversity (D) in Kavala (upper triangle) and Alexandroupolis (lower triangle) Gulf.

df = 17; $r_{0.05} = 0.46$, $R_{0.01} = 0.57$.

KAVALA GULF				
	cell/l	D/F	δ	D
cell/l		0.58**	0.29	- 0.36
D/F	0.55*		0.81**	- 0.81**
δ	0.83**	0.41		- 0.95**
D	- 0.91**	- 0.56*	- 0.82**	
ALEXANDROUPOLIS GULF				

Further future studies on phytoplankton blooms can possibly reveal the ecological generalization of the above concepts in extreme conditions of community structure.

REFERENCES

- BECACOS-KONTOS T., 1977. Primary production and environmental factors in an oligotrophic biome in the Aegean Sea. *Mar. Biol.*, 42 : 93-98.
- BERNARD F., 1967. Research on phytoplankton and pelagic protozoa in the Mediterranean Sea from 1953 to 1966. *Oceanogr. mar. Biol.*, 5 : 205-229.
- BLASCO D., 1974. Etude du phytoplancton du Pétaion (mer Egée) en mars 1970. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 22 : 65-70.
- BAARUD T., B.H. FOYN, P. HJELMFOSS & A.K. OVERLAND, 1974. The natural history of the Hardanger-fjord. The phytoplankton in 1955-56. *Sarsia*, 55 : 63-98.
- CARRADA G., T.S. HOPKINS, G. BONADUCE, A. IANORA, D. MARINO, M. MODIGH, M.D.A. RIBERA & B.C. SCOTTO, 1980. Variability in hydrographic and biological features on the Gulf of Naples. *Mar. Ecol.*, 1 : 105-120.
- COOPER L.H.N., 1937. On the ratio of nitrogen to phosphorus in the sea. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 22 : 177-182.
- FRILIGOS N., 1977. Seasonal variations of nutrient salts, dissolved oxygen and chl *a* in Thermaikos Gulf (1975-76). *Thalassia Jugos.*, 13 : 327-342.
- FRILIGOS N. & Th. KOUSSOURIS, 1984. Preliminary observations on sewage nutrient enrichment and phytoplankton ecology, in the Thermaikos Gulf. *Vie Milieu* 34 (1) : 35-39.
- FRILIGOS N., 1984. Local changes of salinity and nutrients and processes contributing to the nutrient distributions off the Evros River in the North Aegean Sea. Paper presented at the VIII International Symposium « chemistry of the Mediterranean », Primosten, May 16-24, 1984.
- GANAPATI P.N. & A.V. RAMAN, 1979. Organic pollution and Skeletonema blooms in Visakhapatnam harbour. *Indian J. mar. Sci.*, 8 : 184-187.
- HALLEGRAEFF M., 1981. Seasonal study of phytoplankton pigments and species at a coastal station off Sydney : Importance of diatoms and the Nannoplankton. *Mar. Biol.*, 61 : 107-118.
- HALIM Y., 1960. Observations on the Nile bloom of phytoplankton in the Mediterranean. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 26 : 57-67.
- HERMAN S.S., J.A. MIHURSKY & A.T. McERLEAN (1968). Zooplankton and environmental characteristics of the Patuxent River estuary. *Chesapeake Sci.*, 9 : 67-82.
- IGNATIADES L., 1969. Annual cycles, species diversity and succession of phytoplankton in lower Saronikos Bay, Aegean Sea. *Mar. Biol.*, 3 : 196-200.
- IGNATIADES L., 1974. The phytoplankton distribution in a tidal area. *Bot. mar.*, 17 : 55-59.
- IGNATIADES L., 1979. The influence of water stability on the vertical structure of a phytoplankton community. *Mar. Biol.*, 52, 97-101.
- KETCHUM B.H., R.F. VACCARO & N. CORWIN, 1958. The annual cycle of phosphorus and nitrogen in New England coastal waters. *J. mar. Res.*, 17 : 282-301.
- LUND J.W.G., C. KIPLING & E.D. LECREN, 1958. The inverted microscope method of estimating algal members and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia*, 11 : 143-170.
- MARGALEF, R., 1967. Some concepts relative to the organization of plankton. *Oceanogr. mar. Biol.*, 5 : 257-289.
- MARSHALL H.G., K.K. NESINS & S.J. CIBIC, 1981. Phytoplankton studies within the Virginia Barrier Island Channels. *Castanea*, 46 : 89-99.
- McNAUGHTON S.J., 1967. Relationship among functional properties of California grassland. *Nature*, 216 : 168-169.
- RYTHER J.H. & W.M. DUNSTAN, 1971. Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment. *Science*, N.Y., 171 : 1008-1013.
- SAKSHAUG E., 1972. Phytoplankton investigations in Trondheimsfjord, 1963-1966. *K. norske vidensk. Selsk. skr.* 1 : 1-56.
- SATSMADJIS J., 1978. The simultaneous determination of nutrients by autoanalyser in Greek coastal waters. *Thalassogr.*, 2 : 173-189.
- SVERDRUP H.U., 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 18 : 287-295.
- THERIANOS A., 1974. Bank arrangements and the geographical distribution of the draining areas in Greece. (In Greek). *Bull. geol. Soc. Greece*, 11 : 28-57.
- THOMAS W., 1976. Surface nitrogenous nutrients and phytoplankton in the northeastern tropical Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 11 : 393-400.

Reçu le 12 novembre 1986; received November 12, 1986

Accepté le 23 janvier 1987; accepted January 23, 1987.

FIRST REPORT OF *PROCHLORON* IN ASSOCIATION WITH THE GENUS *POLYSYNCRATON* DIDEMNID ASCIDIAN (TUNICATA)

G. DUCLAUX (1), F. LAFARGUE (2) and M. WAHL (3)

(1) Laboratoire de Biologie Végétale Marine, Université P. et M. Curie, 7 quai St Bernard, 75005 Paris, France

(2) Laboratoire Arago, Université P. et M. Curie (Paris VI),
UA 117, 66650 Banyuls-sur-Mer, France

(3) Laboratoire Arago, Université P. et M. Curie (Paris VI), UA 117, 66650 Banyuls-sur-Mer, France
and Abt. Mar. Okol. Syst. Universität Kiel, FRG.

PROCHLOROPHYTES
POLYSYNCRATON
ASCIDIE DIDEMNIDAE
ASSOCIATION

RÉSUMÉ. — Pour la première fois des Prochlorophytes ont été trouvées associées au genre *Polysyncraton*, Ascidie Didemnidae (Tunicier). L'espèce *Polysyncraton bilobatum* Lafargue, 1968 est commune aux îles Galapagos ainsi que sur les côtes d'Europe et sur les côtes occidentales d'Afrique. Il s'agit d'une espèce clé dans la lignée évolutive des Didemnidae sur les côtes de France et probablement dans le monde.

PROCHLOROPHYTA
POLYSYNCRATON
DIDEMNID ASCIDIAN
ASSOCIATION

ABSTRACT. — This is the first report of Prochlorophyta in association with the genus *Polysyncraton*, a Didemnid Ascidian (Tunicata). The species *P. bilobatum* Lafargue, 1968 is common near Galapagos islands as well on the European and the West-African coasts. It is a key species in the evolutive line of the Didemnidae in the French coast and probably in the world.

INTRODUCTION

From January 27 to February 10, 1978 an oceanographic cruise aboard the vessel « Alpha Helix » explored Galapagos waters. Several of the SCUBA dive collections yielded a species of didemnid ascidians possessing associated unicellular algae of the genus *Prochloron* Lewin 1977, 1984, belonging to the Prochlorophyta Lewin 1976. We then investigated the distribution of this association within the upper 20 m of the infralittoral zone. The ascidian *Polysyncraton bilobatum* taxonomically intermediate between the genera *Polysyncraton* and *Didemnum* also thrives on European and West-African coasts.

On the Galapagos coasts the ascidians possessing associated procariotic algae either belong to the didemnid genus *Polysyncraton* or to the polycitorid genus *Cystodytes*. The *Prochloron* cells are attached in a very loose manner to theses ascidians colony surface. This association is non-obligate.

This is the first report of Prochlorophyta in association with the genus *Polysyncraton*. The species also is common on the European and the West-African coasts.

Most of the colonial ascidians containing associated unicellular Prochlorophyte algae belong to the family Didemnidae (Lewin and Cheng 1975; Newcombe and Pugh 1975; Kott 1977, 1980; Lewin 1984). Examples from other ascidian families have not been found in obligate association (Kott *et al.*, 1984).

MATERIAL AND METHODS

The colonies of didemnids were collected by SCUBA diving. A gentle menthol anaesthesia preceded fixation by 7 % neutral formaldehyde in seawater. Zooids and larvae were stained and embedded in resin for microscopic study. For detailed methods see Lafargue (1968) and Lafargue & Wahl (1987).

RESULTS

The Galapagos form of this didemnid species is, the colour except, identical to the European *Polysyncraton bilobatum* Lafargue, 1968, as is apparent from

the following description :

Polysyncraton bilobatum Lafargue, 1968 (Fig. 1 and 2)

Synonymy : *Polysyncraton bilobatum* Lafargue, 1968 p. 401; Lafargue 1975, p. 134; Pars Medioni 1970 p. 38.

Simplified identification file :

Average thickness of colonies is 1 mm. They are white, green or pink colored. The white form is lacking associated algae.

Spicules (Fig. 1D, fig. 2) are of stellate shape with 10-20 rays per optical hemisphere and a mean diameter of approximately 20 μ m. Their density in a colony varies within a population : extremely dense in some specimens, coarse in others.

Zoid length is about 1.5 mm. The opening of the oral siphon shows 12 tentacles (Fig. 1,E). There are 4 rows of stigmata with 5-7 stigmata per half-row. The atrial aperture is large in the well relaxed zoid. The wing-shaped vertical spiculogenic organs are to be found close to the rim of the atrial aperture

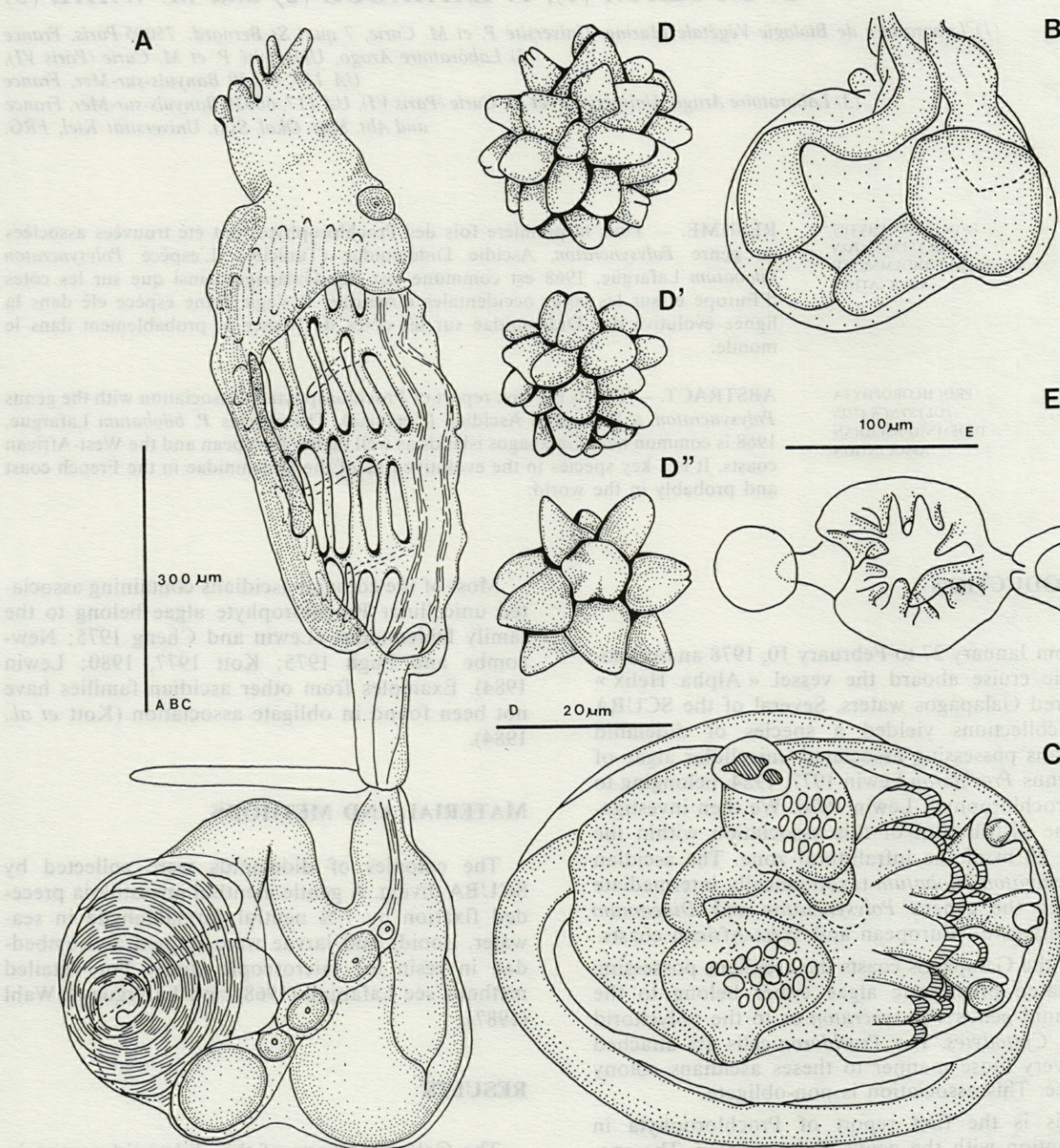


Fig. 1. — *Polysyncraton bilobatum* Lafargue, specimens from Galapagos islands. A, zooid; B, digestive gut; C, larva; D,D', spicules; E, buccal tentacle.

between the second and the third row of stigmata (Fig. 1 A). The muscular appendix is anchored near the oesophageal neck. The intestine is doubly looped (Fig. 1B).

Gonads (Fig. 1A) lie on the left side. The testis is characteristic for the species : it consists of two tightly joined hemispheres. The spermduct forms a spiral of 7-8 tight coils. The ovary does not differ from the family's type. The larva (Fig. 1C) large (600 x 450 μ m) and gemmiparous, is characteristic for the genus : 3 adhesive papillae and 7-8 pairs of lateral

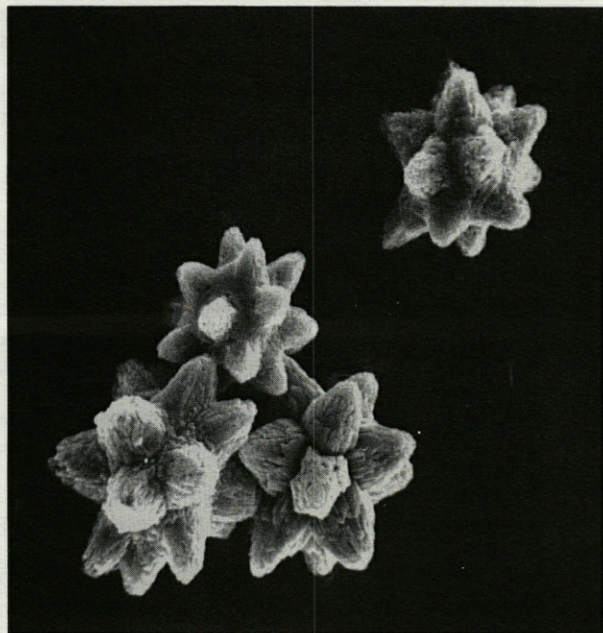


Fig. 2. — Spicules of *Polysyncraton bilobatum* Lafargue seen in the SEM, specimens from Galapagos islands.

ampullae (according to age) in two planes parallel to that defined by the papillae. The oozoid in Fig. 1C has produced a blastozoid. The first can be identified by its sensory vesicle.

Ecology : infralittoral zone. *Prochloron* is found on the colonies between 8-12 m (although the range of the host is from 2 to 20 m).

Distribution : french coasts (Channel, Atlantic, Mediterranean), west-African coast (F. Monniot, 1969) and Galapagos Islands.

TAXONOMIC DISCUSSION

Polysyncraton bilobatum Lafargue, 1968, is an intermediate form between the genera *Polysyncraton* and *Didemnum*. The divided testis, the loosely coiled spermduct and the gemmiparous larva are distinctive characters of the genus *Polysyncraton*. The genus

Didemnum, on the other hand, possesses a whole testis, a tightly coiled spermduct and larvae that are not gemmiparous. Its imperceptibly divided testis and the touching coils of its spermduct make *P. bilobatum* an evolutive link with mixed characters of the two genera.

The specimens collected near the Galapagos Islands have been attributed to *Polysyncraton bilobatum* Lafargue, 1968, because we consider the observed differences with the species type too small to justify the constitution of a new species. These differences are : the color (the species type rarely being white, but normally orange-yellow); the length of the muscular appendix (which too, is smaller in the Galapagos specimens : 25 instead of 35 μ m). Neither can the absence or presence of symbiotic algae of the genus *Prochloron* be regarded as an argument in favor of a separation of species : the association *Prochloron* - *Polysyncraton bilobatum* is not obligate and even if, in general, European *P. bilobatum* do not have symbiotic algae, there are exceptions (Lafargue *et al.*, 1986). One of us (M.W.) has recently found filamentous *Cyanobacteria* associated in a quite similarly loose, superficial manner to *P. bilobatum* of Banyuls-sur-Mer, french Mediterranean (unpubl.).

In the evolutionary history of the Didemnidae, *P. bilobatum* has been playing a key-role : 17 didemnid species of the French coast seem to have been descended from it : 12 species of the genus *Didemnum*, 4 belonging to the genus *Trididemnum* and 1 *Didemnopsis* species (Lafargue, 1983).

THE PROCHLORON - P. BILOBATUM ASSOCIATION

Within the Galapagos archipelago the distribution of *Prochloron* is quite heterogenous. It varies with depth and locality. They are most abundant in the western part of the area. Tagus Cove, on the west coast of Isabella Island is by far the richest locality, both with regard to hard and soft bottom. The optimum depth range seems to lie between 8 and 12 m. The volcanic stone may be covered to more than 60 % by ascidians, which in their turn, have up to half of their surface occupied by *Prochloron*, thus appearing greenish or pinkish. The algal cover of the colonies is not uniform, either : fissures and those parts sheltered in microcavities are greenest (most densely covered). Those colonies most exposed to sunlight (on horizontal, shallow substratum) lack algae. In this context it is interesting to note that light may play an important role in larvae release and larval behaviour (Olson, 1983) : Didemnid larvae that contain symbiotic algae are released at noon (when light intensity is highest) thus enabling them during fixation to avoid too intensely irradiated localities.

Close-up investigation of *P. bilobatum* colonies show that the localisation of the *Prochloron* cells is positively superficial like in *Cystodytes*. The algae are restricted to the outer colony surface where they are most densely packed around the oral siphon openings. They do not seem to enter the cloacal network nor the larval tunic. This is an example of an extracellular association so loose, that the algae sometimes detach from the colonies during collection. Other species of didemnid ascidians show a much closer association with *Prochloron* and, in some instances, metabolic exchanges have been shown to take place (Hardy *et al.*, 1981; Muller *et al.*, 1984), as has been for phagocytosis (Cox, 1983).

In tropical seas the cases of unicellular procaroytes (*Cyanophyta*, *Prochlorophyta*) living on or within didemnid ascidians are numerous. Species of the didemnid genera *Lissoclinum*, *Diplosoma*, *Polysyncrator*, *Didemnum*, *Trididemnum* may exhibit such associations.

Cox (1986) give comparison of *Prochloron* from different hosts by structural and ultrastructural characteristics. Using different criteria *Prochloron* cells can be divided into three quite clear-cut groups : group I where all *Prochloron* cells living on the external surface of the hosts, group II with *Prochloron* cells apparently engulfed by hosts cells, group III the cloacal-cavity symbiosis which represents the most advanced stage of the symbiosis.

The most primitive stage is seen in *Polysyncrator bilobatum*.

ACKNOWLEDGEMENTS — One of us (F.L.) gratefully acknowledges a financial support from the French Ministry of Foreign Affairs for the participation in this oceanographic expedition.

REFERENCES

- COX G., 1983. Engulfment of *Prochloron* cells by cells of the ascidian *Lissoclinum*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 63 (1) : 195-198.
- COX G., 1986. Comparison of *Prochloron* from different hosts. I. structural and ultrastructural characteristics. *New Phytol.*, 104 : 429-445.
- KOTT P., 1977. Algal supporting didemnid ascidians of the Great Barrier Reef. In Proc. Third International Reef symposium (University of Miami, Florida). 1 : 615-621.
- KOTT P., 1980. Algal-bearing didemnid Ascidians in the Indo-West Pacific. *Mem. QD Mus.* 20 (1) : 1-47.
- KOTT P., PARRY D.L. & COX G.C., 1984. Prokaryotic symbionts with a range of Ascidian hosts. *Bull. mar. Sci.*, 34 (2) : 308-312.
- LAFARGUE F., 1968. Les peuplements sessiles de l'archipel de Glénan. II. Les Didemnidae. Systématique-Ecologie. *Vie Milieu*, 19 (2A) : 353-446.
- LAFARGUE F., 1975. Révision taxonomique des Didemnidae des côtes de France (Ascidies composées). Description des espèces de Banyuls-sur-Mer. Genre *Polysyncrator*. *Vie Milieu*, 25 (1A) : 133-164.
- LAFARGUE F., 1983. Evolution des Ascidies Didemnidae. 1. Cas des espèces françaises. *Vie Milieu*, 33 (1) : 1-15.
- LAFARGUE F., RAMOS A.A., TURON X., BANAIGS B. & WAHL M., 1986. The littoral ascidians of the spanish mediterranean. I. From Port Bou to the Islas Medas. *Vie Milieu*, 36 (2) : 133-139.
- LAFARGUE F. & WAHL M., 1987. The didemnid ascidian fauna of France. *Ann. Inst. Oceanogr. Paris*, 63 (1) : 1-46.
- LEWIN R.A., 1976. Prochlorophyta as a proposed new division of algae. *Nature (Lond.)*, 261 : 697-698.
- LEWIN R.A., 1977. *Prochloron* type genus of the Prochlorophyta. *Phycologia*, 16 : 217.
- LEWIN R.A., 1984. *Prochloron*. A status report. *Phycologia*, 23 (2) : 119-123.
- LEWIN R.A. & CHENG L., 1975. Associations of microscopic algae with didemnid ascidians. *Phycologia*, 14 (3) : 149-152.
- MEDIONI A., 1970. Ascidies du benthos rocheux de Banyuls-sur-Mer. Didemnidae (Ascidies composées). *Vie Milieu*, 21 (1A) : 25-48.
- MONNIOT F., 1969. Sur une collection d'Ascidies composées de Dakar. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, 2e sér. 41 (2) : 426-457.
- MULLER E.G., MAIDHOF A., ZAHN R.K., CONRAD J., ROSE T., STEGONOVICH P., MULLER I., FRIESE U. et UHLENBRUCK G., 1984. Biochemical basis for the symbiotic relationship *Didemnum-Prochloron* (Prochlorophyta). *Biol. cell.*, 51 : 381-388.
- NEWCOMBE E.H. et PUGH T.D., 1975. Blue-green algae associated with ascidians of the Great Barrier Reef. *Nature*, 253 : 533-534.
- OLSON R.R., 1983. Ascidian-*Prochloron* symbiosis : the role of larval photoadaptations in midday larval release and settlement. *Biol. Bull. mar. biol.*, Lab. Woods Hole 165 (1) : 221-240.
- PARDY R.L. & LEWIN R.A., 1981. Colonial ascidians with prochlorophyte symbiots : evidence for translocation of metabolites from alga to host. *Bull. mar. Sci.*, 31 (4) : 817-823.

Reçu le 26 novembre 1987; received November 26, 1987.
 Accepté le 1er février 1988; accepted February 1st, 1988.

ANTS AS COLONIZING AGENTS OF PINE STUMPS IN SAN JUAN DE LA PEÑA (HUESCA, SPAIN)

J. FRANCH (1) and X. ESPADALER (2)

(1) Departamento de Ecología, Universidad
Autónoma de Barcelona, Bellaterra, Barcelona, Spain.

(2) Departamento de Zoología, Universidad Autónoma de
Barcelona, Bellaterra, Barcelona, Spain.

FOURMIS
PINUS SYLVESTRIS
COLONISATION
SUCCESSION
SOUCHES

RÉSUMÉ — Un total de 68 souches de *Pinus sylvestris* qui avaient été coupées entre 1 et 16 ans avant cette étude ont été analysées afin de décrire la succession des Invertébrés. Dans la même zone plusieurs microhabitats ont été également étudiés à la recherche des Fourmis. Un total de 25 espèces de Fourmis a été recensé mais 16 espèces seulement nidifient dans les souches. L'occupation de l'écorce et de l'espace subcortical commence l'année suivant la coupe des arbres et arrive à son maximum (100 % des souches) quatre ans plus tard. L'invasion du bois commence à ce moment et atteint son maximum (54 % des souches) 13 ans après la coupe. Dans tous les micro-habitats la forme d'occupation coïncide avec celle de la faune édaphique.

ANTS
PINUS SYLVESTRIS
COLONISATION
SUCCESSION
STUMP

ABSTRACT — A total of 68 stumps of *Pinus sylvestris* cut between 1 and 16 years before this study were analysed in order to describe the invertebrate succession. Within the same area several microhabitats were also studied in search of ants' nests. The number of formicid species found was 25 although only 16 were nesting on pine stumps. The ants occupation of the bark and underbark begins the year after the thinning and reaches a maximum (100 % of the stumps) four years later; the invasion of the softwood starts at this time and reaches a maximum (54 % of the stumps) 13 years after the cutting. In all microhabitats this pattern of occupation coincides with that of the edaphic fauna.

INTRODUCTION

As part of the broad ecological study M.A.B. project n. 150 (Balcells, 1983a) one of us studied the decomposition of pine (*Pinus sylvestris*) stumps in the forest of San Juan de la Peña (Franch, 1985). The invertebrate succession colonizing them was studied in depth and it was seen that the presence of formicids is an important element of the succession.

In the same area several microhabitats (i.e. soil, under stones, piles of dead branches) were independently studied in search of formicid nests. A general but not quantitative sampling was also carried out looking for individual specimens.

DESCRIPTION OF THE STUDY AREA

The San Juan de la Peña massif is situated in the province of Huesca in the north of Spain. It is the remains of a massive conglomerate syncline that

rests of the marls of the Interior Depression, constituting an inverted relief through differential erosion. Steep cliffs border the syncline, but its interior relief is relatively smooth with an altitudinal difference of nearly 400 m between the highest and lowest points. San Salvador, at the western most end, is the highest peak with an altitude of 1 556 m above sea level. Coniferous forest occupy the upper part of the conglomerate shield, with *Abies alba* and beech trees in the depressions and drainage channels and *Pinus sylvestris* in the ridges. A forest of *Pinus sylvestris* with beech trees in the depressions and an undergrowth of holly trees, occupies the lower part, known as Monte Pano. *Pinus clusiana* trees appear on the steeper sunny slopes.

Groves of evergreen oaks are found at the foot of the south-facing cliffs, colonizing the colluvium and the sunny slopes to the left of the Santa Cruz gorge. Mixed forest, with a rich variety of tree species, such as beech, lime, ash, maple and hazel, etc... appear at the foot of the north-facing steep rocks. Mossy pine groves, with *Pinus sylvestris* and box in the

undergrowth are found further down, always on the shady side. Prickly pads of *Echinopartium horridum* occupy the crest which border the syncline. For a more detailed description of the massif see Puigdefabregas (1973) and Balcells (1983b).

For the most part our research was carried out in an area occupied by a *Pinus sylvestris* forest with an undergrowth of *Ilex aquifolium*, but in order to include pine stumps of ten years of age we also took some samples in a *Pinus sylvestris* forest with an undergrowth of *Buxus sempervirens*, as well as in a mixed forest of *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvaticus*.

MATERIAL AND METHODS

1. The sampling of pine stumps

The pine stumps were taken from thinnings done periodically by ICONA (Instituto para la Conservación de la Naturaleza), thus their age (i.e. the number of years since they had been cut off) was precisely known. Field work was carried out throughout the period 1976-1977; monthly distribution of sampling is summarised in Table IA, and informa-

Table I. — A, number of stumps sampled during different months; B, number of stumps (A), mass of hardwood (B), softwood (C), bark (D) and area (m²) of underbark studied (E). Mass in kg.

A													
Year of thinning	1	2	3	Month of sampling					10	11	12	Total	
				4	5	6	7	8	9				
1960	1	1	3	1	2	-	-	2	-	-	-	8	
1963	-	-	4	2	3	-	-	1	-	2	1	13	
1966	-	-	4	-	4	3	-	6	-	-	-	17	
1969	-	-	2	1	-	3	-	5	-	-	-	11	
1972	-	-	-	5	-	1	-	4	-	-	-	10	
1975	-	-	2	3	-	1	-	3	-	-	-	9	
TOTAL	1	1	15	12	9	8	0	21	0	2	1	68	

B						
Year of thinning	Stump age	A	B	C	D	E
1975	1	3	21	42	4.4	1
1975	2	6	42	83	8.6	1.9
1972	4-5	10	66	114	14	3
1969	7-8	11	47	65	10	2.2
1966	10-11	17	98	138	22	4.7
1963	13-14	13	52	51	13	2.7
1960	16-17	8	44	42	9.8	2.1

tion about stump ages and their quantities is contained in Table IB. It should be noted that although each thinning was sampled during both years (1976-1977) only the specimens arising from the 1975 thinning were studied separately. The size departures of samples from different ages are a consequence of the availability of stumps. On average, pine stumps were of some 30 cm in height and 45 cm in diameter.

The method of sampling consisted of a thorough search of the aerial part of the stumps in an attempt to collect any invertebrate present. Sampling started with a quick removal of species of bark which were placed on a white cloth where all the specimens were collected by one person using standard procedures (i.e. aspirator, paintbrush, forceps); meanwhile another collector was doing the same on the lateral surface of the stumps just exposed. The specimens collected in such a way were considered to be underbark inhabitants. The next step was to break down the bark on the white cloth and collect all the bark inhabiting individuals; three or four pieces of bark of about 300 g were put into paper bags and transported to the laboratory for an extraction of the microfauna with a Tullgren funnel. The stump without bark was then sawn off as near as possible to the ground, cut into pieces and each piece cut by axe into 1 cm slices in order to extract the inhabitants of the softwood and hardwood. If the only aim of the study had been to locate ants nests, field procedures could have been much more simple, but this was not the case.

2. The sampling of other microhabitats

Other suitable microhabitats for ants (under stones, rock crevices, logs of all sizes, directly on the ground, on rotting wood and beneath the bark of living trees) were searched, as is usual in qualitative myrmecological studies, during the summers of 1978 and the period 1980-1983. In addition, a year-long (1977) pitfall (Barber) sampling programme with traps visited weekly provided a useful picture of the ant community (Pedrocchi, 1982). Both pitfall-trapping and hand-collecting produce similar yields (Pisarski *et al.*, 1982), but in our case, also complementary results.

RESULTS

1. The pine stump succession

Since general invertebrate succession is the frame in which ant nesting takes place, we will start by giving some information about it. Though the number of different biological forms that have been separated is 223, only 152 have been identified. However, an underestimation of the total number of

species collected could be 300; acari, collembola, diptera and several insect larvae are the most abundant groups that have not been identified.

In Table II the frequency distribution of the main groups of macrofauna and big mesofauna is given. Without considering the Formicidae, the Coleoptera, with 72 species, five of which are abundant, is the best represented group in terms of number of species, specimens and biomass. There is a broad variety of taxonomical groups represented among the microfauna and small mesofauna: acari, collembola, diptera, pseudoscorpions, annelida, chilopoda, psocoptera, thysanoptera, araneida, symphyla,

diplura, thysanura, protura and nematoda. Acari are, at any time during the succession, the most abundant group, followed by collembola and diptera. The number of specimens per kg obtained by Tullgran funnel extraction are represented in fig. 1.

The general trends of the succession are as follows: during the first two years there is a strong invasion of the bark and underbark space by ipidae larvae (not identified), cerambycid larvae of *Rhagium inquisitor* (L.) and the curculionid larvae of *Hylobius abietis* (L.). In the fourth year the occupation of the softwood by cerambycid larvae *Crioccephalus fesus* (Muls.), *Ergates faber* (L.) and *Leptura*

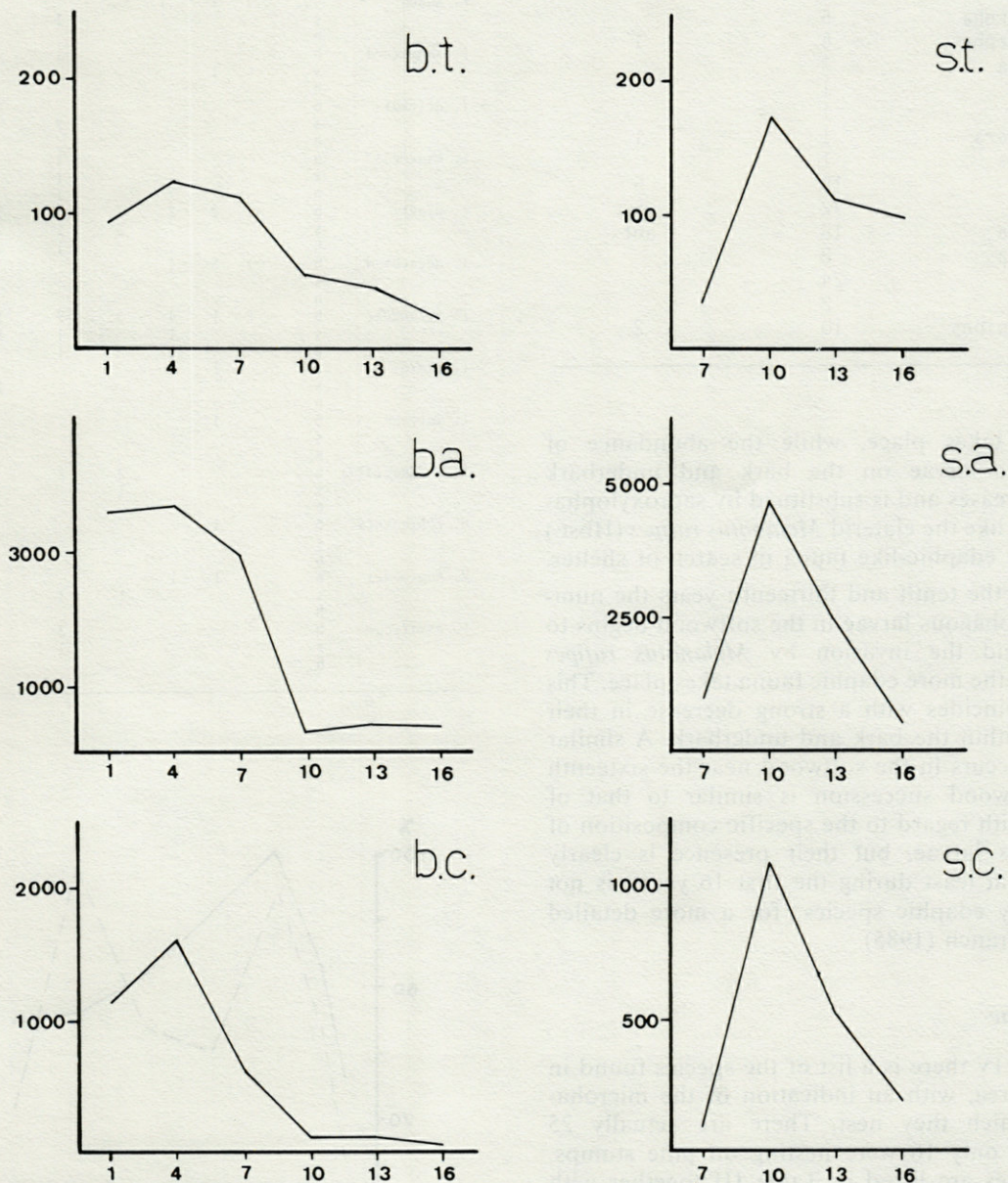


Fig. 1. — Number of specimens extracted (27-VIII-77) per kg with a Tullgren funnel. S : softwood. Mean weight of total samples for each age is 1.9 kg; mean number of samples for each age is 7.5. B : bark. Mean weight of total samples for each age is 2.2 kg; mean number of samples for each age is 7.6. T : total microfauna except acari and collembola. A : acari. C : collembola.

Table II. — Distribution of macrofauna and large mesofauna species into taxonomic groups. A species is considered abundant if the number of individuals collected during the whole study was greater than 40. The range of body size considered are the following : microfauna (within 20 μ m and 200 μ m); small mesofauna (200 μ m to 0.5 cm); big mesofauna (0.5 cm to 1 cm); macrofauna (greater than 1 cm).

	Number of species	Number of abundant species
Gastropoda	5	
Annelida	2	1
Isopoda	7	
Diplopoda	7	
Geophilomorpha	5	
Lithobiomorpha	5	1
Dictyoptera	3	
Orthoptera	1	
Dermaptera	1	
Raphidioptera	1	1
Lepidoptera	1	
Diptera	15	5
Coleoptera	72	5
Hymenoptera	18	ants
Heteroptera	8	
Araneida	24	
Opiliones	2	
Pseudoscorpions	10	2

rubra (L.) takes place, while the abundance of xylophagous larvae on the bark and underbark greatly decreases and is substituted by saproxylophagous larvae like the elaterid *Melanotus rufipes* (Hbst.) and a more edaphic-like fauna in search of shelter.

