

VIE ET MILIEU

Bulletin du Laboratoire Arago

Université de Paris - Biologie Marine - Banyuls-sur-Mer

Série A : Biologie marine

Tome XVI - 1965 - Fasc. 2 - A



MASSON & C^{ie}

120, Bd St-Germain, Paris VI^e

VIE ET MILIEU

BULLETIN DU LABORATOIRE ARAGO

UNIVERSITE DE PARIS - BIOLOGIE MARINE

Vie et Milieu paraît par fascicules séparés tous les deux mois. Chaque volume annuel, comprenant six fascicules, contient environ 1 200 pages. Les travaux publiés sont répartis en trois séries :

Série A : Biologie marine; Série B : Océanographie; Série C : Biologie terrestre.

Pour chaque toison, deux fascicules sont en principe réservés à chacune des trois séries. La succession des trois séries au cours de l'année peut être sujette à variations d'un tome au suivant. La Rédaction se réserve de modifier la répartition en trois sections suivant l'abondance relative des manuscrits acceptés pour chaque série.

Les manuscrits sont reçus par le Professeur P. DRACH, Directeur de la Publication, ou M. L. LAUBIER, Secrétaire de Rédaction (Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer, 66, France). Ils ne seront acceptés définitivement qu'après avoir été soumis au Comité de Rédaction spécialisé.

Membres des Comités de Rédaction

Série A : Biologie marine

B. BATTAGLIA (Padoue, Italie), C. BOCQUET (Paris, France), J. FELDMANN (Paris, France), J. FOREST (Paris, France), P. LUBET (Caen, France), J. MAETZ (C.E.A., Villefranche-sur-Mer, France), M. PAVANS DE CECCATTY (Lyon, France), G. PETIT (Paris, France), G. TEISSIER (Paris, France), O. TUZET (Montpellier, France).

Série B : Océanographie

M. BACESCO (Bucarest, R.P. Roumanie), M. BLANC (Paris, France), P. BOUGIS (Paris, France), J. BROUARDEL (Monaco), P. DRACH (Paris, France), C. DUBOUL-RAZAVET (Perpignan, France), A. IVANOV (Paris, France), R. MARGALEF (Barcelone, Espagne), J.M. PÈRES (Marseille, France), J. POCHON (Paris, France).

Série C : Biologie terrestre

E. ANGELIER (Toulouse, France), C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE (Paris, France), W. KÜHNELT (Vienne, Autriche), M. KUNST (Prague, Tchécoslovaquie), M. LAMOTTE (Paris, France), B. POSSOMPES (Paris, France), P. REY (Toulouse, France), H. SAINT-GIRONS (Paris, France), C. SAUVAGE (Montpellier, France), M. VACHON (Paris, France).

L'abonnement part du n° 1 de chaque année (6 fascicules par an).
Les abonnements sont reçus par la Librairie MASSON & Cie, 120, boulevard Saint-Germain, Paris VI.

France et zone franc (Pays acceptant le tarif d'affranchissement intérieur français pour les périodiques) 60 FF
Règlement par chèque bancaire ou chèque postal (C.C.P. 599, Paris) ou mandat.

Belgique et Luxembourg 650 FB
Autres pays 65 FF

Prix payables dans les autres monnaies au cours des règlements commerciaux du jour du paiement, par l'une des voies suivantes : chèque sur Paris d'une banque étrangère; virement par banque sur compte étranger; mandat international.

Prix du fascicule séparé 18 FF
Changement d'adresse 0,50 FF

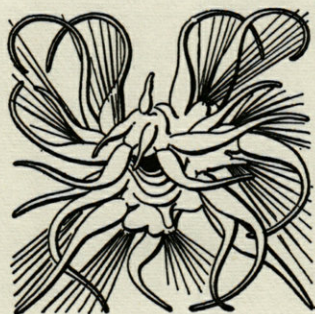
VIE ET MILIEU

Bulletin du Laboratoire Arago

Université de Paris - Biologie Marine - Banyuls-sur-Mer

Série A : Biologie marine

Tome XVI - 1965 - Fasc. 2 - A



MASSON & C^{ie}

120, Bd St-Germain, Paris VI^e

SOMMAIRE

- Jean THÉODORIDÈS. — Grégarines d'Invertébrés marins de la région de Banyuls. III. *Porospora soyeri* sp. n. (Eugregarina, Porosporidae), parasite de *Aristeus antennatus* (Risso, 1816), (Decapoda, Penaeidae) 637
- Alan E. BRAFIELD, Garth CHAPMAN et Jacques THEODOR. — Consommation d'oxygène chez *Eunicella stricta* (Bertoloni) Gorgone à zooxanthelles symbiotiques 647
- Pio FIORONI. — Die embryonale Musterentwicklung bei einigen Mediterranen Tintenfischarten (1) 655
- Pierre ROUBAUD. — Le tube digestif d'*Ophiothrix quinque-maculata* (Delle Chiaje). Etude historique - Mise au point technique 757
- Søren ANDERSEN. — L'alimentation du Marsouin (*Phocaena phocaena* L.) en captivité 799
- Michelle PÉGUY. — Sur la croissance en culture de quelques individus de *Cystoseira mediterranea* (Ag.) Sauv. en vue de l'étude du cycle de reproduction d'une Ectocarpacée epiphyte 811

GRÉGARINES D'INVERTÉBRÉS MARINS
DE LA RÉGION DE BANYULS

III. *POROSPORA SOYERI* n. sp.
(*EUGREGARINA*, *POROSPORIDAE*)

PARASITE DE *ARISTEUS ANTENNATUS* (Risso, 1816)
(*DECAPODA*, *PENAEIDAE*)

par Jean THÉODORIDÈS

SOMMAIRE

L'auteur décrit une nouvelle espèce de *Porospora* (*P. soyeri* n. sp.) parasite du Crustacé *Aristeus antennatus* (Risso, 1816), dans la région de Banyuls et la compare à d'autres *Porospora* de Macroures.

Dans un travail antérieur (THÉODORIDÈS, 1964) consacré aux Eugrégarines de *Solenocera membranacea* (Risso), nous faisons part de notre intention d'examiner d'autres *Penaeidae* afin d'en rechercher les Grégarines.

Lors de deux séjours à Banyuls d'avril à juin 1964, nous avons pu examiner une quarantaine d'exemplaires de *Aristeus antennatus* (Risso, 1816) récoltés au chalut, à des fonds de 750 à 800 m au-dessus du Rech Lacaze-Duthiers (1). La moitié d'entre eux était infestée par une *Porospora* inédite dont nous avons tous les stades évoluant chez le Crustacé, depuis le céphalin jusqu'à la gymnosspore et dont voici la description.

(1) Nous remercions Monsieur R. MIZOULE, biologiste au C.N.R.S. de son précieux concours pour ces recherches.

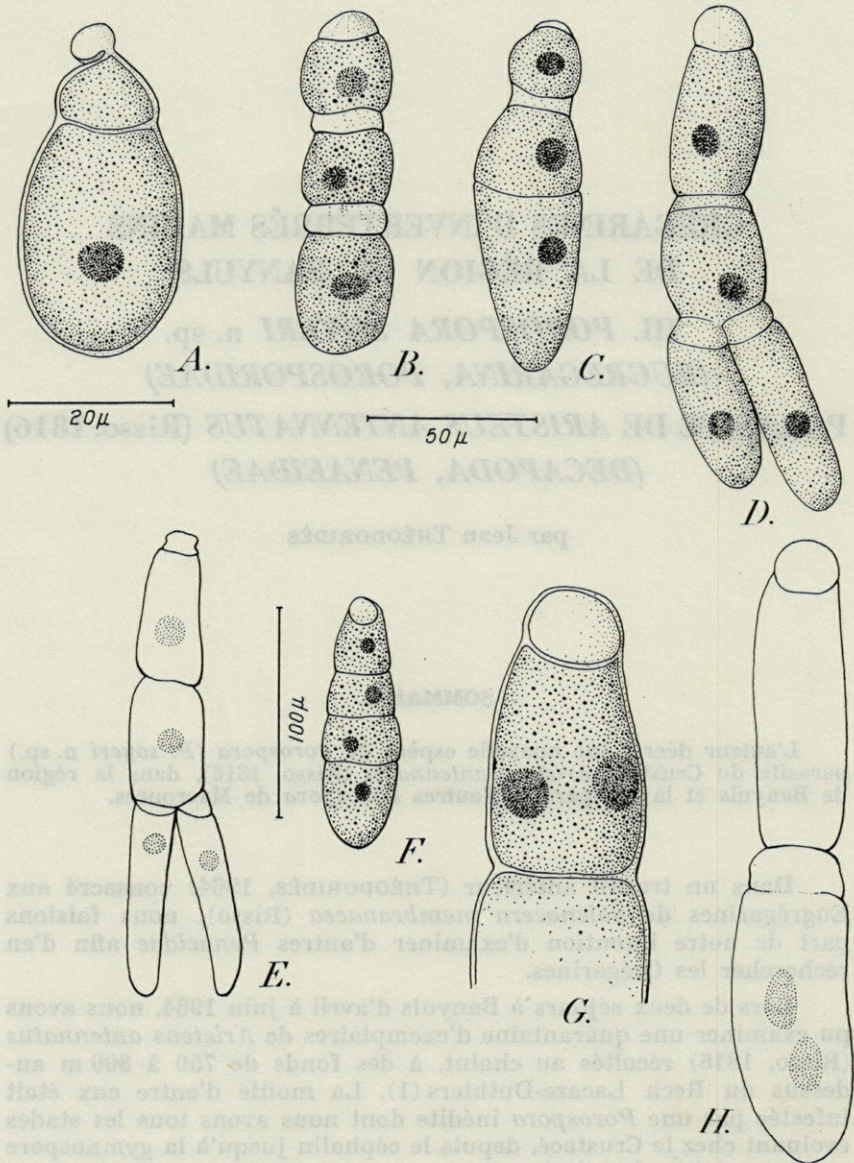


FIG. 1. — *Porospora soyeri* n. sp. A, céphalin; B, jeune association à trois (les protomérites des satellites sont encore visibles); C, association à trois (le protomérite du satellite 2 a disparu); D, E, F, associations à quatre (on notera en F l'absence de protomérite aux trois satellites); G, primitive avec deux noyaux; H, anomalie analogue chez un satellite de *Porospora mizoulei* Théod. (Préparation de R. ORMIÈRES).

Porospora soyeri n. sp.

Céphalin

Ce stade mesure environ 40 μ ; l'épimérite est constitué par un mucron peu différencié. Le noyau dépasse 10 μ de diamètre et présente un gros nucléole (fig. 1, A). Le deutomérite s'élargit vers l'arrière alors que chez les céphalins d'autres *Porospora* [*P. legeri* De Beauch., *P. portunidarum* (Frenzel)], il conserve la même largeur que celle du protomérite (cf. LÉGER et DUBOSCQ 1913, HATT 1931).

Associations

Les associations observées sont de deux, trois ou plus rarement quatre individus (figs. 1, 2, 3).

Les plus jeunes comprennent deux individus mesurant 25 à 30 μ . Le protomérite est bien visible tant chez le primitive que chez le satellite. Chez ce dernier, il a parfois une forme trapézoïdale comme chez certaines *Gregarina* (fig. 2, A).

Les associations à trois sont assez précoces : nous en avons observé une dont la longueur totale ne dépasse pas 100 μ (primitive : 30 μ , satellites : 30 et 40 μ) (fig. 1, B). Les protomérîtes des trois individus sont encore bien visibles. Ils ont un entocyte clair et l'épicyte présente de légères stries; l'entocyte est granuleux et les noyaux sont bien visibles.

Au fur et à mesure que les individus associés s'accroissent, on assiste à une réduction graduelle du protomérite des satellites qui devient une mince bande (fig. 2, B à D, F, G; fig. 3, B à E) pour disparaître ensuite totalement (fig. 2, E; fig. 3, A, C, F). Parfois, dans les associations triples, tantôt le protomérite du satellite 2 disparaît avant celui du satellite 1 (fig. 3, E), tantôt c'est l'inverse (fig. 2, H).

Les associations quadruples sont plus rares. Nous en avons néanmoins observé certaines (fig. 1, D, E) dans lesquelles c'est sur le satellite 1 que s'insèrent les satellites 2 et 3.

En général ceux-ci ont encore conservé leur protomérite, alors qu'il est en voie de résorption chez le satellite 1 (fig. 1, D) où il peut avoir déjà entièrement disparu (fig. 1, E).

Dans une autre association quadruple, les quatre individus sont en chaîne linéaire et les protomérîtes ont disparu à l'exception de celui du primitive (fig. 1, F).

Dans d'autres associations et principalement chez celles plus âgées, le septum disparaît et le protomérite du primitive semble

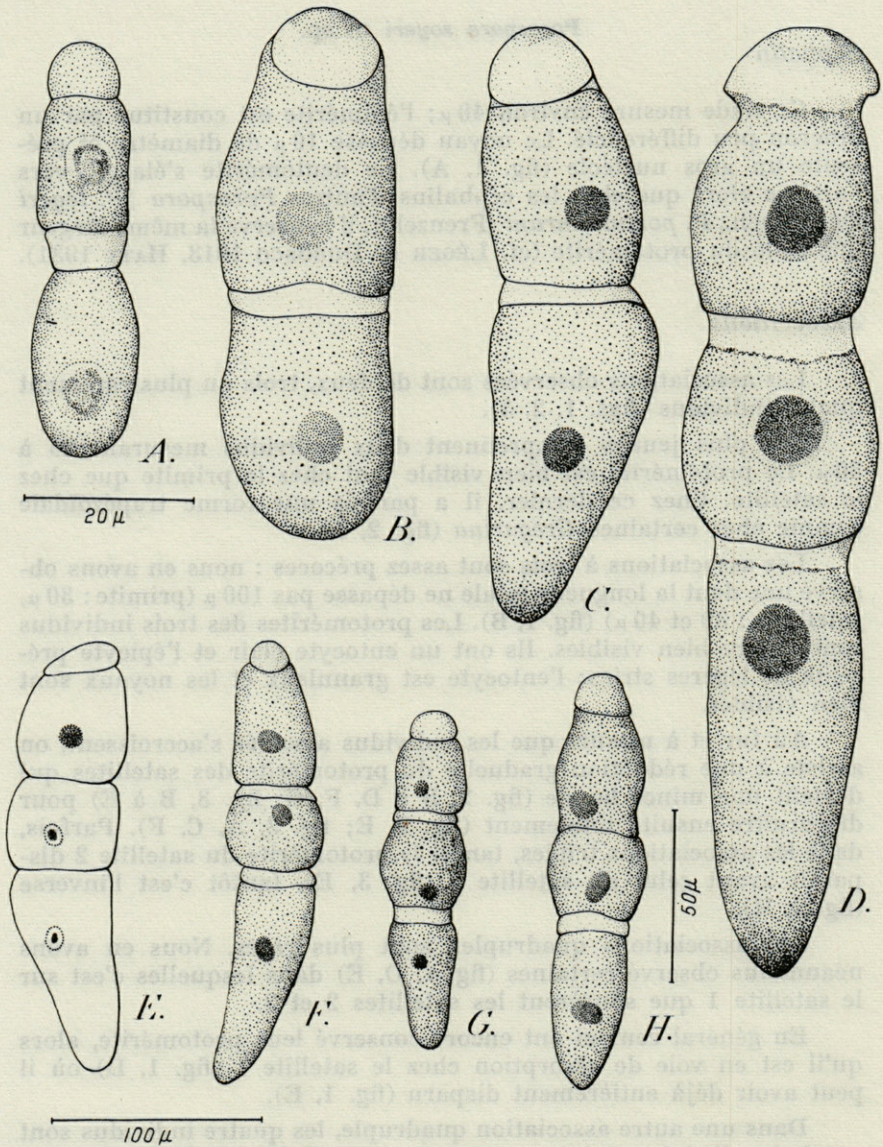


FIG. 2. — *Porospora soyeri* n. sp. A, B, C, jeunes associations de deux individus (on notera la réduction progressive du protomérite du satellite); D à H, associations à trois (en D, F, G, les satellites ont conservé leurs protomérites; en H, seul le satellite 2 le possède encore tandis qu'en E il a disparu totalement chez les deux satellites).

enfoncé dans le deutomérite (fig. 2, B, C, F; fig. 3, D, E). Enfin chez les plus grandes associations, le protomérite du primate n'est plus indiqué que par deux plis latéraux de l'épicyte (fig. 3, F) et peut parfois disparaître totalement (fig. 3, C).

Chez certaines associations (fig. 3, A, B) on observe à l'avant du protomérite un mucron qui doit représenter un reste d'épimérite.

Les plus grandes associations doubles ou triples peuvent atteindre ou dépasser $400\ \mu$ et c'est en général le dernier satellite qui est le plus long ($200\ \mu$ ou davantage) (fig. 3, C, F).

Ayant vu quel était l'aspect général des associations, nous donnerons maintenant quelques détails morphologiques sur les individus associés.

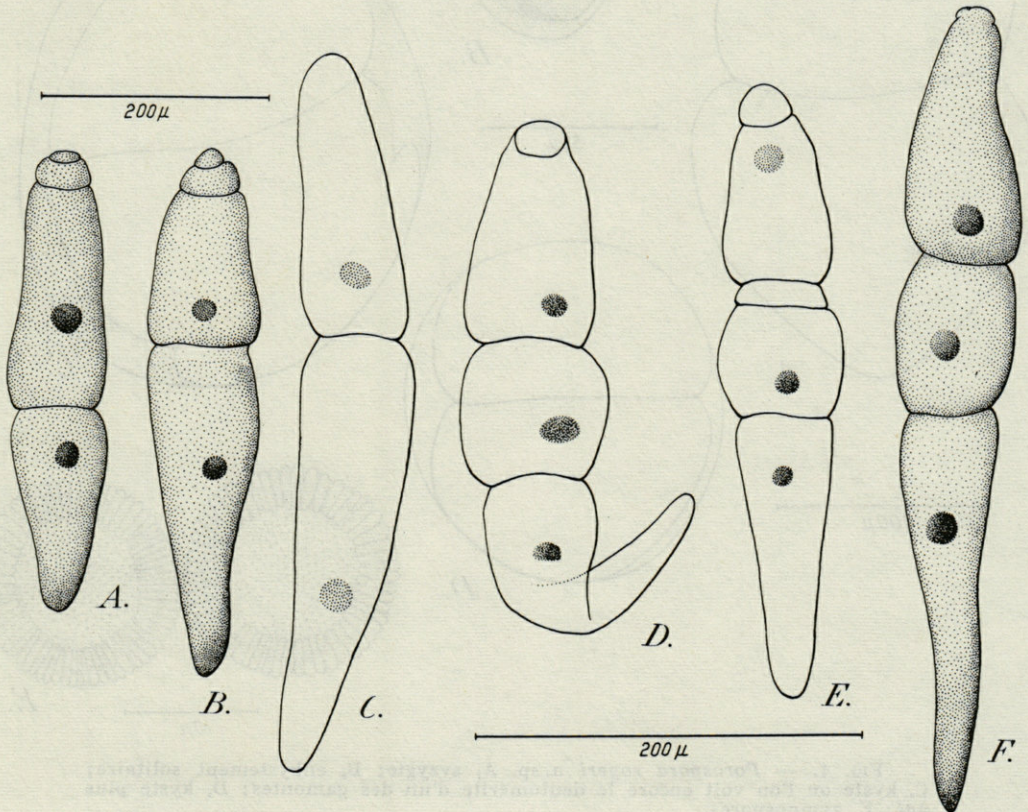


FIG. 3. — *Porospora soyeri* n. sp. A, F : grandes associations de deux ou trois individus.

Le protomérite du primite est en coupole dans les jeunes associations (fig. 1, D, 2, A) et le septum est bien visible, alors que comme nous l'avons dit plus haut, il devient indistinct dans les associations âgées.

Le diamètre des noyaux varie entre 10 et plus de 15 μ , suivant la taille des associations. Nous avons observé (fig. 1, G) un primite porteur de deux noyaux (1).

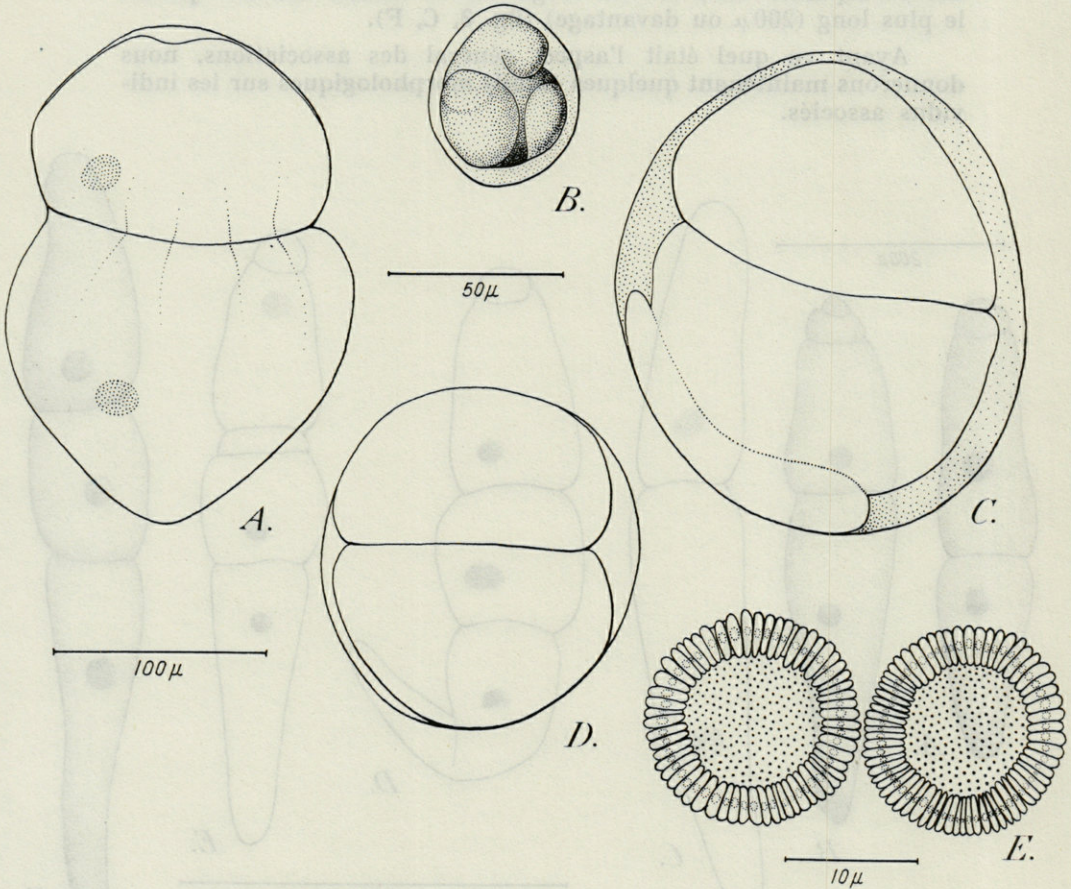


FIG. 4. — *Porospora soyeri* n. sp. A, syzygie; B, enkystement solitaire; C, kyste où l'on voit encore le deutomérite d'un des gamontes; D, kyste plus âgé; E, gymnospores.

(1) Cette anomalie a été observée par M. R. ORMIÈRES (Sète) chez une espèce voisine : *Porospora mizoulei* Théod. Il a bien voulu nous communiquer sa préparation. Ici (fig. 1, H) c'est le satellite qui comporte deux noyaux.

Syzygie

Nous avons pu observer ce stade (fig. 4, A) dans lequel chacun des gamontes a une largeur maxima de plus de 150 μ . On observe à la surface de légers plis épicytaires. Les noyaux bien visibles ont un diamètre d'environ 20 μ .

Kystes

a) *Kystes solitaires*

Comme chez d'autres Porosporides : *Porospora portunidarum* (Frenzel), *P. nephropis* Lég. et Dub., etc., on observe chez la *Porospora* des *Aristeus* des enkystements solitaires dans lesquels le kyste ne dépasse pas 50 μ de diamètre (fig. 4, B).

b) *Kystes doubles*

C'est la majorité des cas. Ils succèdent à la syzygie et leur diamètre est d'environ 150 μ . On voit encore parfois le deutomérite d'un des sporadins (fig. 4, C). Ensuite, les kystes ont l'aspect typique de ce stade chez les Eugrégarines et peuvent s'accroître pour atteindre environ 200 μ de diamètre, prenant alors un aspect légèrement ovoïde (fig. 4, D). A l'intérieur du kyste se forment les gymnospires que l'on voit par transparence.

Gymnospires

Les gymnospires sphériques mesurent de 15 à 17 μ de diamètre (fig. 4, E) et se présentent sous la forme habituelle de mérozoïtes disposés radialement. Une étude de ces gymnospires a été effectuée en microscopie électronique (DESPORTES et THÉODORIDÈS, 1965).

DISCUSSION

Cette espèce diffère des quatre autres *Porospora* décrites chez des Décapodes Macroures : *P. gigantea* V. Bened.; *P. nephropis* Lég. et Dub., *P. penaeus* (Sprague) (= *Nematopsis penaeus* Spr.), *P. mizoulei* Théod., dont on trouvera les principales caractéristiques dans le tableau ci-contre (1). Nous la dédions amicalement à M. et M^{me} J. SOYER du laboratoire Arago de Banyuls.

(1) A ces quatre espèces il convient d'en ajouter une cinquième trouvée par R. ORMIÈRES chez *Aristeomorpha foliacea* (Risso) provenant du N.-O. de la Sardaigne qui semble être inédite, assez voisine morphologiquement de *P. penaeus* (Sprague). Cette espèce sera décrite ultérieurement en collaboration avec R. ORMIÈRES.

TABLEAU COMPARATIF DES *Porospora* PARASITES DE DÉCAPODES MACROURES

ESPÈCES	HÔTES	LOCALITÉS	CÉPHALIN	NOMBRE INDIVIDUS ASSOCIÉS	LONGUEUR ASSOCIAT.	KYSTE	GYMNOSPORE	REMARQUES SPÉCIALES
<i>gigantea</i> Van Beneden 1869	<i>Homarus gammarus</i> (L.)	Mer du Nord Méditerranée	épimérite en bouton	2-3	1 cm	300-400 μ	5-8 μ	
<i>nephropis</i> Léger et Du- boscq 1915	<i>Nephrops norvegicus</i> L.	Atlantique Manche	?	1-2	300-400 μ 1 300 μ (indiv. solit.)	80-100 μ (solit.) 130-160 μ (double)	5 μ	Il y a proba- blement une <i>Cephalo ido- phora</i> confon- due avec cette espèce.
<i>penaeus</i> (Sprague 1954)	<i>Penaeus aztecus</i> <i>P. duorarum</i> <i>P. setiferus</i>	Atlantique (Floride)	?	2-5	120×26 μ à 590×40 μ	99-240 μ	6,3 - 9,8 μ	
<i>mizoulei</i> Théodoridès 1964	<i>Solenocera membranacea</i> (Risso)	Méditerranée (Banyuls, Sète)	?	2	485 μ plus de 1 mm	400 μ	10-12 μ	
<i>soyeri</i> n. sp.	<i>Aristeus antennatus</i> (Risso)	Méditerranée (Banyuls)	épimérite en mucron 40 μ	2-4	60-400 μ	50 μ (solit.) 150-200 μ (double)	15-17 μ	

On remarquera que *P. soyeri* n. sp. est la seule espèce de *Porospora* de Macroures dont le céphalin soit connu (ce stade n'a en effet été décrit que chez des *Nematopsis* (= *Porospora*) de Brachyoures : *P. legeri*, *P. portunidarum*), et que c'est celle qui semble avoir les plus grandes gymnospires (15-17 μ) (2).

L'abondant matériel que nous avons eu de cette espèce nous a permis de préciser un autre point du cycle des *Porospora* se déroulant chez le Crustacé.

Dans une note antérieure (THÉODORIDÈS, 1961) nous avons cru pouvoir établir d'après nos premières observations faites à Banyuls que chez les *Porosporidae* en associations, l'absence de protomérite au satellite serait un caractère morphologique séparant cette famille de celle des *Cephaloidophoridae*.

Comme nous l'avons montré dans une autre note (THÉODORIDÈS, 1964), le protomérite existe bel et bien chez le ou les satellites dans les associations de *Porospora mizoulei* Théod. et, comme nous venons de le voir, il en est de même chez *P. soyeri* n. sp. chez qui nous avons observé la disparition graduelle de ce protomérite au fur et à mesure de la croissance des associations.

RÉSUMÉ

Description des stades évoluant chez le Crustacé (du céphalin à la gymnospire) d'une *Porospora* inédite : *P. soyeri* n. sp. (*Eugregarina*, *Porosporidae*) parasite de *Aristeus antennatus* (Risso) (*Crustacea*, *Decapoda*). Comparaison avec les autres *Porospora* de Macroures.

SUMMARY

Description of the developmental stages of a new species of *Porospora* (from the cephalont to the gymnospire) : *P. soyeri* n. sp. (*Eugregarina*, *Porosporidae*) a parasite of *Aristeus antennatus* (Risso). Comparison with the other species of *Porospora* harboured by Macrura.

(2) Chez *Porospora gigantea* dont les associations peuvent atteindre le centimètre, la gymnospire ne mesure que 5-8 μ .

RIASSUNTO

Descrizione degli stadi della parte « *Crustacea* » del ciclo biologico della nuova Gregarina : *Porospora soyeri* n. sp. (*Eugregarina Porosporidae*) parassita del *Penaeidae Aristeus antennatus* (Risso).

Laboratoire d'Évolution des êtres organisés
et Laboratoire Arago
de la Faculté des Sciences de Paris.

BIBLIOGRAPHIE

- DESPORTES, I. et J. THÉODORIDÈS, 1965. L'ultrastructure de la gymnospore des *Porospora* (*Eugregarina*, *Porosporidae*). *C.R. Acad. Sc.*, 260, 1761-62, 4 pls. h.-t.
- HATT, P., 1931. L'évolution des Porosporides chez les Mollusques. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 72: 341-415.
- LÉGER, L. et O. DUBOSCQ, 1913. Sur les premiers stades du développement des Grégarines du genre *Porospora* (= *Nematopsis*). *C.R. Soc. Biol.*, 75: 95-98.
- LÉGER, L. et O. DUBOSCQ, 1925. Les Porosporides et leur évolution. *Trav. Stat. Zool. Wimereux*, 9: 126-139.
- THÉODORIDÈS, J., 1961. Sur la distinction entre les Grégarines des familles des *Cephaloidophoridae* et des *Porosporidae* parasites de Crustacés Décapodes. *C.R. Acad. Sci.*, 252: 3640-3642.
- THÉODORIDÈS, J., 1962. Grégarines d'Invertébrés marins de la région de Banyuls. I. Eugrégarines parasites de Crustacés Décapodes. *Vie et Milieu*, 13: 95-122.
- THÉODORIDÈS, J., 1964. Grégarines d'Invertébrés marins de la région de Banyuls. II. Deux nouvelles Eugrégarines parasites de *Solenocera membranacea* (Risso, 1816) (*Decapoda*, *Penaeidae*) et remarques sur les Grégarines des *Penaeidae*. *Vol. Jubil. G. Petit*, Suppl. 17 à *Vie et Milieu*, 115-127.

— 328 —

MÉTODES

Les spécimens d'E. stricta sont examinés dans des tubes de verre de 100 x 10 mm et sont déposés sur un fond à Gorgones à 12 mètres de profondeur. Les tubes sont remplis d'eau de mer filtrée et les gorgones sont maintenues à l'obscurité pendant 24 heures avant d'être utilisées.

CONSOMMATION D'OXYGÈNE
CHEZ *EUNICELLA STRICTA* (Bertoloni)
GORGONE A ZOOXANTHELLES SYMBIOTIQUES

par Alan E. BRAFIELD *, Garth CHAPMAN *
et Jacques THEODOR **

SOMMAIRE

La consommation d'oxygène d'une gorgone à algues symbiotiques a été étudiée; les auteurs précisent le rapport de l'oxygène produit par photosynthèse à l'oxygène consommé par respiration.

La respiration des Madréporaires hermatypiques et le rôle joué par leurs Zooxanthelles symbiotiques sont maintenant assez bien connus (YONGE, 1963). Par contre on ne connaît que très peu d'aspects de la physiologie des Gorgones, malgré leur cosmopolitisme et leur abondance.

La présente note décrit des expériences tendant à montrer l'apport des Zooxanthelles dans les échanges d'oxygène chez *E. stricta*, Gorgone méditerranéenne que l'on trouve entre 6 et 60-70 mètres de profondeur.

La plupart des spécimens de cette espèce contiennent de très nombreuses Zooxanthelles, d'autres en ont peu et quelques-unes en sont virtuellement dépourvues.

Nous pouvions donc nous attendre à ce que des mesures du taux de consommation d'oxygène à la lumière et en obscurité totale, chez des spécimens diversement infestés par ces Algues, nous donnent un aperçu du rôle joué par les Zooxanthelles dans la vie de cette Gorgone.

* Queen Elizabeth College, University of London.

** Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer.

MÉTHODES

Des spécimens d'*E. stricta* sont enfermés dans des tubes de verre de 250 × 25 mm et sont déposés sur un fond à Gorgones à 12 mètres de profondeur. Des essais préliminaires ont montré que la durée favorable de l'expérience est de 6 heures. Les spécimens, intacts, ont été récoltés à la main en plongée. Chaque tube contient en général un spécimen, mais pour avoir des volumes de colonies comparables de tube à tube, nous avons été amenés à placer deux petits spécimens dans un des tubes.

Les tubes sont alors remplis d'eau prélevée au large et scellés. Les plus grands soins sont pris pour qu'aucune bulle d'air ne subsiste dans les tubes. Les tubes contenant des bulles en fin d'expérience, sont écartés.

Les mesures terminées, le poids humide de chaque spécimen, débarrassé de fragments de roche adhérent au pied et secoué pendant 15 secondes pour en éliminer l'eau excédentaire, est déterminé au moyen d'une balance de précision à lecture directe. Les poids mouillés s'évaluaient de 2,13 à 5,97 gr. La concentration en oxygène de l'eau contenue dans les tubes est déterminée avant et le plus tôt possible après expérience. La méthode de dosage est celle de WINKLER (1888) modifiée par FOX et WINGFIELD (1938), en vue de l'utilisation de leur pipette. Cet appareil possède l'avantage de ne nécessiter que de petits échantillons d'eau (1,5 ml environ) et exclut le contact avec l'air à tous les stades du dosage. De l'azotohydrate de sodium est ajouté à la solution alcaline d'iodure de potassium pour éliminer l'effet des nitrites (ALSTERBERG, 1925). Nous tenons compte de l'oxygène dissous dans les réactifs et déduisons 0,003 ml de chaque titrage par thiosulfate de sodium (BRAFIELD, 1964).

La consommation nette ou la production d'oxygène sont calculés en fonction des concentrations initiales et finales d'oxygène, du volume d'eau dans le tube, du poids mouillé du spécimen et sont exprimées en μg d'oxygène par gramme de poids humide par heure ($\mu\text{g/g.p.h./h}$).

Pour chaque expérience, des spécimens similairement infestés par les Zooxanthelles ont été choisis deux par deux, et placés chacun dans des tubes séparés.

Le tube destiné aux expériences en obscurité est enveloppé dans du papier d'argent. La plupart des expériences à la lumière ont eu lieu pendant les heures d'illumination maximum. L'intensité de la lumière est mesurée en plongée, au début et à la fin de chaque expérience au moyen d'une cellule photoélectrique (Dr G. LANG, Berlin)

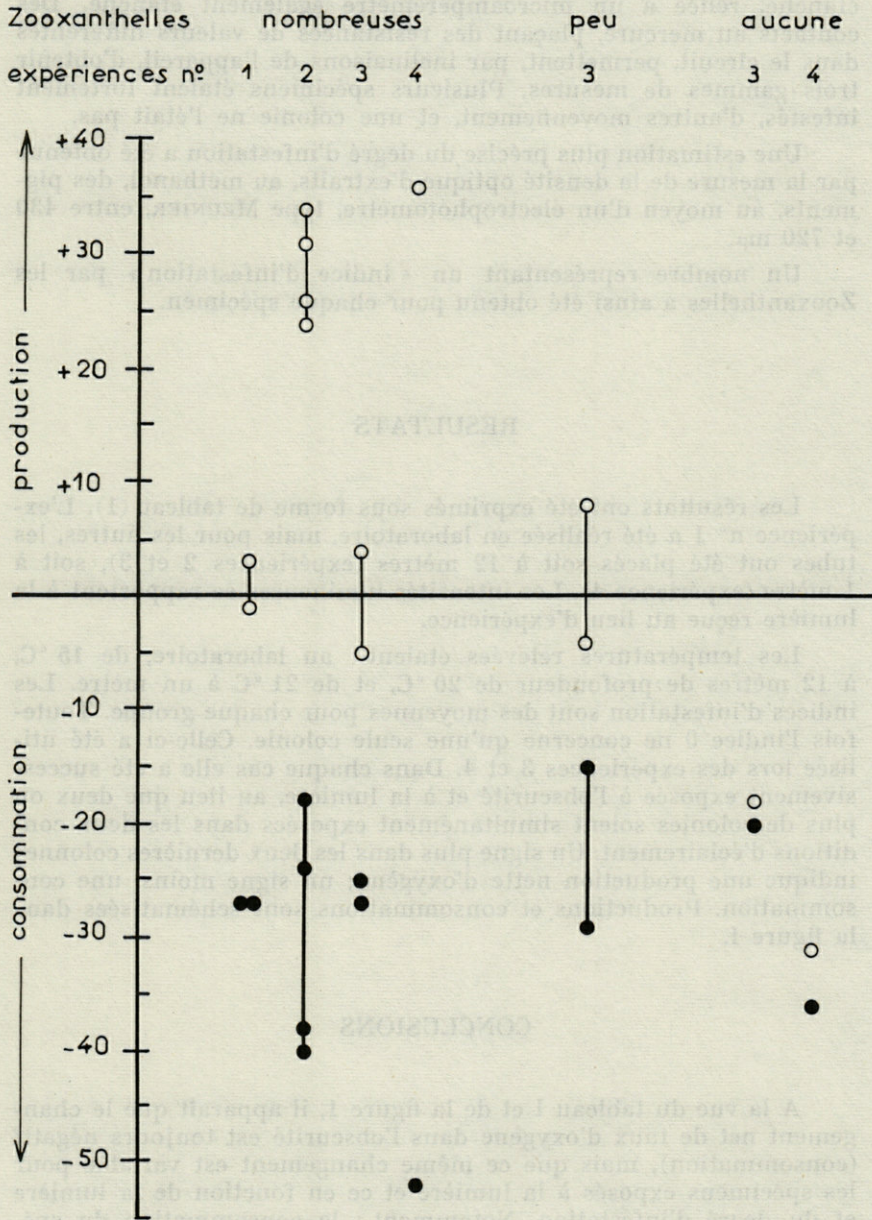


FIG. I. — Echanges nets d'oxygène ($\mu\text{g. O}_2/\text{g.p.h./h.}$) chez des spécimens d'*Eunicella stricta* diversement infestés par des Zooxanthelles, en obscurité (cercles noirs) et à la lumière (cercles blancs).

étanche, reliée à un microampéremètre également étanche. Des contacts au mercure, plaçant des résistances de valeurs différentes dans le circuit, permettent, par inclinaisons de l'appareil, d'obtenir trois gammes de mesures. Plusieurs spécimens étaient fortement infestés, d'autres moyennement, et une colonie ne l'était pas.

Une estimation plus précise du degré d'infestation a été obtenue par la mesure de la densité optique d'extraits, au méthanol, des pigments, au moyen d'un électrophotomètre, type MEUNIER, entre 430 et 720 m μ .

Un nombre représentant un « indice d'infestation » par les Zooxanthelles a ainsi été obtenu pour chaque spécimen.

RÉSULTATS

Les résultats ont été exprimés sous forme de tableau (1). L'expérience n° 1 a été réalisée en laboratoire, mais pour les autres, les tubes ont été placés soit à 12 mètres (expériences 2 et 3), soit à 1 mètre (expérience 4). Les intensités lumineuses se rapportent à la lumière reçue au lieu d'expérience.

Les températures relevées étaient : au laboratoire, de 15 °C, à 12 mètres de profondeur de 20 °C, et de 21 °C à un mètre. Les indices d'infestation sont des moyennes pour chaque groupe. Toutefois l'indice 0 ne concerne qu'une seule colonie. Celle-ci a été utilisée lors des expériences 3 et 4. Dans chaque cas elle a été successivement exposée à l'obscurité et à la lumière, au lieu que deux ou plus de colonies soient simultanément exposées dans les deux conditions d'éclairage. Un signe plus dans les deux dernières colonnes indique une production nette d'oxygène; un signe moins, une consommation. Productions et consommations sont schématisées dans la figure I.

CONCLUSIONS

A la vue du tableau I et de la figure 1, il apparaît que le changement net de taux d'oxygène dans l'obscurité est toujours négatif (consommation), mais que ce même changement est variable pour les spécimens exposés à la lumière et ce en fonction de la lumière et du degré d'infestation. Notamment : la consommation du spécimen sans Zooxanthelles (expériences 3 et 4) est virtuellement la même à la lumière (même intense : 26 000 lux) ou dans l'obscurité.

TABLEAU I

Résultats d'expériences chez *Eunicella stricta*.
Détermination des échanges nets d'oxygène en obscurité et à la lumière,
au moyen de spécimens diversement infestés par les Zooxanthelles.

N° et lieu d'expérience	Illumination (Lux)	Lumière ou Obscurité	Zooxanthelles		Echanges nets d'O ₂ (µg./g.p.h./h.)	Moyennes des échanges nets d'O ₂
			Visuellement	Indice		
1 (Laboratoire)	1,000 à 2,000	L	Nombreuses		+ 3 — 1	+ 1
		O			— 27 — 27	— 27
2 (12 m)	1,987 6,630 à 7,950	Début	Nombreuses		+ 31 + 34 + 26 + 24	+ 29
		fin			— 24 — 38 — 18 — 40	— 30
3 (12 m)	7,290 1,325	Début	Aucune	0	— 18	— 18
		fin			— 20	— 20
4 (1 m)	26,230	L	Peu	21	+ 8 — 4	+ 2
		O			— 15 — 29	— 22
		L	Nombreuses	62	+ 4 — 5	— 1
		O			— 25 — 27	— 26
		L	Aucune	0	— 31	— 31
		O			— 36	— 36
		L	Nombreuses	62	+ 36	+ 36
		O			— 52	— 52

D'autre part une certaine quantité d'oxygène est produite chez les spécimens fortement infestés et exposés à la lumière, surtout quand l'intensité en est élevée (expérience 4).

A la profondeur de 12 mètres l'illumination a été suffisante pour permettre un bilan en oxygène très positif (expérience 2) ou à tout le moins équilibré pour la symbiose Gorgone-Zooxanthelles.

La consommation moyenne d'oxygène d'*Eunicella stricta* au cours de ces expériences a été de 30,4 $\mu\text{g/g.p.h./h.}$ (la moyenne de sept valeurs obtenues lors d'expériences dans l'obscurité). Ces chiffres sont du même ordre que ceux obtenus lors d'études poursuivies sur d'autres Cnidaires, notamment sur *Pennatula rubra* et *Calliactis parasitica* (BRAFIELD et CHAPMAN sous presse).

Le poids sec décalcifié de *E. stricta* est approximativement 10 % du poids humide.

Comme l'axe de la colonie représente un pourcentage important du poids décalcifié, la consommation d'oxygène vraie (par des cellules vivantes) doit considérablement excéder 304 $\mu\text{g/g.p.sec./h.}$

Si l'on pose que le taux de respiration de la Gorgone infestée est le même à la lumière qu'à l'obscurité (ce qui est probablement inexact, car le rapport consommation/concentration variera) la différence entre la production à la lumière et la consommation dans l'obscurité représente la production photosynthétique d'oxygène.

Dans l'expérience n° 2 cette différence est d'environ de 60 $\mu\text{g/g.p.h./h.}$, ce qui équivaldrait approximativement à 56 μgr d'hexose.

Connaissant le taux de consommation dans l'obscurité (environ 30 $\mu\text{g/g.p.h./h.}$) il apparaît donc que le taux de la photosynthèse équivaldrait deux fois celui de la consommation de métabolite.

La détermination du bilan d'oxygène pour des Gorgones vivant à diverses profondeurs et diversement infestées par les Zooxanthelles, nécessitera d'autres expériences. Il serait également intéressant de déterminer lequel des deux facteurs suivants est le plus bénéfique pour la Gorgone : la production photosynthétique d'oxygène ou celle d'hydrate de carbone.

RÉSUMÉ

Des expériences sont décrites, au cours desquelles la consommation d'oxygène chez *Eunicella stricta* a été déterminée. Cette consommation a été de 30 μg par gramme de poids humide par heure. Des précisions ont été obtenues concernant la part de la photosynthèse par les Zooxanthelles et celle de la respiration dans les échanges d'oxygène de la colonie. Le taux élevé de photosynthèse par les Zooxanthelles pourrait être profitable à la colonie.

SUMMARY

Experiments are described in which the oxygen consumption of *Eunicella stricta* was determined, and the part played in the oxygen régime of the animal by the respiration and photosynthesis of the symbiotic zooxanthellae indicated. The oxygen consumption of this gorgonian was found to be approximately 30 μg per gram wet weight per hour. The zooxanthellae photosynthesise at a rate which may well contribute considerably to the well-being of the animal.

ZUSAMMENFASSUNG

Die von *Enicella stricta* verbrauchte Sauerstoffmenge wurde festgestellt. Der Verbrauch liegt bei 30 μg /Lebendgewicht in gr./Stunde. Genaue Befunde über den jeweiligen Prozentsatz der Zooxanthellenfotosynthese und der Atmung in der Kolonie im gesamten Sauerstoffaustausch wurden gemacht. Die sehr starke Fotosynthese durch die Zooxanthellen hat wahrscheinlich einen günstigen Einfluss auf die Kolonie.

Les auteurs remercient M. le Professeur PETIT des conditions de travail qui leur ont été accordées au Laboratoire Arago et de l'intérêt qu'il a porté à leurs travaux.

BIBLIOGRAPHIE

- ALSTERBERG, G., 1925. Methoden zur Bestimmung von in Wasser gelösten elementaren Sauerstoff bei Gegenwart von salpetriger Säure. *Biochem. Z.*, 159: 36-47.
- BRAFIELD, A.E., 1964. The oxygen content of interstitial water in sandy shores. *J. Anim. Ecol.*, 33: 97-116.
- FOX, H.M. & C.A. WINGFIELD, 1938. A portable apparatus for the determination of oxygen dissolved in a small volume of water. *J. exp. Biol.*, 15: 437-445.
- WINKLER, L.W., 1888. Die Bestimmung des im Wasser gelösten Sauerstoffes. *Ber. dtsh. chem. Ges.*, 21: 2843-2854.
- YONGE, C.M., 1963. The biology of coral reefs. In « Advances in Marine Biology ». Vol. I edited F.S. RUSSELL. Academic Press, London and New York, 410 p.

DIE EMBRYONALE MUSTERENTWICKLUNG BEI EINIGEN MEDITERRANEN TINTENFISCHARTEN⁽¹⁾

von Pio FIORONI

Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer,
Zoologische Anstalt der Universität Basel

INHALTSÜBERSICHT

EINLEITUNG	656
METHODIK UND BEGRIFFE	657
LITERATURÜBERSICHT	658
I. DIE EMBRYONALE MUSTERENTWICKLUNG BEI DEN VERSCHIEDENEN ARTEN :	
A. <i>Loligo vulgaris</i> (Lamarck)	660
B. <i>Alloteuthis media</i> (Linné)	675
C. <i>Sepia officinalis</i> (Linné)	681
D. Sepioliden	688
E. <i>Octopus vulgaris</i> (Lamarck)	693
II. ANALYSE DES SCHLÜPFKLEIDES :	
A. <i>Die Typen der embryonalen Musterentwicklung</i>	702
B. <i>Die Beziehungen der Mustergenese zur Entwicklung der übrigen Organe</i>	711
C. <i>Zum morphologischen Aufbau des Cephalopoden-Musters</i> ..	712
a. <i>Die Entwicklung der Farbzellen</i>	714
b. <i>Die Farbzelltypen</i>	715
c. <i>Zur Musterwirkung der Farbzellen</i>	717
d. <i>Die extrategumentale Pigmentierung</i>	720

(1) Ausgeführt mit der Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

D. Die Typen der Schlüpfkeider und deren postembryonale Entwicklung	723
E. Die Variabilität des Schlüpfkleides	731
III. DIE BEZIEHUNGEN DER MUSTERTYPEN ZU DEN VER- SCHIEDENEN ONTOGENESEFORMEN	742
IV. ZUR DEUTUNG DER MUSTERUNG	747
ZUSAMMENFASSUNG, RÉSUMÉ, SUMMARY	749
LITERATURVERZEICHNIS	754

EINLEITUNG

Obwohl die Cephalopoden zu den gut untersuchten Tierklassen gehören, haben bisher ausschliesslich der Musterung gewidmete Arbeiten gefehlt. Dies erstaunt nicht, wenn man bedenkt, dass in den grossen zusammenfassenden Werken und Expeditionsberichten zur systematischen Kennzeichnung meist nur Masswerte und anatomische Eigenheiten wie Armbau, Trichterdrüse usw. verwendet werden. Ein Hauptgrund für diese Negierung der Färbung als taxonomisches Merkmal mag in der Tatsache liegen, dass beim stets rasch fixierten Expeditionsmaterial die Farben rasch verblassen. Unseres Erachtens ist aber die Kenntnis der Musterung zur genauen systematischen Bestimmung, besonders bei Larven und Jungtieren, von entscheidender Bedeutung. So sind noch nach NAEF die Jugendstadien von *Alloteuthis* und *Loligo* kaum zu unterscheiden; bei Kenntnis der Musterung (Abb. 4 und 6) geschieht dies spielend.

Auch gegenüber den Trägern der Musterung, den Chromatophoren, herrscht eine ähnliche Einstellung. Obwohl der Physiologie dieser Organe zahlreiche Arbeiten gewidmet worden sind, bestehen in der Kenntnis der Farbzellentwicklung — trotz der eingehenden Arbeit von RABL — noch zahlreiche Lücken.

Aus diesen Gründen scheint es nützlich, anhand einiger relativ leicht zu züchtender Tintenfischarten die embryonale Muster- und Farbzellgenese zu verfolgen.

Diese erste Studie beschäftigt sich ausschliesslich mit dem äusserlich sichtbaren Auftreten der einzelnen Zeichnungselemente. Da das Augenpigment und die Trichterdrüse zumindest bei planktontischen Formen als Musterorgane wirken, wird auch deren Pigmentierung kurz gestreift. Eine genauere Schilderung der Pigmentzellgenese, welche infolge der unpigmentierten Chromatophoren-Frühstadien schon bei wesentlich jüngeren Embryonalstadien einsetzen muss, wird einer zweiten Arbeit vorbehalten sein.

Von sämtlichen genauer untersuchten Arten (*Loligo vulgaris*, *Alloteuthis media*, *Sepia officinalis*, 4 *Sepiola*- und 2 *Sepietta* arten, *Octopus vulgaris*) standen jeweils mehrere bis viele Gelege zur Verfügung. Unsere

Musteranalysen basieren grösstenteils auf dem Studium von unfixierten, frisch aus den Eihüllen befreiten Embryonen.

Die vorliegende Studie entstand während des Sommerhalbjahres 1962 im Laboratoire Arago in Banyuls-sur-Mer. Seinem Direktor, Herrn Prof. Dr. G. PETIT und seinen zahlreichen Mitarbeitern möchte ich für ihre stete Fürsorge und die Schaffung der guten Arbeitsbedingungen herzlich danken. Für zahlreiche Dienste und Ratschläge, besonders was die Haltung und Biologie der Tintenfische anbetrifft, bin ich Frau Dr. K. MANGOLD-WIRZ und M. M. GALANGAU besonders verpflichtet. Frl. E. SANDMEIER verdanke ich die Beschriftung der Abbildungen sowie die Abbildung 35. Mein herzlichster Dank gilt aber Herrn Prof. Dr. A. PORTMANN für seine dauernde wissenschaftliche und materielle Förderung meiner Arbeit.

METHODIK UND BEGRIFFE

Zur Bezeichnung des Alters der Embryonen werden die Entwicklungsstadien nach NAEF verwendet, wobei wir teilweise die Frühstadien noch weiter unterteilen (z.B. XIII, XIII+, XIII-XIV, XIV-, XIV).

Zur Vereinfachung finden die an sich diskutablen, aber verbreiteten Ausdrücke « dorsal » für die Schalen-, bzw. « ventral » für die Trichterseite Verwendung.

Ausser durch Zeichnungen wird die Chromatophorenverteilung durch zwei Typen von Tabellen dargestellt :

1. Eine erste Sorte gibt die Durchschnittswerte von Embryonen des gleichen Stadiums. Diese Resultate werden auch zu Kurven ausgewertet.
2. In den Textteil sind Tabellen über Befunde an einzelnen Embryonen eingestreut; dabei handelt es sich um ausgewählte, teilweise auch Extremfälle erfassende Beispiele. Es werden dazu die folgenden Abkürzungen verwendet :

D : Dorsalarne
DL : Dorsolateralarme
Kd : dorsaler Kopf
Rd : dorsaler Rumpf
Fl : Flossen
VL : Ventrolateralarme
T : Tentakel
V : Ventralarme
Kv : ventraler Kopf
Rv : ventraler Rumpf
Tot : Totalzahl der Chromatophoren

Die Werte für die noch unpigmentierten, aber klar sichtbaren potentiellen Chromatophoren sind in Klammern beigefügt. In den Kolonnen für die Arme und den Kopf werden die Werte für die zwei lateralen Körperhälften, durch einen senkrechten Strich getrennt, gesondert angegeben. — Bei den Loliginiden rechnen wir die Gelbzellen des Lateralstreifens zu den dorsalen Rumpfchromatophoren, was in Anbetracht der Stellung dieses Streifens zu den Armen (vgl. Abb. 3) gerechtfertigt erscheint.

Der Sicherheit halber werden die Durchschnittswerte für *Loligo* jeweils doppelt gegeben. Die einen Kurven basieren jeweils auf Werten, die von Embryonen des gleichen Laiches gewonnen wurden. Bei den zweiten Kurven sind für jedes NAEF'sche Stadium Embryonen aus einem jeweils anderen Gelege ausgewertet.

Wir verwenden in Analogie zu MANGOLD für frisch geschlüpfte Jungtiere und frühe postembryonale Stadien aus praktischen Gründen oft die Bezeichnung « Larve », obwohl wir uns der Fragwürdigkeit dieses Begriffes bewusst sind. Dementsprechend werden die folgenden Musterungen unterschieden :

1. Schlüpfkleid oder Larvalkleid : für die Zeichnung des schlüpfreifen oder frisch geschlüpften Tieres (Stadium XX).
2. Jugendkleid : für die postembryonalen Juvenilstadien.
3. Adultkleid : für das ausgewachsene Tier.

LITERATURÜBERSICHT

Wenn man von den Arbeiten von KOELLIKER, BROOKS, VERRILL, JOUBIN (1892), SOLGER, BERRY und NAEF absieht, werden in der Literatur ausschliesslich postembryonale, meist als « Larven » bezeichnete Jungtiere abgebildet und beschrieben. Leider wird die Anordnung der Chromatophoren meist nur nebenbei behandelt, und selbst bei den genaueren Musterschilderungen sind manche Einzelheiten auszusetzen. Wir verzichten auf eine detaillierte Kritik und geben nur eine keineswegs vollständige Liste von Arbeiten, wo sich Musterbilder von embryonalen und postembryonalen Stadien der für unsere Darlegungen wichtigen Arten vorfinden :

DECAPODA

Loliginacea : *Loliginidae* :

<i>Alloteuthis subulata</i>	SOLGER 1898 GRIMPE 1925
<i>Loligo beca</i>	SASAKI 1929
<i>opalescens</i>	BERRY 1910 LANE 1957

- pealii* BROOKS 1880
VERRILL 1881 ff.
- vulgaris* JOUBIN 1892
JATTA 1896
NAEF 1923-28
- Architeuthacea (Oegopsiden) :**
- Calliteuthis* HOYLE 1907
- Omma(to)strephes* JATTA 1896
SASAKI 1929
HAMABE 1962
- Unbestimmte Art GRENACHER 1874
- Diverse Arten CHUN 1910
JSSEL 1920 ff.
NAEF 1923-28
DEGNER 1925
SASAKI 1929
- Sepioidea :**
- Sepiidae :**
- Sepia elegans* JATTA 1896
- officinalis* JATTA 1896
NAEF 1923-28
- orbigniana* JATTA 1896
- Sepiolidae :**
- Sepiola rondeleti* JATTA 1896
NAEF 1923-28
SASAKI 1929
- Spirulidae :**
- Spirula* CHUN 1914
- VAMPYROMORPHA**
- Vampyroteuthis infernalis* PICKFORD 1949
- OCTOPODA**
- Octopodidae :**
- Eledone cirrosa* REES 1956
- moschata* NAEF 1923-28
- spec. JATTA 1896
- Pareledone nigra* REES 1954
- Octopus bimaculoides* LANE 1957
- defilippi* JSSEL 1925
- macropus* REES 1955
- vulgaris* NAEF 1923-28
ADAM 1937
REES 1950, 1953, 1954
RULLIER 1953
- spec. JATTA 1896
DEGNER 1925

<i>Scaevargus unicolor</i>	REES 1954a
spec.	DEGNER 1925
<i>Argonautidae</i> :	
<i>Argonauta argo</i>	NAEF 1923-28
<i>Tremoctopus violaceus</i>	JOUBIN 1893
	JATTA 1896

I. DIE EMBRYONALE MUSTERENTWICKLUNG BEI DEN VERSCHIEDENEN ARTEN

A. *Loligo vulgaris* (Lamarck)

Im Stadium XI, gelegentlich auch etwas früher, tritt am Retinarand das erste, schwach gelbliche bis bräunliche Augenpigment auf, welches sich bald zu einem deutlich im Bereich des ganzen Augenbeckers sichtbaren Orange wandelt (Stadium XII).

*
**

Entgegen den Annahmen von JOUBIN (1892) und NAEF, welche für ein synchrones Auftreten des Pigmentes auf dem ganzen Embryo plädieren, lassen sich bei intensivem Studium eindeutig Embryonen mit sehr wenigen Chromatophoren beobachten. Da die jungen Farbzellen selbst mit mikroskopischen Hilfsmitteln kaum sichtbar sind, ist es verständlich, dass sie bisher übersehen worden sind.

Etwa bis zum Stadium XIV, wo die Chromatophoren auch bei schwacher binocularer Vergrößerung als tingierte Punkte hervortreten, bleibt die Pigmentierung schwach, doch ist das orange, später braun werdende Dorsalpigment von Anfang an farblich von den roten Farbzellen der Bauchseite geschieden.

Sowohl bezüglich des Zeitpunktes des Auftretens als auch der Chromatophorenzahl sind grosse individuelle Schwankungen vorhanden.

Embryonen vom Stadium XII :

Nur in zwei Fällen gelang es, beim *Stadium XII* Farbzellen nachzuweisen (Abb. 1a). Bei verschiedenen Embryonen treten die ersten Chromatophoren (nie mehr als 7) kurz vor *Stadium XIII* auf; in der Mehrzahl der Fälle erfolgt der erste Pigmentierungsschub aber erst zwischen den *Stadien XIII* und *XIV* (vgl. Abb. 1b).

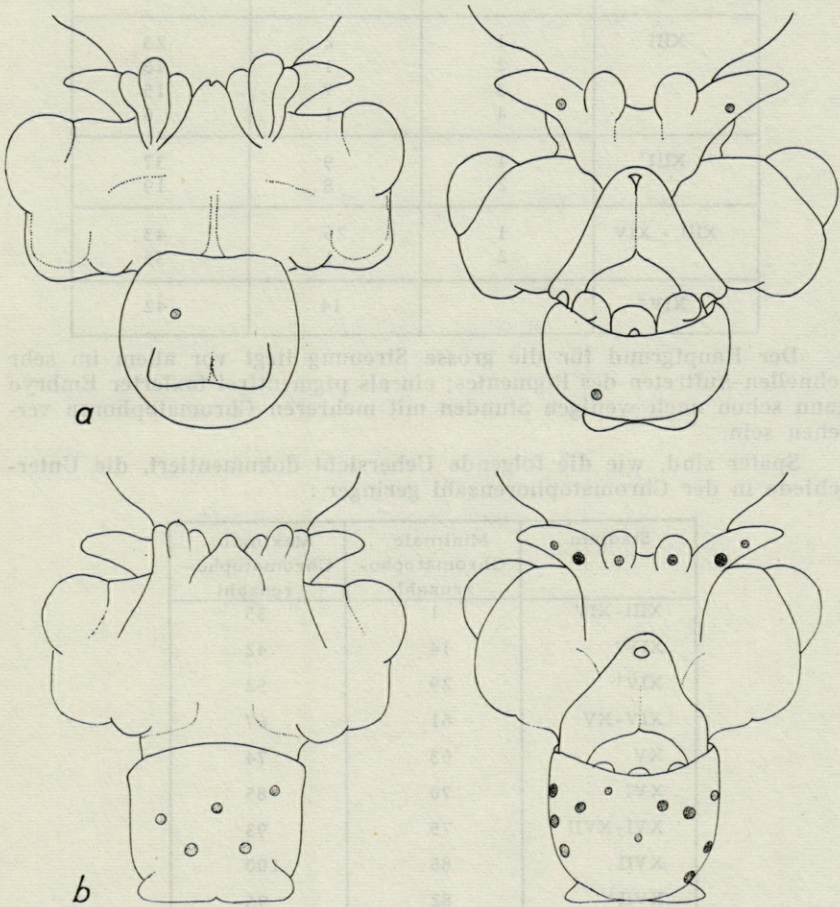


ABB. 1. — Frühe Pigmentierungsstadien von *Loligo vulgaris*. a : Embryo vom Stadium XII, b : Embryo vom Stadium XIII.

Die grossen individuellen Schwankungen zeigt die folgende Tabelle, welche auf Embryonen des gleichen Geleges beruht :

Stadium	Laichschnur	Minimale Chromatophorenzahl	Maximale Chromatophorenzahl
XIII ⁻		1	7
XIII	1	2	23
	2	1	18
	3	7	15
	4	1	6
XIII ⁺	1	9	37
	2	8	19
XIII - XIV	1	26	43
	2	1	35
XIV ⁻		14	42

Der Hauptgrund für die grosse Streuung liegt vor allem im sehr schnellen Auftreten des Pigmentes; ein als pigmentfrei taxierter Embryo kann schon nach wenigen Stunden mit mehreren Chromatophoren versehen sein.