Between the tenth and thirteenth years the number of xylophagous larvae in the softwood begins to decrease and the invasion by *Melanotus rufipes* (Hbst.) and the more edaphic fauna takes place. This invasion coincides with a strong decrease in their presence within the bark and underbark. A similar reduction occurs in the softwood near the sixteenth year. Hardwood succession is similar to that of softwood with regard to the specific composition of xylophagous larvae, but their presence is clearly lower and, at least during the first 16 years, is not occupied by edaphic species; for a more detailed study see Franch (1985).

2. Formicidae

In Table IV there is a list of the species found in the study area, with an indication of the microhabitat in which they nest. There are actually 25 species but only 16 were nesting on pine stumps. These species are listed in Table III together with the amount present in the different microhabitats at different stump ages. Table V provides a summary of the intensity of ants colonisation of the stumps (see also figs. 2,3).

Table III. — List of species nesting in the different microhabitats of the pine stumps of varying ages and number of nests found in the microhabitat indicated on the left margin; b : bark; s : softwood; h : hardwood.

Species		Age of stump							Total
		1	2	4-5	7-8	10-11	13-14	16-17	
<i>C. herculeanus</i>	b		3	1			1		
	s								
	h								
<i>C. ligniperda</i>	b	1				1	1		3
	s						2		2
	h								
<i>C. vagus</i>	b		2	3					5
	s					1	1		2
	h						1		1
<i>F. fusca</i>	b		1	1	1				3
	s						1		1
	h								
<i>F. sanguinea</i>	b			1			1		1
	s								1
	h								
<i>L. alienus</i>	b								
	s						2		2
	h								
<i>L. brunneus</i>	b						1		1
	s						1		1
	h						1		1
<i>L. niger</i>	b		1	2	2	3		1	9
	s					5	1	2	8
	h						1	2	3
<i>L. acervorum</i>	b		1	5	1				7
	s								
	h								
<i>L. nylanderii</i>	b		2	1	4	3	2	1	13
	s				1		1	1	3
	h				1				2
<i>L. nadius</i>	b			1					1
	s							1	1
	h								
<i>L. tuberosum</i>	b			1					1
	s								
	h								
<i>L. unifasciatus</i>	b					2	2		4
	s					1			1
	h								
<i>M. lobicornis</i>	b			1					1
	s								
	h								
<i>M. ruginodis</i>	b		1		1				2
	s					1	1		2
	h								
<i>T. erraticum</i>	b						3		3
	s						1		1
	h								

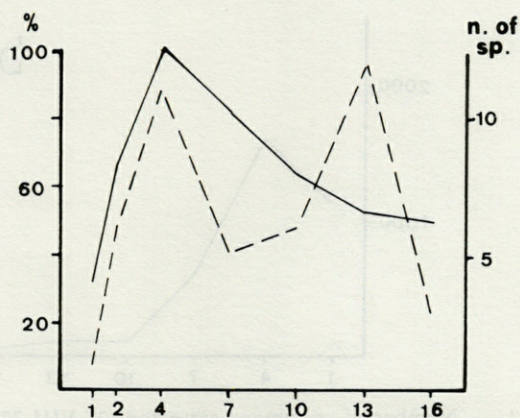


Fig. 2. — Evolution through time of the percentage of stumps with nests (----) and number of ant species present (---).

Table IV. — Ant species and nest microhabitat found in the study area as a result of qualitative sampling (careful search plus pitfall traps). A : under stone; B : under bark of living trees; C : rock crevice; D : rotten log; E : in soil; F : among grasses; G : pitfall trap.

	A	B	C	D	E	F	G
<i>Myrmica ruginodis</i> Nyl.	+					+	
<i>M. lobicornis</i> Nyl.							+
<i>Stenamma westwoodi</i> auct.							+
<i>Leptothorax nylanderi</i> (Forster)		+					+
<i>L. unifasciatus</i> (Latr.)		+					+
<i>L. affinis</i> (Mayr)		+					+
<i>L. nadius</i> Kutter		+					+
<i>L. acervorum</i> (Fab.)		+		+			+
<i>L. gredosi</i> Esp. & Collingwood		+					+
<i>L. kraussei</i> Emery		+					+
<i>Tetramorium caespitum</i> (L.)	+						+
<i>Pheidole pallidula</i> (Nyl.)	+				+		+
<i>Camponotus vagus</i> (Scop.)				+			
<i>C. herculeanus</i> (L.)				+			
<i>C. ligniperdus</i> (Latr.)		+					+
<i>C. pilicornis</i> Roger		+					+
<i>C. cruentatus</i> (Latr.)		+					+
<i>Lasius niger</i> (L.)		+		+			+
<i>L. brunneus</i> (Latr.)							+
<i>L. fuliginosus</i> (Latr.)				+			+
<i>L. meridionalis</i> Emery							+
<i>L. flavus</i> (Fab.)		+				+	
<i>Formica sanguinea</i> Latr.		+		+			
<i>F. fusca</i> L.		+					+
<i>Tapinoma erraticum</i> (Nyl.)		+					

DISCUSSION

Two ant species, *Lasius niger* and *Leptothorax nylanderi*, are the most abundant and colonize stumps of many different ages (from 2 to 16 years) and all possible microhabitats, from bark to hardwood; *L. niger* is one of the most adaptable and abundant ants in Europe (Wilson, 1955) and *L. nylanderi* is a small, but well-known, wood inhabitant (Plateaux, 1970); the three *Camponotus* species and *Formica fusca* are also known to occur in rotten

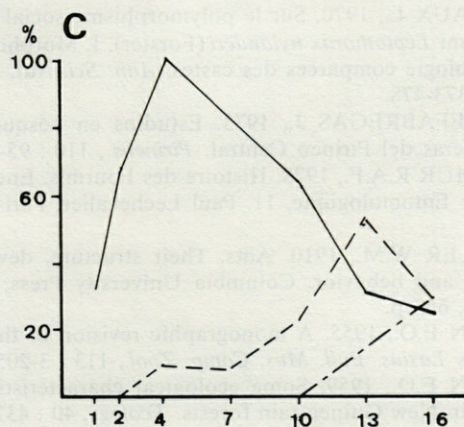


Fig. 3. — Evolution through time of the percentage of stumps with nests in their different microhabitats. Bark and underbark (----), softwood (- - -) and hardwood (-.-.-).

Table V. — The intensity of the colonisation of stumps of varying ages by ants (n : number of stumps with nests in the microhabitat indicated on the top of the column). Column 1 : age of stump. Column 2 : number of studied stumps. Column 3 : total number of stumps with nests. Column 4 : % of stumps with nests. Column 5 : attack in different microhabitats. Column 6 : number of nests per stump (upper row) and number of stumps that present this number. Column 7 : number of ant species.

1	2	3	4	5			6							7
				bark	softwood	hardwood								
				underbark										
				n	n	n		1	2	3	4	5	6	7
1	3	1	33	1				1						1
2	6	4	66	4				1	1	2				6
4-5	10	10	100	10	1			2	5	2	1			11
7-8	11	9	81	9	1			6	3					5
10-11	17	11	64	11	4			4	2	4	1			6
13-14	13	7	53	4	7	2		3	1		1	1	1	12
16-17	8	4	50	2	2	2		1	2	1				3

stumps (Collingwood, 1979; Kutter, 1977); the other species show a decreasing level of presence both in the age of the stump and in the microhabitat occupied, and can be classified as occasional inhabitants of pine stumps in San Juan de la Peña.

The most suitable place for ants to nest are in the bark and particularly within the underbark : 60 % of the stumps studied are colonized in these microhabitats, and all the stumps aged between 4-5 years; this last stage coincides also with the maximum of saproxylophagous and edaphic fauna. Diversity (Shannon Weaver's index) of the whole community in this phase is as high as 4.43, very near to the maximum of 4.51 attained at 7-8 years. After the 4-5 year stage, when the underbark space loses its normal nesting conditions, ants shift from bark to softwood, but as it is still relatively hard, they never reach the previous levels. At the age of 13-14 years, softwood degradation provides another rise in the number of ant species. The occupation of the hardwood begins after 11 years, when it becomes softer; but the lack of data beyond the 17th year does not allow any further comment.

Ant's nests can be described as devices constructed and maintained in order to achieve some kind of isolation from the external milieu; in more elaborate cases, ants can manipulate microclimatic conditions in a fairly sophisticated way (Brian, 1983). Tree stumps have been recognized since the 18th century (Reaumur, 1928) as advantageous places for temperate ant species to nest in, whilst foraging outside (Elton, 1966); they act as a kind of substitute when stones are scarce (Wheeler, 1910). Of the species listed in Table IV, 12 out of 16 were already found to nest in tree stumps by Forel (1920, 1922) (one species, *L. nadius*, was still undescribed); so, our results do not differ from those in Switzerland. Moreover, Forel (loc. cit.) talks about several species coexisting in the same old stump, just as we have found.

Comparing table III and table IV it can be seen that several species present in the biotope do not appear to live in stumps. Some species for example *C. cruentatus*, *C. pilicornis*, *L. flavus*, *P. pallidula*, *S. westwoodi* and *T. caespitum*, nest solely under stones or directly in the soil under fallen leaves; others, such as *L. affinis*, *L. gredosi* and *L. krausseii*, nest under the bark of living trees and it is probably a matter of chance not to find them in the stumps. Some *L. meridionalis* females, a temporary parasitic species of *L. alienus*, were collected from pitfall traps and we do not know anything about their nesting habits in North Spain. However, in North Europe it seems to be a species which nests in soil (Collingwood, 1979). *L. fuliginosus* is not present in the stumps; it was found in decaying wood and in pitfall traps but not in the stumps involved in the study. There is no apparent reason for this absence since elsewhere it is a well known inhabitant of live, dead and decaying wood (Lorber, 1980).

Apart from the unobtrusive *Leptothorax* species, *Camponotus*, *Lasius* and *Formica* form the majority of ants found nesting in the stumps and, so, play an important part in its decomposition as Mamaev (1960; in Dlusskii, 1967) states when speaking of the « formicidal » stage in the decomposition of wood. Since the fauna of tropical rain forests is so rich and diverse, we could not expect to find a strict parallel between the five stages of the microsere of the ant inhabitation of large rotting logs as described by Wilson (1959), nor between the less diverse but still richer-53 species and subspecies - fauna of Colorado ants (Gregg, 1963) which establishes a minimum of 6 stages in the colonisation of wood. It is, however of interest to note that there is a similar trend in the time in which there is a maximum of colonised stumps: not in the first years, nor in the last ones, but in the intermediate stage (zorapteran stage, Wilson, 1959); (stages 2-4, GREGG, 1963), corresponding to our 4-5 year-old stumps. On the other hand, even the impoverished British ant fauna (notable for the absence of *Camponotus*) offers the genera *Myrmica*, *Lasius*, *Leptothorax* and *Formica* as inhabitants of dead wood (Elton, 1966).

To summarize, we can interpret the relation between ants and pine stumps in San Juan de la Peña (Huesca, Spain) as follows:

1. No species of ant seems to specialise in colonising pine stumps and their microhabitats; the picture is one of a progressive colonization of microhabitats as they become available.
2. The stumps provide shelter for a vast array of ant species already present in other microhabitats; only a few terricolous species are absent.
3. The intermediate stages of the process of wood decomposition are those best suited to colonisation by ants. The pattern of occupation of pine stump microhabitats by ants is very similar to that of the edaphic fauna; both reach maximum abundance at the same time and both leave together.

ACKNOWLEDGEMENTS — We wish to thank Dr J. Puigdefabregas for his help concerning the description of the study area and similarly, Dr. C. Pedrocchi for allowing us to study his collection of ants from the pitfall traps.

BIBLIOGRAPHY

- BALCELLS E., 1983 a. Estado actual del proyecto M.A.B. Num.150. Estudio multidisciplinar e integrado de pinares pirenaicos. *Pirineos*, 120 : 65-87.
- BALCELLS E., 1983 b. Apuntes sobre el macizo de San Juan de la Peña. *Pirineos*, 120 : 49-62.
- BRIAN M.V., 1983. Social Insects. Ecology and Behavioural biology. Chapman & Hall, London, 377 p.
- COLLINGWOOD C.A., 1979. The Formicidae of Fennoscandia and Denmark. *Faun. Entomol. Scand.*, 8 : 1-174.
- DLUSSKII, G.M., 1967. Ants of the genus *Formica*. Izdatel'stvo Nauka, Moscow (translated version).
- ELTON C.S., 1966. The pattern of animal communities. Chapman & Hall, London, 432 p.
- FOREL A., 1920. Les fourmis de la Suisse. La-Chaux-de-Fonds, 333 p.
- FOREL A., 1922. Le monde social des fourmis. Vol. 2. Kundig, Genève, 184 p.
- FRANCH J., 1985. Estudio del proceso de descomposición de *Pinus sylvestris* en el bosque de San Juan de la Peña, Jaca. Unpublished thesis, University of Barcelona, 403 p.
- KUTTER H., 1977. Hymenoptera Formicidae. *Insecta Helvetica*, 6. Schweizerischer Entomologischer Gesellschaft, 298 p.
- LORBER B., 1980. Un nid de carton de *Dendrolasius fuliginosus* (Hymenoptera, Formicidae, Formicinae). *L'entomologiste*, 36 : 135-139.
- MAMEV B., 1960. Zoological analysis of the stages of natural wood decay. *Izv. Akad. Nauk. SSSR, Ser. Biol.*, 610-617 (in russian)
- PEDROCCHI C., 1985. Los artrópodos epigeos del macizo de San Juan de la Peña (Jaca-Huesca). I. Introducción general a su estudio. *Pirineos*, 124 : 5-52.
- PISARSKI B., K. VEPSALAINEN, E. RAUTA, S. AS, Y. HAILA and J. TIAINEN, 1982. A comparison of two methods of sampling island ant communities. *Ann. Ent. Fenn.*, 48 : 75-80.
- PLATEAUX L., 1970. Sur le polymorphisme social de la Fourmi *Leptothorax nylanderii* (Forster). I. Morphologie et biologie comparées des castes. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 12 : 373-478.
- PUIGDEFABREGAS J., 1973. Estudios en bosques de coníferas del Pirineo Central. *Pirineos*, 110 : 95-115.
- REAUMUR R.A.F., 1928. Histoire des Fourmis. Encyclopédie Entomologique, 11. Paul Lechevalier, Paris, 116 p.
- WHEELER W.M., 1910. Ants. Their structure, development and behavior. Columbia University Press, New York, 663 p.
- WILSON E.O., 1955. A monographic revision of the ant genus *Lasius*. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 113 : 3-205.
- WILSON E.O., 1959. Some ecological characteristics of ants in New Guinea rain forests. *Ecology*, 40 : 437-447.

Reçu le 29 mai 1986; received May 29, 1986

Accepté le 16 octobre 1986; accepted October 16, 1986

TROIS NOUVELLES ESPECES DE COPEPODES HARPACTICOIDES DES LAGUNES DE L'ADRIATIQUE DU NORD, ITALIE

Three new species of Harpacticoids Copepods from North Adriatic lagoon, Italy

V.U. CECCHERELLI

Institut de Zoologie,
Université de Ferrara,
Via L. Borsari 46, 44100 Ferrara, Italie

HARPACTICOIDES
HARPACTICUS
PSYLLOCAMPTUS
PSEUDONYCHOCAMPTUS
EAUX SAUMATRES

RÉSUMÉ — Des recherches conduites en vue de déterminer la structure des communautés de la méiofaune des eaux saumâtres de la côte Nord Occidentale Adriatique, ont permis de récolter trois nouvelles espèces de Copépodes Harpacticoïdes. *Harpacticus flexulosus* n. sp., est une espèce commune dans plusieurs lagunes de la côte de cette région; les deux autres, *Psyllocamptus eridani* n. sp. et *Pseudonychocamptus colomboi* n. sp., ont été trouvées dans le sable vaseux de la « Sacca di Scardovari », une vaste lagune située dans le versant méridional du Delta du Pô.

HARPACTICOIDES
HARPACTICUS
PSYLLOCAMPTUS
PSEUDONYCHOCAMPTUS
BRACKISH WATER

ABSTRACT — As part of researches on meiofaunal community structure of shallow, brackish environments of the North-western Adriatic coast, three new species of Harpacticoid Copepods have been collected. One of them, *Harpacticus flexulosus* n. sp., was found to be a fairly common inhabitant of several lagoons along the coast of that region; the other two, *Psyllocamptus eridani* n. sp. and *Pseudonychocamptus colomboi* n. sp., were collected in muddy-fine sand of the Sacca di Scardovari, a wide, subtidal embayment of the southern side of the Po River Delta.

La connaissance des Copépodes Harpacticoïdes des milieux lagunaires saumâtres italiens s'est limitée jusqu'à présent et de façon presque exclusive à la lagune de Venise. Les premières informations concernant les espèces de cette lagune se trouvent dans le volume de Pesta (1920); ce dernier se limite à rassembler les données de quelques travaux (Carrazzi et Grandori, Grandori et Comello et Teodoro *in* Pesta). Lang (1948) révisé toutes ces informations, corrigeant la nomenclature incorrecte ainsi que quelques identifications erronées. Des découvertes plus récentes d'Harpacticoïdes des lagunes nord adriatiques concernent le genre *Tisbe* (Volkman-Rocco, 1968, 1971, 1973; Volkman, 1979; Battaglia, 1962; Battaglia et Fava, 1968). La seule autre description d'une nouvelle espèce d'Harpacticoïdes provenant de milieux saumâtres italiens est celle du *Phyllopodopsyllus pauli* Crisafi, des eaux du Lago Verde en Sicile (Crisafi, 1959). Dans ce travail sont décrites 3 espèces découvertes au cours de recherches faunistiques et écologiques sur la communauté de la méiofaune des lagunes saumâtres de la côte nord-occidentale adriatique (Ceccherelli et Rossin,

1979; Ceccherelli et Cevidalli, 1981; Ceccherelli *et al.*, 1982). La nomenclature, la phylogénie et la terminologie dérivent des travaux de Lang (1948, 1965). Les mesures de la taille ne tiennent pas compte du rostre, des antennules et des rames furcales.

HARPACTICIDAE SARS

HARPACTICUS milne-Edwards

Harpacticus flexulosus n. sp.

Sin : *Harpacticus* aff. *flexus* (Ceccherelli et Rossin, 1979)

Matériel examiné

54 ♀ et 45 ♂, « Valli di Comacchio » et Lagune de Caorle, lagunes fermées de la côte Nord-Adriatique, et anses infralittorales, saumâtres et peu profondes du Delta du Pô : la « Sacca di Scardovari » et la « Sacca di Goro ».

Types

Holotype : 1 ♀ disséquée et montée dans du polyvinyl-lactophénol : *Harpacticus flexulosus* ht.

Paratypes : exemplaires restants dont certains préparés de la même façon. L'ensemble fait partie de la collection de l'auteur.

Description de la femelle

Taille 0.60 - 0.64 mm. Corps légèrement aplati.

Rostre (Fig. 2,D) à extrémité arrondie. Abdomen (Fig. 1, A-C) : double segment génital avec suture marquée latéralement. Aire génitale conformément à la figure. Ornementation du segment 4 nulle, tous les autres segments présentant une ornementation complexe conformément aux figures. Rames furcales aussi longues que larges avec une faible projection triangulaire de la marge ventrale (Fig. 1,C).

Antennule (Fig. 2,D). 9 articles assez courts. Aesthetasques sur le 4e et le dernier article.

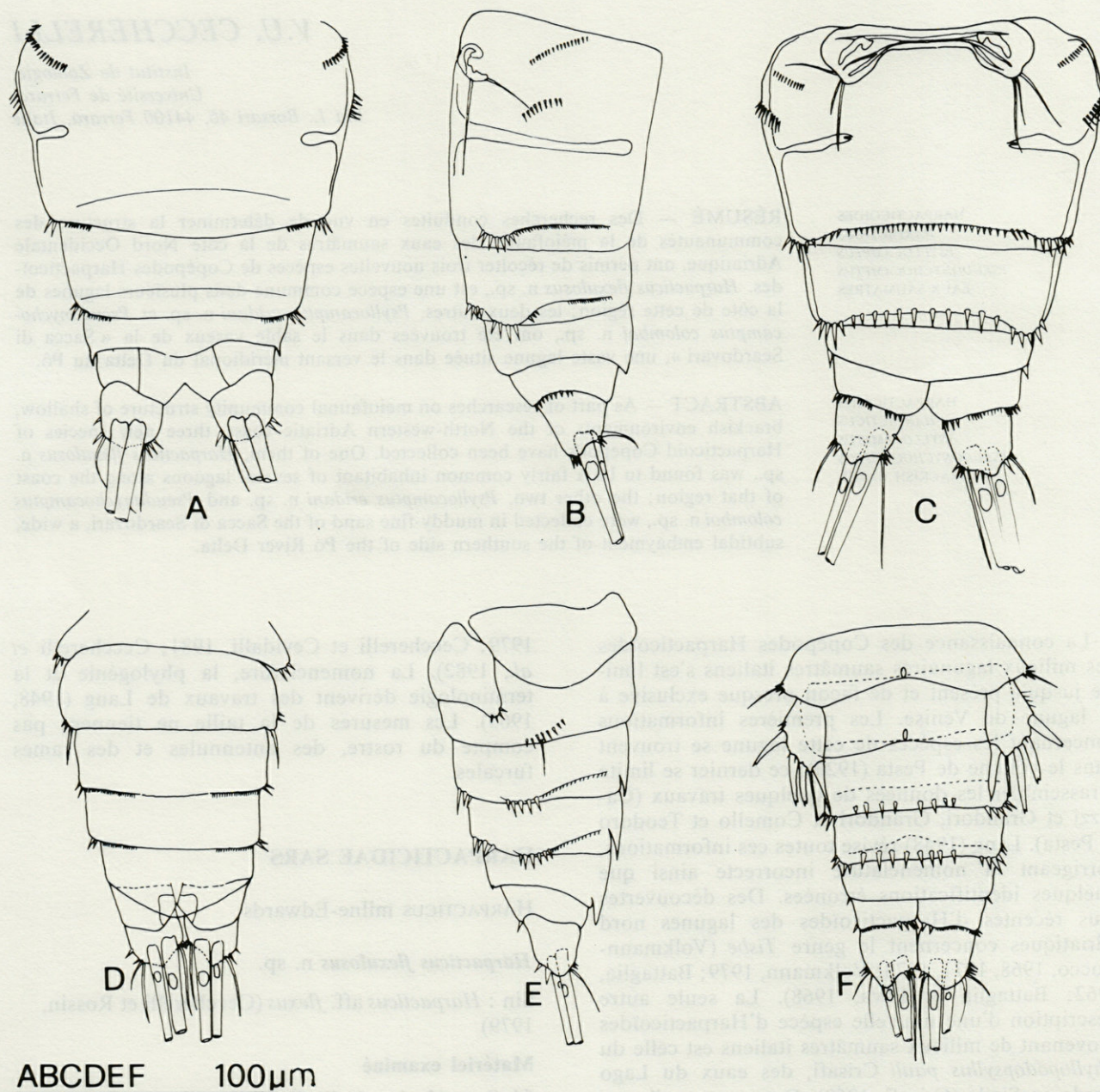


Fig. 1. — *Harpacticus flexulosus* n. sp. A,B,C : ♀ , abdomen et furca; A, vue dorsale; B, vue latérale; C, vue ventrale. D,E,F ♂, abdomen et furca; D, vue dorsale; E, vue latérale; F, vue ventrale.

Harpacticus flexulosus n. sp. A,B,C : ♀ , abdomen with furca; A, dorsal; B, lateral; C, ventral; D,E,F : ♂ , abdomen with furca; D, dorsal; E, lateral; F, ventral.

Antenne (Fig. 2,E). Coxa inerte; allobasis muni d'1 longue soie et d'une rangée de spinules au bord antérieur. Enp. avec 3 fortes épines au bord antérieur et 4 soies terminales géniculées. Exp. de 2 articles : le 1er portant 2 soies plumeuses, bien développées, au bord antérieur, le 2e avec 2 longues soies plumeuses apicales et 1 minuscule cil dans le coin apical postérieur.

Mandibule (Fig. 2,B). Précoxa avec *pars incisiva* et *lacinia mobilis* conformément à la figure. *Pars molaris* bien marquée. Coxa-basis muni de 4 longues soies sur la partie distale. Exp. avec 1 soie au bord antérieur et 4 soies terminales. Enp. muni de 3 soies au bord antérieur et 4 soies distales.

Maxillule (Fig. 2,G). Arthrite de la précoxa armée de crochets forts sur la partie distale, en plus des 2 soies de surface et d'1 minuscule cil au bord inférieur. Coxa confluent avec le basis au niveau de la partie proximale et portant 3 soies. Basis à 4 soies distales,

dont la plus grosse est rugueuse. Exp. et Enp. avec 3 soies chacun.

Maxille (Fig. 2,A). Syncoxa à 3 endites, portant respectivement, 3, 2 et 2 addendes, depuis le plus proximal. Basis : 1 crochet et 2 soies apicales en plus d'1 soie fine au bord intérieur. Enp. représenté par 4 soies au bord extérieur du basis.

Maxillipède (Fig. 2,F). Coxa nue. Basis avec 1 longue soie au coin distal interne. Enp. de 2 segments : le 1er ayant le bord antérieur convexe et portant 2 rangées de spinules à la surface, l'une arquée et l'autre droite; le 2e en crochet fort et portant 1 soie interne proximale nue.

P1 - P4 (Fig. 3,A-D). P1 avec Exp. et Enp. biarticulés. Basis avec rangées de spinules proches des bases des 2 fortes épines plumeuses, externe et interne. 1er segment de l'Exp. environ 1,25 fois plus long que le 2e; ce dernier portant 1 petite soie près du tiers distal du bord extérieur, 4 soies distales

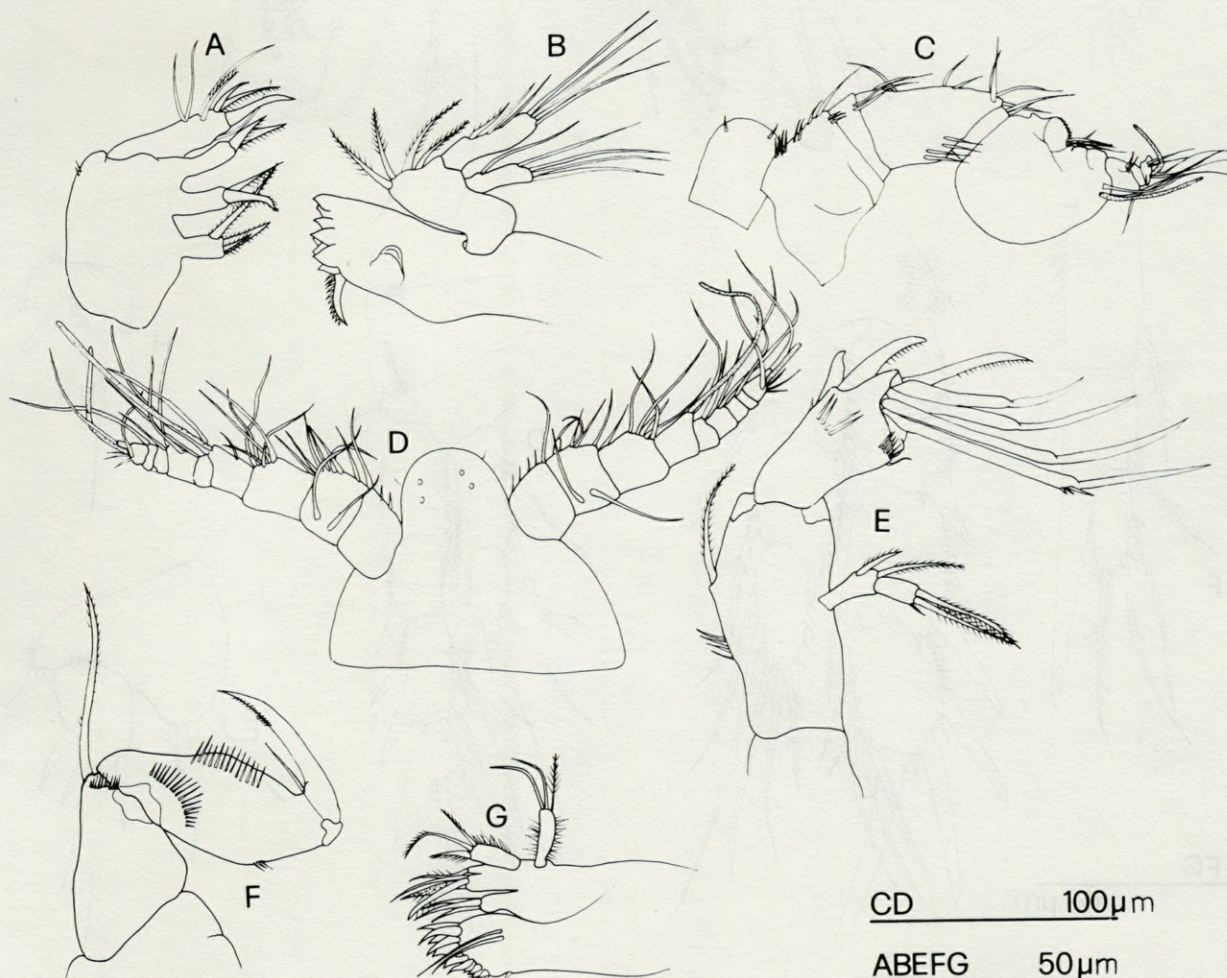


Fig. 2. — *Harpacticus flexulosus* n. sp. A,B,D,E,F,G : ♀ ; A, maxille; B, mandibule; D, A1 et rostre; E, A2; F, maxillipède; G, maxillule. C, ♂, A1 et rostre.

Harpacticus flexulosus n. sp. A,B,D,E,F,G : ♀ ; A, maxilla; B, mandible; D, A1 with rostrum; E, A2; F, maxilliped; G, maxillula; C : ♂, A1 with rostrum.

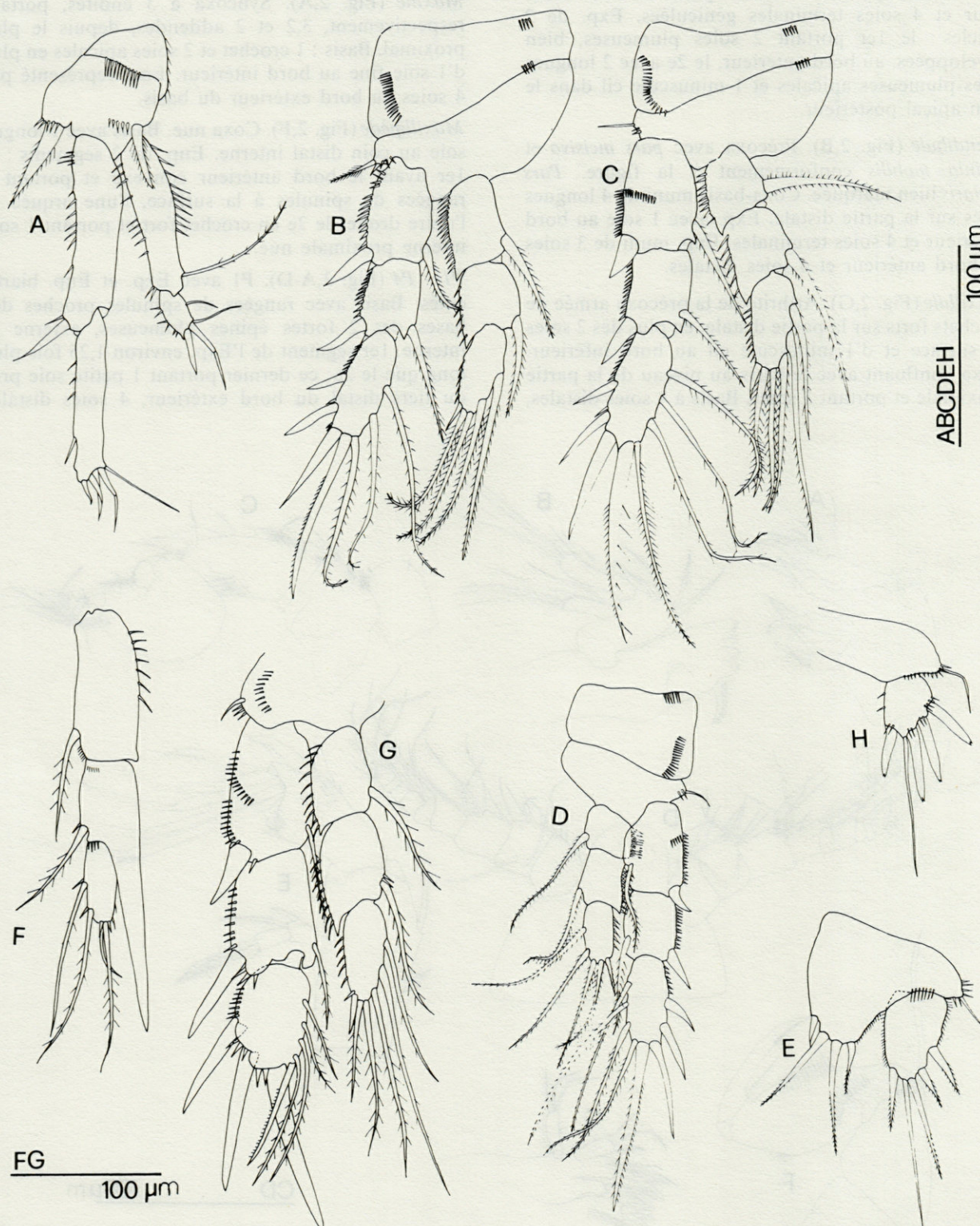


Fig. 3. — *Harpacticus flexulosus* n. sp. A,B,C,D,E : ♀ ; A, P1; B, P2; C, P3; D, P4; E, P5. F,G,H : ♂ ; F, Enp. P2; G, P3; H, P5.

Harpacticus flexulosus n. sp. A,B,C,D,E : ♀ ; A, P1; B, P2; C, P3; D, P4; E, P5; F,G,H : ♂ ; F, Enp. P2; G, P3; H, P5.

courbes et glabres, dont la plus longue est géniculée, et 1 soie longue et fine au coin distal interne. 1er segment de l'Enp. beaucoup plus long que le 2e et muni d'1 longue soie plumeuse proche du coin distal interne; le 2e porte distalement : 1 crochet nu, 1 soie géniculée et 1 fine soie; 1 autre soie fine à la moitié du bord intérieur.

P2-P4, avec Exp. et Enp. triarticulés. Enp. de P2 et P3 s'étendant jusqu'à environ la moitié du segment distal de l'Exp.; Enp. de P4 seulement jusqu'à la fin du segment médian de l'Exp. Tous les articles de l'Exp. et de l'Enp. portant des rangées de spinules au bord extérieur. Chétotaxie :

P2		P3		P4	
Exp.	Enp.	Exp.	Enp.	Exp.	Enp.
1.1.223	1.1.221	1.1.323	1.1.321	1.1.323	1.1.221

P5 (Fig. 3,E). Benp. large, s'étendant au-delà de la moitié de l'Exp. et à 4 soies : l'interne plus courte et nue, les autres plumeuses. Exp. approximativement rectangulaire et armée de 5 soies : les 2 soies externes sont les plus courtes, la 2e en partant de l'intérieur est la plus longue et est aussi glabre.

Description du mâle

Taille 0.56 - 0.62 mm. Aspect général semblable à celui de la femelle. Abdomen (Fig. 1, D-F) : 1er segment portant latéralement, en plus d'1 fine soie, une rangée oblique de spinules le long de la marge postérieure. Ornementation des autres segments similaire à celle de la femelle et conformément aux figures.

Antennule (Fig. 2,C). Chirocère de 7 articles, le 5e et le 7e avec aesthétaques.

Endopodite de P2 (Fig. 3,F). 3 articles, transformé. 1er segment le plus long, 2e segment avec une forte projection mucroniforme se prolongeant au-delà de la fin du 3e segment, ce dernier portant 2 soies au bord intérieur et 2 soies apicales dont la plus interne est courte, fine et glabre.

Exopodite de P3 (Fig. 3,G). Trapu et très fort. Segment distal plus court que les autres, avec 3 épines très fortes et nues sur le bord extérieur, de longueur croissante à partir de la proximale vers la distale, 1 épine apicale plus frêle, barbelée du côté externe et plus courte que l'épine extérieure contiguë, 4 fines soies plumeuses au bord intérieur.

P5 (Fig. 3,H). Benps. soudés et sans soies. Exp. avec 5 soies nues, dont la 2e en partant de l'intérieur est plus longue et fine, toutes les autres étant fortes et bidentées à la pointe.

Discussion

Harpacticus flexulosus n. sp. doit être étroitement rapproché d'un groupe d'espèces du genre ayant toutes une caractéristique commune, le bord intérieur du 1er article de l'endopodite du maxillipède droit ou légèrement convexe. Ces espèces sont : *H. flexus* Brady et Robertson, 1873, espèces communes

le long des côtes atlantiques européennes et des côtes méditerranéennes, *H. superflexus* Willey, 1920, du Canada et d'autres régions boréales ou arctiques, *H. spinulosus* Lang, 1965, des côtes californiennes du Pacifique et *H. purpureus* Itô, 1979, des côtes japonaises du Pacifique. Les principales différences entre ces espèces sont résumées dans le tableau I qui dérive de celui de Itô (1979) modifié et complété par l'inclusion de la nouvelle espèce.

Tabl. I. — Comparaison de 5 caractères des espèces d'*Harpacticus* ayant le bord intérieur du premier article de l'endopodite du maxillipède droit ou légèrement convexe. *Comparison of five characters of the Harpacticus species having a straight or fairly convex internal margin of maxillipede 1st article.*

Espèce	<i>flexus</i>	<i>superflexus</i>	<i>spinulosus</i>	<i>purpureus</i>	<i>flexulosus</i>
Caractère					
No. segm.s Al ♀	9	9	8	9	9
No. segm.s Enp. P1	2	2	2	3	2
No. soies du segm. médian Enp. P2 ♀	1	2	1	2	1
No. soies du 1.er segm. Exp. A2	1	1	2	2	2
No. soies du 2.nd segm. Exp. A2	3	4	4	2	3

Parmi toutes les espèces mentionnées ci-dessus, *H. flexulosus* est sans aucun doute la plus proche de *H. flexus* (voir la redescription de Bodin, 1970), dont elle diffère essentiellement par le nombre de soies du 1er segment de l'exopodite de l'antenne. Une autre différence moins voyante, mais toutefois appréciable, est la conformation du 1er article de l'endopodite du maxillipède (Mxp) qui est seulement environ 2,5 fois plus long que large dans le cas de *H. flexulosus*, tandis que pour *H. flexus* il est presque 3 fois plus long que large. On a établi une comparaison biométrique entre les Mxp de 10 exemplaires de *H. flexulosus*, de la lagune de Scardovari, et 10 exemplaires de *H. flexus* de l'étage médiolittoral marin de la barrière sableuse qui sépare cette lagune de la mer. On a mesuré la longueur maximum et, perpendiculairement à celle-ci, la largeur maximum des 1ers articles des endopodites des Mxp. Un test de parallélisme (Edwards, 1976) entre les droites de régression linéaires des valeurs de la largeur (Y) en fonction de la longueur (X) pour les Mxp des deux espèces, a mis en évidence une différence significative ($t = 2,83$ pour 16 d.l.; $P < 0,05$) entre les pentes des 2 droites ($b = 0,47 \pm 0,10$ pour *H. flexulosus* et $b = 0,33 \pm 0,10$ pour *H. flexus*). Le 1er article de l'endopodite de Mxp de *H. flexulosus* présente donc un rapport entre la longueur et la largeur ($2,6 \pm 0,1$) significativement moindre que celui de *H. flexus* ($2,9 \pm 0,1$).

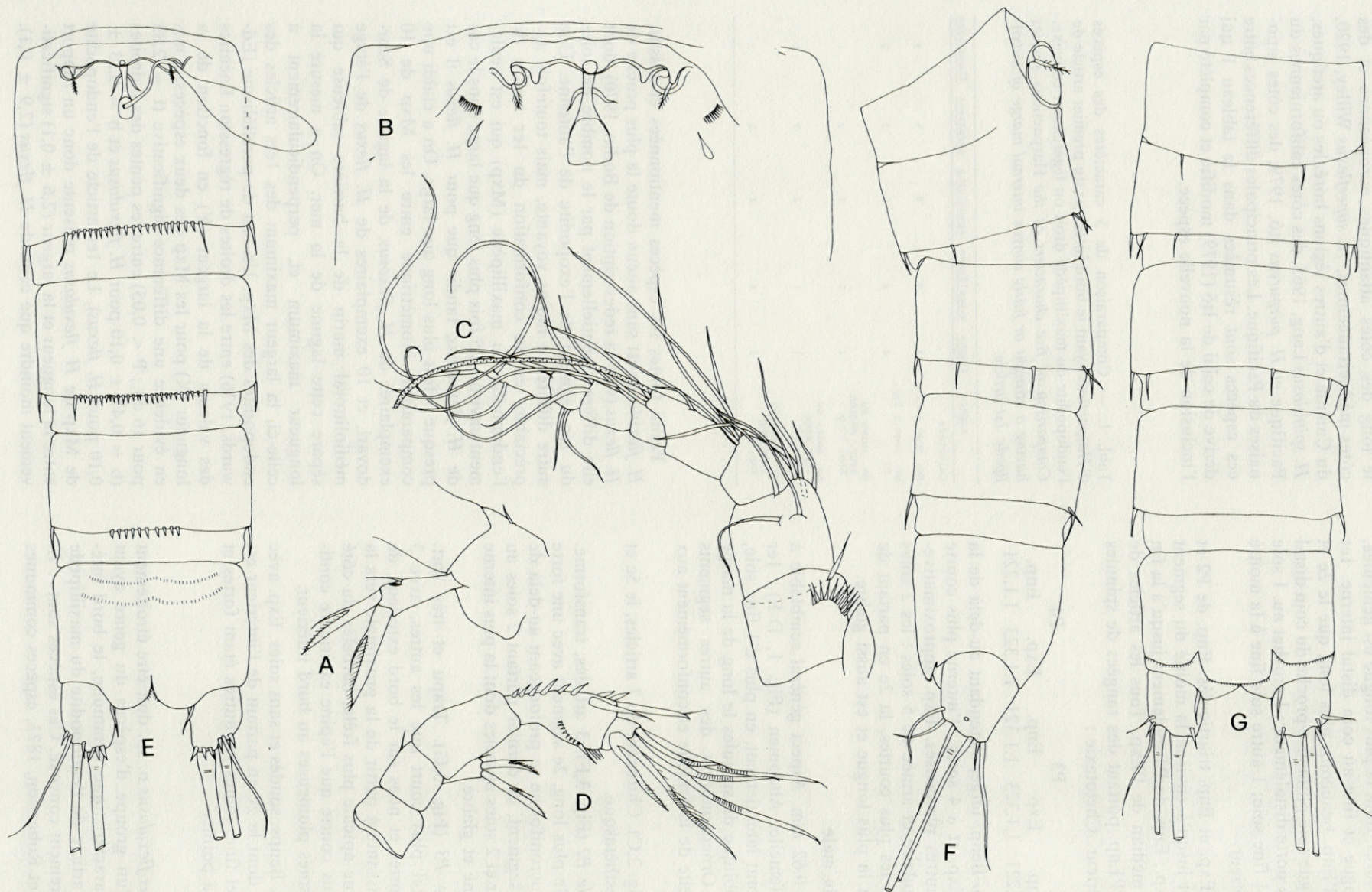


Fig. 4. — *Psyllocamptus eridani* n. sp. A,B,C,D,E,F,G, ♀ : A, exopodite de A2; B, région génitale; C, A1 et rostre; D, A2; E,F,G : abdomen et furca; E, vue ventrale; F : vue latérale; G, vue dorsale.
Psyllocamptus eridani n. sp. A,B,C,D,E,F,G : ♀ ; A : exopodite of A2; B, genital area; C, A1 with rostrum; D, A2; E,F,G : abdomen with furca; E, ventral; F, lateral; G, dorsal.

A	25 µm
EFG	25 µm
BCD	25 µm

Etant donné la taxonomie incertaine du genre (Lang, 1965), il n'est pas possible de fournir une clé satisfaisante des espèces.

Ecologie

H. flexulosus semble une espèce particulièrement adaptée aux milieux saumâtres, où elle se trouve dans des habitats variés : phytal, vaseux et sableux. Sur les fonds sableux à l'intérieur des lagunes, on peut le rencontrer en sympatrie avec *H. flexus*.

Derivatio nominis. Le nom spécifique « *flexulosus* » dérive de la fusion des noms *H. flexus* et *H. spinulosus*, l'espèce présentant des caractères intermédiaires entre ces 2 espèces.

AMEIRIDE MONARD, LANG

PSYLLOCAMPTUS T. Scott

Psyllocamptus eridani n. sp.

Matériel examiné

15 ♀ et 12 ♂ dans la « Sacca di Scardovari », vaste anse saumâtre, peu profonde (en moyenne 1,5 m) du Delta du Pô (côte Nord-Adriatique italienne).

Types

Holotype : 1 ♀ disséquée et préparée dans du polyvinyl-lactophénol *Psyllocamptus eridani* ht. Paratypes : exemplaires restants dont certains préparés de la même façon. L'ensemble fait partie de la collection de l'auteur.

Etant donné la taille extrêmement petite des exemplaires, il n'a pas été possible d'obtenir des préparations satisfaisantes de la maxillule et de la maxille, qui ne sont pas décrites.

Description de la femelle

Taille 0,38 - 0,42 mm. Corps subcylindrique. Rostre (Fig. 4C) petit et de forme lancéolée. Abdomen (Fig. 4,E-G) : double segment génital avec suture marquée dorsalement et latéralement. Aire génitale conformément à la Fig. 4,B. Tous les segments sont nus dorsalement et latéralement; la vue ventrale montre une ornementation conformément aux figures. Operculum anal à profil rectangulaire et bordé de minuscules spinules. Rames furcales presque aussi longues que larges.

Antennule (Fig. 4,C). 8 articles, l'aesthéasque porté par le 4e.

Antenne (Fig. 4,A et D). Coxa inerme. Basis avec 1 cil frêle sur le bord antérieur. 1er segment de l'Enp. nu; 2e segment de l'Enp. portant 1 rangée d'épines fortes et courtes et 2 épines plus longues au bord antérieur, 6 soies terminales dont la postérieure est soudée par la base avec la plus proche des 5 autres, lesquelles sont géniculées. Exp. d'1 article muni d'1

fine soie nue sur le bord antérieur et de 2 soies terminales fortes (Fig. 4,A).

Mandibule (Fig. 5,G). Précoxa avec *pars incisiva* unidentée. Coxa-basis avec 1 soie plumeuse très forte. Exp. absent. Enp. trapu muni de 1 petite soie au bord intérieur, 1 soie terminale et 1 soie au bord extérieur.

Maxillipède (Fig. 5,F). Basis avec 1 soie plumeuse. 1er segment de l'Enp. ovale; 2e segment muni d'1 crochet fort.

P1 - P4 (Fig. 5, A-D). P1 avec Exp. triarticulé et Enp. de 2 articles. Coxa avec 1 rangée de fines spinules à la surface. Bord distal du basis lobé et muni de rangées d'épines conformément à la figure; coin extérieur du basis portant 1 simple soie. Tous les segments de l'Exp. et de l'Enp. spinuleux. Segment distal de l'Exp. portant 3 épines externes fortes et 2 longues soies terminales géniculées. 1er segment de l'Enp. environ 1,6 fois plus long que le second et muni d'1 longue soie à la moitié du bord intérieur; 2e segment portant 2 soies terminales dont l'interne est longue et géniculée.

P2 - P4 avec Exp. et Enp. triarticulés. Enp. nettement plus court que l'Exp. et, en particulier, segment proximal très petit et nu. Basis avec 1 soie externe. Coins intérieurs distaux des 2 premiers segments de l'Exp. et du 2e segment de l'Enp. en forme de petites coupes frangées. Chétotaxie :

P2		P3		P4	
Exp.	Enp.	Exp.	Enp.	Exp.	Enp.
0.0.023	0.0.210	0.0.022	0.0.210	0.0.222	0.0.210

P5 (Fig. 5,E) : Benp. s'étendant un peu au-delà de la moitié de l'Exp. avec un pore à la surface et 4 soies dont les 2 internes sont les plus courtes et plumeuses seulement sur le côté externe, la 3e en partant de l'intérieur est la plus longue. Exp. ovale à 5 soies nues dont la plus interne est la plus longue.

Description du mâle

Taille 0,33 - 0,36 mm. Abdomen (Fig. 6,A-C) : 1er segment ne portant que le P6; les autres segments comme ceux de la femelle, sauf le dernier, glabre en vue ventrale.

Antennule (Fig. 6,F) : haplocère; 8 articles dont le 4e porte l'aesthéasque.

Basis P1 (Fig. 6,G) : épine interne en forme de crochet rugueux.

Endopodite de P3 (Fig. 6,E) : épine terminale du segment distal typiquement transformée.

P5 (Fig. 6,H) : Benps. confluents. Lobe interne s'étendant environ jusqu'à la moitié de l'exopodite avec 4 soies : les 2 internes sont plumeuses seulement sur le côté externe, la 3e en partant de l'intérieur la plus longue et glabre, et la plus externe, fine et insérée sur le bord extérieur. Exp. avec 4 soies nues dont la plus interne est la plus longue.

P6 (Fig. 6,I). En forme de faible lobe portant 1 soie nue et 1 très petite spinule.

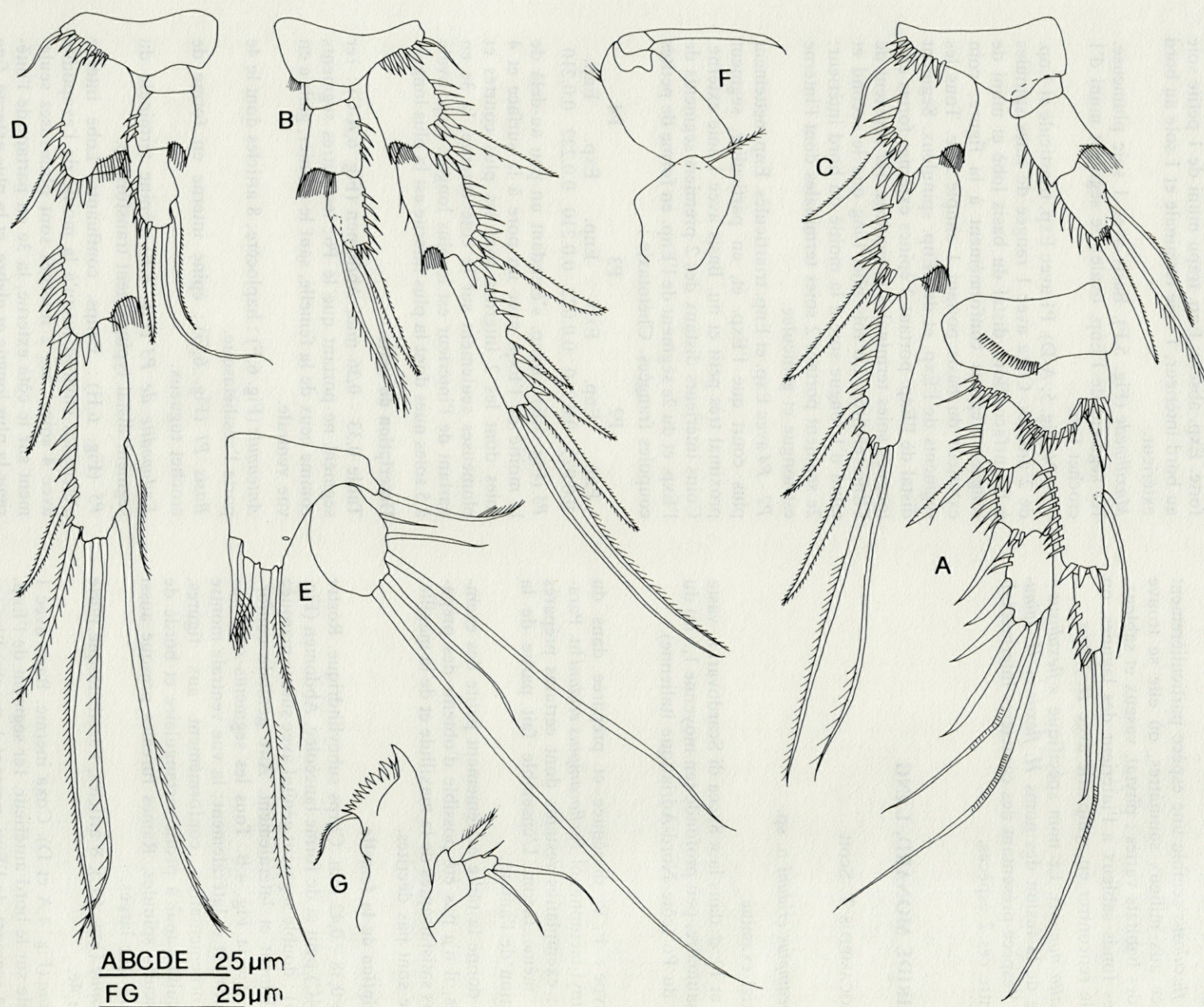


Fig. 5.- *Psyllocamptus eridani* n. sp. A,B,C,D,E,F,G : ♀ ; A, P1; B, P2; C, P3; D, P4; E, P5; F, maxillipède; G, mandibule.
Psyllocamptus eridani n. sp. A,B,C,D,E,F,G : ♀ ; A, P1; B, P2; C, P3; D, P4; E, P5; F, maxillipède; G, mandibule.

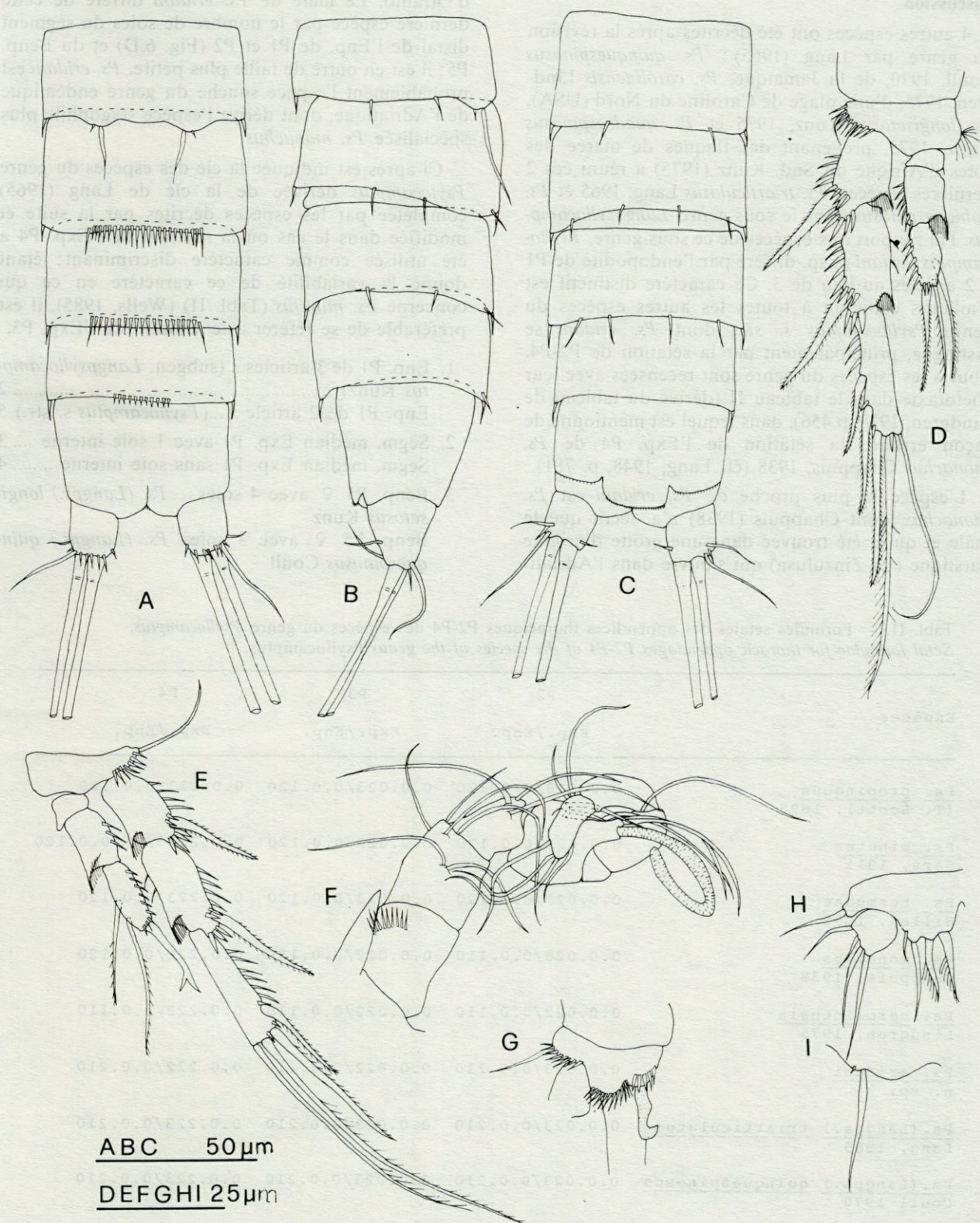


Fig. 6. — *Psyllocamptus eridani* n. sp. A,B,C,D,E,F,G,H,I : ♂ ; A,B,C : abdomen et furca ; A, vue ventrale ; B, vue latérale ; C, vue dorsale ; D, P2 ; E, P3 ; F, A1 et rostre ; G, épine interne modifiée du basis du P1 ; H, P5 ; I, P6.
Psyllocamptus eridani n. sp. A,B,C,D,E,F,G,H,I : ♂ ; A,B,C : abdomen with furca ; A, ventral ; B, lateral ; C, dorsal ; D, P2 ; E, P3 ; F, A1 with rostrum ; G, modified inner spine of P1 basis ; H, P5 ; I, P6.

Discussion

4 autres espèces ont été décrites après la révision du genre par Lang (1965) : *Ps. quinquespinosus* Coull, 1970, de la Jamaïque, *Ps. carolinensis* Lindgren, 1975, d'une plage de Caroline du Nord (USA), *Ps. longisetosus* Kunz, 1975 et *Ps. quadrospinosus* Kunz, 1975, provenant des flaques de marée des côtes d'Afrique du Sud. Kunz (1975) a réuni ces 2 dernières espèces, *Ps. triarticulatus* Lang, 1965 et *Ps. quinquespinosus* dans le sous-genre *Langpsyllocampus*. Par rapport aux espèces de ce sous-genre, *Psyllocampus eridani* n. sp. diffère par l'endopodite de P1 à 2 articles au lieu de 3. Ce caractère distinctif est d'ailleurs commun à toutes les autres espèces du genre *Psyllocampus* s. str., dont *Ps. eridani* se distingue, principalement par la sétation de P2-P4. Toutes les espèces du genre sont recensées avec leur chétotaxie dans le tableau II (dérivé du tableau de Lindgren, 1975, p.456), dans lequel est mentionné de façon erronée la sétation de l'Exp. P4 de *Ps. monachus* Chappuis, 1938 (cf. Lang, 1948, p. 781).

L'espèce la plus proche de *Ps. eridani* est *Ps. monachus*, dont Chappuis (1938) n'a décrit que le mâle et qui a été trouvée dans une grotte d'origine karstique (La Zinzulusa) qui s'ouvre dans l'Adriati-

que méridionale le long de la côte italienne du Canal d'Otranto. Le mâle de *Ps. eridani* diffère de cette dernière espèce par le nombre de soies du segment distal de l'Enp. de P1 et P2 (Fig. 6,D) et du Benp. P5; il est en outre de taille plus petite. *Ps. eridani* est probablement l'espèce souche du genre endémique de l'Adriatique, dont dérive l'espèce stygophile plus spécialisée *Ps. monachus*.

Ci-après est indiquée la clé des espèces du genre *Psyllocampus* dérivée de la clé de Lang (1965) complétée par les espèces décrites par la suite et modifiée dans le cas où la sétation de l'Exp. P4 a été utilisée comme caractère discriminant; étant donné la variabilité de ce caractère en ce qui concerne *Ps. minutus* (Tabl. II) (Wells, 1985), il est préférable de se référer à la sétation de l'Exp. P3.

1. Enp. P1 de 3 articles... (subgen. *Langpsyllocampus* Kunz) 2
Enp. P1 de 2 article (*Psyllocampus* s. str.) 5
2. Segm. médian Exp. P1 avec 1 soie interne 3
Segm. médian Exp. P1 sans soie interne 4
3. Benp. P5 ♀ avec 4 soies .. *Ps. (Langps.) longisetosus* Kunz
Benp. P5 ♀ avec 3 soies *Ps. (Langps.) quinquespinosus* Coull

Tabl. II. — Formules sétales des appendices thoraciques P2-P4 des espèces du genre *Psyllocampus*.
Setal formulae for thoracic appendages P2-P4 of the species of the genus *Psyllocampus*.

Espèces	P2	P3	P4
	Exp. / Enp.	Exp. / Enp.	Exp. / Enp.
<i>Ps. propinquus</i> (T. Scott), 1895	0.0.023/0.0.120	0.0.023/0.0.120	0.0.223/0.0.120
<i>Ps. minutus</i> Sars, 1911	0.0.023/0.0.120	0.0.023/0.0.120	0.0.22(3/2)/0.0.120
<i>Ps. bermudae</i> Willey, 1930	0.0.023/0.0.120	0.0.023/0.0.120	0.0.223/0.0.120
<i>Ps. monachus</i> Chappuis, 1938	0.0.023/0.0.110	0.0.022/0.0.120	0.0.222/0.0.120
<i>Ps. carolinensis</i> Lindgren, 1975	0.0.022/0.0.110	0.0.022/0.0.110	0.0.222/0.0.110
<i>Ps. eridani</i> n. sp.	0.0.023/0.0.210	0.0.022/0.0.210	0.0.222/0.0.210
<i>Ps. (Langps.) triarticulatus</i> Lang, 1965	0.0.023/0.0.210	0.0.023/0.0.210	0.0.223/0.0.210
<i>Ps. (Langps.) quinquespinosus</i> Coull 1970	0.0.023/0.0.210	0.0.023/0.0.210	0.0.223/0.0.210
<i>Ps. (Langps.) longisetosus</i> Kunz, 1975	0.0.023/0.0.210	0.0.023/0.0.210	0.0.223/0.0.210
<i>Ps. (Langps.) quadrospinosus</i> Kunz, 1975	0.0.023/0.0.210	0.0.023/0.0.210	0.0.223/0.0.210

4. Benp. et Exp. P5 ♀ avec respectivement 4 et 6 soies.....*Ps. (Langps.) triarticulatus* Lang
Benp. et Exp. P5 ♀ avec respectivement 5 et 4 soies*Ps. (Langps.) quadrosposus* Kunz
5. Segm. distal Exp. P3 avec 2 soies externes 6
Segm. distal Exp. P3 avec 3 soies externes 8
6. Segm. distal Exp. P2 avec 2 soies externes; Exp. P5 ♀ avec 4 soies ou Exp. P5 ♂ avec 5 soies*Ps. carolinensis* Lindgren
Segm. distal Exp. P2 avec 3 soies externes; Exp. P5 ♀ avec 5 soies ou Exp. P5 ♂ avec 4 soies 7
7. Segm. distal Enp. P1 et P2 avec respectivement 3 et 2 soies en tout; Benp. P5 ♂ avec 3 soies*Ps. monachus* Chappuis
Segm. distal Enp. P1 et P2 avec respectivement 2 et 3 soies en tout; Benp. P5 ♂ avec 4 soies*Ps. eridani* n. sp.
8. Exp. P5 ♀ et ♂ avec respectivement 6 et 5-6 soies 9
Exp. P5 ♀ et ♂ avec respectivement 4 et 3 soies.*Ps. bermudae* Willey
9. Segm. médian Exp. P1 avec 1 soie interne.*Ps. propinquus* (T. Scott)
Segm. médian Exp. P1 sans soie interne 10
10. Fu. minimum aussi longue que large; Exp. A2 avec 3 soies, dont une spinuliforme*Ps. minutus minutus* Sars
Fu. plus large que longue; Exp. A2 avec 2 soies*Ps. minutus gelatinosus* (Kunz)

Ecologie

Dans la « Sacca di Scardovari » l'espèce a été retrouvée, à une profondeur d'environ 1m, dans le sable vaseux (28 % de limon-argile) presque exclusivement en été.

Derivatio nominis. « *eridani* » dérive du nom mythologique du fleuve Pô, dans les milieux deltaïques duquel, l'espèce a été trouvée.

LAOPHONTIDAE T. SCOTT

PSEUDONYCHOCAMPTUS Lang

Pseudonychocamptus colomboi n. sp.

Matériel examiné

46 ♀ et 67 ♂ dans la « Sacca di Scardovari », vaste anse saumâtre, peu profonde (en moyenne 1,5 m) du Delta du Pô (côte nord-adriatique italienne).

Types

Holotype : 1 ♀ disséquée et préparée dans du polyvinyl-lactophénol, *Pseudonychocamptus colomboi* ht. Paratypes : exemplaires restants dont certains préparés de la même façon. L'ensemble fait partie de la collection de l'auteur.

Description de la femelle

Taille 0,56 - 0,61 mm. Corps large et assez aplati. Rostre (Fig. 7,D) conique, muni de 2 soies sensorielles de chaque côté de la pointe. Abdomen (Fig. 7,A-C) : double segment génital avec une suture latéro-dorsale marquée et bordée d'une rangée de petites spinules le long de la partie dorsale. Ornementation des segments abdominaux riche et complexe. Operculum anal lobé et muni de spinules, en-dessous duquel dépasse un regonflement mamelonné bordé d'une rangée de spinules disposées en forme de triangle. Rames furcales légèrement plus longues que larges.

Antennule (Fig. 7,D). 7 articles, 4e article portant l'aesthétaque.

Antenne (Fig. 7,E). Coxa petite. Allobasis avec 1 longue soie plumeuse sur le bord antérieur. Enp. muni de rangées d'épines, 1 forte épine à la surface interne ainsi que 3 crochets et 3 soies géniculées au bord distal. Exp. d'un segment à 4 soies plumeuses : 2 au bord antérieur et 2 terminales.

Mandibule (Fig. 7,H). Précoxa avec *pars incisiva* bidentée. Coxa-basis avec 1 soie plumeuse terminale. Exp. réduit à 1 seule soie entourée à la base d'1 rangée de spinules. Enp. représenté par 3 soies nues.

Maxillule (Fig. 7,G). Arthrite de la précoxa avec 7 crochets terminaux. Coxa portant 2 soies terminales. Basis avec 1 soie forte et 2 soies fines terminales. Exp. conique, avec 2 soies apicales. Enp. très petit, muni de 3 soies terminales.

Maxille (Fig. 7,F). Syncoxa avec rangées de spinules et portant seulement 2 endites, le 3e, le proximal étant réduit à 1 seule soie. Endite médial avec 1 crochet et 3 soies. Endite distal avec 3 soies nues. Basis portant 1 crochet, 1 longue épine et 2 soies. Enp. avec 3 soies.

Maxillipède (Fig. 8,A). Très fort. Basis avec rangées d'épines et 2 soies plumeuses à la surface. 1er segment de l'Enp. avec rangées d'épines aussi bien à la surface qu'à la moitié du bord extérieur. 2e segment de l'Enp. représenté par 1 crochet très fort ainsi qu'1 soie petite et fine à la base.

P1 - P4 (Fig. 8,B-E). P1 avec Exp. triarticulé et Enp. de 2 articles. Basis avec une ornementation conformément à la figure. Segment médial de l'Exp. plus long que les autres; segment distal muni d'1 épine externe forte et de 3 soies terminales dont 2 géniculées. 1er segment de l'Enp. très fort avec 1 rangée de longues spinules le long du bord interne. 2e segment très court avec 1 crochet terminal fort.

P2-P4 avec Exp. triarticulé et Enp. biarticulé. Coxa de P2 avec 1 expansion lamellaire externe spinuleuse. Segments distaux de l'Exp. P2 et P3 plus longs que celui du P4. Enp. de P2-P4 s'étendant environ jusqu'à la base de la soie interne du segment médial

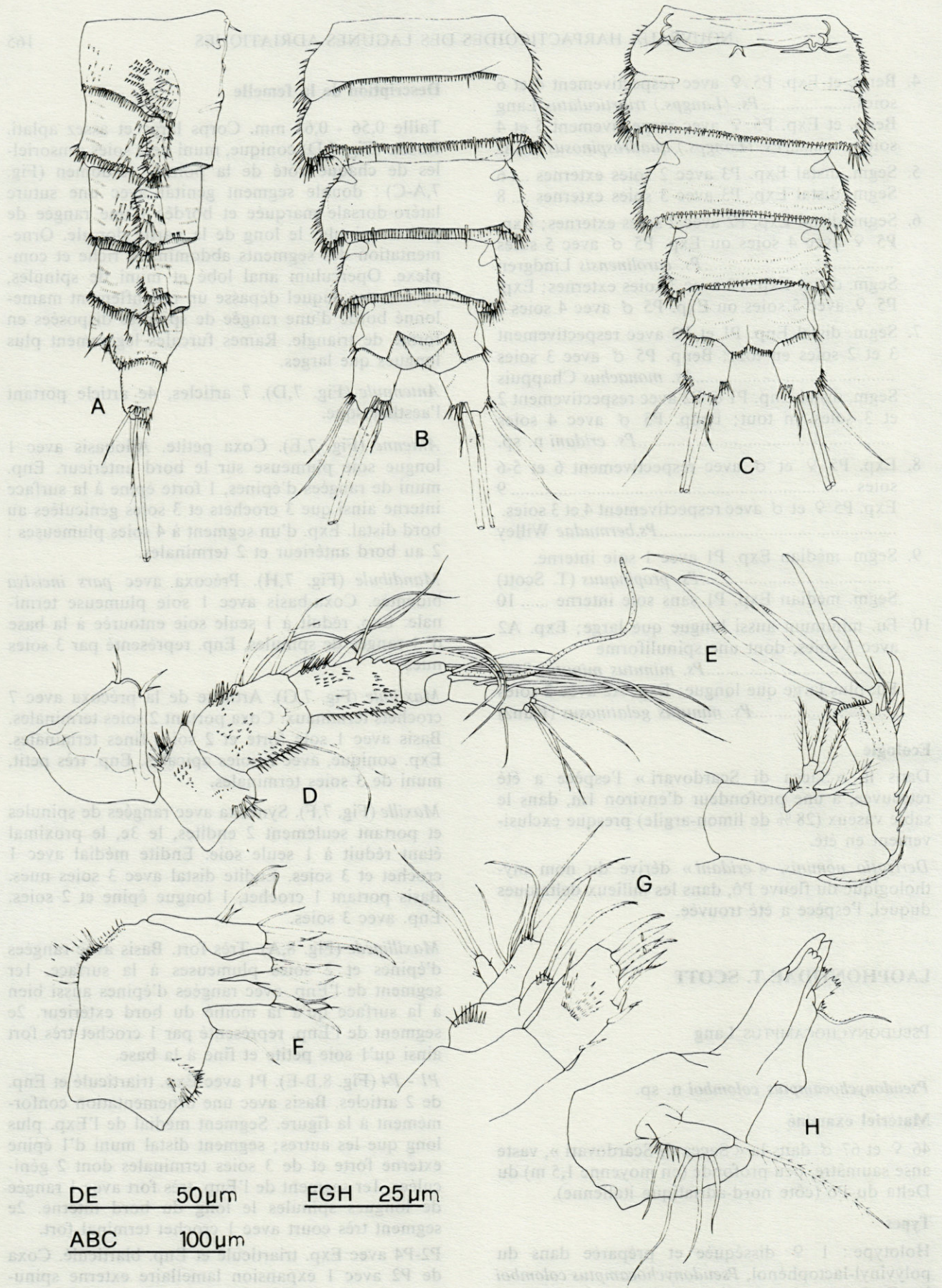


Fig. 7. — *Pseudonychocamptus colomboi* n. sp. A,B,C,D,E,F,G,H : ♀ ; A,B,C, abdomen et furca; A, vue latérale; B, vue dorsale; C : vue ventrale; D, A1 et rostre; E, A2; F, maxille; G, maxillule; H, mandibule.
Pseudonychocamptus colomboi n. sp. A,B,C,D,E,F,G,H : ♀ ; A,B,C : abdomen with furca; A, lateral; B, dorsal; C, ventral; D, A1 with rostrum; E, A2; F, maxilla; G, maxillula; H, mandible.



Fig. 8. — *Pseudonychocamptus colomboi* n. sp. A,B,C,D,E,F : ♀ ; A, maxillipède; B, P1; C, P2; D, P3; E, P4; F, P5.
Pseudonychocamptus colomboi n. sp. A,B,C,D,E,F : ♀ ; A, maxillipède; B, P1; C, P2; D, P3; E, P4; F, P5.