Später sind, wie die folgende Uebersicht dokumentiert, die Unterschiede in der Chromatophorenzahl geringer :

Stadium	Minimale Chromatophorenzahl	Maximale Chromatophorenzahl
XIII-XIV	1	35
XIV ⁻	14	42
XIV ⁺	29	52
XIV-XV	61	67
XV	63	74
XVI	70	85
XVI-XVII	75	93
XVII	85	100
XVII ⁺	82	95
XVII-XVIII	99	103
XVIII	115	128
XVIII ⁺	134	146
XVIII-XIX	144	165
XIX	154	172
XIX-XX	170	196
XX	190	205

Parallel zu den zahlenmässigen Differenzen variiert bei den einzelnen Embryonen auch die Chromatophorenverteilung:

Embryonen zwischen den Stadien XIII und XIV:

D	DL	Kd	Rd	FL	VL	T	V	Kv	Rv	Tot
			(2)			/1(1)			(3)	1(6)
			(1)			2(1)/2			1(1)	5(3)
			(1)			1(1)/2			4(1)	7(3)
			1			1/2	1/0		6	11
			2			1/1(1)	1/0	1/1	8(1)	15(2)
			(1)			3/2	1/1		10(1)	17(2)
			3			2/2	2/2	(1)/1	6(1)	18(2)
			2(1)			2/1(1)	1/1		12(1)	19(3)
			4			2/2	1/1	2/2	6	20
			9			2/2	1/1		8	23
			4			2/3	2/1(1)	1/1	9(1)	23(2)
			10			2/2			14	28
			7			2/2	1/1		22	35

Schon aus diesen wenigen Beispielen lassen sich einige allgemein gültige Gesetzmässigkeiten herleiten.

1. Auffallend ist ein ventro-dorsales Pigmentierungsgefälle (vgl. Abb. 1 b und 2 a); der dorsale Rumpf weist keine oder nur wenige Chromatophoren auf, und der dorsale Kopf bleibt noch durchgehend pigmentfrei.
2. Auch auf der Bauchseite ist der Kopf noch ohne Pigment, und erst beim Stadium XIV treten fast regelmässig zwei über dem Trichter gelegene Chromatophoren auf. Dagegen sind die Tentakel, welche sich von Anfang an durch ihre Länge vor den Armen auszeichnen, und bald auch die Ventralarme in regelmässiger Weise mit je 2-3, bzw. je 1 Chromatophore versehen. Das Primat der Tentakel zeigt sich ja auch bei den zwei pigmentierten Embryonen vom Stadium XII, welche beide schon eine regelmässige Pigmentierung der Fangarme besitzen.
3. Die unterschiedliche Chromatophorenzahl beruht damit vorzüglich auf der verschieden intensiven Rumpfpigmentierung, vor allem der des Bauches. — Gegenüber der Variabilität der Rumpfmusterung ist die schon früh ausgeprägte Konstanz des Kopf-musters zu betonen, von der später noch die Rede sein wird. Die unabhängige Pigmentzunahme auf Kopf und Rumpf sei ab-

schliessend noch anhand von drei besonders eindrücklichen Beispielen (Stadium XIII-XIV) demonstriert :

VL	V	T	Kv	Rv
	1/1	1/1		7
		2/2		13
	2/2	3/3		6

4. Infolge der raschen Vermehrung der ventralen Rumpfchromatophoren wird -entsprechend den Verhältnissen auf dem Rücken- auch auf der Ventralseite trotz der anfänglich dominierenden Kopfmusterung ein Rumpf-Kopf-Pigmentierungsgefälle manifest.

*
**

Embryonen vom Stadium XIV and XIV+ :

D	DL	Kd	Rd	FL	VL	T	V	Kv	Rv	Tot
			12			3/3	2/2	1/1	19	43
			14			3/3	2/2	1/1	22	48
			11			4/4	2/2	1/1	31	56
			12			3/4	2/2	1/1	35	60

Embryonen vom Stadium XIV-XV :

D	DL	Kd	Rd	FL	VL	T	V	Kv	Rv	Tot
		2/2	15			4/4	2/2	1/1	29	62
		1/1	14			4/4	2/2	2/2	35	67
		4/4	16			4/4	2/2	2/2	38	78
		4/4	17			4/5	3/3	2/2	44	88

Embryonen vom Stadium XV :

D	DL	Kd	Rd	FL	VL	T	V	Kv	Rv	Tot
		2/3	11			4/4	2/3	2/2	34	67
		4/2	13			4/4	2/3	2/2	34	70
		3/3	13			5/6	3/3	3/3	46	88
		4/4	15			5/4	3/3	3/3	47	91

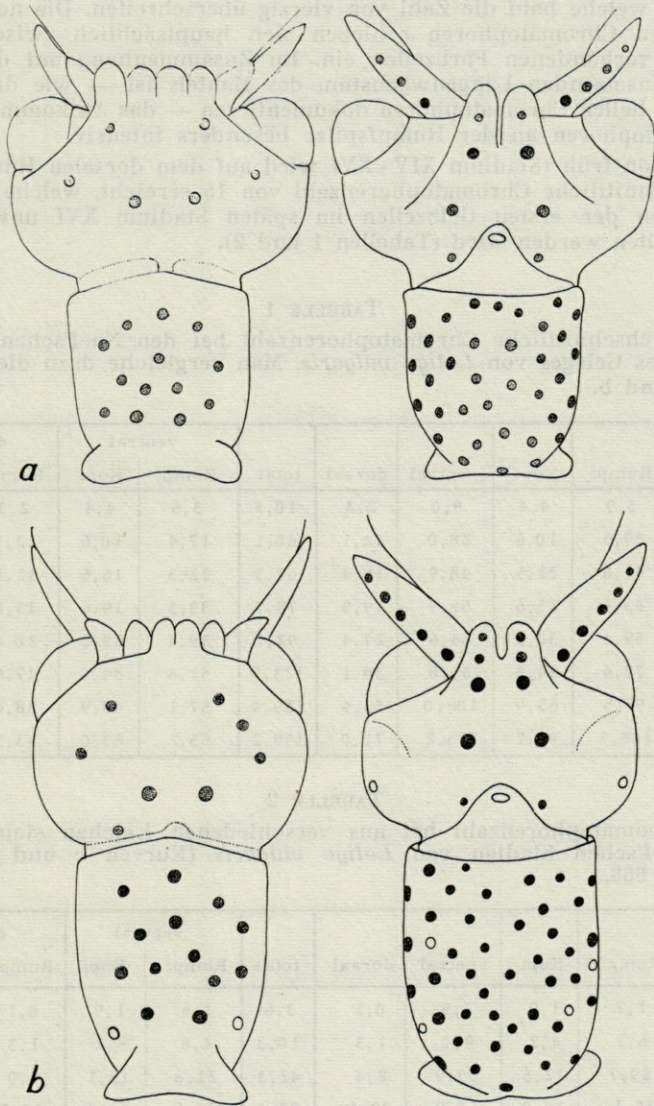


ABB. 2. — Mittlere Stadien der Musterentwicklung von *Loligo vulgaris*.
a : Embryo vom Stadium XIV, b : Embryo vom Stadium XVI.

Auch die NAEF'schen Entwicklungsstadien XIV und XV (Abb. 2 a) lassen sich noch in der durch eine rasche Zunahme der Chromatophorenzahl gekennzeichneten Frühphase unterbringen. Diese ist vor allem auf eine Vermehrung der ventralen Rumpfarbzellen zurückzu-

führen, welche bald die Zahl von vierzig überschreiten. Die neu hinzutretenden Chromatophoren schieben sich hauptsächlich zwischen die bereits vorhandenen Farbzellen ein. Im Zusammenhang mit dem jetzt stark einsetzenden Längenwachstum des Mantels ist — wie die apical oft sehr hellen Chromatophoren dokumentieren — das Aufkommen neuer Chromatophoren an der Rumpfspitze besonders intensiv.

Schon früh (Stadium XIV - XV) wird auf dem dorsalen Rumpf eine durchschnittliche Chromatophorenzahl von 15 erreicht, welche bis zum Auftreten der ersten Gelbzellen im späten Stadium XVI unverändert beibehalten werden wird (Tabellen 1 und 2).

TABELLE 1

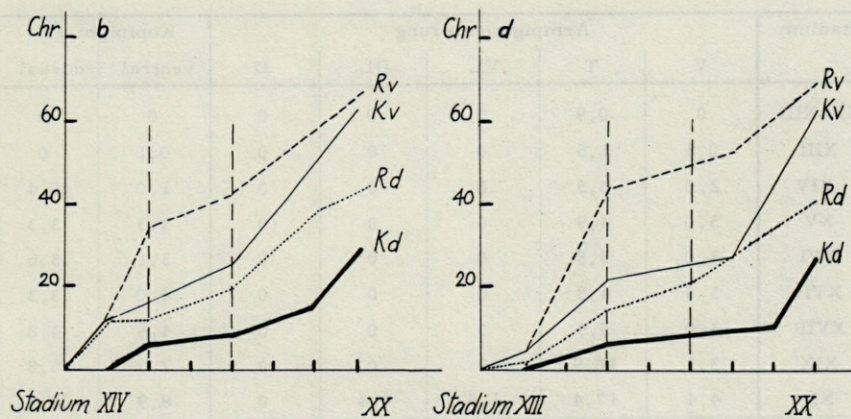
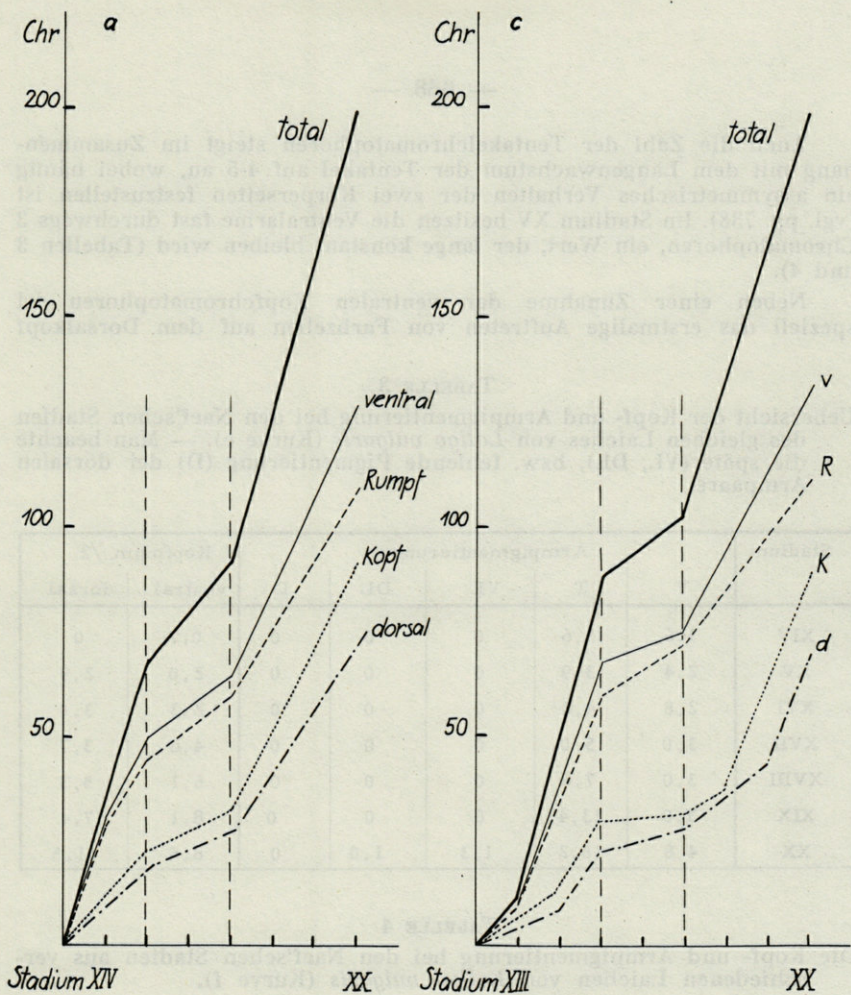
Die durchschnittliche Chromatophorenzahl bei den Naef'schen Stadien eines Geleges von *Loligo vulgaris*. Man vergleiche dazu die Kurven a und b.

Stadium						ventral		dorsal	
	Rumpf	Kopf	ventral	dorsal	total	Rumpf	Kopf	Rumpf	Kopf
XIII-XIV	5,9	4,4	8,0	2,3	10,3	3,6	4,4	2,3	0
XIV	29,5	10,6	28,0	12,1	40,1	17,4	10,6	12,1	0
XV	44,8	22,5	48,9	18,4	67,3	32,3	16,6	12,5	5,9
XVI	53,1	25,6	58,9	19,8	78,7	39,3	19,6	13,8	6,0
XVII	59,4	32,6	64,6	27,4	92,0	39,4	25,2	20,0	7,4
XVIII	79,4	44,5	85,8	38,1	123,9	51,8	34,0	27,6	10,5
XIX	95,5	63,9	106,0	53,4	159,4	57,1	48,9	38,4	15,0
XX	108,5	90,7	128,2	71,0	199,2	65,2	63,0	43,3	27,7

TABELLE 2

Die Chromatophorenzahl bei aus verschiedenen Laichen stammenden Naef'schen Stadien von *Loligo vulgaris* (Kurven c und d). Vgl. pg. 658.

Stadium						ventral		dorsal	
	Rumpf	Kopf	ventral	dorsal	total	Rumpf	Kopf	Rumpf	Kopf
XII-XIII	1,7	1,9	3,5	0,1	3,6	1,6	1,9	0,1	0
XIII	6,1	4,2	9,0	1,3	10,3	4,8	4,2	1,3	0
XIV	29,7	12,6	33,9	8,4	42,3	21,8	12,1	7,9	0,5
XV	59,1	28,9	65,9	22,1	88,0	43,6	22,3	15,5	6,6
XVI	62,0	30,4	69,4	23,0	92,4	46,2	23,2	15,8	7,2
XVII	72,0	30,2	74,5	27,7	102,2	50,8	23,7	21,2	6,5
XVIII	79,3	36,5	79,3	36,5	115,8	52,3	27,0	27,0	9,5
XIX	92,2	54,4	103,5	43,0	146,5	60,4	43,2	31,8	11,2
XX	110,9	87,5	131,0	67,4	198,4	69,6	61,4	41,3	26,1



Kurven a bis d :

Zunahme der Chromatophorenzahl in der Embryonalperiode von *Loligo vulgaris* (man vergleiche die Tabellen 1 und 2).

Auch die Zahl der Tentakelchromatophoren steigt im Zusammenhang mit dem Längenwachstum der Tentakel auf 4-5 an, wobei häufig ein asymmetrisches Verhalten der zwei Körperseiten festzustellen ist (vgl. pg. 738). Im Stadium XV besitzen die Ventralarme fast durchwegs 3 Chromatophoren, ein Wert, der lange konstant bleiben wird (Tabellen 3 und 4).

Neben einer Zunahme der ventralen Kopfchromatophoren ist speziell das erstmalige Auftreten von Farbzellen auf dem Dorsalkopf

TABELLE 3

Übersicht der Kopf- und Armpigmentierung bei den Naef'schen Stadien des gleichen Laiches von *Loligo vulgaris* (Kurve e). — Man beachte die späte (VL, DL), bzw. fehlende Pigmentierung (D) der dorsalen Armpaare.

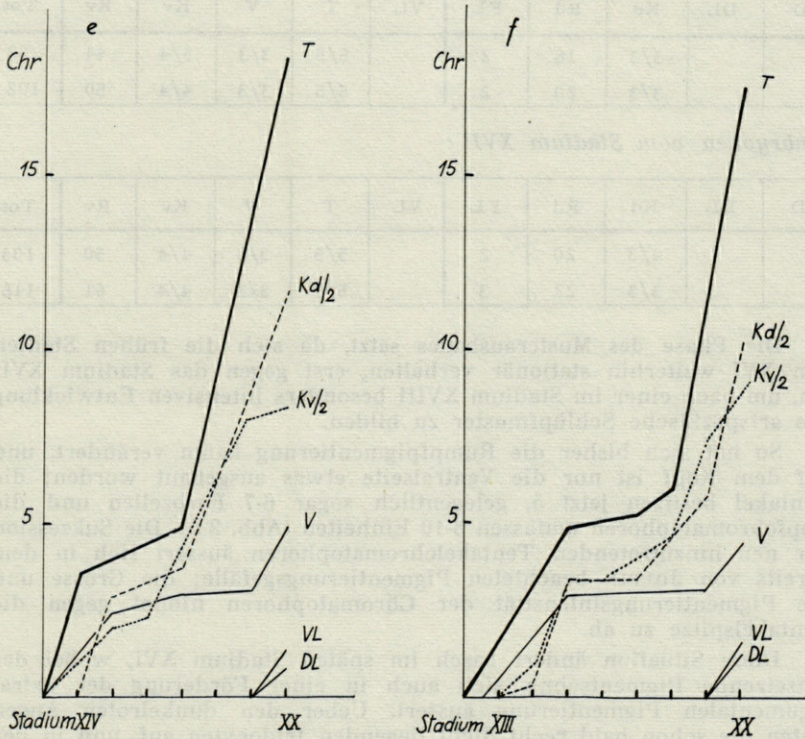
Stadium	Armpigmentierung					Kopfpigm. /2	
	V	T	VL	DL	D	ventral	dorsal
XIV	1,6	3,6	0	0	0	0,7	0
XV	2,4	3,9	0	0	0	2,0	2,9
XVI	2,8	4,2	0	0	0	2,3	3,0
XVII	3,0	5,0	0	0	0	4,6	3,7
XVIII	3,0	7,8	0	0	0	6,1	5,3
XIX	3,0	13,4	0	0	0	6,1	7,4
XX	4,8	18,2	1,3	1,0	0	8,5	11,5

TABELLE 4

Die Kopf- und Armpigmentierung bei den Naef'schen Stadien aus verschiedenen Laichen von *Loligo vulgaris* (Kurve f).

Stadium	Armpigmentierung					Kopfpigm. /2	
	V	T	VL	DL	D	ventral	dorsal
XII-XIII	0	0,9	0	0	0	0	0
XIII	0,5	1,5	0	0	0	0,1	0
XIV	2,0	3,5	0	0	0	1,0	0,4
XV	3,0	4,9	0	0	0	3,3	3,3
XVI	3,0	5,5	0	0	0	3,1	3,6
XVII	3,0	4,8	0	0	0	4,0	3,3
XVIII	3,0	5,9	0	0	0	4,6	4,8
XIX	3,1	10,9	0	0	0	7,6	5,8
XX	4,4	17,4	1,5	1,4	0	8,9	10,1

zu erwähnen, welche im Laufe des Stadiums XIV im Gegensatz zur sukzessiven Pigmentierung des ventralen Kopfes rasch und in grosser Zahl (durchschnittlich 6) erscheinen.



Kurven e und f :

Zunahme der Chromatophorenzahl im Kopf- und Armbereich während der Embryonalentwicklung von *Loligo vulgaris* (vgl. die Tabellen 3 und 4).

Infolge dieser Phasen intensiver Pigmentierung — auch die Augenfarbe hat ein intensives Vermillonrot erreicht — hat der Embryo die typischen Züge der Loliginiden-Zeichnung angelegt und lässt sich allein auf Grund des Musters von Embryonen der anderen Familien unterscheiden. Dagegen sind die artspezifischen Merkmale erst wenig entwickelt, und so sind die Zeichnungen von *Loligo*- und *Alloteuthis*-keimen zu diesem Zeitpunkt sehr ähnlich.

Embryonen vom Stadium XVI :

D	DL	Kd	Rd	FL	VL	T	V	Kv	Rv	Tot
		3/3	15			4/5	3/3	3/3	43	85
		4/3	15			5/5	3/3	3/3	44	88

Embryonen vom Stadium XVI-XVII :

D	DL	Kd	Rd	FL	VL	T	V	Kv	Rv	Tot
		3/3	16	2		5/5	3/3	5/4	44	93
		3/3	20	2		5/5	3/3	4/4	50	102

Embryonen vom Stadium XVII :

D	DL	Kd	Rd	FL	VL	T	V	Kv	Rv	Tot
		4/3	20	2		5/5	3/3	4/4	50	103
		3/3	22	3		5/5	3/3	4/4	61	116

Die Phase des Musterausbaues setzt, da sich die frühen Stadien von XVI weiterhin stationär verhalten, erst gegen das Stadium XVII ein, um nach einer im Stadium XVIII besonders intensiven Entwicklung das artspezifische Schlüpfmuster zu bilden.

So hat sich bisher die Rumpfpigmentierung kaum verändert, und auf dem Kopf ist nur die Ventralseite etwas ausgebaut worden; die Tentakel besitzen jetzt 5, gelegentlich sogar 6-7 Farbzellen und die Kopfchromatophoren umfassen 8-10 Einheiten (Abb. 2 b). Die Sukzession der neu hinzutretenden Tentakelchromatophoren äussert sich in dem bereits von JOUBIN beachteten Pigmentierungsgefälle; die Grösse und die Pigmentierungsintensität der Chromatophoren nimmt gegen die Tentakelspitze zu ab.

Diese Situation ändert rasch im späten Stadium XVI, wobei der einsetzende Pigmentschub sich auch in einer Förderung der extrategumentalen Pigmentierung äussert. Ueber den dunkelroten Augen treten die schon bald recht dicht liegenden Iridocyten auf, und in der Tintendrüse bilden sich die ersten Pigmentkörner. Freilich bestehen hier grosse individuelle Unterschiede; so fehlt in den Tintendrüsen mancher Embryonen vom Stadium XVII noch jegliches Pigment.

Auf jeder Flosse — diese werden nur auf der Dorsalseite pigmentiert — erscheint eine vorerst gelbe Chromatophore, welche aber entsprechend ihrer dorsalen Lage bald eine braune Farbe annimmt. Gewöhnlich im Stadium XVII wird noch eine mediane Flossenchromatophore dazustossen; gewisse Embryonen besitzen allerdings auch zwei Farbzellen pro Flosse.

Im Bereich des bisher hellen Lateralstreifens (vgl. die Abb. 3 a und 3 b) treten pro Körperseite jeweils 5-6 von FAUSSEK übersehene Gelbzellen auf, welche in unseren graphischen Darstellungen einen signifikanten Anstieg der Kurve der dorsalen Rumpfchromatophoren bewirken. Im Gegensatz zu den Rotzellen wird also bei den Gelbzellen ein sehr ausgeprägtes Rumpf-Kopf-Pigmentierungsgefälle eingehalten.

Gelegentlich schon im Stadium XVI, immer aber beim Stadium XVII, wo die Augen von einer völlig kompakten Iridocyten-schicht überdeckt

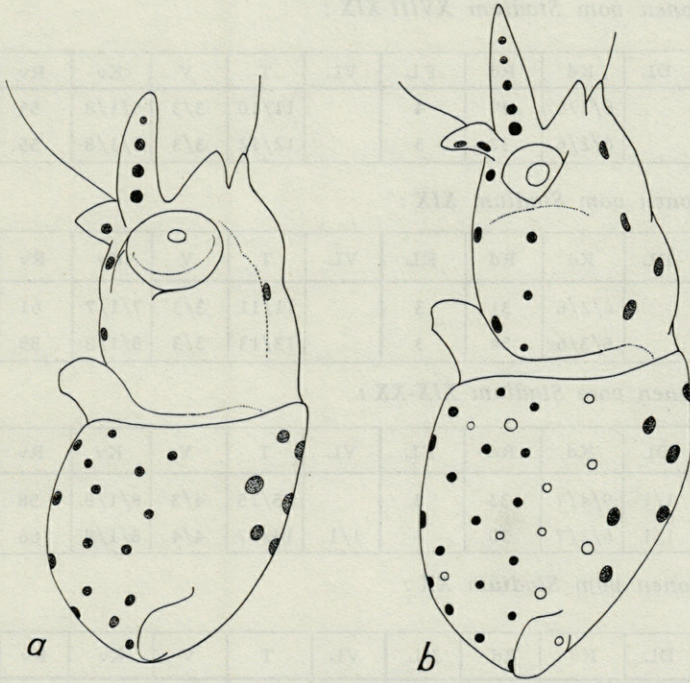


ABB. 3. — Lateralansichten von Embryonen von *Loligo vulgaris*. a : Embryo vom Stadium XV; der Lateralstreifen ist noch pigmentfrei. b : Embryo vom Stadium XVII; Lateralstreifen mit Gelbzellen, welche auch auf dem Bauch erscheinen.

werden, erstrecken sich die Gelbzellen auch aufs ventrale Rumpfmuster. Vom Rand her erscheinend, schieben sie sich, einem lateral-medianen Pigmentierungsgefälle folgend, in diagonaler Anordnung zwischen die Rotzellen ein. Dadurch wird bis zum späten Stadium XVII der ganze Bauch mit Gelbzellen versehen. Mit dem Ausbau des Lateralstreifens verwischt sich die bisher klare Sonderung in Dorsal- und Ventralmusterung.

*
**

Embryonen vom Stadium XVIII :

D	DL	Kd	Rd	FL	VL	T	V	Kv	Rv	Tot
		5/1/5	24	3		8/7	3/3	5/1/5	45	115
		4/1/6	28	3		7/6	3/3	5/4	51	121

Embryonen vom Stadium XVIII-XIX :

D	DL	Kd	Rd	FL	VL	T	V	Kv	Rv	Tot
		6/1/6	30	4		11/10	3/3	8/1/8	55	146
		6/2/6	30	3		12/12	3/3	7/1/8	55	148

Embryonen vom Stadium XIX :

D	DL	Kd	Rd	FL	VL	T	V	Kv	Rv	Tot
		6/2/6	31	3		11/11	3/3	7/1/7	61	152
		5/3/6	34	3		13/13	3/3	8/1/8	55	155

Embryonen vom Stadium XIX-XX :

D	DL	Kd	Rd	FL	VL	T	V	Kv	Rv	Tot
	1/1	9/4/7	33	3		15/15	4/3	8/1/8	58	170
	1/1	6/2/7	30	3	1/1	14/17	4/4	8/1/8	66	174

Embryonen vom Stadium XX :

D	DL	Kd	Rd	FL	VL	T	V	Kv	Rv	Tot
	1/1	9/5/9	39	3	1/1	18/18	4/4	7/1/8	61	190
	2/2	6/5/8	40	3	2/2	17/17	4/3	8/1/8	65	193
	1/1	9/6/10	41	3	2/2	18/17	5/5	8/1/8	66	203
	1/1	11/2/11	43	3	1/2	18/20	5/5	12/1/8	70	214

Auch in der restlichen Entwicklungszeit (Stadien XVIII-XX) nimmt die Zahl der Rumpfchromatophoren noch weiter zu (Tabellen 1 und 2), wobei die Ausdehnung der Gelbzellen auf den medianen Dorsalrumpf besonders zu betonen ist. Vor allem aber wird das Kopfmuster, wiederum unter Beteiligung der Gelbzellen, intensiv ausgebaut. Diese Chromatophoren werden, wenn auch zu vereinfacht, schon von JOUBIN abgebildet.

Im Stadium XVIII treten zwischen den 5-7 roten Tentakelchromatophoren die ersten Gelbzellen (meist 3) auf, welche in Richtung der Saugnäpfe leicht gegen innen zu verschoben sind (Abb. 4 a). Im weitem findet sich gewöhnlich eine charakteristische mediane Gelbzelle zwischen den noch immer mit nur 3 Chromatophoren versehenen Ventralarmen, sowie je eine von zwei Rotzellen eingerahmte Gelbzelle unterhalb des Auges. Auf dem Dorsalkopf liegen zu diesem Zeitpunkt zwischen 8-12 Chromatophoren in relativ regelmässiger Anordnung, welche aber nur selten die fast vollendete Symmetrie der ventralen Kopffarbzellen erreicht. Unterhalb der Anlagen der Dorsalarms tritt eine unpaare gelbe,

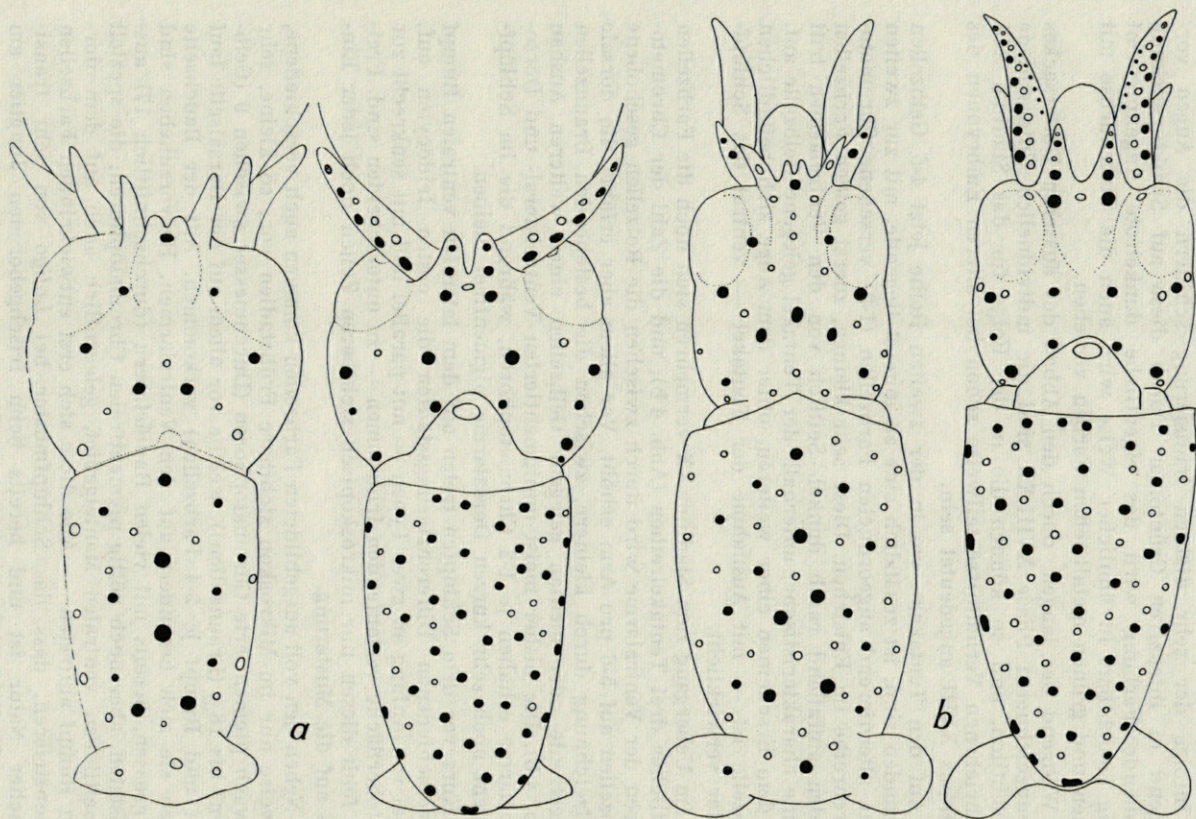


ABB. 4. — Späte Musterstadien von *Loligo vulgaris*. a : Embryo vom Stadium XVIII, b : Embryo vom Stadium XX (die Iridocyten sind nicht eingezeichnet).

sich bald zu braun wandelnde Farbzelle auf. Gelegentlich zeigen auch die Dorsolateralarme je eine Chromatophore; obwohl sie kürzer sind, pigmentieren sie vor den Ventrolateralarmen.

Infolge der sehr dichten Iridisierung schillern die Augen vorwiegend in intensiven Grüntönen. Durch diese auf Strukturwirkung beruhende Färbung wird das eigentliche dunkelrote Augenpigment völlig unsichtbar. In ähnlicher Weise wird auch die Tintendrüse mit blauen und grünen metallischen Farben versehen.

Während der langen, durch den Abbau des äusseren Dottersackes gekennzeichneten Phase XVIII-XX sind die individuellen Unterschiede beträchtlich, und so können die in der Folge für das Stadium XIX beschriebenen Verhältnisse teilweise schon bei älteren Embryonen des Stadiums XVIII angedeutet sein.

Auf den Tentakeln, wo in der zweiten Reihe jetzt 4-6 Gelbzellen vorhanden sind, ist zusätzlich eine zu innerst liegende, mit zur zweiten Reihe alternierend angeordneten Farbzellen (1-3) versehene Chromatophorenreihe im Entstehen. Diese sehr kleinen, zuerst gelben Farbzellen werden auffallend rasch dunkel. Seitlich von den Ventralarmen tritt je eine charakteristische, unterhalb der Tentakel gelegene Gelbzelle auf. Mit dem Erscheinen einer weiteren, unter dem Auge sich befindlichen Gelbzelle ist — mit Ausnahme der Tentakel — ventral das Schlüpfmuster verwirklicht.

Im Uebergang zum Stadium XX vermehren sich noch die Farbzellen sämtlicher drei Tentakelreihen (Abb. 4 b), und die Zahl der Chromatophoren der Ventralarme wird durch zwischen die Rotzellen geschobene Gelbzellen auf 5-6 pro Arm erhöht. Vor allem aber erfährt die dorsale Kopfzeichnung durch kleinere, zwischen die bestehenden Braunzellen eingestreute oder median gelegene Gelbzellen einen weiteren Ausbau (Abb. 4 b). Die bisher meist unpigmentierten Ventrolateral- und Dorsolateralarme erhalten je 1-2 Chromatophoren, während die im Schlüpfmoment noch sehr kurzen Dorsalarms pigmentfrei bleiben.

Kurz vor dem Schlüpfen treten auf dem lateralen ventralen Rumpf in verschiedenen Differenzierungsstadien die ersten Iridocyten auf, wobei von Anfang an zwei Typen — mit parallel und mit senkrecht zur Hautoberfläche verlaufenden Iridosomen — zu unterscheiden sind. Freilich fehlt diesen nur mikroskopisch sichtbaren Zellen noch jeder Einfluss auf die Musterung.

Neben den voll ausgebildeten Farbzellen kommen auch verschiedene, teilweise nur im Mikroskop sichtbare Frühstadien vor; so kleine, sehr schwach pigmentierte Chromatophoren (Durchmesser zwischen 9 (Gelbzellen) bis 18 μ (Braunzellen)), welche vor allem auf der Dorsalseite (auf Kopf und Rumpf je 2-4 Farbzellen) vorkommen. Auf der Bauchseite finden sie sich besonders auf den Ventralarmen. Hervorzuheben sind die grossen, bereits mit vielen Radiärfasern (durchschnittlich 17) ausgerüsteten, aber noch völlig pigmentfreien Chromatophoren, die speziell im seitlichen ventralen Mantelgebiet, gelegentlich auch auf dem dorsalen Rumpf auftreten. — Alle diese sich erst entwickelnden Farbzellen demonstrieren, dass das Schlüpfmuster bei *Loligo* von sehr transitorischer Natur ist und bereits beim frischgeborenen Jungtier am weiteren Musterausbau gearbeitet wird.

B. *Alloteuthis media* (Linné)

Trotz den unverkennbaren Gemeinsamkeiten der Musterentwicklung mit *Loligo* erfordern manche nicht unwesentliche Unterschiede eine etwas eingehendere Darstellung.

Ein Vergleich der Kurvenbilder der zwei Arten (Tabellen 1 bis 6) zeigt die etwas früher einsetzenden Entwicklungsvorgänge von *Alloteuthis*; diese Acceleration betrifft neben der Pigmentgenese auch die übrigen Entwicklungsvorgänge und wird beim Dotterabbau besonders manifest.

*
**

Embryonen vom Stadium XII :

D	DL	Kd	Rd	FL	VL	T	V	Kv	Rv	Tot
									(1)	(1)
									1	1
									2(1)	2(1)
									6	6
									8	8

Schon das Stadium X zeigt ein deutlich sichtbares helloranges Augenpigment, und im Stadium XII, wo die Augen bereits mittelrot geworden sind, treten auf dem ventralen Rumpf die ersten Chromatophoren auf (Abb. 5 a). Einzelne Embryonen besitzen erst potentielle Chromatophoren, und selbst die schon pigmenthaltigen Farbzellen sind meist nur im mikroskopischen Bild sichtbar. Auf den zwei lateralen Bauchhälften ist die Pigmentierung häufig sehr ungleich.

*
**

Embryonen vom Stadium XIII :

D	DL	Kd	Rd	FL	VL	T	V	Kv	Rv	Tot
			5			1/1			26	33
			10			2/2	2/2	1/1	23	43
			12			2/2	2/2	1/1	23	45

Embryonen vom Stadium XIV :

D	DL	Kd	Rd	FL	VL	T	V	Kv	Rv	Tot
			10			3/3	2/2	1/1	24	46
			10			3/3	2/2	1/1	26	48
			12	2		3/3	2/2	3/3	34	64

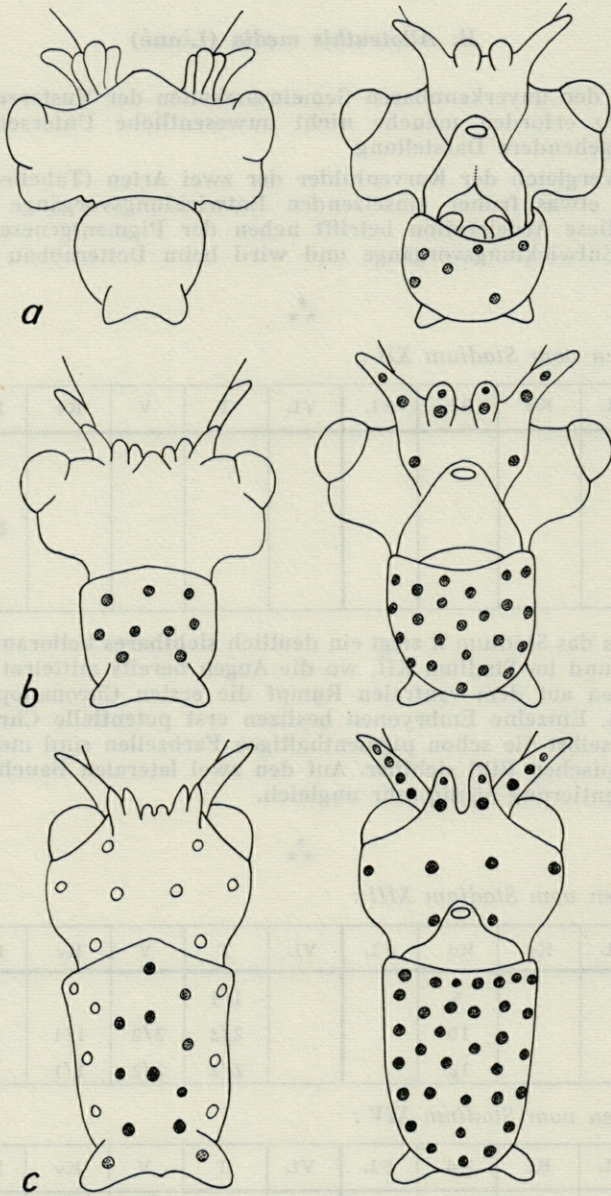


Abb. 5. — Frühe und mittlere Pigmentierungsstadien von *Alloteuthis media*.
a : Embryo vom Stadium XII, b : Embryo vom Stadium XIII, c : Embryo vom Stadium XVI.

Entgegen *Loligo*, wo die ersten Farbzellen praktisch gleichzeitig auf Kopf und Rumpf auftreten, wird bei *Alloteuthis* der ventrale Rumpf eindeutig bevorzugt (Abb. 5 b). So erreicht der Bauch im weiteren sehr raschen Ausbau während des Stadiums XIII schon bald im Durchschnitt 25 Chromatophoren (Tabelle 5). Mit Ausnahme der oft noch pigmentfreien Mantelspitze sind die Farbzellen weitgehend gleichmässig diagonal verteilt.

Auf dem Ventralkopf sind inzwischen fast gleichzeitig je eine Chromatophore lateral vom Trichter, je 2 (selten 3) Tentakel- und gewöhnlich je 2 Ventralarmchromatophoren erschienen. Alle diese Kopfchromatophoren sind mit Ausnahme der basalen Tentakelfarbzellen noch äusserst hell, was wiederum das Rumpf-Kopfgefälle unterstreicht. Dagegen gehören die fast simultan erscheinenden Farbzellen des dorsalen Rumpfes (bis 12) trotz ihres späten Auftretens teilweise bereits zu den dunkelsten des Embryos.

Stadium XIV bringt eine Phase der Stagnation. Immerhin besitzen die Tentakel jetzt durchgehend drei Pigmentzellen, und die älteren Embryonen zeichnen sich durch sechs ventrale Kopf- und zwei Flossenchromatophoren aus. Selbst jetzt sind sämtliche Chromatophoren noch sehr hell und besitzen — entgegen *Loligo* — dorsal und ventral die gleiche orange Tönung.

*
**

Embryonen vom Stadium XV :

D	DL	Kd	Rd	FL	VL	T	V	Kv	Rv	Tot
		3/3	12	2		4/4	3/2	3/3	32	71
		2/2	13	2		4/4	2/2	4/4	33	72
		2/2	17	2		3/3	2/2	4/5	33	75

Im Stadium XV, gelegentlich schon etwas vorher, erscheinen die dorsalen Kopfchromatophoren; zuerst pro Seite je zwei laterale in der Augenregion, später (XV-XVI) noch je zwei mediane. Durch das Auftreten lateraler und neben dem Trichter gelegener Farbzellen, sowie weiterer Tentakelchromatophoren wird auch das ventrale Kopfmuster wesentlich gefördert.

Ueber dem dunkelroten Augenbecher erscheinen — um ein Stadium früher als bei *Loligo* — die ersten, noch lockeren Iridocyten.

*
**

Embryonen vom Stadium XVI :

D	DL	Kd	Rd	FL	VL	T	V	Kv	Rv	Tot
		4/4	17	2		4/4	2/2	4/5	31	79
		3/3	18	2		4/4	3/3	6/7	33	86
		4/4	18	2		4/4	3/3	7/7	31	87

Im Stadium XVI (Abb. 5 c) sind die Augen von dichten, grüngelb schillernden Iridocyten überdeckt.

Im wie bei *Loligo* bisher hell gebliebenen Lateralstreifen erscheinen die Gelbzellen (gelegentlich schon bei XV-XVI), was also wiederum früher als beim Kalmar geschieht. Dagegen bleibt die Zahl der ventralen Chromatophoren noch unverändert; doch geben diese im Zusammenhang mit dem intensiven Mantelwachstum ihre diagonale Anordnung auf und beginnen sich in für das Schlüpfmuster charakteristische Querreihen anzuordnen.

Die Steigerung der Zahl der ventralen Kopfchromatophoren (6-7 pro Körperseite) ist vorzüglich auf neue laterale Farbzellen zurückzuführen. Wie bei *Loligo* werden die drei Chromatophoren der Ventralarme oft unvermehrt bis zum Schlüpfen beibehalten.

Die bereits im Stadium XV einsetzende farbliche Sonderung von Rücken (gelb und braun) und Bauchzeichnung (rot) ist jetzt sehr klar festgelegt.

*
**

Embryonen vom Stadium XVII :

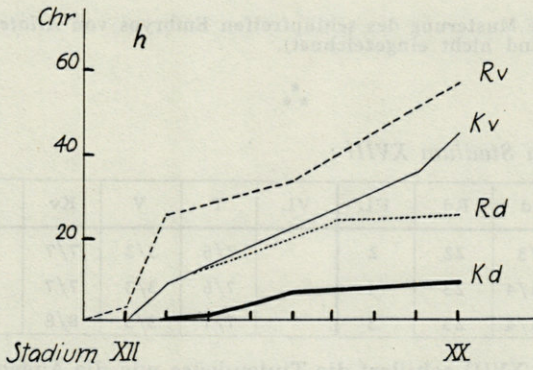
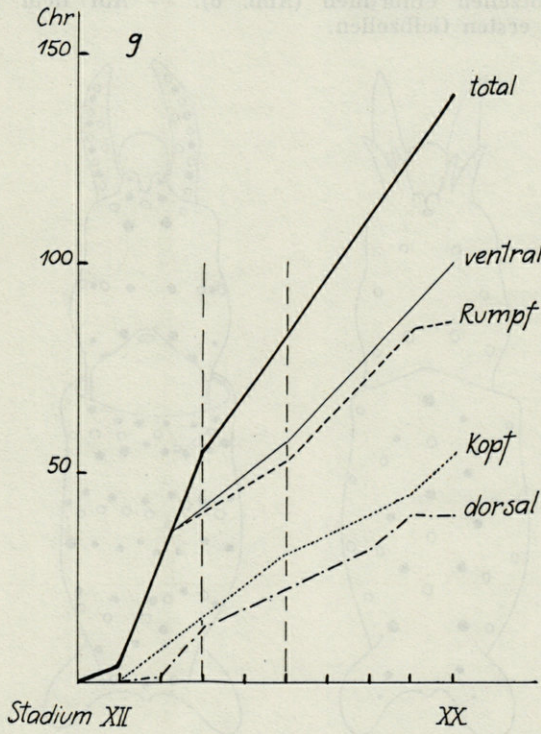
D	DL	Kd	Rd	FL	VL	T	V	Kv	Rv	Tot
		3/3	21	2		4/4	3/3	6/5	39	93
		4/3	21	2		4/4	3/3	7/7	40	98
		3/3	22	2		4/4	3/3	6/6	43	99

Unter Wahrung von zwei Pigmentierungsgefällen (latero-median, apical gegen Mantelspitze) greifen die Gelbzellen im Stadium XVII auf

TABELLE 5

Die durchschnittliche Chromatophorenzahl bei den Naef'schen Stadien von *Alloteuthis media* (Kurven g und h).

Stadium	Rumpf	Kopf	ventral	dorsal	total	ventral		dorsal	
						Rumpf	Kopf	Rumpf	Kopf
XII	3,7	0	3,7	0	3,7	3,7	0	0	0
XIII	35,4	8,2	33,8	9,8	43,6	25,6	8,2	9,8	0
XIV	40,6	15,0	41,8	13,8	55,6	27,6	14,2	13,0	0,8
XV	48,3	23,7	52,4	19,6	72,0	33,5	18,9	14,8	4,8
XVI	53,0	30,9	57,3	26,6	83,9	33,4	23,9	19,6	7,0
XVII	67,4	34,5	70,9	31,0	101,9	43,2	27,7	24,2	6,8
XVIII	73,6	42,6	84,6	31,6	116,2	49,9	34,7	23,7	7,9
XIX	84,5	44,3	88,8	40,0	128,8	53,3	35,5	31,2	8,8
XX	86,6	54,1	101,1	39,6	140,7	56,3	44,8	30,3	9,3



Kurven g und h :

Zunahme der Chromatophorenzahl in der Embryonalperiode von *Allo-teuthis media*.

den ventralen Rumpf über, wo sie sich reihenförmig zwischen die Querreihen der Rotzellen einordnen (Abb. 6). — Auf dem Ventralkopf erscheinen die ersten Gelbzellen.

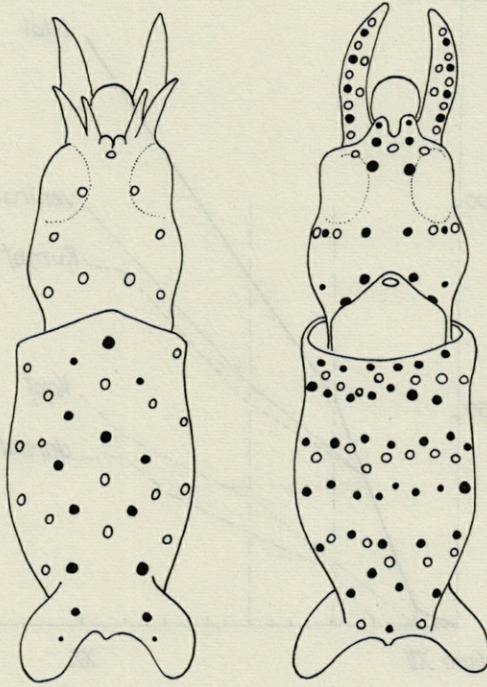


ABB. 6. — Die Musterung des schlüpfreifen Embryos von *Alloteuthis media* (die Iridocyten sind nicht eingezeichnet).

*
**

Embryonen vom Stadium XVIII :

D	DL	Kd	Rd	FL	VL	T	V	Kv	Rv	Tot
		3/3	22	2		7/5	3/3	7/7	48	110
		4/1/4	23	4		7/6	3/3	7/7	48	117
		4/1/4	23	3		7/7	3/3	8/8	51	122

Im Stadium XVIII schillert die Tintendrüse wie die Augen in grünen metallischen Farben. Ihre Bedeutung als Musterorgan zeigt sich auch darin, dass sie in einer breiten Lücke zwischen zwei Farbzellreihen gelegen ist.

Der Ausbau der Tentakelzeichnung setzt durch drei zwischen die Rotzellen geschobene Gelbzellen ein, welche hier entgegen *Loligo* zu-

sammen mit den Rotzellen eine einheitliche Reihe bilden. Ventral tritt teilweise unterhalb des Auges eine zweite laterale Gelbzelle auf, und dorsal findet sich bei entwickelteren Embryonen wie bei *Loligo* unterhalb der hier kaum ausgebildeten Dorsalarms eine unpaare Chromatophore.

Bis zum Schlüpfen steigt die Zahl der Rumpfchromatophoren nur noch sehr mässig an (Tabelle 5); man beachte die unterschiedliche, 2-5 Farbzellen umfassende Flossenpigmentierung.

*

**

Embryonen vom Stadium XIX :

D	DL	Kd	Rd	FL	VL	T	V	Kv	Rv	Tot
		3/1/3	26	2		9/9	3/3	8/1/8	53	129
		4/1/4	26	4		10/11	3/3	7/1/7	48	129
		4/1/4	26	4		9/9	3/3	8/1/8	53	133

Embryonen vom Stadium XX :

D	DL	Kd	Rd	FL	VL	T	V	Kv	Rv	Tot
		4/1/4	28	3		11/10	5/5	8/1/8	55	143
		4/1/4	27	4		10/11	3/3	9/1/8	60	145
		4/1/4	31	2		9/12	5/3	7/1/7	60	146

Im Stadium XIX ist, wenn man von einer noch geringen Vermehrung der Rumpf- und Tentakelchromatophoren absieht, bereits das Schlüpfmuster verwirklicht (Abb. 6).

Die Tentakelzeichnung stellt eine Vereinfachung der *Loligo*-Verhältnisse dar. Zu den mit den Rotzellen alternierenden Gelbzellen (meist 5) sind in einer zweiten Reihe 1-2, selten 3 Gelbzellen getreten. In expandiertem Zustand wirken die Chromatophoren lange nicht so typisch streifenförmig wie bei *Loligo*. Die Ventralarme sind oft noch im Schlüpfmoment frei von Gelbzellen, z.T. besitzen sie je zwei eingeschobene Gelbzellen. Signifikant sind die auch für *Loligo* typischen drei Gelbzellen, welche zwischen, bzw. lateral von den Ventralarmen liegen. Dagegen bleiben sämtliche dorsalen und lateralen Arme (D, DL, VL) pigmentfrei!

Früher als bei *Loligo* erscheinen die ventralen Rumpfiridocyten, welche bei binocularer Betrachtung sofort auffallen und besonders auf dem seitlichen Bauch in Höhe der Tintendrüse liegen.

C. Sepia officinalis (Linné)

Im Gegensatz zu den transparenten pelagischen Juvenilformen von *Loligo* und *Alloteuthis* sind *Sepia*-Embryonen schon früh (ab Stadium

XII) weitgehend undurchsichtig, was die Untersuchung der Farbzellen nicht unwesentlich erschwert.

Im NAEF'schen Stadium XIII, also wesentlich später als bei Loliginiden, tritt in den noch völlig undurchsichtigen Augen das erste, kaum sichtbare Pigment auf. Bei einigen Embryonen lassen sich mit Hilfe des Mikroskopes am dorsalen Mantelrand, in der Nähe der distalen Spitze des Schulpes, ein bis zwei Farbzellen (teilweise auch nur potentielle Chromatophoren) feststellen. Das tegumentale und extrategumentale Pigment tritt also praktisch gleichzeitig auf. Entgegen den Angaben SCHAEFER's, welche wir auch bezüglich des Auftretens der Iridocyten in

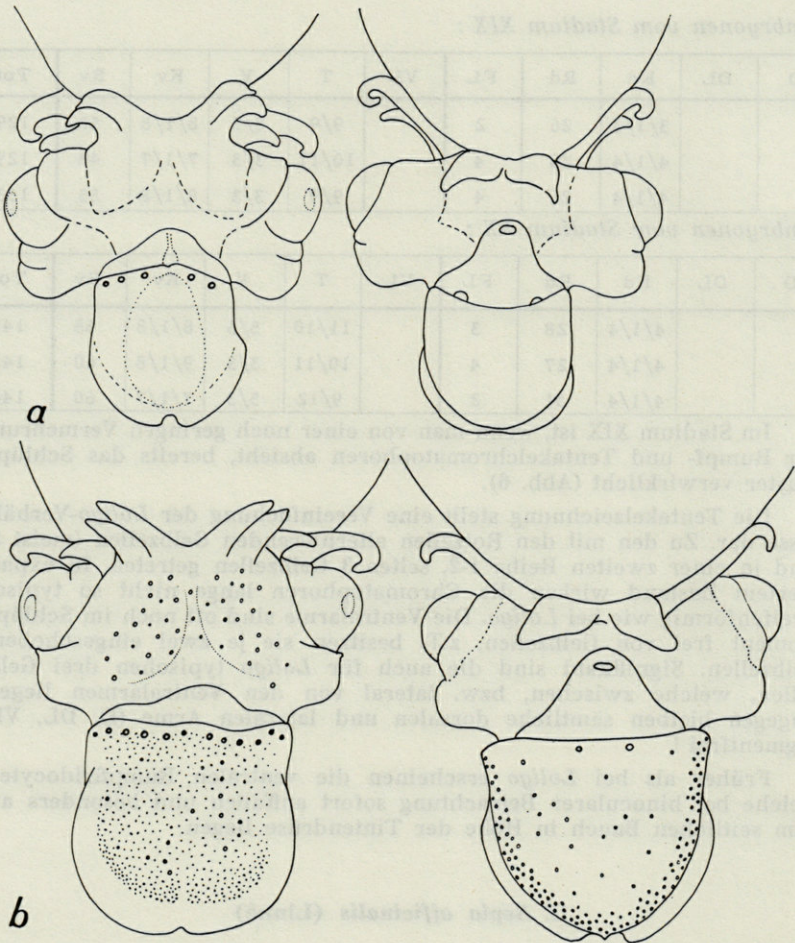


ABB. 7. — Frühe Pigmentierungsstadien von *Sepia officinalis*. a : Embryo vom Stadium XIV, b : Embryo vom Stadium XV.

den einzelnen Körperzonen nicht bestätigen konnten, erscheinen die Chromatophoren lange vor den Iridocyten.

Selbst im Stadium XIV kommen noch öfters völlig pigmentfreie Embryonen vor. Immerhin zeigen viele Keime 4 bis 7 ausschliesslich auf den dorsalen Mantelrand beschränkte Farbzellen (Abb. 7 a), die z.T. schon dunkelorange und binocular identifizierbar sind.

*
**

Die entscheidende Förderung der Zeichnung erfolgt erst im Stadium XV, wo die hell- bis mittelorange Augen opak werden. Ein rascher, teilweise schon im Stadium XIV-XV einsetzender Pigmentierungsstoss bringt eine so rasche und simultane Vermehrung der Chromatophoren, dass Zahlenangaben bedeutungslos werden (Abb. 7 b). Zwei Pigmentierungsgefälle sind dabei zu unterscheiden :

1. ein Rumpf-Kopf-Gefälle. Der ventrale Kopf bleibt völlig pigmentfrei, während median dorsal noch lockere, aber grosse Chromatophoren erscheinen. Der laterale Dorsalkopf und sämtliche Arme sind unigmentiert.
2. ein dorso-ventrales Gefälle. Die jüngsten Embryonen besitzen noch einen hellen Bauch (vgl. PHISALIX); später treten am ventralen Mantelrand eine bis vier Randchromatophoren auf. Nach dem Erscheinen der vom apicalen Mantelpol her sich ausbreitenden Farbzellen des Lateralstreifens kommen schliesslich auch im medianen Rumpf vereinzelt und vorerst noch sehr helle, nur mikroskopisch sichtbare Chromatophoren vor.

Im Stadium XV-XVI, wo bei einzelnen Embryonen bereits die hell- bis mittelgraue Tintendrüse durchschimmert, haben die Randchromatophoren ihre Zahl auf 7 bis 12 erhöht, und der ganze Bauch ist von hellen, aber dicht gelagerten Pigmentzellen bedeckt. Nur die apical gelegenen Chromatophoren sind etwas dunkler.

Man beachte, dass sowohl dorsal wie ventral die ersten Farbzellen am Mantelrand erscheinen und sich dank ihrer Grösse noch bis ins Stadium XVIII von den später erscheinenden Chromatophoren abheben.

Chromatophorengrössen im Stadium XVI :

Dorsale Mantelrandchromatophoren :	Ø 30 µ
ihre grösste Länge bis zu	78 µ
Rumpfchromatophoren :	Ø 12 µ
Kopfchromatophoren :	Ø 18 µ

*
**

Im Stadium XVI bedecken die meist schon im Stadium XV-XVI vereinzelt aufgetretenen Iridocyten die tieforange Augen in einer zusammenhängenden Schicht. Im Gegensatz zum Braunpigment, das sich simultan in Haut und Augen differenziert, gehen bei der Iridisierung eindeutig die Augen voran.

Das erste Armpigment erscheint fast gleichzeitig auf der ganzen Fläche (Abb. 8). Zuerst werden die Dorsalarms pigmentiert, dann unter Wahrung des dorsoventralen Pigmentierungsgefälles fast gleichzeitig die Dorsal- und Ventralfläche der Ventralarme; diese umgeben später falten-

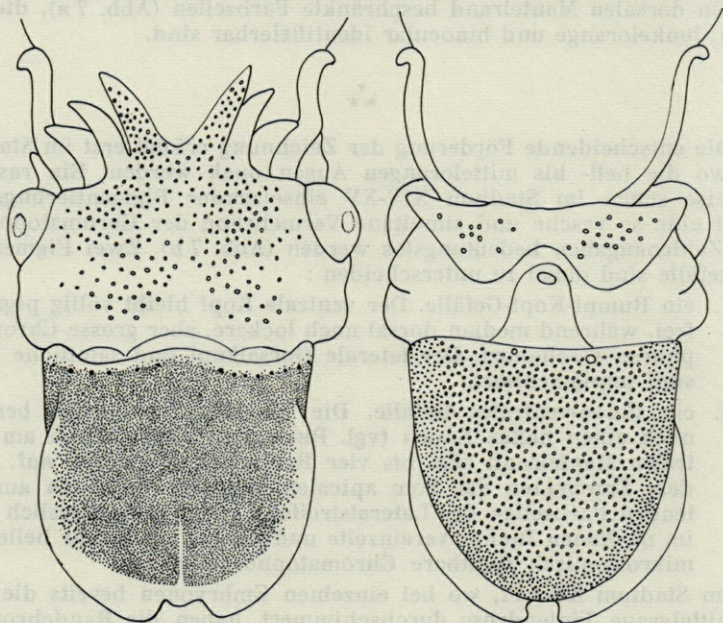


Abb. 8. — *Sepia officinalis* — Embryo vom Stadium XVI.

artig als Führungsschiene die Tentakel und sind dorsal und ventral pigmentiert, wobei die Farbe und die Anordnung der Pigmentzellen jeweils dem Dorsal- bzw. Ventralmuster entspricht.

Ventral ist der Kopf samt dem Trichter noch unpigmentiert; dorsal stehen median die Chromatophoren bereits sehr dicht und auch lateral haben sich die ersten Pigmentzellen eingefunden. In der Nackenregion bleibt eine dreieckförmige pigmentierungsfreie Zone, welche auch beim Jungtier noch ausgeprägt ist (Abb. 7 b, ff.).

Auf dem dorsalen Rumpf hat die Chromatophorendichte fast um das Dreifache zugenommen. Wesentlichen Anteil daran haben die in einem zweiten Pigmentschub neu auftretenden Gelbzellen, welche sich mehr oder weniger regelmässig diagonal zwischen die sich jetzt verdunkelnden Braunzellen einschieben und im Stadium XVII auf dem ganzen Körper vorkommen.

Die folgende Tabelle, welche die im Schlüpfmoment sehr dichten Iridocyten nicht berücksichtigt, zeigt die durch das Auftreten der Gelbzellen bewirkte Zunahme der Chromatophorenzahl. Man beachte aber, dass im Zusammenhang mit der intensiven Grössenzunahme des Embryos die Farbzell-dichte später sogar wieder etwas abnimmt.

Chromatophorendichte pro 200 μ^2
(Durchschnittswerte, gemessen an lebenden Embryonen)

Stadium	Dorsal			Ventral			
	Arme	Kopf	Rumpf	Arme	Kopf	Rumpf	Lateral-Streifen
XV		3	4-6				4
XVI	4-6	5	14			2	5
XVII	4-6	6	14-16	3	3	3-4	6
XIX	8	6-8	12-14	2-3	2-4	4	6

Durch die farblichen Unterschiede der Chromatophoren sind die drei Musterzonen schon vor dem Eintritt der Iridisierung charakterisiert:

Dorsalmuster : dunklere und hellere Braunzellen, Gelbzellen

Lateralstreifen : Braunzellen

Ventralmuster : gelborange Farbzellen.

*
**

Die weitere Entwicklung verläuft fließend, sodass die folgende Charakterisierung der Stadien nur eine approximative sein kann.

Im Stadium XVII greifen die über den dunkelorange Augenbechern gelegenen, teilweise bereits leicht grünlich schillernden Iridocyten lateral auf den auf der gesamten Dorsalseite dicht pigmentierten Kopf über. Ventral treten unterhalb der Augen und der Ventralarme in lockerer Anordnung noch sehr helle Chromatophoren auf; dagegen bleibt die ganze untere Kopfhälfte noch pigmentfrei. Auf den Dorso-lateralarmen erscheint je eine Farbzelle, welche bald von vielen weiteren gefolgt wird. Schliesslich werden auch die Ventrolateralarme pigmentiert.