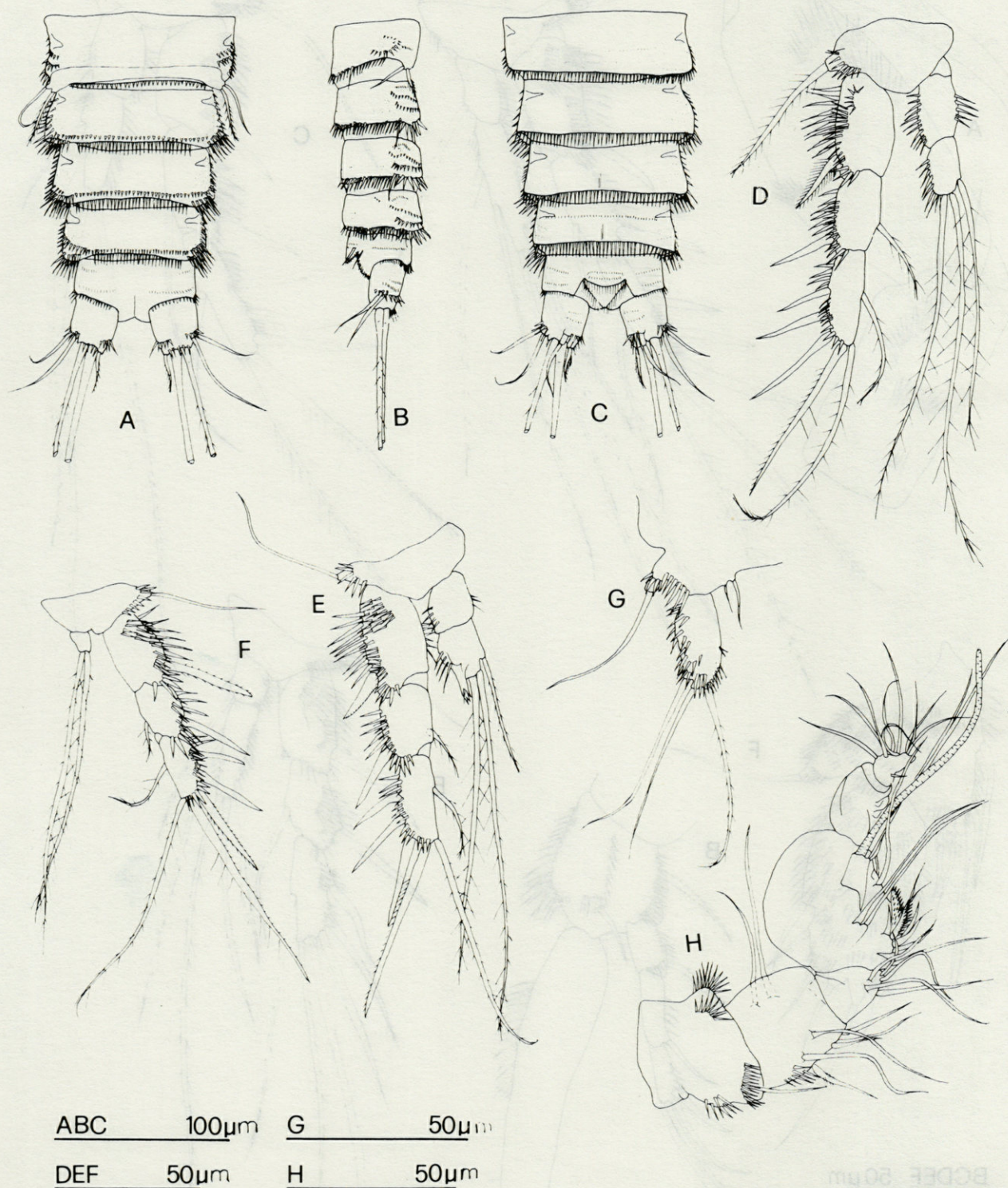


Fig. 9. — *Pseudonychocampus colomboi* n. sp. A,B,C,D,E,F,G,H : ♂ ; A,B,C : abdomen et furca; A, vue ventrale; B, vue latérale; C, vue dorsale; D, P2; E, P3; F, P4; G, P5; H, A1.
Pseudonychocampus colomboi n. sp. A,B,C,D,E,F,G,H : ♂ ; A,B,C, abdomen with furca; A, ventral; B, lateral; C, dorsal; D, P2; E, P3; F, P4; G, P5; H, A1.

Fig. 9. — *Pseudonychocampus colomboi* n. sp. A,B,C,D,E,F,G,H : ♂ ; A,B,C, abdomen with furca; A, ventral; B, lateral; C, dorsal; D, P2; E, P3; F, P4; G, P5; H, A1.

de l'Exp. Chétotaxie :

P2		P3		P4	
Exp.	Enp.	Exp.	Enp.	Exp.	Enp.
0.1.123	0.220	0.1.123	1.221	0.1.123	1.121

P5 (Fig. 8,F). Benp. dont la largeur maximum est égale à la longueur maximum; 5 soies plumeuses dont les 2 terminales plus courtes que les autres; surface antérieure irrégulièrement spinuleuse. Exp. environ 2 fois plus long que large, avec 6 soies nues : 4 externes, 1 interne et 1 terminale, la plus longue; surface antérieure fortement spinuleuse.

Description du mâle

Taille 0,43 - 0,47 mm. Abdomen (Fig. 9,A-C) : ornementation des segments abdominaux semblable à celle de la femelle.

Antennule (Fig. 9,H) : subchirocère, 6 articles, le 4e renflé portant l'aesthéasque.

P2-P4 (Fig. 9,D-F). Exp. P2-P4 triarticulé, Enp. P2-P3 biarticulé alors que l'Enp. P4 réduit à un seul article très petit. Tous les articles de l'Exp. P2-P4 et de l'Enp. P2-P3 sont spinuleux. Segment distal de l'Enp. P3 avec une projection dentiforme externe à pointe hirsute. Chétotaxie différente de celle de la femelle :

P2		P3		P4	
Exp.	Enp.	Exp.	Enp.	Exp.	Enp.
0.1.123	0.120	0.1.123	0.120	0.1.123	020

P5 (Fig. 9,G) : Benps. confluants, avec 2 petites soies nues dont l'extérieure est plus courte. Exp. ovale; environ 2 fois plus long que large, spinuleux à la surface et portant 3 soies dont la terminale est plumeuse.

P6 (Fig. 9,A) : confluants, chaque patte portant 2 soies dont la plus interne est plumeuse.

Discussion

Les espèces du genre *Pseudonychocamptus* Lang 1948 décrites jusqu'à présent sont : *Ps. koreni* (Boeck, 1872), commune le long des côtes européennes arctiques, boréo-atlantiques et méditerranéennes, *Ps. proximus* (Sars, 1908), provenant des régions boréo-atlantiques d'Europe et d'Amérique, *Ps. abbreviatus* (Sars, 1920), des côtes norvégiennes, *Ps. paraproximus* Lang, 1965 et *Ps. spinifer* Lang, 1965, provenant toutes les deux de Californie, *Ps. carthy* Hamond, 1968, trouvée le long des côtes britanniques de la Mer du Nord, et *Ps. marinovi* Apostolov & Petkovski, 1980, trouvée à 72 m de profondeur le long des côtes haute-adriatique de la Yougoslavie. Toutes ces espèces sont très proches et présentent un dimorphisme sexuel remarquable. *Ps. colomboi* n. sp. se distingue facilement de toutes les espèces dont le mâle a été décrit (sauf *Ps. carthy* et *Ps. marinovi*) par les caractères originaux des exemplaires mâles : nombre de soies (3) du segment distal de l'Enp. P2-P3 et de l'Exp. P5. Pour ce qui est des caractères de la femelle, *Ps. colomboi* diffère de *Ps. koreni*, *Ps.*

spinifer et *Ps. charty* surtout en ce qui concerne le nombre de soies du segment distal de l'Enp. P3 (pour d'autres caractères distinctifs, voir clé des espèces). *Ps. colomboi* diffère également de *Ps. abbreviatus* aussi bien en ce qui concerne la forme que le nombre et la disposition des soies de l'Exp. P5; elle diffère de *Ps. marinovi* par la forme des rames furcales ainsi que par la présence d'ornementation ventrale sur les segments abdominaux, ces derniers étant nus chez *Ps. marinovi*. Enfin, la femelle de *Ps. colomboi* se rapproche beaucoup de celles de *Ps. proximus* et *Ps. paraproximus*, mais elle diffère par les caractéristiques présentées dans le tableau III.

Tabl. III. — Comparaisons relatives à 3 caractères de femelles de 3 espèces de *Pseudonychocamptus*. Les rapports allométriques pour *Ps. proximus* et *Ps. paraproximus* ont été tirés de la clé de Lang (1965), tandis que les rapports pour *Ps. colomboi* sont des moyennes ($\pm$ e.c.) calculées sur 10 exemplaires.

Comparison of three females' characters of three Pseudonychocamptus species. Allometric ratios for Ps. proximus and Ps. paraproximus are quoted from the Lang's (1965) key, those for Ps. colomboi are averages ($\pm$ s.d.) calculated on 10 specimens.

Species	<i>proximus</i>	<i>paraproximus</i>	<i>colomboi</i>
Caractères			
Segm. distal Exp. P4 ♀, Long. max./Larg. max.	environ 3,0	environ 2,0	2,1 $\pm$ 0,3
Benp. P5 ♀, Larg. max./Long. max.	environ 1,3	presque 2,0	1,0 $\pm$ 0,02
Exp. P5 ♀, soies	1 nue et 5 spinuleuses	1 nue et 5 spinuleuses	toutes nues

La clé des espèces du genre *Pseudonychocamptus* dérive de celle de Lang (1965 : p. 455), et tient compte des adjonctions successives et des corrections de Hamond (1968 : p. 175), après y avoir ajouté *Ps. marinovi* et *Ps. colomboi* et en la corrigeant ultérieurement là où a été attribuée à *Ps. spinifer* 1 seule soie sur le Benp. P5 du mâle alors qu'en réalité il en porte 2.

(Les mâles de *Ps. carthy* Hamond et de *Ps. marinovi* Apostolov & Petkovski sont inconnus).

1. Segm. distal Enp. P3 ♀ et ♂ avec respectivement 4 et 2 soies 2
Segm. distal Enp. P3 ♀ et ♂ avec respectivement 5 et 4 soies 3
Segm. distal Enp. P3 ♀ et ♂ avec respectivement 5 et 3 soies (soies Exp. P5 ♀ nues; segm. distal Enp. P2 et Exp. P5 ♂ avec 3 soies) *Ps. colomboi* n. sp.
Segm. distal Enp. P3 ♀ avec 6 soies (Exp. P5 très long et étroit, avec bords parallèles; bords externes des segm. distaux Enp. P2-P4 minces, semblant aiguisés comme un fil de lame grossier) *Ps. carthy* Hamond
2. Exp. P5 ♀ avec 5 soies; segm. distal Enp. P3 ♂ prolongé extérieurement en 1 projection denti-

- forme; bord externe Exp. P5 ♂ presque droit *Ps. koreni* (Boeck)
 Exp. P5 ♀ avec 6 soies; segm. distal Enp. P3 ♂ prolongé au bout en 2 projections dentiformes; bord externe Exp. P5 fortement convexe *Ps. spinifer* Lang
3. Exp. P5 ♀ orbiculaire, seconde et troisième soie à partir de l'extérieur attachées à l'intérieur du bord; surface antérieure nue *Ps. abbreviatus* (Sars)
 Exp. P5 ♀ non orbiculaire, toutes les soies attachées au bord; surface antérieure hirsute ou spinuleuse 4
4. Rames furcales plus larges que longues; segments abdominaux ♀ en vue ventrale *Ps. marinovi* Apostolov & Petkovski
 Rames furcales pas plus larges que longues; segments abdominaux ♀ avec une ornementation ventrale complexe 5
5. Segm. distal Exp. P4 ♀ environ 2 fois plus long que la largeur maximum; Benp. P5 ♀ environ 2 fois plus large que sa longueur maximum; Exp. P5 ♂ 3 fois plus long que sa largeur maximum; Benp. P5 ♂ avec 2 soies. *Ps. paraproximus* Lang
 Segm. distal Exp. P4 ♀ environ 3 fois plus long que sa largeur maximum; Benp. P5 ♀ environ 1,3 fois plus large que sa longueur maximum; Exp. P5 ♂ à peine 2 fois plus long que sa largeur maximum; Benp. P5 ♂ avec 2 soies. *Ps. proximus* (Sars).

Ecologie

Dans la « Sacca di Scardovari » *Pseudonychocampus colomboi* n. sp. se trouve à une profondeur d'environ 1 m, dans le sable vaseux (28 % de limon-argile), presque exclusivement d'octobre à mars. Elle a été récoltée aussi dans l'Algue rouge *Gracilaria* sp. *Derivatio nominis*. C'est avec plaisir que l'auteur dédie cette espèce à M. le Pr. Giuseppe Colombo.

REMERCIEMENTS — L'auteur exprime ses remerciements à Melle C. Pagnucco pour sa précieuse collaboration à la finition des dessins.

BIBLIOGRAPHIE

- APOSTOLOV A.G. & T.P. PETKOVSKI, 1980. Copépodes Harpacticoides de la mer Adriatique (Région de Rovigne). *Acta zool. Bulg.*, 15 : 24-35.
- BATTAGLIA B., 1962. Controllo genetico della velocità di sviluppo in popolazioni geografiche del Copepode marino *Tisbe furcata* (Baird). *Atti Ist. Veneto Sci.*, 120 : 83-91.
- BATTAGLIA B. & G. FAVA, 1968. Prime osservazioni sulla genetica di popolazioni naturali e sperimentali di *Tisbe clodiensis* n. sp. (Copepoda, Harpacticoida). *Riv. Biol.*, 21 : 1-33.
- BODIN Ph., 1970. Copépodes Harpacticoides des environs de la Rochelle. 1 - espèces de la vase intertidale de Chatelaillon. *Tethys*, 2 (2) : 385-436.
- BOECK A., 1872. Nye Slaegter og Arter af Saltvands-Copepoder. *Forh. Videnskabs-Selsk.*, Christiania.
- BRADY G.S. & D. ROBERTSON, 1873. Contributions to the study of the Entomostraca. No. VII. On marine Copepoda taken in the west of Ireland. *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 4, 12 : 126-142.
- CECCHERELLI V.U. & F. ROSSIN, 1979. Contributo alla conoscenza degli Arpacticoidi (Crustacea, Copepoda) delle « Valli di Comacchio », lagune polialine dell'Alto Adriatico. *Boll. Mus. Civ. St. Nat. Verona*, 6 : 95-125.
- CECCHERELLI V.U. & F. CEVIDALLI, 1981. Osservazioni preliminari sulla bionomia dei popolamenti meiobentonici della Sacca di Scardovari (Delta del Po), con particolare riferimento ai Nematodi ed ai Copepodi. *Quad. Lab. Tecnol. Pesca*, 3 (1 suppl.) : 265-281.
- CECCHERELLI V.U., D. CORTESI & G. FABBRI, 1982. Dinamica stagionale di una taxocenosi ad Arpacticoidi di ambiente salmastro. *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*, 50 : 151-155.
- CHAPPUIS P.A., 1938. Subterrane Harpacticoiden aus Sud-Italien. *Bull. Soc. Sci. Cluj.*, 9 : 153-181.
- COULL B.C., 1970. Harpacticoid copepods from Barbados and Jamaica, W.I., with description of two new species. *Caribb. J. Sci.*, 10 : 129-135.
- CRISAFI P., 1959. *Phyllopodopsyllus pauli*, specie nuova (Copepoda, Harpacticoida) delle acque salmastre del Lago Verde (Messina). *Atti Soc. Peloritana Sc. fis. mat. nat.*, 5 : 495-501.
- EDWARDS A.L., 1976. An Introduction to linear Regression and Correlation. W.H. Freeman & Co., San Francisco, 213 pp.
- HAMOND R., 1968. *Pseudonychocampus carthyi* nov. sp. (Harpacticoida) from Hunstanton, Norfolk. *Crustacean*, 1 suppl. : 171-176.
- ITO T., 1979. Descriptions and records of marine Harpacticoid Copepods from Hokkaido, VII. *Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool.*, 22 (1) : 42-68.
- KUNZ H., 1975. Copepoda Harpacticoida aus dem Litoral des südlichen Afrika. I Teil. *Kieler Meeresforsch.*, 31 (2) : 179-212.
- LANG K., 1948. Monographie der Harpacticiden. Nordiska Bokhandeln, Stockholm, 1682 pp.
- LANG K., 1965. Copepoda Harpacticoida from the Californian Pacific coast. *Kungl. Sven. Vetenskapsakad. Handl.*, 10 (2) : 1-560.
- LINDGREN E.W., 1975. Six meiobenthic Harpacticoida (Crustacea, Copepoda) from North Carolina beaches. *Cah. Biol. mar.*, 16 : 445-473.
- PESTA O., 1920. Die Planktoncopepoden der Adria - Versuch einer faunistischen Übersicht. *Zool. Jahrb.*, 43 : 471-660.
- SARS G.O., 1908. An account of the Crustacea of Norway, 5, Copepoda Harpacticoida. Bergen Museum : 241-276.
- SARS G.O., 1911. An account of the Crustacea of Norway, 5, Copepoda Harpacticoida. Bergen Museum : 369-449.
- SARS G.O., 1920. An account of the Crustacea of Norway, 7 (suppl.), Copepoda. Bergen Museum : 25 - 92.
- SCOTT T., 1895. Additions to the fauna of the Firth of Forth. *13th Ann. Rep. Fish. Board Scotland*, 3 : 165-172.
- VOLKMANN-ROCCO B., 1968. *Tisbe reluctantans* n. sp. della Laguna Veneta (Copepoda, Harpacticoida). *Archo Oceanogr. Limnol.*, 16 : 81-93.

- VOLKMANN-ROCCO B., 1971. Some critical remarks on the taxonomy of *Tisbe* (Copepoda, Harpacticoida). *Crustaceana*, 21 : 127-132.
- VOLKMANN-ROCCO B., 1973. Etude de quatre espèces jumelles du groupe *Tisbe reticulata* Boquet (Copepoda, Harpacticoida). *Archs Zool. exp. gén.*, 114 : 317-348.
- VOLKMANN B., 1979. A revision of the genus *Tisbe* (Copepoda, Harpacticoida). Part I. *Archo Oceanogr. Limnol.*, 19 suppl. : 121-284.
- WELLS J.B.J., 1985. Keys to aid in the identification of marine Harpacticoid Copepods. Amendment Bulletin N° 5. *Zool. Public. Victoria University*, Wellington, 80 : 1-19.
- WILLEY A., 1920. Marine Copepoda. *In* : Report of the Canadian Arctic expedition 1913-1918; vol 7, part. K : 3-46.
- WILLEY A., 1930. Harpacticoid Copepoda from Bermuda. Part I. *Ann. Mag. nat. Hist.*, Ser. 10, 6 : 81-114.

Reçu le 25 août 1986; received August 25, 1986.

Accepté le 15 octobre 1987; accepted October 15, 1987.

QUELQUES OBSERVATIONS ETHOLOGIQUES SUR *PLATYNOTHRUS PELTIFER* (KOCH) (ACARIEN, ORIBATE)

Some ethological observations on Platynothrus peltifer (Koch) (Acari, Oribatei)

Georges TABERLY

Laboratoire de Biologie générale,
Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne,
31062 Toulouse Cédex

PONTE
STRUCTURE DE L'OEUF
PRELARVE
DEHISCENCE DES EXUVIES

LAYING
EGG STRUCTURE
PRELARVA
EXUVIAE DEHISCENCE

RÉSUMÉ — Des observations sont faites concernant la ponte, la structure de l'oeuf, la morphologie de la prélarve, la déhiscence des exuvies larvaire et nymphales.

ABSTRACT — Information is provided about laying, egg structure, prelarva morphology, dehiscence of larval and nymphal exuviae.

Platynothrus peltifer (Koch) est une espèce se reproduisant par parthénogenèse thélytoque ainsi que l'a démontré Grandjean (1947a). J'ai étudié la cytologie de sa parthénogenèse (Taberly, 1958) et, dans une note récente (Taberly, 1987), j'ai fourni des indications sur son cycle de vie. Les nombreux élevages nécessités par ces différentes recherches ont été réalisés, en cellules, selon la méthode déjà utilisée par Grandjean (1948). Ils m'ont permis de faire un certain nombre d'observations éthologiques qui confirment, précisent et complètent des observations antérieures de ce même auteur (Grandjean, 1950).

1. PONTE

La recherche des œufs de *P. peltifer* exige toujours une inspection minutieuse de la cellule, tant ces œufs sont, la plupart du temps, soigneusement dissimulés. Des œufs isolés se rencontrent, cachés dans les fentes des fragments d'écorce. Plus fréquemment, cependant, on observe de petits groupes formés de 3,4 (une remarque analogue a été faite également par Jalil, 1972) et même jusqu'à 9 œufs qui, disposés d'une manière quelconque les uns par rapport aux autres, adhèrent entre eux. Ces groupes d'œufs sont souvent situés à la face inférieure des menus brins d'écorce qui sont plaqués contre le fond de la cellule; on en découvre aussi, enfouis dans l'épais-

seur du buvard, à la périphérie du disque, là où les fibres s'écartent.

Ainsi que le fait remarquer Grandjean, cette dissimulation des œufs est gênante pour l'éleveur; on n'est jamais sûr que quelques-uns d'entre eux n'ont pas échappé à l'observation. Il est difficile, dans ces conditions, d'établir, avec certitude, le décompte journalier des œufs pondus par un individu. Je l'ai tenté à plusieurs reprises, chaque œuf repéré étant immédiatement enlevé de la cellule maternelle et placé dans une autre; j'ai toujours eu la surprise de découvrir des larves issues d'œufs dont je n'avais su déceler la présence. Compte tenu de ces réserves, il apparaît néanmoins, d'après les observations que j'ai pu faire, que plusieurs jours séparent en général les dépôts successifs d'œufs isolés ou de pontes groupées.

Des indications sur la fécondité ont été fournies par Grandjean qui, dénombrant la descendance de plusieurs individus élevés isolément, estime supérieur à 250 le nombre d'œufs que peut pondre un adulte durant son existence.

On peut obtenir, au laboratoire, des pontes à toutes les périodes de l'année; c'est en effet, quelques 3 semaines à 1 mois après son émergence, que l'adulte pond son premier œuf; suit alors une longue période de ponte, parfois entrecoupée de pauses comme l'a remarqué Grandjean qui note que « la fondatrice du clone 3-1 s'est arrêtée de pondre pendant 3 mois puis a repris son travail ».

2. ŒUF

L'œuf de forme régulièrement ovoïde mesure environ 220 μm de long sur 120 μm de large. Sa membrane blanche et lisse est dépourvue de chorion; elle est cependant entourée, immédiatement après la ponte, d'une sorte de gangue translucide et visqueuse qui, se desséchant rapidement, fait adhérer l'œuf au substrat et maintient l'union de ceux groupés en paquet.

L'œuf fraîchement pondu ne renferme qu'un embryon de prélarve. Celle-ci n'apparaît nettement que quelques jours après la ponte. La membrane de l'œuf s'applique alors contre celle de la prélarve dont elle épouse étroitement les contours; la protubérance frontale et les saillies prononcées des 2 pointes K sont particulièrement bien visibles.

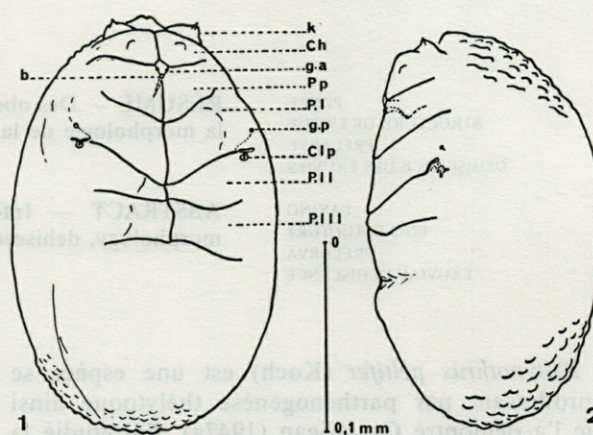
Si l'œuf renfermant une prélarve bien différenciée est placé dans l'acide lactique, l'enveloppe de l'œuf se scinde très rapidement, et selon un plan méridien, en 2 valves, l'une ventrale, l'autre dorsale. Cette déhiscence de l'œuf est difficile à saisir sur le vivant, étant donné la minceur de la membrane de l'œuf et sa coloration identique à celle de la cuticule prélarvaire. Par ailleurs, le « deutovium stage », sous sa forme typique, si net chez *Trhypochthonius tectorum* (Taberly, 1952), est ici un stade temporaire; bientôt les 2 valves de l'œuf s'écartent et se détachent de la prélarve; n'étant soutenues par aucun chorion, elles s'affaissent, se fripent et ne sont bientôt plus reconnaissables; la prélarve est entièrement libérée.

3. PRELARVE

La prélarve de *P. peltifer*, dont Grandjean (1950) a simplement signalé l'existence, n'a jamais été décrite. Je l'ai présentée figure 1 en vue ventrale; elle est gonflée par le séjour dans l'acide lactique mais les détails de sa structure demeurent.

Elle ressemble, dans ses grandes lignes, aux autres prélarves de Nothroidea [Outre la prélarve de *Trhypochthonius tectorum* dont j'ai précisé la morphologie (Taberly, 1952), 4 autres prélarves de Nothroidea ont été décrites et figurées: celle de *Camisia segnis* par Grandjean (1936), celles de *Camisia spinifer*, *Nothrus silvestris* et *Nanhermannia nana* par Sitnikova (1960)]: les bourrelets appendiculaires correspondant aux mandibules, aux palpes et aux 3 paires de pattes sont bien marqués et limités par des sillons; la saillie antérieure dorsale, les 2 pointes K, l'organe de Claparède sont distinctement apparents; une bouche, marquée extérieurement par une dépression circulaire et prolongée par un rudiment de pharynx, existe au même emplacement que chez *T. tectorum* (Taberly, 1952).

La prélarve de *P. peltifer* possède cependant un certain nombre de caractères qui lui sont propres et si on la compare plus précisément à celle de *T. tectorum* on constate de notables différences. C'est ainsi que la cuticule n'est pas rigoureusement lisse; dans le tiers antérieur dorsal et à la partie postérieure, la surface est bosselée par une succession de pustules larges et peu proéminentes mais toujours bien distinctes quel que soit l'état de gonflement de la prélarve. Une microsculpture aussi apparente n'a été que rarement signalée chez les prélarves d'Oribates et ne se rencontre guère que chez celles des *Oribotritiidae* (Grandjean 1962, 1967; Schubart 1967) qui se caractérisent, en outre, par leur membrane épaisse et colorée, très fortement plissée et carénée.



La protubérance frontale, nette mais moins bien accusée que chez *T. tectorum*, présente, en vue ventrale, une faible échancrure médiane. Les saillies des 2 dents d'éclosion, massives et très rapprochées, surplombent les bourrelets mandibulaires. L'organe de Claparède a une structure difficile à préciser; bordé en avant par une carène épaisse mais peu saillante, il m'est apparu comme un minuscule bouton hémisphérique situé au fond d'une dépression tubulaire. Un peu en avant de lui et de chaque côté on observe avec netteté une petite marque circulaire (g.p) qui apparaît être en saillie et se prolonger intérieurement par l'ébauche d'un canal. A peu près au même emplacement, Grandjean (1962) chez *Pilogalumna allifera* et Lions (1967) chez *Rhysotritia ardua* signalent la présence d'un point très précis d'où part un court filament interne. Peut-être cette marque représente-t-elle, comme Grandjean le suggère, le vestige de la glande coxale du premier segment pédieux. Deux autres marques analogues (g.a) mais plus petites encore et dépourvues, semble-t-il, de tout prolongement interne, sont également visibles en avant de la bouche, sur les côtés postérieurs de la figure en losange située au carrefour des bourrelets mandibulaires et palpiens.

Elles sont certainement les homologues des points *a* et *b* que Lions a remarqués sur la prélarve de *Rhysotritia ardua*. Faut-il voir là les vestiges d'une paire de glandes plus antérieures que les précédentes, les glandes infracapitulaires par exemple ? Un profond sillon transversal, bien visible dans un examen de profil (fig. 2) s'inscrit ventralement à la limite postérieure du vestige de la dernière paire de pattes. Il n'y a aucune trace de sillon latéro-postérieur mais un sillon latéro-frontal existe probablement, bien qu'en fait je n'ai jamais su clairement le discerner sur les prélarves traitées par l'acide lactique et montées en préparation ouverte pour l'examen microscopique. Observant des prélarves en place dans les cellules d'élevage, j'ai en effet noté à plusieurs reprises, la présence d'une dépression latérale allongée et peu marquée. Cette dépression, qui s'efface en avant au niveau des bourrelets mandibulaires, se prolonge en arrière, un peu au-delà de la limite postérieure de la dernière paire de pattes. Elle n'est pas visible d'une manière constante; je présume que l'infléchissement cuticulaire qui lui correspond, s'atténue puis disparaît au fur et à mesure que la prélarve se distend sous la pression de la larve qui se forme à l'intérieur. Une évolution analogue du sillon latéro-frontal a été signalée par Grandjean chez plusieurs prélarves de *Circumdehiscentia*; il est possible que la dépression remarquée chez *P. peltifer* soit l'homologue de ce sillon. Par ailleurs, la sortie de la larve, chaque fois que j'ai pu l'observer, s'est faite par l'avant comme pour les autres Oribates - à l'exception de *T. tectorum* (Taberly, 1952) et *Damaeus verticillipes* [chez ces deux espèces, en effet, la larve s'extrait à reculons, de l'exuvie prélarvaire] (Cancela da Fonseca, 1975) - chez qui le processus a été suivi. La larve qui émerge dégage ses pattes et s'extrait de l'exuvie prélarvaire comme d'un fourreau. La déhiscence prélarvaire s'effectue donc au moins en avant et sur les côtés, mais il est impossible d'en reconnaître le tracé exact sur les exuvies toujours froissées et piétinées.

4. DEHISCENCE DES EXUVIES LARVAIRES ET NYMPHALES

Grandjean (1947b) note avoir remarqué à plusieurs reprises, sur des exuvies larvaires ou nymphales recueillies dans les cellules d'élevage de *P. peltifer*, une fente transversale homologue de la fente δt des Nothoïdes qui présentent une déhiscence en $\perp$ typique. Cette fente étant toujours accompagnée de déchirures quelconques, non sagittales, l'auteur présume que la ligne δt , quoique non permanente, doit seule exister chez cette espèce.

Afin de confirmer les observations de Grandjean, j'ai suivi, à partir de plusieurs tritonymphes pupales (choisies de préférence aux autres stases en raison

de leur taille plus élevée), le processus de l'émergence de l'adulte. L'exuvie se rompt toujours, en premier lieu, selon une ligne transversale qui passe immédiatement en avant des glandes latéro-abdominales. Cette seule fente suffit parfois à l'adulte pour se dégager. Le plus souvent cependant, l'animal, qui émerge par l'arrière en prenant appui et se dressant à demi sur ses pattes, fait éclater en un ou plusieurs points la partie de l'exuvie située en avant de la fente transversale. Les déchirures ainsi provoquées sont irrégulières, inconstantes; si l'une d'elles semble coïncider avec le plan de symétrie, ce n'est qu'un accident fortuit.

L'examen de l'exuvie tritonymphale prélevée immédiatement après l'éclosion de l'adulte permet de préciser les caractères de la ligne δt car si l'individu en se retirant piétine et déforme la partie située en arrière de la fente transversale, il laisse bien souvent intacte celle située en avant. Cette partie exuviale antérieure est toujours dépourvue des glandes latéro-abdominales; les paires de poils $c1$, $c2$, $c3$, cp , $d1$, $d2$, $e1$, $e2$ (1) y sont implantées d'une manière constante; on y rencontre aussi parfois le poil $f2$ mais la présence de ce dernier y est aléatoire et le plus souvent asymétrique: il peut y exister à gauche seulement, à droite seulement, des deux côtés à la fois ou la paire entière peut faire défaut. En définitive, la ligne δt n'est bien définie, prédéterminée, que dans sa portion centrale: elle laisse au-devant d'elle les poils $e1$ et $e2$ et derrière elle, l'orifice des glandes latéro-abdominales. Dans cette portion au moins, elle est strictement homologue de la ligne δt des Nothoïdes à nette déhiscence en $\perp$ tels que *Camisia segnis*, *Hermannia gibba*, *Thrypochthonius tectorum*. Plus latéralement, son tracé n'a pas la fixité que l'on observe chez ces espèces où la ligne δt passe toujours entre les rangées transversales des poils e et f .

Le mode de déhiscence de *Platynothrus peltifer* n'est pas fondamentalement différent de celui de ces autres Nothoïdes. Grandjean constate en effet que chez *Camisia segnis*, tandis que la fente δt est constante de la larve à la tritonymphe, la fente δs est parfois remplacée par une déchirure quelconque, non sagittale; chez *Hermannia gibba*, la déhiscence de larves ou de nymphes non pupales provoquée artificiellement par gonflement dans l'acide lactique, s'effectue selon δt mais jamais selon δs bien que ces deux lignes soient, chez cette espèce, permanentes et bien apparentes.

J'ai d'autre part signalé à propos de *T. tectorum* (Taberly, 1952), avoir observé des cas où la fente δt existait seule. La déhiscence en $\perp$ apparaît ainsi comme une spécialisation du processus que l'on

(1) La notation adoptée pour la désignation des poils est celle utilisée et définie par Grandjean dans de nombreux travaux et en particulier, ceux de 1939 et 1946. Chez *P. peltifer* comme chez plusieurs autres Nothoïdes, le poil $f1$ n'est en fait représenté, chez les nymphes, que par un vestige alvéolaire.

observe chez *Platynothrus peltifer* et qui n'est plus devenu que sporadique, éventuel, chez les espèces ayant acquis cette spécialisation. C'est à cette même conclusion que parvient Grandjean (1964) après un nouvel examen du mode de déhiscence des Nothorhodes en général et de *P. peltifer* en particulier.

BIBLIOGRAPHIE

- CANCELA DA FONSECA J.P., 1975. Notes oribatologiques. *Acarologia*, 17 (2) : 320-330.
- GRANDJEAN F., 1936. Les Oribates de Jean Frédéric Hermann et de son père (Arachn. Acar.). *Ann. Soc. Ent. France*, 105 : 27-110.
- GRANDJEAN F., 1939. Les segments post-larvaires de l'hysterosoma chez les Oribates (Acariens). *Bull. Soc. zool. France*, 64 : 273-284.
- GRANDJEAN F., 1946. Les Enarthronota (Acariens). Première série. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 11e s., 8 : 213-218.
- GRANDJEAN F., 1947a. Observations sur les Acariens (10ème série). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e s., 19 (1) : 165-172.
- GRANDJEAN F., 1947b. Observations sur les Oribates (18ème série). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e s., 19 (5) : 395-402.
- GRANDJEAN F., 1948. Sur l'élevage de certains Oribates en vue d'obtenir des clones. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e s., 20 (5) : 450-457.
- GRANDJEAN F., 1950. Observations éthologiques sur *Camisia segnis* (Herm.) et *Platynothrus peltifer* (Koch) (Acariens). *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2e s., 22 (2) : 224-231.
- GRANDJEAN F., 1962. Prélarves d'Oribates. *Acarologia*, 4 (3) : 423-439.
- GRANDJEAN F., 1964. Nouvelles observations sur les Oribates (3ème série). *Acarologia*, 6 (1) : 170-198.
- GRANDJEAN F., 1967. Nouvelles observations sur les Oribates (5ème série). *Acarologia*, 9 (1) : 242-272.
- JALIL M., 1972. A note on the life cycle of *Platynothrus peltifer*. *J. Kansas Entomol. Soc.*, 45 (3) : 309-311.
- LIONS J.C., 1967. La prélarve de *Rhyssotritia ardua* (C.L. Koch) 1836 (Acarien, Oribate). *Acarologia*, 9 (1) : 273-283.
- SCHUBART H.O.R., 1967. Observations préliminaires sur la biologie d'*Indotritia acanthophora* Märkel, 1964 (Acari, Oribatei). *Rev. bras. Biol.*, 27 (2) : 165-176.
- SITNIKOVA L.G., 1960. En russe (Les prélarves des Oribates). *Parazitol. sborn.*, S.S.S.R., 19 : 220-236.
- TABERLY G., 1952. Sur l'éthologie et le développement post-embryonnaire de *Trhypochthonius tectorum* (Acarien, Oribate). *Bull. Soc. zool. France*, 77 (5-6) : 330-341.
- TABERLY G., 1958. La cytologie de la parthénogenèse chez *Platynothrus peltifer* (Koch) (Acarien, Oribate). *C.R. Ac. Sc.*, 247 : 1655-1657.
- TABERLY G., 1987. Cycle de vie de *Platynothrus peltifer* (Koch) (Acarien, Oribate). Influence de la température et mise en évidence d'un seuil thermique supra-optimal. *Vie Milieu*, 38 (1) : 85-94.
- Reçu le 23 septembre 1986; received September 23, 1986.
 Accepté le 30 septembre 1986; accepted September 30, 1986.

OBSERVATIONS SUR L'ORGANISATION DE LA REPRODUCTION ET SUR LES COMPORTEMENTS SEXUELS ET AGONISTIQUES CHEZ *LACERTA VIVIPARA*

Reproduction and sexual and agonistic behaviour in Lacerta vivipara

Benoit HEULIN

Station Biologique de Paimpont
35380 Plélan le Grand, France

LACERTA VIVIPARA
COMPORTEMENTS SEXUELS
COMPORTEMENTS AGRESSIFS
ORGANISATION DE REPRODUCTION

RÉSUMÉ — L'étude réalisée constitue une approche préliminaire des comportements sexuels et agonistiques chez les adultes de *Lacerta vivipara*. Les observations ont été effectuées sur trois mâles et trois femelles, dans un enclos d'expérimentation (3m x 3m). Des comportements agressifs et des évitements spatio-temporels ont été observés chez les mâles à l'époque des accouplements (avril - mai). Durant cette période, l'agressivité des mâles entraîne l'établissement d'une organisation hiérarchique où le statut individuel est fonction de la taille corporelle : l'agressivité est positivement corrélée à la taille et le mâle le plus grand bénéficie d'un meilleur isolement. La corrélation entre taille corporelle et succès reproducteur des mâles est relativement lâche dans les conditions de l'expérimentation. Il apparaît cependant que le plus grand mâle consacre plus de temps aux activités reproductrices et s'accouple un peu plus souvent que les autres. Dans la situation expérimentale chaque femelle s'accouple au moins une fois avec chaque mâle. Deux à dix jours après la première copulation, les femelles présentent un comportement particulier, appelé « piétinement », et qui semble signaler la fin de réceptivité sexuelle : ce comportement semble entraîner une réduction du nombre de copulations et du nombre de tentatives d'accouplement chez les mâles. En tenant compte de caractéristiques précédemment observées sur le terrain, l'auteur propose un modèle concernant l'organisation de la reproduction dans les populations naturelles de *L. vivipara*. La stratégie développée par ce Lézard pourrait traduire une adaptation à la faible visibilité dans son habitat. Malgré l'absence de territoires de reproduction, il n'est pas exclu qu'il puisse exister une relation entre l'âge, la taille corporelle, et le succès reproducteur chez les mâles de cette espèce.

LACERTA VIVIPARA
SEXUAL BEHAVIOUR
AGGRESSIVE BEHAVIOUR
MATING STRATEGY

ABSTRACT — This preliminary study deals with the agonistic and sexual behaviours of adults *Lacerta vivipara*. Observations were made on three males and three females in an indoor enclosure (3m x 3m). Aggressive behaviour and spatio-temporal avoidance between adult males were observed during the mating period (April-May). During this period, aggressivity between males leads to a dominance hierarchy where individual rank is a function of body size : aggressivity is positively correlated to body size and the largest male tends to be more isolated than the others. Correlation between body size and mating success of males was not clear cut. However it seems that the largest male spends more time in mating activities, and achieves a few more copulations than other males. Under experimental conditions each female mates at least once with each male. Two to ten days after the first copulation, females display a « feet-shaking » behaviour which is probably associated with the end of sexual receptivity : this behaviour apparently reduces matings attempts and successful copulations of males. Including characteristics previously studied in the field, a general model of mating strategy in natural populations of *L. vivipara* is proposed. The mating strategy of this lizard could be an adaptation to poor visibility in its habitat; despite the absence of reproductive territories, it could exist a relationship between age, body size, and mating success in males of this species.

INTRODUCTION

Il est important dans les études de biologie des populations de Sauriens de prendre en considération les relations interindividuelles, et particulièrement les comportements d'intolérance ou d'attraction sexuelle chez les adultes. En effet ces comportements peuvent fortement conditionner, chez les Lézards, l'organisation spatiale des populations ainsi que les caractéristiques démographiques et les variations interindividuelles du succès reproducteur (Barbault, 1975; Stamps, 1977, 1983).

On a souvent signalé, pour de nombreuses espèces de la famille des Lacertidés, que la période d'accouplement s'associe à l'apparition ou à la recrudescence des manifestations d'agressivité et d'intolérance interindividuelle chez les mâles adultes (Noble & Bradley, 1933; Rollinat, 1934; Kitzler, 1941; Weber, 1957; Simms, 1970; Verbeek, 1972). En conditions naturelles cette intolérance détermine souvent chez les mâles une tendance à l'espacement, à la territorialité (Noble & Bradley, 1933; Weber, 1957; Verbeek, 1972; Edsman, 1986) ou, plus rarement, un phénomène d'organisation hiérarchique (Saint Girons & Saint Girons, 1959; Simms, 1970). Dans cette famille des Lacertidés, le lézard vivipare, *Lacerta vivipara*, apparaît comme une espèce dépourvue d'organisation territoriale, même chez les mâles en période d'accouplement (Avery, 1962; Buschinger & Verbeek, 1970; Heulin, 1984). Il était donc utile de savoir s'il existait réellement des manifestations d'intolérance chez les adultes de cette espèce et si cette éventuelle intolérance pouvait induire une forme d'organisation hiérarchique, notamment au moment de la période d'accouplement.

En ce sens, nous nous proposons d'exposer ici certaines observations comportementales faites sur un petit groupe de Lézards adultes, en conditions expérimentales. Nous pourrions ensuite, en discussion, replacer ces observations dans le contexte des informations disponibles sur les populations naturelles et ainsi tenter de définir ce que peut être l'organisation de la reproduction chez le Lézard vivipare.

L'ESPECE

Lacerta vivipara est un petit Lacertidé ovovipare nord-européen et nord-asiatique (Arnold *et al.*, 1978) qui fréquente préférentiellement des milieux caractérisés par une forte humidité et par une strate herbacée et chamaephytique dense : tourbière, landes et prairies humides (Glandt, 1979; Parent, 1979; Heulin 1985a). A Paimpont, en Bretagne, la densité de population du Lézard vivipare en mai est de

l'ordre de 80 ind./ha pour les femelles adultes (âge ≥ 2 ans), 50 ind./ha pour les mâles adultes (âge ≥ 2 ans), et de 95 ind./ha pour les subadultes (Heulin, 1985b).

En Europe, le cycle annuel d'activité débute en mars pour les mâles adultes et en avril pour les femelles adultes, tandis que l'entrée en hibernation se produit fin septembre. Les accouplements ont lieu en avril-mai et la période de mise-bas en juillet-août (Baumens, 1981; Baumens & Verheyen, 1985; Nuland & Strijbosch, 1981; Pilorge, 1981; Heulin, 1985b).

La sortie d'hibernation plus précoce des mâles correspond à l'achèvement de leur cycle spermatogénétique et, durant cette période, on observe une très forte augmentation de leur taux de testostérone plasmatique qui atteint un maximum en avril (Courty & Dufaure, 1979). Les accouplements débutent 8 à 10 jours après la sortie d'hibernation des femelles (Bauwens & Verheyen, 1985).

MATERIELS ET METHODES

1. Enclos d'expérimentation. Lézards utilisés

Toutes les observations ont été réalisées dans un enclos de 3m x 3m, mis en place dans une salle où le sol de béton avait été recouvert d'une fine couche d'argile et sur lequel les Lézards pouvaient se déplacer librement. Sur le sol de cet enclos ont été fixés 9 « touradons » espacés de 0,75 m ainsi que 16 coupelles abreuvoirs (Fig. 1). Les touradons disposés dans l'enclos imitent grossièrement les touffes de végétation du milieu naturel et sont destinés à servir d'abris et de postes de chauffage (Fig. 1). Ce sont des structures pyramidales en plâtre, tronquées au sommet, et sur lesquelles ont été fixées lors du moulage des touffes de « paille de bois » imitant la végétation. Au-dessus de chaque touradon est suspendue une lampe infrarouge 250 W, qui est allumée 6 h/jour et qui constitue ainsi la source de chaleur nécessaire à la thermorégulation des Lézards.

Les Lézards sont nourris quotidiennement avec des jeunes stades de Criquets (*Locusta migratoria*) et de Vers de farine (*Tenebrio molitor*), mis dans l'enclos avant allumage des lampes.

Les observations ont été effectuées sur 6 Lézards adultes (3 ♂ et 3 ♀) capturés dans la nature à la sortie d'hibernation, avant les accouplements, et introduits dans l'enclos au cours d'avril. Les tailles (L.M.A. : longueur museau-anus) des mâles n° 1, 2 et 3 sont respectivement de 58 mm, 53 mm et 49 mm, tandis que les tailles des femelles n° 1, 2 et 3 sont respectivement de 63 mm, 63 mm et 59 mm. La relation âge-taille précédemment établie pour la population naturelle correspondante (Heulin, 1984, 1985b) permet de déduire que l'âge des individus

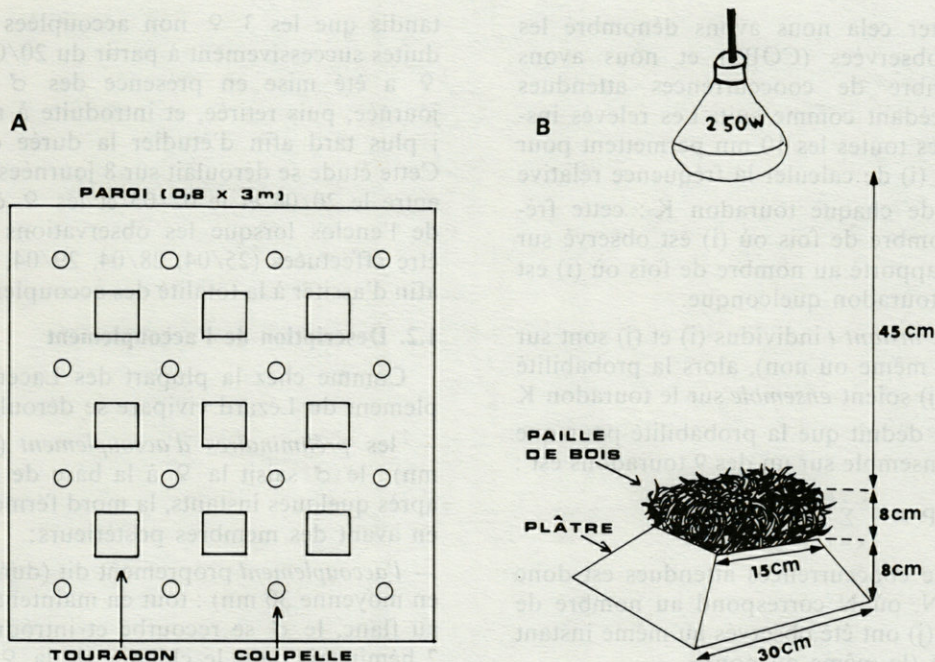


Fig. 1. — A, enclos expérimental; B, touradon.
A, experimental enclosure; B, touradon.

utilisés est probablement de 4 ans pour le ♂ 1, de 3 ans pour le ♂ 2 et les ♀ 1 et 2, et de 2 ans pour le ♂ 3 et la ♀ 3.

Les observations ont été réalisées à partir d'un poste situé à 2m de hauteur permettant à l'expérimentateur de voir la totalité de l'enclos sans perturber les Lézards. Les individus sont reconnus par une tache de couleur peinte sur leur dos.

2. Prise de données sur les comportements

a. Observations comportementales proprement dites

Plusieurs journées d'observations continues (6h/jour) ont été consacrées totalement à la prise de données sur les relations interindividuelles des Lézards. L'effort d'échantillonnage maximal a été effectué en avril (7 j consécutifs), au moment où les Lézards furent introduits dans l'enclos, ce qui correspond au moment où les accouplements ont lieu dans la nature. Nous avons par la suite réalisé 2 j d'observations en mai, 2 j en juin et 2 j en août.

Au cours de ces journées la position de tous les individus était notée simultanément et instantanément toutes les 10 minutes, afin de pouvoir analyser la distribution spatiale des Lézards dans l'enclos et notamment la fréquentation des touradons. Lors de ces relevés instantanés, nous avons aussi noté la fréquence de certaines interactions de longue durée (accouplement et préliminaires d'accouplement) ce qui fournissait alors une évaluation du pourcentage de temps consacré à ce type d'interaction.

En outre, le temps libre entre les relevés instantanés a été consacré au dénombrement de l'ensemble

des interactions longues ou courtes (comportements sexuels et agonistiques) intervenant entre tous les individus.

b. Source complémentaire d'informations

D'autres observations, destinées à l'étude des activités thermorégulatrices (Heulin, 1984), ont été effectuées sur les mêmes Lézards durant 6 j en mai, 9 j en juin et 6 j en août.

Au cours de ces périodes, des relevés instantanés de distribution spatiale ont toujours été effectués toutes les 10 mn, comme précédemment expliqué. En revanche, au cours de ces observations, il n'a pas été possible de dénombrer comme précédemment l'ensemble des comportements interindividuels, mais uniquement de noter la présence ou l'absence de ceux-ci. En ce qui concerne les comportements, cette source d'information nous servira donc uniquement ici à préciser les dates d'interruption de certains types d'interactions.

3. Taux de cooccurrence. Evitements spatio-temporels

Nous avons pu observer que l'ensemble des touradons dans l'enclos est fréquenté de manière identique par tous les Lézards et que, relativement fréquemment, 2 Lézards peuvent occuper simultanément le même touradon. Il était donc intéressant de vérifier si cette cooccurrence sur un touradon se faisait de manière aléatoire ou bien, au contraire, si certains individus ou groupe d'individus manifestaient entre eux des comportements d'évitement se traduisant par une réduction des taux de cooccur-

(N = 60)	{	PAS DE PRELIMINAIRE D'ACCOUPLEMENT (18) (LE ♂ S'ELOIGNE)	30%
		♂ S'ARRETE DE LUI MEME (13)	22%
	{	♀ SE DEGAGE ET LE ♂ ABANDONNE (20)	33%
		♀ SE DEGAGE ET S'ENFUIT (4)	7%
		♂ PERSISTE ET TENTE DE S'ACCOUPLER {	
		SANS SUCCES (2)	3%
		AVEC SUCCES (3)	5%

Fig. 2. — Efficacité du comportement de non-réceptivité des ♀ ; d'après les 60 rencontres ♂ — ♀ observées après apparition de ce comportement.

Efficiency of ♀ non-receptive behaviour; from 60 ♂ — ♀ encounters observed after this behaviour had appeared.

et, lorsque le ♂ persiste, la ♀ tente plus vigoureusement de se dégager et de s'enfuir. La date d'apparition de ce comportement est variable d'une ♀ à l'autre (Tabl. I). Pour les ♀ 1 et 2 il s'est manifesté dès la 2^e introduction dans l'enclos, respectivement 3 et 2 j après les premiers accouplements de ces ♀. En revanche pour la ♀ 3, il a été observé seulement 10 j après les premiers accouplements. L'expérience a d'ailleurs dû être interrompue (retrait des ♀) entre le 28/04 et le 01/05 pour éviter que cette ♀ 3 ne soit blessée lors des assauts répétés des ♂.

Le comportement que nous venons de décrire semble traduire une non-receptivité des ♀ et permettrait à ces dernières d'éviter dans une certaine mesure de nouveaux accouplements (Fig. 2). Ainsi sur 60 rencontres observées après expression de ce comportement, 30 % (18) ne sont suivies d'aucun comportement de préliminaire d'accouplement du ♂. En outre, avant apparition de ce comportement, 69 % des préliminaires d'accouplement (18/26) sont effectivement suivis d'accouplements contre seulement 7 % (3/42) après (Tabl. I, Fig. 2).

1.4. Activités reproductrices et nombre d'accouplements des mâles

Dans la situation expérimentale utilisée, il apparaît que le pourcentage de temps consacré aux activités reproductrices augmente avec la taille des individus ♂ (Tabl. II). Le nombre de préliminaires d'accouplement effectués présente une variation inter-individuelle significative $X^2 = 12, 11, 2$ d.d.l., $p < 0,01$) et est très nettement plus élevé chez le ♂ 1, c'est-à-dire chez l'individu de plus grande taille. Bien que la variation inter-individuelle du nombre d'accouplements ne soit pas statistiquement significative ($X^2 = 1,14$), on constate également que le ♂ 1 s'est accouplé un peu plus fréquemment que les autres (Tabl. II). Ceci laisse donc penser que, dans une certaine mesure, il pourrait exister une relation positive entre la taille et l'activité sexuelle chez les ♂. On notera cependant que la comparaison entre les ♂ 2 et 3 révèle que le pourcentage de temps consacré aux activités reproductrices n'est que légèrement supérieur chez le plus grand de ces 2 individus et que, au contraire, le plus petit réalise un plus grand nombre d'accouplements et de préliminaires d'accouplements.

Tabl. II. — Relation entre la taille et l'activité sexuelle des 3 ♂. Pourcentage de l'activité : pourcentage des relevés instantanés (voir méthodes) où l'on observe une activité d'accouplement ou de préliminaires d'accouplement. PA nombre de préliminaires d'accouplement, A nombre d'accouplements, LMA longueur museau-anus des ♂.

Relationship between size and sexual activity for the three ♂. Percent of activity : percent of scan samplings (see methods) including copulation or courtship activity. PA number of courtships, A number of copulations, LMA snout-vent length in ♂.

MALE	LMA (mm)	POURCENTAGE DE L'ACTIVITE	PA	A
1	58	13%	36	9
2	53	8%	14	5
3	49	6,5 %	18	7

1.5. Arrêt des comportements reproducteurs

Dans la situation expérimentale utilisée, aucun accouplement n'eut lieu après le 27 avril. Après le 2 mai quelques observations supplémentaires ont été réalisées et, bien que le mode d'échantillonnage fut différent (*cf.* méthode), elles permirent d'établir que les derniers préliminaires d'accouplement ont eu lieu le 4 mai, tandis que le comportement de non-réceptivité persista jusqu'au 16 mai, après quoi il ne fut plus observé.

2. Comportements agonistiques

2.1. Description

Sur l'ensemble de la période d'étude nous n'avons observé aucune interaction agonistique entre les ♀, ni entre les ♂ et les ♀. En revanche, nous avons pu observer un très grand nombre d'interactions agonistiques entre les ♂, au début de la période d'étude.

Trois types d'interactions agonistiques entre ♂ ont été distingués : un individu en mord un autre qui s'enfuit immédiatement (*morsure*) ; un individu tente de mordre un autre individu qui s'échappe pour éviter la morsure (*chasse*) ; un individu s'enfuit après avoir constaté la présence ou l'approche non-agressive d'un autre individu (*évitement*).

2.2. Evolution de l'agressivité au cours du cycle annuel

Etant donné que morsures, chasses, et évitements suivent la même évolution saisonnière, ces interactions n'ont pas été distinguées : la fréquence des interactions agressives d'abord très élevée diminue ensuite rapidement en mai, pour devenir nulle en juin (Fig. 3). Il semble donc y avoir une correspondance entre période d'accouplements et période d'agressivité. Toutefois pour vérifier que cette diminution de l'agressivité n'était pas déterminée par un phénomène d'habituation progressive entre les individus, nous avons réalisé un « point contrôle » en

août, en retirant les 3 premiers σ de l'enclos, et en y introduisant 3 nouveaux individus récemment capturés dans la nature. Deux interactions agressives furent observées lors de ce contrôle (Fig. 3). L'agressivité n'a donc pas totalement disparu en août mais est tout de même considérablement plus faible qu'en avril où, au premier jour d'introduction, 52 interactions avaient été observées.

2.3. Variations interindividuelles

Il existe une nette hiérarchie de l'agressivité entre les individus : le σ 1 « donne » plus de comporte-

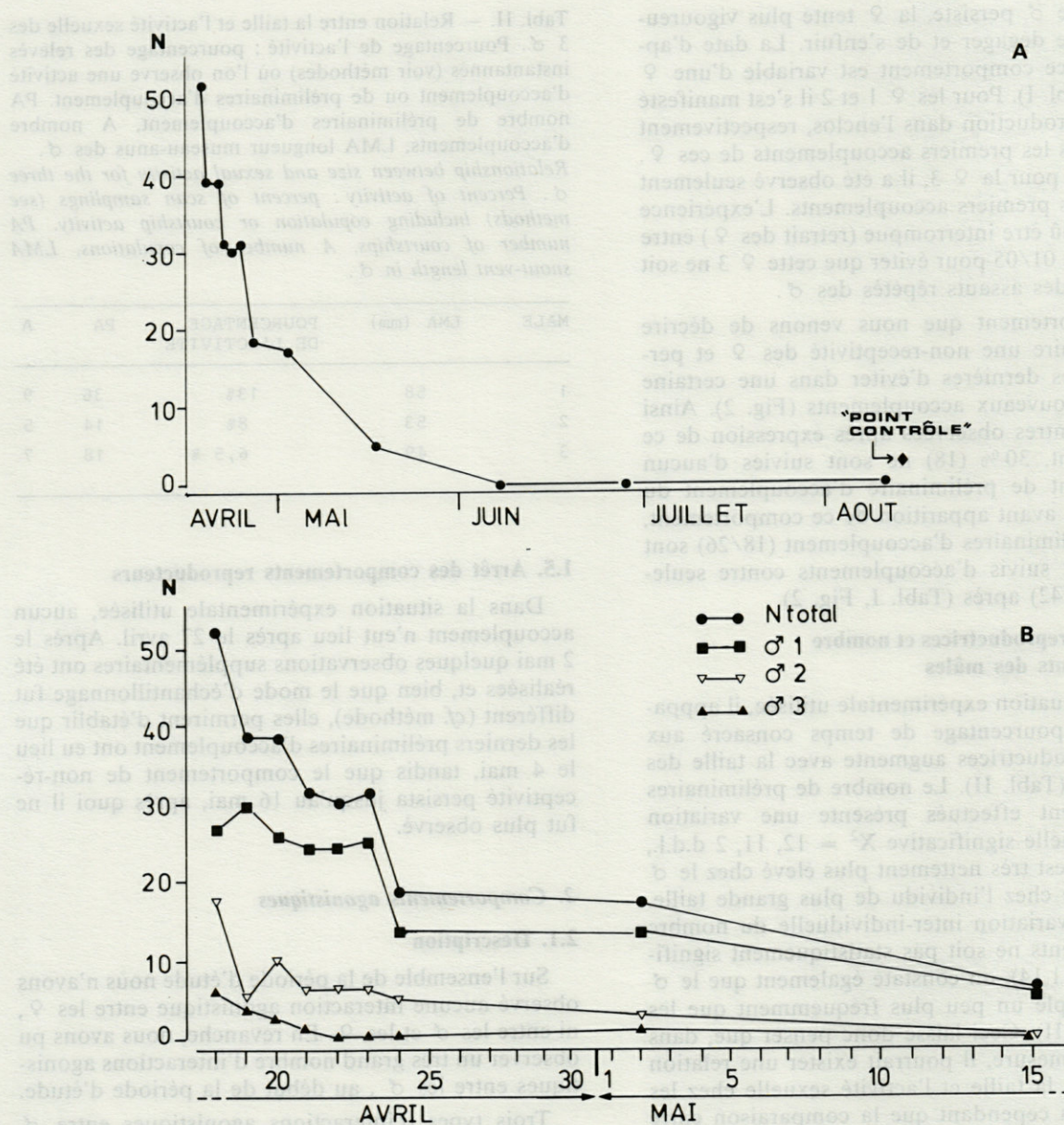


Fig. 3. — A, évolution du nombre d'interactions agressives N observées entre les 3 σ dans l'enclos. Point contrôle : interactions entre 3 nouveaux σ mis dans l'enclos (voir texte); B, nombre d'interactions agressives N initiées par chacun des 3 σ en avril-mai.

A, variation of the number of aggressive interactions N observed between three σ in the enclosure. Control point : interactions between three new σ placed in the enclosure (see text); B, number of aggressive interactions N initiated by each of the three σ during April and May.

Tabl. III. — Nombre d'interactions agressives, entre les 3 ♂, observées dans l'enclos entre le 18 avril et le 15 mai. A, morsures; B, chasses; C, évitements; D, ensemble des interactions.

Number of aggressive interactions between the three ♂ in the experimental enclosure recorded between April 18 and May 15. A, bites; B, pursuits: one subject attempts to bite another which withdraws to avoid being bitten. C, one subject is avoided by another. D, all interactions.

INDIVIDUS-COMPORTEMENTS	INDIVIDUS RECEVEURS			total
	1	2	3	
A				
1 - mord	-	58	49	107
2 - mord	4	-	15	19
3 - mord	1	3	-	4
total	5	61	64	130
B				
1 - chasse	-	32	33	65
2 - chasse	1	-	20	21
3 - chasse	1	0	-	1
total	2	32	53	87
C				
1 - est évité	-	12	9	21
2 - est évité	3	-	17	20
3 - est évité	1	9	-	10
total	4	21	26	51
D				
1 - agresse	-	102	91	193
2 - agresse	8	-	52	60
3 - agresse	3	12	-	15
total	11	114	143	268

ments agressifs que le ♂ 2 qui lui-même en « donne » plus que le ♂ 3; la hiérarchie inverse est observée en ce qui concerne le nombre de comportements agressifs « reçus » (Tabl. III, Fig. 3).

3. Cooccurrences et évitements spatio-temporels

Les relevés de distribution spatiale effectués au cours de toutes les journées d'observation ont permis d'analyser la fréquentation des touradons et ainsi de calculer les taux de cooccurrence observés et attendus pour les ♂ en avril (1) et pour l'ensemble des individus en mai, juin et août. Les comparaisons globales montrent qu'à aucune période il n'existe de différence significative entre les valeurs observées et attendues des taux de cooccurrence entre ♀ ou entre ♀ et ♂. En revanche, les taux de cooccurrence observés entre ♂ sont significativement inférieurs aux valeurs attendues calculées en avril et en mai, tandis que par la suite, en juin et en août, les taux de cooccurrence observés et attendus ne sont pas significativement différents (Fig. 4A). Il semble donc que, chez les ♂, la phase saisonnière d'agressivité

d'avril-mai, s'associe à un phénomène d'évitement spatio-temporel entre individus. De manière plus détaillée, il apparaît qu'en avril les taux de cooccurrence observés entre les ♂ 1 et 2 et entre les ♂ 1 et 3 sont 5 à 8 fois plus petits que les taux attendus, tandis qu'entre les ♂ 2 et 3 les valeurs observées et attendues ne sont pas statistiquement différentes (Tabl. IV A). En mai, les taux de cooccurrence observés entre les différents ♂ sont toujours 2 fois plus faibles que les taux attendus, mais c'est uniquement entre les ♂ 1 et 2 que cette différence est statistiquement significative (Tabl. IV B). Il semblerait donc que durant ces périodes, et particulièrement en avril, l'isolement spatio-temporel est plus fortement accentué chez le ♂ 1, qui est l'individu initiant le plus d'interactions agressives.

Tabl. IV. — Taux de cooccurrence observés (COBS/N) et attendus (CATT/N) entre les différents ♂, A en avril, B en mai. N nombre total de fois où les 2 individus ont été observés simultanément sur un touradon (le même ou non). ** différence significative à $p < 0,01$ entre COBS/N et CATT/N; * différence significative à $p < 0,02$.

*Rate of observed (COBS/N) and expected (CATT/N) cooccurrences between ♂, A in April, B in May. N total number of times the two subjects were observed simultaneously on a tuft of vegetation (the same one or not). ** significant difference at $p < 0.01$ between COBS/N and CATT/N; * significant difference at $p < 0.02$.*

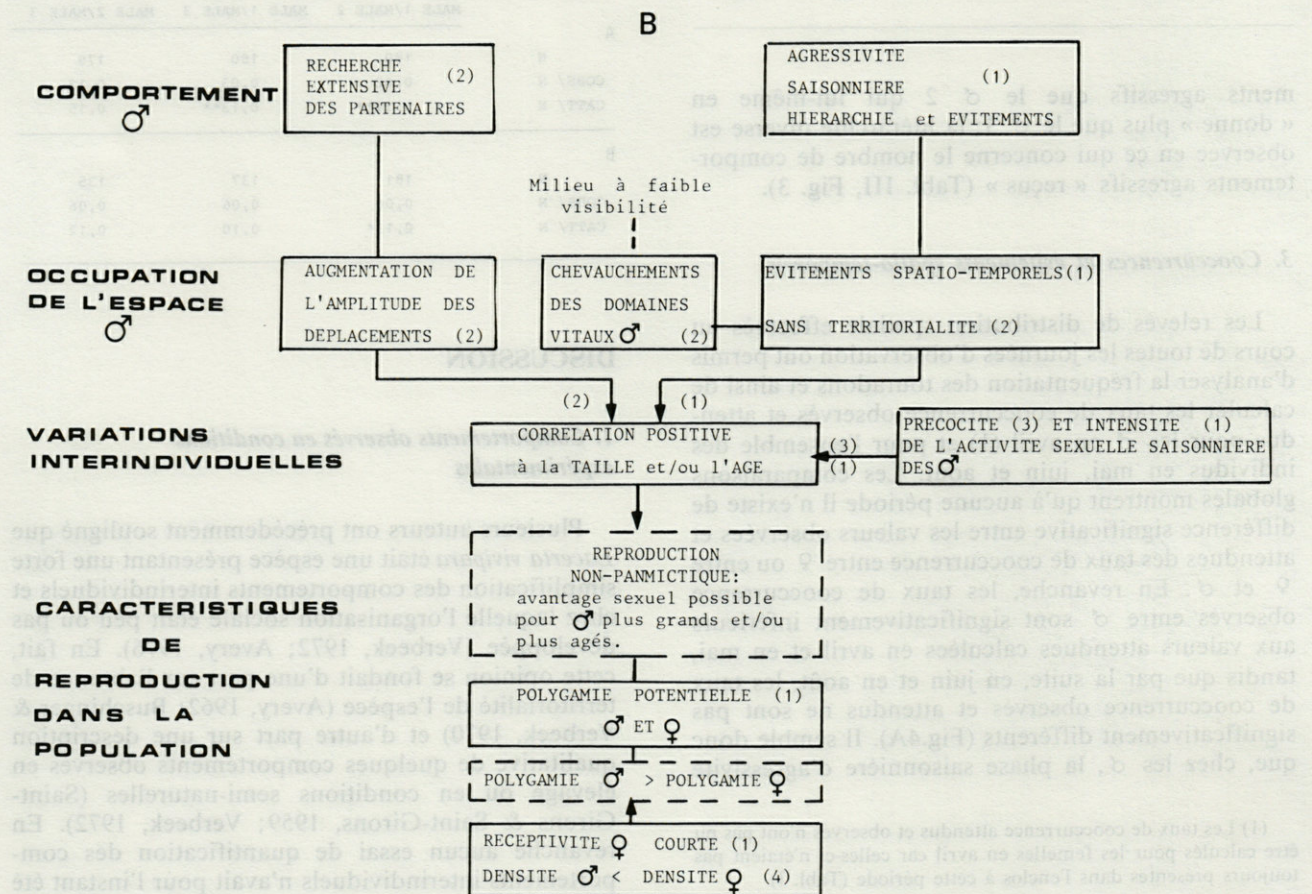
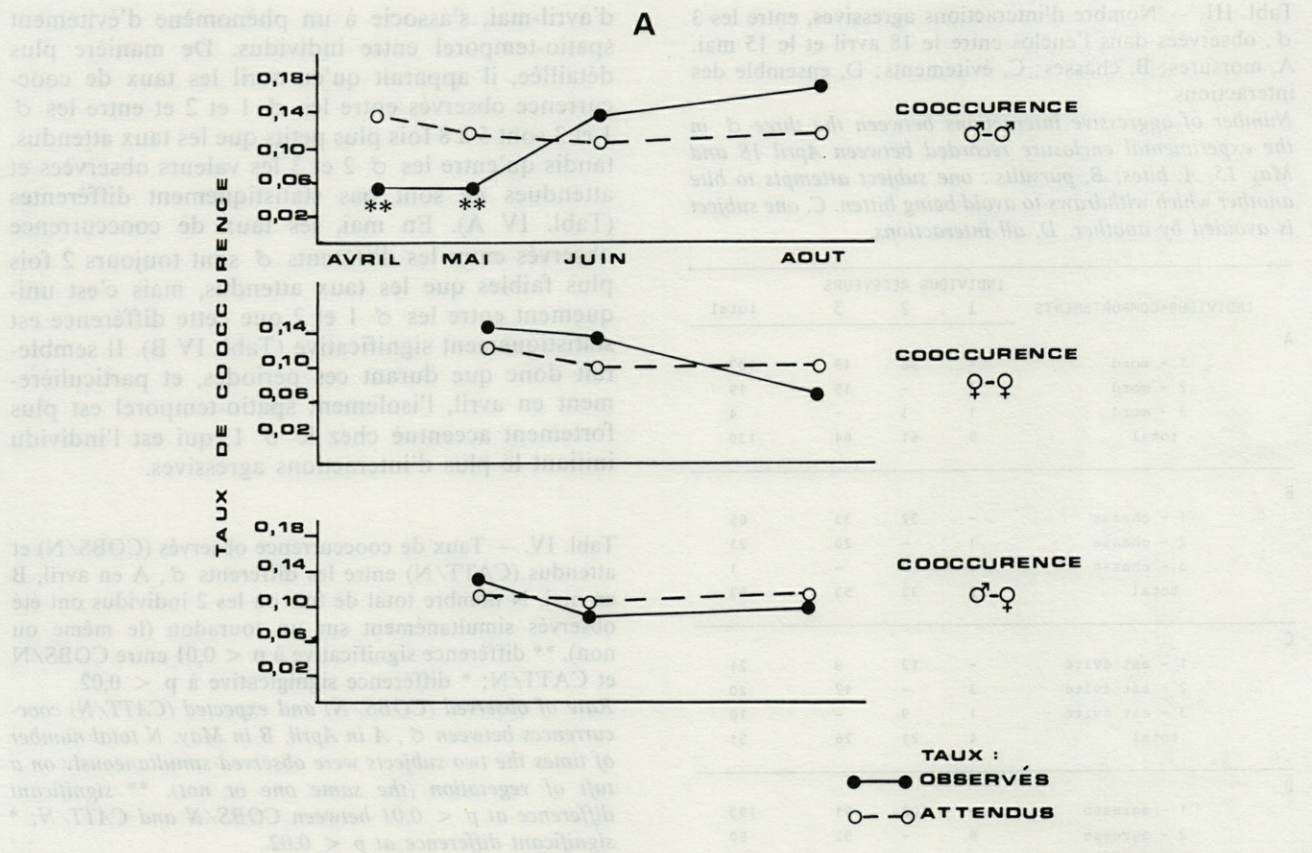
	MALE 1/MALE 2	MALE 1/MALE 3	MALE 2/MALE 3
A			
N	180	180	179
COBS/ N	0,02	0,03	0,13
CATT/ N	0,14**	0,13**	0,15
B			
N	181	137	135
COBS/ N	0,06	0,06	0,06
CATT/ N	0,13*	0,10	0,12

DISCUSSION

1. Comportements observés en conditions expérimentales

Plusieurs auteurs ont précédemment souligné que *Lacerta vivipara* était une espèce présentant une forte simplification des comportements interindividuels et chez laquelle l'organisation sociale était peu ou pas développée (Verbeek, 1972; Avery, 1976). En fait, cette opinion se fondait d'une part sur l'absence de territorialité de l'espèce (Avery, 1962; Buschinger & Verbeek, 1970) et d'autre part sur une description qualitative de quelques comportements observés en élevage ou en conditions semi-naturelles (Saint-Girons & Saint-Girons, 1959; Verbeek, 1972). En revanche aucun essai de quantification des comportements interindividuels n'avait pour l'instant été

(1) Les taux de cooccurrence attendus et observés n'ont pas pu être calculés pour les femelles en avril car celles-ci n'étaient pas toujours présentes dans l'enclos à cette période (Tabl. I)



réalisé. Ainsi, les résultats présentés ici, bien que sujets à caution dans la mesure où ils ne portent que sur un petit nombre d'individus, permettent cependant de mieux apprécier la signification des comportements inter-individuels associés à la période d'accouplement chez les adultes de *L. vivipara*.

Nous avons ainsi constaté que la phase de réceptivité des ♀ est relativement courte et que, après les premiers accouplements, apparaît rapidement un comportement de non-réceptivité qui, dans une certaine mesure, inhibe le comportement reproducteur des ♀. L'efficacité de ce comportement n'est pas totale : dans les conditions expérimentales, la ♀ doit parfois s'enfuir pour éviter de nouveaux accouplements et, dans un nombre limité de cas, l'accouplement a tout de même lieu. Toutefois, dans les conditions naturelles, un tel comportement pourrait avoir pour effet d'augmenter l'efficacité de la fécondation en permettant d'éviter des accouplements inutiles et en incitant les ♂ à rechercher sélectivement les ♀ encore réceptives. Ce comportement qui consiste en une série de battements rapides des membres antérieurs dans le plan vertical, a été observé chez de nombreuses espèces de Lacertidés et est désigné par le terme allemand de « treteln » qui signifie piétinement (Kramer, 1937; Kitzler, 1941; Weber, 1957; Verbeek, 1972). On considère qu'il s'agit globalement d'un comportement d'apaisement, qui selon les espèces ou selon l'âge et le sexe des individus, peut avoir différentes significations : non réceptivité des ♀, comportement de soumission entre ♂, inhibition de l'agressivité des ♂ envers les ♀ (Weber, 1957; Steward, 1965; Verbeek, 1972).

Le second point important mis en évidence au cours de notre étude est que les ♂ du Léopard vivipare présentent une très nette phase saisonnière d'agressivité et d'évitements inter-individuels, en avril-mai. Cette phase coïncide avec la période d'accouplement et avec l'époque où le taux de testostérone plasmatique est maximal (Courty & Dufaure, 1979). Dans les conditions expérimentales utilisées, on voit alors s'instaurer une certaine forme d'organisation hiérarchique entre ♂. Cette organisation se traduit par l'existence d'une relation positive entre la taille et l'agressivité des individus ainsi que par un plus fort isolement spatio-temporel de l'individu le plus grand. Dans cette situation expérimen-

tales, la relation entre statut hiérarchique et accouplements est assez lâche car tous les individus ont accès aux ♀ et toutes les ♀ s'accouplent au moins une fois avec chacun des ♂. Il apparaît cependant que le ♂ dominant, de grande taille, est sexuellement plus actif que les autres, c'est-à-dire qu'il consacre plus de temps aux activités d'accouplements et de préliminaires d'accouplements. Le système de reproduction polygame observé ne correspond donc pas nécessairement à un modèle panmixtique.