Die Rumpfridocyten treten zuerst im Lateralstreifen auf, wo sie jederseits zu 4 bis 6 weissen Punkten zusammengefasst sind (Abb. 9). Die Bauchchromatophoren verdunkeln sich zu dunkelgelb, wobei wiederum die apicalen am dunkelsten sind. — Die Tintendrüse ist schwarz.

*
**

Im Stadium XVIII schillern die stark iridisierten Augäpfel in einem goldschimmernden Orange und auch die Tintendrüse ist von Iridocyten bedeckt. Die aus einheitlichen Farbzellen aufgebaute Musterung — die Randchromatophoren sind nicht mehr vergrössert — nähert sich schon stark dem Schlüpfkleid.

Mit Ausnahme der pigmentfreien Tentakel sind alle Arme (ausser ihren noch lockerer pigmentierten Spitzen) mit dicht stehenden Farbzellen besetzt, welche sich fließend ins Kopfmuster einfügen. Auch ist der ganze Ventralkopf pigmentiert und der Trichter mit lockeren Chromatophoren versehen.

In rascher Folge treten weitere Iridocyten auf, zuerst auf dem dorsalen Rumpf, bald auch auf dem dorsalen Kopf und der gesamten Ventralseite, wobei hier ebenfalls der Rumpf vorangeht. Bei älteren

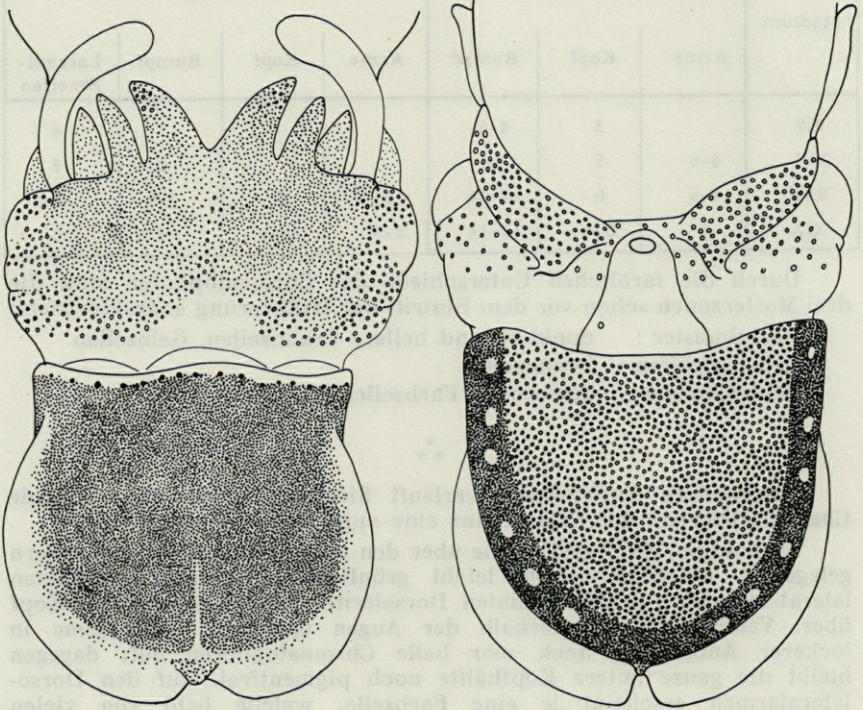


ABB. 9. — *Sepia officinalis* — Embryo vom Stadium XVII. Auftreten der ersten Iridocytenflecke im Gebiet des Lateralstreifens.

Embryonen konzentrieren sich auf der ganzen Dorsalfläche Iridocyten in dichter Anordnung zu hellen Flecken, welche unter Hervorwölbung der Haut die Chromatophoren auf die Seite drängen. Besonders ausgeprägt sind die lateralen Hellpunkte über den Flossen, welche das dorsale

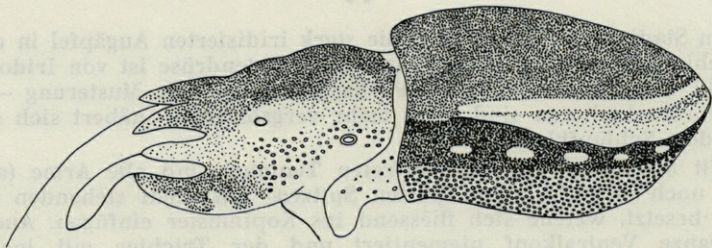


ABB. 10. — Lateralansicht eines *Sepia officinalis* — Embryos vom Stadium XVIII.

Gegenstück zu den Iridocyten des Lateralstreifens bilden. Beim Stadium XVIII-XIX kommen bereits auf den Armen Hellflecke vor, vor allem auf den Dorsalarmen und der Dorsalseite der Ventralarme, wo die randständigen Flecke länglich sind (Abb. 10 ff).

Mit dem späten Stadium XVIII ist die Mustergenese weitgehend beendet. Aus den Eihüllen genommene Embryonen zeigen bereits einen ausgeprägten Farbwechsel. Wie eine Versuchsserie mit verschiedenen Untergründen bewies, können sich dabei bereits gewisse Farbanpassungen an die Umgebung einstellen. Zudem kommt auch eine « physiologische » Grenzflächensteigerung vor; die Hellflecke werden zur Erhöhung der Musterwirkung zuweilen von einem Ring expandierter Braunzellen umgeben. — Es sind somit neben den morphologischen Voraussetzungen auch die psychischen Steuerungen für den Farbwechsel und die « chromatische Funktion » bereits ausgebildet.

*
**

Das Stadium XIX (Abb. 11) beschränkt sich vor allem auf die letzte Vervollkommnung des Iridocytenmusters, indem die restlichen Armpaare noch mit Iridocyten versehen werden. Die dichte Iridocytenbesetzung verleiht dem Tier im Vergleich mit *Loligo* ein massives, robustes Aussehen (Abb. 3 b) und lässt die Augen und die Tintendrüse weitgehend unter dem undurchsichtigen Integument verschwinden. Immerhin stehen die Iridocyten ventral noch wesentlich lockerer als dorsal.

Weniger auffällig ist die sehr späte Pigmentierung der Tentakel, welche vor dem Schlüpfen eingezogen werden. Sie beschränkt sich auf wenige Braun- (ca. 70) und Gelbzellen (ca. 35), wobei die letzteren besonders auf den Keulenabschnitt konzentriert sind. Iridocyten fehlen. Die Tentakeltaschen bleiben dauernd pigmentfrei.

*
**

Sofort nach dem Schlüpfen setzt ein rascher, meist wellenförmig über das Tier laufender Farbwechsel ein, wobei zum Umbau eines Musters weniger als eine Sekunde benötigt wird. Die zahlreichen Zeichnungsmöglichkeiten gehen unseres Erachtens weit über die von HOLMES vorgeschlagenen 9 Kategorien hinaus. Häufig wird in der Ruhelage ein dunkles Rückenmuster mit einem charakteristischen hellen medianen Keil aufgebaut.

Im allgemeinen wird zu wenig betont, dass der Farbwechsel auch die Ventralhaut umfasst, wenn hier auch die Veränderungsmöglichkeiten beschränkter sind. Gerade die kleinen Jungtiere bilden dazu geeignete Studienobjekte, da sich im Spiegel des Binoculars unschwer die ventralen Farbänderungen feststellen lassen.

Neben den expansionsfähigen Farbzellen besitzt die veränderliche Hautstruktur, welche den planktonischen Larven abgeht, grossen Einfluss auf die Musterung (Abb. 35). Besonders auf dem medianen Dorsalrumpf und oberhalb der Flossen treten auffällige helle Erhebungen auf, wobei letztere häufig von einem dunklen, wellenförmig verlaufenden

Band eingefasst werden. Im Prinzip können aber wahrscheinlich alle hellen Iridocytenflecke herausprofiliert werden.

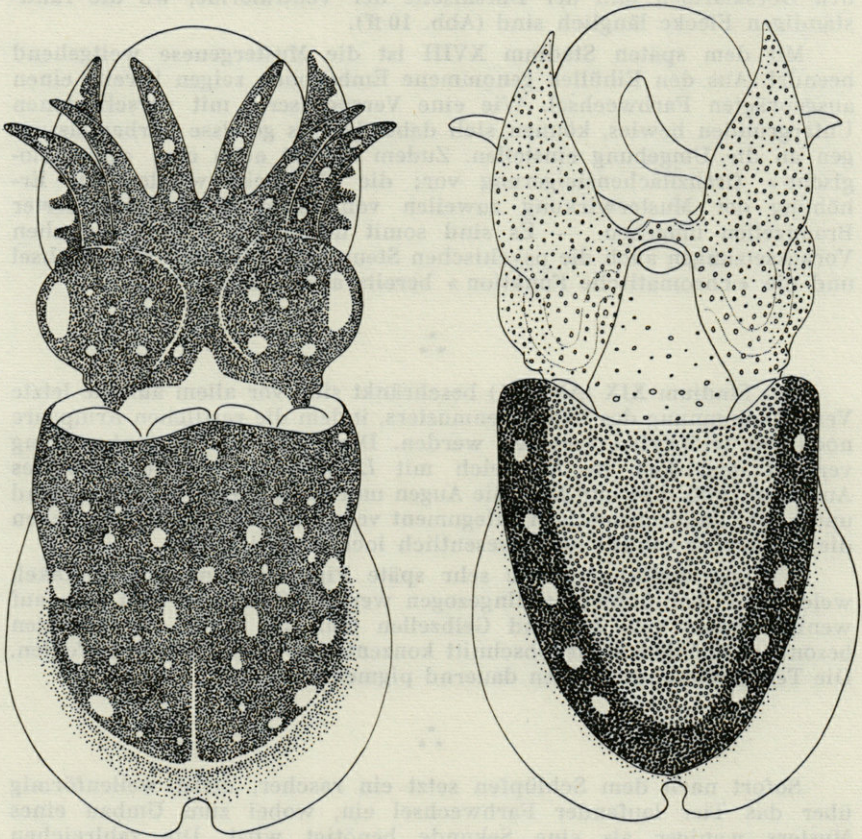


ABB. 11. — Die Musterung des schlüpfreifen Embryos von *Sepia officinalis*.

Die schon im Schlüpfmoment verbreiteten, unentwickelten Chromatophoren verschiedener Entwicklungsstadien weisen auf eine dauernde Neubildung von Farbzellen hin; durch sie kann das Schlüpfmuster trotz dem postembryonalen Wachstum des Jungtieres weitgehend unverändert beibehalten werden.

D. *Sepioliden*

Es standen uns 6 Arten zur Verfügung, welche auf Grund der Leucht-drüsen, des Schlüpfmusters, der Eifarbe und Eigrösse sowie des Biotops klar geschieden werden können.

Art	Eier	Biotop
<i>Sepiolo A (- w. robusta)</i>	orange, gross	Tiefe
<i>Sepiolo B</i>	orange, klein	Tiefe
<i>Sepiolo C</i>	grau	Tiefe
<i>Sepiolo D (- w. affinis)</i>	grau	Küste
<i>Sepietta A (- w. oweniana)</i>	grau	Tiefe
<i>Sepietta B (- w. obscura)</i>	grau	Küste

Leider ist die Artzugehörigkeit nicht eindeutig festzulegen, da im Schlüpfmoment wesentliche Bestimmungsmerkmale wie die Saugnäpfe der Tentakel und die Hectocotyli noch nicht fertig ausgebildet sind. Wir verzichten daher auf eine eingehende Darstellung der einzelnen Species und geben einen generellen Abriss der Sepioliden-Mustergenese, was umso berechtigter ist, als diese bei den verschiedenen Arten weitgehend übereinstimmt.

*
**

Auffallend ist das frühe Erscheinen des Augenpigmentes in den Stadien VII oder VIII (gelegentlich IX-X (*Sepiolo C*)), was, wie manches andere dieser eigenartigen Gruppe, an Octopodenverhältnisse erinnert. In den Stadien X-XI sind die Augen intensiv orange, bzw. mittelrot bei *Sepietta*.

Dagegen erfolgt die zwischen den Stadien XIII oder meist XIV einsetzende Pigmentierung eher spät, was wiederum auch für *Octopus* gilt. Bei sämtlichen Arten kommen, entsprechend dem dorso-ventralen Pigmentierungsgefälle von *Sepia*, die Chromatophoren zuerst dorsal vor, und zwar fast gleichzeitig auf Kopf und Rumpf (je etwa 10; Abb. 12). In der Folge nimmt bis zum Stadium XV die Chromatophorenzahl auf dem Kopf, welcher wie bei *Sepia* lateral und auf den Armen noch pigmentfrei bleibt, im allgemeinen stärker zu. Auch sind bei manchen Embryonen vom Stadium XIV die bereits mittel- bis dunkelorange

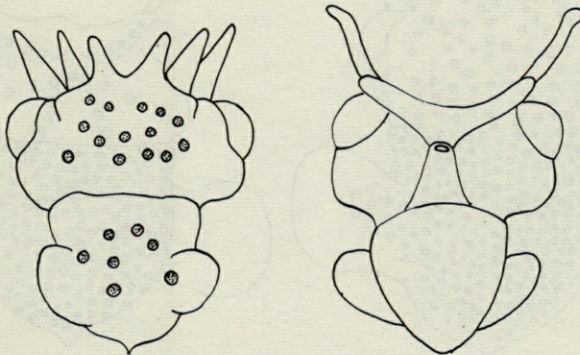


ABB. 12. — *Sepietta oweniana* — Embryo vom Stadium XIV.

Farbzellen des Kopfes binocular zu sehen, während die Rumpfchromatophoren teilweise kaum im Mikroskop sichtbar werden. Alle diese Tatsachen demonstrieren ein zwar nicht sehr ausgeprägtes, aber im Vergleich mit den entgegengesetzten *Sepia*-Verhältnissen doch auffallendes Kopf-Rumpfgefälle.

*
**

Im Uebergang zum Stadium XV erfolgt auf den verschiedenen Körperzonen ein simultanes Auftreten von Chromatophoren und potentiellen Farbzellen. Durch den rapiden Ausbau der Musterung kann besonders die Zahl der noch hellen Bauchchromatophoren nicht mehr genau eruiert werden. Der Pigmentierungsstoss erfasst vor allem den Rumpf, der jetzt mit vielen, auf der Ventralseite noch hellgelben Chromatophoren versehen ist. Diese Förderung der Rumpfpigmentierung bringt trotz einer weiteren Zunahme der dorsalen cephalen Farbzellen den Ausgleich und sogar die Umkehr des Kopf-Rumpfgefälles. Immerhin bleiben die jetzt weniger zahlreichen Kopfchromatophoren etwas grösser, was speziell ventral noch beim Schlüpfmuster zutrifft. Aehnlich wie bei *Sepia* erstreckt sich im Nackengebiet ein freilich nicht in eine Spitze auslaufender pigmentfreier Streifen; dagegen fehlen die dort so auffälligen vergrösserten Chromatophoren des Mantelrandes.

Infolge der zwar hellen, aber zahlreichen ventralen Rumpfchromatophoren wird auf dem Rumpf das dorsoventrale Pigmentierungsgefälle fast ausgeglichen; auf dem schwächer pigmentierten Kopf — wo ventral beidseitig vom pigmentfreien Trichter die ersten Chromatophoren erscheinen (jeweils 2-4, je nach Art) — bleibt es dagegen bis zum Schlüpfen erhalten.

Auffällig ist die frühe und mit Ausnahme der Tentakel gleichzeitige Pigmentierung sämtlicher Arme, welche freilich erst wenige

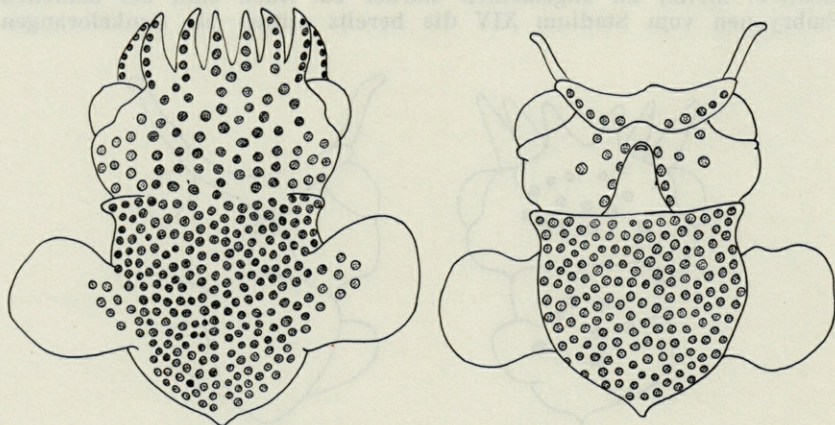


ABB. 13. — *Sepiola robusta* — Embryo vom Stadium XVI.

Chromatophoren umfasst, z.B. :

	D	DL	VL	T	V
Sepietta A	1	2	2	-	2
Sepiola A	2	4	4	-	3

Wie bei sämtlichen untersuchten Tintenfischarten ist auch hier gegen die Armenenden zu eine Aufhellung der Chromatophoren festzustellen.

*
**

Bis zum Stadium XVIII sind infolge der wesentlich später als bei *Loligo* einsetzenden Stagnationsphase die Veränderungen gering. Immerhin wird das ventrale Kopfmuster durch das Auftreten von lateralen Chromatophoren etwas gefördert und die Armpigmentierung leicht ausgebaut (Abb. 13) :

	D	DL	VL	T	V
Sepietta A	2-3	5-6	7	4, z. T. fehlend	4-5
Sepiola A	3	5	6	-	5

*
**

Die entscheidenden, zum Schlüpfmuster führenden Veränderungen setzen mit dem Stadium XVIII ein. Die intensiv roten oder lilafarbenen Augen sind erst von einer schwachen Iridocytschicht überdeckt, welche nur bei besonders günstiger Beleuchtung schillert. Dagegen ist die tiefschwarze, bei *Sepiola* mit zwei seitlichen Leuchtdrüsen versehene Tintendrüse bereits stark iridisiert.

Zwischen die schon kontraktionsfähigen Braunzellen haben sich in diagonalen Anordnung stets expandierte Gelbzellen eingeschoben, welche entsprechend dem für alle Pigmentzelltypen gültigen dorsoventralen Pigmentierungsgefälle zuerst dorsal, bald aber auch ventral (zuletzt auf dem Kopf) in Erscheinung treten. Auf dem Dorsalkopf bleiben bezeichnenderweise die Seiten noch gelbzellfrei. Auf dem Rumpf ist die Verteilung der Gelbzellen von dorsal zu ventral eine fließende, da kein pigmentfreier Lateralstreifen vorhanden ist.

Bei gewissen Arten erhält der Trichter seine ersten zwei basalen Chromatophoren. Auf den Armen älterer Stadien treten beidseitig von der bereits vorhandenen Chromatophorenreihe je eine Zeile von 4-6 kleinen Farbzellen auf (Abb. 3 b). Auch die Tentakel sind jetzt bei allen Arten mit einigen Braunzellen versehen, und in der Bukkalregion sind ähnlich wie bei *Sepia* vereinzelt Chromatophoren aufgetreten (Abb. 14).

Kurz vor dem Stadium XIX, wo die Augen infolge der jetzt dichten Iridocytschicht brilliant grüngelb schillern, treten - wiederum in den

bereits zitierten Gefällen - auch tegumentale Iridocyten von allen Typen (vgl. pg. 716) auf, darunter die besonders dorsal verbreiteten, auffallend grün schillernden Brilliantzellen. Noch fast völlig durchsichtige Iridocyten finden sich beim schlüpfreifen Embryo in dichter Anordnung auf dem Bauch, vor allem im Gebiet zwischen Tintendrüse und Mantelrand, sowie in zwei damit zusammenhängenden Zipfeln. Die Haut über der Tintendrüse bleibt iridocytenfrei.

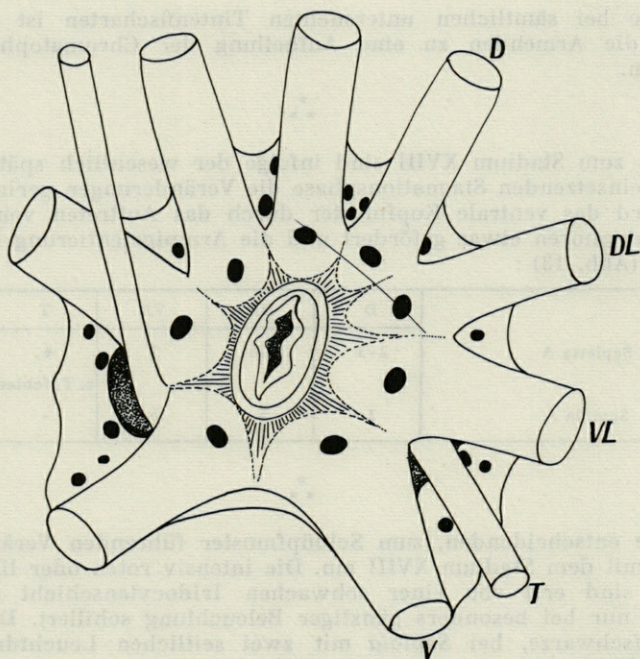


ABB. 14. — Schematische Ansicht der Chromatophoren der Buccalregion eines frisch geschlüpften Jungtieres von *Sepiolo robusta*.

Bei den einzelnen Arten ist die Iridisierung sehr unterschiedlich; bei schlüpfreifen *Sepietta*-Embryonen sind Iridocyten noch nicht mit Sicherheit nachweisbar.

Auf den Armen treten zwischen den Braunzellen einzelne Gelbzellen auf (Abb. 15), was auch für die stets eingezogenen Tentakel gilt. Diese sind wie bei *Sepia* schwach pigmentiert (*Sepiolo robusta* ca. 20, *Sepietta oweniana* ca. 13 kleine Chromatophoren).

**

Frisch geschlüpfte Jungtiere heften sich mit ihren Armen sofort in charakteristischer Ruhehaltung am Boden des Aquariums fest, wobei sämtliche dorsalen Braunzellen expandiert sind. Die orange bis hell-

braun wirkenden kontrahierten Gelbzellen unterstützen die Braunzellen in der Erzielung einer dunklen Färbung. Diese variiert bei den einzelnen Arten und ist bei *Sepietta* eher rot, bei *Sepioloa affinis* intensiv dunkelbraun. Die beim Schwimmen durch Kontraktionsphasen abgelöste expandierte Ruhehaltung der Chromatophoren wird übrigens zeitweilig schon innerhalb der Eihüllen eingenommen.

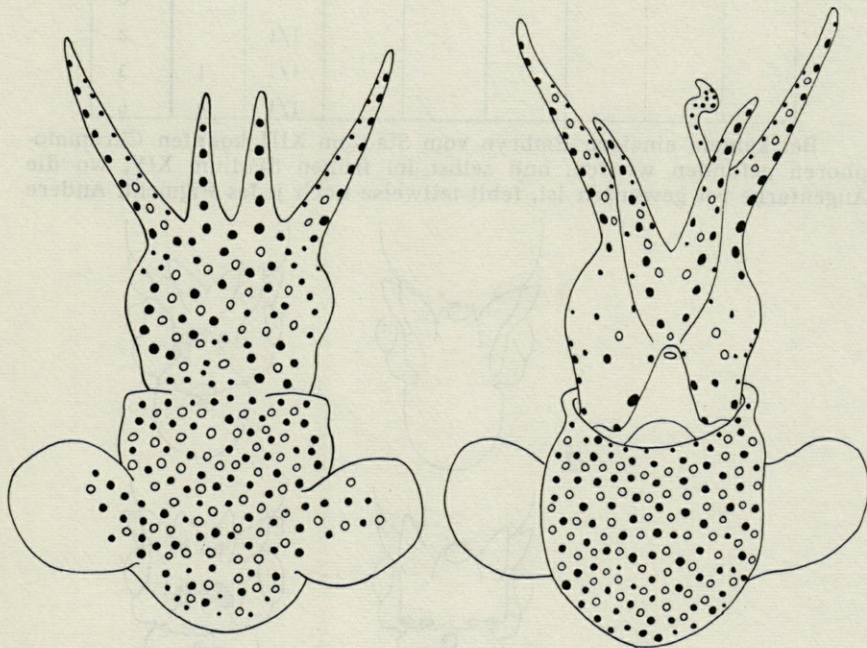


ABB. 15. — Die Musterung eines schlüpfreifen Embryos von *Sepietta oweniana* bei kontrahierten Chromatophoren (die Iridocyten sind nicht eingezeichnet).

Im Gegensatz zu *Sepia*, welche mit ihrer opaken Haut auch bei kontrahierten Chromatophoren einen durchaus kompakten Eindruck hinterlässt, sind junge *Sepioloa* in diesem Zustand weitgehend transparent.

E. *Octopus vulgaris* (Lamarck)

Das erste, kaum sichtbare hellorange Augenpigment tritt noch vor der Blastokinese im Stadium VII auf und geht der tegumentalen Pigmentierung weit voraus. Während und nach der Blastokinese (Stadium VIII) tritt das Pigment, welches übrigens die rasche Bestimmung der Blaskokineselage des Embryos erleichtert, deutlich in Erscheinung. Vor dem Stadium XII werden die auffallend flachen, mit rhombischen Umrissen versehenen Augenbecher mittel- bis dunkelorange.

*
**

Embryonen vom Stadium XIV :

D	DL	Kd	Rd	VL	V	Kv	Rv	Tot
								0
						1/1		2
						1/1	1	3
						1/1	4	6

Bei keinem einzigen Embryo vom Stadium XIII konnten Chromatophoren gefunden werden, und selbst im frühen Stadium XIV, wo die Augenfarbe rot geworden ist, fehlt teilweise noch jedes Pigment. Andere

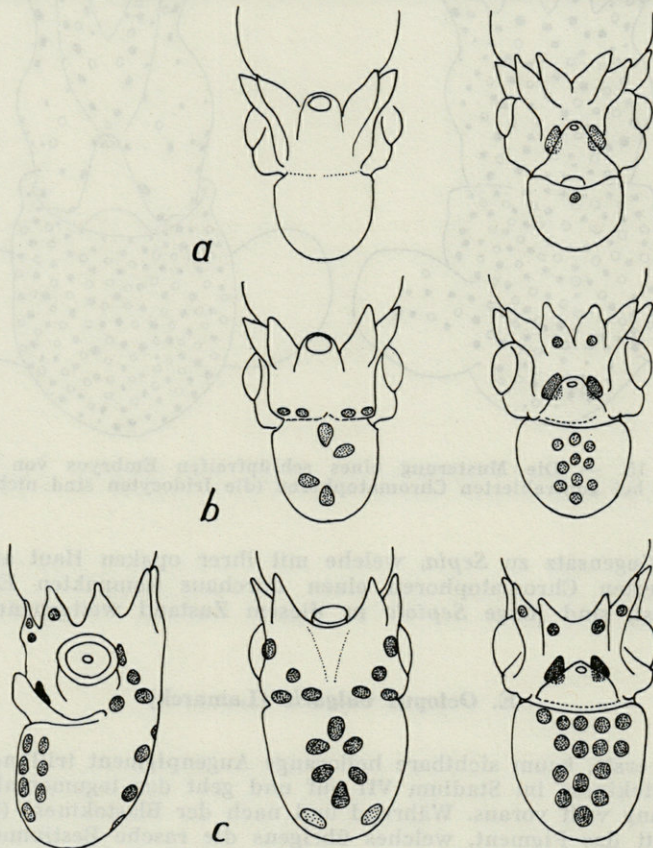


ABB. 16. — Frühe und mittlere Stadien der Musterentwicklung von *Octopus vulgaris*. a : Embryo vom Stadium XIV, b : Embryo vom Stadium XV, c : Embryo vom Stadium XVI (man beachte die breite pigmentfreie Lateralzone).

Embryonen zeigen, gelegentlich schon bei XIV-, die zwei ersten, meist länglichen, seitlich vom Trichter liegenden Chromatophoren, welche oft nur mikroskopisch sichtbar sind (Abb. 16 a). Ältere Keime besitzen auch einzelne Farbzellen auf dem ventralen Rumpf, während Dorsalpigment erst vereinzelt in Erscheinung tritt.

*
**

Embryonen vom Stadium XV :

D	DL	Kd	Rd	VL	V	Kv	Rv	Tot
		2/1	1		1/1	1/1	7	15
		2/2	2		1/1	1/1	9	19
		2/2	4		1/1	1/1	12	24
		3/3	6		1/1	1/1	12	28

Im Stadium XV werden die meist dunkelroten Augen von den früh auftretenden, noch lockeren Iridocyten überdeckt, welche nur schwer zu sehen sind.

Tegumental sind in rascher Folge viele neue Farbzellen erschienen, welche im Gegensatz zu den bereits dunklen, neben dem Trichter liegenden Kopfchromatophoren noch ausgesprochen hell sind. Jeder Ventralarm besitzt eine Chromatophore. Auf dem Ventralrumpf (Abb. 16 b) sind zu einer medianen, 3-5 Farbzellen umfassenden Reihe lateral je eine weitere Reihe zu 2-4 Chromatophoren gekommen. Bei älteren Embryonen stößt dazu noch je eine sehr helle Chromatophore einer weiteren Reihe.

Die dorsalen Kopfchromatophoren sind im Grund als extrategumental zu bezeichnen, da sie sich in tieferen Bindegewebsschichten finden und dem Knorpel, bzw. den Ganglien fast direkt aufliegen. Auch werden ja die dorsal über den Augen befindlichen Chromatophoren von den vorwachsenden Armkanten überwachsen. In der Nackenregion liegen pro Körperseite je 2 Farbzellen; gelegentlich tritt weiter oben eine zusätzliche hinzu, sodass jederseits eine charakteristische dreieckförmige Anordnung erreicht ist (vgl. Abb. 16 b und 16 c).

Echte extrategumentale Chromatophoren finden sich auf der den Eingeweiden aufliegenden Innenfläche der dorsalen Mantelhöhle (vgl. pg. 720). Die zuerst erscheinenden zwei medianen Chromatophoren, welche in der Folge vorerst etwas dunkler bleiben, sind auffällig in Richtung der Körperlängsachse gestreckt. Auch die Verbindungslinien der Längsachsen der später auftretenden lateralen Pigmentzellen (meist nur 1-2, selten 4) konvergieren ungefähr nach einem gemeinsamen Mittelpunkt im Zentrum der dorsalen Mantelhöhle (Abb. 16 c).

An Pigmentierungsgefällen, welche sich primär im Auftreten der Chromatophoren manifestieren, infolge der unterschiedlichen Pigmentierungsintensität aber teilweise noch lange erhalten bleiben, sind

abzuleiten :

1. ein schwaches Kopf-Rumpfgefälle, welches nur auf der Ventralseite spielt, da die dorsalen Chromatophoren gleichzeitig auf Kopf und Rumpf erscheinen.
2. ein median-laterales Gefälle, indem sowohl dorsal wie ventral die medianen Farbzellen zuerst pigmentieren, was auch für die Arme gilt (D und V vor DL und VL).
3. ein sehr ausgeprägtes ventro-dorsales Gefälle, da die Dorsalseite erst ab Stadium XV pigmentiert, was ebenfalls bei den Armen zutrifft. — Die Retardierung der Rückenseite mag teilweise auf die extrategumentale Natur eines Teils der Dorsalchromatophoren zurückzuführen sein.

*
**

Embryonen vom Stadium XVI :

D	DL	Kd	Rd	VL	V	Kv	Rv	Tot
		4/4	8	1/1	1/1	1/1	11	33
		4/4	8		1/1	1/1	16	36
		3/3	8	1/1	1/2	1/1	16	37
		4/4	8	1/1	2/2	1/1	17	41

Trotz der Verdoppelung der Gesamtchromatophorenzahl (Tabelle 8) sind die Veränderungen des Stadiums XVI wenig auffällig, da es sich nur um einen Ausbau des bereits Vorhandenen handelt (Abb. 16 c). Das ventrale Rumpfmuster besteht gewöhnlich aus 5 vertikalen Chromatophorenreihen, von denen erst die drei mittleren, wesentlich dunkler pigmentierten voll ausgebaut sind. Im medianen Bereich sind die apicalen Pigmentzellen oft noch heller.

Dorsal ist auf dem Rumpf zu den extrategumentalen beidseitig je eine (gelegentlich auch zwei) tegumentale Pigmentzelle getreten, womit in dieser Zone bereits der Schlüpfzustand erreicht ist. Diese Chromatophoren sind noch sehr hell und werden auch dauernd heller als die extrategumentalen bleiben. Während diese eindeutig zur Kategorie der Braunzellen gehören, können die tegumentalen Rückenchromatophoren trotz gewissen Aehnlichkeiten mit den Gelbzellen nicht gleich eindeutig klassifiziert werden.

Zu den drei basalen Chromatophoren des dorsalen Kopfes ist noch je eine über dem Auge gelegene Braunzelle erschienen, welche in der Folge durch die vorwachsene Armkante (vgl. NAEF) überdeckt werden wird. Die Ventrolateralarme werden mit je einer Farbzelle versehen, und bei entwickelteren Embryonen besitzen die Ventralarme je zwei Chromatophoren.

Entgegen den Abbildungen NAEF's, wo die Chromatophoren noch fehlen, sind im Stadium XVI also bereits gut entwickelte Dorsal- und Ventralzeichnungen vorhanden, welche durch eine breite pigmentfreie Lateralzone voneinander getrennt sind.

*
**

Embryonen vom Stadium XVII :

D	DL	Kd	Rd	VL	V	Kv	Rv	Tot
		5/5	9	1/1	2/2	1/1	15	42
2/2	1/1	5/5	8	2/2	2/2	1/1	14	48
1/1	2/2	5/5	8	2/2	2/2	1/1	16	50
1/1	1/1	6/6	9	1/1	2/2	1/1	18	51

Im Stadium XVII sind die Augen schwarzrot, aber trotz des frühen Auftretens der Iridocyten erst schwach iridisiert. Beim weiteren Ausbau der Armpigmentierung haben die Ventralarme durchgehend zwei, die Ventrolateralarme meist je zwei Chromatophoren ausgebildet und sind auch auf den dorsalen Armen ein, gelegentlich zwei Farbzellen erschienen. Das ventrale Kopfmuster bleibt konstant; dorsal erscheinen zwischen den Augen zwei weitere Braunzellen.

Mit dem Ausbau der beiden äussersten Chromatophorenreihen hat auch der ventrale Rumpf den Schlüpfzustand erreicht. Damit ist bei *Octopus* bereits im Stadium XVII die gesamte Rumpfzeichnung des Schlüpfkleides ausgebildet; immerhin werden in der Folge die ventralen Farbzellen durch das Längenwachstum des Mantels noch in die Länge gezogen.

*
**

Die späten Entwicklungsstadien zeichnen sich vor allem durch ein Grössenwachstum und einer mit dem Abbau des äusseren Dottersackes korrelierten Zunahme des inneren Dottersackes aus. — Die NAEF'sche Einteilung der Ontogenese in bestimmte Stadien basiert zum grossen Teil auf qualitativen morphologischen Merkmalen (z.B. Verwachsung der Trichterfalten, Vorwachsen der Armkanten) und ist für die ja vorwiegend in quantitativer Hinsicht verschiedenen Spätstadien zu generell. Bei *Octopus*, wo zudem noch die zweite Umdrehung des Embryos mit im Spiele ist (vgl. PORTMANN, 1933; VON ORELLI-MANGOLD), liesse sich das NAEF'sche Stadium XVIII allein auf Grund von Mustermerkmalen des Kopfes mühelos in zwei Perioden scheiden. Uebrigens sind auch in der Entwicklung der Hautdrüsen innerhalb dieses Stadiums zwei Phasen zu trennen (FIORONI, 1962 a).

Embryonen vom frühen Stadium XVIII :

D	DL	Kd	Rd	VL	V	Kv	Rv	Tot
2/2	2/2	5/5	9	2/2	2/2	1/1	13	50
2/2	1/1	6/6	8	2/2	2/2	1/1	16	52
2/2	2/2	5/5	8	2/2	2/2	1/1	17	53
2/2	2/2	6/6	9	2/2	2/2	1/1	16	55

Die Arme des Embryos umspannen etwa einen Viertel des noch grossen äusseren Dottersackes; innerer Dottersack relativ klein.

Keine Trichterchromatophoren, Armchromatophoren noch hell, keine Gelbzellen über den Augen; Tintendrüse noch hell.

Embryonen vom späten Stadium XVIII :

Die Arme des Embryos umspannen die Hälfte des kleinen äusseren Dottersackes, der in der Grösse etwa dem inneren Dottersack gleichkommt. — Der Embryo ist bereit zur 2. Umdrehung.

4 Trichterchromatophoren, Armchromatophoren dunkel, alle Augengelbzellen; Tintendrüse pigmentiert.

D	DL	Kd	Rd	VL	V	Kv	Rv	Tot
2/2	2/2	7/7	9	2/2	2/3	2/2	18	62
2/2	2/2	6/6	9	2/2	3/3	4/4	17	64
3/3	2/2	7/7	8	2/2	4/4	4/4	16	68
3/3	2/2	7/7	8	2/2	4/4	4/4	18	70

Im frühen Stadium XVIII (Abb. 17 a) entspricht die Musterung noch weitgehend dem Stadium XVII, was sich in der nur geringen Zunahme der Chromatophorenzahl äussert (Tabelle 8). Immerhin besitzen die Ventrolateralarme und meist auch die dorsalen Armpaare stets je zwei Chromatophoren.

Beim späten Stadium XVIII (Abb. 17 b) beruht infolge der konstant bleibenden Rumpfmusterung das starke Ansteigen der Gesamtchromatophorenzahl ausschliesslich auf dem Erscheinen neuer Kopfchromatophoren. Von den Trichterchromatophoren treten zuerst die zwei basalen, gegen den Mantelrand zu gelegenen auf; vereinzelt können sie als sehr helle Punkte schon im frühen Stadium XVIII sichtbar sein. Die zwei etwas später erscheinenden apicalen Trichterfarbzellen sind häufig wagrecht zur Längsachse des Tieres gestreckt.

Auf den Ventralarmen pigmentiert sich je eine dritte Farbzelle aus; seitlich von deren auch in kontrahiertem Zustand auffallend grossen basalen Chromatophoren erscheint gelegentlich eine weitere, in der Tiefe gelegene Pigmentzelle. Schliesslich tritt oberhalb der Augen je eine Gelbzelle auf.

Dorsal erscheinen unterhalb der dreieckförmig angeordneten Nackenbraunzellen, z.T. auch auf gleicher Höhe, 2-4 Gelbzellen, welche bereits kontraktionsfähig und in diesem Zustand orange sind. Seitlich von den Augenchromatophoren sind öfters zwei weitere Braunzellen und zwischen den Basen der Dorsal- und Dorsolateralarme je eine tiefer gelegene Chromatophore aufgetreten.

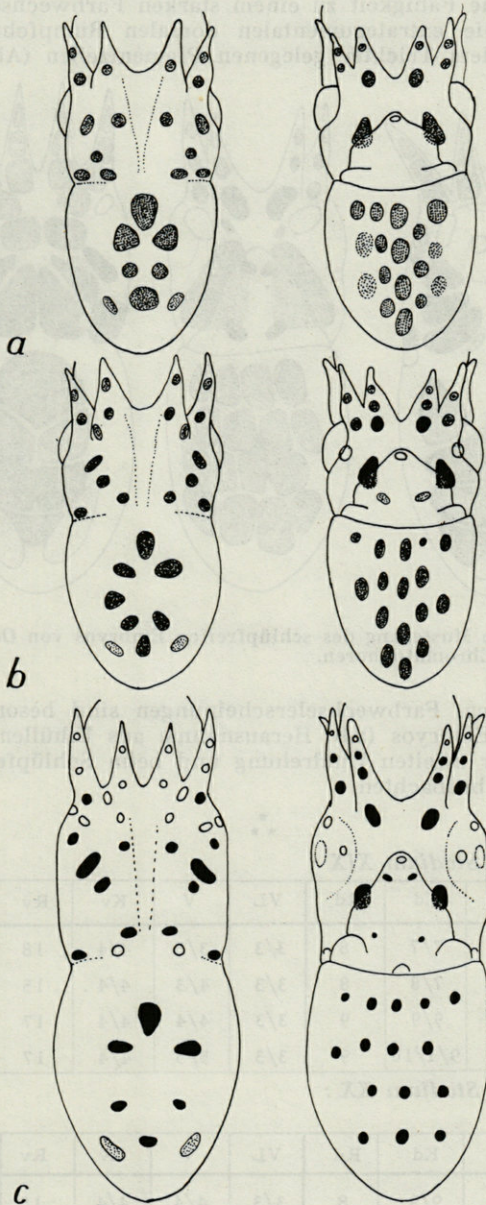


ABB. 17. — Späte Stadium der Musterentwicklung von *Octopus vulgaris*. a : Embryo vom frühen Stadium XVIII, b : Embryo vom späten Stadium XVIII, c : Embryo vom Stadium XIX.

Bereits ist die Fähigkeit zu einem starken Farbwechsel vorhanden, wobei speziell die extrategumentalen dorsalen Rumpfchromatophoren und die neben dem Trichter gelegenen Pigmentzellen (Abb. 18) schon

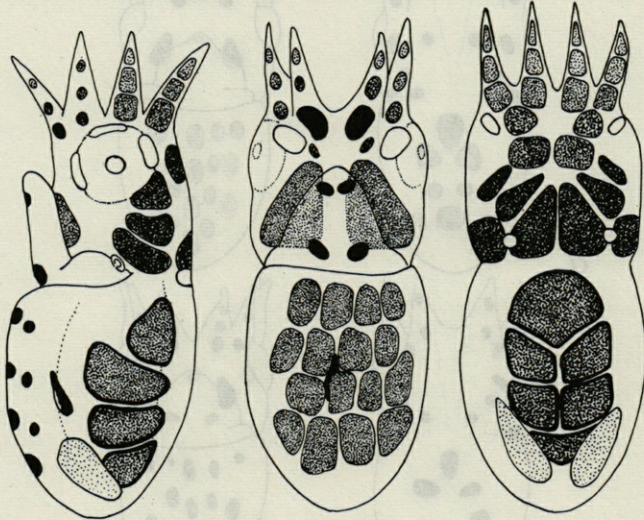


ABB. 18. — Die Musterung des schlüpfreifen Embryos von *Octopus vulgaris* bei expandierten Chromatophoren.

sehr gross werden. Farbwechslerscheinungen sind besonders bei Belästigungen des Embryos (z.B. Herausnahme aus Eihüllen), im Zusammenhang mit der zweiten Umdrehung und beim Schlüpfen, aber auch ganz spontan zu beobachten.

*
**

Embryonen vom Stadium XIX :

D	DL	Kd	Rd	VL	V	Kv	Rv	Tot
3/3	3/3	7/7	8	3/3	3/3	4/4	18	72
5/4	3/3	7/8	8	3/3	4/3	4/4	15	74
4/4	3/3	9/9	9	3/3	4/4	4/4	17	80
3/3	3/3	9/1/10	9	3/3	5/5	4/4	17	82

Embryonen vom Stadium XX :

D	DL	Kd	Rd	VL	V	Kv	Rv	Tot
3/3	3/2	9/9	8	3/3	4/4	4/4	18	77
4/4	3/3	8/9	8	3/3	4/4	5/5	16	79
4/4	3/3	10/10	9	3/3	5/5	4/4	16	83
4/4	3/3	10/10	8	2/3	4/4	5/5	20	85

Da bei XIX fast durchgehend das Schlüpfmuster erreicht ist, lassen sich die Stadien XIX und XX gemeinsam besprechen (Abb. 17 c und 18).

Die dunkelroten bis schwarzen Augen werden von einem ventral scharf abgegrenzten, gegen dorsal und lateral sukzessive sich auflöckern-den Iridocytenring überlagert, welcher besonders bei lateraler Betrachtung in grünen und blauviolettten Tönen schillert. Trotz dem sehr frühen Erscheinen der ersten Iridocyten wird also die Augeniridisierung erst nach dem Stadium XVIII entscheidend gefördert. Die spät pigmentierende (XVIII) dreieckige Tintendrüse schillert ebenfalls grünlich, tritt aber infolge der zwar nicht durchgebrochenen, aber doch voll entwickelten Kölliker'schen Büschel (vgl. FIORONI 1962) weniger in Erscheinung als etwa bei *Loligo*.

Das Armmuster bleibt weitgehend unverändert; immerhin erhalten die Ventralarme teilweise 5, die Dorsalarme z.T. 4 Chromatophoren, während die übrigen Arme fast durchgehend nur drei Farbzellen aufweisen. Das am Arm apical gerichtete Pigmentierungsgefälle — die obersten Chromatophoren sind selbst im Schlüpfmoment noch gelblich — verschwindet postembryonal rasch. Junge, d.h. das noch unveränderte Schlüpfmuster zeigende planktonische Larven besitzen einheitlich schwarze Armchromatophoren.

Ueber dem dunklen Augenuntergrund erscheinen zusätzliche, hier besonders intensiv wirkende Gelbzellen. Zu den bereits vorhandenen ventralen treten pro Körperseite 1-2 mediane und eine freilich teilweise schon im Stadium XVIII sich einfindende dorsale Gelbzelle hinzu (vgl. Abb. 17 c und 33 d-f).

Schliesslich werden die im Stadium XVIII noch gelben Trichterchromatophoren dunkelbraun, was auf eine sehr rasche Auspigmentierung schliessen lässt.

Entgegen unseren Befunden an *Loligo* können bei *Octopus* im Schlüpfmoment keine Iridocyten festgestellt werden. Auch fehlen die unpigmentierten Farbzellen des Kalmars, welche dort einen raschen Ausbau der Zeichnung gestatten. Somit dürfte bei *Octopus* das Schlüpfkleid während einiger Zeit unverändert beibehalten werden, was ja auch die oben erwähnten planktonischen Larven bestätigen.

II. ANALYSE DES SCHLÜPFKLEIDES

A. Die Typen der embryonalen Musterentwicklung (vgl. auch Tabelle 26)

a) Lolinidae

1. *Loligo vulgaris*

Nach dem relativ spät auftretenden Augenpigment erscheinen nach ein bis zwei weiteren Entwicklungsstadien mit grossen individuellen Schwankungen die ersten Chromatophoren. Nach einer intensiven Pigmentierungsperiode (Tabellen 1 und 2) wird im Stadium XV die bei *Loligo* und *Alloteuthis* ähnliche, vielleicht als Lolinidenmuster zu nennende Zeichnungsform erreicht, welche infolge einer Stagnationsperiode relativ lange beibehalten wird.

Die Reaktivierung der Pigmentbildung (Stadium XVI-XVII) beginnt mit dem Erscheinen der Augeniridocyten und der Gelbzellen, welche zuerst den ganzen Rumpf pigmentieren und später im Kopfgebiet vor allem die Tentakel erfassen. Erst kurz vor dem Schlüpfen zeigt auch der Dorsalkopf viele kleine Gelbzellen. Iridocyten treten relativ spärlich auf. Die dorsalen Arme, welche keine (D) oder nur spärlich Farbzellen besitzen, pigmentieren spät (Tabellen 3 und 4).

An Pigmentierungsgefällen treten auf :

1. ein von Anfang an vorhandenes ventro-dorsales Gefälle, welches auf den Armen besonders ausgeprägt ist und dauernd erhalten bleibt; die Chromatophorenzahl von Ventralrumpf und Ventralkopf liegt ständig über den entsprechenden Werten der Dorsalseite (Tabellen 1 ff.).
2. ein Rumpf-Kopf-Gefälle. Anfänglich sehr ausgeprägt und sich beim Erscheinen der ersten Gelbzellen wiederholend, wird es gegen den Schlüpfmoment, speziell ventral, fast ausgeglichen.
3. Im allgemeinen erfolgt sowohl auf Kopf als Rumpf die Ausbreitung der Pigmentzellen vom Dottersackpol gegen den apicalen Mantelpol zu.
4. ein dauernd erhaltenes, apical gerichtetes Armgefälle; die spitzenwärts gerichteten Chromatophoren sind heller.
5. ein speziell auf dem Kopf verbreitetes median-laterales Gefälle, indem die seitlichen Teile erst spät angefärbt werden.

2. *Alloteuthis media*

Die stark Loligo-ähnliche Mustergenese ist wie die übrige Entwicklung (Dotterabbau!) ca. um ein Stadium acceleriert (Tabelle 5). Damit entfällt der letzte rapide Chromatophoren-Anstieg von Loligo (Stadien XVIII-XX).

Nach dem ersten allgemeinen Auftreten der Chromatophoren des Rumpfes (Stadium XII) wird dieser sofort stark auspigmentiert (Tabelle 5). Auch nach der Stagnationsphase (XIV) bleibt der Pigmentierungsvorsprung erhalten (Iridocyten!); immerhin setzt der Ausbau der Kopfzeichnung (Tentakel) ebenfalls erst bei XVIII ein.

Beide dorsalen Armpaare und die Ventrolateralarme bleiben unpigmentiert. Auch werden die Tentakel, welche bis zum Stadium XIV gleich wie die Ventralarme gezeichnet sind, pigmentmässig nicht so bevorzugt wie beim Kalmar.

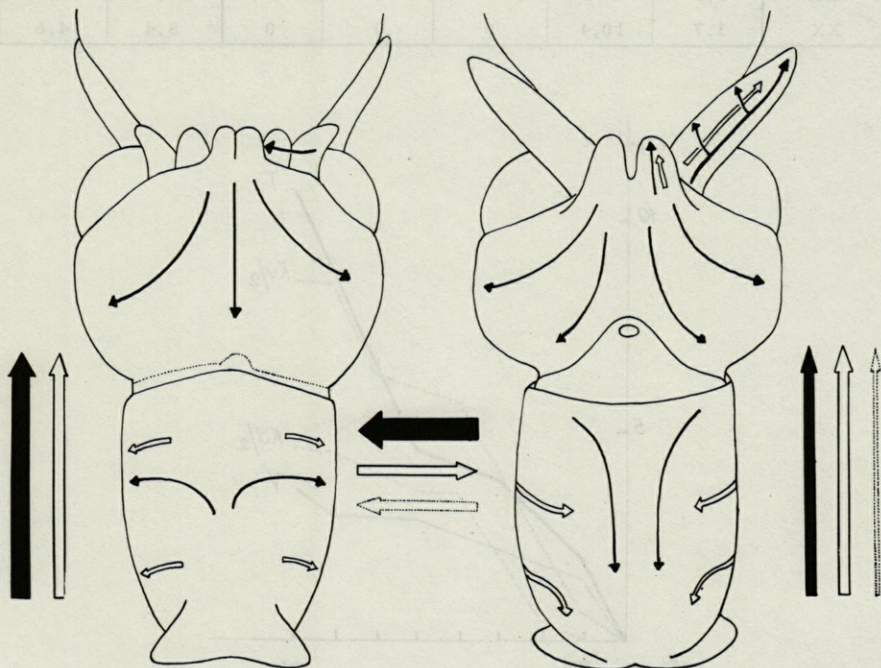
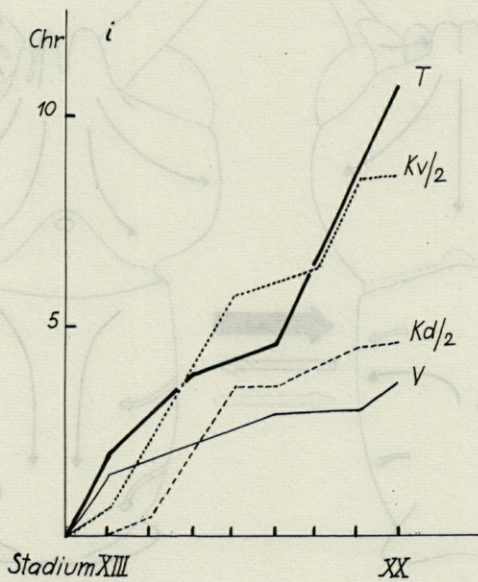


ABB. 19. — Die Pigmentierungsgefälle von *Loligo vulgaris*. Die dunklen Pfeile gelten für die Braun- bzw. Rotzellen, die hellen für die Gelbzellen und die gestrichelten für die Iridocyten.

TABELLE 6

Die Kopf- und Armpigmentierung bei den Naef'schen Stadien von *Alloteuthis media* (Kurve i). — Man beachte die pigmentfreien dorsalen Armpaare (VL, DL, D).

Stadium	Armpigmentierung					Kopfpigm. /2	
	V	T	VL	DL	D	ventral	dorsal
XII	0	0	0	0	0	0	0
XIII	1,5	2,0	0	0	0	0,7	0
XIV	2,0	3,2	0	0	0	1,9	0,4
XV	2,1	3,8	0	0	0	3,5	2,4
XVI	2,6	3,7	0	0	0	5,7	3,5
XVII	3,0	4,6	0	0	0	6,2	3,4
XVIII	3,0	7,0	0	0	0	6,4	3,9
XIX	3,0	9,3	0	0	0	8,5	4,4
XX	3,7	10,4	0	0	0	8,4	4,6



Kurve i :

Zunahme der Kopf- und Armchromatophoren während der embryonalen Entwicklung von *Alloteuthis media*.

b) **Architeuthacea** (= Oegopsiden)

Die spärlichen Literaturangaben, welche nie die genaue Gattungs- oder Artzugehörigkeit geben, lassen auf ein sehr frühes Auftreten der Chromatophoren schliessen. So differenzierten sich im Geleге GRENACHER's schon im Blastodermstadium Farbzellen aus den Blastodermzellen und breiteten sich rasch auf dem Mantel aus. Die Pigmentierung der Tentakel erfolgte dagegen erst spät. — Andererseits zeigten die Ommatostrephiden-Embryonen von NAEF erst im Stadium X die ersten Chromatophoren am Mantelrand und bereits auch auf dem Armkranz.

c) **Sepiidae**

Das erste späte Auftreten von Augenpigment und tegumentalen Farbzellen fällt zusammen. Diese erscheinen auf der früh opaken Haut in Form von grössenmässig herausgehobenen dorsalen Mantelrandchromatophoren. Die spät einsetzende Pigmentgenese erfordert eine kontinuierliche Entwicklung (Tabelle 7), zumal diese im Stadium XVIII bereits vollendet ist. Dabei zeigen sich folgende

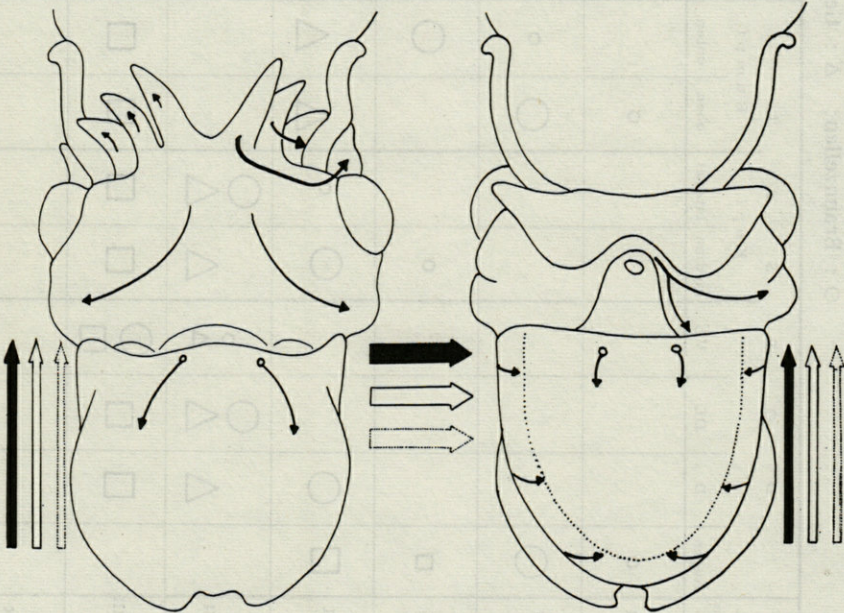


Abb. 20. — Die Pigmentierungsgefälle von *Sepia officinalis* (vgl. Abb. 19).

TABELLE 7

Das zeitliche Auftreten der verschiedenen Farbzelltypen in der Embryonalperiode von *Sepia officinalis*.
Die kleinen Symbole bezeichnen das erste Auftreten, die grossen Zeichen ein zahlreiches Vorkommen.

○ : Braunzellen; △ : Gelbzellen; □ : Iridocyten.

Stadium	D O R S A L								V E N T R A L							
	Augen			Kopf		Rumpf			Kopf		Rumpf			Trichter		
	D	DL	VL	median	lateral	oben	unten	T	V	oben	unten	Trichter	"Lateralfal-Streif"	oben	unten	
XIII	○						○									
XIV	○						○	○								
XV	□				○			○					△	△	△	
XVI	□	○			○	○	△	△		○			△	△	△	
XVII		△	○	○	△	△			△	○	△		□			
XVIII		□	□	○	□	□	□	□	□	□	○	○	○	□	□	□
XIX									○	△						

Pigmentierungsgefälle (Abb. 20) :

1. ein dominierendes, von Anfang an spielendes und dauernd erhaltenes dorso-ventrales Gefälle, welches sich auch auf die Arme erstreckt und für alle Farbzellen gilt.
2. Das anfänglich ausgeprägte Rumpf-Kopf-Gefälle bleibt zahlenmässig, aber nicht wirkungsmässig erhalten, da die etwas weniger zahlreichen Kopffarbzellen (pg. 683) etwas grösser sind.
3. Die übrigen Gefälle gegen den apicalen Mantelpol, median-laterales Gefälle) entsprechen den Verhältnissen von *Loligo*.

Alle Farbzellen breiten sich rasch auf dem ganzen Tier aus; nur die Tentakel pigmentieren spät und schwach. Die Iridocyten erscheinen früh und — wiederum mit Ausnahme der Tentakel — auf dem ganzen Tier.

d) Sepiolidae

Das schon bei der frühen Augenanlage vorhandene Augenpigment geht wie bei *Octopus* dem tegumentalen Pigment weit voran; dieses gestaltet sich wie bei *Sepia* in rascher Folge aus, zeigt aber zwischen den Stadien XV und XVIII eine gewisse Stagnation. Die vergrösserten Randchromatophoren von *Sepia* fehlen.

Das sehr ausgeprägte dorso-ventrale Pigmentierungsgefälle (Abb. 21) gilt dauernd für alle Chromatophorentypen; es ist im

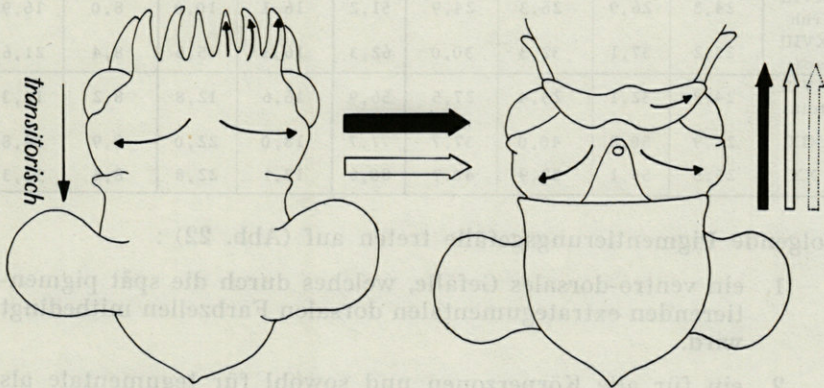


ABB. 21. — Die Pigmentierungsgefälle der Sepioliden (vgl. Abb. 19).

Gegensatz zum fast gleichartig pigmentierten Rumpf vor allem auf dem Kopf sehr ausgeprägt. Ein entgegen *Sepia* anfänglich vorhandenes Kopf-Rumpf-Gefälle verschwindet rasch. Die übrigen Gefälle stimmen mit *Sepia* überein.

Die Iridocyten, darunter auch grün schillernde Elemente, erscheinen fast so früh wie bei *Sepia* und breiten sich rasch auf dem ganzen Körper aus.

e) **Octopoda**

Auch hier tritt das Augenpigment sehr früh und die tegumentale Pigmentierung sehr spät auf; unter einer zwar dauernden, aber infolge der kleinen Chromatophorenzahl geringen Vermehrung, wird das Schläpfmuster erreicht (Tabelle 8).

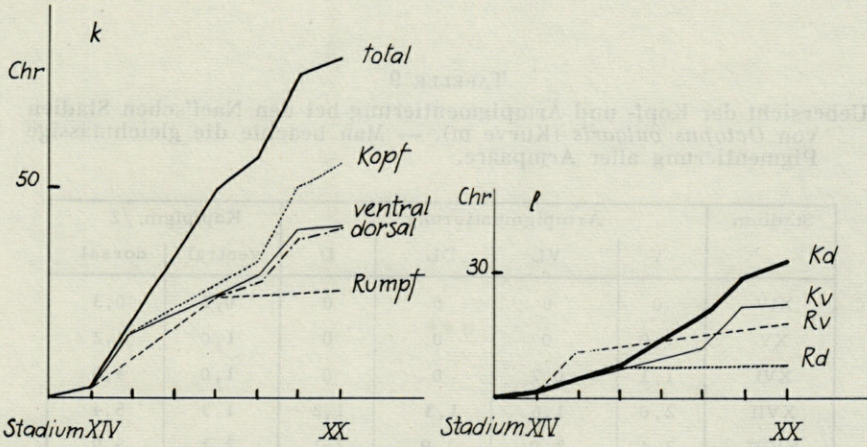
TABELLE 8

Die durchschnittliche Chromatophorenzahl bei den Naef'schen Stadien von *Octopus vulgaris* (vgl. die Kurven k und l).

Stadium						ventral		dorsal	
	Rumpf	Kopf	ventral	dorsal	total	Rumpf	Kopf	Rumpf	Kopf
XIII	0	0	0	0	0	0	0	0	0
XIV	0,8	1,7	1,9	0,6	2,5	0,6	1,3	0,2	0,4
XV	14,2	8,6	15,1	7,7	18,8	10,8	4,3	3,4	4,3
XVI	21,5	13,5	19,7	15,3	35,0	13,7	6,0	7,8	7,5
XVII	24,6	25,2	25,8	24,0	49,8	16,2	9,6	8,4	15,6
XVIII früh	24,3	26,9	26,3	24,9	51,2	16,3	10,0	8,0	16,9
XVIII spät	25,2	37,1	32,3	30,0	62,3	16,8	15,5	8,4	21,6
XVIII total	24,8	32,1	29,4	27,5	56,9	16,6	12,8	8,2	19,3
XIX	26,9	50,8	40,0	37,7	77,7	18,0	22,0	8,9	28,8
XX	25,5	55,1	39,9	40,7	80,6	17,1	22,8	8,4	32,3

Folgende Pigmentierungsgefälle treten auf (Abb. 22) :

1. ein ventro-dorsales Gefälle, welches durch die spät pigmentierenden extrategumentalen dorsalen Farbzellen mitbedingt wird.
2. ein für alle Körperzonen und sowohl für tegumentale als auch extrategumentale Chromatophoren geltendes median-laterales Gefälle.
3. Die apicalen Armgefälle verlaufen wie bei *Loligo*.
4. Auf dem dorsalen Kopf erfolgt die Differenzierung vom Mantel aus in peripherer Richtung.