2. Essai d'extrapolation aux populations naturelles

Pour mieux appréhender ce que sont réellement les modalités des accouplements dans les populations du Léopard vivipare, il est important d'interpréter les observations expérimentales précédentes en essayant de les replacer dans le contexte des caractéristiques observées au moment de la période d'accouplement en milieu naturel (Fig. 4B). Ainsi, considérant que la réceptivité des ♀ peut disparaître rapidement après les premiers accouplements et admettant que les ♂ recherchent sélectivement des ♀ réceptives, il est alors probable que la polyandrie des ♀ soit beaucoup moins marquée dans les conditions naturelles que dans les conditions expérimentales. Cette divergence est d'autant plus probable que la densité des ♀ adultes est fréquemment supérieure à celle des ♂ adultes dans les populations du Léopard vivipare (Pilorge, 1981; Heulin, 1985a et b). Le fort chevauchement des domaines vitaux observé dans la nature montre qu'il n'existe pas de territoires de reproduction exclusifs et stables chez les ♂ du Léopard vivipare. En fait, durant la période d'accouplement, les ♂ de cette espèce semblent essentiellement adopter une stratégie de recherche extensive des partenaires d'accouplement, c'est-à-dire un accroissement important de l'amplitude des déplacements (Heulin, 1984). Ce comportement permet certainement de réduire la probabilité de rencontrer trop souvent la même ♀, tout en augmentant les possibilités d'accouplements avec de nouvelles ♀ non fécondées. Dans cette stratégie, l'agressivité des ♂ a probablement pour fonction d'éloigner momentanément les rivaux dans les zones prospectées lors de la recherche. On peut en effet

Fig. 4. — A, taux de cooccurrence de 2 individus sur un même touradon : fréquences globales observées (COBS/N) et attendues (CATT/N) chez les ♂, chez les ♀, et entre ♂ et ♀. ** différence significative $p < 0,01$ entre les valeurs observées et attendues; Test de l'écart réduit. B, organisation de la reproduction dans les populations de *Lacerta vivipara*. Les encadrés en tiretés correspondent à des hypothèses (voir texte). Les encadrés en trait plein correspondent à des faits observés : 1 d'après cette étude, 2 d'après Heulin (1984), 3 d'après Bauwens et Verheyen (1980) et Bauwens (in prep., Comm. pers.), 4, d'après Heulin (1985a, 1985b) et Pilorge (1981).

A, rate of cooccurrence of two subjects on the same tuft of vegetation : observed (COBS/N) and expected (CATT/N) pooled frequencies for ♂, ♀, and ♂ and ♀. **: significant difference $p < 0,01$ between observed and expected values. B, organization of reproduction in populations of *Lacerta vivipara*. The boxes framed with dotted lines present hypotheses (see text). The boxes framed with solid lines present factual data : 1 presented in this report, 2 from Heulin (1984), 3 from Bauwens and Verheyen (1980) and Bauwens (in prep. pers. comm.), 4 from Heulin (1985a, 1985b) and Pilorge (1981).

penser que, comme en situation expérimentale, l'agressivité des σ dans la nature induit un évitement inter-individuel qui ne correspond pas à des territoires stables dans l'espace, mais qui serait au contraire sujet à de fréquents réajustements liés aux déplacements, aux rencontres et aux hiérarchies temporaires s'établissant entre individus. Considérant que chez le σ de *L. vivipara* une corrélation positive existe d'une part entre la taille et l'amplitude des déplacements (Heulin, 1984) et d'autre part entre la taille, l'agressivité et l'isolement spatio-temporel, on peut penser que, statistiquement, les plus grands individus pourraient bénéficier d'un meilleur succès reproducteur. La sortie d'hibernation plus précoce chez les σ de grande taille (Bauwens & Vereyhen, 1980) peut également contribuer à conférer un tel avantage sexuel. La précocité de sortie d'hibernation s'associe en effet à une initiation plus rapide de l'activité sexuelle chez les grands σ , ce qui contribue alors à une meilleure coïncidence entre cette activité et la période de réceptivité des $\varnothing$ (Bauwens, en prép., comm. pers.).

3. Comparaison avec d'autres Lézards

Chez les Lacertidés, plusieurs observations témoignent de la possibilité d'une relation entre taille corporelle, comportements agressifs, statut social, occupation de l'espace et activités reproductrices chez les σ (Noble & Bradley, 1933; Weber, 1957; Verbeek, 1972; Edsman, 1986). On sait notamment que chez *Podarcis muralis*, les $\varnothing$ n'acceptent de s'accoupler qu'avec les σ territoriaux, qui sont des σ de grande taille, et que, de plus, il existe une forte corrélation positive entre la taille du σ résident, la surface de son territoire et le nombre de femelles vivant sur celui-ci (Edsman, 1986). Ce type de relation précédemment mise en évidence chez des Lézards territoriaux de la famille des Iguanidés a essentiellement été analysée en termes de succès reproducteur et de sélection sexuelle des σ (Trivers, 1976; Ruby, 1981, 1984). Sans que cela soit exclusif on peut également l'interpréter en faisant référence aux notions de coût et d'effort de reproduction [L'effort de reproduction est la part de son budget d'énergie qu'un organisme alloue à ses activités reproductrices (Williams, 1966). Chez le σ ces dépenses énergétiques incluent la production de gamètes, l'activité de recherche des $\varnothing$, la maintenance d'un territoire, les interactions entre rivaux, etc...]. En effet, compte tenu de l'étroite dépendance entre la taille et l'âge chez les Lézards, et conformément à certaines prédictions théoriques (Williams, 1966; Murphy, 1968; Goodman, 1974; Barbault, 1976), il se pourrait qu'une telle relation traduise aussi un accroissement de l'effort de reproduction avec l'âge des σ lorsque leur probabilité de survivre jusqu'à la reproduction suivante diminue.

Quoi qu'il en soit, ce type d'organisation de reproduction, où intervient un avantage sexuel de σ plus grands et / ou plus âgés, est susceptible de se manifester non seulement chez une espèce territoriale comme *Podarcis muralis* (Edsman, 1986), mais aussi, semble-t-il, chez des espèces comme *L. vivipara* dont la stratégie de reproduction des σ est différente (Fig. 4B). En fait, la stratégie adoptée par *L. vivipara* pourrait constituer une adaptation aux biotopes à forte densité de végétation (landes, tourbières) habituellement fréquentés par cette espèce, tandis que la territorialité pourrait être mieux adaptée dans les milieux beaucoup plus ouverts (rocs, murailles) utilisés par *P. muralis*. En effet, on admet généralement que la territorialité est un comportement d'autant plus coûteux (temps et dépenses énergétiques) et d'autant moins efficace que la visibilité dans le milieu est réduite (Stamps, 1977).

Pour conclure, les observations préliminaires présentées ici indiquent que chez le σ de *L. vivipara* les caractéristiques d'organisation sociale et d'organisation de reproduction pourraient traduire une adaptation entre comportements, dépenses de reproduction et le milieu où vit le Lézard. Pour préciser cette hypothèse, il sera utile de poursuivre une étude plus approfondie de ces caractéristiques au laboratoire et dans la nature, et également de les comparer à celles observées chez *P. muralis*, qui est une espèce de taille similaire. L'utilisation de techniques radioisotopiques d'étude du métabolisme (Buscarlet & Grenot, 1985) nous permettra en particulier de comparer les coûts énergétiques respectifs de la stratégie des σ de *L. vivipara* et de la territorialité des σ de *P. muralis*. Cette technique permettra également d'aborder la notion d'effort de reproduction non seulement chez la $\varnothing$, comme cela a été fait jusqu'à présent (Pilorge, 1981; Pilorge *et al.*, 1983; Heulin, 1984), mais aussi chez le σ .

BIBLIOGRAPHIE

- ARNOLD E.N., BURTON J.A. & OWENDEN D.W., 1978. Tous les reptiles et amphibiens d'Europe. Elsevier Sequoia, Paris, Bruxelles.
- VERY R.A., 1962. Note on the ecology of *Lacerta vivipara*. *Brit. J. Herpetol.*, 3 : 36-39.
- VERY R.A., 1976. Thermoregulation, metabolism and social behaviour in Lacertidae. In *Morphology and biology of reptiles* : Bellairs & Braay (ed), London. Linnean Symposium Series / Academic Press, p. 245-259.
- BARBAULT R., 1975. Dynamique des populations de lézards. *Bull. Ecol.*, 6 (1) : 1-22.
- BARBAULT R., 1976. Contribution à la théorie des stratégies démographiques : recherche sur leur déterminisme écologique chez les Lézards. *Bull. soc. zool. France*, 10 (4) : 671-693.

- BAUWENS D., 1981. Survivorship during hibernation in the european common lizard *Lacerta vivipara*. *Copeia*, 3 : 741-744.
- BAUWENS D. & VERHEYEN R.F., 1980. Aantalsfluctuaties en demografische karakteristieken van een populatie van levendbarende hagedis (*Lacerta vivipara*). Rapport nr. 11 van het Veldbiologisch Station Kalmthout.
- BAUWENS D. & VERHEYEN R.F., 1985. The timing of reproduction in lizard *Lacerta vivipara*: differences between individual females. *J. Herpetol.*, 19 (3) : 353-364.
- BUSCARLET L. & GRENOT C., 1985. Utilisation des isotopes stables et radioactifs dans les études bioénergétiques en milieu naturel. *Acta Oecologica*, 6 (2) : 105-134.
- BUSCHINGER A. & BERBEEK B., 1970. Freilandstudien an Ta-182-markierten bergeidschen (*L. vivipara*). *Salamandra*, 6 : 26-31.
- COURTY Y. & DUFAURE J.P., 1979. Levels of testosterone in plasma and testis of the viviparous lizard *L. vivipara* during the annual cycle. *Gen. Comp. endocrinol.*, 39 : 336-342.
- EDSMAN L., 1986. Territoriality and resource defence in wall lizards *Podarcis muralis*. In « Studies in herpetology », Proceedings of the European herpetological meeting, Prague 1985 (In press).
- GLANDT D., 1979. Beitrag zur habitat-Ökologie von *Lacerta agilis* und *Lacerta vivipara* im nordwestdeutschen Tiefland nebst Hinweisen zur Sicherung von Zauneidechsen-beständen. *Salamandra*, 15 (1) : 13-30.
- GOODMAN D., 1974. Natural selection and a cost ceiling on reproductive effort. *Amer. Nat.*, 108 : 247-268.
- HEULIN B., 1984. Contribution à l'étude de la biologie des populations de *Lacerta vivipara*: stratégie démographique et utilisation de l'espace dans une population du massif forestier de Paimpont. Thèse doct. 3e cycle, Univ. Rennes, France, 251 p.
- HEULIN B., 1985a. Densité et organisation spatiale des populations du Léopard vivipare *Lacerta vivipara* dans les landes de la région de Paimpont. *Bull. Ecol.*, 16 (2) : 177-186.
- HEULIN B., 1985b. Démographie d'une population de *Lacerta vivipara* de basse altitude. *Acta Oecologica, Oecol. Gen.*, 6 (3) : 261-280.
- KIZTLER G., 1941. Die paarungsbiologie einiger eidechsen. *Z. Tierpsych.*, 4 : 353-402.
- KRAMER G., 1937. Beobachtungen über paarungsbiologie und soziales verhalten von Mauereidechsen. *Z. morph. Ökol. Tiere*, 3 : 752-783.
- MURPHY G.I., 1968. Pattern in life history and the environment. *American naturalist*, 102 : 391-403.
- NOBLE G.H. & H.T. BRADLEY, 1933. The mating behavior of lizards : its bearing on the theory of sexual selection. *Ann. New York Acad. Sci.*, 35 : 25-100.
- NULAND G.J.V. & STRIJBOOSCH H., 1981. Annual rhythmicity of *Lacerta vivipara* and *Lacerta agilis* in the Netherlands. *Amphibia Reptilia*, 2 : 83-95.
- PARENT G.H., 1979. Atlas provisoire commenté de l'herpétofaune de la Belgique et du Grand Duché de Luxembourg. *Nat. Bel.*, 60 : 251-333.
- PILORGE T., 1981. Structure et dynamique d'une population du léopard vivipare. Signification adaptative de la viviparité chez les lézards. *Publ. Lab. Zool. E.N.S.*, 18 : 152 p.
- ROLLINAT R., 1934. La vie des reptiles de la France centrale. Delagrave, Paris (ed. 1934, 1937, 1946). Société Herpétologique de France (ed. 1980), 343 p.
- RUBY D.E., 1981. Phenotypic correlates of male reproductive success in the lizard *Sceloporus jarrovi*. In « Natural selection and social behavior ». Alexander & Tinkle (Eds.), New York, Chiron press, pp. 96-107.
- RUBY D.E., 1984. Male breeding success and differential access to females in *Anolis carolinensis*. *Herpetologica*, 40 (3) : 272-280.
- SAINT-GIRONS H. & SAINT-GIRONS M.C., 1959. Espace vital, domaine et territoire chez les vertébrés terrestres (reptiles et mammifères). *Mammalia*, 25 : 448-476.
- SCHWARTZ D., 1969. Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes, Flammarion, Paris.
- SIMMS C., 1970. Lives of British lizards. Goose & Son, Norwich : 28 p.
- STAMPS J.A., 1977. Social behaviour and spacing patterns in lizards. In *Biology of the Reptilia*. 7. Ecology and behaviour, C. Gans & D.W. Tinkle (Eds), Academic press, London, New York, San Francisco : 265-334.
- STAMPS J.A., 1983. Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality. In *Lizard ecology, studies of a model organism*, R.B. Huey, E.R. Pianka & T.W. Schoener (Eds), Harvards University press; Cambridge, Massachusetts, pp : 169-204.
- STEWARDS J.W., 1965. Territorial behaviour in the wall lizard *Lacerta muralis*. *Brit. j. herpet.*, 3 (9) : 224-229.
- TRIVERS R.L., 1976. Sexual selection and resource accruing abilities in *Anolis garmani*. *Evolution*, 30 : 253-269.
- VERBEEK B., 1972. Ethologische untersuchungen an einigen europäischen eideschen. *Bonn. zool. Beitr.*, (2)(23) : 122-151.
- WEBER H., 1957. Vergleichende untersuchungen des verhalten von *L. viridis*, *L. muralis* und *L. lepida*. *Z. Tierpsychol.*, 14 : 448-472.
- WILLIAMS G.C., 1966. Adaptation and natural selection. Princeton University Press.

Reçu le 20 septembre 1986; received September 20, 1986.
 Accepté le 12 novembre 1986; accepted November 12, 1986.

PEUPLEMENTS DE FOURMIS DES ALBERES ORIENTALES (PYRENEES - ORIENTALES, FRANCE) (Première partie)

Ants populations of eastern Albères (Pyrénées-Orientales, France) (Part one)

F. SOMMER et H. CAGNIANT

Laboratoire de Bioécologie des Insectes,
Université Paul Sabatier, 31062 Toulouse Cédex, France

MYRMECOCOENOSSES
FACTEURS ECOLOGIQUES
ALBERES ORIENTALES
PYRENEES
FRANCE

RÉSUMÉ — Les communautés de Fourmis ont été étudiées dans la région de Banyuls-sur-Mer (Partie orientale des Albères, Pyrénées-Orientales, France). L'analyse multivariée des données de terrain permet de dégager trois grands ensembles cénotiques, chacun pouvant se subdiviser en plusieurs sous-groupements écologiques. *Aphaenogaster subterranea* associé à *Leptothorax lichtensteini* ou *L. nylanderi* et à *Lasius*, dominant dans les formations forestières (Chêne vert, Chênes à feuilles caduques, Hêtres). *Tetramorium caespitum* et *Lasius myops* accompagnés de *Myrmica scabrinodis* et de divers *Formica*, *Lasius* et *Tapinoma* peuplent les formations non forestières d'altitude (pelouses, maquis). Les formations euméditerranéennes (sauf Chêne vert) sont les plus riches en espèces et nids. *Plagiolepis pygmaea*, *Pheidole pallidula* et *Diplorhoptum banyulensis* y abondent partout avec *Leptothorax lichtensteini*, *L. recedens*, *Formica gerardi*, des *Lasius* et des *Camponotus* lorsque l'on est en maquis arboré de Chênes lièges; avec *Acrocoelia auberti*, *L. myops*, *Leptothorax racovitzai*, *L. niger*, *Tapinoma erraticum*, *Tetramorium semilaeve* et des *Messor* en pelouse à Brachypode rameux. Les divers maquis à Cistes, Bruyère et Ajonc hébergent des faunes intermédiaires à *Aphaenogaster senilis occidua*, *Orthocrema sordidula*, des *Camponotus*, etc... Une relation très nette s'observe entre les paramètres de végétation (physionomie, nature) et les peuplements de Fourmis. L'influence de l'altitude, de la pente, de l'exposition est également évoquée; l'accent est mis sur l'importance du nombre de pierres qui, en tant qu'abris potentiels, paraissent jouer un rôle non négligeable sur la richesse et la diversité des myrmécocénoses.

ANT COMMUNITIES
ECOLOGICAL FEATURES
EASTERN ALBERES
PYRENEES
FRANCE

ABSTRACT — Ant communities were studied in the region of Banyuls-sur-Mer, eastern Albères Range, eastern Pyrenees, France. Mutivariate analysis of fields data brought to set up three biocoenotical unities, each of them can be split into several ecological groups. *Aphaenogaster subterranea* associated with *Leptothorax lichtensteini* or *L. nylanderi* and several *Lasius* sp. were found dominant in forests (Holm oaks, deciduous oaks, beeches). *Tetramorium caespitum* and *Lasius myops* with *Myrmica scabrinodis* and several species of genera *Formica*, *Lasius* and *Tapinoma* lived in treeless altitudinal grassland and scrubs. Eumediterranean habitats (except Holm oak) were found richest in species and nests. *Plagiolepis pygmaea*, *Pheidole pallidula* and *Diplorhoptum banyulensis* were found everywhere, together with *Leptothorax lichtensteini*, *L. recedens*, *Formica gerardi* and some species of *Lasius* and *Camponotus* in coal oak shrubs; and with *Acrocoelia auberti*, *Lasius myops*, *Leptothorax racovitzai*, *Leptothorax niger*, *Tapinoma erraticum*, *Tetramorium semilaeve* and some *Messor* in *Brachypodium ramosum* grasslands. Mixed fauna of *Aphaenogaster senilis occidua*, *Orthocrema sordidula* and several *Camponotus* were found in varied scrubs such as Cistus, Ulex and Erica. A conspicuous relation was observed between vegetation parameters (structure and nature) and ant populations. Role of altitude, slope and exposure are briefly discussed. Emphasis is placed on the number of stones in the plots which as potentiel nesting sites and seemed to play an important role on richness and diversity of ant communities.

La partie orientale des Pyrénées françaises ou Chaîne des Albères constitue une région naturelle, un carrefour entre la mer et les Pyrénées, la France méridionale et les influences ibériques (Baudière et Emberger, 1959; Dajoz, 1965; Lumaret, 1978).

Facilitées par la présence du Laboratoire Arago à Banyuls-sur-Mer, de multiples investigations ont été entreprises dans la région. Cependant, aucune étude générale de la myrmécofaune locale ne semble avoir paru à ce jour, mis à part certaines citations de captures ou analyses partielles (Bernard, 1958b, 1968, 1973, 1977b, 1979; Le Masne 1953, 1956, 1961 a et b; Le Masne et Torossian 1965) et quelques recherches biologiques ou systématiques ponctuelles (Cagniant 1973b, Cagniant et Ledoux 1974; Espadaler 1981; Ledoux 1971, 1973; Le Masne, 1970 a et b; Ovazza 1950; Soulié 1961 a et b, 1962; Van Heerdt et Kramer, 1952).

BUT DE L'ETUDE; DESCRIPTION REGIONALE

Le présent travail se propose de dresser l'inventaire de la myrmécofaune de la partie orientale des Albères et d'étudier les peuplements de Fourmis dans les différents types de milieux de la région.

Les limites retenues pour notre dition sont; au sud de la ligne de crêtes marquant la frontière franco-espagnole; à l'est la mer; au nord la plaine d'Argelès; à l'ouest le Massif de Sorède jusqu'au pied du Pic Neulous.

Le relief de cette zone est relativement hétérogène et abrupt (Gelabert et Regagnon, 1973), malgré une altitude moyenne encore faible (d'est en ouest : Tour de Caroig, 670 m, Pic del Tourn, 609 m, Col de Banyuls, 592 m, Col de la Massane, 983 m, Pic des 4 Termes, 1127 m, Pic Neulous, 1256 m). Le climat relève du type méditerranéen, mais très diversifié localement, par suite d'une topographie accidentée (Gausсен, 1926, 1962; Fabre et Guerrier 1980; Gueymard 1975). Banyuls et ses alentours appartiennent à l'étage sub humide tandis que des stations plus élevées comme la Massane se situent dans l'étage perhumide, faisant transition avec un climat plus océanique (Athias-Binche, 1977; Elberger, 1955; Travé, 1963).

Le substrat est partout métamorphique (Cambrien). Les précipitations parfois importantes et la raideur des pentes occasionnent une érosion considérable (Furon, 1950) si bien que les sols restent frustes, ne pouvant évoluer qu'en forêt (sols bruns méditerranéens sur schistes, sols bruns ocreux ou acides plus profonds sur granites ou gneiss).

La végétation présente trois grands étages dont les limites respectives varient selon les conditions locales de relief et d'exposition (Gausсен, 1972) :

— euméditerranéen avec Chêne liège et Chêne vert,

le premier ayant souvent artificiellement pris la place du second; mais le Chêne vert remontant beaucoup plus haut que le Chêne liège constitue une série supérieure faisant passage aux Chênes caducifoliés. La dégradation plus ou moins avancée de cette chênaie méditerranéenne donne des maquis à Cistes de Montpellier ou à Ajonc et Calycotome, ou bien des maquis à Bruyère arborescente (Rioux *et al.*, 1955). Sur les sommets des collines et des basses montagnes s'installent des pelouses à Brachypodes rameux dont le maintien est favorisé par le vent.

— supraméditerranéen avec le Chêne pubescent, souvent mêlé de Chêne sessile, d'Erable; par dégradation, on a des landes ou des maquis à Cistes « d'altitude » ou des maquis à Bruyère à balais, ou encore des pelouses pâturées.

— montagnard caractérisé par le Hêtre (Forêt de La Massane), souvent accompagné du Houx et du Noisetier (Baudière, 1974); par places, l'ensoleillement permet l'arrivée du Chêne pubescent. Les crêtes exposées aux vents deviennent le domaine de pelouses « pseudo-alpines » ou de landes à Callune et Genévrier.

— la ripisylve à Aulne et Frêne occupe les berges des cours d'eau, à sol humide à toutes altitudes.

Il existe de nombreux témoignages de l'influence humaine sur la région, en particulier dans l'arrière pays de Banyuls où les anciens murets sont visibles partout (Amandier et Camarasa, 1972); beaucoup de « forêts » de Chênes liège ne sont que le reboisement d'anciennes vignes (Salette, Sérès, Valmy). Si le pâturage et les cultures sont actuellement en régression, l'urbanisation, la construction de routes en plein essort accentuent la dénaturation des milieux. Les feux répétés empêchent la végétation d'atteindre les stades climaciques donnant des formations bâtarde (Amandier, 1974; Godron et Poissonnet, 1972). En 1979, les Chênes liège du bois de La Salette et en août 83, l'ilicaie de la Roubire ont été en grande partie ravagés par des incendies. En fait, il n'est pas d'endroit où le feu ne passe au moins une fois tous les 10 ou 15 ans (Baudière, com. person.).

METHODOLOGIE

1. Choix des localités

Les « stations » ou « localités » ont été sélectionnées afin de couvrir les principaux types de milieux (forêts, maquis, landes et pelouses) dans les 3 étages bioclimatiques de la région définis par les phytosociologues. Dans chaque station, on a noté les descripteurs géographiques, le type de sol, la végétation (nature, physionomie) ainsi que le nombre de pierres susceptibles d'abriter des Fourmis, paramètre dont on verra l'importance.

2. Méthode d'échantillonnage

Une revue critique des diverses méthodes d'échantillonnage des peuplements de Fourmis terri- coles a été publiée par Levieux (1969). Celle adoptée ici, préconisée par cet auteur, utilise les relevés standardisés. La procédure et sa validité ont été exposées et discutées par ailleurs (Bernard, 1958b, 1964, 1972; Cagniant, 1966, 1972 a et b, 1973 a); aucune amélioration notable ne paraît avoir été apportée depuis, bien que de nombreux myrmécologues aient été sensibles au problème.

3. Rappel de quelques principes et remarques pour la région de Banyuls

a. Recherche des nids

Dans la majorité des pelouses, landes et maquis, la mise à jour des fourmilières terri- coles (au sens large) n'offre pas de grosses difficultés : la roche mère affleure partout et il suffit de fouiller sous les pierres, dans les fentes de rocher et de rechercher les ouvertures directes à l'air libre, souvent entourées par un cratère de déblais. Une attention particulière doit cependant être apportée aux larges surfaces dénudées où des colonies de *Pheidole*, *Tetramorium*, *Diplo- rhoptrum* ... peuvent déboucher par un ou plusieurs orifices minuscules (comme c'est aussi le cas des *Goniomma*, *Oxyopomyrmex*, etc... en Espagne ou au Maghreb). Pour les formes vraiment souterraines (*Leptanilla*), la découverte est souvent aléatoire.

En forêt ou dans certains maquis denses, il convient de décaper le sol de sa litière, mais là aussi les horizons restent minces et l'on tombe presque immédiatement sur la roche mère, si bien que toutes les espèces formant des colonies superficielles ne peuvent échapper aux investigations. Mousses et bois morts ne sont pas à négliger. Le cas des endogées ne se pose pas comme dans les contrées où le sol est plus épais (Francoeur, 1966); il est cependant possible, sinon probable, que des colonies de *Stenamma*, *Ponera* ou même *Myrmecina* passent inaperçues ou ne soient souvent décelées que par la capture d'individus isolés.

Les Fourmis arboricoles paraissent généralement abondantes dans les relevés forestiers; mais les nids dans les hautes branches sont inaccessibles. On devra se contenter d'une estimation de leur fréquence en fonction du nombre d'arbres occupés par ces espèces, du nombre de butineuses observées et des quelques colonies effectivement observées.

b. Individualisation des fourmilières

L'établissement des relevés de Fourmis utilise la société comme unité de comptage, ce qui entend une individualisation correcte des colonies. Celle-ci est immédiate pour les fourmilières bien délimitées (par ex. dans les genres *Aphaenogaster* ou *Myrmica*), petites ou peu populeuses (*Myrmecina*, *Leptothorax*;

sociétés « jeunes » de toutes espèces). Les limites des nids très peuplés, étendus sur plusieurs mètres carrés, colonisant différentes pierres ou présentant des ouvertures éloignées sont plus malaisées à définir; on perd rapidement la trace des galeries dans les interstices de la roche mère. Pour les Fourmis faisant souvent de gros nids, la question se pose lorsque l'on retrouve la même espèce à faible distance d'un emplacement déjà repéré, s'agit-il d'une société différente ou d'une « résurgence » de la colonie déjà observée ?

Tirant leçon de quelques cas favorables ayant permis une fouille approfondie et de tests d'agressivité entre les ouvrières, nous avons convenu de compter systématiquement comme 2 nids distincts les emplacements (pierres, caractères, ouvertures dans le sol) séparés par plus de 1 m pour les formes de petite taille (*Plagiolepis*, *Orthocrema*, *Pheidole*) et par au moins 2 m pour les espèces plus grandes (*Lasius*, *Acrocoelia*, *Tapinoma*, *Formica*); cette distance est portée à 3 m pour les gros *Camponotus* ou *Messor*. Ce procédé ne paraît pas donner de dénombrement par défaut; par contre, *P. pygmaea*, *Lasius niger*, plus rarement d'autres *Lasius* ou *Tapinoma* peuvent être sur-évalués. La méthode est donc biologiquement critiquable (une même très grande colonie comptée pour 2 ou 3), mais écologiquement acceptable, puisqu'elle rend compte de la plus grande dynamique des espèces favorisées par le biotope.

c. Surface standard = 100 m²

On a conservé dans les Albères, la surface standard de 10 x 10 m pour les carrés, utilisée par l'un de nous en Afrique du nord. Vu la relative dispersion des fourmilières en pays méditerranéen et la taille des colonies, ces dimensions permettent de saisir une part notable de la myrmécofaune lors de chaque « prélèvement ». A 2 personnes, il faut compter 2 à 3 h par carré. L'exécution pratique peut cependant devenir ici assez pénible, en particulier dans certains maquis denses où il faut presque une demie journée pour fouiller les 100 m². En outre, il a parfois été difficile de trouver des parcelles homogènes suffisamment étendues en évitant d'être adjacent ou à cheval sur des écotones comme cela peut arriver facilement au niveau des Chênes lièges ou dans beaucoup de maquis à Cistes.

d. Nombre de répétitions

Les chances de mettre à jour la majorité des espèces du peuplement (et à la limite toutes) augmentent lorsque l'on multiplie les prélèvements. Lors de notre étude, chaque localité a été visitée à plusieurs reprises entre 1969 et 1972 (Cagniant), puis entre 1979 et 1983 (Cagniant et Sommer; Sommer). Au total, chacune a donné lieu à 8 à 15 carrés selon la complexité de sa myrmécofaune. En forêt d'Algérie, Cagniant (1972 b) a proposé une relation entre le nombre de nids et le nombre d'espèces de Fourmis

terricoles; selon le type de milieu prospecté, la probabilité de découvrir toutes les espèces de la myrmécocoenose dépasse 80 % lorsqu'on a fouillé 5 à 13 carrés de 10 x 10 m. Dans les Albères, il a été exceptionnel de trouver des espèces supplémentaires au relevé après le 4e ou le 5e carré dans les milieux à peuplement plutôt pauvre comme les forêts denses ou certaines landes; dans ceux plus ouverts (pelouses, maquis clairs), à peuplement diversifié, toutes les espèces paraissent généralement décelées à l'issue du 7e carré.

e. Période des recherches

Les recherches ont été menées de la mi-mai à la mi-juillet dans la zone de basse et moyenne altitudes; elles se sont poursuivies jusqu'en août plus haut. On a évité les phases de forte chaleur et de sécheresse prolongées pendant lesquelles beaucoup d'espèces disparaissent. En règle générale, les moments de plus grande activité des Fourmis semblent la fin de matinée et le début de soirée.

f. Identification des espèces

Pour les genres difficiles (*Leptothorax*, *Lasius*, *Myrmica*...) dont la détermination immédiate est hasardeuse, quelques individus ont été récoltés pour chaque nid en vue d'un examen ultérieur.

Conclusions

Au total, 320 carrés ont été relevés en 27 stations différentes. Ces chiffres permettent de croire que toutes les espèces décelables par la méthode utilisée ont été trouvées. Les dénombrements de nids présentent par contre plus d'incertitudes par suite des problèmes que nous avons évoqués. La marge d'erreur perd cependant beaucoup de son importance apparente lorsque comme ici, l'on raisonne finalement en terme d'abondance relative (les erreurs se compensent mutuellement) et que l'on recherche surtout à mettre en évidence les espèces les plus dominantes par rapport aux autres. Il semble donc qu'une bonne approximation des peuplements de Fourmis puisse être présentée pour les localités visitées.

LES MILIEUX ET LEURS PEUPELEMENTS EN FOURMIS

Avec les auteurs (Dajoz, 1970), on conviendra d'appeler « constantes » du peuplement (critère de fréquence), les espèces présentes dans au moins 50 % des carrés se rapportant au même biotope; les autres seront citées comme « accessoires » (= 50 à 25 % des carrés) ou accidentelles (= moins de 25 %). Les espèces représentant 10 % des nids (critère d'abondance) seront considérées comme « dominantes ».

Nous avons été amenés à distinguer 3 grandes catégories de biotopes dans les Albères orientales : forêts, formations ouvertes d'altitude et divers milieux euméditerranéens; le classement adopté dans ce qui va suivre résulte d'une étude biocénétique qui sera exposée plus loin.

1. Peuplements des formations forestières

a. Les forêts de Chênes verts

— Chêne vert euméditerranéen

Localité 1 : forêt communale de Banyuls (Rouvire). Altitude 250 m; exposition nord; pente : 0 à 20 %.

Formation à ligneux haut de *Quercus ilex* avec *Phillyrea media* et *Phillyrea angustifolia*, *Arbutus unedo*, *Ilex aquifolium*, *Sarothamnus catalonicus*, *Erica arborea*. Herbacées éparses; Mousses fréquentes. Sous-bois obscur (% d'ombrage = 75 à 90). Litière discontinue de 0 - 5 cm d'épaisseur de feuilles de Chêne principalement; sol brun méditerranéen; humidité du sol à 10 cm de profondeur : 22 % après averse, 11 % par temps sec. En moyenne 180 pierres, surtout moyennes à grosses (entre 500 et 1 000 cm² à la tranche) par 100 m².

Fourmis : espèces constantes : *Aphaenogaster subterranea* (65 % des nids), *Leptothorax lichtensteini* (10 %), *Lasius alienus* (5 %). Accidentelles : *Lasius brunneus* (3 %), *Lasius niger* (3 %). Espèces arboricoles (par ordre d'abondance approximative) : *Acrocoelia scutellaris*, *Leptothorax angustulus*, *Camponotus lateralis*.

Nombre moyen de nids à terre par 100 m² : 22. Pourcentage de colonisation des pierres : 14,2.

Faune à nette tendance euroméditerranéenne et holarctique; aucune espèce terricole n'est purement méditerranéenne. Les raisons en sont probablement l'humidité et l'obscurité de ce biotope.

— Chêne vert supérieur

Localité 2 : forêt de Sorède. Altitude : 280 m; exposition nord; pente 10 - 20 %. Formation à ligneux hauts de *Q. ilex* et quelques *Quercus pubescens*; *P. media*, *I. aquifolium*, *E. arborea*. % d'ombrage = 80 - 95. Litière discontinue; sol brun ocreux; 170 pierres.

Constantes : *A. subterranea* (57 %); *Lasius emarginatus* (26 %);

L. lichtensteini (7 %).

Accessoire : *L. unifasciatus* (3 %)

Accidentelles : *Myrmecina graminicola*; *L. niger*; *Ponera coarctata*; *Camponotus vagus* (tronc mort); *Formica gagates*.

Arboricoles : *A. scutellaris*; *L. angustulus*; *Camponotus fallax*

Nids/100 m² : 14,4. Colonisation : 10 %

Même tendance que le précédent.

— Autres localités à Chêne vert

Il s'agit des maquis de la Massane (Bois de Lavall) entre 600 et 700 m, exposition Est, en pente plus forte et soumis au pâturage de bovins. Les arbres sont petits (taillis), serrés, le sous-bois pauvre. Il en est de même pour la myrmécofaune (nids/100 m² = 5; colonisation = 4 %).

— En fond de vallée (station 3), assez humide, avec accumulation de litière, *Lasius niger* domine (43 %).

— En haut de pente (station 4), plus sec, à litière éparsée, *Lasius brunneus* (45 %), *Leptothorax nylanderi* (12 %) et *L. unifasciatus* annoncent les formations plus montagnardes.

b. La Chênaie caducifoliée

Localité 5 : forêt de La Massane. Altitude 530 - 700 m; exposition NE. à E.; pente 10 - 20 %. Formation à ligneux hauts, ligneux hauts et herbacés avec *Quercus sessiliflora*, *Q. pubescens*, *Acer monspessulanum*, *Acer campestre*, *I. aquifolium*, *Crataegus monogyna*, *Hedera helix*, *Poa nemoralis*, *Deschampsia flexuosa*. % d'ombrage = 75 - 85.

Litière plus ou moins continue de 0 - 10 cm. Sol brun ocreux ou brun acide; % d'eau moyen : 14 à 20 %; 60 à 80 pierres moyennes ou grosses.

Constantes dominantes : *A. subterranea* (30 %); *Myrmica scabrinodis* (21 %); *L. nylanderi* (14 %); *L. niger* (11 %).

Accessoires : *L. emarginatus* (8 %); *L. brunneus* (5 %)

Accidentelles : *F. gagates*; *Formica cunicularia pyrenaica*; *L. alienus*; *Camponotus vagus*; *L. lichtensteini*; *P. coarctata*; *Leptothorax unifasciatus*; *Stenamma westwoodi*.

Arboricoles : *A. scutellaris*; *Lasius fuliginosus*; *C. lateralis*; *C. fallax*; *Camponotus truncatus*.

Nids/100 m² = 10. Colonisation = 16,2 %.

Faune euroméditerranéenne avec fort contingent d'holarctiques et d'euroasiatiques.

c. La Hêtraie

Localité 6 : forêt de La Massane. Altitude 500 à 800 m; exposition N. à NE.; pente 0 à 15 %.

Formation à ligneux hauts, ligneux hauts et herbacés : *Fagus sylvestris*, *I. aquifolium*, *Coryllus avellana*, *Genista pilosa*, *D. flexuosa*; *Hieracium murorum*. % d'ombrage = 80 à 95.

Litière 0 - 15 cm, abondante par place mais discontinue du fait des effets du vent. Mousses recouvrantes souvent abondantes. Sol parfois rankeriforme avec 120 - 140 pierres généralement grosses. Humidité : 12 - 30 %.

Constantes dominantes : *L. brunneus* (24 %); *A. subterranea* (18 %); *L. nylanderi* (10 %).

Accessoires : *L. unifasciatus* (8 %); *L. emarginatus* (7 %); *M. graminicola* (3 %).

Accidentelles : *M. scabrinodis*; *F. gagates*; *L. niger*; *Formica rufibarbis*; *P. coarctata*.

Arboricoles plus rares que dans le Chêne

Nids/100 m² = 9,8. Colonisation = 7,8 %.

Faune qualitativement peu différente de celle de la chênaie; seul l'ordre des espèces change quelque peu.

— Variations de faciès :

— Sur les parcelles où le couvert devient très épais comme dans certaines parties de la chênaie (localité 7), *L. brunneus* domine beaucoup (47 % des nids); la faune s'appauvrit (8 espèces; 6 nids/100 m²; colonisation : 6,4 %). dans les cas extrêmes où la litière forme un tapis ininterrompu, les Fourmis disparaissent ou ne sont plus représentées que par quelques nids de *L. brunneus* au pied des arbres ou dans le bois pourri.