Kurven k und l :

Zunahme der Chromatophorenzahl in der Embryonalperiode von *Octopus vulgaris*.

Mit Ausnahme der früh auftretenden ventralen Armchromatophoren, unter denen die basale bis zum Schlüpfen sehr gross bleibt, erfolgt die Armpigmentierung zu einem mittleren Zeitpunkt, d.h. später als bei *Sepiola*, aber etwa gleichzeitig mit *Sepia*.

Die Rumpfmusterung, besonders die extrategumentale des Rückens, erreicht bald den definitiven Zustand.

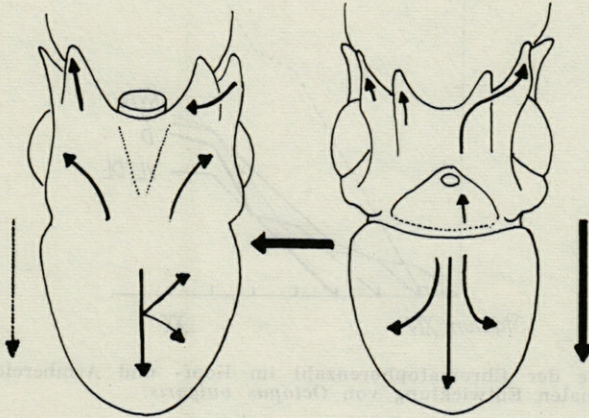
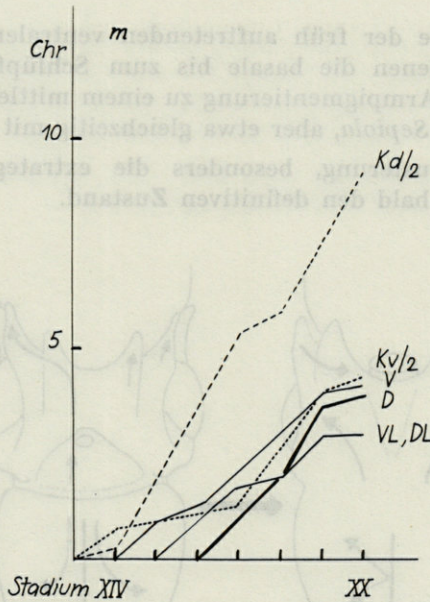


ABB. 22. — Die Pigmentierungsgefälle von *Octopus vulgaris* (vgl. Abb. 19).

TABELLE 9

Übersicht der Kopf- und Armpigmentierung bei den Naef'schen Stadien von *Octopus vulgaris* (Kurve m). — Man beachte die gleichmässige Pigmentierung aller Armpaare.

Stadium	Armpigmentierung				Kopfpigm. /2	
	V	VL	DL	D	ventral	dorsal
XIV	0	0	0	0	0,7	0,3
XV	1,0	0	0	0	1,0	2,2
XVI	1,3	0,7	0	0	1,0	3,8
XVII	2,0	1,6	1,3	1,2	1,3	5,4
XVIII	2,4	2,0	1,9	2,1	2,2	5,9
XIX	4,0	3,0	3,0	3,7	4,0	7,8
XX	4,2	2,9	2,9	3,9	4,3	9,3



Kurve m :

Zunahme der Chromatophorenzahl im Kopf- und Armbereich während der embryonalen Entwicklung von *Octopus vulgaris*.

B. Die Beziehungen der Mustergenese zur Entwicklung der übrigen Organe

Die entwicklungsphysiologischen Untersuchungen von RANZI ergeben, dass der Keim bereits im Stadium XII determiniert ist und sich die Organe in der Folge unabhängig durch Selbstdifferenzierung weiter entwickeln. Dies bedeutet, dass die ja später stattfindende Auspigmentierung der Chromatophoren auch an Teilkeimen normal erfolgen muss, was tatsächlich durch RANZI's Experimente und eigene Befunde an Missbildungen mit pigmentierten Farbzellen bestätigt wird.

Immerhin bestehen deutliche Abhängigkeiten der Farbzellen zum umgebenden Gewebe. Die Ausbildung des Kopfes und der wesentlichen Teile des Mantels erfolgt schon vor dem endgültigen histologischen Ausbau der Chromatophorenzellen; deren komplizierter vielzelliger Aufbau ist auf ein weitgehend stabilisiertes Bindegewebe angewiesen. Man beachte, dass bei den gelegentlich als Anomalie auftretenden, etwas verkürzten Tentakeln oder Armen fast immer auch die Zahl der Farbzellen reduziert ist.

Die auffallend geringe Chromatophorenzahl der Octopoden wird wahrscheinlich durch die Kölliker'schen Büschel mitbedingt. Da diese dicht gedrängten Organe im Schlüpfmoment mit ihren Basalzellen bis zur Muskelschicht hinunter reichen (vgl. FIORONI 1962), wird der den Chromatophoren zur Verfügung stehende Raum stark eingeengt. Zudem bleibt in den unter den Auflagestellen der Basalzellen gelegenen Farbzellabschnitten die Auspigmentierung etwas gehemmt.

In der bereits determinierten Phase können auch Aussenfaktoren von entscheidendem Einfluss sein. So sind namentlich die Gelbzellen — übrigens auch bei Wirbeltieren — stark von einer guten Ernährung abhängig. Sie fehlen bei infolge von Dottersackdefekten im Stoffwechsel geschädigten Embryonen.

Da sich die Chromatophorenbildung histologisch bis zum Stadium XII, wo die Determination noch im Gange ist, zurückverfolgen lässt, sind bei der Bestimmung der mustermässigen Anordnung wahrscheinlich auch übergeordnete Organisatoren mit im Spiel. Auch die bei den chromatophorenarmen Loliginiden und Octopoden besonders typische Gliederung der Mustergenese in verschiedene, vom Ausbildungszustand der übrigen Organe abhängige Phasen beruht sicher auf höheren Steuerungen. Nach einer ersten, vorzüglich der Rumpfpigmentierung gewidmeten Aktivitätsphase ist ein Zustand der Stagnation festzustellen, in welchem die Umwachsung der Augen durch die Armkanten und das Einsetzen der Rumpfverlängerung erfolgt. Nach beendeter Ausgestaltung des

Kopfes wird in einer zweiten aktiven Pigmentierungsphase, welche durch das Auftreten von Rumpfgelbzellen eingeleitet wird, vor allem die Kopfzeichnung ausgebaut.

Zusammenfassend sei festgehalten, dass die Pigmentgenese, welche ja zu den verschiedensten Schlüpfkleid-Typen führt, im Hinblick auf die Gesamtentwicklung bei allen untersuchten Arten recht ähnlich erfolgt. Dagegen weist das Auftreten des Augenpigmentes, welches bei den verschiedenen Gruppen bei einem sehr unterschiedlichen Differenzierungsstadium der Augen stattfindet, auf beträchtliche Differenzen im Determinationsgeschehen hin.

C. Zum morphologischen Aufbau des Cephalopoden-Musters

Zum vollen Verständnis der Musterprobleme scheinen uns einige Angaben über die Farbzellen als Träger der Musterung unerlässlich. In Anbetracht einer im Werden begriffenen Studie über die Chromatophoren sind sie nur kurz gehalten.

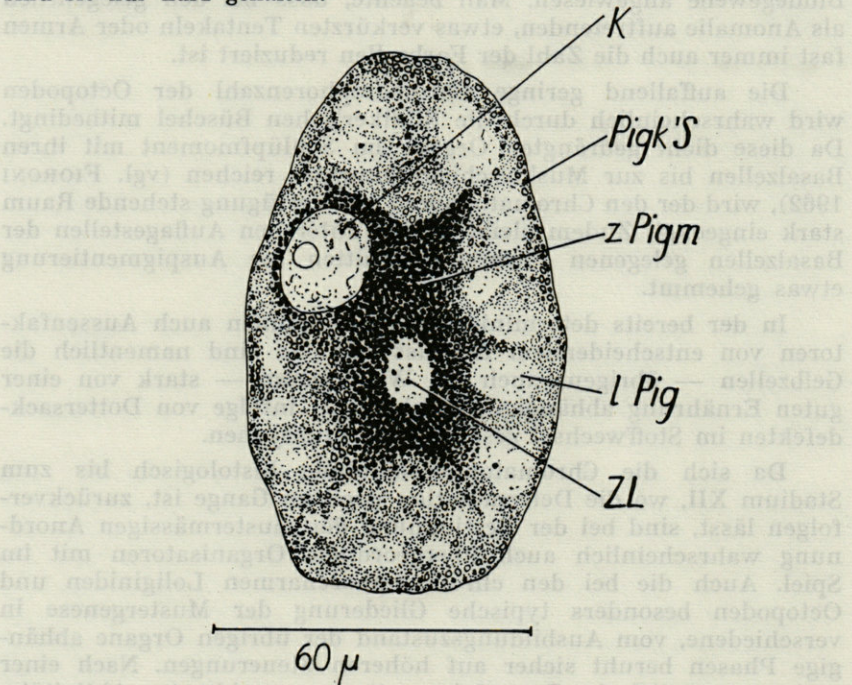


ABB. 23 . — Chromatophore (Rotzelle) vom Kopf eines *Loligo vulgaris* — Embryos vom Stadium XIV (Bild nach dem lebenden Embryo). K : Chromatophorenkern, L Pig : Stellen lockerer Pigmentierung, Pigk'S : randständiger Pigmentkörnersaum, z Pigm : zentrale, konzentrierte Pigmentmasse, ZL : Zentrallücke. — Die Radiärfasern sind am lebenden Embryo nicht sichtbar.

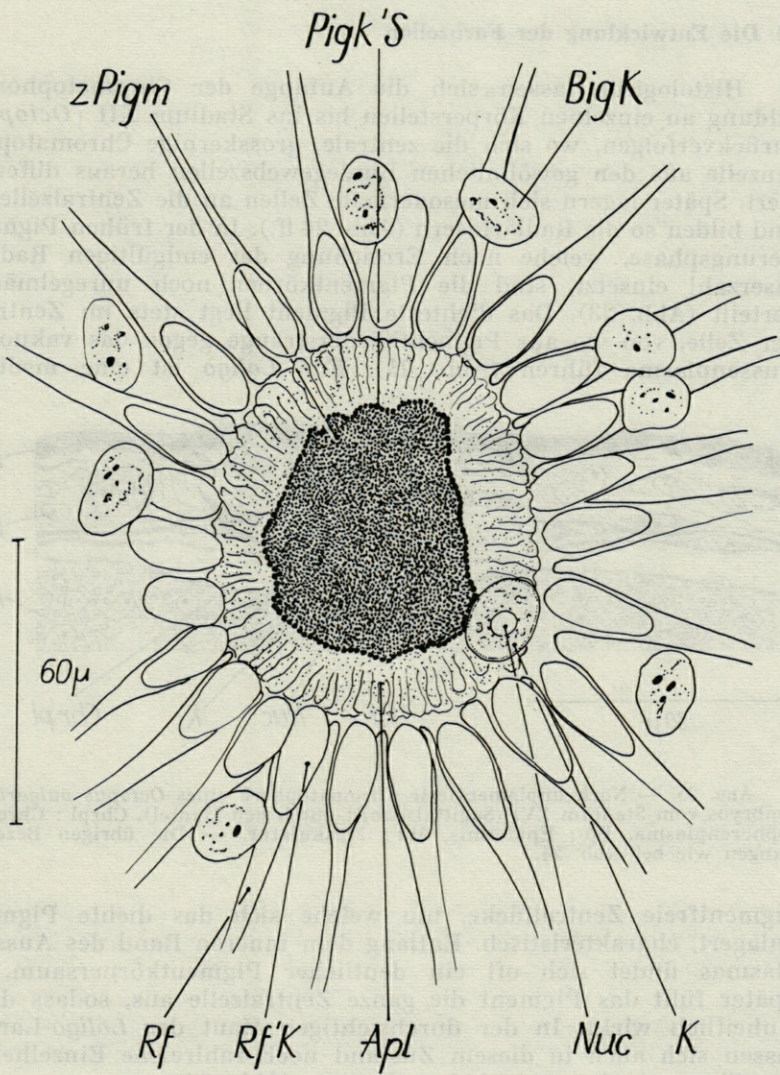


ABB. 24. — Kontrahierte Gelbzelle vom Rumpf eines frischgeschlüpften Jungtieres von *Loligo vulgaris* (Bild nach dem lebenden Tier). Apl : Aussenplasma, Big K : Bindegewebskern, Nuc : grosser Nucleolus des Chromatophorenkerns. Rf : Radiärfaser, Rf'K : Radiärfaserkern. — Die übrigen Bezeichnungen wie bei Abb. 23.

a) Die Entwicklung der Farbzellen

Histologisch lassen sich die Anfänge der Chromatophorenbildung an einzelnen Körperstellen bis ins Stadium XII (*Octopus*) zurückverfolgen, wo sich die zentrale, grosskernige Chromatophorenzelle aus den gewöhnlichen Bindegewebszellen heraus differenziert. Später lagern sich mesodermale Zellen an die Zentralzelle an und bilden so die Radiärfasern (Abb. 24 ff.). In der frühen Pigmentierungsphase, welche nach Erreichung der endgültigen Radiärfaserzahl einsetzt, sind die Pigmentkörner noch unregelmässig verteilt (Abb. 23). Das dichteste Pigment liegt stets im Zentrum der Zelle, von wo aus Pigmentkörnerstränge gegen das vakuolige Aussenplasma führen (Abb. 25). Für *Loligo* ist eine mediane

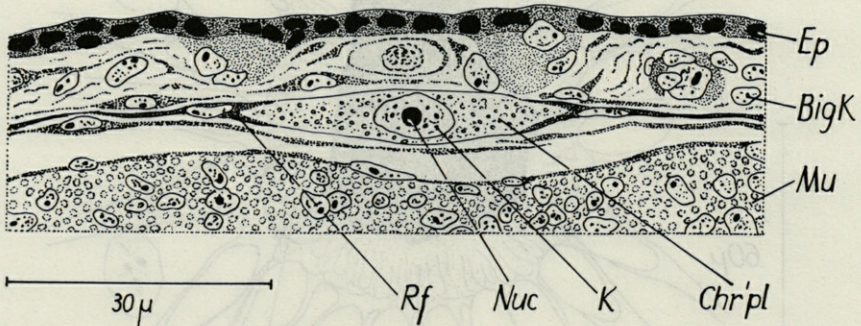


ABB. 25. — Noch unpigmentierte Chromatophore eines *Octopus vulgaris* — Embryos vom Stadium XVI (Sagittalschnitt durch den Mantel). Chrpl : Chromatophorenplasma, Ep : Epidermis, Mu : Muskulatur. — Die übrigen Bezeichnungen wie bei Abb. 24.

pigmentfreie Zentrallücke, um welche sich das dichte Pigment anlagert, charakteristisch. Entlang dem inneren Rand des Aussenplasmas findet sich oft ein deutlicher Pigmentkörnersaum. — Später füllt das Pigment die ganze Zentralzelle aus, sodass diese einheitlich wirkt. In der durchsichtigen Haut der *Loligo*-Larven lassen sich auch in diesem Zustand noch zahlreiche Einzelheiten der Chromatophorenstruktur erkennen (Abb. 24).

Im Laufe der Entwicklung ändert sich die Chromatophorenfarbe nicht nur durch die Zunahme der Pigmentkörnerzahl, sondern auch infolge einer echten Farbänderung des Pigmentes (Tabelle 10).

Während der ganzen frühen Pigmentierungsphase sind die Chromatophoren dauernd expandiert; die Fähigkeit zur Kontraktion tritt erst zwischen den Stadien XVI bis XVIII ein.

TABELLE 10

Uebersicht der Farben der Chromatophoren bei Embryonen verschiedener Tintenfischarten.

	Braunzellen			Gelbzellen			Iridocyten
	1. Auftreten	Schlüpfmuster expandiert kontrahiert		1. Auftreten	Schlüpfmuster expandiert kontrahiert		Schlüpfmuster
<i>Loligo</i>	hellrot	rot	rotschwarz				
	hellorange	braun	schwarz	hellgelb	dunkelgelb	braungelb	+
<i>Alloteuthis</i>		rot	rot				
	hellorange	braun	dunkelbraun	hellgelb	gelb	dunkelgelb	+
<i>Sepia</i>	hellgelb	braun	schwarz	hellgelb	gelb	orangebraun	+
<i>Septola</i>		dunkelbraun					+
	hellorange	braun	schwarz	hellgelb	gelb	braun	-
<i>Sepietia</i>		braun					-
		orangerot					
<i>Octopus</i>	hellorange	braun	schwarz	hellorange	gelb	orange	
						braun	-

Die Differenzierung der stets einzelligen Iridocyten erfolgt später als bei den Chromatophoren. Im Plasma, welches den stets zentral gelegenen Kern umgibt, entstehen sämtliche Iridosomen-Typen als plasmatische Differenzierungen.

b) Die Farbzelltypen

Die Chromatophoren sind mehrzellige Komplexe von veränderlicher Form, welche stets über der Iridocyten-schicht liegen.

Die weitere Unterteilung in verschiedene Farbvarianten, welche z.T. Ableitungen des gleichen Grundstoffes sind, ist vorwiegend ein biochemisches Problem. Eine eindeutige Abtrennung scheint speziell bei den variantenreichen Farbzellen adulter Tiere oft unmöglich. So sind beispielsweise die Braun- und Rotzellen, welche im Gegensatz zu den Gelbzellen gleichzeitig entstehen, wahrscheinlich nahe miteinander verwandt.

Die meisten Arten besitzen zumindest Braun- und Gelbzellen; immerhin kommt manchen Tiefen-Octopoden nur eine Farbsorte zu. — Bei den extrategumentalen Chromatophoren handelt es sich stets um Braunzellen.

Die Grösse der Farbzellen (Tabelle 11) ist einerseits vom Kontraktionszustand, andererseits auch von der Artzugehörigkeit abhängig. Transitorische Musterungen durchsichtiger Larven besitzen besonders grosse Chromatophoren.

TABELLE 11

Die Farbzellgrößen bei schlüpfreifen Embryonen verschiedener Cephalopodenarten. — Die Zahlen geben bei runden Farbzellen den Durchmesser, bei länglichen Chromatophoren die Masse für Länge und Breite.

Art	Farbzelltyp (Rumpf)	Kontrahiert	expandiert
<i>Sepia</i>	Braunzelle	ϕ 24- 30 μ	ϕ 96 μ ; 108 : 150 μ
	Gelbzelle Iridocyte	ϕ 12 μ 24-30 : 48 μ , 30 : 36 μ ϕ 30 μ	60 : 96 μ
<i>Sepioloa</i>	Braunzelle	ϕ 36-78 μ	216 : 264 μ 264 : 276 μ
	Gelbzelle	ϕ 18-24 μ	108 : 132 μ (halbexpandiert)
	Iridocyte	ϕ 45 μ ; 33 : 36 μ	
<i>Loligo</i>	Braunzelle	ϕ 36-60 μ	480 : 516 μ 400 : 580 μ
	Gelbzelle	ϕ 18-24 μ	156 : 300 μ
	Iridocyte	21 : 54 μ , 30 : 39 μ , 18 : 60 μ	
<i>Octopus</i>	Braunzellen :		120 : 300 μ
	tegumental	24 : 42 μ , 27 : 57 μ	200 : 340 μ
	extrategumental	57 : 66 μ , 60 : 90 μ 72 : 114 μ	210 : 280 μ 200 : 420 μ 300 : 384 μ

Die stets einzelligen Iridocyten (Flitterzellen) sind von unveränderlicher Form und erzeugen durch ihre runden, kantigen oder länglichen plasmatischen Differenzierungen, den Iridosomen, weisse oder metallisch schillernde Strukturfarbeneffekte. Entsprechend der Anordnung und Form der Iridosomen unterschied schon SCHAEFER zwei Typen, zu welchen auf Grund unserer Befunde freilich noch die Brilliantzellen dazu kommen :

1. Reflektorzellen : die meist sehr langen Iridosome liegen parallel zur Hautoberfläche.
2. Iridocyten (i.e.S.) : die relativ kurzen, runden Iridosome stehen senkrecht zur Hautoberfläche.
3. Die Brilliantzellen, welche z.B. bei *Sepioloa* schon früh auftreten, zeichnen sich durch sehr unterschiedlich geformte Iridosome aus.

c) Zur Musterwirkung der Farbzellen

Die Wirkung einer Zeichnung beruht vor allem auf der Anzahl der Chromatophoren, deren Grösse und den vorhandenen Farbzelltypen.

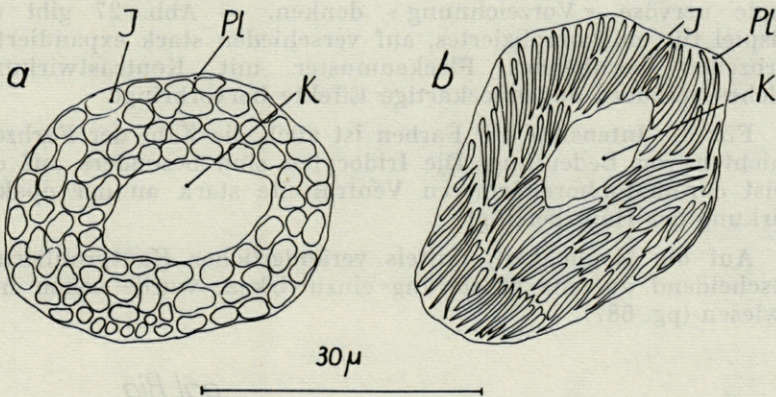


ABB. 26. — Iridocyten vom Rumpf einer frisch geschlüpften *Alloteuthis media* (Bilder nach dem lebenden Tier). a : Iridocyte, b : Reflektorzelle. — J : Iridosome, K : Kernregion, Pl : Plasma.

Besonders bei stark farbwechselnden Formen sind nur wenige Zeichnungselemente fest vorgebildet; bei *Sepia* durch die unveränderlichen Iridocyten, welche an bestimmten Stellen zu Flecken oder Bändern konzentriert liegen (vgl. etwa SCHAEFER und TINBERGEN). Auch die hellen Punkte vieler Octopoden, welche bei *Pteroctopus tetracirrus* eine warzenartige Hautprofilierung vortäuschen, beruhen auf konzentriert gelagerten Iridocyten. Bei den fast dauernd

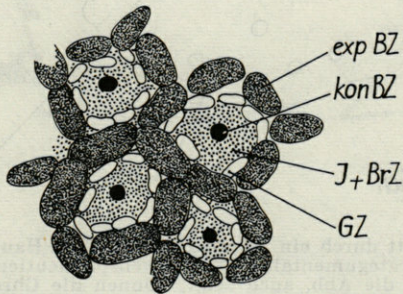


ABB. 27. — Fleckenzeichnung einer jungen *Sepiolo* von 25 mm dorsaler Mantellänge (vgl. Text). exp BZ : expandierte Braunzelle, kon BZ : kontrahierte Braunzelle, GZ : Gelbzelle, J+BrZ : Iridocyten und Brillanzellen.

sichtbaren zwei dunklen Rückenflecken von *Eledone moschata* liegen die Braunzellen besonders dicht.

Viele Fleckzeichnungen entstehen dagegen allein durch unterschiedliche Kontraktionszustände der Chromatophoren; bei komplizierten Musterformen liesse sich immerhin eine durch die Verteilung und Wirkung der Chromatophoren-Nervenfasern bedingte nervöse « Vorzeichnung » denken. — Abb. 27 gibt ein Beispiel für ein kompliziertes, auf verschieden stark expandierten Farbzellen beruhendes Fleckmuster mit Kontrastwirkung, welches geradezu augenfleckartige Effekte hervorbringt.

Für die Intensität der Farben ist auch die Zahl der Farbzellschichten von Bedeutung. Die Iridocyten sind besonders auf der meist chromatophorenärmeren Ventralseite stark an der opaken Wirkung der Haut beteiligt.

Auf die Möglichkeit, mittels veränderlicher Hautprofilierung entscheidend auf die Musterung einzuwirken, wurde schon hingewiesen (pg. 687).

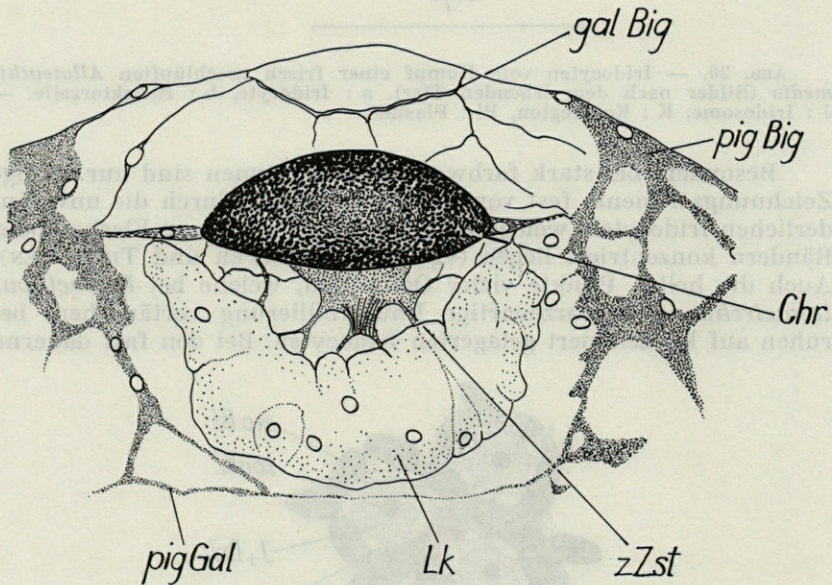


ABB. 28. — Schnitt durch ein Mantelorgan und die Haut von *Mastigoteuthis flammea* mit der extrategumentalen Bindegewebspigmentierung (vgl. Text (nach CHUN 1910)). — Wie die Abb. auch zeigt, können die Chromatophoren in den Leuchtorganen eine funktionelle Einheit mit dem Leuchtkörper bilden. gal Big : gallertiges Bindegewebe der Cutis, pig Big : pigmentierte Bindegewebszellen, Chr : Chromatophore, pig Gal : pigmentiertes Gallertgewebe, LK : Leuchtkörper, z Zst : zentraler Zellstrang.

TABELLE 12

Die Zahl der extrategumentalen Chromatophoren der dorsalen Mantelhöhle bei juvenilen und adulten Exemplaren von *Octopus vulgaris*.

♂		♀	
ventrale Mantellänge	Chromatophorenzahl	ventrale Mantellänge	Chromatophorenzahl
5 cm	38	6,5 cm	32
6	38	7,5	53
6,5	30	8	34
7	44, 46	8,5	30, 41
7,5	29	9,5	28, 30, 33, 34
8	33, 68	10	35
8,5	37, 44	11	27
9	26, 44	12	36, 69
9,5	40	13,5	59
10	35	14	30, 33
10,5	35, 38, 41, 46	14,5	38
11	37	15,5	45
12	32		
12,5	44		
13	35, 44, 57		
14	49		

Bei transparenten Musterformen sind auch die Beschaffenheit des Hintergrundes, sowie Licht- und Schattenwirkungen am Muster-effekt beteiligt. So ändern sich etwa bei *Loligo*-Larven die Farben in Durch- und Aufsicht wie folgt :

Farbzelltyp (kontrahiert)	Durchlicht	Aufsicht
Braunzellen	braun bis schwarz	schwarz
Rotzellen	rot bis schwarz	opak dunkelweinrot
Gelbzellen	gelb bis dunkelbraun	opak orange
Iridocyten	durchsichtig	± weisslich

Schliesslich kann das Muster auch durch extrategumentale Pigmentierungen beeinflusst werden. Da diese Möglichkeiten noch wenig bekannt sind, seien sie im folgenden Abschnitt näher besprochen.

d) Die extrategumentale Pigmentierung

1. Extrategumentale Chromatophoren

Diese kommen wahrscheinlich in der dorsalen Mantelhöhle aller Octopoden vor (Abb. 29). Bei *Scaevurgus unicirrhus* (eigene Befunde) und *Bolitaena diaphana* (CHUN, 1902, 1914) ist auch das Bindegewebe des ventralen Eingeweidessackes mit Chromatophoren besetzt, was in ähnlicher Weise für den Decapoden *Idiosepius paradoxa* (SASAKI) gilt. Gelegentlich finden sich auch bei *Octopus* vereinzelte ventrale extrategumentale Chromatophoren im Tintenbeutel, Mantelhöhlenseptum oder in anderen Organen (vgl. auch KLEMENSIEWICZ und FUCHS). Bei *Spirula* (CHUN 1914) greifen die tegumentalen Chromatophoren auf den vorderen Innenrand des Mantels über; bei verschiedenen Oegopsiden (*Illex coindetii*, *Ommatostrephes sagittatus* (eigene Befunde), *Calliteuthis ocellata* und anderen Histioeuthiden (CHUN, 1910)) ist sogar die ganze innere Mantelfläche pigmentiert. Wie eigene Befunde an *Illex* vermuten lassen, erscheinen diese Chromatophoren erst spät; halbwüchsige Tiere (dorsale Mantellänge : 11 cm) zeigten auf der Mantelinnenseite erst einen randständigen Chromatophorensaum.

Im Gegensatz zu diesen zumindest adult für die Musterung bedeutungslosen Pigmentierungen spielt die tiefere Armpigmentierung der Octopoden oft eine wesentliche Rolle. Diese mehr oder weniger tief in der Armmuskulatur gelegenen Farbzellen werden nach Entfernung der Hautschichten besonders gut sichtbar. Bei *Octopus* sind diese sehr kleinen Chromatophoren nur äusserst locker und unregelmässig verteilt und infolge der sehr dichten tegumentalen Pigmentierung äusserlich völlig unsichtbar. Dagegen stehen bei Tiefseeoctopoden, wo mindestens im Armbereich Iridocyten oft fehlen, die entsprechenden, hier meist grossen Chromatophoren relativ dicht und bauen zusammen mit den kleineren oberflächlichen Farbzellen ein einheitliches Musterbild auf (*Grimalditeuthis Richardi* (JUBIN, 1900), *Pteroctopus tetracirrhus*, *Scaevurgus unicirrhus*, *Bathypolypus sponsalis*). — Auch auf dem Kopf kommen unregelmässig verteilte extrategumentale Farbzellen vor; sie sind aber infolge ihrer tiefen Lage zwischen den Augäpfeln muster-mässig bedeutungslos.

2. Pigmentierte Bindegewebszellen

In der Cutis von Oegopsiden (*Mastigoteuthis*, *Bentoteuthis*, *Pterygioteuthis* (CHUN, 1910)) kommen ramifizierte Bindegewebszellen mit körnigem Pigment vor, welche bei *Mastigoteuthis* sogar den Hauptanteil an der Färbung bestreiten sollen (Abb. 28). Auf ähnliche Bindegewebsfärbungen muss wahrscheinlich auch die bei

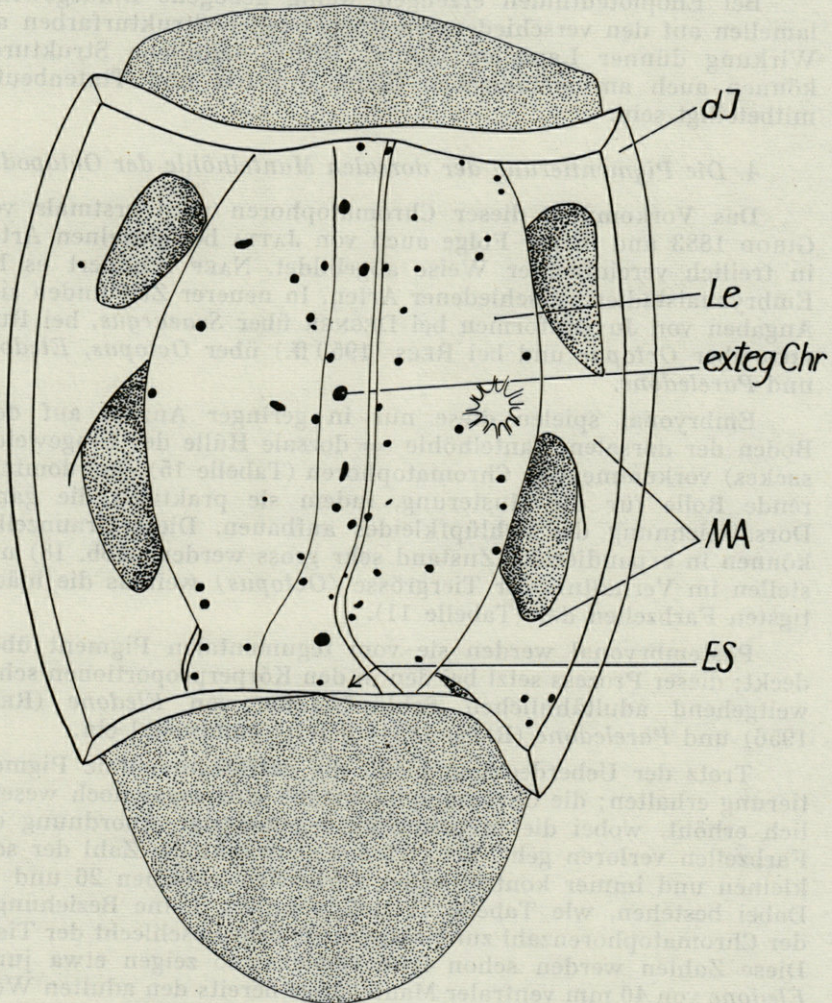


ABB. 29. — Schematische Ansicht der aufgeschnittenen dorsalen Mantelhöhle eines *Octopus vulgaris* von 8 cm ventraler Mantellänge. ES : Eingeweidesack, exteg Chr : extrategumentale Chromatophoren, dJ : dorsales Integument, Le : Leber, MA : Manteladduktoren.

manchen Oegopsiden zu beobachtende Färbung der inneren Organe zurückgeführt werden. Schliesslich findet sich im Unterhautbindegewebe von *Spirula* zerstreutes, feinkörniges Pigment in Form von kugeligen oder ovalen Schollen (CHUN, 1914).

3. Strukturfärbung

Bei Enoploteuthiden erzeugen wellig gebogene Bindegewebslamellen auf den verschiedensten Körperstellen Strukturfarben als Wirkung dünner Lamellen (CHUN, 1910). Aehnliche Strukturen können auch am metallischen Glanz von Iris und Tintenbeutel mitbeteiligt sein.

4. Die Pigmentierung der dorsalen Mantelhöhle der Octopoden

Das Vorkommen dieser Chromatophoren wird erstmals von GIROD 1883 und in der Folge auch von JATTA bei einzelnen Arten in freilich vereinfachter Weise abgebildet. NAEF schildert es bei Embryonalstadien verschiedener Arten. In neuerer Zeit finden sich Angaben von Juvenilformen bei DEGNER über *Scaevurgus*, bei RULLIER über *Octopus* und bei REES (1950 ff.) über *Octopus*, *Eledone* und *Pareledone*.

Embryonal spielen diese nur in geringer Anzahl auf dem Boden der dorsalen Mantelhöhle (= dorsale Hülle des Eingeweidesackes) vorkommenden Chromatophoren (Tabelle 15) eine dominierende Rolle für die Musterung, indem sie praktisch die ganze Dorsalzeichnung des Schlüpfkleides aufbauen. Diese Braunzellen können in expandiertem Zustand sehr gross werden (Abb. 18) und stellen im Verhältnis zur Tiergrösse (*Octopus*) weitaus die mächtigsten Farbzellen dar (Tabelle 11).

Postembryonal werden sie vom tegumentalen Pigment überdeckt; dieser Prozess setzt bei den in den Körperproportionen schon weitgehend adultähnlichen Schlüpfstadien von *Eledone* (REES, 1956) und *Pareledone* (REES, 1954) bereits embryonal ein.

Trotz der Ueberdeckung bleibt die extrategumentale Pigmentierung erhalten; die Chromatophorenzahl wird sogar noch wesentlich erhöht, wobei die ursprünglich regelmässige Anordnung der Farbzellen verloren geht. Bei *Octopus* schwankt die Zahl der sehr kleinen und immer kontrahierten Farbzellen zwischen 26 und 69. Dabei bestehen, wie Tabelle 12 dokumentiert, keine Beziehungen der Chromatophorenzahl zur Grösse, bzw. dem Geschlecht der Tiere. Diese Zahlen werden schon früh erreicht; so zeigen etwa junge *Eledone* von 40 mm ventraler Mantellänge bereits den adulten Wert.

Die Tatsache, dass die in den Artdiagnosen leider nur spärlich berücksichtigte Pigmentierung oft ein Merkmal von hohem taxonomischem Wert darstellt, zeigt sich auch hier. So könnten beispiels-

weise die lange miteinander vermischten zwei mediterranen *Eledone*-Arten (vgl. REES, 1956) allein auf Grund der extrategumentalen Chromatophoren der dorsalen Mantelhöhle geschieden werden :

	Zahl der extrategumentalen Mantelhöhlenchromatophoren von adulten Tieren
<i>Eledone moschata</i> ..	65 - 115 Chromatophoren
<i>Eledone cirrosa</i>	160 - 370 Chromatophoren

Auch die extrategumentalen Chromatophoren verschiedener Tiefenoctopoden, welche oft expandiert sind und sehr dicht stehen, zeigen durchaus arttypische Zahlenverhältnisse.

D. Die Typen der Schlüpfkleider und deren postembryonale Entwicklung

a) Loliginidae

1. *Loligo vulgaris*

Die mit relativ wenigen (oft unter 200 Chromatophoren), aber grossen Farbzellen ausgestatteten Jungtiere besitzen zwar Iridocyten, sind aber, da diese noch keine Strukturwirkung besitzen, voll transparent. Daher wirken die reich iridisierten Augen und die Tintendrüse als Musterorgane, zumal die Chromatophoren meist kontrahiert sind. Am vor allem beim Schwimmen spielenden Farbwechsel sind — im Gegensatz zu später — auch die Gelbzellen voll beteiligt. Der Trichter und die lateralen und ventralen Flossenteile bleiben pigmentfrei.

Die ventral eindeutig stärkere Pigmentierung ist auf die entsprechende Schwimmhaltung abgestimmt; die frischgeschlüpften Jungtiere schwimmen mit der Ventralseite nach oben, was mit dem Bau des inneren Dottersackes zusammenzuhängen scheint. Infolge der gegen dorsal gewinkelten Abknickung der beiden Dottersackzipfel liegt wahrscheinlich der Schwerpunkt des Embryos auf der Rückenseite. — Die Bevorzugung der Bauchseite zeigt sich besonders an den Armchromatophoren. Die ventral farblich reich ausgestatteten Tentakel, welche im Gegensatz zu ihrer später sehr unauffälligen Pigmentierung beim Aufbau des Schlüpfkleides eine dominierende Rolle spielen, sind dorsal pigmentfrei. Die kurzen dorsalen Armpaare besitzen nur 1-2 Chromatophoren. Die Dorsalarme sind meist

ohne Pigment (unter 420 Embryonen besaßen nur 40 Exemplare Chromatophoren auf den Dorsalarmen).

Auf Grund der freilich meist etwas ungenauen Larven-Abbildungen von VERRILL, BROOKS, BERRY und LANE darf geschlossen werden, dass die amerikanischen Arten (*Loligo pealii*, *opalescens*) etwas weniger Chromatophoren besitzen als der europäische *Loligo vulgaris*.

2. *Alloteuthis media*

Alle diese Charakteristika gelten auch für *Alloteuthis*; doch ist hier infolge der bereits leicht opak wirkenden Iridocyten die Transparenz etwas eingeschränkt.

Die geringere Chromatophorenzahl (unter 150) führt zu einer Vereinfachung des Kopfmusters. Die Tentakel besitzen nur zwei Farbzellreihen (*Loligo* : 3) mit maximal 12 (*Loligo* : bis 19) Chromatophoren; alle dorsalen Armpaare (D, DL, VL) bleiben unpigmentiert. Da der letzte Ausbau des dorsalen Kopfmusters durch die kleinen Gelbzellen fortfällt, besteht dieses meist nur aus 9 Chromatophoren.

Dagegen ist das ventrale Rumpfmuster mit seiner reihenförmigen Chromatophorenanordnung eher komplizierter, besonders, wenn man die entwicklungsgeschichtlichen Korrelationen zwischen Mantelwachstum und Farbzelldifferenzierung mitberücksichtigt.

3. Postembryonale Entwicklung

Bei beiden Arten muss unter grossen postembryonalen Veränderungen das transparente « Planktonter-Muster » in eine relativ opake Musterung übergeführt werden. Unter Vermehrung der Chromatophorenzahl — wobei die Verteilung der Iridocyten stets eine relativ lockere bleibt — wird zudem das ventro-dorsale Pigmentierungsgefälle in ein dorso-ventrales übergeführt. Das Farbspektrum der Chromatophoren wird durch das Auftreten von schwarzen, orangen, roten, braunen und gelben Farbnüancen wesentlich erweitert. Beim reifen Tier schliesslich formt sich ein besonders beim ♂ ausgeprägtes Hochzeitskleid (vgl. NAEF).

b) *Architeuthacea*

Die planktontischen Larven zeichnen sich meist durch chromatophorenarme Musterungen aus, wobei die sogenannten Rhycho-teuthis-Stadien der Ommatostrephiden auf ihren zu einer rüsselartigen Bildung verwachsenen Tentakeln keine Chromatophoren besitzen (Abb. 30). Dagegen weisen bei den anderen Larventypen unter den Armen meist die Tentakel die grösste Zahl von Farb-

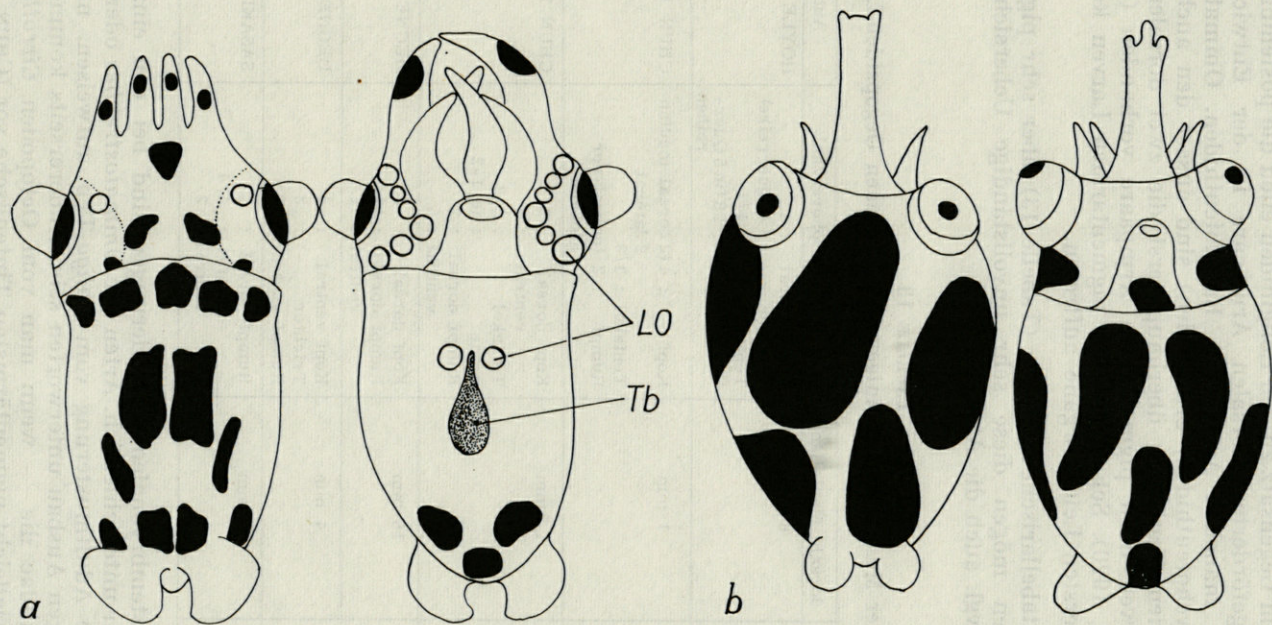


ABB. 30. — Oegopsiden-Larven (nach CHUN 1910). a : Larve von *Pterygioteuthis Giardi* (dorsale Mantellänge 3mm); LO : Leuchtorgane, Tb : Tintenbeutel — b : Ommatostrephiden-Larve (*Rhynchoteuthis*-Stadium) (dorsale Mantellänge 1,8 mm).

zellen auf. Im Gegensatz zu den Loliginiden eilen die postembryonal besonders geförderten dorsalen Armpaare in der Entwicklung voraus; bei manchen Arten (z.B. *Enoploteuthiden*, *Ommatostrephiden*, *Onychoteuthiden*, *Cranchiden*) sind ausser den auch hier dominierenden Tentakeln überhaupt erst die zwei dorsalen, bei jungen Larven noch pigmentlosen Armpaare vorhanden (CHUN, 1910; ISSEL, 1920). Schon bei sehr pigmentarmen Larven können bereits die ersten Leuchtorgane auftreten.

Einige tabellarische Angaben (Tabelle 13) über sehr pigmentarme Larven mögen diese sehr unvollständige Uebersicht beschliessen (vgl. auch die Abb. 30).

TABELLE 13

Uebersicht der Musterung bei einigen pigmentarmen Oegopsiden-Larven.

Art	dorsale Mantellänge	Chromatophorenzahl	Autor
<i>Calliteuthis</i>	6 mm	Kopf ventral : 4 Trichter : 4 (Querreihe) Tentakel : 1/1 Rumpf ventral : 28 (in 5 Querreihen)	HOYLE 1907
<i>Abraliopsis</i>	1 mm	Kopf : 4 (2 dorsal median 2 latéral) Tentakel : 3/3 Rumpf : 2 (dorsal vor Flossen)	CHUN 1910
<i>Onychoteuthis</i>	1,7 mm	Kopf dorsal : 2 ventral : 2 Tentakel : 2/2 Arme : je 1-2 Rumpf dorsal : 2 ventral : 5	CHUN 1910
<i>Taonidium pfefferi</i>	18 mm	Kopf dorsal : 5 Rumpf dorsal : 12 ventral : 12	DEGNER 1925
<i>Enoploion eustictum</i>	4 mm	Kopf ventral : 4 Trichter : 3 Rumpf ventral : 8	DEGNER 1925
<i>Gonatus fabricii</i>	11 mm	Rumpf dorsal : 2 lateral : 4/4 ventral : 2	SASAKI 1929

Die postembryonalen Veränderungen sind bei den einzelnen Formen sehr unterschiedlich. Arten wie *Ommatostrephes* oder *Illex*, welche eine Adultmusterung vom *Loligo*-Typ aufweisen, müssen einem starken Ausbau unterworfen sein. Andererseits kommen bei den Cranchiidae die — wenn man vom Octopoden *Cirrothauma* absieht — vielleicht pigmentärmsten Tintenfische vor (CHUN, 1910;

SASAKI), bei denen die postembryonalen Musterveränderungen entsprechend gering sind :

Pigmentierung adulter Cranchien (nach CHUN, 1910)

	Corynomma speculator	Cristalloteuthis glacialis	Teuthowenia antarctica
Kopf dorsal	1/2/1	2/3/2	3/3
ventral	2/2	4/4	3 (Trichter)
Tentakel	10/13	16/16	15/18
Arme	-	-	1/1 (Ventralarme)
Rumpf dorsal	17	23	14
ventral	11	21	28
Flossen	-	-	-

Speziell bei den Tentakeln sind diese Werte im einzelnen vielleicht etwas zu niedrig.

c) **Sepiidae**

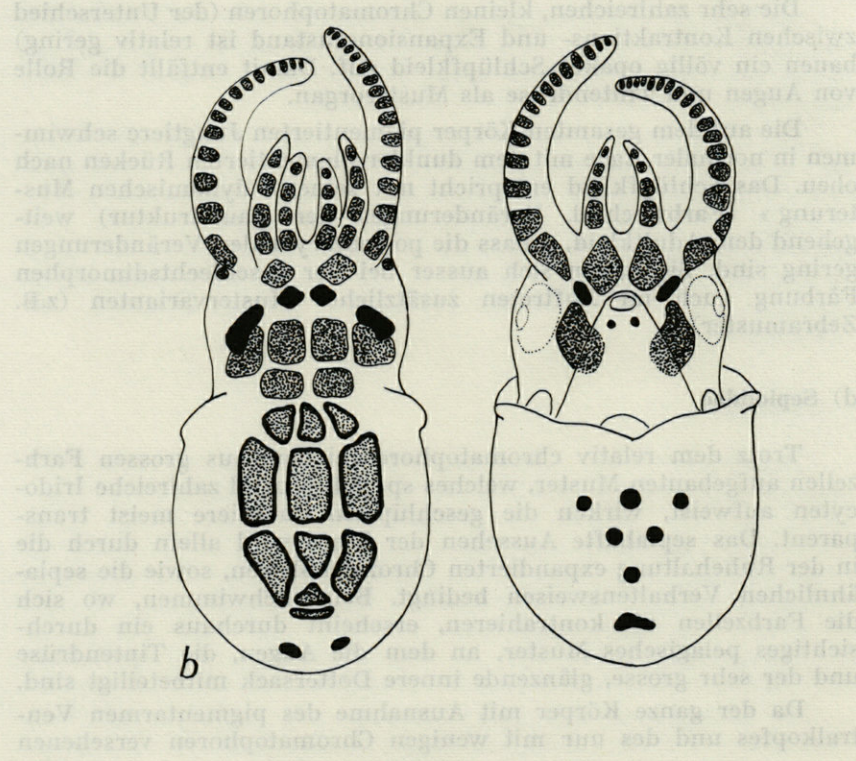
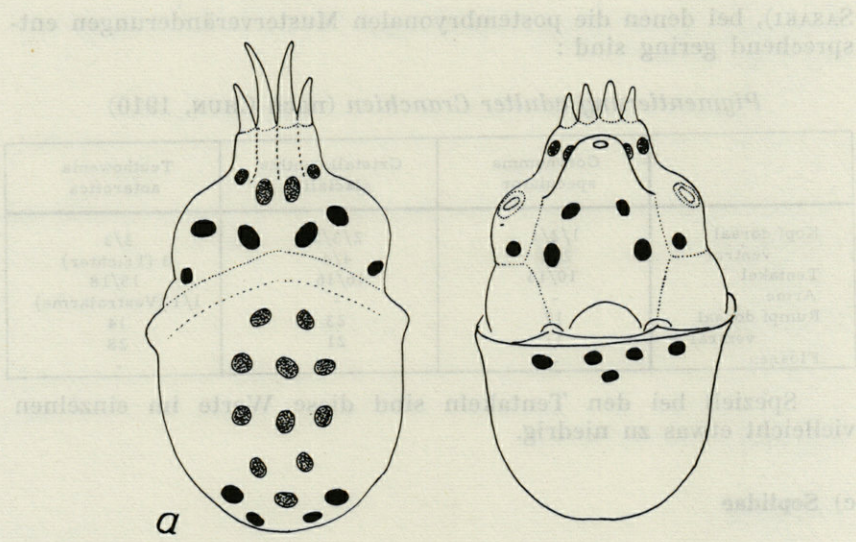
Die sehr zahlreichen, kleinen Chromatophoren (der Unterschied zwischen Kontraktions- und Expansionszustand ist relativ gering) bauen ein völlig opakes Schlüpfkleid auf. Damit entfällt die Rolle von Augen und Tintendrüse als Musterorgan.

Die auf dem gesamten Körper pigmentierten Jungtiere schwimmen in normaler Lage mit dem dunkler pigmentierten Rücken nach oben. Das Schlüpfkleid entspricht mit seiner « dynamischen Musterung » (Farbwechsel, Veränderungen der Hautstruktur) weitgehend dem Adultkleid, sodass die postembryonalen Veränderungen gering sind. Sie zeigen sich ausser bei der geschlechtsdimorphen Färbung auch im Auftreten zusätzlicher Mustervarianten (z.B. Zebmuster).

d) **Sepiolidae**

Trotz dem relativ chromatophorenreichen, aus grossen Farbzellen aufgebauten Muster, welches speziell ventral zahlreiche Iridocyten aufweist, wirken die geschlüpften Jungtiere meist transparent. Das sepiahafte Aussehen der Tiere wird allein durch die in der Ruhehaltung expandierten Chromatophoren, sowie die sepiaähnlichen Verhaltensweisen bedingt. Beim Schwimmen, wo sich die Farbzellen oft kontrahieren, erscheint durchaus ein durchsichtiges pelagisches Muster, an dem die Augen, die Tintendrüse und der sehr grosse, glänzende innere Dottersack mitbeteiligt sind.

Da der ganze Körper mit Ausnahme des pigmentarmen Ventralkopfes und des nur mit wenigen Chromatophoren versehenen



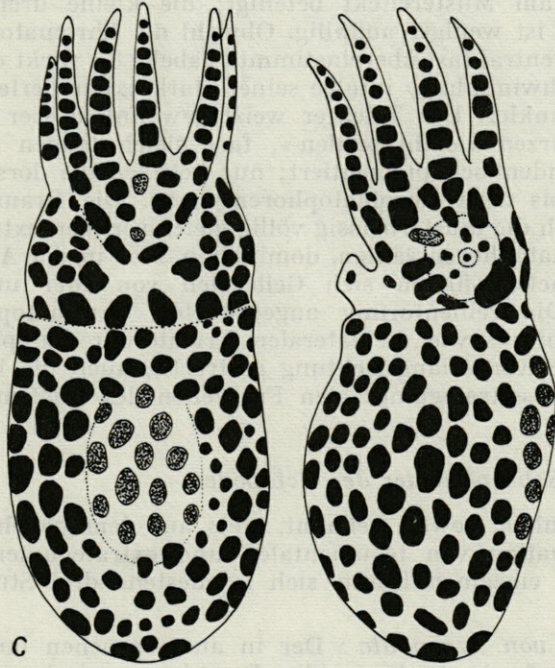


ABB. 31. — Verschiedene Typen von Octopoden-Larven (vgl. Text). — a : Schlüpfreifer *Argonauta argo*-Embryo (dorsale Mantellänge 0,9 mm (nach NAEF)). — b : *Octopus defilippi*-Larve von 6 mm Länge (nach ISSEL 1925). — c : *Eledone cirrosa*-Larve (dorsale Mantellänge 3,75 mm (nach REES 1956)).

Trichters weitgehend ähnlich pigmentiert ist, beruht der starke dorso-ventrale Färbungsunterschied vor allem auf verschiedenen Expansionszuständen der Farbzellen. Entgegen *Loligo* entfällt der pigmentarme Lateralstreifen; die embryonal angedeutete schmale pigmentfreie Zone zwischen Flosse und Mantelrand verschwindet schon im Stadium XVIII.

Da die Adulttiere (ausser *Rossia*) meist relativ wenige Chromatophoren aufweisen und die sexuellen Unterschiede der Färbung gering sind, finden nur relativ kleine postembryonale Musteränderungen statt.

e) **Octopoda**

1. *Octopus vulgaris*

Das aus wenigen (unter 90), aber sehr grossen Chromatophoren aufgebaute, iridocytenfreie Muster ist voll transparent. Die Augen

sind stark am Mustereffekt beteiligt; die kleine dreieckförmige Tintendrüse ist weniger auffällig. Obwohl die Chromatophorenzahl dorsal und ventral fast übereinstimmt (Tabelle 8), wirkt der Rücken (normale Schwimmlage) infolge seiner stark expandierten Chromatophoren dunkler. Der Trichter weist gewöhnlich vier Farbzellen auf. Die kurzen « embryonalen », fast gleich langen Arme sind weitgehend identisch pigmentiert; nur besitzen die dorsalen Arme meist ein bis zwei Chromatophoren mehr. Die Braunzellen, zu welchen auch die mustermässig völlig gleichwertigen extrategumentalen Chromatophoren zählen, dominieren. Nur in der Augenregion und im Nacken finden sich Gelbzellen von eher unauffälliger Wirkung. Die reihenförmig angeordneten Chromatophoren des Ventralrumpfes sowie die lateralen Trichterchromatophoren sind stark in der Körperlängsrichtung gestreckt; auch die kreisförmig angeordneten extrategumentalen Farbzellen des Rückens sind polarisiert.

2. Die Schlüpfkleider der Octopoden

Sie beruhen, soweit bekannt, stets auf dem gleichen Prinzip der Kombination von tegumentalen und extrategumentalen Elementen. Im einzelnen lassen sich mindestens drei Stufen unterscheiden :

1) *Typ von Argonauta* : Der in ausgesprochen larvalem Zustand schlüpfende Embryo (die Dorsalarms sind am längsten (NAEF)) besitzt nur wenige Chromatophoren (Abb. 31 a).

2) *Typ von Octopus* : Die relativ kurzen Arme zeigen noch stark larvalen Charakter. Die Chromatophorenzahl ist stark gestiegen, was besonders auch für die Armpigmentierung gilt.

Die Artunterschiede sind gering (vgl. etwa *Octopus defilippi* (ISSEL, 1925, Abb. 31 b), *macropus* (REES, 1955), *salutii* (NAEF)). So besitzt etwa *Octopus macropus* zahlreichere, aber etwas kleinere extrategumentale Chromatophoren als *vulgaris*. Auch *Scaeuergus*-Larven sind ähnlich (DEGNER, 1925; REES, 1954 a).

3) *Typ von Eledone* : *Eledone* (REES, 1956) und *Pareledone* (REES, 1954) schlüpfen mit langen Armen und einer starken Pigmentierung, wobei die extrategumentalen Pigmentzellen bereits von den tegumentalen überdeckt sind (Abb. 31 c).

3. Postembryonale Entwicklung

Entsprechend dem stark larvalen Charakter der Jungtiere sind die Veränderungen gross. Sie beginnen mit dem Ausbau der Armpigmentierung (vgl. REES, 1950 und LANE) und umfassen im weiteren die folgenden Punkte :

1) Bei der Umkehr des tegumentalen ventro-dorsalen Pigmen-

tierungsgefälles muss praktisch die ganze Dorsalseite neu pigmentiert werden. Auch die Zahl der extrategumentalen Chromatophoren wird vermehrt, was aber für die Musterung ohne Bedeutung bleibt.

2) Fast alle Gelbzellen und sämtliche Iridocyten werden neu gebildet.

3) Parallel dazu wird unter Verlust der Kölliker'schen Büschel die Haut umgebaut; ihre stark veränderlichen Profilierungen werden, ähnlich wie bei *Sepia*, beim Musteraufbau mit eingesetzt.

Bei pigmentarmen Formen ist der Umbau weniger umfangreich. Zu solchen gehören etwa *Tremoctopus hyalinus* (Joubin, 1900; Chun, 1914) oder die durchsichtige *Cirrothauma murrayi*, welche nur eine ventrale, zwischen den Flossen gelegene Farbzelle aufweist (Chun, 1914).

E. Die Variabilität des Schlüpfkleides

a) Problemstellung

Von manchen Autoren (vgl. etwa Robson, Williams und Rees, 1950) wird bei Embryonal- und Jugendstadien die gesetzmässige Verteilung der wohldefinierbaren Chromatophoren hervorgehoben, wobei schon embryonal eine ausgeprägte Symmetrie (Solger, Joubin, 1891; Chun, 1910; Fuchs) vorhanden ist. Grimpe postuliert sogar eine fast absolut charakteristische Verteilung der Farbzellen im Schlüpfmoment.

Diese Tatsache lässt sich — was bisher nur von Sasaki für *Ommastrephes sloani pacificus* postuliert und erst durch unsere Arbeit auf breiterer Basis angewendet wurde — zur Bestimmung von Embryonalstadien ausnutzen. Dagegen wurden schon von verschiedenen Autoren (Degner, Issele, 1920 u.a.) die Chromatophoren zur Definierung von Postembryonalstadien benutzt, wobei die Nackenchromatophoren eine dominierende Rolle spielen. Berry betont, dass sich Jugendstadien auf Grund ihrer einfacheren Pigmentierung oft besser unterscheiden lassen als Adulttiere.

Doch wird — mit Ausnahme von Naef (an Rhynchoteuthis-Stadien) — die schon embryonal auftretende Variabilität des Schlüpfkleides übersehen. Es scheint daher gegeben, das Schlüpfkleid einer Art statistisch auf seine Variantenbildung hin zu untersuchen; dazu ist *Octopus* wegen seiner geringen Chromatophorenzahl besonders günstig. Wir geben nur die wesentlichsten Resultate; Einzelheiten sind auch aus den auszugsweise wiedergegebenen Tabellen ersichtlich.

TABELLE 14

Variationen des ventralen Rumpfmusters vom schlüpfreifen *Octopus vulgaris*. Neben der Gesamtzahl der Chromatophoren (Z) wird auch die Zahl der Farbzellreihen (R), sowie die Anordnung der Chromatophoren (regelmässig, unregelmässig oder Betonung von Längs- oder Querrichtung (vgl. Abb. 32)) berücksichtigt.

Z/R	quer		längs		regelmässig		unregelmässig		Total
11/3			2				1		3
12/3			1						
12/4			1		2		1		5
13/3	1						2		
13/4	2		6		3		7		32
13/5	1		6				4		
14/3	1				2		1		
14/4	6		9		14		13		62
14/5	3		6		5		2		
15/3	1				2		5		
15/4	8		19		14		15		120
15/5	9		19		12		16		
16/3			1						
16/4	5		9		4		20		
16/5	7		33		26		25		132
16/6			1				1		
17/4	1		3		2		9		
17/5	16		29		19		42		126
17/6	1		3				1		
18/4			3		5		4		
18/5	8		17		11		32		89
18/6	1		3				4		
18/7							1		
19/5	5		13		4		19		48
19/6	2				2		3		
20/4					2				
20/5	3		4		1		6		21
20/6	2		1				2		
21/5	2		2				5		14
21/6	2						3		
22/5							1		
22/6					1		1		3
23/6							1		1
Total	87	13,2 %	191	29,1 %	131	20,0 %	247	37,7 %	

Ein Musterbild kann sich auf zwei Arten verändern :

1) Der vor allem dorsal spielende Farbwechsel ermöglicht eine beträchtliche Veränderung des Musters, wobei falscherweise der Eindruck einer echten Variantenbildung entstehen kann. Er kann einzelne Chromatophoren oder die Gesamtmusterung erfassen und erlaubt zwei Veränderungsmöglichkeiten der Chromatophorenform, die Aenderung des Expansionszustandes sowie Lageverschiebungen der Chromatophorenachsen.

2) Als « echte Varianten » können dagegen nur Muster angesprochen werden, welche sich in Zahl und Anordnung der Chromatophoren voneinander unterscheiden.

b) Die Mustervariabilität in den verschiedenen Körperregionen von *Octopus vulgaris*

1. Ventraler Rumpf (Tabelle 14)

Die Pigmentierung besteht gewöhnlich aus 15 - 18 Chromatophoren, kann aber zwischen 11 bis 24 Farbzellen (Abb. 33 c) schwanken. Auffallend ist die Tendenz zur Anordnung in Reihen (Abb. 32), wobei speziell Längsreihen bevorzugt werden; immerhin ist auch der Prozentsatz von unregelmässig angeordneten Chromatophoren relativ hoch.

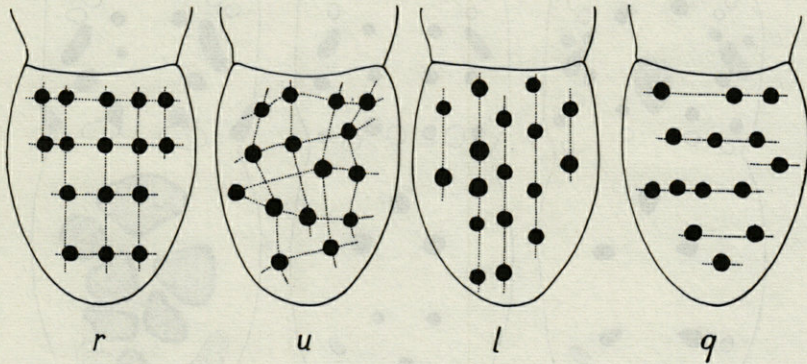


ABB. 32. — Die vier Typen des ventralen Rumpfmusters vom schlüpfreifen *Octopus vulgaris*. — r : regelmässige, u : unregelmässige Anordnung der Chromatophoren, l : Anordnung der Farbzellen in Längsreihen, q : Anordnung derselben in Querreihen.

Wenn man die Kombination von Chromatophorenzahl und der tabellarisch nicht erfassbaren individuellen Anordnung jeder einzelnen Farbzelle in Betracht zieht, ergibt sich eine Fülle von individuellen Unterschieden (Abb. 33).

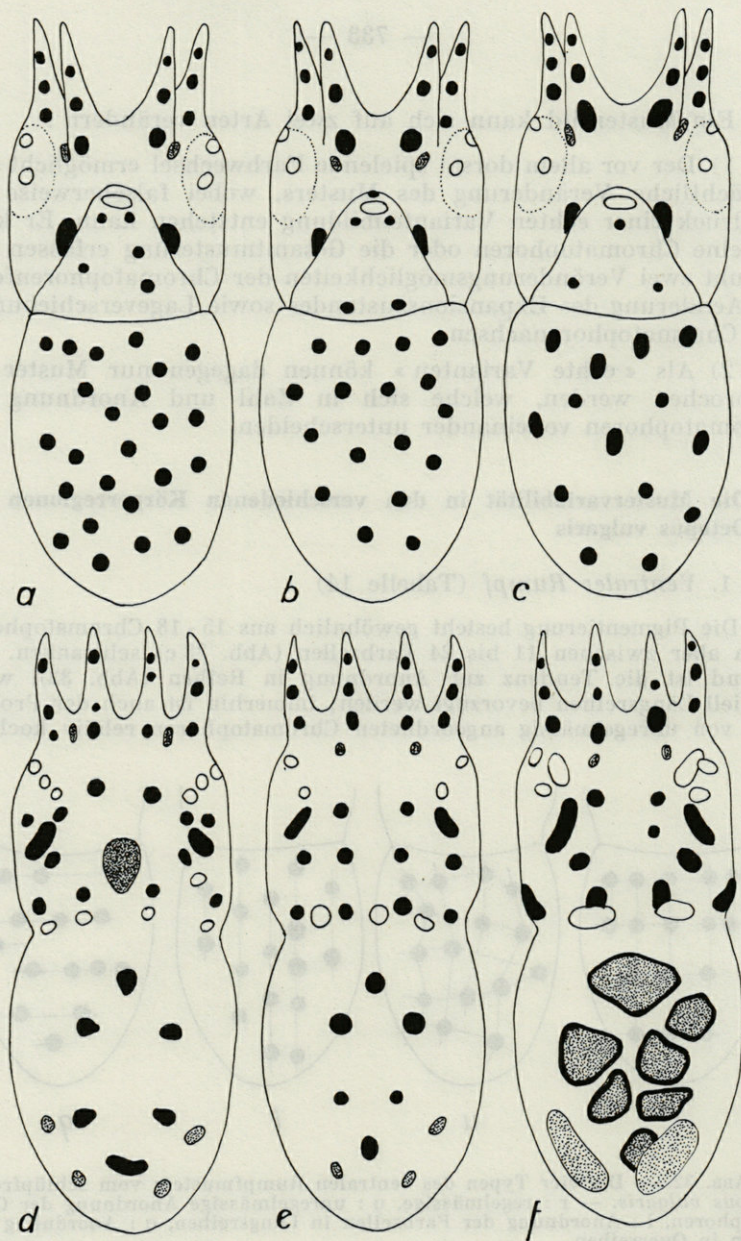


ABB. 33. — Einige Mustervarianten von frisch geschlüpften Jungtieren von *Octopus vulgaris*. — a-c: Fälle von abnormen Trichterpigmentierungen; man beachte gleichzeitig die unterschiedliche Zahl der ventralen Rumpfchromatophoren (a mit 24). — d: Kompliziertes Kopfmuster mit einer grossen medianen Chromatophore und vielen zusätzlichen Gelbzellen; 4 Nackengelbzellen. — e: Symmetrisch angeordnete zusätzliche Kopfchromatophoren; 3 Nackengelbzellen; assymmetrische tegumentale Chromatophoren des dorsalen Rumpfes. — f: Kopfmuster mit einer zusätzlichen assymmetrischen Chromatophore; unregelmässige extrategumentale Chromatophoren der dorsalen Mantelhöhle.

2. Dorsaler Rumpf (Tabelle 15)

Die häufigste Anordnung besteht aus 6, relativ oft auch aus 7 extrategumentalen und einem Paar seitlich davon gelegener tegumentaler Chromatophoren; es besteht bei beiden Farbzelltypen die Tendenz zur Symmetrie. Auch hier sind bei Berücksichtigung der unterschiedlichen, gelegentlich sogar exzentrischen Lage (Abb. 33 f) der extrategumentalen Braunzellen die Variationen beträchtlicher als die in der Tabelle gegebenen Möglichkeiten, wenn auch nicht so gross wie auf dem Bauch.

TABELLE 15

Variationen des dorsalen Rumpfmusters vom schlüpfreifen *Octopus vulgaris*. — x : Zahl der extrategumentalen Chromatophoren; seitlich von x die Zahl der links bzw. rechts gelegenen tegumentalen Farbzellen.

X	1/x/1		1/x/2		2/x/1		2/x/2		Total
	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%	Zahl	%	
5	18		4		4		2		28
6	414		104		98		18		634
7	264		46		48		18		376
8	42		12		8				62
9	10				2		2		14
10							2		2
Total	748	67,0	166	14,9	160	14,3	42	3,8	

TABELLE 16

Variationen des ventralen Kopfmusters vom schlüpfreifen *Octopus vulgaris*. — AGZ : Augengelbzellen, TrChr : Trichterchromatophoren (umfassen auch die zwei lateral neben dem Trichter gelegenen Farbzellen), V, VL : Chromatophoren des Ventral- bzw. des Ventrolateralarmes. Ausser den angegebenen Kombinationen kommen weitere 39, sich auf 92 Tiere (= 17,5 %) aufteilende Mustertypen vor.

VL	Linke Kopfseite			rechte Kopfseite				Zahl der Jungtiere	%
	V	AGZ	Tr Chr	Tr Chr	AGZ	V	VL		
3	4	1	3	3	1	4	3	221	42,1
3	5	1	3	3	1	4	3	68	12,9
3	5	1	3	3	1	5	3	57	10,9
3	4	1	3	3	1	5	3	42	8,0
3	3	1	3	3	1	3	3	13	2,5
4	5	1	3	3	1	4	3	11	2,1
4	4	1	3	3	1	4	3	11	2,1
4	5	1	3	3	1	5	3	10	1,9

3. Ventraler Kopf (Tabelle 16)

Wir zählen dazu auch die wirkungsmässig zur Kopfzeichnung gehörenden Trichterchromatophoren (Tabelle 17). Diese liegen in über-

TABELLE 17

Die Symmetrieverhältnisse der Trichterchromatophoren beim schlüpfreifen *Octopus vulgaris* (die zwei lateral neben dem Trichter gelegenen Farbzellen sind mitberücksichtigt).

Trichterchromatophoren			Zahl der Jungtiere	%
links	median	rechts		
3		3	500	95,8
4		3	10	1,9
3		4	8	1,5
2		3	1	0,2
3	1	3	1	0,2
2	1	2	1	0,2
1	1	1	1	0,2

wiegender Mehrheit völlig symmetrisch und gehören zu den stabilsten Musterelementen. Unter den Ausnahmefällen (Abb. 33 a-c) ist besonders ein Embryo mit einer oberhalb der Trichteröffnung gelegenen Chromatophore zu erwähnen (Abb. 33 b).

Auch das eigentliche, chromatophorenarme Kopfmuster ist regelmässig; die ansehnliche Zahl von 47 Mustervariationen wird fast ausschliesslich durch die differierenden Armpigmentierungen bedingt.

4. Dorsaler Kopf (Tabelle 18)

Die zahlreichen Varianten des Dorsalkopfes sind zum Teil durch die an sich grössere Chromatophorenzahl bedingt. Zu den 134 tabellarisch erfassten Mustern kommen in Wirklichkeit noch viel mehr hinzu, da wir ja nur die Zahl, nicht aber die Anordnung festhalten. Immerhin zeigen sich 29,8 % völlig regelmässige Kopfzeichnungen.

Für die vielen Varianten ist besonders die Armpigmentierung und in bescheidenerem Masstab auch die zwischen 2 - 4 schwankende Zahl der Nackengelbzellen verantwortlich. Einige auf dem Auftreten neuer Kopfchromatophoren beruhende Varianten gibt Abb. 33 d-f. Gewisse Unterschiede bestehen auch bei den lateralen Gelbzellen über den Augen (Abb. 34); diese wurden freilich zur Vereinfachung in den Tabellen nicht berücksichtigt. Dagegen ergibt eine genauere Analyse der einzelnen Musterkomponenten eine grosse Stabilität der basalen, über den Nackengelbzellen gelegenen Braunzellen, sowie auch der Augenchromatophoren.

TABELLE 18

Variationen des dorsalen Kopfmusters vom schlüpfreifen *Octopus vulgaris*. GZ: Gelbzellen der Nackenregion; im übrigen gelten die Abkürzungen von pg. 657. — Es kommen noch weitere 118, sich auf 190 Tiere (= 31,9 %) verteilende Mustertypen vor.

linke Kopfseite			rechte Kopfseite			GZ	Zahl der Jungtiere	%
DL	D	Kd	Kd	D	DL			
3	4	7	7	4	3	2	104	17,5
3	4	7	7	3	3	2	41	6,9
2	3	7	7	3	2	2	34	5,7
3	3	7	7	3	3	2	28	4,7
3	4	8	7	4	3	2	27	4,5
3	4	7	7	4	3	3	25	4,2
3	3	7	7	4	3	2	24	4,0
2	4	7	7	4	3	2	23	3,9
3	4	7	8	4	3	2	22	3,7
2	3	7	7	3	2	3	13	2,2
3	4	7	7	4	2	2	12	2,0
3	4	7	7	3	2	2	12	2,0
3	3	7	7	3	2	2	12	2,0
3	4	8	8	4	3	2	11	1,9
3	4	7	7	3	3	3	9	1,5
2	3	7	7	3	3	2	8	1,4

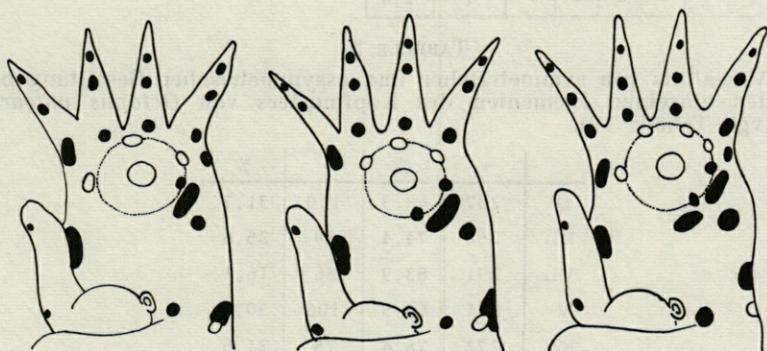


ABB. 34. — Einige Varianten der Augenzeichnung bei frisch geschlüpften Jungtieren von *Octopus vulgaris* (vgl. Text).

c) Symmetrieverhältnisse

Zur Prüfung, ob die zwei lateralen Körperhälften in der Pigmentierung übereinstimmen, eignet sich die Kopfpigmentierung besonders gut. Auch der dorsale Rumpf ist infolge der spärlichen tegumentalen Chroma-

TABELLE 19

- a. Die Symmetrieverhältnisse der Kopfmusterung beim schlüpfreifen *Octopus vulgaris*. Bei einer gleichen, sich auf der linken und rechten Körperseite entsprechenden Chromatophorenzahl wird ein +-, bei ungleicher Zahl ein —Zeichen gesetzt. — Bei 110 weiteren Exemplaren (= 31,6 %) kommen noch 47 zusätzliche Typen vor.
 b. Die Anzahl der +-Kolonen bei den einzelnen Larven.

								a					b		
VL	V	Kv	DL	D	Kd	GZ	Zahl der Jungtiere	%	Anzahl der +- Kolonen	Zahl der Jungtiere	%				
+	+	+	+	+	+	+	60	17,3							
+	+	+	+	-	+	+	28	8,0	0	0	0,0				
+	+	+	-	+	+	+	27	7,6	1	0	0,0				
+	-	+	+	+	+	+	24	7,0	2	1	0,3				
+	+	+	+	+	+	-	21	6,0	3	14	4,0				
+	+	+	+	+	-	+	16	4,6	4	54	15,5				
-	+	+	+	+	+	+	12	3,5	5	86	24,7				
+	-	+	+	-	+	+	12	3,5	6	133	38,3				
+	+	+	-	-	+	+	9	2,6	7	60	17,2				
+	+	+	-	+	+	-	8	2,3							
+	-	+	+	+	+	-	7	2,0							
+	-	+	+	+	-	+	7	2,0							
+	+	+	+	-	+	-	7	2,0							

TABELLE 20

Das Verhältnis von symmetrischer und asymmetrischer Gestaltung bei den einzelnen Elementen des Kopfmusters von *Octopus vulgaris* (vgl. Tabelle 19).

	+	%	-	%
D	237	68,3	110	31,7
DL	258	74,4	89	25,6
VL	291	83,9	56	16,1
V	241	69,5	106	30,5
Kd	272	78,4	75	21,6
GZ	265	76,4	82	23,6
Kv	338	97,4	9	2,6

TABELLE 21

Die Symmetrieverhältnisse des Kopfmusters beim schlüpfreifen *Loligo vulgaris* (Paralleltabelle zur Tabelle 19). Ausser den in Tabelle 21 a angegebenen Kombinationen kommen bei 168 Exemplaren (= 40,1 %) noch 62 weitere Typen hinzu.

T	V	Kv	VL	DL	Kd	Zahl der Jungtiere	%
-	+	-	+	+	-	35	8,3
-	+	+	+	+	-	28	6,7
-	-	-	+	+	-	26	6,2
-	+	+	+	+	+	20	4,8
+	+	-	+	+	-	17	4,0
-	+	-	+	+	+	16	3,8
+	-	-	+	+	-	13	3,1
-	-	+	+	+	+	13	3,1
+	+	+	+	+	-	13	3,1
+	+	+	+	+	+	12	2,9
-	-	-	+	+	+	12	2,9
-	+	+	+	-	-	9	2,1
-	-	-	+	-	+	8	1,9
-	+	-	+	-	-	8	1,9
+	+	-	+	+	+	7	1,7
-	-	+	+	+	-	7	1,7
+	-	+	+	+	+	7	1,7

a

Anzahl der +-Koloßen	Zahl der Jungtiere	%
0	4	1,0
1	17	4,0
2	74	17,7
3	135	32,2
4	121	28,9
5	56	13,3
6	12	2,9

b

TABELLE 22

Das Verhältnis von symmetrischer und asymmetrischer Gestaltung bei den einzelnen Elementen des Kopfmusters von *Loligo vulgaris* (Paralleltabelle zur Tabelle 20).

	+	%	-	%
D	39	97,5	1	2,5
DL	318	75,9	101	24,1
VL	238	56,8	181	43,2
T	130	31,0	289	69,0
V	252	60,1	167	39,9
Kd	174	41,5	245	58,5
Kv	198	47,3	221	52,7

tophoren günstig; hier ergibt sich mehrheitlich eine symmetrische Anordnung.

Auf dem Kopf (Tabellen 19 und 20) zeigen sich grössere Assymmetrien. Immerhin kommen unter 350 Tieren 60 völlig symmetrische Kopfzeichnungen vor. Die Assymmetrien gehen vor allem auf das Konto des Dorsalkopfes und der Arme, während die Chromatophorenverteilung auf dem Ventralkopf viel regelmässiger ist (Tabelle 20). Die Chromatophoren der einzelnen Armpaare sind mehrheitlich symmetrisch, wobei die Ventrolateralarme besonders hervorzuheben sind. — Die grosse Zahl von assymmetrischen Kopfmustern wird verständlich, wenn man bedenkt, dass ja dazu nur ein einzelnes Armpaar ungleich zu sein braucht. Es sei aber festgehalten, dass bei *Octopus* — im Gegensatz zu *Loligo* — in keiner einzigen Zone die assymmetrischen Gestaltungen überwiegen.

d) Vergleich mit *Loligo*

Um die allgemeine Verbreitung der Mustervarianten zu dokumentieren, wurden die Untersuchungen noch auf *Loligo* (speziell die Kopfmusterung) ausgedehnt. Bei der Auswertung zeigte es sich bald, dass die Aufstellung von Zusammenfassungen in der Art der Tabellen 16 und 18 hier sinnlos ist, da kaum zwei völlig gleiche Embryonen vorkommen. Die stark in der Anzahl variierenden Tentakelchromatophoren (11-21), welche zudem häufig assymmetrisch liegen (Tabelle 22), sind dabei wesentlich beteiligt. — Wir beschränken uns daher auf die Darstellung der Symmetrieverhältnisse (Tabellen 21 und 22).

Erwartungsgemäss sind die Assymmetrien häufiger als bei *Octopus*. So kommen unter 420 Exemplaren nur 12 völlig symmetrische Tiere vor, und auf die meisten Individuen fallen in den Tabellen zwei bis vier unregelmässige Musterzonen. Dabei ist auf dem Kopf (dorsal und ventral) sowie ganz extrem auf den Tentakeln die unregelmässige Anordnung häufiger als die symmetrische.

Für diese Untersuchungen eignet sich der chromatophorenreiche Rumpf weniger. Immerhin kann mit den von uns als « dorsales Grundmuster » bezeichneten Elementen auch hier die Variabilität demonstriert werden. Dieses besteht aus schon frühzeitig embryonal über dem inneren Dottersack gesetzmässig auftretenden Farbzellen. Ueber den zwei Dottersackschenkeln liegen drei oder vier basale, über dem unpaaren Teil ein bis vier mediane Chromatophoren (Abb. 2 und 4), welche sich häufig noch im Schlüpfmoment durch ihren grösseren Durchmesser von den später entstandenen Farbzellen unterscheiden. Es sei in diesem Zusammenhang auch auf Oegopsiden-Larven wie *Ancistroteuthis Lichtensteini* (NAEF) oder *Teleoteuthis caribea* (CHUN, 1910) hingewiesen, welche auf dem medianen Dorsalrumpf ebenfalls dunkler pigmentierte Chromatophoren besitzen.

Bei *Loligo* zeigt sich, dass bei aus ganz verschiedenen Laichen stammenden Tieren mit überwiegender Mehrheit die 4/2 Kombination bevorzugt wird. In grösserem Abstand folgen die 4/3- und die 3/2-Anordnung, während alle anderen Möglichkeiten sehr selten sind (Tabelle 23).

TABELLE 23

Die Variationen des dorsalen Grundmusters bei aus verschiedenen Laichen stammenden Embryonen von *Loligo vulgaris* (vgl. Text; pg. 740).

Laich + Laich- schnur	MUSTERVARIANTEN							
	3/1	3/2	3/3	4/1	4/2	4/3	4/4	anderes Muster:
A 1	1	6	1	0	24	9	0	1
A 2	0	6	3	0	21	12	0	2
A 3	1	12	3	0	17	8	0	0
B 1	0	2	3	1	41	24	1	7
B 2	2	11	1	0	36	9	0	4
B 3	0	6	2	2	35	17	0	6
C 1	2	14	4	3	36	11	0	0
C 2	2	9	2	1	35	14	1	2
C 3	2	14	3	0	44	6	0	4
D 1	2	21	6	2	49	13	0	4
D 2	0	26	0	3	31	12	0	4
D 3	2	24	0	0	38	19	0	2
Total	14	151	28	12	407	154	2	36
%	1,7	18,8	3,5	1,5	50,6	19,2	0,2	4,5

e) Zusammenfassung

Das Schlüpfkleid ist arttypisch und lässt sich erfolgreich zur Artdiagnose verwenden. Im einzelnen treten aber zahlreiche Variationen auf, sodass praktisch nur selten zwei völlig gleiche Embryonen vorkommen. So ist auch die von verschiedenen Autoren speziell für die Kopfzeichnung betonte Regelmässigkeit nur eine relative. Immerhin gehört dieselbe zu den konstanteren Musterelementen und wird bei genauerer Kenntnis einer Entwicklung meist zur Definierung der NAEF'schen Entwicklungsstadien ausreichen.

Jedes Larvalmuster baut sich aus Gliedern auf, die in Bezug auf ihre Variationsbreite ungleichwertig sind.

Bezüglich des embryonalen Auftretens der einzelnen Muster-

elemente lassen sich verschiedene Typen unterscheiden :

- 1) Das relativ konstante Musterelement tritt früh auf und wird lange unverändert beibehalten.
z.B. : Ventralarmzeichnung von *Loligo*, ventrale Kopfchromatophoren von *Octopus*.
- 2) Die Variantenbildung ist embryonal schon früh ausgeprägt; die so entstandenen Varianten bleiben lange erhalten.
z.B. : Ventrale Rumpfzeichnung von *Octopus*, dorsales Grundmuster von *Loligo*.
- 3) Ein schon embryonal intensiver Ausbau ist mit einer reichen Variantenbildung gekoppelt.
z.B. : Kopfmuster von *Loligo* und *Octopus*.

III. DIE BEZIEHUNGEN DER MUSTERTYPEN ZU DEN VERSCHIEDENEN ONTOGENESEFORMEN

Einige generelle Abhängigkeiten der Mustergenese von der Allgemeinentwicklung wurden bereits diskutiert; auch hat sich gezeigt, dass die Entwicklungswege der einzelnen Musterungen von Art zu Art charakteristisch verschieden sind. — Das Verständnis der Beziehungen zwischen Ontogenesetyp und Schlüpfkleid erfordert eine kurze Uebersicht der verschiedenen Entwicklungsformen der dibranchiaten Cephalopoden.

Wir gehen von der Tatsache der unterschiedlichen Eigrössen aus (Tabelle 24) und fragen zuerst nach der Zuordnung zu den Ontogenesetypen.

- 1) Bei den Loliginiden mit ihren relativ kleinen, wenig dotter-

TABELLE 24

Die Eigrössen bei verschiedenen Cephalopodenarten (nach NAEF).

<i>Loligo vulgaris</i>	1,6 : 2,2 mm
<i>Alloteuthis media</i>	1 : 1,5 mm
<i>Abralia, Ommatostrephes</i>	1 : 0,8 mm
<i>Sepia officinalis</i>	4,6 : 6 - 7 mm
<i>Sepiola robusta</i>	3,6 : 4 mm
<i>Sepietta oweniana</i>	2 : 2,4 mm
<i>Argonauta argo</i>	0,6 : 0,8 mm
<i>Octopus vulgaris</i>	1 : 1,8 - 2 mm
<i>Eledone cirrosa</i>	3,5 : 6 mm
" <i>moschata</i>	4,3 : 13 mm

reichen Eiern breitet sich der Embryo weit über den Dotter aus; der Dottersack wird spät abgeschnürt. Eine Verschiebung der Keimscheibe findet nicht statt.

- 2) Die äusserst geringe Dottermasse der Oegopsiden wird völlig in den Embryo aufgenommen; ein eigentlicher äusserer Dottersack fehlt.
- 3) Der Embryo der Sepioidea breitet sich flächenmässig nur über einen kleinen Dotterabschnitt aus; die Form des relativ früh abgeschnürten Dottersackes variiert bei den einzelnen Arten stark und der Dottergehalt ist bei den Sepiiden am grössten. Auch die Gestaltung des inneren Dottersackes ist gruppentypisch.
- 4) Die Octopoden (dotterreiche und dotterarme Formen) zeigen eine beträchtliche Ausbreitung des Embryos über den Dotter; die Blastokinese der Keimscheibe ist zumindest bei den *Incirrata* wahrscheinlich allgemein verbreitet (VON ORELLI - MANGOLD). Bei den dotterreichen Formen (*Eledone*) fehlt ein innerer Dottersack (SACARRÃO).

Es zeigt sich somit, dass die verschiedenen Ontogenesetypen ausser durch Faktoren der allgemeinen Organisation massgebend vom Dottergehalt der Eier bestimmt werden.

*

**

Unser zweiter, von MANGOLD ausführlich erläuterter Problemkreis bezieht sich auf das Verhältnis von Eigrösse und Schlüpfzustand, bzw. dem Modus der frühen postembryonalen Lebensweise.

Bei den Decapoden scheint die Lage indeutig. Die grossen Eier sind den benthischen Formen zuzuordnen (Sepioidea); die schon beim Schlüpfen adultähnlichen Jungtiere nehmen sofort die Lebensweise der Adultform an. Dagegen zeigen die aus den kleinen Eiern der pelagischen Formen (Teuthoidea) schlüpfenden Jungtiere larvale Züge, vor allem andere Körperproportionen, welche in den Armlängen besonders manifest werden. Nach einer längeren planktonischen Phase gehen sie später zur pelagischen Lebensweise der adulten Tiere über.

Umstrittener sind die Verhältnisse bei den Octopoden, zumindest bei den Octopodiden. Die aus sehr kleinen Eiern schlüpfenden, mit noch stark reduzierten Armen versehenen Larven der Argonautidae sind planktonisch, was der pelagischen Adultform entspricht. Andererseits nehmen die aus grossen Eiern stammenden, adultähnlichen *Eledone*-Jungtiere sicher bald die benthische Lebensweise auf.

Dagegen ist bei den Octopoden-Arten der Dottergehalt nicht mit ontogenetischen und ökologischen Kriterien verkoppelt, sondern bildet ein genetisches und evolutives Problem (MANGOLD). So leben etwa *Octopus bimaculatus* (mit kleinen Eiern) und *Octopus bimaculoides* (mit grossen Eiern) in weitgehend ähnlichen Biotopen (PICKFORD). Zudem ist hier die Frage nach der Dauer der planktonischen Phase, welche vielleicht in den verschiedenen Meeren differiert, noch keineswegs gelöst (vgl. MANGOLD).

Nebenbei sei erwähnt, dass innerhalb der zwei Grossgruppen (Octopoda, Decapoda) jeweils die dotterreichen Arten die am höchsten cerebralisierten Formen hervorgebracht haben (WIRZ). Immerhin trifft die Annahme NAEF's, welche in den dotterreichen Eiern die evoluiertere Stufe sieht, nur innerhalb einzelner Gruppen zu und darf keinesfalls als generelles, für alle Cephalopoden gültiges Gesetz aufgefasst werden. Das Vorkommen von dotterreichen Eiern bei den primitiven Nautiliden weist auf die Offenheit des Problemes hin.

*
**

Fragen wir zum Schluss nach der Beziehung zwischen Schlüpfzustand und Musterung, so zeigt sich eine enge Korrelation zwischen der Art der Zeichnung und der postembryonalen Lebensweise (Tabelle 25) :

1. Benthische Formen schöpfen mit einer dem Adultkleid ähnlichen Musterung. *Sepia* verkörpert mit ihrer opaken, aus vielen kleinen Chromatophoren aufgebauten Zeichnung den Idealtyp (Abb. 35). Die Arme sowie sämtliche Saugnäpfe sind praktisch adultgleich.
2. Trotz ihrer wahrscheinlich ausschliesslich benthischen Lebensform bilden die Sepioliden bereits den Uebergang zur anderen Gruppe. Die opake Gestaltung beruht ja anfänglich allein auf der Expansion der relativ grossen Farbzellen, wodurch das an sich transparente Muster in ein undurchsichtiges verwandelt wird. Die Zwischenstellung manifestiert sich auch in den Armen, die zwar weit entwickelt sind, aber doch noch nicht die volle adulte Ausbildung erreicht haben. Ebenfalls zeigt die dreireihige Chromatophoren-Anordnung auf den Armen — die als Tentakelscheiden dienenden Ventralarme besitzen eine etwas reichere Pigmentierung — starke Anklänge an die Brachialzeichnungen von planktonischen Larven (Abb. 36).
3. Die planktonischen Larven besitzen ein chromatophorenarmes, voll transparentes Muster, an dem die schillernden Augen und der Tintenbeutel mitbeteiligt sind (Abb. 35).

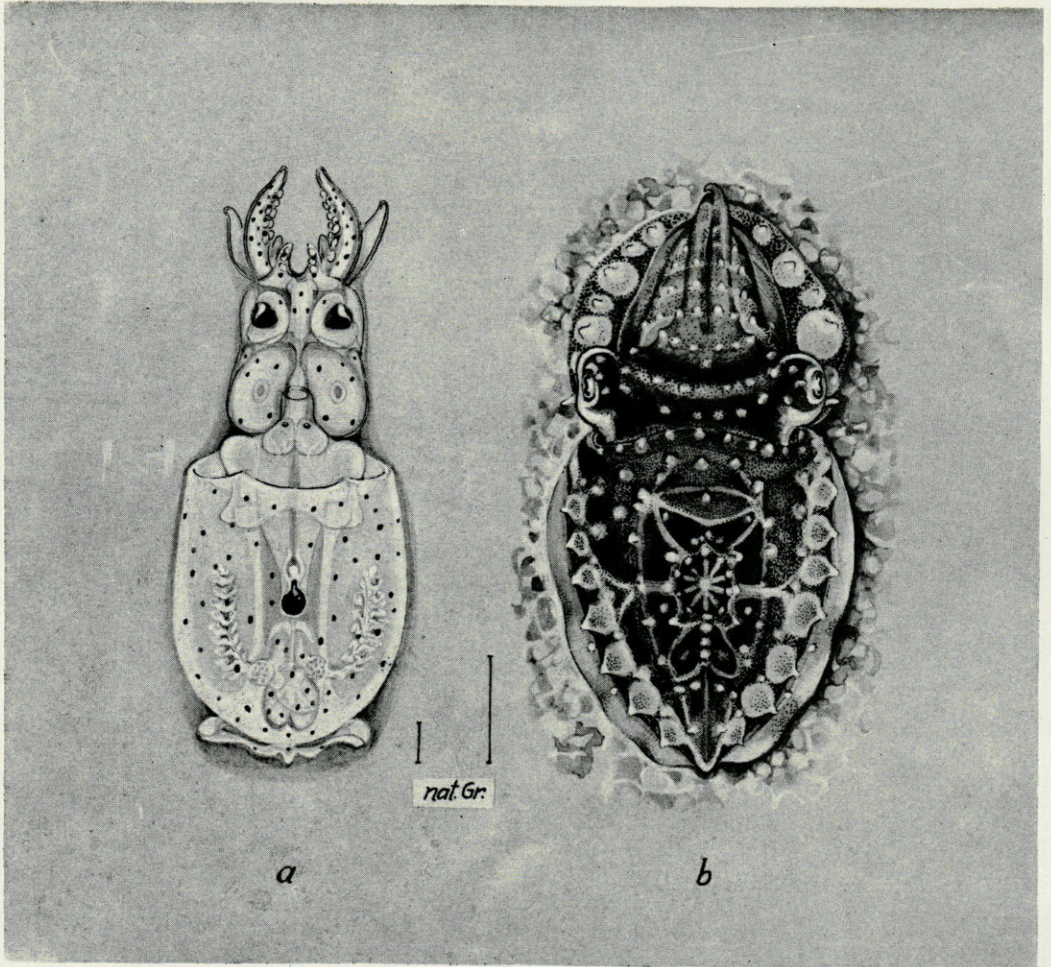


ABB. 35. — Gegenüberstellung der zwei Haupttypen der Schlüpfkleider von Cephalopoden. — a : Planktonisches Muster (*Loligo vulgaris*). — B : Benthisches Muster (*Sepia officinalis*).

TABELLE 25

Die Beziehungen von Eigrösse, Schlüpfzustand, postembryonalem Verhalten und der Musterung innerhalb der verschiedenen Ontogenesentypen der Tintenfische.

	Eityp	Schlüpfzustand	Oekotyp	Musterung
<i>Loliginidae</i> <i>Alloteuthis</i> <i>Loligo</i>	rel. klein, rel. dotter = arm	larval (v. a. Dorsalarmer unterentwickelt)	planktontisch	transparent chromatophorenarm
<i>Architeuthacea</i>	klein, dotterarm	larval (v. a. Ventralarme unterentwickelt)	planktontisch	transparent sehr chromatophorenarm
<i>Sepiidae</i> <i>Sepia</i>	sehr gross, sehr dotterreich	adultähnlich	benthisch	opak sehr chromatophorenreich
<i>Sepiolidae</i> <i>Sepiola</i> <i>Sepietta</i>	gross, dotterreich	weitgehend adultähnlich (Arme leicht unterentwickelt)	benthisch	transparent; mit opaker Wirkung durch expandierte Chr. chromatophorenreich
<i>Octopoda</i> <i>Argonautidae</i> <i>Argonauta</i>	sehr klein, sehr dotterarm	larval (Arme stark unterentwickelt)	planktontisch	transparent sehr chromatophorenarm
<i>Octopodidae</i> <i>Octopus</i> <i>Scaevargus</i>	klein, dotterarm	larval (Arme unterentwickelt)	kurz planktontisch	transparent chromatophorenarm
<i>Eledone</i>	mittel-bis sehr gross, dotterreich	relativ adultähnlich	bald benthisch	opak infolge expandierter Chromatophoren, Chromatophorenreich

Dieser gemahnt in seiner Wirkung an den Nucleus vegetativus von Salpen oder an den Eingeweideknäuel von Heteropoden. Typisch für diese Zeichnungsform ist die für die verschiedensten Arten zutreffende geringe Pigmentierung der kurzen Arme (Abb. 36).

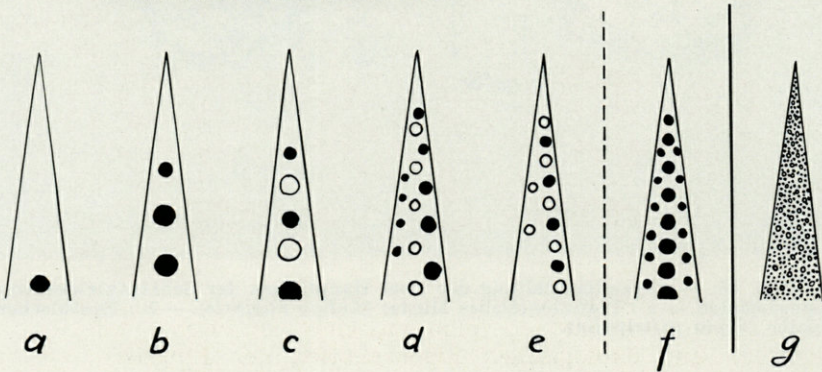


ABB. 36. — Die Armpigmentierungen von frisch geschlüpften Jungtieren (schematisch). — a : *Argonauta*, b : *Octopus*, c : *Loligo* (Ventralarm), d : *Loligo* (Tentakel), e : *Alloteuthis* (Tentakel), f : *Sepiola*, g : *Sepia*.

Dieser bei Loliginiden und Oegopsiden verbreitete Typ entspricht den unter den planktonischen Tieren (Medusen, Copepoden, Pteropoden, Heteropoden, Chaetognathen, Salpen, etc.) weit verbreiteten transparenten Gestaltungsprinzipien. Die nach PORTMANN dazu nötige Voraussetzung der symmetrischen inneren Organe wird auch von den Cephalopoden erfüllt.

4. Auch in mustermässiger Hinsicht zeigen sich bei schlüpfbereiten Octopoden starke Unterschiede. Die ausgeprägt larvalen Argonautiden besitzen ein sehr chromatophorenarmes Planktoner-Muster; die Musterung von *Eledone* ähnelt stark der Sepiolidenzeichnung und damit dem benthischen Mustertyp. Die chromatophorenarme Zeichnung der *Octopus*- und *Scaevurgus*-Arten ist noch stark mit dem planktonischen Mustertyp verbunden; durch die oft stark expandierten, auffallend dunklen Chromatophoren der gesamten Dorsalseite (Abb. 18) wird aber auch hier schon eine Art von opaker Gestaltung imitiert. Diese eigenartige Zwischenstellung des *Octopus*-Schlüpfmusters scheint mit der wahrscheinlich kurzen postembryonalen Planktonerphase der Larven zu korrespondieren.

*
**

Zusammenfassend ist festzuhalten, dass bei sämtlichen untersuchten Arten Dottergehalt, Ontogenese, postembryonale Lebensweise und Schlüpfkleid weitgehend aufeinander abgestimmt sind (Tabelle 25). Die verschiedenen Mustertypen scheinen vorwiegend mit den postembryonalen ökologischen Verhältnissen in Beziehung zu sein; eine evolutive Wertung müsste daher von der Ontogeneseform ausgehen. Wahrscheinlich ist — was ja auch aus den Cerebralisationsstufen (pg. 744) hervorgeht — der Typus der direkten Entwicklung, welcher häufig mit höherer Cerebralisation parallel geht, als höherstehend zu bewerten.

IV. ZUR DEUTUNG DER MUSTERUNG

Das vorhergehende Kapitel weist auf Zusammenhänge zwischen den Schlüpfkleidtypen (planktonisch - benthisch) und den biologischen und ökologischen Eigenschaften der Jungtiere hin. Beiden Zeichnungsformen ist zweifellos eine daseinsfördernde Wirkung im Sinne einer Schutzfärbung zuzusprechen, welche beim benthischen Sepiamuster mit seinen extremen Anpassungen an die

TABELLE 26

Übersicht der Musterentwicklung bei einigen Tintenfischarten. — BZ : Braun-, bzw. Rotzellen, GZ : Gelbzellen, J : Iridocyten; im übrigen gelten die Abkürzungen von pg. 657.

Stadium :	<i>Loligo</i>	<i>Alloteuthis</i>	<i>Sepia</i>	<i>Sepioliden</i>	<i>Octopus</i>
VII				1. Augenzpigment	1. Augenzpigment
VIII				" "	
IX					
X		1. Augenzpigment			
XI	1. Augenzpigment				
XII		1. BZ auf Rv			
XIII	1. BZ auf T + Rv	BZ auf Rv, Rd 1. BZ auf T,V,Kv	1. Augenzpigment		
XIV	BZ auf Rd, V 1. BZ auf Kv		1. BZ auf Rd	BZ auf Kd, Rd	1. BZ auf Kv
XV	BZ auf Kd	BZ auf Kd 1. Augen - J	BZ auf Rd, Rv 1. BZ auf Kd pigm. Tintendrüse	BZ auf Kd, Rv BZ auf allen Armen	1. Augen - J BZ auf Rv, Rd, Kd + V
XVI	1. Augen - J 1. GZ auf LS 1. Pigm. Tintendrüse	GZ auf LS + Kv kompakte Augen - J	1. Augen - J BZ auf D.V GZ auf Rd		GZ auf Rd
XVII	kompakte Augen - J GZ auf Rv	GZ auf Rv pigm. Tintendrüse	BZ auf DL, VL GZ auf übrigem Körper 1. Chr auf Kv 1. J		BZ auf VL, DL, D
XVIII	GZ auf medianem Rd, T, Kv BZ auf DL J auf Tintendrüse	GZ auf T + Rd (median) J auf Tintendrüse	kompakte Augen - J Ibilden Flecke auf R BZ auf Trichter	GZ auf ganzem Körper 1. J 1. BZ auf T pigm. Tintendrüse mit J	BZ auf Trichter GZ auf Kd
XIX	GZ auf V BZ auf VL	J auf Rv	BZ + GZ auf T	kompakte Augen - J J auf ganzem Körper (fehlen bei <i>Spietta</i>) GZ auf Armen + T	kompakte Augen - J GZ auf Kv
XX	GZ auf Kd J auf Rv	Z. T. GZ auf V			

Beschaffenheit des Untergrundes besonders manifest wird. Die grosse Bedeutung dieser Funktion der Musterung zeigt sich auch darin, dass die Möglichkeit zum Farbwechsel schon während der späteren Embryonalperiode auftritt und sich weit entwickelte, aus den Eihüllen genommene *Sepia*-Embryonen bereits adaptieren können.

Dagegen scheint das Argument ISSEL's, welches anhand von Oegopsiden-Beispielen für eine Rolle der Pigmentierung als Schutz des Nervensystems vor schädlichen Lichteinflüssen plädiert, wenig stichhaltig. Seine Zuordnung der einzelnen Chromatophoren zu bestimmten Nervenzentren ist in Anbetracht der Variabilität der Farbzellverteilung diskutabel. Zudem sind gerade bei planktonischen Formen die Chromatophoren oft kontrahiert, sodass die Schutzwirkung höchstens eine partielle wäre.

Unsere Beurteilung der Musterung muss den Reichtum an artspezifischen Zeichnungsformen mitberücksichtigen, welche auf Grund von differierenden Ontogenesen entstanden und aus verschiedenen Farbzelltypen aufgebaut sind. Dabei verläuft die Musterentwicklung, wenn man von gewissen Abhängigkeiten zur Allgemein-Entwicklung absieht, durchaus selbstständig und ist auf ihr spezielles Endziel hin ausgerichtet. Durch sie entsteht aus aufeinander abgestimmten, eigengesetzlich verteilten Elementen ein organisches Ganzes; man denke etwa an die aus tegumentalen und extrategumentalen Farbzellen zusammengesetzte Dorsalzeichnung der Octopoden.

Alle diese Fakten sprechen für die Deutung PORTMANN's, welche der Musterung einen morphologischen Eigenwert zugesteht. Diese Auffassung betrachtet die tierliche Zeichnung als eigenständiges Organ, welches spezielle, über die Wirkung als Schutz- und Warnfärbung hinausgehende Qualitäten besitzt. Sie hebt neben allen anderen Funktionen der Zeichnung speziell die Bedeutung der Erscheinung als Selbstdarstellung der besonderen Eigenart des betreffenden Typus besonders hervor.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Arbeit untersucht das äusserlich sichtbare Auftreten der Farbzellen und lässt die schon vorher einsetzende histologische Differenzierung der Chromatophoren, welche im Gegensatz zu den einzelligen Iridocyten sich stets aus einer Kombination von mesodermalen Zellelementen aufbauen, aus dem Spiel. Es zeigt sich, dass die embryonale Mustergenese bei den verschiedenen Cephalo-

podenfamilien (mit Ausnahme der Architeuthacea) übereinstimmend zur gleichen Zeit wie der Ausbau der Organanlagen einsetzt (NAEF'sche Stadien XIII-XV). Das Augenpigment bildet sich etwa gleichzeitig oder aber, wie bei den Sepioliden und bei *Octopus*, wesentlich früher (Stadien VII-VIII) als die tegumentale Färbung.

2. Stets treten die Chromatophoren unter Wahrung von gruppentypischen Pigmentierungsgefällen auf, wobei die roten Farbzellen sich stets vor den gelben differenzieren. Zuletzt erscheinen die Iridocyten, welche embryonal bei *Sepia* schon sehr reich, bei Sepioliden häufig, bei Loliginiden hingegen relativ spärlich vertreten sind. Bei *Octopus* erfolgt deren Ausbildung sogar erst postembryonal. Die v. a. bei Decapodenlarven beobachteten unpigmentierten Farbzellen und Chromatophorenfrühstadien weisen auf eine dauernde Weiterbildung von Chromatophoren hin.

3. Speziell bei der Entwicklung von chromatophorenarmen Schlüpfmustern — *Octopus* besitzt im Schlüpfmoment um 80, *Alloteuthis* um 145 und *Loligo* ungefähr 200 Chromatophoren — lassen sich die einzelnen Entwicklungsstadien schon weitgehend anhand der Verteilung und Zahl der Chromatophoren erkennen. Bei *Sepia* dagegen, wo sich im Schlüpfzustand auf dem dorsalen Rumpf etwa 350 Farbzellen/mm² vorfinden, sind Zahlenverhältnisse zur Stadienbestimmung weniger günstig.

4. Die näher untersuchten artspezifischen Entwicklungen (vgl. Tabelle 26 und pg. 702 ff.) führen zu zwei Grundtypen der Musterung, welche besonders bei Decapoden in Abhängigkeit zum Dottergehalt der Eier und zur postembryonalen Lebensweise der Jungtiere stehen :

1) Das transitorische chromatophorenarme Muster der transparenten planktonischen Larve, bei welchem auch die stark schillernden Augäpfel und die Tintendrüse mitbeteiligt sind (Loliginiden, Architeuthacea).

2) Die bereits definitive opake Zeichnung der benthisch lebenden Jungtiere (Sepiiden), wobei auch schon der Farbwechsel und die veränderliche Hautprofilierung in adultähnlicher Weise mitspielen, was auch entsprechende nervöse and verhaltensmässige Korrelationen voraussetzt.

Die Sepioliden (Anklänge ans planktonische Muster) zeigen weniger eindeutige Verhältnisse, was die Zwischenstellung dieser Gruppe unterstreicht.

Bei den Octopoden, wo der Dottergehalt eher ein genetisch-evolutives als ein ökologisches Problem darstellt, ist die Zuordnung weniger eindeutig. Immerhin lassen sich mit der Reihe *Argonauta* (dotterarm, planktonisches Muster) — *Octopus* (relativ dotterarm,

noch weitgehend planktonisches Muster) — *Eledone* (dotterreich, benthisches Muster) ebenfalls Zusammenhänge zwischen Musterung und Dottergehalt herleiten.

5. Die Arbeit analysiert im weiteren genauer den Aufbau des Schlüpfkleides aus den verschiedenen Sorten von Chromatophoren und Iridocyten. Bei den Octopoden wirkt die extrategumentale Pigmentierung des Bodens der dorsalen Mantelhöhle im Schlüpfmoment als vollwertiges Zeichnungselement; später wird sie aber von den tegumentalen Farbzellen überdeckt.

6. Wie genaue Musteranalysen von *Octopus* und *Loligo* demonstrieren, bestehen beträchtliche individuelle Varianten des Schlüpfmusters, wodurch die von verschiedenen Autoren postulierte absolut charakteristische Verteilung der Farbzellen der schlüpfreifen Jungtiere widerlegt wird.

RÉSUMÉ

1. Le présent travail traite de l'apparition extérieure des cellules colorées, sans se préoccuper de la différenciation histologique des chromatophores qui, à l'opposé des iridocystes unicellulaires, se composent de plusieurs éléments mésodermiques. La différenciation des chromatophores débute avant leur apparition extérieure. Chez les différentes familles des Céphalopodes, à l'exception des Architeuthacés, la formation embryonnaire du dessin coïncide avec l'achèvement des ébauches des organes (stades XIII-XV de NAEF). Le pigment des yeux se forme à peu près en même temps que les chromatophores; chez *Octopus* et les Sépiolidés cependant, il apparaît sensiblement plus tôt que ces derniers (stades VII-VIII).

2. L'apparition des chromatophores se manifeste toujours selon un gradient de pigmentation typique pour chaque groupe; les cellules rouges se différencient avant les jaunes. En dernier lieu apparaissent les iridocystes; ils sont très abondants en période embryonnaire chez *Sepia*, assez nombreux chez les Sépiolidés et rares chez les Loliginidés. Chez la Pieuvre, ils ne se développent que pendant les premiers stades postembryonnaires. L'auteur a observé, chez les larves de Décapodes surtout, des chromatophores non pigmentés et des stades juvéniles de ces cellules, observations qui démontrent un développement continu des chromatophores.

3. Chez les espèces relativement pauvres en chromatophores au moment de l'éclosion — *Octopus* en possède environ 80, *Allo-*

teuthis près de 145 et *Loligo* environ 200 — on peut reconnaître les différents stades du développement embryonnaire d'après la répartition et le nombre des chromatophores. Chez *Sepia* par contre, où l'on compte, au moment de l'éclosion, environ 350 chromatophores par mm² de la peau dorsale du manteau, leur nombre et leur répartition est de moindre valeur pour la détermination des stades.

4. Les développements suivis de près, typiques pour chaque espèce, démontrent l'existence de deux dessins principaux, qui, chez les Décapodes surtout, sont en étroite relation avec le contenu en vitellus des œufs et le comportement postembryonnaire des larves :

a) Le dessin transitoire, pauvre en chromatophores, de la larve planctonique transparente auquel prennent part les globes oculaires fortement iridescents et la glande du noir (Loliginidés, Architeuthacés).

b) Le dessin définitif et opaque des jeunes animaux benthiques (Sepiidés). Les changements de couleur et les états de peau très variables rappellent le comportement des adultes, ce qui présume naturellement l'existence des corrélations nerveuses correspondantes.

La position intermédiaire des Sépiolidés est soulignée par leur dessin qui montre une certaine ressemblance avec celui des formes planctoniques.

Chez les Octopodes, le contenu en vitellus et par là, la taille des œufs, est un problème génétique et évolutif plutôt qu'écologique. Néanmoins, il existe une corrélation entre le dessin et le contenu en vitellus; elle peut être mise en évidence par la série suivante : *Argonauta*, œufs pauvres en vitellus, dessin planctonique; *Octopus*, œufs moins pauvres en vitellus, dessin plus ou moins planctonique; *Eledone*, œufs riches en vitellus, dessin benthique.

5. En outre, notre travail donne une analyse détaillée du dessin qui est composé de différentes sortes de chromatophores et d'iridocystes. Chez les Octopodes, la pigmentation extratégumentaire du fond de la cavité palléale dorsale fonctionne au moment de l'éclosion comme un véritable élément de coloration; plus tard cependant, elle est entièrement couverte par les chromatophores du tégument.

6. Les analyses exactes de la coloration de la Pieuvre et du Calmar démontrent l'existence de plusieurs variations du dessin au moment de l'éclosion, ce qui réfute l'opinion de divers auteurs postulant une répartition absolument caractéristique des chromatophores chez les embryons prêts à éclore.

SUMMARY

1. The present work deals with the external appearance of the coloured cells, excluding the histological differentiation of the chromatophores, which unlike the unicellular iridocysts, are composed of several mesodermic elements. The differentiation of chromatophores begins before their external appearance. In all the different families of Cephalopodes, except the Architeuthacea, the embryonic formation of the pattern coincides with the formation of the organs outline (NAEF's stages XIII-XV). The eye-pigment appears about the same time as the chromatophores, but in *Octopus* and the Sepioids, it appears distinctly earlier.

2. The appearance of chromatophores always follows a range of pigmentation characteristic for each group; red cells are completed before the yellow ones. The iridocysts appear at the last moment; they are very abundant during embryonic period of *Sepia*, frequent in Sepioids and rare in Loliginids. In *Octopus*, they only develop during the early postembryonic stages. Especially in Decapod larvae, the author has noticed unpigmented chromatophores and juvenile stages of these cells, observations demonstrating a continuous development of chromatophores.

3. In those species relatively poor in chromatophores at the time of hatching — *Octopus* has about 80, *Alloteuthis* nearly 145 and *Loligo* about 200 chromatophores — the different stages of the embryonic development can be recognized by the distribution and number of chromatophores. But, in *Sepia*, which at hatching has about 350 chromatophores per mm² of dorsal mantle skin, their number and distribution are of less value in determining the stages.

4. The detailed study of the development, typical for each species, demonstrates the presence of two principal patterns, which, especially in Decapods, are closely related to the vitelline content of the eggs, and the postembryonic behaviour of the larvae :

a) The transitory pattern, in which the strongly iridescent ocular globes and the black gland take part (Loliginids, Architeuthacids) in transparent planctonic larvae.

b) The fixed opaque pattern of young benthonic animals (Sepiids). The changes in colour and very variable skin conditions recalling adults behaviour, naturally suggest the existence of the corresponding nervous connections. The pattern of Sepioids showing a certain resemblance to that of planktonic forms, underlines their intermediate position.

In the Octopods, the vitelline content and resultant size of the eggs, is a problem of genetics and evolution rather than ecology. Nevertheless, there is a correlation between the pattern and the vitelline content; as demonstrated by the series : *Argonauta*, eggs poor in yolk, planktonic pattern; *Octopus*, eggs not so poor in yolk, more or less planktonic pattern; *Eledone*, eggs rich in yolk, benthic pattern.

5. In addition, this work gives a detailed analysis of the pattern, composed of different kinds of chromatophores and iridocysts. In the Octopods, the extrategumental pigmentation at the base of the dorsal pallial cavity, functions, at hatching, as a true coloration mechanism; but later, it is completely covered by chromatophores of the tegument.

6. Exact analysis of the coloration of the *Octopus* and the squid demonstrate the existence of several variations in pattern at hatching, which disproves the opinion of various authors who postulated a distribution absolutely characteristic of the chromatophores in embryos ready to hatch.

LITERATURVERZEICHNIS

- ADAM, W., 1937. Résultats scientifiques des croisières du navire-école Belge « Mercator ». IV. Cephalopoda. *Mem. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg.*, Ser. II, (9) : 43-82.
- BERRY, S.S., 1912. A Review of the Cephalopods of western North America. *Bulletin Bureau of Fisheries*, 30, 1910; Document No. 761 : 269-336.
- BROOKS, W.K., 1880. Development of the Squid (*Loligo pealii*). *Ann. Mem. Boston Soc. Nat. Hist.*
- CHUN, C., 1902. Ueber die Natur und die Entwicklung der Chromatophoren bei den Cephalopoden. *Verh. dtsh. zool. Ges.*, 12 : 162-182.
- CHUN, C., 1910. Die Cephalopoden. 1. Teil : Oegopsida. *Wiss. Erg. dtsh. Tiefsee-Exp. « Valdivia »*, 1898-99, Bd. 18, Jena.
- CHUN, C. und J. THIELE, 1914. Die Cephalopoden. Teil 2 : Myopsida, Octopoda. *Wiss. Erg. dtsh. Tiefsee-Exp. « Valdivia »*, 1898-99, Bd. 18, Jena.
- DEGNER, E., 1925. Cephalopoda. *Rep. Danish oceanographical Expeditions 1908-1910 to the Mediterranean and adjacent Seas*. II, C₁ : 1-94.
- FIORONI, P., 1962. Die embryonale Entwicklung der Kölliker'schen Organe von *Octopus vulgaris* Lam. *Rev. Suisse Zool.*, 69 : 497-511.
- FIORONI, P., 1962a. Die embryonale Entwicklung der Hautdrüsen und des Trichterorganes von *Octopus vulgaris* Lam. *Acta anatomica*, 50 : 264-295.
- FUCHS, R.F., 1914. Der Farbwechsel und die chromatische Hautfunktion der Tiere. *Hdb. vgl. Physiol.*, 3 (1) : 1206-1285.
- GIROD, P., 1883. Recherches sur la peau des Céphalopodes. *Arch. zool. expér.*, 1 (2^e sér.) : 225-266.

- GRENACHER, H., 1874. Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden, zugleich ein Beitrag zur Morphologie der höheren Mollusken. *Z. wiss. Zool.*, 24 : 419-498.
- GRIMPE, G., 1925. Zur Kenntnis der Cephalopodenfauna der Nordsee. *Aus der Biol. Anst. auf Helgoland und dem Zool. Institut der Univ. Leipzig*, 16 (No. 3) : 1-124.
- HAMABE, M., 1962. Experimental Studies on Breeding Habit and Larval Development of the Squid *Ommastrephes sloani pacificus* Steenstrup V. : Formation of the fourth Arm and the Tentacle in the *Rhynchoteuthis* Larvae. *The zoological Magazine (Zool. Soc. Japon)*, 71 : 65-70.
- HOYLE, W.E., 1907. Mollusca. I. Cephalopoda. National Antarctic Expedition. *Natural History*, Vol. II : 1-2.
- JATTA, G., 1896. Cefalopodi viventi nel Golfo di Napoli. *Fauna Flora Neapel*, 23.
- JOUBIN, L., 1892. Recherches sur la coloration du tégument chez les céphalopodes. *Arch. zool. exp. gén.* (2^e sér.), 10 : 277-330.
- JOUBIN, L., 1893. Voyages de la Goëlette « Melita » sur les côtes orientales de l'Océan Atlantique et dans la Méditerranée. Céphalopodes. *Mém. Soc. zool. France*, 6 : 214-225.
- JOUBIN, L., 1900. Céphalopodes provenant des campagnes de la « Princesse Alice » (1891-97). *Rés. camp. scient. Albert I^{er}, Monaco* : 1-135.
- ISSEL, R., 1920. Distribuzione e significato biologico del pigmento cefalico nelle giovani larve di cefalopodi egopsidi. *R. Comit. Talass. Ital. Mem.*, 76 : 1-19.
- ISSEL, R., 1925. Contributo alla conoscenza ecologica delle larve plane-
toniche di Cefalopodi. (« Mario Bianco » Messina, Genova). *R. Com. Talassografico Italiano*; Mem. 120 : 1-16.
- KLEMENSIEWICZ, R., 1878. Beiträge zur Kenntnis des Farbenwechsels der Cephalopoden. *Sitzber. math. natw. Kl. kais. Akad. Wiss., Wien.*, III Abt., 78.
- KOELLIKER, A., 1844. Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich.
- LANE, F.W., 1957. Kingdom of the *Octopus*. Jarrolds, London.
- MANGOLD-WIRZ, K., 1963. Biologie des Céphalopodes benthiques et ne-
toniques de la mer catalane. *Vie et Milieu, Suppl.* n° 13 : 1-285.
- NAEF, A., 1921-28. Die Cephalopoden. *Fauna Flora Neapel*, 35.
- VON ORELLI, M. et K. MANGOLD-WIRZ, 1961. La blastocinèse de l'embryon d'*Octopus vulgaris*. *Vie et Milieu*, XII (1) : 77-88.
- PHISALIX, C., 1892. Structure et développement des chromatophores chez les Céphalopodes. *Arch. phys. norm. pathol.*, 24 : 445-456.
- PICKFORD, G.E., 1949. *Vampyroteuthis infernalis* Chun; an archaic di-
branchiate Cephalopod. II. External anatomy. *Dana-Report*, No. 32 : 1-132.
- PICKFORD, G.E., 1949a. The *Octopus bimaculatus* problem : a study of
sibling species. *Bingham Oceanogr. Coll.*, 12 : 1-66.
- PORTMANN, A., 1933. Observations sur la vie embryonnaire de la pieuvre
(*Octopus vulgaris* Lam.). *Arch. zool. exp. gén.*, 76 : 24-36.
- PORTMANN, A., 1957. Transparente und opake Gestaltung. Rencontre,
Encounter, Begegnung. *Ütrecht, Antwerpen* : 355-370.
- PORTMANN, A., 1960. Die Tiergestalt., 2. Aufl. Basel.
- RABL, H., 1900. Ueber Bau und Entwicklung der Chromatophoren der
Cephalopoden. *Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Math.-natw. Kl.*, 109 : 341-404.

- RANZI, S., 1931. Sviluppo di parti isolate di embrioni di Cefalopodi (Analisi sperimentale dell'embryogenesi). *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 11 : 104-146.
- REES, W.J., 1950. The distribution of *Octopus vulgaris* Lamarck in British waters. *J. Biol. Ass. United Kingdom*, 29 : 361-378.
- REES, W.J., 1953. The Octopus Larvae of the Thor. *Proc. Malac. Soc. London*, 29 : 215-218.
- REES, W.J., 1954. The larva of *Pareledone nigra* Hoyle from South Africa. *Proc. Malac. Soc. London*, 31 : 50-51.
- REES, W.J., 1954a. The Macrotritopus Problem. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool., London*, 2 : 67-100.
- REES, W.J., 1955. The Larvae and late-larval Stages of *Octopus macropus* Risso. *Proc. Malac. Soc. London*, 31 : 185-189.
- REES, W.J., 1956. Notes on the European Species of *Eledone*. *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool.*, 3 : 283-293.
- ROBSON, G.C., 1929-32. A Monograph of the recent Cephalopoda. London.
- RULLIER, F., 1953. Répartition et reproduction d'*Octopus vulgaris* Lamarck dans les eaux françaises. *Bull. Lab. Marit. Dinard*, 39 : 22-33.
- SACARRÃO, G.F., 1943. Observations sur les dernières phases de la vie embryonnaire de l'*Eledone*. *Arq. Mus. Bocage (Lisboa)*, 14 : 25-35.
- SACARRÃO, G.F., 1945. Etudes embryologiques sur les Céphalopodes. *Arq. Mus. Bocage (Lisboa)*, 16 : 33-68.
- SASAKI, M., 1929. A Monograph of the dibranchiate Cephalopods of the Japanese and adjacent waters. *Coll. Agriculture Hokkaido Imperial Univ.*, XX, Suppl. Number : 1-357.
- SCHAEFER, W., 1938. Bau, Entwicklung und Farbentstehung bei den Flitterzellen von *Sepia officinalis*. *Z. Zellforsch.*, 27 : 222-245.
- SCHAEFER, W., 1938a. Ueber die Zeichnung in der Haut einer *Sepia officinalis* von Helgoland. *Z. Morph. Oekol. Tiere*, 34 : 129-134.
- SOLGER, B., 1898. Zur Kenntnis der Chromatophoren der Cephalopoden und ihrer Adnexa. *Arch. mikr. Anat. Entw. ges.*, 53 : 1-19.
- TINBERGEN, L., 1939. Zur Fortpflanzungsethologie von *Sepia officinalis* L. *Arch. Néerl. Zool.*, 3 : 323-364.
- VERRILL, A.E., 1881. The Cephalopods of the North-Eastern Coast of America. Part II. The smaller Cephalopods, including the Squids and the Octopi, with other allied forms. *Trans. Connecticut Acad. Scienc.*, 5 : 259-446.
- VERRILL, A.E., 1882. Report on the Cephalopods of the Northeastern Coast of America. *Annual. Rep. Comm. Fish Fisheries for 1879, Washington*.
- WILLIAMS, L.W., 1909. The Anatomy of the common Squid, *Loligo pealii* Lesueur. *E.J. Brill, Leiden* : 1-92.
- WIRZ, K., 1959. Etude biométrique du système nerveux des Céphalopodes. *Bull. biologique*, 93 : 78-117.