— Sur les parcelles à strate arborescente plus ouverte comme dans certaines parties de la Hêtraie (localité 8), le sous-bois prend de la vigueur avec *G. pilosa*, *S. scoparius* et *Juniperus communis*; les herbacés abondent, la litière devient plus rare, le sol moins profond, la roche mère souvent apparente. *M. scabrinodis* et *L. niger* font 20 et 30 % des nids, *L. nylanderi* et *L. brunneus* deviennent plus rares. A la faveur des éclaircies apparaissent çà et là des fourmis que l'on trouvera plus abondantes dans les landes et pelouses : *F. cunicularia pyrenaica*, *Lasius myops*, *Formica nigricans*, *Leptothorax tuberum pyrenaicus*; *L. lichtensteini* et *L. emarginatus* traduisent le caractère plus chaud du biotope. L'ensemble reste cependant assez pauvre, avec 10 colonies en moyenne par 100 m² et un taux de colonisation des pierres de 9,3 %.

d. La ripisylve

Localité 10 : bords du ruisseau de La Massane. Altitude 550 - 600 m.

Formation clairière à ligneux hauts et herbacés : *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior*, *F. sylvaticus*, *A. campestre*, *Osmunda regalis*, *Dryopteris felix femina*, *Chrysosplenium oppositifolium*. % d'ombrage = 55 - 85.

Sols alluviaux-colluviaux toujours humides (jusqu'à 48 % d'eau). Litière parfois importante de feuilles variées et Mousses. 75 pierres; nombreux bois morts déposés par les eaux.

Constantes : *A. subterranea* (une forme mélanisée) (52 %); *M. scabrinodis* (12 %); *L. brunneus* (10 %); *L. nylanderi* (8 %).

Accessoires : *Leptothorax parvulus* (6 %); *L. lichtensteini* et *Lasius alienus* (4 %).

Accidentelles : *C. vagus*; *L. niger*; *L. emarginatus*; *Leptothorax unifasciatus*.

Arboricoles : *A. scutellaris*; *L. fuliginosus*; *C. lateralis*; *Leptothorax affinis*; *C. truncatus*; *Camponotus gestroi*; *C. fallax*.

Nids terricoles, y compris dans les bois morts situés au sol : 13/100 m²; colonisation des pierres = 18,5 %.

2. Peuplements des formations ouvertes d'altitude

a. Les pelouses

— Pelouse sommitale à Plantain caréné

Localité 11 : Pic des Quatre Termes. Altitude 900 m. Crête. Formation herbacée à *Plantago recurvata*, *Festuca ovina*, *Carex* sp., *Helianthemum tuberaria*.

Sol cryptopodzolitique avec 35 pierres de toutes tailles; peu humide (7 - 13 %).

Constantes dominantes : *T. caespitum* (27 %); *L. myops* (20 %);

L. alienus (15 %).

Accessoires : *F. cunicularia pyrenaica* (9 %); *L. tuberosum pyreneus* (7 %); *Tapinoma nigerrimum* (6 %); *M. scabrinodis* (3 %).

Accidentelles : *F. gagates*; *Formica nigricans*; *F. rufibarbis*; *L. niger*; *Diphorhoptrum banyulensis*; *T. erraticum*; *L. nylanderii*; *L. emarginatus*.

Nids/100 m² = 17. Colonisation = 58,4 %

Faune dominée par les espèces holarctiques; la présence de *L. myops*, de *F. cunicularia pyrenaica* et de *D. banyulensis* donne une touche « locale » au peuplement.

— Faciès modifiés :

— A plus basse altitude (ex. vers Couloumate, 750 m; exposition N : localité 12) et avec le sur-pâturage s'installe une pelouse nitrophile à *Plantago lanceolata*, plus herbue (Ivraie, trèfle, bouillon blanc), où dominant *L. alienus* (47 %) et *L. myops* (27 %), souvent accompagnés de *F. cunicularia pyrenaica*. La pauvreté en pierres (7/1000 m²) devient probablement un facteur limitant (5,2 nids/100 m², mais % de colonisation des pierres = 74,4). La présence de *L. brunneus* (7 %) peut s'expliquer par celle de quelques Erables au pied desquels nidifie cette espèce.

— L'envahissement par la Fougère-Aigle et la ronce (ex. montée du Pic des Quatre Termes, vers 830 m; exp. S : localité 13) crée un faciès particulièrement inhospitalier aux Fourmis : en moyenne 4 nids/100 m² avec 60 % des pierres occupées). *L. alienus* (47 %) l'emporte dans les endroits clairsemés mais seules quelques colonies de *L. emarginatus* arrivent à s'établir dans les parcelles où les frondes de fougère constituent un couvert dense sur une litière relativement importante.

— Pelouse xérophile :

Localité 14 : Tour de La Massane. Altitude 750 m. Exposition E; pente 20 - 40 %. Formation herbacée rupicole à *Brachypodium ramosum*, *Briza maxima*, *Thymus serpyllum*. Lithosol avec 75 pierres en moyenne par 100 m². Roche mère apparente; sol assez sec : 4 à 12 % d'eau.

Constantes : *T. caespitum* (31 %); *L. myops* (18 %); *T. erraticum* (12 %); *D. banyulensis* (8 %).

Accessoires : *L. alienus* (6 %); *P. pygmaea* (4 %); *Aphaenogaster gibbosa gibbosa* (3 %).

Accidentelles : *M. scabrinodis*; *F. cunicularia pyrenaica*; *L. niger*; *L. emarginatus*; *F. gerardi*; *C. aethiops*; *Camponotus pilicornis lichtensteini*; *Leptothorax racovitzai*; *Camponotus piceus*.

Nids/100 m² = 27,8; colonisation des pierres = 33,7 %

Aussi bien par sa végétation que par sa faune, ce biotope représente une enclave méditerranéenne d'altitude, probablement à la faveur d'une exposition favorable et d'un relief accentuant le caractère xérophile du milieu. Les Fourmis euroméditerranéennes restent cependant encore dominées par les euroasiatiques et les euméditerranéennes comme *A. gibbosa* ou *L. racovitzai* demeurent rares.

b. Les landes et maquis d'altitude

— Landes à Callune et Génévrier

Ces landes sont considérées comme un stade transitoire entre les pelouses et la hêtraie. Cet aspect intermédiaire se retrouve au niveau de la myrmécofaune avec *T. caespitum* (36 %) et *L. myops* (17 %) toujours dominants tandis que subsistent çà et là *M. scabrinodis* et *L. emarginatus*; *L. tuberosum pyreneus* rappelle le caractère montagnard et *L. lichtensteini* le caractère mésoforestier du biotope. En outre, des espèces telles que *Plagiolepis pygmaea*, *Camponotus aethiops*, *D. banyulensis* commencent à apparaître.

Nids/100 m² = 20. Colonisation = 33,9 %. Exemple localité 14 : Pic du Sallfort, 850 m, exp. N.

— Maquis

— Le maquis à cistes d'« altitude » (*Cistus monspeliensis*, *C. albidus*, *C. salvinaefolius*) et lavande (ex. localité 16, près de la Tour de La Massane, 700 m. exposition S.E.) se présente comme un stade de passage à la Chênaie caducifoliée. Mais par suite de l'ensoleillement, la myrmécofaune prend une allure plus « méditerranéenne »; cette tendance est confirmée au niveau de la végétation par l'envahissement de la formation par le Chêne vert accompagné du Génévrier oxycèdre, ce qui donne par place l'aspect d'un maquis arboré.

T. caespitum (24 %) et *L. myops* (11 %) restent dominants mais *T. erraticum* (13 %), *L. emarginatus* (12 %) et *C. aethiops* (7 %) deviennent plus abondants; en contrepartie, *M. scabrinodis* disparaît.

15 nids/100 m²; colonisation : 22,6 %.

— Le maquis à *Erica scoparia*, *Ulex* et Cistes du Puig del Tourn, 560 m, exp. N. (localité 17), ressemble au précédent avec *T. caespitum* (31 %) et *L. myops* (19 %) accompagnés ici par *T. nigerrimum* (9 %); avec l'altitude moindre s'y ajoutent un cortège d'espèces que l'on va rencontrer typiquement dans les formations euméditerranéennes telles que *Phei-*

dole pallidula, *P. pygmaea*, *Orthocrema sordidula*, *Messor capitatus*, *D. banyulensis* etc...

Nids/100 m² = 16,8; taux de colonisations = 21,2.

3. Les formations euméditerranéennes

a. Le maquis arboré de Chênes lièges

Localité 18 : route du Sérès. Altitude 110 m. Exposition N.W. Pente 10 à 20 %. Formation à ligneux hauts, ligneux bas ou ligneux hauts, ligneux bas et herbacés : *Quercus suber*, *Ulex parviflorus*, *C. monspeliensis*, *Calycotome spinosa*, *Lavandula stoechas*, *B. ramosum*. % d'ombrage = 60 - 75.

Sol brun méditerranéen retenant passablement l'humidité : 9 à 17 % selon la proximité des averses. Litière discontinue 0 - 3 cm; nombre moyen de pierres : 130. Traces d'incendies anciennes et présence de petits murets, vestiges de cultures abondantes.

Fourmis dominantes : *P. pygmaea* (36 %) parfois hébergeant *Plagiolepis xene*; *L. lichtensteini* (22 %); *Lasius niger* (10 %).

Accessoires : *Pheidole pallidula* (7 %), *D. banyulensis* (5 %); *L. brunneus* (4 %); *T. recedens* et *F. gerardi* (3 %).

Accidentelles : *C. pilicornis lichtensteini*; *A. subterranea*; *L. emarginatus*; *L. alienus*; *Camponotus cruentatus*; *C. aethiops*; *Aphaenogaster pallida dulcineae*; *A. senilis occidua*.

Arboricoles : *A. scutellaris*; *L. angustulus*; *Leptothorax rabaudi*; *C. truncatus*; *Hypoclinea quadripunctata*; *C. fallax*.

On dénombre 27 nids par 100 m²; colonisation des pierres : 25,2 %.

Faune dominée par les espèces à répartition euro-méditerranéenne, avec un contingent notable de méditerranéennes strictes comme *F. gerardi* ou *A. senilis*.

— Variation de faciès :

— Lorsque les arbres deviennent plus clairsemés comme près du Mas Reig (Bois de la Salette, 160 m. Localité 19). *A. senilis occidua* devient plus abondant avec *Orthocrema sordidula*, *A. auberti*, *T. semilaeve*; *L. emarginatus* disparaît. Les fourmilières terrioles sont nombreuses (21 à 30 nids par 100 m²), surtout à cause de la pullulation des *Plagiolepis* et *Pheidole*; le % de colonisation des pierres atteint 24 %.

— Avec un couvert plus dense d'arbres plus anciens (% d'ombrage : 65 - 75) et un sous-bois assez serré de Bruyères arborescentes comme au Château de Valmy (60 m exp. N., localité 20), la faune prend au contraire un caractère plus forestier. *Plagiolepis* reste dominant (30 %), témoignant du niveau méditerranéen de l'endroit mais il se trouve à présent en compagnie d'espèces qui dans la région, tolèrent ou apprécient une certaine humidité : *P.*

coarctata (sol profond), *L. brunneus*, *F. gagates* et même *M. scabrinodis*, ainsi que tous les arboricoles. *A. senilis*, *T. semilaeve* et les *Messor* se cantonnent aux parcelles ensoleillées.

Nombre moyen de nids/100 m² = 11; colonisation = 18,4 %.

b. La pelouse à Brachypode rameux

Localité 21 : col du Sérès (d'après des relevés effectués en 1969 et 70; depuis, le biotope semble s'être notablement dégradé). Altitude : 260 m. Exposition S.E. Pente 0 - 20 %.

Formation continue d'herbacés : *B. ramosum*, *Dactylis glomerata*, *Asphodelus cerasifer*, *Galium mollugo*, *Sherardia arvensis*, *Crepis bulbosa*, *Reichardia picroides*, *Convolvulus cantabricus*, *Trifolium stellatum*, *Briza maxima*, *Andryala raguzae*.

Lithosol avec près de 200 pierres de toutes tailles par 100 m²; pauvre en eau : 6 - 14 %.

Constantes : *P. pygmaea* (25 %), *A. auberti* (14 %), *L. myops* (11 %), *T. erraticum* (9 %), *T. semilaeve* (8 %), *O. sordidula* (6 %), *L. racovitzai* (5 %), *D. banyulensis* (4 %), *Leptothorax niger* (3 %).

Accessoires : *P. pallidula* (3 %); *C. aethiops*, *T. caespitum* et *A. pallida dulcineae* (2 %); *M. capitatus*, *M. sanctus bouvieri* et *C. piceus* (1 %).

Accidentelles : *Lasius niger*; *C. pilicornis lichtensteini*; *C. cruentatus*; *L. revelieri*.

Parasites : *P. xene*; *Chalepoxenus kutteri*.

Avec 20 espèces et 34,6 nids par 100 m², c'est le milieu le plus favorable aux Fourmis de notre étude. Le taux de colonisation des pierres et de 25,5 %. Mis à part *T. erraticum*, *T. caespitum* ou *Lasius niger*, la faune est essentiellement constituée d'espèces méditerranéennes.

c. Les maquis euméditerranéens

Ces biotopes apparaissent comme des stades de dégradation de la Chênaie euméditerranéenne, à la suite du pâturage et des incendies.

— Maquis à Cistes de Montpellier

Localité 22 : pente du Sérès. Altitude : 110 m. Exp. N. Pente 15 - 30 %. Formation à ligneux bas et herbacés diffus : *C. monspeliensis*, *L. stoechas*, *E. arborea*, *U. parviflorus*, *C. spinosa*, *Asparagus acutifolius*, *B. ramosum*, *Q. suber* en buissons. % d'ombrage = 25 à 35. Xeroranker de pente avec 30 pierres/100 m² et 5 à 11 % d'eau.

Constantes : *P. pygmaea* (36 %) avec parfois *P. xene*; *O. sordidula* (14 %); *P. pallidula* (12 %); *D. banyulensis* (9 %).

Accessoires : *C. pilicornis lichtensteini* (8 %); *C. piceus* (5 %); *A. senilis* (4 %); *M. capitatus* (3 %); *A. auberti* et *T. recedens* (2 %).

Accidentelles : *C. cruentatus*; *Lasius niger*; *L. racovitzai*; *M. structor*; *L. alienus*; *L. Myops*.

Arboricole : *A. scutellaris*

Nids/100 m² = 18,7; colonisation = 55,6 %.

— *Plagiolepis* va jusqu'à faire presque 50 % des nids lorsque ce maquis est encore plus éclairci (ex. localité 23 : au-dessus du Laboratoire Arago, 100 m. exp. N.W.). *A. senilis* représente 10 % des fourmières à cette basse altitude. Ils sont accompagnés de l'essentiel des Fourmis cités pour la localité 22, mais *Camponotus sylvaticus* remplace *C. pilicornis lichtensteini* et *M. sanctus bouvieri* supprime *M. structor*. Exceptionnellement, *Cataglyphis cursor* s'établit sur les emplacements entièrement dénudés.

En moyenne : 17,2 nids/100 m²; colonisation : 20,2 %.

— Maquis à Calycotome et Ajonc

Exemple de localité 24 : sous le Puig de la Cabanasse, exposition N.E. vers 200 m.

La myrmécofaune reste semblable à celle du maquis à Cistes (loc. 22); l'abondance de *C. sylvaticus* (13 %), de *L. myops* (6 %), *C. aethiops*, *C. cruentatus* et des *Messor* traduisent l'ensoleillement de certaines parcelles.

20,5 nids/100 m²; colonisation des pierres = 16,6 %.

— Maquis à Bruyère arborescente :

Cette formation dense, parfois obscure au niveau du sol (% d'ombrage = 30 - 55) représente une régression de la subéraie (ex. maquis du Mas Atxer, 150 m. exp. W., localité 25).

Elle se singularise alors par l'abondance de *Pheidole pallidula* (39 %) et de *Diplorhoptrum banyulensis* (17 %) qui l'emportent pour une fois sur *Plagiolepis pygmaea* (à peine 8 %); *C. sylvaticus* (14 %) peuple les endroits où les arbustes restent dispersés. Au total : 9,2 nids/100 m²; colonisation : 31,3 % des pierres.

d. Faciès de transition

— Le maquis à Bruyère arborescente et cistes (ex. montée vers le col de la Place d'Armes, 400 m; exp. N.W., localité 26) donne un milieu relativement ouvert (% d'ombrage = 15 - 35) et fait transition avec le Chêne vert que l'on trouve d'ailleurs ici sous forme de buissons. Outre la faune habituelle des maquis méditerranéens, *T. nigerrimum* (17 %) et *T. caespitum* (5 %) annoncent les formations d'altitude. *A. subterranea* (14 %) constante dans les relevés et fidèle compagne du Chêne Vert est une indicatrice d'humidité. Biotope assez riche en fourmières : 20,5/100 m² ; 12,8 % des pierres sont occupées.

— Le maquis sous le col de Banyuls (localité 27) présente aussi un peuplement mixte, écologiquement intéressant : par l'altitude (550 m) et la végétation (Cistes à feuille de sauge dominant sur les autres Cistes, en mélanges avec Ajonc, Lavande, Bruyère à balais), on serait dans l'étage supraméditerranéen, domaine du Chêne pubescent. On y trouve *T. nigerrimum* (15 %) constant avec *L. myops* (6 %), mais

pas *T. caespitum* ni *L. emarginatus*. La prédominance de *P. pallidula* (40 %) et de *P. pygmaea* (17 %) ainsi que la présence de *D. banyulensis* (6 %) escortés de *C. lichtensteini pilicornis*, *O. sordidula*, *T. semilaeve* et *M. sanctus bouvieri* témoigne de la remontée des influences méditerranéennes, mais *C. sylvaticus* et *Leptothorax lichtensteini* sont absents.

Les raisons de cette faune intermédiaire sont peut-être à mettre sur le compte de l'orientation vers la mer, de l'éclaircissement (traces d'incendies multiples), de la pente générale notable (30 %) autorisant un bon drainage du sol et une xérophilie relative.

23,4 nids/100 m²; colonisation : 20,9 %.

ETUDE BIOCOENOTIQUE

Les relevés de terrain ont été traités par les méthodes classiques de l'analyse multivariée (AFC, nuées dynamiques), sur la base de 43 espèces « terricoles au sens large » (celles représentées par 1 seul nid ayant été évacuées) et des 27 localités répertoriées.

1. Résultats statistiques

Le premier plan factoriel de l'AFC (axes 1 et 2, fig.1), montre que les points « localités » se regroupent en 3 grands ensembles réunissant chacun environ 1/3 des stations. Il en est de même des points « espèces » (pas tous représentés sur le dessin) qui tendent à constituer 3 noyaux d'affinités.

L'axe 1 prend en compte 21 % de l'inertie totale ce qui est considérable vu les dimensions de la matrice. On peut lui attribuer une signification bioclimatique générale : les stations forestières (1 à 10) d'une part et les localités euméditerranéennes ou de transition (n° 18 à 27) d'autre part, s'y projettent aux 2 extrémités; celles d'altitude (11 -17) occupent une position voisine du 0. On remarquera que « du point de vue des Fourmis » les localités à Chêne vert sont proches des stations montagnardes à Hêtre ou supraméditerranéennes à Chêne pubescent, sans doute à cause de l'humidité du sol et de l'ombre. Les espèces les plus contributives à ce premier facteur, c'est-à-dire dont la plus ou moins grande abondance ou l'absence différencient les 3 grands groupements sont dans l'ordre décroissant : *A. subterranea*, *P. pygmaea*, *L. brunneus*, *P. pallidula*, *L. nylanderii*, *Lasius niger*, *M. scabrinodis*, *D. banyulensis*, *L. emarginatus*, *O. sordidula* et *A. senilis occidua*.

L'axe 2 (16,3 % d'inertie) associe l'altitude et la physionomie du couvert végétal : les localités ouvertes d'altitude se positionnent à l'opposé des autres. Les espèces à forte contribution sont à présent *T. caespitum*, *L. alienus*, *L. myops*, *P. pygmaea*, *F. cunicularia*, *P. pallidula*, *T. erraticum*, *L. tuberosum*

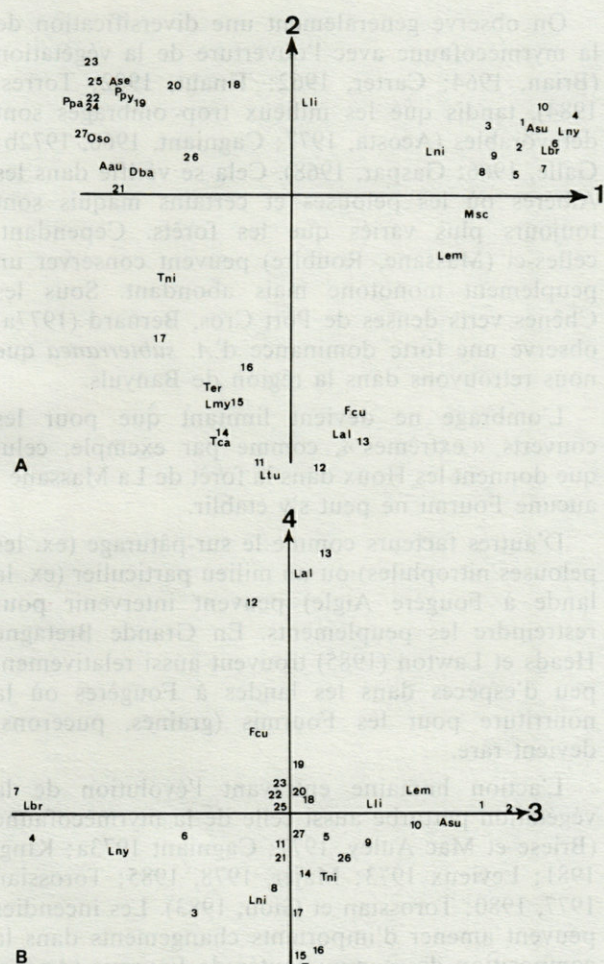


Fig. 1. — Analyse factorielle des correspondances milieux/espèces de Fourmis terricoles des Albères orientales. Les localités sont représentées par leur numéro dans le texte. Les espèces sont désignées par les trois premières lettres de leur nom.

Factorial analysis of the correspondances. Simultaneous projection of the ant species and biotopes of the Eastern Albères, France. Localities are represented by their number in the text. Ant species are indicated by the three first letters of their name.

pyreneus. On reconnaît dans cette liste la plupart des Fourmis marquantes des biotopes découverts élevés.

L'étude de la distribution des localités suivant les autres axes permet de distinguer des sous-groupements au sein des ensembles définis ci-dessus : on voit ainsi que les localités forestières tendent à se différencier par rapport à l'axe 3 (avec 10,4 % de l'inertie); pour les espèces, *Leptothorax lichtensteini* et *Lasius emarginatus* s'opposent à *Lasius brunneus* et *Leptothorax nylander*i. L'axe 4 qui représente encore 10,2 % de l'inertie totale isole du reste, les localités modifiées 12 et 13 où abonde *Lasius alienus* (figure 2).

Ces subdivisions sont confirmées par la méthode des nuées dynamiques. Les investigations ainsi

menées jusqu'à l'axe 9 (qui n'explique plus que 4,1 % de l'intertie) pour les localités et pour les espèces, nous conduisent à proposer la synthèse ci-dessous :

2. Tableau des milieux et de leurs espèces indicatrices dans les Albères orientales

a. Forêts

Aphaenogaster subterranea (à laquelle il conviendrait d'ajouter les espèces arboricoles).

— Faciès plus frais à *Leptothorax nylanderi* et *Lasius brunneus*.

Exemples : localités 4,6 et 7

— Faciès plus chaud à *Leptothorax lichtensteini* et *Lasius emarginatus*. Ex. : localités 1, 2 et 5

— Faciès dégradé plus ou moins humide à *Lasius niger*. Ex. : localité 3

— Faciès clairié herbé d'altitude à *Myrmica scabrinodis*. Ex. : localité 10.

Les stations 8 et 9 se présentent comme des intermédiaires entre ces divers groupements.

b. Biotopes ouverts d'altitude

Tetramorium caespitum et *Lasius myops*

- Pelouse « pseudo alpine » à *Formica* et *Leptothorax tuberum pyreneus*. Ex. localité 11

- Faciès supraméditerranéen de maquis ou lande à *Tapinorna* et *Lasius*. Ex. localité 15, 16 et 17.

- Faciès à tendance xérophile avec *Tapinoma erraticum* et *Aphaenogaster gibbosa*. Ex. localité 14

- Faciès modifiés à *Lasius alienus* dominant. Ex. localité 12 et 13

c. Localités euméditerranéennes ou voisines

Plagiolepis pygmaea, *Pheidole pallidula* et *Diplorhoptrum banyulensis*

— Maquis arborés de Chêne liège à *Leptothorax lichtensteini*, *Leptothorax recedens*, *Formica gerardi* et des arboricoles. Ex. localité 18, 19, 20.

— Pelouse à Brachypode rameux : *Leptothorax racovitzai*, *Leptothorax niger*, *Acrocoelia auberti*, *Lasius myops*, *Tetramorium semilaeve*, Messor. Ex. [localité 2]

— Maquis divers avec *Aphaenogaster senilis occidua*, *Orthocrema sordidula* et *Camponotus*. Ex. localité 22 à 25.

— Faciès de transition avec les forêts de Chênes à peuplements mixtes. Ex. localité 26 et 27.

CONCLUSIONS

Les principaux aspects des relations entre les peuplements de Fourmis et leur environnement dans les Albères orientales sont les suivants :

Les circonstances biogéographiques sont tout d'abord à considérer; nous nous trouvons ici en pays méditerranéen et l'essentiel de la faune est formé d'espèces à répartition méridionale, mais en altitude et surtout en forêt apparaissent des formes euroasiatiques et holarctiques; l'exemple le plus net se rencontre à La Massane où la myrmécophage comme la flore (Dajoz, 1961) ont perdu la plupart des espèces méditerranéennes.

Au niveau local, ce sont les indicateurs de végétation qui deviennent prédominants; la nature et la physionomie du couvert végétal (Cagniant, 1969, 1973a; Letendre et Pilon 1973a; Fernandez et Rodriguez, 1982) déterminent les conditions microclimatiques au niveau du sol (Lorber, 1982) et par là, influencent la composition des myrmécocénoses.

La structure de la végétation intervient comme facteur sélectif; elle commande les grands traits du peuplement: ainsi la forêt de Chêne vert comme celle du Chêne sessiliflore ou de Hêtre ont en commun l'abondance de *A. subterranea*, d'un *Lasius* et d'un *Leptothorax*. Mais c'est *L. emarginatus*/*L. alienus* et *L. lichtensteini* qui accompagnent l'ilicéaie tandis que *L. brunneus* et *L. nylanderi* peuplent les caducifoliées.

De même, bien que supraméditerranéens par leurs caractéristiques bioclimatiques, beaucoup de maquis présentent une faune où des Fourmis comme *Plagiolepis* et *Pheidole* prennent une large part à cause de l'ensoleillement important. Le Chêne vert et le Chêne liège, pourtant classés dans la même association phytosociologique (mais où Peter 1981, a relevé des divergences floristiques), présentent des myrmécophages bien distinctes car l'ensoleillement au sol y est très différent.

Les changements floristiques, entraînant de menues différences dans la structure de la végétation influencent davantage les pourcentages respectifs des différentes espèces de Fourmis que leur présence ou leur absence; ainsi *Plagiolepis* et *Pheidole* pourront se trouver en proportions variables selon le type de maquis; *A. senilis* et *D. banyulensis* prospèrent plutôt dans les formations à Cistes ou à Bruyère dont l'ensoleillement est homogène, alors qu'ils deviennent rares ou accidentels en maquis de Calycotome et d'Ajonc.

Les biotopes euméditerranéens (pelouses à Brachypodes) et assimilés (pelouses xérophiles d'altitude) présentent la faune de Fourmis la plus abondante et la plus variée. Le maquis arboré de Chênes lièges de Banyuls avec 22 à 24 espèces est plus riche que celui de Sardaigne avec 15 (Cazevitz, 1981). Au Ventoux, Du Merle (1978) dénombre 57 espèces pour les étages eu et supraméditerranéens avec souvent plus de 30 espèces par unité de végétation; dans les pelouses à Brachypodes, *L. niger* et *Pheidole* dominant accompagnés de *Plagiolepis* et *C. aethiops* ou *T. erraticum*.

On observe généralement une diversification de la myrmécophage avec l'ouverture de la végétation (Brian, 1964; Carter, 1962; Tinaut, 1982; Torres, 1984), tandis que les milieux trop ombragés sont défavorables (Acosta, 1977; Cagniant, 1966, 1972b; Galle, 1966; Gaspar, 1968). Cela se vérifie dans les Albères où les pelouses et certains maquis sont toujours plus variés que les forêts. Cependant, celles-ci (Massane, Roubire) peuvent conserver un peuplement monotone mais abondant. Sous les Chênes verts denses de Port Cros, Bernard (1977a) observe une forte dominance d'*A. subterranea* que nous retrouvons dans la région de Banyuls.

L'ombrage ne devient limitant que pour les couverts « extrêmes », comme par exemple, celui que donnent les Houx dans la forêt de La Massane: aucune Fourmi ne peut s'y établir.

D'autres facteurs comme le sur-pâturage (ex. les pelouses nitrophiles) ou un milieu particulier (ex. la lande à Fougère Aigle) peuvent intervenir pour restreindre les peuplements. En Grande Bretagne Heads et Lawton (1985) trouvent aussi relativement peu d'espèces dans les landes à Fougères où la nourriture pour les Fourmis (graines, pucerons) devient rare.

L'action humaine entravant l'évolution de la végétation perturbe aussi celle de la myrmécophage (Briese et Mac Auley, 1977; Cagniant 1973a; King, 1981; Levieux 1973; Majer, 1978, 1985; Torossian 1977, 1980; Torossian et Gion, 1983). Les incendies peuvent amener d'importants changements dans la composition des communautés de Fourmis (Andersen et Yen, 1985); on a vu que l'existence de formations mixtes de type maquis dues aux feux entraînent l'établissement de peuplements intermédiaires avec mélange d'espèces plus ou moins héliophiles. Le retour à un état préforestier ou forestier chasse les formes de lieux découverts et permet le retour de Fourmis sylvoicoles (Delarge Darchen, 1976; Levieux et Diomande, 1985; Torossian *et al.*, 1979; Torossian et Roques, 1984; Woodroff et Majer, 1981); un début de ce phénomène s'observe dans les Albères lors de la recolonisation de maquis par le Chêne vert ou de landes à Callune par la Hêtraie.

On n'a pas constaté de différence marquée entre les relevés effectués à 10 ans d'intervalle à La Massane et à Valmy, ces milieux étant restés inchangés.

Au col du Sérès et à La Salette avant l'incendie, une relative augmentation de *Plagiolepis*, *Pheidole* ou *Lasius niger*, compensée par une diminution des *Leptothorax* sont peut-être à mettre au compte d'une anthropisation plus forte. Par exemple, *P. pygmaea* passe de 25 à 56 % des nids au Sérès, *L. niger* de 5 à 20 % et *P. pallidula* de 10 à 17 % dans le Bois de La Salette de 1969 à 1979; dans le même temps, *L. racovitzai* tombe de 6 à moins de 2 % dans la première station. Ces valeurs semblent significatives

d'une invasion des milieux, malgré les incertitudes que peuvent présenter les recensements de nids.

Les termes de comparaison manquent pour les autres localités; il sera intéressant d'observer l'évolution de la myrmécofaune lorsque la végétation change rapidement, spécialement dans les années suivant le passage des feux.

Ainsi, par suite de leur dominance, de leur place élevée dans la chaîne alimentaire et de leur tendance à occuper des niches spécialisées, les Fourmis peuvent être prises comme de bons indicateurs des conditions bioécologiques des biotopes (Majer, 1983, 1984; Majer *et al.*, 1984).

En forêt caducifoliée, Smith (1966) trouve que la diversité maximale pour les espèces végétales ou animales est atteinte au stade climax du biotope ou aux étapes juste antérieures. Au Canada, Letendre et Pilon (1973b), montrent que la myrmécofaune la plus abondante et la plus variée s'observe aux stades transitoires de la succession. En Algérie, c'est en milieu forestier (Chêne vert, Chêne liège) que l'on rencontre les milieux les plus riches en Fourmis (Cagniant, 1972b). Dans les Albères, nous avons vu que les étapes considérées comme « initiales » (pelouses, maquis clairsemés) montrent la plus forte diversité à la fois pour les genres et pour les espèces; des résultats similaires ont été obtenus à propos de la flore dans la même région (Puig, 1981; Prodon *com. person.*). Notons cependant que pour certains genres comme *Lasius* ou *Leptothorax*, la plus grande diversité spécifique se rencontre en forêt de la Massane, proche du climax.

Comme tous les peuplements d'êtres vivants, les myrmécofaunes se modifient en fonction de l'altitude (Choi *et al.*, 1985; Debouge et Gaspar, 1983; Eichorn, 1971; Espadaler et Roda, 1984; Gosswald et Kneitz, 1965; Gregg 1947; Ipinza *et al.*, 1983; Paraschivescu, 1972; Sonobe, 1977, etc...). Ici, malgré une fourchette altitudinale relativement faible, ce facteur conditionne d'amples variations climatiques locales (Dajoz, 1965; Travé, 1963), indiquées par d'importantes modifications du couvert végétal. Il en est de même pour les peuplements animaux comme les Micromammifères (Fons *et al.*, 1980).

L'érosion, l'instabilité du sol, interdisent l'implantation des fourmilières (Gosswald *et al.*, 1968). Dans les Albères, on peut dire que les pentes supérieures à 30 - 40 % deviennent très défavorables; certaines grosses espèces comme *C. cruentatus*, *C. sylvaticus* ou *F. nigricans* supportent cependant les fortes déclivités; *P. pygmaea* arrive aussi à s'installer en nidifiant dans les fentes des rochers ou sous les blocs stoppés par les arbres ou les gros buissons.

L'humidité et la structure du sol sont liées à la topographie et à la végétation; aussi les limites précises de leur influence sur la myrmécofaune restent difficiles à cerner. Le substrat étant homo-

gène dans la région, on ne peut non plus faire intervenir ce paramètre, tout en remarquant cependant la rareté d'*Aphaenogaster gibbosa* et d'autres Fourmis plutôt « calcicoles » (Bernard 1973, 1974, 1975, 1977b).

L'abondance des pierres (abris « potentiels ») semble jouer un rôle non négligeable sur la richesse tant en nids qu'en espèces (Cagniant, 1968; Passera, 1969). Une des raisons de la pauvreté de stations comme la pelouse nitrophile de Couloumates, les landes à Fougère-Aigle ou le maquis à Bruyère est peut-être à rechercher dans une relative rareté des pierres (respectivement 7, 9 et 33 pierres en moyenne par 100 m²). Ce sont les grosses pierres qui s'avèrent les plus favorables à condition de ne pas être trop enfoncées; certaines peuvent abriter deux, voire trois espèces différentes. Elles constituent à la surface du sol des accumulateurs de chaleur et font écran à l'évaporation; les pierres sont donc des éléments stabilisateurs du microclimat.

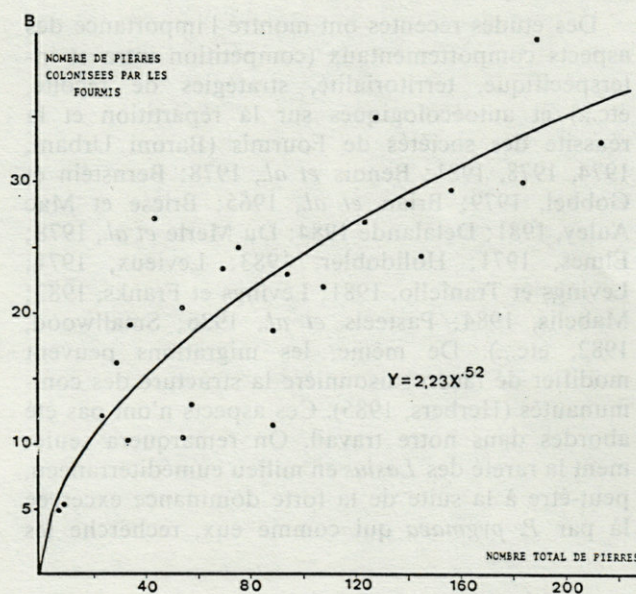


Fig. 2. — Relation entre le nombre de pierres (par surface de 100 m²) et le nombre de pierres colonisées par les Fourmis, d'après 24 relevés effectués en pelouses, landes et maquis divers (localités 11 à 17, 19, 21 à 24). La relation est une allométrie positive; le test t sur la validité du coefficient est ici de $t = 6,57$ avec 22 d.d.l. ($p. 0,01 = 2,819$). Pour les mêmes relevés, on obtient entre le nombre de pierres et le nombre d'espèces, la relation (non figurée) $Y = X$ puissance $0,23 \times 5,11$ avec pour $t = 14,25$ toujours pour 22 d.d.l.

Relation between the number of stones per plots of 100 m² and the number of stones actually occupied by ant nests. Data from 24 samplings in open surroundings (grasslands, heaths and some scrubs). The relation is an allometry; t test about the coefficient validity is $t = 6.57$ with 22 d.f. ($p. 0.01 = 2.819$). In the same plots, the relation (no represented) between the numbers of stones and the numbers of ant species is also a positive allometry: Y (species) = X (stones) power 0.23×5.11 , with $t = 14.25$ (22 d.f.).