NACHTRAG

Nach der Orucklegung des Manuskriptes sind verschiedene Arbeiten über Schlüpfmuster von Octopoden in unseren Besitz gelangt (z.B. BATHAM, BROUGH, DEW, JTAMI-JZAWAMAEDA). Die hier mustermässig charakterisierten zwei Ontogenesetypen der Tintenfische wurden von FIORONI in zwischen auch auf Grund ihres embryonalen wachstums auseinandergehalten.

— 788 —

LE TUBE DIGESTIF
D'*OPHIOTHRIX QUINQUEMACULATA* (Delle Chiaje)
ÉTUDE HISTOLOGIQUE
MISE AU POINT TECHNIQUE

par Pierre ROUBAUD

SOMMAIRE

L'auteur étudie la mise au point de plusieurs techniques de fixation et de décalcification des Ophiures. Il se penche plus particulièrement sur les techniques de fixation du tube digestif d'*Ophiothrix quinquemaculata* (Delle Chiaje).

INTRODUCTION

Le groupe des Echinodermes a suscité, depuis longtemps, des travaux de caractère systématique, morphologique, écologique ou embryologique. Par contre, les données histologiques, éparses et incomplètes, sont d'autant plus fragmentaires que le matériel offre un accès technique difficile.

* Je remercie vivement Monsieur le Professeur DELAMARE DEBOUTTEVILLE qui a encouragé mes débuts dans l'étude des Echinodermes.

J'adresse toute ma reconnaissance à Messieurs les Professeurs PETIT et PRENANT pour l'accueil qu'ils m'ont réservé dans leurs laboratoires respectifs et les conseils qu'ils m'ont prodigués.

J'exprime ma gratitude à M^{lle} BOBIN qui a guidé et conseillé mon travail. Je remercie les personnels du laboratoire Arago et du laboratoire d'Anatomie Comparée, pour l'aide matérielle précieuse qu'ils m'ont apportée.

En effet, les Echinodermes opposent a priori et à des degrés variables certaines barrières aux investigations de l'histologie usuelle :

— Le liquide coelomique maintient en place les organes naturellement mous, de structure fragile, et presque dépourvus de tissus d'emballage ou de soutien; son écoulement, lors des dissections provoque des déformations et affaissements gênants.

— Les prélèvements d'organes sont aisés pour les espèces de taille appréciable : oursins, holothuries, astéries; mais, pour les ophiures et les comatules, on sait que le disque est petit et fortement calcifié; les viscères, comprimées dans des espaces restreints, se prolongent souvent à l'intérieur des bras et ne peuvent guère être manipulés sans lésions graves.

— Le squelette calcifié fait souvent obstacle à une étude complète en limitant l'éventail des techniques utilisables. Les procédés classiques de décalcification par les acides ont cependant permis, dans bien des cas, de respecter l'anatomie et la morphologie, et de préserver en gros les structures. Il reste que les bouleversements mécaniques et chimiques imposés par ces méthodes rendent précaires les résultats histologiques et interdisent l'emploi d'un grand nombre de recettes indispensables aux recherches cytologiques et histochimiques.

— Enfin, il s'est avéré que les organes prélevés, même sans appliquer une décalcification, sont en général mal conservés par les liquides fixateurs classiques; l'épithélium digestif, très délicat, en souffre au maximum. Cet inconvénient semble dû à l'extrême fragilité de la trame protéique des tissus.

M'étant intéressé, sur les conseils de Monsieur le Professeur DELAMARE DEBOUTTEVILLE, à l'écologie d'une ophiure méditerranéenne : *Ophiothrix quinquemaculata* (Delle Chiaje), j'ai entrepris par la suite l'étude histologique du tube digestif de cette espèce au Laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer et au Laboratoire d'Anatomie et Histologie Comparées de la Faculté des Sciences de Paris où j'ai pu mener ce travail, sous le contrôle de Mademoiselle BOBIN.

Je me suis heurté d'emblée à l'ensemble des difficultés énoncées plus haut et me suis efforcé de les résoudre une à une. Les problèmes majeurs sont centrés autour du mode de fixation et de la composition des liquides fixateurs classiques dont l'action conduit à des images inhabituelles et de mauvaise qualité. Divers tâtonnements m'ont amené à modifier et adapter le degré de concentration des agents fixateurs et la durée de leur contact avec les pièces.

Ce mémoire comprendra d'abord l'exposé des résultats histologiques valables et pour la plupart nouveaux, obtenus par ces méthodes adaptées, à propos du tube digestif.

La deuxième partie sera consacrée à l'analyse des protocoles expérimentaux techniques et leur discussion d'après les aspects révélés par les procédés courants et les procédés adaptés.

Les conclusions seront étayées par la comparaison des images obtenues par différents procédés de fixation classiques avec celles que révèlent les fixations adaptées sur *Ophiothrix quinquemaculata* et sur d'autres échinodermes : ophiures, oursin, holothurie, astérie, crinoïde.

De plus, je compte insister sur l'emploi d'un chélateur décalcifiant utilisé dans des conditions qui, mises au point par CHEVANCE (1961), permettent d'aborder la cytologie et l'histochimie.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Les *Ophiothrix quinquemaculata* (Delle Chiaje) ont été récoltées, au cours de séjours au Laboratoire Arago (Banyuls-sur-Mer), au large du Canet. Les chalutages, opérés sur terrain vaseux, par 50 à 100 mètres de fond, sont riches à profusion d'individus jeunes et adultes.

Des échantillons furent élevés dans les bacs du Laboratoire Arago, d'autres maintenus en bon état dans l'aquarium marin, au Laboratoire de Paris, après transport en sacs de polyéthylène.

Les espèces, également méditerranéennes et destinées aux tests comparatifs sont : Echinides : *Paracentrotus lividus* (Lamarck); Crinoïdes : *Antedon mediterranea* (Lamarck); Holothurides : *Stichopus regalis* (Cuvier); Astérides : *Astropecten irregularis* (Delle Chiaje); Ophiurides : *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard), *Ophiura texturata* (Lamarck), *Ophioderma longicauda* (Retzius).

Fixation

Les problèmes soulevés par la fixation devant être discutés plus loin, il suffit d'indiquer ici les procédés responsables des meilleurs résultats :

La fixation dans tous les cas est pratiquée par injection. Les mélanges fixateurs sont employés, soit, selon leur formule normale, soit, sous une forme plus concentrée. Par exemple :

Bouin-Hollande enrichi en acide picrique	} 10 jours et plus
Bouin-Duboscq-Brasil	
Formol neutre à 33 % et plus dans l'eau de mer	
Carnoy	4 h
Helly enrichi à 50 % de formol neutre	6 h
Champy enrichi à 4 % d'acide osmique	48 h

Décalcification

Avec les fixateurs acides dérivés du Bouin, la décalcification s'achève avant la fixation.

Pour les autres catégories de fixateurs, la décalcification a été opérée soit au cours de la fixation, soit après elle, dans une solution neutralisée d'éthylène-diamine-tétracétique (EDTA Na₂). La solution, neutralisée au carbonate de sodium, est tamponnée à pH 7 par du véronal sodique-acide chlorhydrique (tampon de Michaélis).

Une solution neutralisée et tamponnée d'EDTA à 10 % dans le formol, fournit un mélange à la fois fixateur et décalcifiant.

Pour les fixateurs chromiques ou osmiques, type Helly ou Champy, employés seuls, on décalcifie après lavage rapide à l'eau dans une solution neutre d'EDTA à 10 % dans le formol à 10 % ou 40 %.

Traitements ultérieurs

Déshydratation et inclusion banales.

L'alcool a été utilisé et, surtout pour la morphologie, la double inclusion colloïdine-paraffine selon Peterfi. Les coupes à 3 ou 6 μ ont été effectuées sur l'organe prélevé, ou mieux, sur le disque entier pour préserver les rapports entre les organes.

Colorations histologiques générales

Trichrome de Prenant; hématoxyline lente-éosine-orange G; hématoxyline de Groat-picro-indigo-carmin; glychémalun de Mayer ou hémalun de Masson (sans virage à l'eau après fixation osmiée) picro-indigo-carmin; variante adaptée de l'Azan de Heidenhain.

Colorations histochimiques

Acide desoxyribonucléique : réaction nucléale de Feulgen-Rosenbeck (après le Bouin-Hollande enrichi, les meilleurs résultats s'obtiennent avec une hydrolyse de 15 min.).

Acides ribonucléiques : Bleu de toluidine tamponné à pH 4,6, gallo-cyanine, réaction de Mann Dominici; des témoins ont subi l'hydrolyse chlorhydrique de Vendrely.

Lipides osmiophiles : fixation au Champy enrichi et observation directe sur coupe à la paraffine.

Mucopolysaccharides : fixation au Bouin, Bouin-Hollande enrichi, Carnoy, Helly, formol neutre, acide osmique 4 %. Coloration suivant Hotchkiss - Mac Manus et Lillie-Greco. Acétylation réversible suivant Mac Manus - Cason.

Ces réactions de groupe ont été complétées par les techniques suivantes :

— *pour les mucines* : Mucicarmin selon Masson, Bleu Alcian d'après Steedman, colorations métachromatiques d'après Lison selon Sylven et selon Kramer et Windram; Fuch sine paraldéhyde selon Gabe. Les colorations à la gallo-cyanine et au bleu de toluidine tamponné utilisées par ailleurs ont confirmé les résultats.

— *pour le glycogène* : coloration au Schiff selon Bauer, au Carmin de Best; contrôle par digestion salivaire.

— *protéines* : réaction de Salazar.

— *phosphatases alcalines* : injection par l'alcool à 95° glacée. Fixation durée : 12 h. Dissection, inclusion à la paraffine 54° : 2 h. Incu-

bation à 37° ou à froid indifféremment et suite des opérations suivant la technique de Gomori-Takamatsu. Contrôle par destruction de l'enzyme à la chaleur et par témoin sans substrat. Contrôle par la recherche du fer suivant Tirmann et Schmeltzer après la réaction de Gomori (procédé Arvy et Gabe).

— *fer* : fixation au Bouin, au formol tamponné neutre. Réaction au bleu de Prusse pour le fer ionique ferrique, au bleu Turnbull pour le fer ionique ferreux, réaction de Tirmann et Schmeltzer pour le fer ionique total, réaction au bleu de Prusse-bleu de Turnbull précédé de démasquage à l'alcool nitrique pour le fer démasquable, coloration de fond : safranine-alcool picrique.

PREMIÈRE PARTIE

HISTOLOGIE ET HISTOCHIMIE

DU TUBE DIGESTIF D'*OPHIOTHRIX QUINQUEMACULATA*

Le tube digestif des Ophiures est de structure simple; c'est, d'après les auteurs, un vaste sac, dit intestin ou estomac, gonflé en dix poches situées dans le disque, entre les bourses génitales. Exceptionnellement (*Ophiocanops fugiens*), cinq de ces poches pénètrent profondément dans les bras, formant de véritables caecums brachiaux analogues à ceux des Astéries (MORTENSEN, 1932).

Il n'y a pas d'anus. La bouche, ventrale et fortement enfoncée au sein de la garniture dentaire, s'ouvre au centre d'une membrane péristomienne. La cavité péristomienne, le plus souvent simple, se prolonge parfois (HAMANN, 1889) par une deuxième cavité plus interne, bordant un court œsophage qui relie la bouche à l'intestin.

D'après les données classiques, on sait que la paroi du tube digestif comprend cinq couches. Ce sont, de la lumière à la périphérie : un épithélium à plateau strié dont la hauteur décroît de la face dorsale à la face ventrale de l'animal, une zone nerveuse plus développée au niveau du court œsophage, une mince assise conjonctive, une couche de muscles circulaires, un épithélium cœlomique cuboidal et flagellé.

La morphologie et l'histologie de l'appareil digestif des Ophiures ont suscité peu de travaux. Les descriptions se réfèrent aux notions classiques tirées des études d'ensemble de LYMAN (1882), APOSTOLIDÈS (1881), CUÉNOT (1888-1891), HAMANN (1889), GISLÉN (1924), MORTENSEN (1932) et d'autres. Ces données sont d'ailleurs résumées par HYMAN (1956). Il apparaît, d'après les conclusions de ces auteurs, que le tube digestif des Ophiures est assez schématique

dans sa forme comme dans sa structure. L'épithélium digestif est très uniforme, sans différenciations locales appréciables. A part le plateau strié, le cytoplasme réticulé et les noyaux, personne ne signale de portions glandulaires caractérisées, d'inclusions déterminées, ni de catégories cellulaires distinctes.

Une pareille uniformité semblait *a priori* douteuse. C'est pourquoi j'ai repris la question en appliquant les techniques actuelles de l'histologie et de l'histochoimie.

J'ajoute, d'ailleurs, que les procédés mis en œuvre peuvent paraître incomplets, mais qu'ils sont tributaires des possibilités offertes par l'action des 6 mélanges fixateurs dont j'ai achevé la mise au point à ce jour.

Une lacune subsiste quant à la mise en évidence des éléments mitochondriaux et golgiens. L'étude est en cours.

I. — ENSEMBLE DU TUBE DIGESTIF (fig. 1)

Le disque des Ophiures possède une symétrie rayonnée marquée par les cinq bras (radius). Les cinq espaces interradiaires (interradius) renflés en poches à la maturité sexuelle, contiennent les bourses respiratoires portant les gonades.

Les schémas de la figure 1, dessinés à partir de coupes sérieées dans le disque entier (1 cm de diamètre) d'individus de taille moyenne, représentent des sections pratiquées dans des plans perpendiculaires (schémas de gauche, A à D) et parallèles (schémas de droite 1 à 4) à l'axe de symétrie 5 de l'animal. On peut établir une correspondance poussée entre les deux séries de coupes, réalisées bien entendu sur des individus différents. Il suffit de se référer aux 16 intersections des quatre plans horizontaux avec les quatre plans verticaux des schémas placés respectivement à droite et à gauche.

Par exemple, l'intersection du plan horizontal *a* avec le plan vertical 1 se retrouve aussi bien sur le schéma A (en *a*, 1) que sur le schéma 1 (en 1, *a*). A gauche, à partir du schéma *a* qui illustre une section horizontale, nettement ventrale à la bouche, les schémas B, C et D sont de plus en plus dorsaux.

Le schéma A, horizontal, servira de référence pour l'analyse des plans de coupe indiqués sur les autres schémas.

Le schéma vertical 1, dont la trace sur A est marquée *a*, 1 est perpendiculaire à un plan interradiaire au niveau d'une poche interradiaire; il recoupe obliquement un bras de chaque côté de cette poche. Sur les schémas 2, 3 et 4, seule la moitié gauche des coupes verticales est représentée.

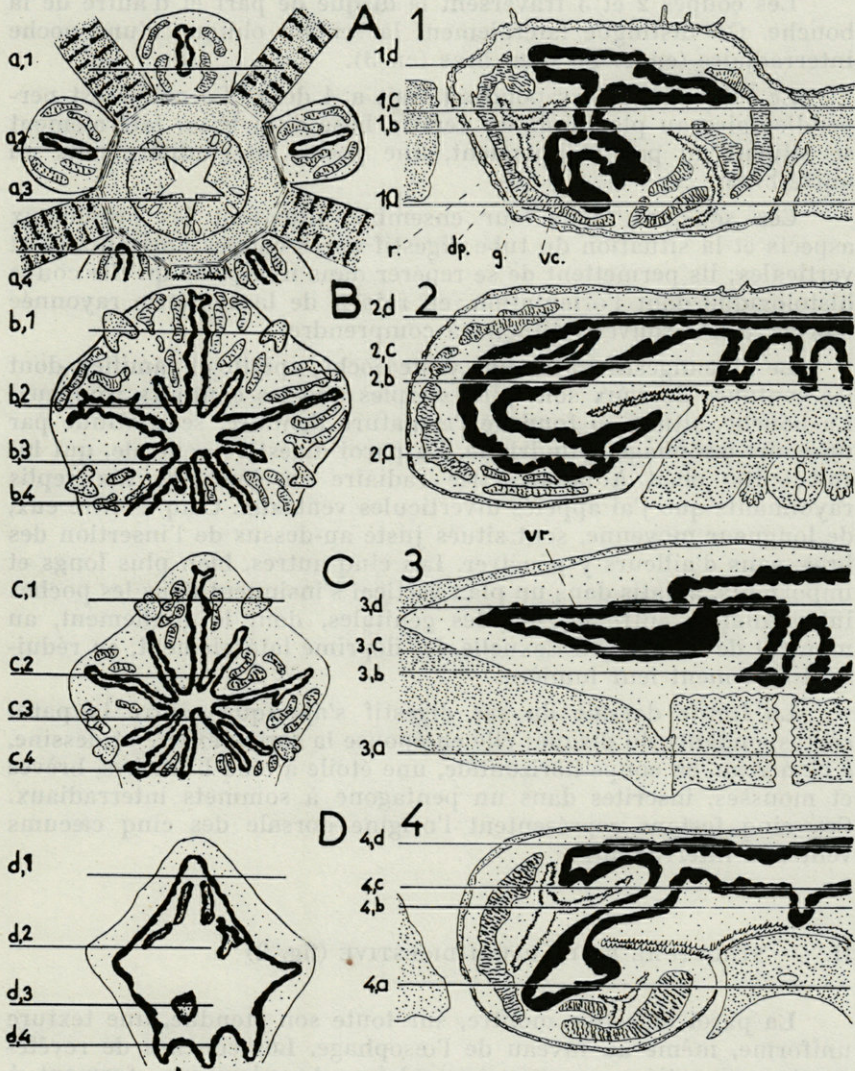


FIG. 1. — Morphologie du tube digestif d'après des coupes sériees. A gauche : 4 coupes horizontales du disque. A : coupe ventrale, B et C : coupes moyennes, D : coupe dorsale.

A droite : 4 coupes verticales du disque. 1 : coupe passant par la base d'un bras; 2 et 3 : coupes passant de part et d'autre de la bouche; 4 : coupe passant par la base d'un bras.

d : sac dorsal; g : gonade; r : bourse respiratoire; vi : diverticule inter-radiaire; vr : diverticule radiaire.

Pour l'explication des lignes de rappel (designees par a, 1, 1, d...) se reporter au texte.

Les coupes 2 et 3 traversent le disque de part et d'autre de la bouche. On distingue latéralement la section oblique d'une poche interradiaire (en 2) ou d'un bras (en 3).

Le schéma 4, correspond au trait a, 4 de A. La coupe est perpendiculaire au plan radiaire vers la base d'un bras; latéralement se situent un peu obliquement, une poche interradiaire puis un autre bras.

Ces schémas, dans leur ensemble, illustrent les principaux aspects et la situation du tube digestif après coupes horizontales et verticales; ils permettent de se repérer dans n'importe quelle coupe histologique dont l'orientation, en raison de la symétrie rayonnée d'ordre 5, est souvent difficile à comprendre.

Le tube digestif forme une vaste poche, aplatie et ramifiée, dont les contours dorsaux sont plus simples que les contours ventraux. La bouche, située au fond de l'armature dentaire, se continue par un court œsophage cylindrique. La paroi digestive ventrale, qui lui fait suite, obéit à la symétrie radiaire en émettant dix replis rayonnants que j'ai appelés diverticules ventraux. Cinq d'entre eux, de longueur moyenne, sont situés juste au-dessus de l'insertion des bras, sans d'ailleurs y pénétrer. Les cinq autres, bien plus longs et importants, aplatis dans un plan vertical s'insinuent dans les poches interradiaires entre les glandes génitales, dont le gonflement, au moment de la maturité sexuelle, les déprime latéralement, en réduisant fortement leur lumière.

La limite dorsale du sac digestif s'applique contre la paroi correspondante du disque; elle en épouse la forme exacte et dessine, à ce niveau, en coupe horizontale, une étoile à cinq branches, brèves et mousses, inscrites dans un pentagone à sommets interradiaux. Ces cinq festons représentent l'origine dorsale des cinq cæcums ventraux interradiaux.

II. — STRUCTURE DE LA PAROI DIGESTIVE (fig. 2)

La paroi digestive montre, sur toute son étendue, une texture uniforme, même au niveau de l'œsophage. Les couches de revêtement conjonctivo-nerveuse, musculaire et cœlomique, forment à elles trois un mince emballage dont l'épaisseur totale est à peine d'une dizaine de μ et atteint très rarement 30 μ ; il peut arriver que les couches cœlomique et musculaire s'amincissent en une membrane de 1 μ d'épaisseur.

L'épithélium digestif repose sur une basale peu contournée; contrairement aux descriptions classiques chez les Ophiures, il ne présente pas d'amincissement progressif dorso-ventral; son épais-

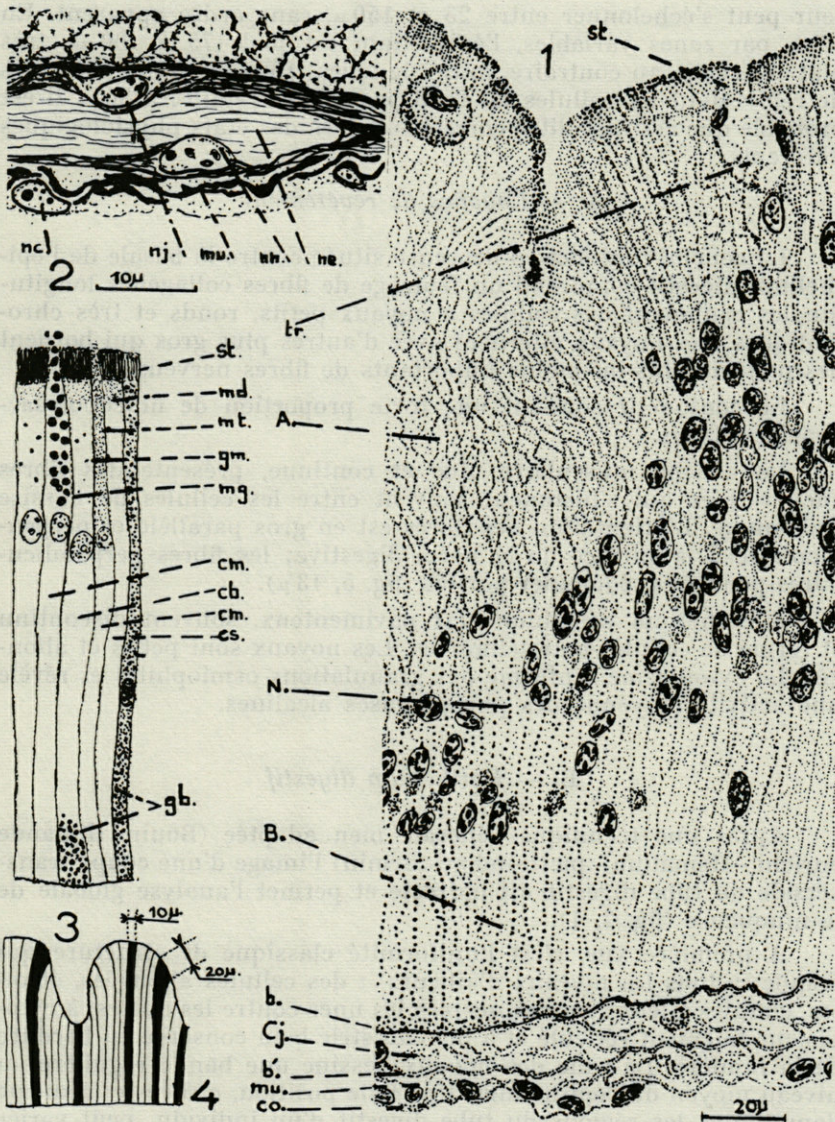


FIG. 2. — Structure de la paroi digestive. 1 : coupe de la paroi digestive (Bouin-Hollande enrichi - Hémalaun picro-indigo-carmin). 2 : couches de revêtement (Bouin-Hollande enrichi - azan). 3 : schéma des rapports entre les types cellulaires de l'épithélium digestif. 4 : schéma expliquant l'élargissement apical des cellules épithéliales.

A : zone apicale; B : zone basale; b et b' : membrane basale; cb : cellule à granulations basophiles (gb); cm : cellule à mucus; cj : couche conjonctive et nerveuse; co : assise coelomique; cs : cellule à plateau strié; gm : gouttelettes muqueuses; md : mucus diffus; mg : mucus en gouttes; mt : mucus en trainée; Mu : couche musculaire; nc : noyau de cellule coelomique; Ne : paquet nerveux; mn : noyau de cellule nerveuse; nj : noyau de cellule conjonctive; St : plateau strié; tr : coelomocyte.

seur peut s'échelonner entre 25 et 150 μ , sans ordre apparent. En effet, par zones variables, l'épithélium est plat (75 à 100 μ), très plat (25 μ) ou, au contraire, muni de lobes (150 μ de haut) encadrés de replis dont les cellules du fond peuvent se réduire à 30 μ . Il est probable que ces inégalités correspondent à des états physiologiques différents.

A. — Couches de revêtement

La couche conjonctivo-nerveuse située contre la basale de l'épithélium digestif comprend un feutrage de fibres collagènes longitudinales contenant des cellules à noyaux petits, ronds et très chromatiques. Ces noyaux alternent avec d'autres plus gros qui bordent des paquets plus ou moins importants de fibres nerveuses.

Le conjonctif contient une forte proportion de mucopolysaccharides diffus.

La couche musculaire, fine et continue, présente des fibres enchevêtrées qui s'insinuent souvent entre les cellules de l'assise cœlomique. L'orientation des fibres est en gros parallèle et perpendiculaire à la surface de la paroi digestive; les fibres perpendiculaires peuvent prédominer parfois (fig. 5, 13 μ).

L'épithélium cœlomique est pavimenteux, souvent discontinu et formé de cellules mal délimitées. Les noyaux sont petits et allongés. Le cytoplasme renferme des granulations osmiophiles et révèle une activité moyenne des phosphatases alcalines.

B. — Epithélium digestif

Après une technique générale bien adaptée (Bouin Hollande enrichi - Hémalum - picro-indigo-carmin) l'image d'une coupe transversale du tube digestif est correcte et permet l'analyse globale de la muqueuse (fig. 2, 1).

A première vue, c'est l'uniformité classique de structure qui frappe (à tous les niveaux d'ailleurs) : des cellules allongées, étroites, élargies à leur sommet, serrées les unes contre les autres, à cytoplasme finement réticulé et à plateau strié bien conservé en bordure de la lumière. La zone des noyaux dessine une bande régulière au niveau moyen de l'épithélium. Une telle position, qui reste la même dans toutes les régions du tube digestif d'un individu, peut varier d'un spécimen à l'autre, ce qui traduit sans doute, ajouté à d'autres facteurs, un certain état fonctionnel. Les multiples plissements de l'épithélium conditionnent la forme des cellules : chacune est en moyenne deux fois plus étroite à la base qu'au sommet (fig. 2, 4). Grosso modo, et, pour la commodité de l'exposé, on peut distinguer trois zones parallèles à la bordure de l'épithélium : une zone apicale

s'étendant du plateau strié aux noyaux, une zone moléculaire et une zone basale.

Quelle que soit la hauteur de l'épithélium (de 30 à 150 μ selon les régions), la zone apicale varie peu d'épaisseur (20 à 30 μ), elle est d'ailleurs partagée en deux bandes : la supérieure mince et chromophile, l'inférieure large et chromophobe.

La zone nucléaire offre un certain nombre de noyaux plus basaux que les autres, plus petits, plus colorés et plus ronds.

La zone basale répond à elle seule des variations d'épaisseur de l'épithélium : fortement réduite chez certains individus, au point de disparaître au-dessous des replis épithéliaux, elle est développée chez d'autres et représente alors partout, à elle seule, plus de la moitié de la hauteur des cellules.

De plus, il faut noter la présence, à différents niveaux de la zone apicale, d'éléments migrants provenant du cœlome.

Un examen plus attentif a révélé trois types cellulaires, reconnaissables, moins par leur morphologie que par les affinités tinctoriales et les réactions histochimiques de leur contenu : ce sont les cellules fondamentales à plateau strié, les cellules à granulations basophiles et les cellules à mucus, que l'on va décrire en détail, ainsi que les cellules migratrices, étrangères à l'épithélium sensu stricto.

a) *Cellules fondamentales à plateau strié* (fig. 2, 3, 4)

Le plateau strié semble former sur toute la surface épithéliale un revêtement continu d'une épaisseur constante de 10 μ . En réalité il garnit la majorité des cellules, mais s'interrompt de place en place, aux points d'affleurement des cellules muqueuses qui, elles, en sont dépourvues. Le plateau strié d'une cellule compte, en coupe, 5 à 6 microvillosités surmontant le bord bombé de la cellule. La touffe ainsi formée s'évase vers la lumière et s'accole par ses bords aux touffes voisines; d'où l'illusion de la continuité. Vers la base au contraire les interstices sont visibles.

Sur certaines coupes bien orientées (fig. 3, 1, 3) apparaissent des grains sidérophiles, sortes d'épaississements locaux de la membrane cellulaire, particulièrement nets aux angles, que HAMANN interprète comme des bases de flagelles; en fait, il ne s'agit pas de restes ciliaires mais probablement d'une structure analogue à ce que les auteurs décrivent dans l'épithélium intestinal des vertébrés sous les noms de « bandelette obturante » (CHÈVREMENT, 1960), « cadre péri- ou épicyellaire » (BOUIN, 1929; DUBREUIL et BAUDRIMONT, 1959), ou de « terminal bar » des auteurs anglo-saxons (BAILEY, 1953; NONIDÉZ et WINDLE, 1949, par ex.) (fig. 3, 5).

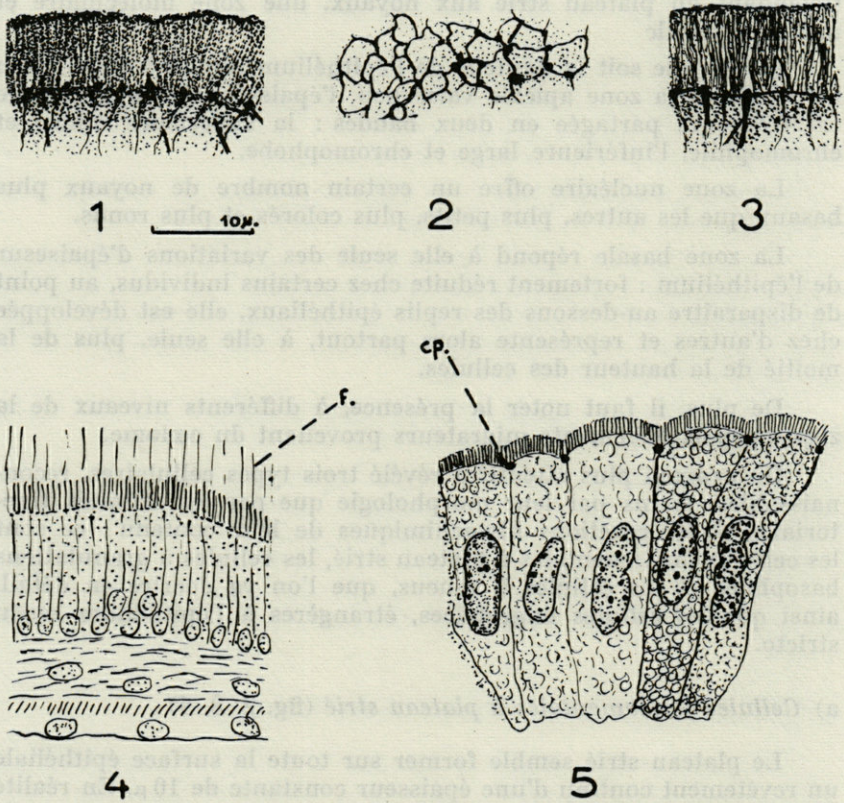


FIG. 3. — Plateau strié (coupes du tube digestif parallèles au plateau strié sauf en 2). 1 : Bouin-Hollande enrichi (Hémalun picro-indigo-carmin). 2 : Coupe rasante superficielle (Bouin-Hollande enrichi, Hématoxyline-éosine-orange G). 3 : Bouin-Hollande enrichi, Hématoxyline-éosine-orange G. 4 : Section de l'intestin d'une ophiure montrant les flagelles d'après Hamann 1889. 5 : Intestin grêle d'homme d'après Bouin 1929. cp : cadre péricellulaire; F : flagelle.

Le plateau strié est sensible au bleu de l'azan, au vert lumière, et fait contraste avec le cytoplasme sous-jacent qui prend l'orange G et l'éosine. Les réactions positives de la fuchsine paraldéhyde et de l'APS mettent en évidence une richesse en mucopolysaccharides. Le bleu Alcian, le mucicarmin et les réactions métachromatiques (Azur I, bleu de toluidine) colorent des mucines abondantes, particulièrement en surface. Si le glycogène est absent de ce plateau, on y décèle, par contre, une forte activité des phosphatases alcalines.

Le cytoplasme de la cellule à plateau strié est assez dense et finement granuleux vers l'apex, puis clair et légèrement alvéolaire jusqu'au noyau, réticulé enfin vers la région basale, au niveau de laquelle les membranes cellulaires sont très nettes.

Les mucopolysaccharides sont localisés dans la zone apicale d'abord en traces diffusés sous le plateau strié, et plus profondément en fines gouttelettes individualisées. Des éléments ergastoplasmiques ténus sont situés dans la même région ainsi que dans la zone basale, presque toujours tassés contre les membranes cellulaires. Des particules lipidiques occupent parfois la zone apicale moyenne; quant à la zone basale elle peut être bourrée de lipides osmiophiles en gouttelettes enclavées dans des alvéoles cytoplasmiques.

Les phosphatases alcalines existent en bordure de la zone apicale et vers la base où elles bordent des lacunes renfermant les lipides.

Les noyaux sont riches en chromatines et pourvus d'un gros nucléole réfringent. Quelques-uns des noyaux situés au-dessus de la région nucléaire normale, présentent des aspects pycnotiques liés à une dégénérescence.

b) *Cellules à plateau strié et à granulations basophiles* (fig. 4)

Les colorants nucléaires comme l'hématoxyline, l'azocarmin G, la safranine — mais non l'hémalun de Masson — révèlent des cellules dont la base, et plus rarement le cytoplasme tout entier jusqu'à la zone apicale, est chargée de granules basophiles réfringents, qui résistent aux tests des mucopolysaccharides (PAS) et à ceux des protides (réaction de Salazar), mais s'imprègnent fortement à la fuchsine paraldéhyde après oxydation (selon Gomori).

Le cytoplasme est plus dense que celui des cellules à plateau strié voisines; le noyau, en position plus basale, est arrondi, plus petit, plus chromophile.

Les granulations basophiles supranucléaires sont en général peu nombreuses et dispersées, et, lorsqu'elles manquent totalement, rien ne permet de distinguer la zone apicale de la cellule de la portion correspondante d'une cellule fondamentale à plateau strié. Vers la lumière, la cellule ne semble pas s'ouvrir à l'extérieur ni pouvoir libérer ses granulations basophiles; cependant un échantillon fixé au formol neutre salé présentait, au-dessus du plateau strié des replis épithéliaux, un revêtement régulier de granules intensément teintés par l'azocarmin G, légèrement colorables en bleu vert par le picro-indigo-carmin, mais réfractaires à l'hématoxyline, à la réaction APS ou à la réaction de Salazar; ces granules, non sidérophiles, semblent pourtant en rapport avec les cellules basophiles, mais il est difficile de préciser si leur présence dans la lumière est ou non accidentelle. Il n'est pas exclu, d'autre part, qu'un contact avec le liquide de la cavité digestive ait pu modifier *in situ* leurs affinités tinctoriales.

Une différenciation très poussée de l'Azocarmin G permet de colorer sélectivement les granulations basophiles, et par conséquent

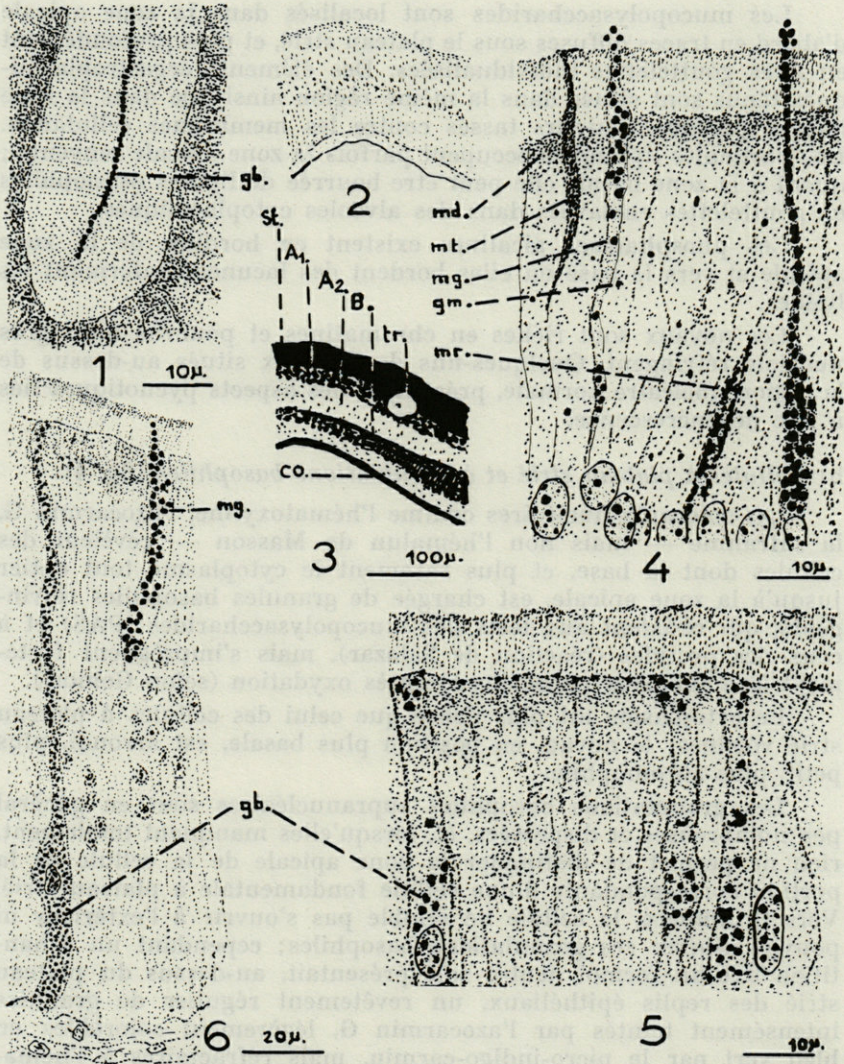


FIG. 4. Types cellulaires de l'épithélium digestif et quelques réactions histo-chimiques. 1 : Grains basophiles dans la lumière (formol, azan). 2 : Témoign d'une réaction de mise en évidence des phosphatases alcalines. 3 : Phosphatases alcalines (alcool 95°, technique de Gomori-Takamatsu). 4 : Partie supérieure des cellules à mucus (Bouin-Hollande enrichi, APS, hématoxyline-picric-indigo-carmin). 5 : Partie supérieure des cellules à granulations basophiles (Bouin-Hollande enrichi, hématoxyline-éosine-orange G). 6 : Cellules à granulations basophiles et à mucus (Bouin-Hollande enrichi, fuchsine paraldéhyde après oxydation). A1 : bande chromatophile de la zone apicale; A2 : bande chromatophobe de la zone apicale; B : zone basale de l'épithélium; co : assise coelomique; gb : granulation basophile; gm : gouttelette muqueuse; mg : mucus en gouttes; md : mucus diffus; mr : mucus en réseau; mt : mucus en traînée.

de dénombrer aisément les cellules qui les renferment (fig. 7, 5 et 7, 6). La fuchsine paraldéhyde offre aussi de bons contrastes mais est moins spécifique puisqu'elle révèle en même temps les cellules à mucus.

c) *Cellules à mucus* (fig. 4)

Les cellules à mucus ne se distinguent des cellules à plateau strié que par leur zone apicale où le cytoplasme dense renferme des sécrétions muqueuses importantes d'aspect varié : gouttes empilées, traînées diffuses occupant la largeur de la cellule, flaques irrégulières accolées à la paroi.

Elles sont dépourvues de plateau strié et, à l'inverse des granulations basophiles, les sécrétions muqueuses s'écoulent directement dans la lumière.

En réduisant le temps d'action des colorations métachromatiques de Sylven et de Kramer et Windrum, on colore exclusivement les mucus; les cellules à mucus apparaissent alors en bleu sur fond incolore et sont faciles à dénombrer.

d) *Coelomocytes* (fig. 5)

Des cellules amibocytaires semblables aux granulocytes et « tréphocytes » décrits par LIEBMAN (1950) dans le liquide coelomique d'*Arbacia* (Echinides), pénètrent dans la paroi digestive; elle s'accumulent et se multiplient activement au sein de la zone apicale de l'épithélium (fig. 5, 7 à 13). Les phases de la migration sont concrétisées par des images de coelomocyte en train de franchir la basale de l'assise digestive et de cheminer dans la zone inférieure de celle-ci.

Sous le plateau strié, un certain nombre de coelomocytes dégèrent, phénomène que LIEBMAN a sommairement décrit *in vitro* et dans les tissus normaux de *Arbacia*. Chez *Ophiothrix quinquemaculata* le cytoplasme se charge de granulations denses, souvent réfringentes et acidophiles, parfois basophiles et légèrement muqueuses, tandis que le noyau perd sa structure; puis le cytoplasme se condense en une grosse boule détachée de la membrane et le noyau se désintègre. Enfin, la boule cytoplasmique est résolue en gouttes de taille de plus en plus petite qui renferment parfois encore des grains résiduels positifs après la réaction de Feulgen.

De nombreuses gouttelettes s'accumulent contre le plateau strié et finissent par disparaître (fig. 5 - 11, 12).

Un mode de dégénérescence beaucoup plus fréquent permet à l'amœbocyte entier d'être libéré dans la lumière digestive : le cytoplasme s'éclaircit d'abord, puis le noyau devient compact, se déforme et entre en pycnose. Des mucus diffus entourent extérieure-

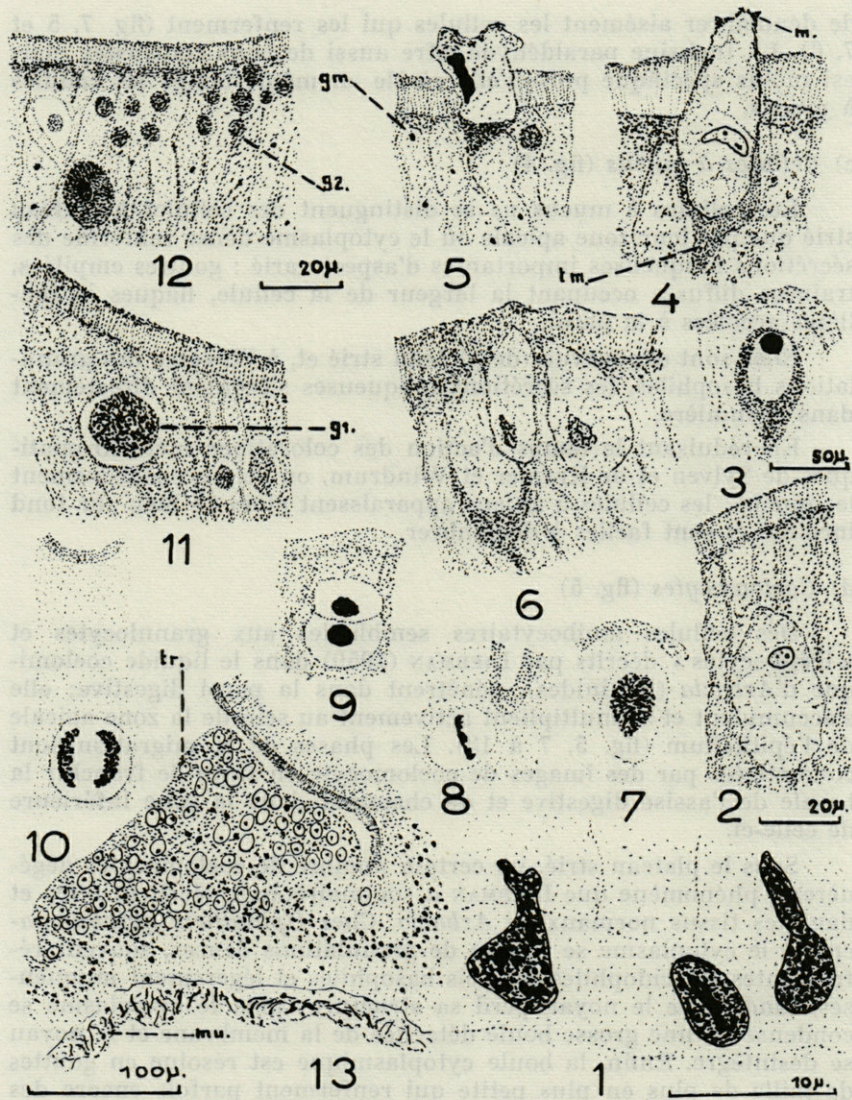


FIG. 5. — Coelomocytes dans la paroi digestive. 1 : Figure de pénétration (Helly nerichi, Feulgen). 2, 3, 4, 5 : Migration et dégénérescence d'un coelomocyte (Bouin-Hollande enrichi, et dans l'ordre, azan, bleu de toluidine tamponné, azan, APS-hématoxyline-picro-indigo-carmin). 6 : Groupe isogénique de coelomocytes (Bouin-Hollande enrichi, trichrome de Prenant). 7, 8, 9, 10 : Figures de division (Bouin-Hollande enrichi, Feulgen). 11, 12 : Dégénérescence intra-épithéliale (Bouin-hollande enrichi, hématoxyline-éosine-orange G). 13 : Accumulation de coelomocytes (Bouin-hollande enrichi, hématoxyline-éosine-orange G). g1, g2 : gouttes cytoplasmiques libérées par la dégénérescence intra-épithéliale; gm : gouttelette muqueuse; mu : couche musculaire; tm : trainée muqueuse accompagnant le coelomocyte; tr : coelomocyte.

ment l'amoebocyte en un croissant qui accompagne la cellule dans sa progression jusqu'au plateau strié qu'elle traverse en se déformant (fig. 5 - 3, 4 et 5). Avant la chute de la cellule le cytoplasme forme une colonne à sommet évasé et dentelé couverte d'un mince film muqueux et faisant saillie au-dessus du plateau strié. Le noyau est tassé contre la membrane et le croissant est utilisé au colmatage de la déchirure laissée par le passage de la cellule.

Souvent la zone apicale de l'épithélium digestif voisin des gonades est envahie par un si grand nombre d'amoebocytes que sa structure normale devient méconnaissable (fig. 5 - 13).

III. — CONCLUSION DE LA PREMIÈRE PARTIE

Les notions classiques relatives au tube digestif des Ophiures reposaient jusqu'ici sur des études morphologiques et histologiques assez sommaires. La structure fondamentale de cet organe était connue dans ses grandes lignes et les auteurs distinguaient dans sa paroi : l'épithélium digestif à plateau strié et hautes cellules flagellées (voir fig. 3, 4, d'après CUÉNOT, 1889), des couches d'emballage conjonctive, nerveuse et musculaire et enfin un épithélium coelomique cuboïdal cilié.

En adaptant des techniques de fixation aux tissus fragiles des Ophiures et en appliquant les méthodes histochimiques actuelles, encore jamais tentées sur ce matériel, j'ai pu obtenir, pour le tube digestif d'*Ophiothrix quinquemaculata*, de larges compléments d'information et des images plus claires et nouvelles.

Après avoir précisé la morphologie des diverticules digestifs, leur situation et leurs rapports, j'ai insisté sur la disposition et l'aspect des couches de revêtement et porté mon effort principal sur l'épithélium digestif. Je ne rappellerai ici que les résultats essentiels.

A. — Tissus de revêtement

Sur quelques points, les couches de revêtement du tube digestif d'*Ophiothrix quinquemaculata* diffèrent des descriptions classiques; en effet, les couches conjonctive et nerveuse ne sont pas distinctes, mais les paquets nerveux sont enveloppés dans une lame conjonctive continue; la couche musculaire n'est pas faite de fibres circulaires, mais d'éléments enchevêtrés en tous sens et qui paraissent pénétrer dans l'épithélium coelomique en traversant sa basale. L'épithélium coelomique semble dépourvu de ciliature et affecte un type pavimenteux non cuboïdal; les limites cellulaires sont d'ailleurs peu distinctes. L'histochimie m'a permis de localiser des mucus

diffus dans la zone conjonctive, une activité phosphatasique intense dans la couche coelomique, qui se montre souvent aussi chargée de lipides.

B. — *Epithélium digestif*

J'ai retrouvé, bien entendu, avec les techniques courantes, l'aspect classique, uniforme et monotone de cet épithélium à plateau strié, formé de hautes cellules réticulées, d'aspect vide le plus souvent (fig. 2, 1). Seule l'histochimie m'a permis, en plus des cellules à plateau strié fondamentales, de déceler deux autres types cellulaires passés inaperçus, et que j'ai pu caractériser seulement par les propriétés d'un de leurs pôles : apical pour les cellules à mucus, basal pour les cellules à granulations basophiles.

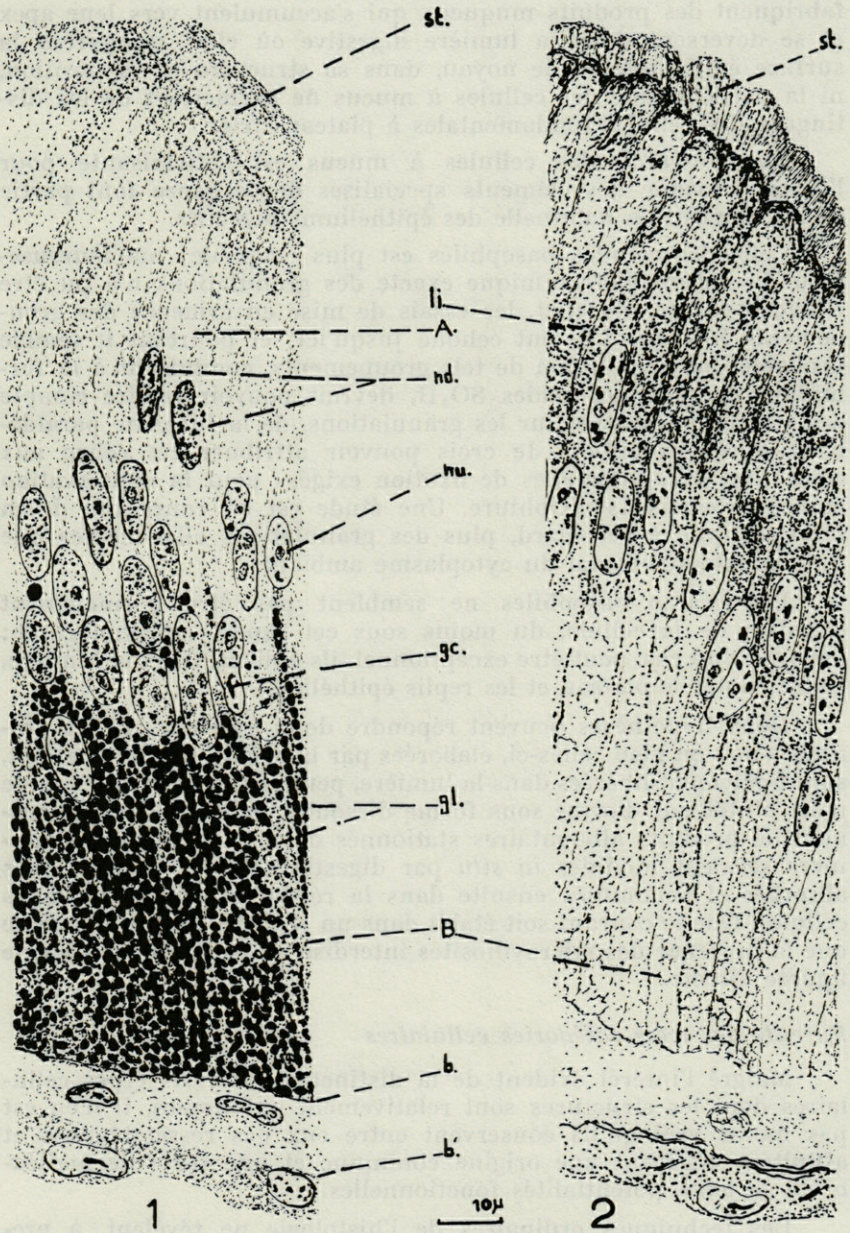
Je rappellerai rapidement les caractéristiques des trois types cellulaires et dirai quelques mots sur les coelomocytes intégrés dans l'épithélium.

Les cellules à plateau strié (fig. 2, 3 : cs) constituent l'élément banal et fondamental de l'épithélium digestif. Les microvillosités du plateau, d'une épaisseur constante chez les animaux frais, sont riches en mucines et phosphatases alcalines. Ces cellules, minces et allongées renferment un noyau ovoïde et chromophile qui les partage en deux régions.

La région apicale, faite de cytoplasme dense, est garnie de gouttelettes muqueuse (md) et parfois de fines inclusions lipidiques. Directement sous le plateau se situe le siège d'une forte activité des phosphatases alcalines liée évidemment à celle des microvillosités voisines; ailleurs existent des substances muqueuses diffuses. La région basale se caractérise par un cytoplasme clair dépourvu de mucus, mais souvent chargé en totalité de gouttes grassieuses; l'activité des phosphatases alcalines y semble très moyenne.

Les cellules à granulations basophiles (fig. 2,3, cb) possèdent, comme les précédentes, un plateau strié, mais leur noyau, petit et arrondi, est basal; le cytoplasme dense contient des grains réfringents, à forte affinité pour les colorants basiques et la fuchsine paraldéhyde (cb) mais réfractaires aux tests des mucopolysaccharides; fréquemment localisés dans la zone inférieure de la cellule, les grains basophiles peuvent dans certains cas la remplir complètement.

FIG. 6. — Lipides osmiophiles (Champy enrichi 48 h., Feulgen). 1 : Epithélium à réserves lipidiques. 2 : Epithélium à lipides en voie d'assimilation. A : zone apicale; B : zone basale; b et b' : membranes basales; gc : grain de chromatine; gl : gouttelette lipidique; li : lipide en voie d'assimilation; nd : noyau en dégénérescence; nu : nucléole; st : plateau strié.



Les cellules à mucus (fig. 2, 3, cm) privées de plateau strié, fabriquent des produits muqueux qui s'accumulent vers leur apex et se déversent dans la lumière digestive où elles recouvrent la surface épithéliale. Ni le noyau, dans sa structure et sa position, ni la partie basale des cellules à mucus ne permettent de les distinguer des cellules fondamentales à plateau strié.

La trouvaille des cellules à mucus est satisfaisante pour l'esprit, puisque des éléments spécialisés de ce genre font partie de la composition habituelle des épithéliums digestifs.

Celle des cellules basophiles est plus originale; malheureusement la nature histochimique exacte des granulations n'a pu être élucidée encore. En effet, les essais de mise en évidence des groupements S-O ou -SS- ont échoué jusqu'ici; et pourtant il semble probable que l'oxydation de tels groupements, conduisant à la formation de radicaux acides SO_4H , devrait pouvoir rendre compte de la réaction positive sur les granulations, de la fuchsine paraldéhyde après oxydation. Je crois pouvoir attribuer cet échec aux conditions exceptionnelles de fixation exigées pour la conservation correcte des tissus d'Ophiure. Une étude est en cours qui devra tenir compte, à cet égard, plus des granulations elles-mêmes que du contexte structural du cytoplasme ambiant.

Les grains basophiles ne semblent pas être normalement expulsés de la cellule, du moins sous cet aspect morphologique; dans un seul cas, peut-être exceptionnel, ils étaient, dans la lumière, collés contre le plateau et les replis épithéliaux.

Deux hypothèses peuvent répondre de la présence de ces granulations : ou bien celles-ci, élaborées par la cellule qui les contient, sont finalement libérées dans la lumière, peut-être sous forme figurée mais plutôt par dialyse sous forme dissoute, ou bien elles proviennent de produits alimentaires stationnés dans la lumière; ces derniers seraient modifiés *in situ* par digestion extra-cellulaire, puis absorbés et accumulés ensuite dans la région basale de certaines cellules. Que le courant soit établi dans un sens ou l'autre, il semble que la présence des microvillosités interdise un échange sous forme figurée directe.

Parenté des trois catégories cellulaires

Malgré l'intérêt évident de la distinction de trois types cellulaires dont les structures sont relativement autonomes, il n'en est pas moins vrai qu'ils conservent entre eux des ressemblances et affinités suggérant une origine commune et une sorte de malléabilité de leurs potentialités fonctionnelles.

Les techniques ordinaires de l'histologie ne révèlent, à première vue, qu'une catégorie cellulaire dite à plateau strié; celle-ci

demeure, après application de méthodes spécialisées, le type fondamental le plus répandu, qui recèle en puissance certaines caractéristiques des deux autres types.

Les points communs sont : la taille, la forme générale étirée, l'aspect du réseau protoplasmique et, semble-t-il, une accumulation périodique et basale de gouttes lipidiques.

A part l'absence (ou la perte) du plateau strié, les cellules à mucus semblent être les dérivés les plus directs des cellules à plateau strié; ces dernières renferment, en effet, en même position, des mucopolysaccharides diffus ou dispersés; on pourrait interpréter ceux-ci comme une phase préliminaire des grosses granulations concentrées et de même nature garnissant les vraies cellules sécrétrices de mucus. Les cellules fondamentales d'ailleurs, avec leurs ribonucléines plus abondantes, leurs lipides apicaux et leurs phosphatases peuvent être des lieux actifs de présynthèse de divers corps.

Les cellules à granulations basophiles, tout en conservant le plateau strié des éléments fondamentaux, se singulariseraient davantage; la place et la texture de leur noyau est, en général, différente et elles élaborent ou absorbent un produit particulier, encore mal défini, qui peut envahir tout le cytoplasme ou se localiser dans la région basale; dans ce dernier cas, des mucopolysaccharides sont détectables vers l'apex.

Ces quelques constatations mènent à envisager qu'un type cellulaire unique est à l'origine des spécialisations enregistrées. On peut supposer qu'une réversibilité est possible et que les images observées sont liées plus à des étapes fonctionnelles qu'à des catégories vraiment tranchées.

Pour résoudre ce problème, il faudra, soit étudier la genèse du tissu digestif chez les jeunes, soit dépister chez l'adulte les points privilégiés de renouvellement et croissance cellulaires.

Etats fonctionnels de l'épithélium digestif (fig. 7)

L'observation des coupes de plusieurs dizaines d'individus permet de définir deux états fonctionnels principaux de l'épithélium digestif.

Dans un premier état (fig. 7 à gauche), l'épithélium est bas, riche en cellules muqueuses, pauvre en cellules à grains basophiles. Dans un deuxième état (fig. 7 à droite), l'épithélium est haut, pauvre en cellules muqueuses, riche en cellules à grains basophiles.

Les différences de hauteur ne sont pas dues à la région apicale, qui reste assez constante, mais à une variation d'épaisseur de la région basale infra-nucléaire.

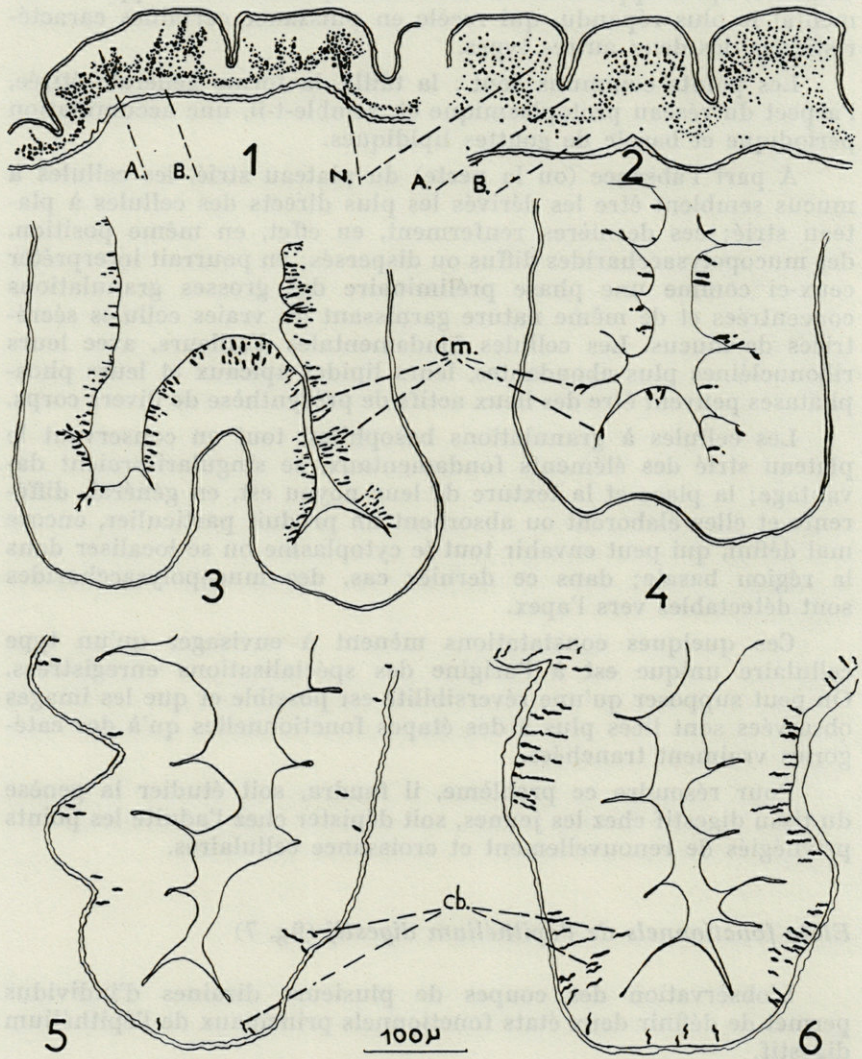


FIG. 7. — Etats fonctionnels de l'épithélium digestif. Deux aspects différents (à gauche : 1, 3, 5 et à droite : 2, 4, 6). 1, 2 : Position des noyaux (Bouin-Hollande enrichi, hématoxyline-éosine-orange G). 3, 4 : Cellules à mucus (Bouin-Hollande enrichi, coloration à l'azur I, temps réduits). 5, 6 : Cellules à granulations basophiles (Bouin-Hollande enrichi, azocarmin G, fortement différencié). A : zone apicale; B : zone basale; cb : cellule à granulations basophiles; cm : cellule à mucus; N : zone des noyaux.

Dans ces conditions, la zone apicale assurerait l'assimilation des substances ingérées et leur transport vers la partie inférieure où elles seraient stockées, puis redistribuées selon les besoins. Un exemple en est donné par la teneur variable en lipides de cette zone suivant les individus (fig. 6).

Les deux états fonctionnels opposés sont matérialisés sur la figure 7 à gauche et à droite, par la position des noyaux (1-2), la quantité des cellules à mucus (3-4) et celle des cellules à granulations basophiles (5-6).

Le balancement quantitatif des cellules à mucus et des cellules basophiles lié à une certaine hauteur épithéliale semble significatif. On peut penser que la profusion des cellules muqueuses d'une paroi basse correspond à l'ingestion récente d'un repas et que l'autre aspect se raccorde à l'assimilation proprement dite.

Coelomocytes infiltrés

Il est fréquent que des tubes digestifs d'invertébrés et, parmi eux, des Echinodermes, assument en annexe de leur fonction principale, un certain rôle dans l'excrétion souvent par simple accumulation de déchets *in situ*. L'interprétation exacte de certains groupes d'inclusions est de ce fait hasardeuse. Sans pouvoir rien préciser dans ce sens, je veux attirer l'attention sur une autre voie possible de drainage dévolue peut-être aux cellules amibocytaires infiltrées dans l'épithélium, donc étrangères à lui.

Ces amibocytes sont connus chez les Echinodermes dans des zones privilégiées où ils s'accumulent : paroi digestive, voisinage immédiat des glandes génitales, etc...

LIEBMAN (1950) les nomme « tréphocytes » et leur attribue chez les oursins un rôle trophique des cellules génitales femelles. Selon cet auteur, les jeunes ovules s'accroîtraient aux dépens de tréphocytes absorbés par phagocytose. Cette interprétation paraît assez surprenante; il n'est pas exclu que le phénomène soit inversé et que les coelomocytes en question ingèrent eux-mêmes par phagocytose les déchets issus des gonades ou de leur dégénérescence locale.

En fait, chez *Ophiothrix quinquemaculata*, j'ai observé aussi bien chez les mâles que les femelles des amoebocytes accumulés contre certaines régions des gonades, mais n'ai pas encore poussé l'investigation. Au niveau du tube digestif, j'ai observé l'infiltration à travers la basale d'amoebocytes qui gagnent finalement la zone apicale des cellules où ils se multiplient activement. Beaucoup sont chargés de diverses granulations et subissent alors une dégénérescence dont j'ai pu suivre les phases; un premier processus aboutit au morcellement de l'amoebocyte et à l'accumulation des fragments

sous le plateau strié où ils se résolvent et disparaissent. Dans d'autres plus fréquents, l'amœbocyte s'altère dans son noyau comme dans son cytoplasme et est expulsé en totalité dans la lumière digestive (fig. 5).

Les coelomocytes doivent jouer un rôle de drainage, soit au profit d'un organe donné, soit par un système de relai à partir d'autres organes. Il faut noter qu'il peut y avoir accumulation parallèle de coelomocytes dans les gonades et l'épithélium digestif voisin. En tous cas, au cours de leur migration les coelomocytes se chargent visiblement de produits divers qui semblent bien finalement être rejetés dans la lumière digestive ou subir sur place une autolyse.

DEUXIÈME PARTIE

QUELQUES PROBLÈMES TECHNIQUES DE L'HISTOLOGIE DES OPHIURES

Les techniques mentionnées dans la première partie présentent quelques particularités : fixations très prolongées par des solutions concentrées, décalcification à l'aide de l'EDTA (Éthylène-diamine-tétracétique).

L'objet de cette deuxième partie est de justifier ces méthodes, nouvelles pour le groupe des Echinodermes.

On se limitera ici au domaine de l'histologie classique en microscopie optique. Les problèmes touchant à la conservation des structures fines (mitochondries, corps de Golgi) et des ultrastructures feront l'objet d'un travail ultérieur.

Animaux de petite taille, à tissus fragiles limités par un conjonctif peu pénétrable et un important squelette interne calcifié, les Ophiures demandent la mise au point simultanée de méthodes de fixation capables d'atteindre rapidement tous les tissus malgré les divers obstacles, et des procédés de décalcification permettant la réalisation de coupes *in toto* pour l'observation des tissus en place.

Le tube digestif a été choisi pour les raisons suivantes :

- Il est très fragile et les figures obtenues par les techniques usuelles sont mauvaises.
- Le sac digestif revêt la paroi interne du disque sur toute son étendue et sa structure est partout la même; on est

donc certain de retrouver cet organe sur n'importe quelle section traversant le disque; une coupe prise au hasard suffit alors à déterminer la valeur d'un essai.

- Enfin, le sac digestif se détache aisément du squelette lors des dissections : les prélèvements ainsi opérés ont pu servir de témoins pour les essais de décalcification. D'un autre côté, l'*Ophiothrix quinquemaculata*, extrêmement abondante, peut se récolter en lots importants et fournir le matériel indispensable à de multiples essais. Les individus issus de ces lots ont subi les mêmes conditions de vie. J'ai pris soin d'expérimenter sur des spécimens de même taille et de même provenance.

I. — LA FIXATION

A) Historique

Pour la plupart, les auteurs donnent peu de précisions sur les techniques utilisées. CHADWICK (sur *Echinus*, 1900) et BONNET (sur les Echinoides, 1924), par exemple, ne fournissent aucune indication; GUISLAIN (1953) mentionne l'utilisation (sur *Holothuria impatientis*) de fixations bichromatées sans autres commentaires; GÉROULD (sur une Holothurie, 1896), SMITH (sur *Ophiothrix fragilis*, 1940), LIEBMAN (sur un Oursin, 1950), DEFRETIN (sur divers Echinodermes, 1952), ANDERSON (sur une Astérie, 1954), etc., ne donnent pas la durée des fixations.

Les fixateurs employés sont très divers; le plus souvent, ils sont acides pour les nécessités d'une décalcification. Citons le Susa (SMITH, 1937, sur divers Echinodermes dont *Ophiothrix fragilis*), le Flemming (CUÉNOT, 1891, sur divers Echinodermes), le Bouin, dont NARASIMHAMURTI (1933) et OLSEN (1942) écrivent, à dix ans d'intervalle et pour des groupes différents (Ophiures et Astéries) qu'il fournit des « résultats splendides ».

Parmi les liquides non décalcifiants notons l'emploi du Zenker-formol : LIEBMAN (sur un Oursin, 1950), ANDERSON (sur une Astérie, 1953, 1954), du Flemming sans acide acétique : SMITH (sur *Ophiothrix fragilis*, 1940) du Carnoy : DEFRETIN (sur divers Echinodermes, 1952), de l'acide osmique à 2 % : SHAVER (sur des larves d'Oursin, 1954), du Formol : NARASIMHAMURTI (sur *Ophiocomina nigra*, 1933), OLSEN (1942), ANDERSON (1953), de l'acétone : ANDERSON (1953), etc.

Cette brève revue montre que la fixation n'a pas été abordée jusqu'ici comme un problème en soi. Seul KOEHLER écrivait en 1883, dans une thèse sur les Echinides : « Je crois que l'erreur d'HOFF-

MANN tient au mode de préparation qu'il faisait subir à ses pièces pour les recherches histologiques. Il n'employait, en effet, que l'acide chromique ou le bichromate de potasse, lesquels ne peuvent conserver des éléments aussi délicats que ceux de l'épithélium intestinal des oursins. Les pièces destinées à l'étude histologique exigent un traitement préalable à l'acide osmique qui seul permet d'obtenir des préparations convenables ». Une telle remarque ne semble plus nécessaire aujourd'hui : la diversité des fixateurs cités plus haut en témoigne; j'ai pourtant pu montrer que l'obtention d'images intactes et complètes des tissus de l'*Ophiothrix quinquemaculata* et de quelques autres Echinodermes demandait de nombreux tâtonnements.

B) Echec des méthodes usuelles

Plusieurs séries de tests, réalisées dans des conditions variées, au moyen de fixateurs différents, ont montré que la fixation des tissus de l'*Ophiothrix quinquemaculata* demande l'emploi de techniques originales.

PREMIÈRE SÉRIE D'EXPÉRIENCES

Opérations

— Les disques entiers, bras sectionnés, tombent dans un très large excès de fixateur.

— La pièce séjourne dans le fixateur un temps variable : formol neutre à 10 % : un jour à plusieurs semaines; Bouin Duboscq : un jour et deux jours; Helly et Carnoy : 1 h, 2 h, 4 h, 6 h.

— La décalcification est réalisée en 6 à 8 jours par un bain dans une solution neutre d'EDTA à 10 % dans le formol à 10 %.

— Déshydratation à l'alcool butylique, inclusion à la paraffine.

Résultats (fig. 9 - 1)

La continuité de l'épithélium digestif n'est pas respectée, le plateau strié a disparu, les noyaux des cellules sont déplacés; par endroits l'épithélium digestif offre un cytoplasme aux mailles lâches et irrégulières contenant des noyaux épars.

Cette première série d'expériences a été renouvelée deux fois pour éliminer les causes d'erreur.

2^e SÉRIE D'EXPÉRIENCES

Opérations

Le protocole est le même que précédemment sauf sur les points suivants :

— La fixation a porté sur des fragments du tube digestif prélevés par dissection ou sur des secteurs de disque coupés aux ciseaux. La dissection a été menée dans un milieu varié : eau de mer, eau douce, Cl_2Mg à 5 % dans l'eau de mer, liquide fixateur lui-même.

— En plus des fixateurs cités plus haut, de nouveaux liquides ont été essayés : formol à 10 % salé et neutre, formol à 10 % tamponné à pH 7 au tampon de Michaelis (véronal sodique-HCl), Bouin Hollande et Regaud.

— Pour éliminer les lésions possibles introduites par la décalcification les pièces sont réparties en deux groupes.

1^{er} groupe : traitement à l'EDTA, même s'il ne s'impose pas (par exemple pour les fragments de sac digestif prélevés par dissection).

2^e groupe : pas de décalcification, ce qui nécessite, pour les pièces fixées *in toto*, un prélèvement postérieur à la fixation des tissus non calcifiés.

— Pour préciser l'influence des dégradations mécaniques toujours possibles lors des manipulations, les fragments de sac digestif sont répartis en deux groupes.

1^{er} groupe : double inclusion gélose-paraffine selon Chatton.

2^e groupe : déshydratation à l'alcool butylique et inclusion normale à la paraffine.

Résultats

On observe en gros les mêmes défauts que dans la première série d'expérience, avec tout de même de légers progrès.

— Fixation au Carnoy 3 h et 4 h après dissection : la forme générale des cellules est conservée mais les noyaux sont toujours mal colorables et le cytoplasme plus ou moins lavé.

— Fixation au Bouin Hollande, 2 jours, après dissection : quelques fragments seulement conservent leur plateau strié.

— Fixation au Bouin Hollande et au Carnoy : les résultats les plus mauvais s'obtiennent pour les pièces de grande taille ou pour les fixations les plus courtes.

Les pièces de grande taille se fixant mal, il fallait chercher à diminuer les obstacles à la pénétration et éviter la dilution du fixateur.

Pour les grosses pièces (disques entiers) il devenait nécessaire d'opérer par injections massives du fixateur.

Le Bouin Hollande réussissant mieux que le Bouin ordinaire, le problème du degré de concentration des agents fixateurs se posait.

Enfin, les résultats étant d'autant plus mauvais que les durées étaient plus courtes, la question « temps de fixation » intervenait également.

Mes recherches dans ce sens m'ont conduit aux premiers résultats valables.

C) La fixation par injection

Le disque des Ophiures, par sa structure même, désigne le coelome comme la meilleure voie de pénétration pour un liquide

fixateur : injecté dans le coelome, celui-ci peut gagner rapidement les tissus par les voies naturelles et ménager les plus fragiles tels les feuillets digestifs.

L'inconvénient inévitable sera la disparition ou le déplacement de tous les éléments figurés libres de la cavité générale; ceux-ci toutefois pourront être étudiés par des méthodes de prélèvements localisés.

Après de multiples tentatives, j'ai mis au point, du moins pour *Ophiothrix quinquemaculata*, un procédé efficace qui favorise le

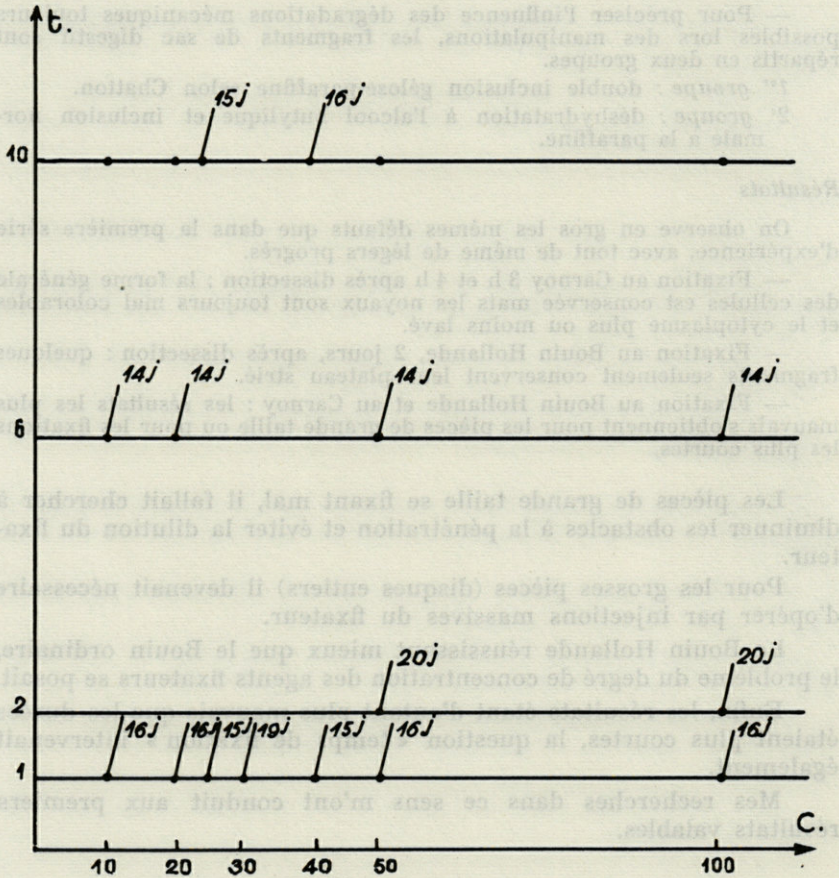


FIG. 8. — Tableau des essais réalisés avec le formol. C : Concentration du fixateur neutre tamponné en formol du commerce (en %). t : Temps de fixation en jours. nj : Durée du traitement décalcifiant à l'EDTA en solution neutre tamponnée à 10 % dans le formol à 10 %. Lorsque la flèche n'est pas marquée, la pièce n'a pas subi de décalcification mais a été prélevée par dissection.

remplacement total et rapide du milieu intérieur par le liquide fixateur.

Il faut se munir d'une seringue à injection contenant 5 cm³ de fixateur. Les bras sont coupés par torsion au niveau de la deuxième vertèbre et l'aiguille est enfoncée entre les boucliers radiaux horizontalement, de l'extérieur vers l'intérieur jusqu'à ce que l'extrémité parvienne au centre du disque.

Le liquide est poussé lentement dans la cavité coelomique, entre le feuillet digestif et la paroi externe du corps. Les poches génitales se gonflent. Le liquide finit par jaillir par les moignons de bras et par l'orifice de la piqûre. On laisse alors l'animal se vider jusqu'à l'affaissement des poches génitales puis on recommence plusieurs fois l'opération.

La fixation par injection dans des disques entiers donne pour le tube digestif des résultats comparables à ceux obtenus sur fragments prélevés par dissection en cours de fixation puis replongés dans le fixateur.

L'injection pratiquée à répétition favorise la pénétration rapide du fixateur et supprime les risques de dilution.

L'emploi sur disques entiers, de la double imprégnation celloïdine-paraffine selon PETERFI, ou de la double inclusion gélose-paraffine selon CHATTON sur des fragments disséqués juste après injection n'améliorent pas la qualité des préparations. Le risque de lésion des tissus se place au moment de la fixation et non dans les opérations ultérieures : les inclusions banales à la paraffine sont donc suffisantes.

La fixation par injections répétées laisse les organes en place et leur évite des dégradations mécaniques. Cette notion trouve sa confirmation dans la régularité des figures obtenues.

D) *Deux paramètres principaux : la concentration et la durée*

1) *La fixation au formol*

Opérations

J'ai résumé par le tableau ci-contre les essais relatifs au formol. En ordonnée, les temps de fixation; en abscisse, la concentration du liquide fixateur en formol commercial. Les flèches indiquent la durée du séjour des pièces dans la solution décalcifiante neutre d'EDTA à 10 % dans le formol à 10 %. L'influence de ce traitement sera envisagée plus loin.

Résultats (fig. 9-1, 2, 3, 4) (Planches IV, V, VI, VII)

Fixation de 10 jours

Formol 10 % (fig. 9-1) : continuité de l'épithélium non respectée, cytoplasme vacuolisé avec plateau strié arraché ou fondu. Noyaux mal conservés, irrégulièrement colorables et souvent déplacés.

Fixation mauvaise



FIG. 9. — Conditions de fixation du tube digestif d'*Ophiothrix quinque-maculata*. 1, 2, 3, 4 : Formol neutre tamponné au tampon Michaelis, 10 jours. 1 : formol 10 % ; 2 : formol 20 % ; 3 : formol 50 % ; 4 : formol commercial pur. 5 : Fixation au Champy enrichi à 4 % d'acide osmique, 24 h. 6 : Fixation au Helly enrichi à 50 % de formol, 6 h.

Formol 20 % (fig. 9-1) : Continuité de l'épithélium respectée par places, cytoplasme bien conservé par endroits ainsi que le plateau strié. De place en place, la partie apicale des cellules est arrachée. On observe des vacuolisations provoquées. Les noyaux sont peu colorables.

Fixation utilisable

Formol 50 % (fig. 9-3) : Continuité de l'épithélium respectée en général. Cytoplasme et plateau strié bien conservés. On observe cependant quelques vacuoles anormales dans la zone des noyaux. Les noyaux sont presque tous colorables avec grains de chromatine et nucléoles ment.

Fixation bonne

Formol pur (fig. 9-4) : Continuité de l'épithélium respectée partout, cytoplasme et plateau strié partout intacts. Noyaux colorables normale-distincts.

Fixation satisfaisante

Fixation de 6 jours

Les résultats sont comparables mais le seuil de la fixation s'est déplacé vers les concentrations plus fortes, ce qui se traduit par une qualité inférieure des pièces fixées au formol à 50 %.

Fixation de 1 jour (Planches VI-A et VIII-A)

On note, en partant du formol à 10 %, la même série de figures allant d'une fixation mauvaise à une fixation acceptable. Avec le formol 33 % on a encore de nombreuses zones vacuolisées dans le cytoplasme. Même avec le formol pur, il y a des irrégularités dans la conservation du cytoplasme; en particulier, dans leur partie apicale, les cellules de l'épithélium digestif sont souvent gonflées ou éclatées, aspect que l'on trouve rarement pour une fixation de 10 jours.

Ainsi, plus le temps de fixation est court et plus le seuil de la fixation se déplace vers les fortes concentrations.

Les meilleurs résultats ont été obtenus avec une fixation de 10 jours par une solution neutre de formol commercial pur, tamponnée à pH 7 par le tampon de Michaelis (véronal sodique HCl). Cette fixation a pu être combinée sans dommage avec une décalcification simultanée à l'EDTA.

2) La fixation au « Bouin »

Avec le « Bouin Duboscq » les résultats valables exigent une durée de fixation supérieure à deux jours. A mesure que la durée de fixation baisse, les mêmes figures de mauvaise fixation apparaissent et dans le même ordre.

Au « Bouin » ordinaire une fixation de 15 jours est bonne et dix jours suffisent lorsque la fixation se déroule en présence d'un excès d'acide picrique.

Les meilleurs préparations proviennent d'une fixation de 10 jours dans un mélange concentré, modification de la formule du Bouin Hollande : en augmentant fortement la concentration en acétate neutre de cuivre, on peut dissoudre une quantité considérable d'acide picrique. Il faut prendre la précaution de laisser un

large excès d'acide picrique pour éviter la précipitation de sel de cuivre sur la pièce au cours de la fixation.

Même avec un tel « Bouin enrichi », on constate que la diminution des temps fait apparaître les mêmes artefacts qu'avec le formol et dans le même ordre.

3) Fixateurs cytologiques chromés et osmiés

S'il est possible de faire varier dans une certaine proportion la concentration des fixateurs de type Regaud, Helly ou Champy, on ne peut augmenter à volonté la durée de fixation car ces mélanges sont instables et s'altèrent rapidement.

Des injections répétées ne peuvent pallier à cet inconvénient car les tissus deviennent friables et se désagrègent, d'où échec relatif de mes tentatives.

Seules des préparations obtenues par un Helly enrichi à 50 % de formol pendant 6 h (fig. 9, 6 et planche VIII, C) et un Champy enrichi à 4 % d'acide osmique pendant 48 h (fig. 9, 5 et planche VIII, B) ont donné des images utilisables. Il faut remarquer qu'avec le Helly les cytoplasmes sont assez régulièrement conservés, mais les noyaux sont mal colorables. Avec le Champy apparaissent des phénomènes de surfixation liés aux fortes concentrations en acide osmique (surcharge des régions riches en lipides) qui se superposent à quelques artefacts connus introduits par une fixation trop courte. Le plateau strié est irrégulièrement conservé, la partie apicale des cellules est souvent « éclatée », des vacuoles anormales sont visibles dans la zone basale. Mais, à l'inverse des cas précédents (Helly, Regaud), les noyaux sont généralement bien fixés.

Ces constatations suggèrent que les deux facteurs concentration et durée ont, pour les fixateurs osmiés et chromés, le même rôle que pour le formol et le Bouin : seule l'instabilité des mélanges a jusqu'ici empêché de pousser plus loin les expériences.

On verra plus loin qu'on peut tenter d'utiliser l'EDTA comme stabilisateur de certains mélanges fixateurs.

Extension des résultats obtenus

Pour être certain que les propriétés constatées ne sont pas particulières à l'espèce étudiée, j'ai déterminé les conditions de fixation du tube digestif de quelques représentants de diverses classes d'Echinodermes : *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard), *Ophiura texturata* (Lamarck), *Ophioderma longicauda* (Retzius) pour les Ophiurides; *Astropecten irregularis* (Delle Chiaje) pour les Astérides; *Stichopus regalis* (Cuvier) pour les Holothurides; *Antedon mediterranea* (Lamarck) pour les Crinoïdes et *Paracentrotus lividus*

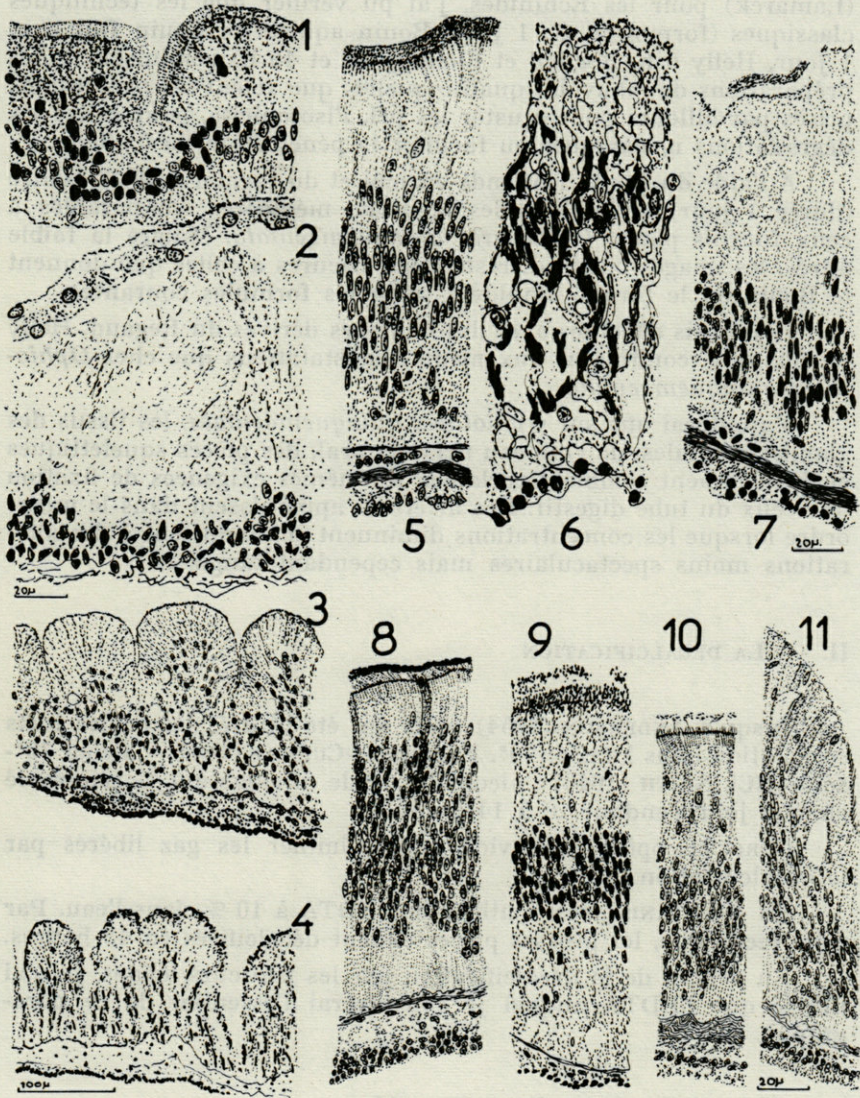


FIG. 10. Conditions de fixation chez quelques Echinodermes. 1, 2 : *Ophiothrix fragilis* : formol neutre tamponné, 1 jour. 1 : formol 40 % ; 2 : formol 10 %. 3, 4 : *Paracentrotus lividus*. 3 : Bouin-Hollande enrichi, 1 jour ; 4 : formol 10 % neutre tamponné, 1 jour. 5, 6, 7 : *Ophioderma longicauda*. 5 et 7 : bon et mauvais aspect d'une fixation au Bouin-Hollande enrichi, 1 jour ; 6 : formol 10 % neutre tamponné, 1 jour. 8, 9, 10, 11 : *Astropecten irregularis*. 8 : Bouin-Hollande enrichi, 1 jour ; 9 : formol 10 % neutre tamponné, 1 jour ; 10 : formol 40 % neutre tamponné, 1 jour ; 11 : Bouin alcoolique, 1 jour.

(Lamarck) pour les Echinides, j'ai pu vérifier que les techniques classiques (formol 10 %, 1 jour, Bouin aqueux et Bouin Duboscq, 1 jour, Helly 6 h, Regaud et Champy 24 et 48 h) conduisent à des préparations de mauvaise qualité quelles que soient les précautions prises par ailleurs pour ajuster les pH, l'isotonicité, pour éviter les dégradations mécaniques ou faciliter la pénétration du fixateur.

A l'aide du Bouin Hollande enrichi et du formol à 40 % neutre (durée 1 jour) on obtient des résultats médiocres comparables à ceux fournis pour *Ophiothrix quinquemaculata*. Malgré la faible durée, les images obtenues restent supérieures à celles que donnent le Bouin ou le formol employés selon les formules courantes.

Les essais effectués avec des fixateurs dérivés du Regaud, Helly ou Champy, conduisent aux mêmes constatations que chez *Ophiothrix quinquemaculata*.

J'ajouterai que sur *Ophiothrix quinquemaculata*, les tissus des glandes génitales, de l'anneau nerveux oral, des pièces squelettiques et du tégument semblent réclamer les mêmes exigences de fixation que ceux du tube digestif. Des artefacts apparaissent dans le même ordre lorsque les concentrations diminuent et conduisent à des altérations moins spectaculaires mais cependant tangibles.

II. — LA DÉCALCIFICATION

Jusqu'à ANDERSON (1954) seuls ont été utilisés les acides forts en solution dans l'alcool 70°. Exemple : CUÉNOT (1891) : alcool 70°-acide HCl, SMITH (1940) : alcool 70°-acide nitrique à 2 % renouvelé chaque jour pendant 10 à 14 jours.

GÉROULD opère sous vide pour éliminer les gaz libérés par la décalcification.

En 1954, ANDERSON a utilisé de l'EDTA à 10 % dans l'eau. Par cette technique, les grosses pièces étaient décalcifiées en 48 heures.

En dehors de la décalcification par les fixateurs acides, je n'ai utilisé que l'EDTA auquel je consacrerai l'essentiel de ce paragraphe.

Décalcification par les fixateurs acides

Le squelette interne étant formé pour l'essentiel de carbonate de calcium, il est particulièrement sensible à l'action des acides. Les fixateurs contenant de l'acide acétique comme les liquides de Bouin, le Zenker acétique et le Ciaccio permettent une décalcification très brutale qui s'accompagne d'un très fort dégagement gazeux.

La décalcification est terminée en deux à quatre jours, ce qui reste inférieur au temps de fixation minimum correspondant à ces fixateurs.

J'ai obtenu de très bons résultats avec le Bouin Hollande enrichi : la trame du tissu squelettique était bien conservée, en particulier les noyaux, ce que l'on peut expliquer par la grande vitesse de pénétration du fixateur dans le tissu calcifié.

Décalcification par l'EDTA (1)

L'affinité de l'EDTA (Ethylène diamine tétracétique) pour les ions métalliques est régie par les règles de la chélation. Le sel disodique de l'EDTA capte le calcium à pH 7 pour donner un corps chimiquement inerte et soluble. Ces propriétés en font un produit de choix pour les décalcifications.

Dans son « Etude comparative de la décalcification des structures osseuses de la capsule otique et des osselets à l'aide des solutions acides usuelles et d'un chélateur », CHEVANCE montre la très grande supériorité de la décalcification à l'EDTA.

Pour ma part, au moment de justifier l'application de cette technique aux Ophiures, j'ai d'abord pensé comparer ses résultats à ceux obtenus avec les solutions acides usuelles. Mais il est possible de faire mieux. On peut, en effet, en travaillant sur le tube digestif, éviter par la dissection tout traitement décalcifiant. En comparant les résultats obtenus avec ou sans passage dans la solution décalcifiante, on peut vérifier d'une façon rigoureuse si ce traitement introduit des altérations dans les préparations.

Réversibilité de la fixation

Opérations

J'ai utilisé une solution neutre d'EDTA à 10 % dans le formol à 10 %.

Fixation au formol - Répartition des pièces en 2 groupes :

1^{er} groupe : dissection et inclusion sous décalcification de fragments de sac digestif.

2^e groupe : un traitement à l'EDTA précède la dissection.

Résultats

Pour les pièces fixées longuement avec un fixateur concentré, aucune différence entre les groupes.

Pour les pièces fixées un temps court avec un formol relativement faible, le traitement par la solution d'EDTA semble introduire une légère altération.

(1) Je dois remercier L.C. CHEVANCE, qui m'a conseillé l'emploi de l'EDTA dès le début de ce travail et m'a précisé tous les détails nécessaires à son utilisation.

Interprétation

J'ai pensé qu'il y avait là un phénomène de réversibilité de la fixation telle qu'on en a décrit pour une fixation au formol après un lavage prolongé à l'eau.

Fixation décalcifiante au formol

Pour éviter le phénomène de la réversibilité de la fixation, j'ai utilisé la fixation-décalcification, préconisée par CHEVANCE, en fixant, à l'aide d'une solution neutre d'EDTA à 10 % dans le formol à 40 % tamponné à pH 7 par le tampon de Michaelis.

Un deuxième groupe de pièces témoins était fixé par la même solution de formol tamponné, mais sans EDTA.

Il est apparu par ce procédé que le traitement à l'EDTA n'apporte aucune modification décelable dans la structure et la colorabilité des tissus fixés au formol.

Fixation-décalcification par les fixateurs à base d'ions métalliques lourds

CHEVANCE indique que la fixation-décalcification ne peut être réalisée avec des fixateurs neutres contenant des ions métalliques lourds.

« Tous les facteurs aqueux sont susceptibles d'être utilisés comme solvants de l'EDTA, à condition, évidemment, qu'ils ne contiennent pas de métaux lourds qui seraient complexés au même titre que le calcium, ou même préférentiellement, ce qui exclut de cette technique de « fixation-décalcification » de nombreux fixateurs de valeur cytologique renfermant du bichromate de potasse, du sublimé ou de l'acide osmique ».

J'ai pourtant réussi, contrairement à cette opinion de CHEVANCE, à mener à son terme une décalcification dans le temps normal à l'aide d'une solution d'EDTA à 5 % dans le formol à 40 % en présence d'un large excès de bichromate de potassium. La présence du bichromate n'a diminué en rien l'affinité du chélateur pour le calcium.

Une solution neutre de chélateur dans le bichromate de potassium est active sur le carbonate de calcium en poudre, du moins pendant les premières heures.

En même temps, j'ai pu conserver sans qu'elle se trouble la solution dix jours de plus qu'une solution témoin préparée sans l'EDTA. Il ne s'agit pas d'une véritable stabilisation puisque la couleur de la solution change. On peut cependant chercher à uti-

liser cette propriété de l'EDTA pour résoudre le problème de la fixation par les fixateurs à base d'ions métalliques lourds.

Mais en dehors de cette application possible à la fixation proprement dite des tissus de l'Ophiure, il sera nécessaire, dans le domaine de la décalcification, de vérifier sur des tissus plus classiques si la technique de fixation-décalcification à l'EDTA peut s'appliquer lorsque le fixateur contient des ions métalliques lourds. Il est très possible que le chélateur soit resté disponible en présence de bichromate de potassium, dont le chrome est masqué sous la forme de l'ion Cr_2O_7 . Dans un tel cas, la fixation-décalcification n'aurait été ouverte, en fait, qu'à un fixateur comme le Regaud, exempt d'ions métalliques lourds positifs, mais resterait encore fermée à des fixateurs comme le Helly qui contient avec le sublimé des ions métalliques non masqués.

Conclusion de la deuxième partie

Les techniques histologiques ayant presque toujours été élaborées sur les tissus des vertébrés supérieurs, le problème de leur adaptation se pose quand on passe à l'étude des invertébrés. Il s'ensuit des tâtonnements d'autant plus laborieux que l'on dispose de peu d'explications générales des phénomènes de la fixation. Or, fréquemment, les mêmes tissus, sur des espèces même très voisines, présentent des exigences tout à fait opposées et déconcertantes. Dans ces conditions le zoologiste peut se voir obligé de limiter l'éventail de ses techniques et de réduire d'autant la précision et la sûreté de ses descriptions. Un tel cas se présentait avec le tube digestif des Ophiures : les difficultés de la fixation rendaient précaire sinon impossible l'emploi des méthodes histochimiques.

J'ai pu définir les conditions de la fixation au moins dans le cas du formol et des liquides de Bouin :

- injection massive et répétée du fixateur par voie coelomique,
- utilisation de fixateurs concentrés : formol commercial neutre pur, Bouin enrichi,
- prolongation de la fixation au-delà de 10 jours.

Pour les fixateurs cytologiques osmiés et chromés, ces procédés apportent des améliorations de la qualité des préparations mais les résultats plus complexes demeurent insuffisants.

Il reste, en tout état de cause, que le tube digestif des Ophiures se comporte de façon peu ordinaire en présence des liquides fixateurs.

« La fixation », écrit LISON (1960), « consiste à créer des liaisons stables entre les molécules protéiques de façon à consolider

leur disposition spatiale préexistante. Pour les protéines fibrillaires dont la nature est naturellement solide, les besoins de la fixation se font beaucoup moins sentir que pour les protéines globulaires qui jouissent d'une mobilité relativement grande dans la cellule ». Si cette interprétation est exacte, le problème posé par le tube digestif des Ophiures ne peut être expliqué par l'existence d'enzymes doués d'un très grand pouvoir de dégradation des tissus.

De fait, on ne saisit pas comment les enzymes seraient bloqués par les liquides fixateurs concentrés seulement à la longue, mais ne commenceraient pas à jouer leur rôle dès le début de la fixation.

Si l'on exclut ensuite le rôle éventuel d'obstacles dressés devant la pénétration du fixateur (les exigences de la fixation sont les mêmes avec des pièces de petite taille) on en vient à interroger la structure même de l'édifice protéique des tissus du tube digestif de l'Ophiure.

« Il est généralement reconnu », écrit LISON dans son *Traité d'Histochimie* (1960), « que la fixation histologique ne conserve pas les aminoacides libres ni probablement les polypeptides les plus simples, et que les pertes en protéines pendant et après la fixation sont réduites. D'après les expériences de KAUFMANN et ses collaborateurs (1948) et celles de HARTLEIB, DIFFENBACH et SANDRITTER (1956), toutes les deux sur la fixation par le formol et le liquide de Carnoy, les pertes sont très faibles et ne dépassent pas 1 %. Au contraire, les expériences de DULLAM (1957) sur le fixateur de Palade (tétroxyde d'osmium dans un tampon acétate véronal pH 7,3) révèlent un passage appréciable de protéines dans le fixateur : entre 4 et 10 % pour le cœur, entre 9 et 17 % pour le rein. »

Il est permis de penser que la fragilité des tissus d'Echinodermes, particulièrement du tube digestif, réside dans leur forte concentration en protéines à faible poids moléculaire facilement solubilisables.

Le formol et le Carnoy conservent fort bien le cytoplasme des cellules de l'épithélium digestif. Avec le Carnoy cependant les noyaux sont altérés. Au contraire, avec un fixateur osmié, les noyaux étant en général correctement fixés, il est difficile de conserver le cytoplasme.

Ces observations ne peuvent-elles pas être rapprochées (la question de la fixation des noyaux constituant un problème particulier) des études rapportées par Lison sur les pertes en protéines par solubilisation dans le fixateur ?

Une telle hypothèse expliquerait aussi l'importance et la rapidité des phénomènes d'autolyse, la dégradation enzymatique fournissant des composés solubles beaucoup plus rapidement avec les protéines à faible poids moléculaire.

L'objectif premier de mon travail sur la fixation était la mise au point de techniques de fixation valables en histologie classique pour le groupe qui avait retenu mon attention. Par rapport à cet objectif, il me reste encore à adapter les fixateurs à base d'ions métalliques lourds.

Cependant mes résultats m'autorisent maintenant à renverser le problème. Echec et succès peuvent servir à découvrir des particularités des protéines des tissus d'Echinodermes. Au lieu d'envisager la fixation comme un mal technique nécessaire donnant accès à d'autres recherches, il est possible de s'en servir comme d'un moyen d'étude par elle-même.

LISON remarque justement qu'un gros travail reste à faire dans l'étude de la fixation, c'est-à-dire dans l'étude de l'édifice protéique des tissus et des cellules au moyen des fixateurs variés que l'histologie a mis à notre disposition.

Les premiers résultats que j'ai obtenus peuvent fournir à une étude ultérieure d'utiles bases de départ.

RÉSUMÉ

Le tube digestif d'*Ophiothrix quinquemaculata*, étudié grâce à la mise au point des techniques de fixation et de décalcification des Ophiures, révèle, après les colorations histologiques et histo-chimiques actuelles, une structure légèrement différente et surtout plus complexe que ce qui était classiquement admis.

J'ai pu surtout distinguer et décrire trois types cellulaires dans l'épithélium digestif et observer la migration et la dégénérescence, dans la paroi stomacale, d'éléments d'origine coelomique.

Du point de vue technique, le tube digestif d'*Ophiothrix quinquemaculata* exige des fixations de longue durée par des mélanges concentrés mis rapidement au contact des tissus par voie coelomique grâce à une injection massive dont les conditions optima sont définies.

Les méthodes de fixation classiques échouent quelles que soient les précautions prises. L'instabilité des fixateurs osmiés et chromés rend précaire leur adaptation comme fixateurs des Ophiures, mais un stabilisateur a été envisagé, l'éthylène diamine tétracétique neutralisé (EDTA), utilisée par ailleurs dans la décalcification.

Les résultats acquis pour le tube digestif de *Ophiothrix quinquemaculata* ont été sommairement étendus au tube digestif de diverses espèces prises dans toutes les classes d'Echinodermes.

Pour la décalcification, il a été démontré, parallèlement à la valeur des fixateurs dérivés du Bouin, la possibilité d'une fixation-décalcification par l'EDTA en solution dans le formol. Ce traitement n'entraîne aucune altération décelable des tissus.

La fixation-décalcification dans le cas des fixateurs chromés a été démontrée possible par l'EDTA, mais la fixation reste encore fortement défectueuse.

SUMMARY

The digestive system of *Ophiothrix quinquemaculata* studied by perfecting the methods of fixation and decalcification of Ophiurians reveals, after the histological and histo-chemical colorations at present in use, a slightly different and, above all, more complex structure than is usually admitted.

Above all I have been able to distinguish and describe three type of cells in the digestive epithelium and to observe the migration and degeneration, in the stomach wall, of elements originating from the coelom.

From a technical point of view, the alimentary canal of *Ophiothrix quinquemaculata* requires prolonged fixations by means of concentrated mixtures rapidly brought into contact with tissues through the coelom by means of massive injections, the optimum conditions of which we have been able to establish.

Though used with the utmost care, the ordinary processes of fixation fail to work. Osmium and Chrome — fixatives are so unstable that they hardly can be adapted to be used as fixatives with *Ophiothrix quinquemaculata*, but the use of EDTA, already used in decalcification, has been contemplated.

The results obtained with the alimentary canal of *Ophiothrix quinquemaculata* have been roughly extended to the alimentary canal of different species taken among all classes of Equinoderms. In regard to decalcification, besides the value of fixatives derived from Bouin, the possibility of obtaining decalcification-fixation through EDTA in a solution of formol has been demonstrated. Such treatment does not cause any discernible alteration in the tissues. In regard to chrome-fixatives, decalcification-fixation has been shown to be possible by means of EDTA, but the fixation remains as yet extremely defective.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Verdauungsapparat von *Ophiothrix quinque maculata* zeigt, dank neuer Fixierungs- und Entkalkungsmethoden einen etwas verschiedenen und viel komplizierteren Aufbau als man bisher annahm.

Es werden drei verschiedenen Zelltypen im Verdauungsepithelium unterschieden und beschrieben. Die Wanderung und der Rückgang von zoelomischen Elementen in der Magenwand konnte beobachtet werden.

Die klassischen Fixierungsmethoden führen nicht zum Ziel. Osmium oder Chromverbindungen können, wegen ihrer Labilität, nur beschränkt verwendet werden. Die Verwendung von neutralisiertem EDTA als Stabilisator hat sich als günstig erwiesen. Dieser Stoff wird auch zur Entkalkung verwendet.

Die bei *Ophiothrix quinque maculata* erzielten Ergebnisse wurden mit verschiedenen anderen Stachelhäuten verglichen.

Die EDTA-Formol Lösung als Entkalkung und Fixierungsmittel wurde mit den klassischen Bouin Verbindungen verglichen. Es wurden keinerlei sichtbare Gewebsschädigungen beobachtet.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON, J.M., 1953. Structure and function in the pyloric caeca of *Asterias*. *Biol. Bull.*, **105**: 47-61, pl. I-III.
- ANDERSON, J.M., 1954. Studies on the cardiac stomach of *Asterias*. *Biol. Bull.*, **107**: 157-173, 3 figs, 1 pl.
- BAILEY, SMITH, COPENHAVER, 1953. Bailey's textbook of Histology. Baillière, Tindall and Cox, ed., 775 p. Voir p. 61.
- BONNET, 1924. Sur l'appareil digestif et absorbant de quelques Echinides réguliers. *C.R. Ac. Sc.*, **179**: 846-848.
- BOUIN, 1929. *Eléments d'Histologie*. Lib. Félix Alcan, 334 p. Voir p. 94.
- CHADWICK, H., 1900. *Echinus*. *Proc. Trans. Liverpool Biol. Soc.*, **14**, mem. 3: 28 p., V pls.
- CHEVANCE, L., 1961. Etude comparative de la décalcification des structures osseuses de la capsule otique et des osselets à l'aide de solutions acides usuelles et d'un chélateur (l'acide éthylène diamine tétracétique). Thèse 3^e Cycle, Paris, 45 p. dactylographiées, 14 photos.
- CHÈVREMONT, 1960. *Cytologie et Histologie*. Desoer ed., 991 p. Voir p. 301.
- CUÉNOT, L., 1886. Etudes anatomiques et morphologiques sur les Ophiures. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, sér. 2, **6**: 32-82, pls III-V.

- CUÉNOT, L., 1891. Etudes morphologiques sur les Echinodermes. *Arch. Biol.*, 11 (3 et 4) : 313-680, pls XXIV-XXXI.
- DALLAM, R.D., 1957. *J. Histochem. Cytochem.*, 5: 178.
- DEFRETIN, R., 1952. Sur les mucocytes des podia de quelques Echinodermes. *C.R. Ac. Sc.*, 234: 1806-1808.
- DUBREUIL et BAUDRIMONT, 1959. Manuel théorique et pratique d'Histologie. 5^e édition, Vigot Ed., 639 p. Voir p. 310.
- GÉROULD, J., 1896. The Anatomy and Histology of *Caudina arenata*. *Proc. Boston Soc. Natur. Hist.*, 27: 7-74, pls I-VIII.
- GISLÉN, T., 1924. Echinoderm studies. *Zool. Bidrag.*, 9: 1-iv + 1-316.
- GUISLAIN, R., 1953. Recherches histochimiques sur les canaux de Cuvier. *C.R. Soc. Biol.*, 147: 1254-1256.
- HAMANN, O., 1889. Die Anatomie und Histologie des Ophiuren. *Ztschr. Naturwiss.*, 23: 233-384.
- HYMAN, L.H., 1955. The Invertebrates: Echinodermata. Vol. IV, McGraw-Hill Book Co., vii + 763 p., 280 figs.
- HARTLEIB, J., H. DIEFENBACH, W. SANDRITTER, 1956. *Acta Histochem.*, 2: 196.
- KAUFMANN, B.D., et coll., 1948. Carnegie Year Book, 47: 144.
- KOEHLER, R., 1883. Recherches sur les Echinides des côtes de Provence. Thèse, Fac. Sc. Paris, ou *Ann. Mus. Marseille*, 1 (3) : 167 p., 7 pls.
- LIEBMAN, E., 1950. The leucocytes of *Arbacia*. *Biol. Bull.*, 98: 46-59, fig. 1-3, pl. I-II.
- LISON, L., 1960. Histochimie et Cytologie animales. Gauthier-Villars ed., 2 vol., 842 p., voir vol. I, p. 305.
- MORTENSEN, T., 1932. On *Ophiocanops fugiens*. *Vidensk Meddel. Dansk. Naturhist. Foren.*, 93: 1-21, 16 fig., pl. I.
- NARASIMHAMURTI, N., 1949. The embryology of *Ophiocoma nigra*. *Quart. Jour. Micr. Sc.*, 76: 63-88, pl. V-VI.
- NONIDÉZ et WINDLE, 1949. Textbook of Histology. McGraw-Hill Book Co., Ed. Voir p. 34.
- OLSEN, H., 1942. Development of *Ophiopholis aculeata*. *Bergens Mus. Aarbok Naturvid. Rekke*, n° 6, 1-107, 61 figs.
- SMITH, J.F., 1937. Structure and function of the tube feet in certain Echinoderms. *Jour. Marine Biol. Assoc.*, 22: 345-357, figs. 1-8.
- SMITH, J.F., 1940. The reproductive system and associated organs of *Ophiothrix fragilis*. *Quart. Jour. Micr. Sc.*, 82: 267-309, figs. 1-15.
- SHAVER, J.R., 1954. The distribution of mitochondria in the sea urchin embryos. *Experientia*, 11 (9) : 1955, 351-353.

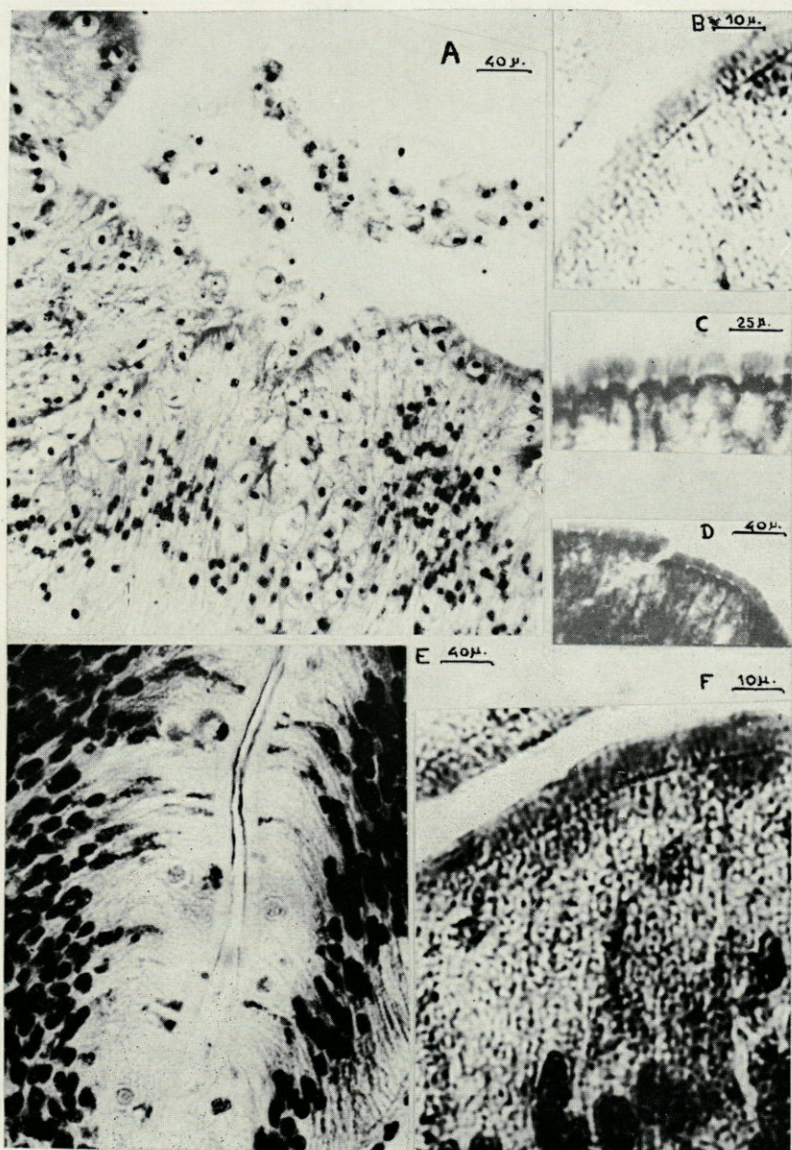


PLANCHE I. — Coelomocytes et structure du plateau strié. A : Migration et accumulation de coelomocytes (Formol 50 % - Hématoxyline-éosine-orange G). B-F : Cadres péricellulaires (Bouin-Hollande enrichi - Trichrome de Prenant). C-D : Structure du plateau strié (Champy enrichi - Hémalun-picro-indigo-carmin). E : Dégénérescence intraépithéliale des coelomocytes, cellules à mucus (Bouin Hollande enrichi, Bleu de Toluidine).

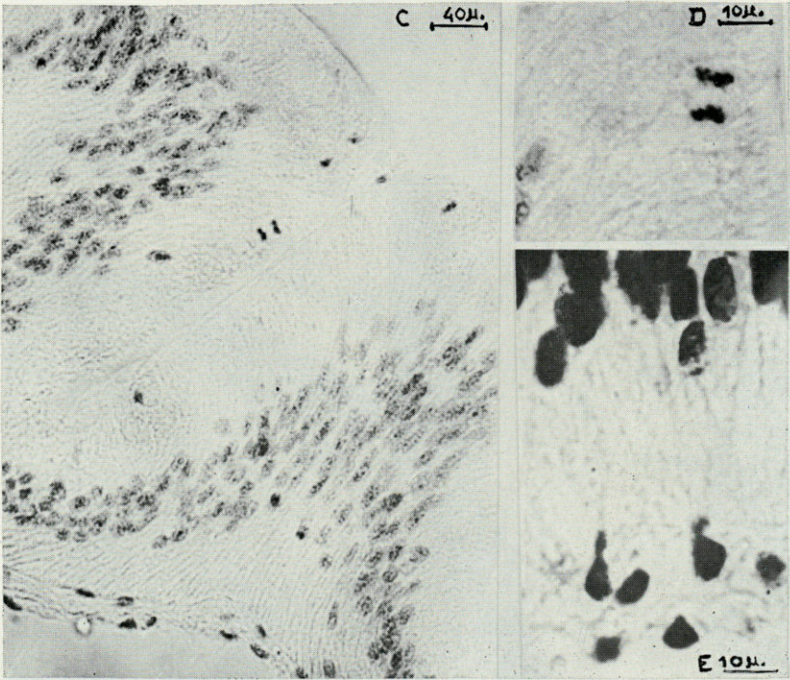
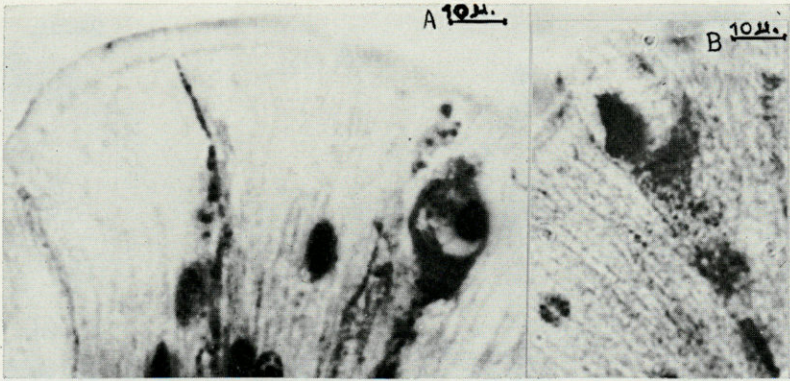


PLANCHE II. — Coelomocytes. A-B : Coelomocyte traversant la zone superficielle de l'épithélium digestif (Bouin-Hollande enrichi, Bleu de Toluidine). C : Coelomocytes dans la paroi digestive, vue générale (Bouin-Hollande enrichi, Feulgen). D : Figure de division d'un coelomocyte (Bouin-Hollande enrichi, Bleu de Toluidine tamponné). E : Figure de migration : passage à travers la membrane basale de l'épithélium (Helly enrichi - Feulgen).

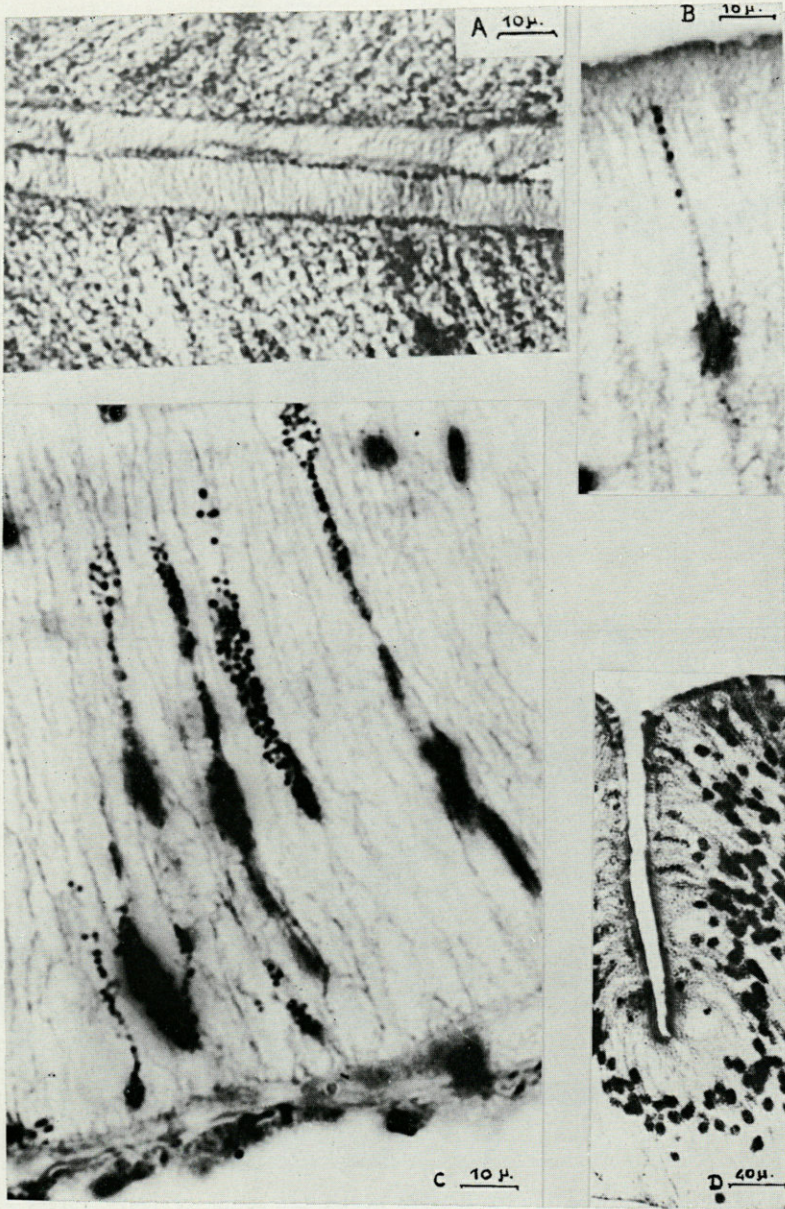


PLANCHE III. — Cellules à mucus, cellules à granulations basophiles.
 A : Granulations basophiles dans la lumière (Formol 33 %, Azan). B : Portion apicale d'une cellule à mucus (Bouin-Hollande enrichi, trioxyhémathéine-picro-indigo-carmin). C : Portion basale des cellules à granulations basophiles (Bouin Hollande enrichi, trichrome de Prenant). D : Portion apicale des cellules d'un repli épithélial montrant les cellules à mucus (Bouin-Hollande enrichi, Gallocyanine).

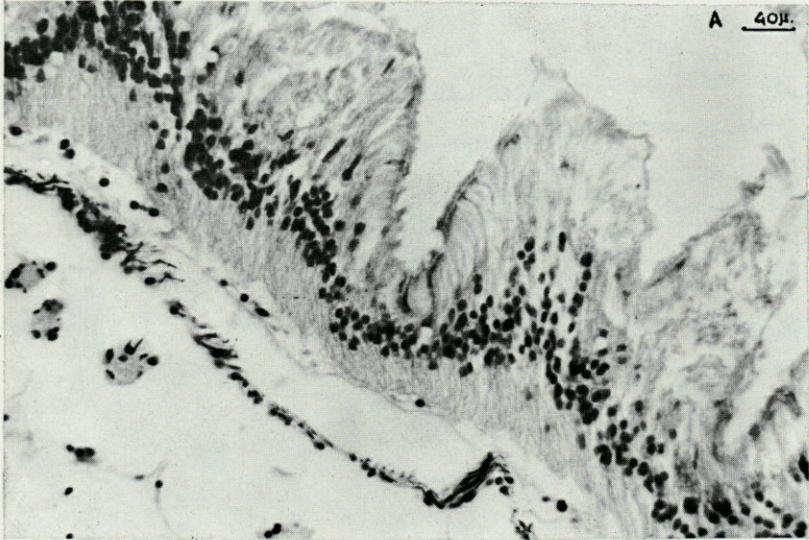


PLANCHE IV. — Fixation au Formol neutre tamponné 10 jours. Pièces prélevées par dissection après la fixation. Coloration au Trichrome de Prenant (On ne tiendra pas compte de la structure des noyaux dont l'aspect sur ces clichés ne dépend que des opérations photographiques. On ne retiendra que les caractères touchant à la disposition générale des noyaux).

PLANCHE IV A. Formol 10 %.

PLANCHE IV B. Formol 20 %.