Le pourcentage d'occupation des pierres peut varier en sens inverse de leur abondance : les Fourmis s'emparent de plus de 50 % des pierres lorsque celles-ci sont rares (landes à Fougères, pelouses nitrophiles, certains maquis). Lorsqu'elles sont abondantes (par ex. plus de 100 par are), le taux d'occupation reste généralement inférieur à 20 % en station forestière et se situe entre 20 et 30 % dans les maquis et les pelouses.

Le nombre absolu de pierres occupées par les Fourmis augmente avec le nombre de pierres disponibles, ce qui montre le dynamisme de leur action colonisatrice (Fig. 2), du moins dans les milieux relativement ouverts.

L'exposition peut aussi influencer la composition des peuplements de Fourmis (Bonaric, 1971; Fernandez et Rodriguez, 1982; Hugues, 1975 etc...). Ici, du fait de l'orientation générale nord, ce paramètre n'apparaît que localement comme par exemple pour expliquer la montée en altitude du groupe d'espèces thermophiles ou xérophiles de la pelouse sèche de la Tour de la Massane.

Des études récentes ont montré l'importance des aspects comportementaux (compétition intra et interspécifique, territorialité, stratégies de récolte, etc...) et autoécologiques sur la répartition et la réussite des sociétés de Fourmis (Baroni Urbani, 1974, 1978, 1981; Benois *et al.*, 1978; Bernstein et Gobbel, 1979; Brian *et al.*, 1965; Briese et Mac Auley, 1981; Delalande 1984; Du Merle *et al.*, 1978; Elmes, 1971; Holldobler, 1983; Levieux, 1971; Levings et Traniello, 1981; Levings et Franks, 1982; Mabelis, 1984; Pasteels *et al.*, 1986; Smallwood, 1982, etc...). De même, les migrations peuvent modifier de façon saisonnière la structure des communautés (Herbers, 1985). Ces aspects n'ont pas été abordés dans notre travail. On remarquera seulement la rareté des *Lasius* en milieu euméditerranéen, peut-être à la suite de la forte dominance exercée là par *P. pygmaea* qui comme eux, recherche les

Pucerons; ou encore, la rareté relative des *Myrmica* quand les *Aphaenogaster* dominent, les deux genres étant concurrents pour les proies.

Il est bien évident que les groupements de Fourmis décrits dans ce travail ne sont proposés que dans le cadre exigü des Albères; on se bornera à noter certaines ressemblances avec des peuplements décrits ailleurs pour des formations végétales similaires : par exemple l'abondance de *P. pallidula* (Morillo, 1981), de *Pheidole* et des *Plagiolepis* (Acosta *et al.*, 1983a), dans les matorrals à Chênes verts espagnols, ou la coexistence de *T. caespitum*, d'un *Lasius* (*L. alienus* ou *Cautolasius*) et de diverses *Formica* et *Myrmica* dans beaucoup de landes ou de pelouses de diverses contrées (Baroni Urbani, 1969; Brian *et al.*, 1976; Gaspar, 1971; Du Merle, 1978).

La notion de « groupe écologique » (« ensemble d'espèces indicatrices présentant la même réaction relativement à un descripteur efficace ») défendue par Dajet et Godron (1982) pour les végétaux, pourrait constituer avec le « matériel fourmi » une voie de recherche séduisante, tout particulièrement en zone méditerranéenne. Ces études nécessitent des mesures précises et répétées des descripteurs stationnels (température et humidité du sol, ensoleillement). Là comme en bien d'autres domaines, de nouvelles recherches paraissent nécessaires afin de dépasser le niveau encore simplement descriptif des travaux actuels.

(Catalogue des espèces et bibliographie dans la seconde partie)

REMERCIEMENTS. — Les auteurs tiennent particulièrement à remercier F. Athias-Binche, R. Prodon et A. Baudière pour les nombreux renseignements concernant la région de Banyuls, la localisation de stations à visiter, etc...; L. Plateaux qui a bien voulu vérifier la détermination des *Leptothorax*; L. Bonnet, J. Lauga, A. Cugny et A. Dauta pour leur aide tour à tour dans le traitement informatique des données.

L'HELMINTOFAUNE DES LACERTIDAE (REPTILIA) DE LA ZONE THERMOMEDITERRANEEENNE DE L'EST DE L'ESPAGNE. ASPECTS ECOLOGIQUES

*Ecological survey on the Helminths parasitizing Lacertidae (Reptilia)
on the east of Spain*

V. ROCA et J. LLUCH

Dep. Zoologia, Fac. Biologia,
Univ. Valencia, c/Dr. Moliner, 50
Burjassot (Valencia) España

ECOLOGIE
HELMINTHES
LACERTIDAE
ESPAGNE

RÉSUMÉ — 525 Reptiles Lacertidae appartenant aux espèces *Lacerta lepida* Daudin, 1802, *Podarcis hispanica* (Steindachner, 1870), *Psammodromus algirus* (L., 1758), *Psammodromus hispanicus* Fitzinger, 1826, *Acanthodactylus erythrurus* (Schinz, 1833), provenant de la zone thermoméditerranéenne de l'est de l'Espagne, ont été étudiés d'un point de vue helminthologique : compositions qualitative et quantitative, analyse écologique de l'helminthofaune en relation avec les différents biotopes.

ECOLOGY
HELMINTHES
LACERTIDAE
SPAIN

ABSTRACT — The helminthological survey of 525 Lacertid reptiles belonging to the species *Lacerta lepida* Daudin, 1802, *Podarcis hispanica* (Steindachner, 1870), *Psammodromus algirus* (L., 1758), *Psammodromus hispanicus* Fitzinger, 1826 and *Acanthodactylus erythrurus* (Schinz, 1833), collected in different points of the east of Spain, is made : qualitative and quantitative compositions, ecological analysis of helminths parasitizing these reptiles in relation to the nature of the biotope.

INTRODUCTION

Ce travail fait suite à plusieurs publications sur la morphologie et la systématique des Helminthes parasites des Reptiles Lacertidae de l'est de l'Espagne (Roca, Lluch & Navarro, 1986a,b). Il aborde l'analyse qualitative et quantitative de la parasitofaune et apporte quelques considérations écologiques.

Peu de données existent, non seulement en Espagne mais dans toute l'Europe, concernant l'écologie parasitaire d'Amphibiens et de Reptiles. Notons toutefois les travaux fondamentaux de Combes (1968), Combes & Gerbeaux (1970), Combes, Leger et Pesson (1971) sur les Amphibiens dans le sud-est de la France, ainsi que les données de Sharpilo (1961, 1976) sur les Lacertidae de l'est de l'Europe.

MATERIEL ET METHODES

L'analyse helminthologique porte sur 525 Lézards : *Lacerta lepida* (2 exemplaires : 2 ♂♂), *Podarcis hispanica* (322 ex. : 154 ♂♂, 141 ♀♀ et 27 indet.), *Psammodromus algirus* (63 ex., 34 ♂♂ 22 ♀♀ et 7 indet.), *Psammodromus hispanicus* (66 ex. : 27 ♂♂, 38 ♀♀ et 1 indet.) et *Acanthodactylus erythrurus* (72 ex. : 30 ♂♂, 32 ♀♀ et 10 indet.).

La région prospectée est comprise dans la zone thermoméditerranéenne de l'est de l'Espagne. Il s'agit d'un écosystème caractérisé par certaines conditions particulières (Jessen, 1927; Sanchis, 1983; Costa, com. pers. in Roca, 1985). Cette région englobe plusieurs biotopes différents offrant une variété de conditions climatiques, édaphiques, etc., permettant l'existence de différentes espèces d'Helminthes parasites (Roca, 1985). Nous traiterons, en accord avec Combes et Gerbeaux (1970), la comparaison qualitative et quantitative de l'helmintho-

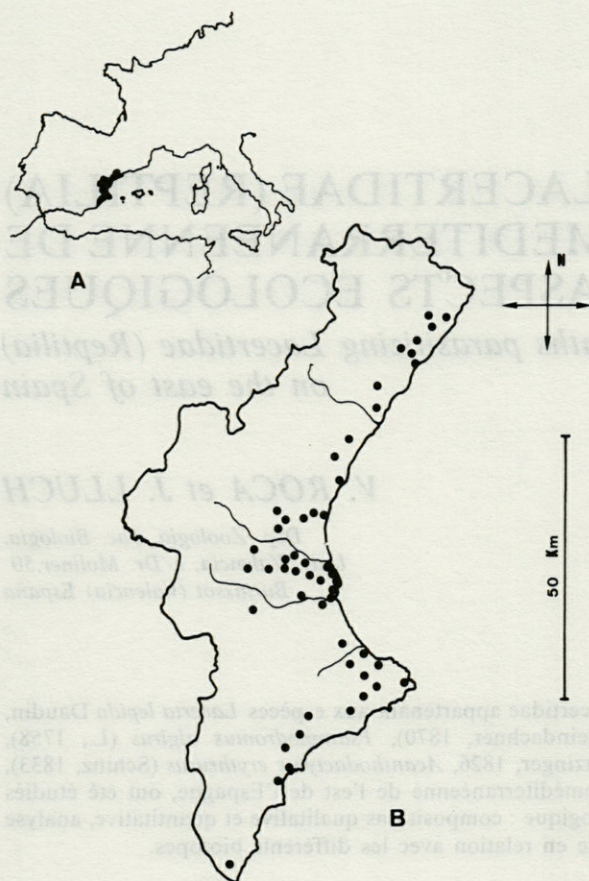


Fig. 1. — Localisation des stations prospectées dans l'est de l'Espagne.
Localization of the different prospected points in the east of Spain.

faune de ces divers biotopes. La figure 1 montre toutes les stations prospectées (voir Roca, Lluch et Navarro, 1986a,b, pour une analyse plus détaillée).

RESULTATS

L'analyse qualitative de l'helminthofaune des hôtes parasités est indiquée dans la liste suivante :

Parasites de *Lacerta lepida* Daudin, 1802 :

Nematoda

Parapharyngodon bulbosus (Linstow, 1899) Teixeira de Freitas, 1957

Acuaria sp. (larvae)

Parasites de *Podarcis hispanica* (Steindachner, 1870)

Trematoda

Sonsinotrema tacapense (Sonsino, 1894) Balozet et Callot, 1938

Pleurogenoides sp. aff. *medians* (Olsson, 1876) Travassos, 1921

Nematoda

Skrjabinodon medinae (Garcia Calvente, 1948) Specian et Ubelaker, 1974

Spauligodon paratectipenis (Chabaud et Golvan, 1957) Specian et Ubelaker, 1974

Spauligodon sp. aff. *saxicolae* Sharpilo, 1961

Parapharyngodon echinatus (Rudolphi, 1819) Teixeira de Freitas, 1957

Acuaria sp. (larvae).

Parasites de *Psammodromus algirus* (L., 1758).

Cestoda

Diplopylidium acanthotetra (Parona, 1886)(larvae)

Nematoda

Parapharyngodon echinatus (Rudolphi, 1819) Teixeira de Freitas, 1957.

Parasites de *Psammodromus hispanicus* Fitzinger, 1826

Cestoda

Oochoristica agamae Baylis, 1919

Mesocestoides sp. (larvae)

Nematoda

Parapharyngodon echinatus (Rudolphi, 1819) Teixeira de Freitas, 1957

Parapharyngodon psammodromi (Roca et Lluch, 1986)

Parasites d'*Acanthodactylus erythrurus* (Schinz, 1833)

Cestoda

Oochoristica agamae Baylis, 1919

Nematoda

Spirurida gen. sp. (larvae)

La figure 2 montre les histogrammes des fréquences d'infestation pour chaque hôte. De plus, les différences existantes entre les diverses zones de la région thermoméditerranéenne ibérique sont signalées.

Le petit nombre de spécimens de *L. lepida* ne permet pas, pour l'instant, de tirer des considérations écologiques.

Podarcis hispanica provenant de la zone de la plage, montre une seule fois la présence du Digène *S. tacapense* qui doit être considéré, dans ce biotope, comme une espèce accidentelle, étant données les conditions limitées, voire nulles de cette zone sablonneuse permettant le développement du cycle de ce Trématode. En plus de ce Plathelminthe, 5 Nématodes composent la faune de ce Saurien, l'espèce monoxène *S. medinae* étant la plus abondante.

Notons, dans les marais littoraux, une pénurie d'espèces (seulement 3 d'entre elles sont présentes). *S. medinae* demeure également l'Helminthe quantitativement le plus représenté. Cette domination se

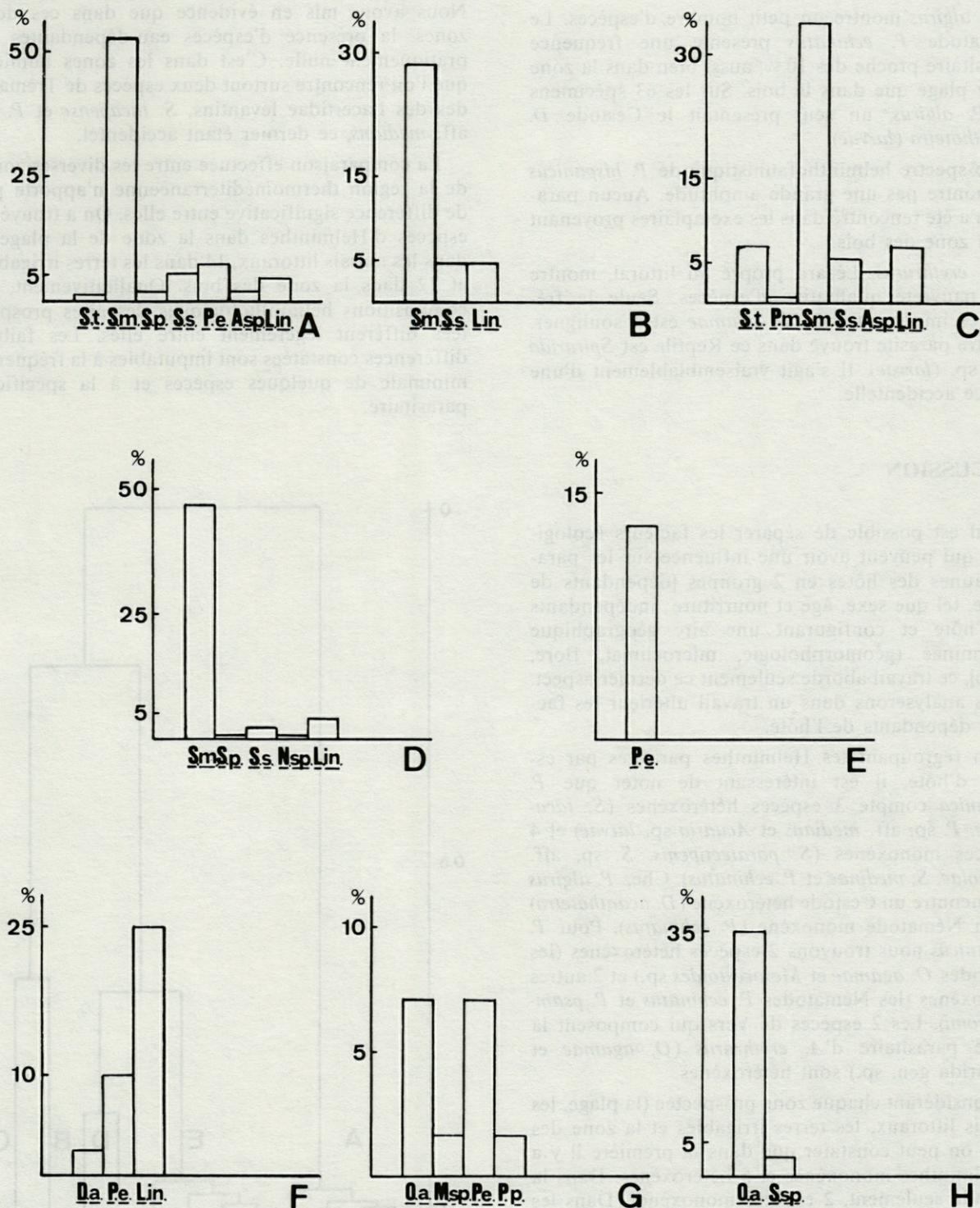


Fig. 2. — Histogrammes montrant la fréquence du parasitisme des différentes espèces d'Helminthes. A, *Podarcis hispanica* dans l'aire de la plage; B, *Podarcis hispanica* dans les marais littoraux; C, *Podarcis hispanica* dans les terres irrigables; D, *Podarcis hispanica* dans la zone des bois; E, *Psammodromus algirus* dans la zone de la plage; F, *Psammodromus algirus* dans la zone des bois; G, *Psammodromus hispanicus* dans l'aire de la plage; H, *Acanthodactylus erythrurus*.

Some histograms showing infection frequency of the different helminths. A, *Podarcis hispanica* from the sea coast; B, *Podarcis hispanica* from the moorland; C, *Podarcis hispanica* from the culture lands; D, *Podarcis hispanica* from the wood; E, *Psammodromus algirus* from the sea coast; F, *Psammodromus algirus* from the wood; G, *Psammodromus hispanicus* from the sea coast; H, *Acanthodactylus erythrurus*.

trouve également confirmée dans les terres irrigables et dans la zone des bois.

P. algirus montre un petit nombre d'espèces. Le Nématode *P. echinatus* présente une fréquence parasitaire proche des 10 %, aussi bien dans la zone de la plage que dans le bois. Sur les 63 spécimens de *P. algirus*, un seul présentait le Cestode *D. acanthotetra* (larvae).

Le spectre helminthofaunistique de *P. hispanicus* ne montre pas une grande amplitude. Aucun parasite n'a été rencontré dans les exemplaires provenant de la zone des bois.

A. erythrurus, Lézard propre au littoral, montre une pauvreté qualitative d'espèces. Seule la fréquence importante par *O. agamae* est à souligner. L'autre parasite trouvé dans ce Reptile est *Spirurida* gen. sp. (larvae). Il s'agit vraisemblablement d'une espèce accidentelle.

DISCUSSION

S'il est possible de séparer les facteurs écologiques qui peuvent avoir une influence sur les parasitofaunes des hôtes en 2 groupes [dépendants de l'hôte, tel que sexe, âge et nourriture; indépendants de l'hôte et configurant une aire géographique déterminée (géomorphologie, microclimat, flore, etc...)], ce travail aborde seulement ce dernier aspect. Nous analyserons dans un travail ultérieur les facteurs dépendants de l'hôte.

En regroupant les Helminthes parasites par espèce d'hôte, il est intéressant de noter que *P. hispanica* compte 3 espèces hétéroxènes (*S. tacapense*, *P. sp. aff. medians* et *Acuaria sp. larvae*) et 4 espèces monoxènes (*S. paratectipenis*, *S. sp. aff. saxicolae*, *S. medinae* et *P. echinatus*). Chez *P. algirus* se rencontre un Cestode hétéroxène (*D. acanthotetra*) et un Nématode monoxène (*P. echinatus*). Pour *P. hispanicus* nous trouvons 2 espèces hétéroxènes (les Cestodes *O. agamae* et *Mesocestoides sp.*) et 2 autres monoxènes (les Nématodes *P. echinatus* et *P. psammodromi*). Les 2 espèces de Vers qui composent la faune parasitaire d'*A. erythrurus* (*O. agamae* et *Spirurida* gen. sp.) sont hétéroxènes.

Considérant chaque zone prospectée (la plage, les marais littoraux, les terres irrigables et la zone des bois) on peut constater que dans la première il y a 5 Helminthes monoxènes et 5 hétéroxènes. Dans la seconde seulement, 2 espèces monoxènes. Dans les terres irrigables, 5 espèces, 3 hétéroxènes et 2 monoxènes. Dans les bois 4 Helminthes monoxènes et 1 hétéroxène.

L'idée préconçue qui permet de penser que les zones de grande sécheresse (la plage et les bois) ne devraient pas abriter d'espèces parasites à cycles dépendants du milieu aquatique (comme la majorité des Digènes qui infestent normalement les Reptiles

et dont le premier hôte intermédiaire est habituellement un Mollusque d'eau douce), est confirmée. Nous avons mis en évidence que dans ces deux zones, la présence d'espèces eau-dépendantes est pratiquement nulle. C'est dans les zones humides que l'on rencontre surtout deux espèces de Trématodes des Lacertidae levantins, *S. tacapense* et *P. sp. aff. medians*, ce dernier étant accidentel.

La comparaison effectuée entre les diverses zones de la région thermoméditerranéenne n'apporte pas de différence significative entre elles. On a trouvé 12 espèces d'Helminthes dans la zone de la plage, 8 dans les marais littoraux, 14 dans les terres irrigables et 12 dans la zone des bois. Qualitativement, les compositions helminthologiques des aires prospectées diffèrent légèrement entre elles. Les faibles différences constatées sont imputables à la fréquence minimale de quelques espèces et à la spécificité parasitaire.

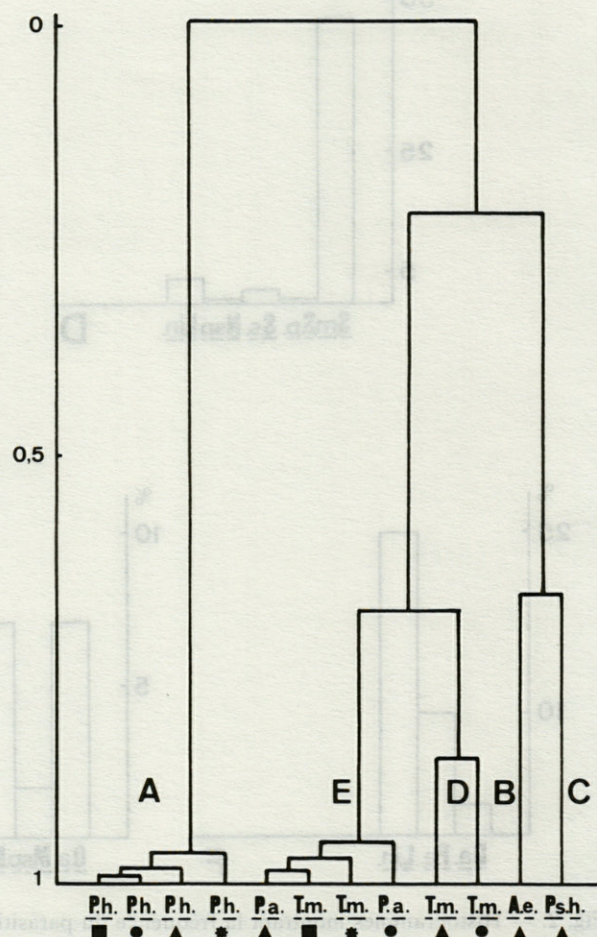


Fig. 3. — Dendrogramme montrant la relation entre les compositions de l'helminthofaune des différents hôtes et les zones où ils habitent. ▲ plage; ■ marais; * terres irrigables; ● bois.

Dendrogram showing the relationships between the helminths of the different hosts and the biotopes.

Nous avons réalisé des analyses statistiques selon les travaux de Montes Del Olmo & Ramirez Diaz (1978), Sokal & Rohlf (1969, 1980), Sneath & Sokal (1963) et Viedma (1976). Nous avons choisi l'analyse Cluster permettant avec une fiabilité satisfaisante, de comprendre les relations entre les helminthofaunes des divers hôtes et les zones qu'ils habitent.

L'analyse des résultats, montrée dans le dendrogramme de la figure 3, met en évidence quelques groupements dénotant certaines différences entre : un premier groupe (A) correspondant uniquement à *P. hispanica* de toutes les zones prospectées; un second groupe (B) pour *A. erythrurus*; une troisième séparation pour *P. hispanicus* (C); un autre groupe (D) pour les *T. mauritanica* des aires des plages et des bois (ce groupe correspondant à *T. mauritanica* concerne un autre travail - Roca & Lluch, 1986 b); un autre groupement (E) qui englobe les inventaires du Gekkonidae *T. mauritanica* et de *P. algirus* des diverses régions.

Cette analyse montre clairement une prédominance de l'influence de l'hôte par rapport au biotope, sur la composition helminthofaunistique des divers Lézards, permettant de penser à une assez étroite spécificité parasitaire.

CONCLUSIONS

- 1) L'Helminthofaune des Reptiles Lacertidae de la zone thermoméditerranéenne de l'est de l'Espagne apparaît comme relativement pauvre;
- 2) Globalement on peut considérer la majorité des espèces comme plus ou moins habituelles de l'helminthofaune des Lacertidae de la région thermoméditerranéenne levantine, exception faite de certains Helminthes qui doivent être considérés comme accidentels (*Pleurogenoides* sp. aff. *medians*, *Mesocetoides* sp. *larvae*, *Diplopylidium acanthotetra larvae*, *Spirurida* gen. sp. *larvae*);
- 3) L'analyse statistique de l'helminthofaune montre une prédominance évidente de facteurs dépendants de l'hôte sur ceux du biotope;
- 4) Les quatre zones qui composent la région thermoméditerranéenne de l'est de l'Espagne ne montrent pas de différences quantitatives et qualitatives significatives entre les helminthofaunes en relation avec les hôtes communs. L'importance relative de l'influence du biotope n'apparaît pas dans cette étude, étant masquée par les facteurs hôte-dépendants.

REMERCIEMENTS. — Nous tenons à exprimer nos remerciements au Prof. Dr S. Mas-Coma (Valencia) et au Dr. R. Fons (Banyuls-sur-Mer) pour leur aide et leurs suggestions relatives au manuscrit. Le Prof. Dr. J.D. Acuña (Valencia) nous a aidés dans les

questions statistiques; qu'il en soit remercié. Ce travail a été effectué dans le cadre du projet n° 1858-3 de la C.A.I.C.Y.T. du M.E.C (Espagne).

BIBLIOGRAPHIE

- COMBES C., 1968. Biologie, écologie des cycles et biogéographie des Digènes et Monogènes d'Amphibiens dans l'Est des Pyrénées. *Mem. Mus. Nat. Hist.*, ser. A, 51 (1) : 1 - 95.
- COMBES C. & M.T. GERBEAUX, 1970. Recherches éco-parasitologiques sur l'helminthofaune de *Rana ridibunda perezii* (Amphibia : Ranidae) dans l'est des Pyrénées. *Vie Milieu*, 21 (1C) : 121-158.
- COMBES C., N. LEGER & B. PESSON, 1971. Variations dans le temps des populations d'helminthes parasites de *Rana temporaria* L. *Ann. Parasitol.*, 46 (6) : 685-698.
- JESSEN O., 1927. Die Spanische ostküste von Cartagena bis Castellon. *Archäolog. Anzeig.*, 2(4) : 236-244.
- MONTES DEL OLMO C. & RAMIREZ DIAZ L., 1978. Descripción y muestreo de poblaciones y comunidades vegetales y animales. Publ. Univ. Sevilla, 82 p.
- ROCA V., 1985. Contribución al conocimiento de la helminthofauna de los Lacértidos y Geckónidos del piso termomediterráneo del Levante ibérico. Tesis Doct. Fac. Biol. Univ. Valencia, 486 p.
- ROCA V., J. LLUCH & P. NAVARRO, 1986 a. Contribución al conocimiento de la helminthofauna de los herpetos ibéricos. I. Parásitos de Lacertidae : *Lacerta lepida* Daudin, 1802 y *Podarcis hispanica* (Steindachner, 1870). *Rev. Ibér. Parasitol.*, 46 (2) : 129-136.
- ROCA V. & J. LLUCH, 1986 b. Ecología parasitaria de los Reptiles Gekónidos en el piso termomediterráneo del Levante ibérico. *Misc. Zool.*, 10 : 65-70.
- ROCA V. J. LLUCH & P. NAVARRO, 1986 b. Contribución al conocimiento de la helminthofauna de los herpetos ibéricos. V. Parásitos de Lacertidae : *Psammotromus algirus* (L., 1758) Boulenger, 1887, *Psammotromus hispanicus* Fitzinger, 1826 y *Acanthodactylus erythrurus* (Schinz, 1833) Mertens, 1925. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.)*, 81 (1-4) : 69-78.
- SANCHIS E., 1883. *Suelos y vegetación de la Dehesa de La Albufera*. Tesis Licenc. Fac. Biol. Univ. Valencia, 272 p.
- SHARPILO V.P., 1961. New Nematode *Spauligodon saxicola* nov. sp. parasite of the scaly lizard *L. saxicola*. *Trud. Ukr. Resp. Nauch. Obsch. Parazit.*, 1 : 241-244.
- SHARPILO V.P., 1976. Parasitic worms of the reptilian fauna of the URSS. Systematics, Chorology, Biology. Moscu. Naukoba Dumka. 287 p.
- SNEATH P.H.A. & R.R. SOKAL, 1973. Numerical taxonomy. W.H. Freeman and Co. San Francisco, 573 p.
- SOKAL R.R. & F.J. ROHLF, 1969. Biometria. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. Blume ed. Madrid. 832 p.
- SOKAL R.R. & F.J. ROHLF, 1980. Introducción a la bioestadística. Ed. Reverté. Barcelona, 362 p.

Reçu le 5 septembre 1986; received September 5, 1986.
 Accepté le 2 décembre 1986; accepted December 2, 1986.

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 (de préférence « Futura ») pour le lettrage et la numérotation, dont la taille tient compte de la réduction à supporter. Les figures sont regroupées au maximum en planches dont la justification pleine page est 17 × 24,35 cm une fois réduites (penser à retrancher la légende de ces dimensions); largeur d'une colonne : 8,1 cm. Méthode des « rectangles homologues » pour la réduction : tracer les diagonales d'un rectangle de 17/24,35 cm, les prolonger; tout rectangle admettant ces prolongements comme diagonales correspondra à la justification après réduction. Indiquer le numéro d'ordre des figures en chiffres arabes et le nom de l'auteur au crayon bleu au recto ou au dos. Ne pas inscrire de légende sur les illustrations.

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

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

ÉPREUVES ET TIRÉS À PART

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

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

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, preferably Futura characters. As far as possible, figures should be grouped in plates of 17 × 24.35 cm final size (generally the explanations are included in this frame); the width of a single column is 8.1 cm. Prepare figures using the "homologous rectangles" rule; indicate the number of the figure and the author's name with blue pencil on the back of the figure. Do not write explanations on the figure.

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

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

GALLEY-PROOFS AND REPRINTS

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

The journal provides 25 reprints free of charge. Additional reprints can be ordered by using the form enclosed with the galley-proofs.

questions statistiques, qu'il en soit remercié. Ce travail a été effectué dans le cadre du projet n° 1855-3 de la C.A.I.C.Y.T. du M.E.C. (Espagne).

BIBLIOGRAPHIE

- COMBES C., 1968. Biologie, écologie, des cycles et biogéographie des Digués et Monogènes d'Amphibiens dans l'est de l'Espagne. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.* 21 (1) : 1-92.
- COMBES C. & M.T. GERBEAUX, 1970. Recherches éco-parasitologiques sur l'helminthofaune de l'Anura *Rhinophrynus* (Amphibiens) dans l'est de l'Espagne. *Rev. Mus. Nat. Hist. Nat.* 21 (1C) : 121-128.
- COMBES C., N. LEGER & B. PESSON, 1971. Variations dans le temps des populations d'helminthes parasites de l'Anura *Rhinophrynus* L. dans l'est de l'Espagne. *Rev. Mus. Nat. Hist. Nat.* 22 (6) : 685-698.
- JESSEN O., 1927. Die spanische ostküste von Cartagena bis Cádiz. *Archiv für Naturgesch.* 23 (4) : 235-244.
- MONTES DEL OLMO C. & RAMIREZ DIAZ L., 1978. Descripción y estructura de poblaciones y comunidades vegetales y animales. *Publ. Univ. Sevilla*, 82 p.
- ROCA V., 1982. Contribución al conocimiento de la helminthofauna de los Lacertidos y Gekkonidos del pisco termomediterráneo del Levante ibérico. *Testis Doc. Fac. Biol. Univ. Valencia*, 486 p.
- ROCA V., J. LLUCH & P. NAVARRO, 1980 a. Contribución al conocimiento de la helminthofauna de los reptiles ibéricos. I. Parásitos de Lacertidos : *Lacerta lepida* Daudin, 1802 y *Pseudoeurycea steindachneri* (Schubert, 1896). *Rev. Ibero. Parasitol.* 46 (2) : 129-136.
- ROCA V. & J. LLUCH, 1980 b. Ecología parasitaria de los Reptiles Gekkonidos en el pisco termomediterráneo del Levante ibérico. *Mém. Zool.* 10 : 67-70.
- ROCA V., J. LLUCH & P. NAVARRO, 1980 c. Contribución al conocimiento de la helminthofauna de los reptiles ibéricos. V. Parásitos de Lacertidos : *Pseudoeurycea steindachneri* (Schubert, 1896) y *Lacerta lepida* Daudin, 1802. *Rev. Ibero. Parasitol.* 46 (2) : 137-144.
- SANCHEZ E., 1982. Datos y registro de la helminthofauna de los Lacertidos. *Testis Doc. Fac. Biol. Univ. Valencia*, 372 p.
- SHARPLEY V.P., 1961. New Kenyan helminthofauna. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 54 (1) : 241-244.
- SHARPLEY V.P., 1976. Parasitic worms of the reptiles of the USSR. *Systematic Zoology*, 25 (1) : 1-10.

Nous avons réalisé des analyses statistiques selon les travaux de Montes Del Olmo & Ramirez Diaz (1978), Sokal & Rohlf (1969, 1980), Sneath & Sokal (1967) et Viehman (1970). Nous avons choisi l'analyse Cluster permettant avec une fiabilité satisfaisante, de comparer les relations entre les helminthofaunes des divers hôtes et les zones qu'ils habitent.

L'analyse des résultats, montrée dans le dendrogramme de la figure 3, met en évidence quelques groupements dénotant certaines différences entre : un premier groupe (A) correspondant uniquement à *P. hispanica* de toutes les zones prospectées ; un second groupe (B) pour *A. eximius* ; un troisième groupe (C) pour *P. hispanica* ; un autre groupe (D) pour les *T. mauritanica* des sites des plages et des bois (ce groupe correspondant à *T. mauritanica* connexe au site travail - Roca & Lluch, 1980 b) ; un autre groupement (E) qui englobe les inventaires de Gekkonides *T. mauritanica* et de *P. algirus* des diverses régions.

Cette analyse montre clairement une prédominance de l'influence de l'hôte par rapport au biotope, sur la composition helminthofaunistique des divers Lacertides, permettant de passer à une analyse spécifique parasitaire.

CONCLUSIONS

- 1) L'helminthofaune des Reptiles Lacertides de la zone thermoméditerranéenne de l'est de l'Espagne apparaît comme relativement pauvre ;
- 2) Globalement on peut considérer la majorité des espèces comme plus ou moins habituelles de l'helminthofaune de la région thermoméditerranéenne levantine, exception faite de certains helminthes qui doivent être considérés comme accidentels (*Pteropneustes* sp. aff. *medusae*, *Medusae* sp. larvée, *Phlebotomus aeneolus* larvée, *Spiridius* sp. larvée) ;
- 3) L'analyse statistique de l'helminthofaune montre une prédominance évidente de facteurs dépendants de l'hôte sur ceux du biotope ;
- 4) Les quatre zones qui composent la région thermoméditerranéenne de l'est de l'Espagne sont mon-

Directeur gérant de la publication : J. SOYER

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

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

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

Printed in France

Dépôt légal : 3^e trimestre 1988

Commission paritaire n° 22217

Imprimerie Louis-Jean, 05002 GAP cedex — Dépôt légal n° 610 — Octobre 1988

VIE ET MILIEU, 1988, 38 (2)

SOMMAIRE - SUMMARY

Dynamique des peuplements méiobenthiques sublittoraux. II. Le peuplement des Nématodes libres marins <i>Dynamics of sublittoral meiobenthic communities. II. The free-living marine nematodes communities</i>	F. de BOVEE	115
On the ecology and biology of <i>Diplosoma listerianum</i> (Milne Edwards, 1841)(Ascidacea, Didemnidae)	R. BRUNETTI, M. BRESSAN, M. MARIN and M. LIBRALATO	123
Nutrients and phytoplankton distributions during spring in the Aegean Sea	N. FRILIGOS and M. KARYDIS	133
First report of <i>Prochloron</i> in association with the genus <i>Polysyncraton</i> Didemnid Ascidian (Tunicata)	G. DUCLAUX, F. LAFARGUE and M. WAHL	145
Ants as colonizing agents of pine stumps in San Juan de la Peña (Huesca, Spain)	J. FRANCH et X. ESPADALER	149
Trois nouvelles espèces de Copépodes Harpacticoïdes des lagunes de l'Adriatique du nord, Italie <i>Three new species of Harpacticoid Copepods from North Adriatic lagoons, Italy</i>	V.U. CECCHERELLI	155
Quelques observations éthologiques sur <i>Platynothrus peltifer</i> (Koch)(Acarien, Oribate) <i>Some ethological observations on Platynothrus peltifer (Koch)(Acari, Oribatei)</i>	G. TABERLY	173
Observations sur l'organisation de la reproduction et sur les comportements sexuels et agonistiques chez <i>Lacerta vivipara</i> <i>Reproduction and sexual and agonistic behaviour in Lacerta vivipara</i>	B. HEULIN	177
Peuplements de Fourmis des Albères Orientales (Pyrénées - Orientales, France)(Première partie) <i>Ants populations of eastern Albères (Pyrénées-Orientales, France)(Part one)</i>	F. SOMMER et H. GAGNIANT	189
L'Helminthofaune des Lacertidae (Reptilia) de la zone thermoméditerranéenne de l'est de l'Espagne. Aspects écologiques <i>Ecological survey on the Helminths parasitizing Lacertidae (Reptilia) on the east of Spain</i>	V. ROCA et J. LLUCH	201