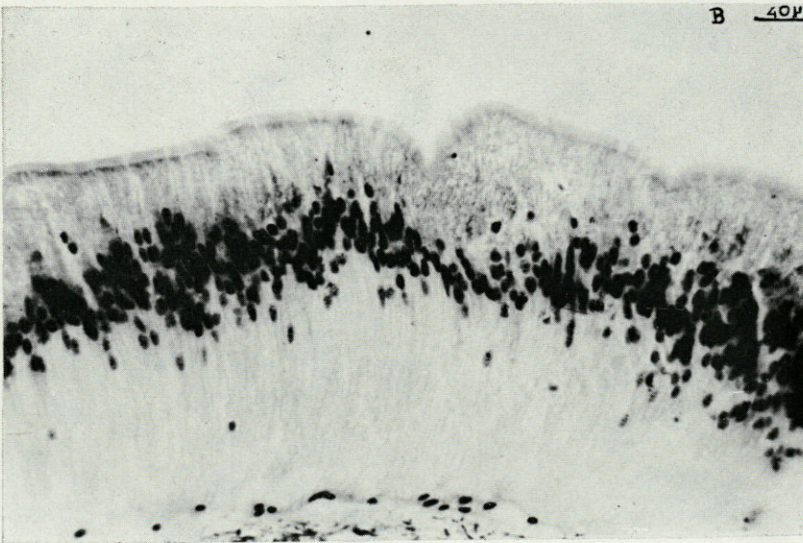
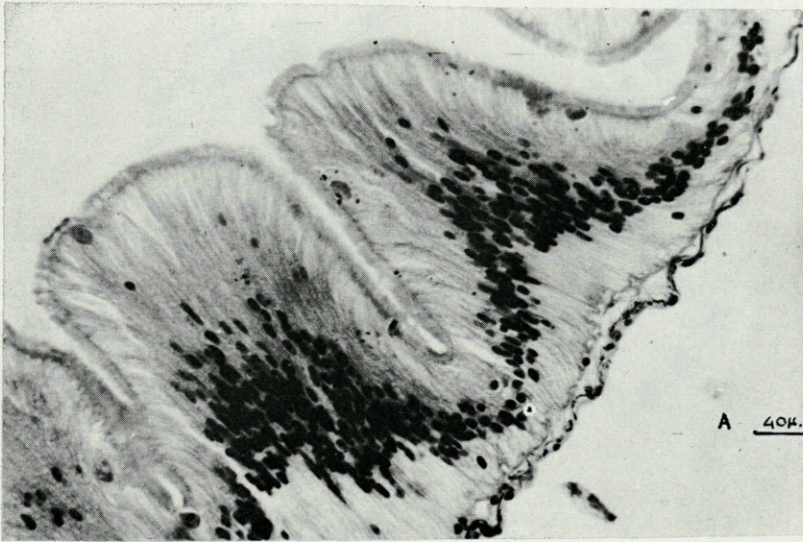


PLANCHE V. — Fixation au Formol neutre tamponné 10 jours. Pièces prélevées par dissection après la fixation. Coloration au Trichrome de Prenant (On ne tiendra pas compte de la structure des noyaux dont l'aspect sur ces clichés ne dépend que des opérations photographiques. On ne retiendra que les caractères touchant à la disposition générale des noyaux).

PLANCHE V A. Formol 50 %.

PLANCHE V B. Formol commercial pur.

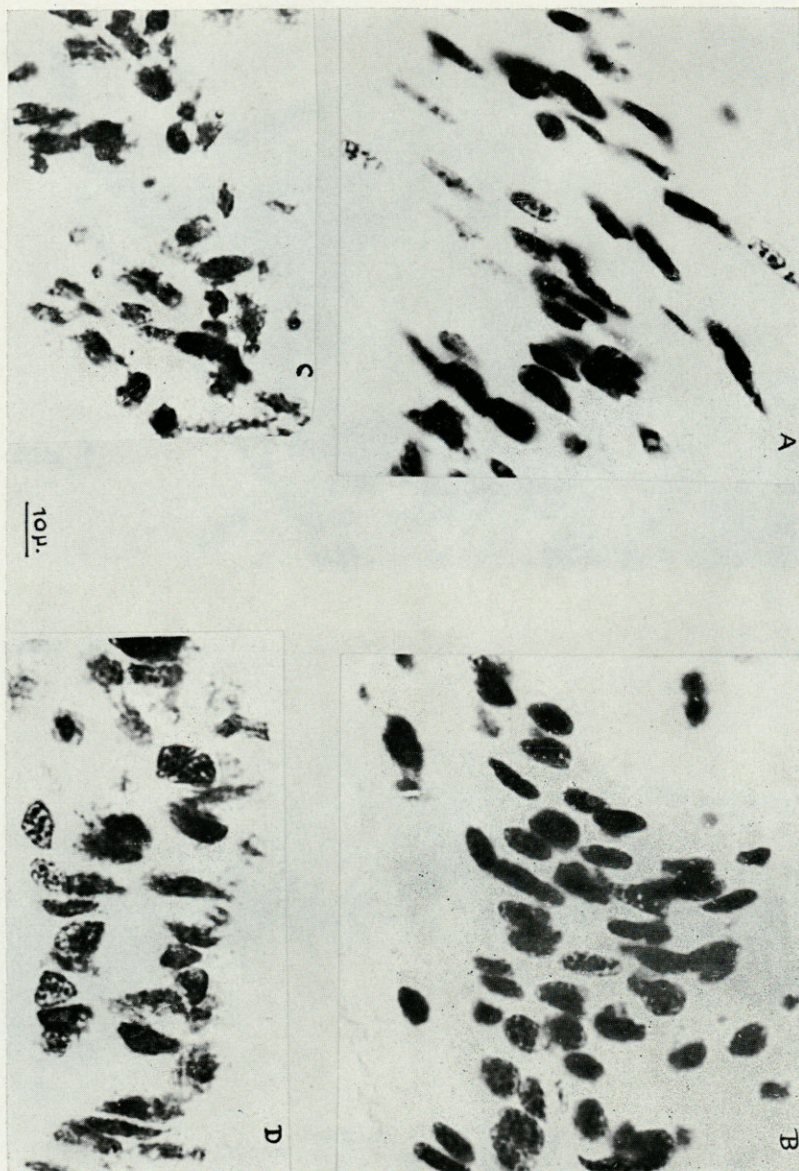


PLANCHE VI. — Fixation au Formol neutre tamponné : les noyaux. Pièces prélevées par dissection après la fixation. Coloration de Feulgen (On ne tiendra pas compte de la structure des noyaux dont l'aspect sur ces clichés ne dépend que des opérations photographiques. On ne retiendra que les caractères touchant à la disposition et à la forme des noyaux).

PLANCHE VI A. Formol pur 1 jour.

PLANCHE VI B. Formol 50 %, 10 jours.

PLANCHE VI C. Formol 10 %, 10 jours.

PLANCHE VI D. Formol 20 %, 10 jours.

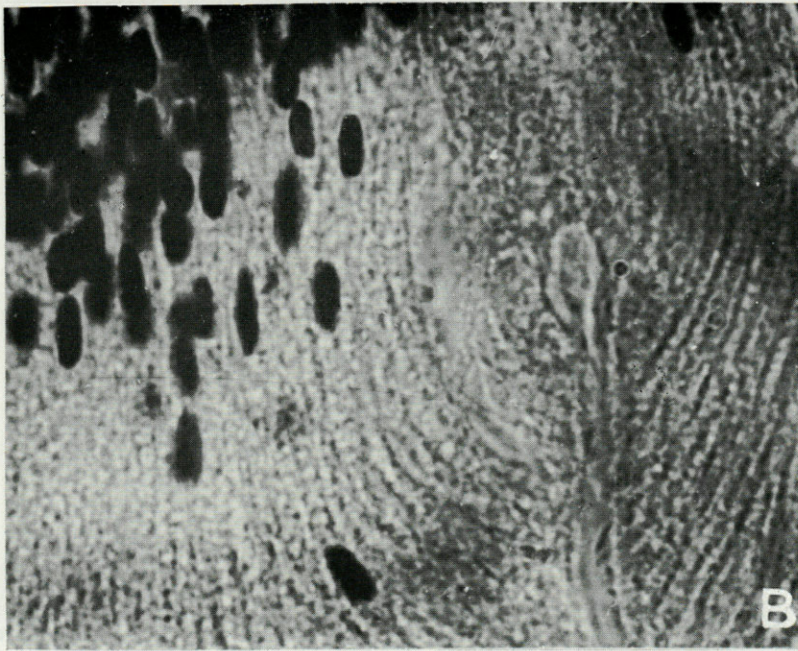
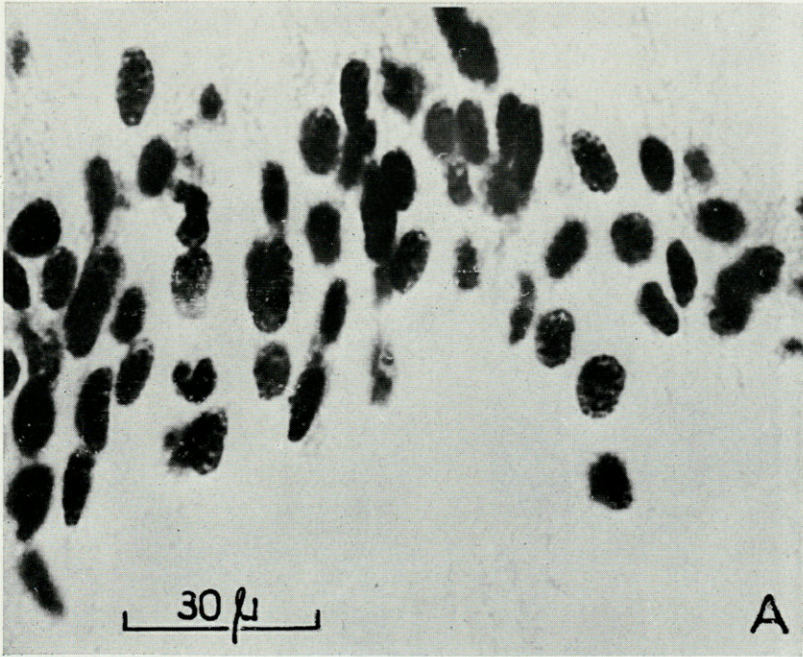


PLANCHE VII. — Fixation au Formol neutre tamponné : les noyaux. Pièces prélevées par dissection après la fixation. Coloration de Feulgen (On ne tiendra pas compte de la structure des noyaux dont l'aspect sur ces clichés ne dépend que des opérations photographiques. On ne retiendra que les caractères touchant à la disposition et à la forme des noyaux).

PLANCHE VII A, B. Formol pur, 10 jours.

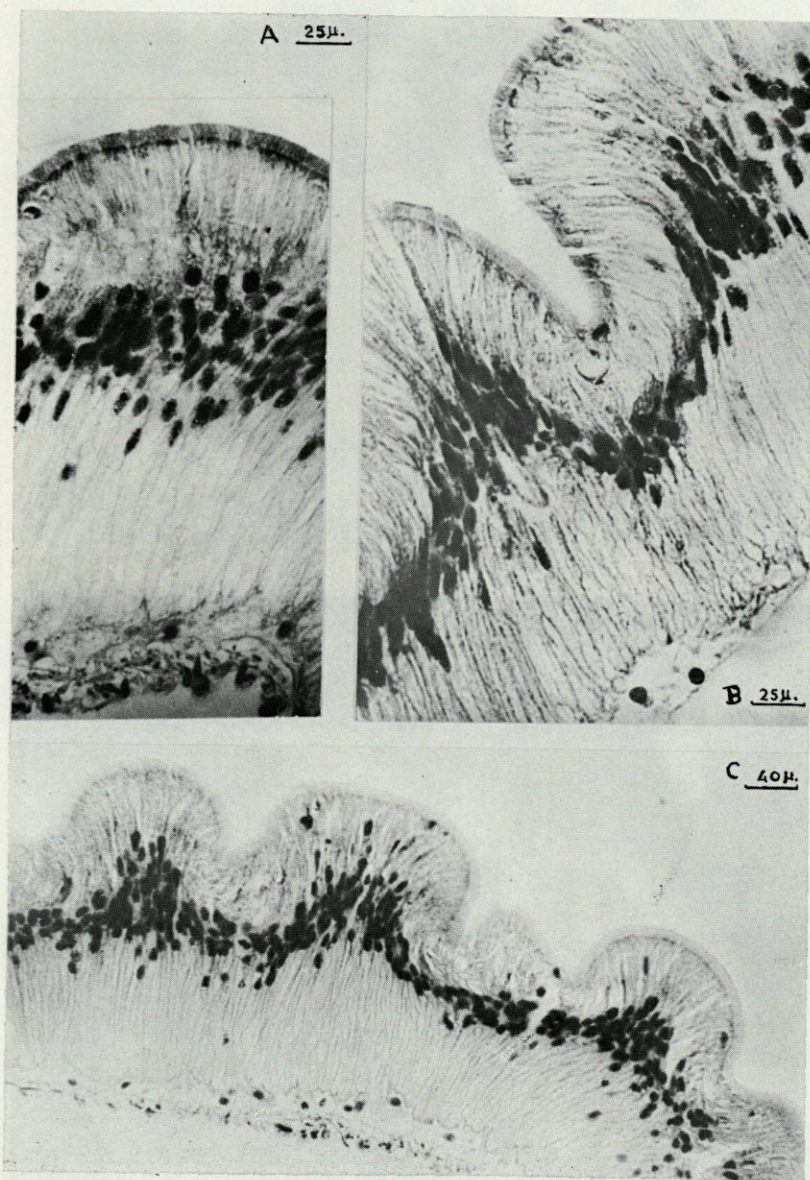


PLANCHE VIII. — A : Fixation au formol pur neutre tamponné 1 jour (Trichrome de Prenant). B : Fixation au Champy enrichi, 48 heures (Feulgen) (On observera les vacuoles d'autolyse). C : Fixation au Helly enrichi (Formol 50 %), 6 h.

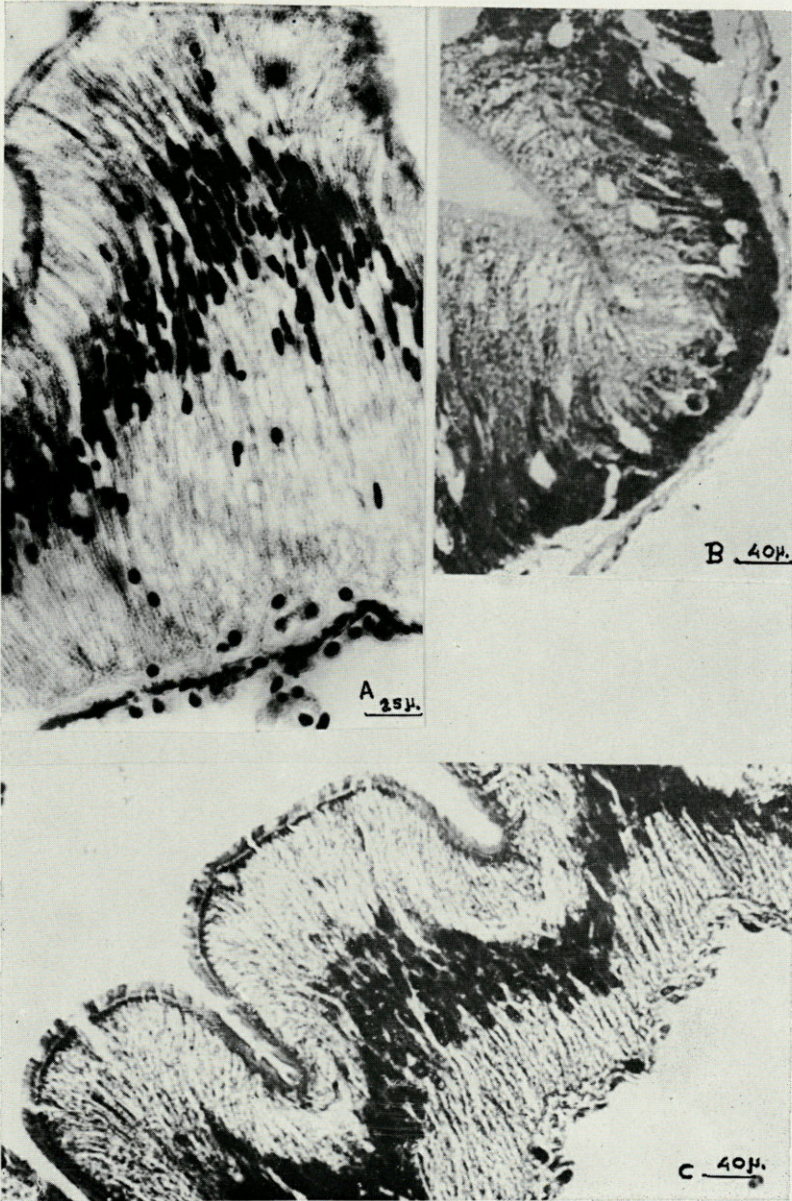


PLANCHE IX. — Fixation au formol pur neutre tamponné, 10 jours. Divers aspects.



Figure 11 -- Section of ...

L'ALIMENTATION DU MARSOUIN (*PHOCAENA PHOCAENA* L.) EN CAPTIVITÉ

par Søren ANDERSEN (*) (**)

SOMMAIRE

L'auteur a étudié l'alimentation journalière du marsouin, *Phocaena phocaena* en captivité; des causes externes et des facteurs psychiques modifient le taux moyen de nourriture.

INTRODUCTION

Entre novembre 1962 et juin 1964, le laboratoire a entretenu en captivité un groupe de 8 marsouins, et des observations quotidiennes relatives à l'alimentation de ces animaux ont pu être conduites régulièrement; ce sont ces résultats qui seront rapportés dans ce mémoire.

On connaît relativement mal les conditions d'entretien alimentaire du Marsouin et l'expérience a montré que cet animal pose quelques problèmes pour une maintenance dans un état sanitaire satisfaisant; dans ce cadre d'observations, ces données peuvent présenter un certain intérêt. La littérature sur le sujet et sur cette espèce est très fragmentaire et on ne connaît que quelques petites

(*) Laboratoire d'Acoustique Animale de l'Ecole Pratique des Hautes-Etudes, Jouy-en-Josas (S.-et-O.), France, et Station Océanographique ANTON BRUUN, STRIB, Danemark, Directeur de Recherches : R.-G. BUSNEL.

Les travaux de cette Station sont pris en charge par différentes Administrations françaises (I.N.R.A. - C.N.R.S.), et par des contrats de recherches avec l'O.N.R. (n° N6 2558 3637 - Biology Branch) et le Bureau des Sciences pures de l'O.T.A.N.

(**) L'Auteur est boursier de l'Université de Copenhague.

remarques, dues à SCOTT, 1903 (11), JAMES, 1914 (6) et VAN HEEL, 1960 (5); elles méritaient d'être révisées à la lumière de notre expérience qui semble être l'une des plus longues relatives à la durée de survie des animaux en captivité.

MATÉRIEL

Les animaux ont été capturés en Baltique, dans la région de Lillebaelt à Tragten, et à Båring Vig. Il s'agissait de 3 ♂ et de 5 ♀, et on trouvera dans le Tableau I des indications relatives à la durée

TABLEAU 1
Informations concernant les animaux

N°	Sexe	Date de capture	Date de la mort	Durée de la captivité	Cause du décès	Poids en kg à la mort	Longueur en cm
1	♂	11 X 1962	12 VI 1963	8 mois	Pneumonie	-	129
2	♂	10 V 1963	7 VII 1963	2 mois	Accidentelle	38	135
3	♂	13 V 1963	28 VII 1963	2 mois	Pneumonie	32	138
4	♀	11 X 1962	8 II 1963	5 mois	Pneumonie	63	162
5	♀	11 X 1962	15 II 1963	5 mois	Pneumonie	55	162
6	♀	27 V 1963	9 IX 1963	3 mois	Pneumonie	30	142
7	♀	4 V 1963	Animaux actuellement encore vivants			68	161
8	♀	4 V 1963				71	160

de leur captivité, à leur poids, leur taille, et aux causes de décès de 5 d'entre eux, deux animaux étant encore en vie à l'époque de la rédaction de cet article (juillet 1964), soit après 14 mois de captivité.

Trois animaux ont été capturés ensemble, en octobre 1962, à partir d'un troupeau en migration, et les autres ont été pris dans des filets fixes. Il semble que ces derniers soient, en général, des animaux déjà en mauvaise santé, et ils exigent, lors de leur mise en captivité des soins particuliers.

Les méthodes d'estimation de l'âge du Marsouin ne sont pas actuellement au point, et plus spécialement celle qui se base sur les anneaux de croissance de la dentine, utilisée habituellement pour le phoque ou le Globicephale (LAWS, 1952 (7) et SERGEANT, 1959

(12)). Le rapport poids/longueur (MØHL HANSEN, 1954 (8) et la taille relative des os pelviens (Van DEINSE, 1931 (2) ne paraissent pas donner des résultats satisfaisants. Pour notre part, nous avons tenté d'avoir une approximation basée sur l'état génital observé *post mortem*, les ♀ pouvant être considérées comme sexuellement mûres à partir de 2 ou 4 ans, et probablement 2 ans pour les ♂, et nos animaux avaient donc au moins cet âge à leur mort.

Pendant la captivité, ces marsouins étaient soit dans des bassins intérieurs ($10 \times 6 \times 1,20$ m - $3 \times 4 \times 1,20$ m) soit dans des parcs en mer, dans un port désaffecté. Le renouvellement de l'eau était permanent, à partir d'une station de pompage.

NOMBRE DE REPAS QUOTIDIENS

Le nombre quotidien de distribution d'aliments a varié au début de ces observations. Initialement, il y eut entre 8 heures du matin et 18 heures, une distribution toutes les deux heures, soit 5 repas. Ce rythme a été progressivement ramené à 3 repas. Si on ne donne que 2 repas, ce qui a été également essayé, l'appétit de l'animal diminue d'une manière importante et sa santé en est affectée. Actuellement, le rythme de 3 repas paraît satisfaisant : il est porté à 4 lorsque des troubles sanitaires apparaissent.

L'animal ne prend qu'un poisson à la fois, qu'il avale toujours par la tête, en le retournant au besoin si la capture a été faite par la queue, ou par le milieu du corps. Il rejette les poissons donnés par morceaux. On a, le plus souvent, évité de lancer toute la ration d'un seul coup dans le bassin pour s'assurer de la quantité exacte ingérée. La durée d'un nourrissage est de l'ordre de 25 minutes environ, l'animal circulant une ou deux fois dans le bassin entre deux prises de poisson. Il est cependant capable de prendre plusieurs poissons consécutivement, en restant sur place, mais c'est seulement le cas d'animaux déjà entraînés et confiants. On a pu ainsi en donner jusqu'à 8, l'animal reprenant ensuite sa circulation jusqu'à une nouvelle capture. La vitesse de nage et le rythme respiratoire de l'animal pendant le nourrissage sont accélérés de l'ordre de 2 fois = (la période entre deux mouvements respiratoires qui est normalement de l'ordre de 15 secondes, diminue aux environs de 7 secondes).

L'alimentation, uniquement faite de poissons, est donnée à la main, poisson par poisson (*). (On peut d'ailleurs envisager une

(*) Le comportement de prise de nourriture a déjà été publié par ailleurs (ANDERSEN et DZIEDZIC, 1964 (1)).

distribution automatique avec comptage, l'animal apprenant à pousser un levier qui met en marche le distributeur et enregistre la prise; de tels appareils ont été réalisés aux U.S.A. pour le *Tursiops* (K. NORRIS - B. BAYLEY, non publié) mais ce Delphinidé ne nécessite probablement pas les soins attentifs qui doivent être apportés au *Phocaena*, et c'est l'une des raisons pour laquelle, actuellement, nous n'avons pas encore suivi ce procédé).

NATURE DES ALIMENTS

L'alimentation de base est faite de harengs (*Clupea harengus* L.) et de merlan (*Gadus merlangus* L.), les deux espèces étant, autant que possible, toujours associées dans le rapport 3/1 ou 4/1. La taille des poissons acceptée par les animaux variant entre 100 et 290 mm, et d'un poids entre 60 et 150 g.

En dehors des deux espèces de base, on a pu faire accepter, avec succès, différentes autres espèces telles que :

Anguilla vulgaris Turton, *Clupea sprattus* L., *Scomber scombrus* L., *Ammodytes lancea* Yarrel, *Gadus callarias* L., *Gadus pollachius* L., *Gadus minutus* O.F. Müller, *Caranx trachurus* L., *Zoarces viviparus* L. et *Belone acus* Risso.

RATION QUOTIDIENNE

La ration quotidienne moyenne, calculée sur un total de 52 mois est de 4,3 kg, pour un poids moyen d'animaux de 40 kg. Cette ration est composée de 3,9 kg de hareng, 0,3 kg de merlan et 0,1 kg de poissons divers. Dans le tableau n° 2, on a rapporté les informations relatives à chaque animal, pour une période de temps déterminée. La consommation des mâles est plus faible que celle des ♀, mais elle est relativement de même grandeur par rapport au poids.

A titre indicatif, on a indiqué dans ce tableau le rapport poids d'aliment/poids de l'animal, mais cette notion n'a qu'une valeur relative, le poids de l'animal utilisé étant celui mesuré *post mortem* pour les animaux n° 1 à 6; il n'est vraiment valable que pour les animaux 7 et 8.

TABLEAU 2

N°	Sexe	Période	Hareng (kg par jour)	Merlan (kg par jour)	Autres poissons (kg par jour)	Total
1	♂	29 X - 31 III 63	3,0	0	0	3,0
2	♂	24 VI - 5 VII 63	1,0	0,7	0,3	2,0
3	♂	24 VI - 28 VII 63	3,3	0,5	0,3	4,1
4	♀	29 X - 11 II 63	5,4	0	0	5,4
5	♀	12 XI - 18 II 63	4,8	0	0	4,8
6	♀	24 VI - 25 VIII 63	2,8	0,9	0,4	4,1
7a	♀	24 VI - 10 XI 63	3,4	0,6	0,1	4,1
7b	♀	12 XI - 31 III 64	4,8	0	0	4,8
8a	♀	24 VI - 10 XI 63	3,2	0,7	0,3	4,2
8b	♀	11 XI - 31 III 64	5,1	0	0	5,1
			\bar{x} : 3,9 kg	\bar{x} : 0,3 kg	\bar{x} : 0,1 kg	\bar{x} : 4,3 kg

COMPLÉMENTS ÉNERGÉTIQUES

En addition à ce régime de base, on a donné quotidiennement en les introduisant dans un ou plusieurs poissons, des compléments vitaminiques et d'oligo-éléments divers, selon la formule suivante :

Vitamine E	150 mg	a. nicotinique	50 mg
K	10	Panthothenate de Ca		25
B ₁	15	(Acetate d'amino-		
B ₂	15	acides et de Fe ⁺²)	..	40
B ₆	10			
C	100			

VARIATIONS DE L'APPÉTIT DES ANIMAUX

Le relevé quotidien des consommations fait apparaître une certaine irrégularité dans l'appétit des animaux. On peut observer des consommations importantes, par exemple sur un animal (n° 8), de 8,3 kg pour un seul jour, soit 122 harengs, mais aussi des effon-

drements de cet appétit, avec des consommations très réduites. Les origines de ces variations peuvent être d'ordre pathologique mais aussi psychologique, notamment lorsque l'on commence un entraî-

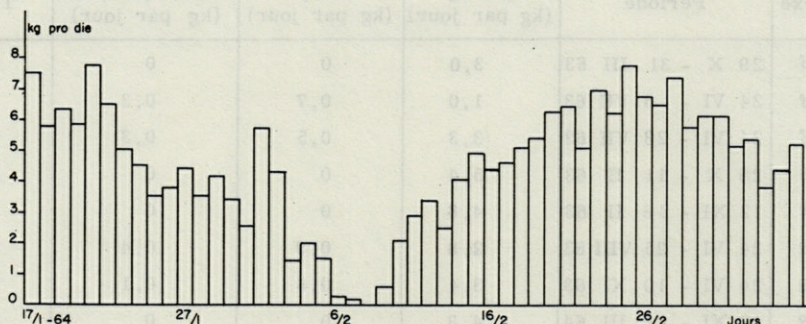


FIG. 1. — Consommation en kg par jour.

nement des animaux en vue d'une tâche particulière. La fig. n° 1 donne une image graphique de telles variations chez quelques-uns des individus observés.

QUALITÉS ORGANOLEPTIQUES REQUISES POUR LES ALIMENTS

On utilise soit du poisson frais, soit du poisson congelé à -23°C , décongelé à l'eau de mer courante, avant la distribution. Les poissons doivent avoir les caractères standards suivants, signalés par RIEMANN, 1952 (10) pour la consommation humaine :

Couleur claire, fraîche, luisante de la peau, *rigor mortis* (rigidité du corps) peu ou pas d'odeur de triméthylamine, cornée claire, pupille sombre, viande claire et brillante; la cavité abdominale ne doit pas être éclatée, les branchies doivent être bien rouges; il ne doit pas y avoir de brunissure des muscles dorsaux sur lesquels les reins sont attachés.

Si le poisson ne présente pas cet ensemble de critères, il doit être obligatoirement rejeté.

ÉQUILIBRE DE LA RATION

La consommation quotidienne moyenne de 4,3 kg de hareng apporte à l'animal 5 300 kcal., et un grand spectre de vitamines, à l'exception des vitamines C et E (GEIGY, 1960 (4)). Les quantités de vitamines A et D sont remarquablement fortes, d'après ce même auteur, puisqu'elles atteignent pour A : 18 000 U.I., et pour D : 1 000 000 U.I.

Il est bien connu d'ailleurs que le hareng a une valeur foncière pour l'entretien de certaines espèces animales en captivité, et on a pu ainsi maintenir pendant plus de dix ans, et avec ce seul aliment, des otaries.

On sait, par ailleurs, que les tocophérolases et thiaminases de ce poisson détruisent les vitamines E et B₁ et c'est pourquoi la ration a été complétée. Les taux de glucides et d'acide ascorbique sont également faibles et on a comblé le déficit en vitamine C pour cette raison.

Dans le régime donné, on s'est aperçu, par la mesure de taux d'hémoglobine, d'une carence en sels de fer. La valeur normale de l'hémoglobine est de 125 % (elle peut descendre à 80 %), et le régime est alors complété par une dose quotidienne de 40 mg de sel de fer (GLYCIFER A.S.A.), qui ramène le taux d'hémoglobine à sa valeur normale.

Lors des premières observations de l'effondrement du taux d'hémoglobine, ce taux journalier de 40 mg était porté à 120 mg, pendant 1 à 2 mois, jusqu'au retour à la valeur initiale du taux d'hémoglobine.

CONTENU STOMACAL DES ANIMAUX SAUVAGES

L'examen du tractus digestif de 150 *Phocaena* capturés en mer a été fait systématiquement (*), on y trouve notamment de nombreux otolithes. Une publication ultérieure détaillée en donnera le résultat. Il apparaît cependant que les otolithes les plus fréquents soient ceux de *Gadus morrhua* L. et de *Gadus merlangus* L., au moins en période hivernale. Les otolithes de *Clupea harengus* L. et

(*) Nous adressons nos remerciements à Mr. MØHL HANSEN, du Musée Zoologique de Copenhague qui a également mis à notre disposition un grand nombre de contenus stomacaux de *Phocaena*.

de *Ammodytes lancea* Yarrel. se trouvent moins fréquemment, mais il semble qu'ils soient attaqués digestivement et que leur structure, ne résistant pas, soit difficile à mettre en évidence; SCOTT, 1903 (11) a également trouvé, dans des *Phocaena* capturés sur la côte d'Écosse, des *Gadus merlangus* L., des *Ammodytes lancea* Yarrel., et des anguilles de grande taille.

Nous avons également trouvé des morceaux d'algues, du *Zostera marina* et des fragments d'Invertébrés tels que *Brachyura* et *Natantia* (Décapode), mais il est possible qu'ils proviennent eux-mêmes des contenus stomacaux des morues ingérées par *Phocaena*. Ces éléments secondaires ne sont toutefois pas à négliger, comme apports d'oligo-facteurs de nutrition.

Il est en tout cas bien connu des pêcheurs danois locaux que le *Phocaena* suit normalement les bancs de harengs au printemps, et qu'à l'automne il dévore de grandes quantités d'anguilles argentées lors de sa descente en mer, à la sortie locale du Lillibaelt.

FACTEURS EXTERNES

JOUANT DANS L'APPÉTIT DE L'ANIMAL

La ration quotidienne moyenne qui ressort des mesures est soumise à de nombreuses variations dues à des facteurs externes divers qui ont été examinés.

On s'est demandé, en particulier, s'il y avait une relation entre l'appétit et la saison, compte tenu des variations de température de l'air et de l'eau, ce qui semblaient indiquer des observations éparses de SLIJPER (1958) (14), VAN UTRECHT (1960) (15) et VAN HEEL (1963) (5). Au cours d'une année, les mesures quotidiennes indiquent en effet des variations thermiques importantes, de l'ordre de 20 °C, pour l'air et l'eau. Dans le tableau 2, on trouve également quelques indications qui semblent montrer qu'en hiver la consommation quotidienne est plus élevée. Toutefois, cette interprétation devra être revue car, d'une part, le nombre d'animaux suivi est trop faible, et qu'enfin, d'autre part, des facteurs peuvent intervenir, indépendamment de la température, et qui seront discutés plus loin. En tous les cas, nous n'avons pu retrouver les chiffres cités par VAN HEEL qui indique, à certaines occasions, des consommations quotidiennes de 8 à 10 kg. Une des causes d'irrégularité de l'appétit est, entre mai et fin juillet, la phase d'activité sexuelle, et si le niveau d'entretien est bien atteint, il y a des fluctuations importantes en relation avec les activités de cour.

Cette diminution du taux de prise de nourriture quotidien est intéressante si on la rapporte au problème des méthodes de détermination de l'âge des animaux; en effet, chez les phoques et le Globicéphale, une relation a été établie entre l'âge de l'animal et les couches concentriques de la dentine des dents. Or, durant la période de mue, chez les phoques, quand les animaux sont au sec ou sur la glace, il y a un arrêt de la prise de nourriture; pendant cette période, la dentine est hypocalcifiée, et les sections polies des dents montrent alors, au niveau correspondant, un anneau hyalin, comme transparent. Nous avons, pour notre part, examiné un certain nombre de dents de marsouin, mais il ne nous a pas encore paru possible d'établir une relation formelle entre les anneaux de croissance et l'âge. La diminution de la prise quotidienne observée pour nos animaux est probablement suffisante pour donner une hypocalcification observable sur les anneaux de croissance. Chez le *Tursiops*, il a été signalé (SERGEANT, 1959 (12)) que cet animal cesse de s'alimenter au printemps, pendant la période de reproduction, mais les observations sur les dents restent encore à faire.

D'autres causes psychiques, perturbantes pour les animaux, interviennent également. Par exemple, si l'on est obligé d'isoler un animal du troupeau, et qu'il vive solitaire dans un bassin individuel, il lui faut en général une semaine pour qu'il reprenne son taux quotidien normal de consommation. Si on introduit dans le biotope un objet nouveau, par exemple un hydrophone, là encore, la première manifestation du trouble psychique apporté s'observe par une diminution d'appétit, et il faut plusieurs jours pour que l'animal retrouve son état normal. Les études de comportement expérimental, lorsque l'on veut conditionner un animal à un certain schéma, entraînent immédiatement au départ, et pour 8 à 10 jours, une période pendant laquelle la prise quotidienne diminue (tableau 3).

TABLEAU 3

Nom	Période	Nombre de jours	Aliment et poids de la ration quotidienne acceptée par l'animal	t° de l'eau en °C	Origine apparente de la diminution de l'appétit
SHULA	3/2-10/2-64	8	Harengs 1,0	4°1	Cachexie
SHULA	21/3-1/4-64	12	" 2,8	1°0	Isolement de l'individu
KILLY	11/2-17/2-64	7	" 2,9	3°1	Conditionnement expérimental
KILLY	23/3-1/4-64	10	" 2,6	1°0	Conditionnement expérimental

Enfin, et comme il se doit, toute atteinte pathologique profonde perturbe l'animal, et l'observation de la baisse de l'appétit est, avec celles des autres observations cliniques du comportement, l'indice d'une pathogénie commençante. D'ailleurs, dès que l'on sent que l'animal commence d'être atteint, on donne alors 4 repas par jour, ce fractionnement de la ration quotidienne permettant, en quelque sorte, de maintenir la ration à un taux sinon normal, du moins non catastrophique.

Il arrive d'ailleurs que, dans certaines circonstances, l'animal refuse complètement de manger pendant plusieurs jours. Dans d'autres, au contraire, on a pu voir des animaux capturés le jour même, venir manger à la main une heure après leur mise en aquarium. Le caractère individuel de chaque animal est également un facteur qui entre en ligne de compte, et on ne peut, semble-t-il, généraliser.

COMPARAISON AVEC D'AUTRES ESPÈCES

Le *Globicephala melaena* Traill., d'après SERGEANT, 1962 (12), consomme une ration quotidienne égale à 3 à 5 % de son propre poids, ce qui correspond à 11,5 fois son poids, par an. Ces données ont été surtout basées sur des pesages de contenus digestifs et des renseignements divers. On ne sait rien de précis sur le *T. truncatus*, mais il existe certainement des données non publiées, sur ce sujet, dans différents laboratoires américains.

Par comparaison au Globicéphale et aux données de SERGEANT (12), et à nos observations, le Marsouin consommerait environ 10 % de son poids par jour, soit 1 600 kg par an, soit environ 30 fois son poids. Ces chiffres paraissent d'ailleurs assez arbitraires et prématurés par rapport au petit nombre d'animaux observés et du fait que les indices de croissance n'ont pu encore être calculés. Nous les avons cités ici à titre indicatif seulement.

RÉSUMÉ

Sur un groupe de 8 *Phocaena phocaena* maintenu en captivité pendant de longues périodes, on a pu déterminer la ration quotidienne de prise de nourriture. On indique le régime de base (Hareng et Merlan) d'un poids moyen de 4,3 kg/jour, et les com-

pléments vitaminiques utilisés qui ont donné satisfaction. On a décrit les caractéristiques des poissons consommables par le Marsouin, et la liste d'espèces qui sont acceptées pour cette nourriture. On précise également les diverses causes extérieures qui sont susceptibles de modifier l'appétit de l'animal et on insiste sur les troubles psychiques qui interfèrent avec la prise de nourriture, notamment de légères modifications du biotope, la phase de comportement sexuel, la saison, et l'atteinte pathologique.

SUMMARY

On a group of 8 *Phocaena phocaena* held in captivity for a long period of time, we could determine the daily ration of food consumed. We indicate the basic diet (herrings and whittings) of a 4,3 kg-average-weight per day, as well as the vitaminic complements. We have described the characteristics of fish consumable by Porpoise and a list of species accepted as food. Various external causes are described, which may alter the appetite of animals, and we pointed out the psychical disturbances which occur in the course of feeding, particularly slight alterations during the period of sexual activity, seasonal and plathological interferences.

ZUSAMMENFASSUNG

Die tägliche Futterration einer Gruppe von 8 *Phocaena phocaena* wurde auf Grund längerer Gefangenschaftsbeobachtungen ermittelt. Sie liegt bei 4,3 kg. Fisch (Hering und Klippfisch). Ein zusätzliches Vitaminpräparat erwies sich als günstig. Die von den Tümmlern bevorzugten Fischen werden kurz beschrieben.

Der Einfluss von verschiedener physischer und psychischer Faktoren auf die Fresslust wurde beobachtet: Umweltsveränderungen, Geschlechtsaktivität, Jahreszeit und pathologische Verhältnisse.

BIBLIOGRAPHIE

1. ANDERSEN, S. et A. DZIEDZIC, 1964. Behaviour Patterns of Captive Porpoise, *Phocaena phocaena* L. *Bull. Inst. Ocen.*, Monaco, 63, n° 1316, 20 pp.
2. DEINSEL, A.B., VAN, 1931. De fossiele en recente cetacea van Nederland. Diss., Utrecht.
3. ERIKSEN, E., 1962. Diseases of Seals in the Copenhagen Zoo. *Nord. Vet.-Med.*, 14, suppl. 1.
4. GEIGY, 1960. Wissenschaftliche Tabellen, 6, Auflage.
5. HEEL, W.D. VAN, 1962. Sound and Cetacea. Diss. *Netherlands Journal of Sea Research*, 1.
6. JAMES, L.H., 1914. Birth of a Porpoise at the Brighton Aquarium. *Proc. Zool. Soc., London* : 1061-62.
7. LAWS, R.M., 1953. A new Method of Age determination for Mammals, etc. Falkland Isl. *Dependencies Survey., Sci. Repts.*, 2.
8. MØHL HANSEN, U., 1954. Investigations on Reproduction and Growth in the Porpoise, *Phocaena phocaena* L. from the Baltic. *Vidensk. Medd. Dansk Naturh., For*, 116.
9. RIDGEWAY, R.H. and DRAGER, C.A., 1955. Thiamin Deficiency in Sea Lions, *Otaria californica* fed only on frozen fish. *Journ. Amer. Vet. Med. Assoc.*, 944.
10. RIEMANN, H., 1952. Postmortelle forandringer i fisk. Medlemsblad for den danske dyrlægeforening. 11. (English summary).
11. SCOTT, Th., 1903. Food observed in the Stomach of a Common Porpoise. 21th. *Ann. Rep. Fish. Board f. Scotland*, part III. *Sci. Invest.*, Glasgow.
12. SERGEANT, D.E., 1959. Age Determination of Odontocete Whales from the Dentinal Growth Layers. *Norw. Whaling Gazetta* : 6.
13. SERGEANT, D.E., 1962. The Biology of the Pilot or Pothead Whale *Globicephala melaena* (Traill) in Newfoundland waters. *Fish. Res. Board. Canada Bull.*, 132.
14. SLIJPER, E.J., 1958. Walvissen. Centens Uitgeversmaatschappij, Amsterdam.
15. UTRECHT, W. VAN, 1960. Einigen Notizen über Gewicht und Länge von Schweinswalen *Phocaena phocaena* aus der Nord-und Ostsee. *Säugethierkundliche Mitteilungen. Jahrgang* 8, heft. 3/4.

— 812 —

SUR LA CROISSANCE EN CULTURE
DE QUELQUES INDIVIDUS
DE *CYTOSEIRA MEDITERRANEA* (A.G.) SAUV.
EN VUE DE L'ÉTUDE DU CYCLE DE REPRODUCTION
D'UNE ECTOCARPACÉE EPIPHYTE

par Michèle PÉGUY

SOMMAIRE

Dans une culture de *Cystoseira mediterranea*, l'auteur met en évidence la présence de rameaux juvéniles et observe l'apparition d'une épiphyte, *Feldmannia paradoxa*.

Cystoseira mediterranea (Agardh) Sauvageau est une Phaeophycée abondante sur la côte des Albères, où elle pousse près du niveau de l'eau, le plus souvent sur des rochers battus mais aussi, parfois, dans des stations calmes.

Ses ramifications nombreuses et garnies d'épines courtes sont, l'été, envahies par une Ectocarpacée épiphyte : *Feldmannia paradoxa* (Montagne) Hamel, 1939.

En 1962, ma collègue et amie, Monique GUERN, s'est particulièrement intéressée à l'embryologie de cette espèce de *Cystoseira*; mettant en évidence le mode d'émission des gamètes, la fécondation, et les premiers stades du développement. Cultivant les embryons dans divers milieux, et notamment dans l'*Erdtschreiber*, cet auteur constatait au bout de quelques jours, un accroissement du volume des embryons et le rejet de la membrane de fécondation. Par la suite, bien que plusieurs plantules aient pu être maintenues en vie

durant trois mois, elle observait un ralentissement dans la croissance dont les progrès étaient « insensibles au bout d'une vingtaine de jours, malgré l'addition d'*Erdschreiber* au milieu de culture. »

Ne s'intéressant, à cette époque, qu'aux premiers stades du développement de *Cystoseira*, GUERN ne s'est pas attachée à suivre la croissance ultérieure de ces algues.

L'été dernier, au Laboratoire Arago à Banyuls-sur-Mer, je cultivais *F. paradoxa* en milieu minéral. En août, quelques œufs de *C. mediterranea*, prélevés dans une touffe de *F. paradoxa* ont été mis en culture. Ces œufs provenaient d'individus récoltés au Cap du Troc quelques jours auparavant et conservés, depuis, en eau de mer courante. Ils étaient donc déjà fécondés et, bien que propres en apparence, recouverts de microscopiques germinations épiphytes de toutes sortes.

TECHNIQUES DE CULTURE ET RÉSULTATS

Les œufs fécondés sont déposés par deux ou trois dans une goutte d'eau de mer stérile, sur une lame, dans une boîte de Pétri (1). Vingt-quatre heures plus tard, les embryons étant fixés par la gangue mucilagineuse qui les entoure, la boîte de Pétri est remplie du milieu de culture choisi, et la lame support légèrement inclinée au moyen d'une petite baguette de verre.

Deux milieux de cultures ont été utilisés :

1°) L'eau de mer courante, dans laquelle les œufs cultivés se sont développés, ont atteint 2 mm environ, mais ont été détruits très rapidement par des Diatomées.

2°) Le milieu de culture de base indiqué par BOALCH (1961) dans son étude sur les *Ectocarpus* :

- eau de mer vieillie à l'obscurité,
- NO_3K (2,0 mM),
- Cl_3Fe , 6 H_2O (0,01 mM),
- Cl_2Mn , 4 H_2O (0,001 mM),
- PO_4HK_2 (0,2 mM) stérilisé séparément en solution afin d'éviter la précipitation et ajouté au moment de l'emploi.

D'août à octobre, les récipients de culture sont placés sur une table de laboratoire dans un courant d'eau de mer afin d'être maintenus à une température relativement constante. Eclairées natu-

(1) Toute la verrerie est passée au mélange sulfo-chromique, puis stérilisée au four Pasteur pendant une heure. Les lames, conservées dans l'alcool, sont flambées ainsi que tous les instruments utilisés.

rellement, les cultures sont ensoleillées durant une grande partie de la journée.

Quelques stades de la segmentation sont observés, ainsi que l'apparition des quatre rhizoïdes primaires. La croissance se poursuivant, les embryons perdent leur forme sphérique, se renflent en massue, tandis que les rhizoïdes commencent à se recouvrir d'un feutrage d'épiphytes en partie ectocarpoides.

Un mois environ après l'émission et le début de la mise en culture, des germinations sont détachées de la lamelle support et repiquées isolément sur une lame où chacune d'elles se fixe parfaitement à nouveau grâce à ses propres rhizoïdes, ou par l'intermédiaire des filaments épiphytes.

En octobre, les plantules ont deux mois, se sont allongées, atteignant 2 à 3 mm de hauteur, et présentent une fourche à leur extrémité; les épiphytes se sont également développés.

Quatre seulement des germinations de *C. mediterranea* cultivées en milieu de BOALCH sont alors transportées au Laboratoire de Biologie Végétale de la Faculté des Sciences d'Orsay où elles seront désormais conservées dans un incubateur. Là, elles reçoivent un éclairage de 12 heures sur 24 fourni par une simple lampe à incandescence de 100 watts, située à quarante centimètres environ des récipients. La température quotidienne de l'incubateur est enregistrée et réglée de façon à reproduire les variations mensuelles de la température moyenne de l'eau de mer en surface à Banyuls.

A partir de cette époque, les quatre embryons intéressés vont évoluer différemment.

● L'un d'entre eux ne se développe pratiquement pas et se trouve rapidement recouvert d'Ectocarpacées. Bien que la lame soit débarrassée à plusieurs reprises d'une grande partie des épiphytes, ceux-ci continuent à proliférer et bientôt étouffent le jeune *Cystoseira* qui sera définitivement éliminé en janvier 1964 après un timide essai de ramification.

● La seconde plantule est la mieux développée et la plus ramifiée à la fin du mois de novembre; elle est alors âgée de 3 mois et ne présente, en apparence, comme épiphyte qu'une Cyanophycée, *Plectonema Battersii* Gaumont que P. BOURRELLY a bien voulu déterminer.

A cette date (fig. 1), l'échantillon présente :

- trois rameaux primaires de 5 à 8 mm,
- un autre, bifurqué à son extrémité, de 4 mm,
- un jeune de 2 mm environ seulement.

Un mois plus tard (fig. 1), l'algue a grandi et le nombre de ses ramifications s'est accru (cliché A1). La ramification semble dichotome, du moins au début.

En janvier, apparaissent sur la plantule des épines courtes et épaisses (les « feuilles » de SAUVAGEAU) qui prend alors l'aspect caractéristique d'un *Cystoseira* (cliché A2); elle a cinq mois.

● Parallèlement, le troisième individu grandit et va très nettement surpasser les autres.

En effet, fin novembre, la plante présente trois rameaux primaires de tailles différentes (12 mm, 8 mm et 2 mm) dont l'un commence à se diviser pseudodichotomiquement (fig. 2). Elle est fixée sur la lame support par l'intermédiaire d'un coussinet sombre de 3 mm de diamètre, constitué de filaments ectocarpoides très fins ramifiés et enchevêtrés.

A partir du quatrième mois, le nombre de ramifications augmente de jour en jour (fig. 2'). Les clichés B₂ et B₃ ont été pris respectivement les 12 décembre 1963, et 29 janvier 1964, soit quatre et cinq mois après la fécondation.

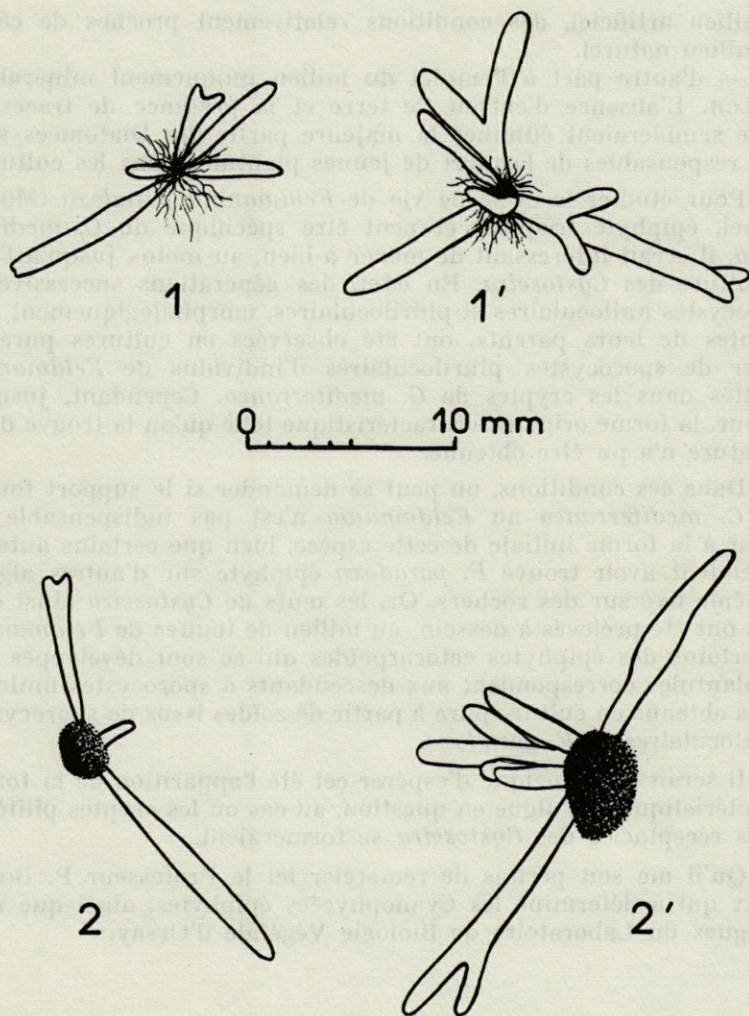
● Enfin, le quatrième échantillon, à l'âge de trois mois, porte également trois ramifications de 2 à 4 mm de long, mais disparaît entièrement sous un magnifique individu d'*Enteromorpha compressa* (L.) Greville. D'autre part, des Ectocarpacés du même type que celles de la première plantule l'envahissent aussi.

En décembre, l'*Enteromorpha* a nettement prospéré, tandis que le jeune *Cystoseira*, au contraire des autres, ne semble pas avoir subi de changements sensibles. En janvier il s'est quelque peu ramifié, a très légèrement grandi mais se trouve en retard par rapport aux autres individus.

Dans le courant du mois de janvier, la majeure partie du thalle de la Chlorophycée est éliminée par nos soins afin de permettre éventuellement à la Phaeophycée de reprendre sa croissance. La photosynthèse active des Chlorophycées en général, et, plus particulièrement des Ulvacées, en effet, alcalinise fortement le milieu et inhibe le développement de nombreuses algues, phénomène bien connu des cuvettes rocheuses littorales à *Ulva* et *Enteromorpha*.

Dès la fin du mois, les rameaux de ce *Cystoseira* se sont déjà notablement allongés et de nouvelles ramifications se sont formées.

Fin février, les trois *Cystoseira* se développent toujours et continuent à se ramifier. Les extrémités de certains rameaux subissent des transformations et se renflent (clichés A₃ et B₃). Le dernier individu prospère, se ramifie normalement, quoique plus lentement, mais reste grêle et très petit par rapport aux deux autres qui, au mois de mai, présentent l'aspect compact et ramassé des *Cystoseira* de stations calmes.



FIGS. 1-2. — Deux plantules de *Cystoseira mediterranea* en culture, âgées de trois mois.

FIGS. 1' - 2'. — Les mêmes âgées de quatre mois.

Le succès de ces cultures doit vraisemblablement être rapporté à deux causes :

— d'une part et surtout au développement contrôlé des épiphytes et en particulier des Cyanophycées, qui, sans avoir, peut-être, d'effet bénéfique direct, contribuent certainement à créer, dans

le milieu artificiel, des conditions relativement proches de celles du milieu naturel.

— d'autre part à l'emploi du milieu uniquement minéral de BOALCH. L'absence d'extrait de terre et la présence de traces de Cl_3Fe sembleraient éliminer la majeure partie des Diatomées souvent responsables de la mort de jeunes plantules dans les cultures.

Pour étudier le cycle de vie de *Feldmannia paradoxa* (Mont.) Hamel, épiphyte fréquent et peut être spécifique du *C. mediterranea*, il serait intéressant de mener à bien, au moins jusqu'à l'été, la culture des *Cystoseira*. En effet, des générations successives à sporocystes uniloculaires et pluriloculaires, morphologiquement différentes de leurs parents, ont été observées en cultures pures à partir de sporocystes pluriloculaires d'individus de *Feldmannia* récoltés dans les cryptes de *G. mediterranea*. Cependant, jusqu'à ce jour, la forme originelle caractéristique telle qu'on la trouve dans la nature n'a pu être obtenue.

Dans ces conditions, on peut se demander si le support fourni par *C. mediterranea* au *Feldmannia* n'est pas indispensable au retour à la forme initiale de cette espèce, bien que certains auteurs prétendent avoir trouvé *F. paradoxa* épiphyte sur d'autres algues et même fixé sur des rochers. Or, les œufs de *Cystoseira* ainsi cultivés ont été prélevés à dessein, au milieu de touffes de *Feldmannia* et certains des épiphytes ectocarpoides qui se sont développés sur les plantules correspondent aux descendants à sporocystes uniloculaires obtenus en culture pure à partir de zoïdes issus de sporocystes pluriloculaires de *F. paradoxa*.

Il serait donc logique d'espérer cet été l'apparition de la forme caractéristique de l'algue en question, au cas où les cryptes pilifères et les réceptacles des *Cystoseira* se formeraient.

Qu'il me soit permis de remercier ici le Professeur P. BOURRELLY qui a déterminé les Cyanophycées épiphytes, ainsi que mes collègues du Laboratoire de Biologie Végétale d'Orsay.

RÉSUMÉ

Des œufs de *C. mediterranea*, cultivés en milieu minéral, présentent, durant les quatre premières semaines de leur existence, des rameaux juvéniles très différents des rameaux adultes. En même temps, se développent sur les plantules des filaments ectocarpoides épiphytes. Ces derniers sont identiques aux individus issus, en culture pure, de sporocystes pluriloculaires de *F. paradoxa*.

SUMMARY

In the first 4 weeks of their existence, eggs of *C. mediterranea* grown in mineral culture, develop juvenile branches very different from adult forms. Simultaneously, on the young plant, epiphyte ectocarpoid filaments develop; these are identical to those produced, in pure culture, by plurilocular sporocysts of *F. paradoxa*.

ZUSAMMENFASSUNG

In mineralischen Medium gezüchtete Eier von *Cystoseira mediterranea* bieten, während der ersten vier Wochen ihres Lebens, von den Blattästen der Erwachsenen sehr verschiedene Jugendverästelungen. Es entwickeln sich zu gleicher Zeit epiphytische Ectocarpoïdenfäden auf den Jungpflanzen. Diese sind mit den, in Reinkultur aus plurilokularen Sporocysten von *F. paradoxa* gezüchteten Individuen, identisch.

Laboratoire de Biologie Végétale - S.P.C.N.
Faculté des Sciences d'Orsay
et Laboratoire Arago, Banyuls-sur-Mer.

BIBLIOGRAPHIE

- BOALCH, G.T., 1961. Studies on *Ectocarpus* in culture. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 41 (2) : 279-86.
- ERCEGOVIC, A., 1955. Contribution à la connaissance des Ectocarpes de l'Adriatique moyenne. *Acta Adriatica*, 7 (5) : 1-74.
- FELDMANN, J. et A. DAVY DE VIRVILLE, 1933. Sur les relations entre les conditions physiques et la flore des flaques littorales de la côte des Albères. *C.R. Acad. Sc. Fr.*, 197 : 870-71.
- FELDMANN, J. et A. DAVY DE VIRVILLE, 1933. Les conditions physiques et la végétation des flaques littorales de la côte des Albères. *Rev. Gén. Bot.*, 45 : 621-55.
- GUERN, M., 1959. Sur les premiers stades de développement des œufs de *Cystoseira* (Fucales). *C.R. Acad. Sc. Fr.*, 249 : 1254-56.
- GUERN, M., 1962. Embryologie de quelques espèces du genre *Cystoseira* Agardh 1821. *Vie et Milieu*, 13 (4) : 649-79.
- HAMEL, G., 1931-39. Phaeophycées de France, Paris.
- SAUVAGEAU, C., 1911. A propos des *Cystoseira*. *C.R. Soc. Biol.*, 71 : 680-82.
- SAUVAGEAU, C., 1912. A propos des *Cystoseira* de Banyuls et de Guéthary. *Bull. Stat. Biol. Arcachon*, 14 : 133-556.
- SAUVAGEAU, C., 1920. A propos des *Cystoseira* de Banyuls et de Guéthary. *Bull. Stat. Biol. Arcachon*, Suppl. I, 17 : 3-52.

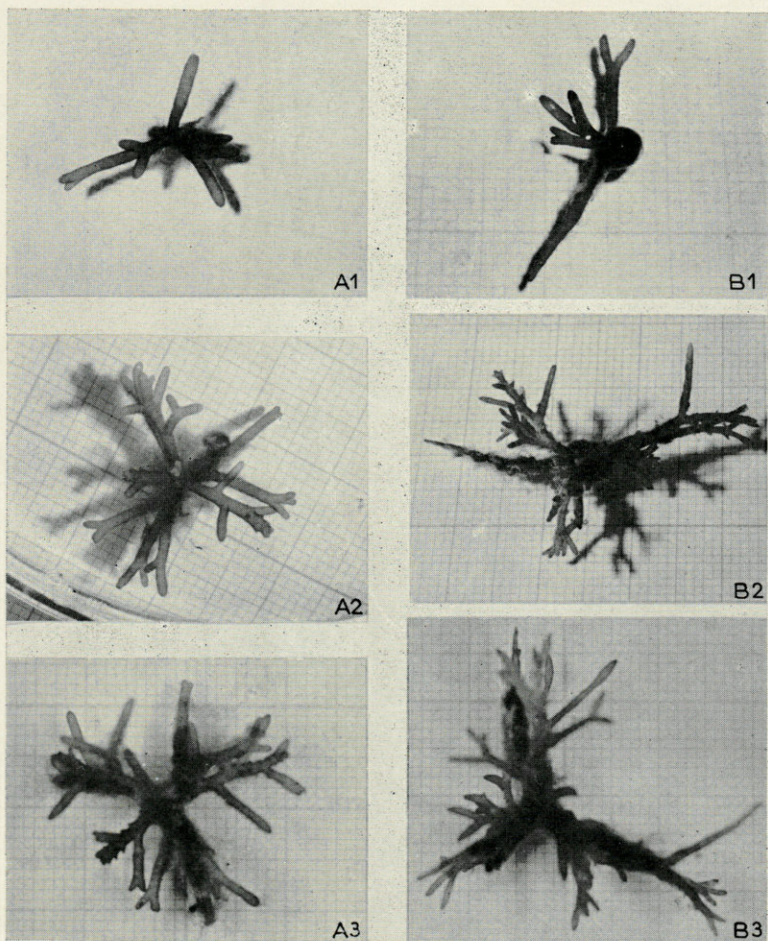


PLANCHE I. — *Cystoseira mediterranea*, plantule A. A1, plantule âgée de trois mois; A2, plantule âgée de cinq mois et demi; A3, plantule âgée de six mois. Plantule B. B1, plantule âgée de trois mois; B2, plantule âgée de cinq mois et demi; B3, plantule âgée de six mois.

Faint, illegible text at the bottom of the page, possibly bleed-through from the reverse side.

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Les auteurs sont priés de se conformer aux indications suivantes :

1) TEXTE :

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne sur le recto seulement de feuilles numérotées, seront présentés sous leur forme définitive. Les noms propres doivent être en capitales, ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques (familles, genres et espèces ou sous-espèces) d'un seul trait.

Le titre du manuscrit doit être suivi du prénom usuel et du nom du ou de chacun des auteurs, ainsi que de l'adresse du Laboratoire dans lequel a été effectué le travail. Deux résumés, l'un en français, l'autre en anglais, doivent obligatoirement figurer à la fin du texte; ils seront conformes au Code du bon usage en matière de publications scientifiques (UNESCO/NS/177).

Les références bibliographiques seront groupées à la fin du texte dans l'ordre alphabétique des noms d'auteurs; elles doivent être conformes au modèle suivant :

FOREST, J. and L.-B. HOLTHUIS, 1960. The occurrence of *Scyllarus pygmaeus* (Bate) in the mediterranean. *Crustaceana*, 1 (2) : 156-163, 1 fig.

PRUVOT, G., 1895a. Coup d'œil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls (golfe du Lion). *Archs Zool. exp. gén.*, (3) 3: 629-658, 1 pl.

Le titre des périodiques doit être abrégé d'après les règles internationales (*World list of scientific periodicals*, 4^e édition).

2) ILLUSTRATIONS :

Les dessins devront être exécutés à l'encre de Chine sur papier calque assez fort, bristol, carte à gratter, papier millimétré bleu. Lettres et chiffres seront soigneusement écrits, et suffisamment grands pour qu'ils demeurent lisibles après la réduction. Les clichés photographiques seront en principe reproduits sans réduction, soit au format de 105 x 160 mm environ.

Le numéro d'ordre des figures sera indiqué au crayon bleu sur les originaux ou au dos des clichés photographiques. Le texte des légendes sera placé à la fin du manuscrit sur feuilles séparées, et non sur les figures.

3) EPREUVES ET TIRÉS A PART :

Un jeu d'épreuves accompagné du manuscrit est envoyé aux auteurs, qui doivent retourner l'ensemble après correction dans les meilleurs délais.

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

IMPRIMERIE
LOUIS-JEAN
— GAP —

Le Directeur de la publication : P. DRACH

Dépôt légal : N° 4232 — Date de parution : Avril 1966

N° d'impression : 342 - 1965